

パッチ移動による死亡リスクと睡眠時間の最適戦略

Optimal foraging regarding mortality risk due to patch movement and sleep length

*土光 智子・**嶋津 恒彦・***田口 亮太郎

*横浜国立大学大学院環境情報研究院 (独) 日本学術振興会 特別研究員 PD,

島根大学大学院総合理工学研究科, *明治大学大学院先端数理科学研究科現象数理学専攻

*Tomoko Doko, **Tsunehiko Shimazu, and ***Ryotaro Taguchi

**Research Institute of Environment and Information Sciences, Yokohama National University,
79-7 Tokiwadai, Hodogaya-ku, Yokohama city, Kanagawa 240-8501 JAPAN*

Research Fellow of the Japan Society for the Promotion of Science

dokochan@sfc.keio.ac.jp

***Interdisciplinary Faculty of Science and Engineering Shimane University, 1060*

Nishikawatsucho, Matsue, Shimane, 690-8504 JAPAN

s129405@matsu.shimane-u.ac.jp

****Graduate School of Advanced Mathematical Sciences, Meiji University, 4-21-1 Nakano,
Nakano-ku, Tokyo 164-8525 JAPAN*

cs31004@meiji.ac.jp

本研究では、パッチ移動をする動物の採餌戦略に着目して、期待繁殖成功率を示す独自の教育モデルを構築した。本研究で構築した教育モデルを用いて、期待繁殖成功率を最大化するような移動回数と睡眠時間の最適の組み合わせを数値解析により検討した。また、死亡リスクが天敵の多さの度合いを示していると解釈して、死亡リスクによって、最適戦略が異なるのかどうかを数値解析によって検証した。本研究により、採餌：睡眠の行動比がちょうど1：1となり、移動回数が相対的に少ない行動が、期待繁殖成功率を最も高くする戦略であることが明らかになった。天敵が多い動物は、睡眠時間を長くして移動回数を減らすのが最適戦略であることが明らかになった。死亡リスクが低い動物は、採餌：睡眠の行動比が半々くらいが最適戦略で睡眠時間が長くなることはない。コアラのように睡眠時間の長い動物はむしろ死亡リスクが高い動物であると解釈できる。また、コアラと似た生態をもつナマケモノについて、本モデルの適用可能性を論じた。

1. はじめに

生物の生態や行動、形態などが効率よく機能するように設計されているという考え方は、古くからあった[1]。近年になって、生物の取る挙動はさまざまな可能性(戦略)の中で生涯にわたる繁殖成功を最大にする適応戦略だとみなし、その考え方を数学モデルによって明確に表現し、最適制御理論・統計的決定理論・ゲーム理論などの技法を用いて解析するようになってきた[1, 2]。最適行動が実現しているのは、自然淘汰を主な要因として生物が進化してきた結果だと考えるので、この分野は進化生態学と呼ばれる[1]。

本論文では、動物の採餌戦略 (foraging theory) [3]を取り扱う。動物の採餌戦略の最適化は、optimal foraging と呼ばれ、数理生物学におけるホットトピックのひとつである。Optimal foraging に関する既往研究は多くある (たとえば[4-6]など)。また、パッチを使用する動物の採餌戦略に関する論文もある (たとえば、[7])。

ところで、コアラ (*Phascolarctos cinereus*) という動物は、1日のほとんどの時間 (18~20時間) を睡眠または休息に費やしており[8]、起きている時間はほとんど採餌に使う特殊な生き物である。コアラは、オーストラリア東部の森林地帯やユーカリの林などに生息している。コアラは、タンニンや油分を多く含むユーカリの葉を好んで食べるが、通常はユーカリの葉は消化が悪く、動物の食物には適さない[9]。しかし、コアラはユーカリの毒素を消化吸収することのできる酵素を体内に持っており、ユーカリに餌資源を依存している典型的なスペシャリストである。コアラは、自分のいたユーカリの木の餌資源 (パッチ) がなくなれば、次のユーカリの木に移動する。大きな猛禽類には樹上生活中にも襲われるが、移動のために、まれに地上を歩いた時に、ディンゴ、野生化したイヌ、キツネなどに襲われる可能性がある[10]。よって、移動するときは、樹上にいるときよりも、他の動物からの捕食リスクが高まっていると考えられる。

我々は、このようなコアラの特殊な生態と行動には、天敵の少なさや代謝量にその秘訣があるのではないかと考えた。「天敵が少なくなれば睡眠時間が増えるのか?」「最適な移動回数と睡眠時間の組み合わせはなんだろうか?」という課題について、捕食による死亡リスク、移動回数、睡眠時間から、その最適な適応戦略について考察したい。また、上述したように、コアラの特殊な生態と行動を解明することから端を発した研究であるが、餌資源確保のためにパッチ間を移動する動物の採餌戦略について一般化された教育モデルを構築し、他の動物への適用可能性について考察したい。

2. 個体のエネルギー獲得量モデル

2-1. 本研究で扱う評価関数

本研究では、餌資源を得るために、パッチからパッチへと移動する動物を対象とする。また、パッチ内の資源は有限で、一か所に居続けると資源が枯渇するため、移動しなくてはならないと仮定する。しかし、パッチ数は十分にある環境を仮定する。

生物のとりうる行動の中で効率が最高のものを特定することは、最適化問題 (optimization problem) とし、定式化して数学的に取り扱うことができる[1]。このとき、生物自身が選ぶことのできるような行動要素を戦略 (strategy)、それらの効率を表す尺度を評価関数 (performance function、もしくは目的関数) と呼ぶ[1]。本論文では、個体が成熟($t=0$)してから繁殖期に入る直前までの有限の時間期限 ($t=T$) までに蓄積することのできるエネルギー獲得量の期待値(E_T)を定式化する。ここで、 t は時間を示す連続変数で、 $0 \leq t \leq T$ の範囲を取るものとする。また、死亡リスクを導入して生存確率を計算する。そして、 E_T と生存確率との積により求められる「期待繁殖成功度」(S)を評価関数とし、これが最大となっているときに、動物の最適化戦略を示していると位置づける。これを数式にすると式(1)のように表せる。

$$\phi = S \rightarrow \max \quad (1)$$

ここで、「期待繁殖成功度」(S)は、「実際の繁殖成功度」ではない。実際の繁殖成功度は、 E_T によって与えられるが、死亡してしまう確率を考慮していないので、時間 T 内に確率的に死亡してしまう個体を考慮すると、期待繁殖成功度を評価関数とする方が適切である。個体にとっての「期待繁殖成功度」は、時間 T においてとる繁殖エネルギー獲得行動の「適応度」を意味する。なお、本研究は個体の採餌戦略をモデル化しようと試みたもので、個体群の採餌戦略のモデルを扱うものではない。

以下に本評価関数の数式の内容について、詳しく議論をしていく。

2.2. 移動回数と、採餌と睡眠の時間比：用いる変数の定義

動物の行動区分は、採餌、睡眠、移動の3区分のみを限定して扱う。個体の移動の回数を l 回とし、 l は移動回数であるため、自然数に限定する。ここで、有限の時間期限 T は、動物の行動区分である採餌、睡眠、移動という3状態のこの順序による「繰り返し」によって、構成されているとする。すなわち、「移動」の直前は「睡眠」、「移動」の直後は「採餌」という状態をとると仮定する。この仮定は、たとえば、「移動」の次の状態が「移動」にはならないという拘束条件と捉えることもできる。本研究では、時間 T の始めは「採餌」とし、時間 T の終わりを「睡眠」と設定する。そうすると、時間 T 内に l 回移動した場合、「採餌」と「睡眠」の回数は、時間 T 内にそれぞれ $l+1$ 回行われる。採餌と睡眠の時間比率を $x:1-x$ とする。 x は、 $0 \leq x \leq 1$ の範囲の実数値を取るものとする。 l と x は変数として扱う。

2.3. 移動時間：用いる定数の定義

個体の一回あたりに掛かる移動時間を a とする。 a は定数とする。

2.4. 3つの行動区分への時間配分

本研究では、個体は、パッチ滞在中の時間配分はどのパッチでも同一とする繰り返しを仮定する。有限の時間期限 T は、総移動時間 (τ_m)、総採餌時間 (τ_f)、総睡眠時間 (τ_s) の総和となるので、以下の式が成り立つ。 τ の添え字の、 m, f, s は、それぞれ move (移動), forage (採餌), sleep (睡眠) の頭文字をとった。

$$T = \tau_m + \tau_f + \tau_s \quad (2)$$

式(2)は、総採餌時間 (τ_f) と総睡眠時間 (τ_s) とを合わせた合計の時間は、 T から総移動時間を差し引いて、

$$\tau_f + \tau_s = T - \tau_m \quad (3)$$

のようにも表せる。式(2)と式(3)は同義である。

ここで、1回あたりの移動に掛かる時間が a で、 T 時間内に全部で l 回移動するため、総移動時間(τ_m)は

$$\tau_m = al \quad (4)$$

である。

総採餌時間(τ_f)と総睡眠時間(τ_s)とを合わせた合計の時間を、採餌:睡眠の時間比率= $x : 1 - x$ に配分すると、総採餌時間(τ_f)と総睡眠時間(τ_s)をそれぞれ次のように求めることができる。

$$\tau_f = (T - \tau_m)x = (T - al)x \quad (5)$$

$$\tau_s = (T - \tau_m)(1 - x) = (T - al)(1 - x) \quad (6)$$

と求めることができる。

2-5. 採餌期間の採餌によって獲得されたエネルギーを、睡眠期間に繁殖のためのエネルギーに変換する

本研究において、核となる考え方は、繁殖戦略における睡眠の意味である。睡眠は個体の休息を意味している。繁殖戦略における睡眠とは、下記の2つの利点が考えられる。ひとつは、睡眠時にはエネルギー消費が小さいということ、二つ目に、睡眠時の死亡リスクが小さいということである。本研究では、モデルの単純化のため、睡眠時の代謝に用いるエネルギー消費は無視し、睡眠時の死亡リスクも無視して扱っている。

しかし、このような利点がある一方で、不利な点も生じる。それは、睡眠時間中には、繁殖のためのエネルギーの追加獲得ができないという点である。一方、採餌期間に採餌した食物量は、即時に繁殖のために必要なエネルギーに変換されると考えるのは非現実的である。そこで、採餌期間の採餌によって獲得されたエネルギーを繁殖のためのエネルギーに変換するのが、睡眠時間の意義であると仮定する。この場合の数理モデリングとして、まず、①採餌時間長と採餌総量の間関係の導入方法と、次に②採餌総量に対して睡眠時間長によって定まる繁殖エネルギーの変換率の導入方法の2点を考える。

① 採餌時間長と採餌総量の間関係の導入方法

一般的に、動物は採餌をする時間が長ければ長いほど、獲得できる採餌総量も増えると考えることができる。よって、自然な仮定として、1回あたりの採餌時間長と採餌総量の間には正の相関があるとする。しかし、現実的には、採餌を継続するほど餌の発見が困難になり、単位時間当たりの採餌量は減少する[1]。さらに、パッチの餌環境が豊かである場合にこの比例関係は成り立

つが、パッチの餌環境が豊かではない場合は、有限なパッチ滞在時間中の採餌による餌密度減少が採餌効率に及ぼす影響を無視することができないため、比例関係が成り立つと仮定することは適切ではない。そのため、本研究では、採餌時間長と採餌総量の関係は比例ではなく、上限飽和性を持つ関係であると仮定する。

1回あたりの期待採餌時間長を s とすると、 s は、2-4節で導入した総採餌時間 (τ_f) を T 時間内の採餌回数 $l+1$ 回で割った値なので、以下のように定義される。

$$s = \tau_f / (l + 1) \quad (7)$$

採餌効率を表すパラメータ (c) と、パッチの餌環境の豊かさを表すパラメータ (M) を定義する。そうすると、1回あたりの採餌総量 (g) は、以下のように定式化できる。

$$g = M(1 - \exp[-cs]) = M \left(1 - \exp\left[-c \frac{\tau_f}{l+1}\right] \right) \quad (8)$$

ここで、パラメータ c が大きければ大きいほど採餌効率が高く、パラメータ M が大きければ大きいほどパッチの餌環境が豊かであり、逆に M が小さければ小さいほどパッチの餌環境は貧しい。 c または s が十分に小さい場合、式(8)の $1 - \exp[-cs]$ は、 $1 - (1 - cs) = cs$ で近似され、「採餌時間長と採餌総量の間の関係を比例とする」仮定が成り立つ。

② 採餌総量に対して睡眠時間長によって定まる繁殖エネルギーの変換率の導入方法

1回あたりの採餌総量を g 、1回あたりの期待睡眠時間を w 、エネルギー変換率を $k(w)$ として、睡眠時間で変換されて獲得できる1回の採餌+睡眠のセットにあたり獲得できる繁殖エネルギー量 E_s は、以下のように表す。

$$E_s = gk(w) \quad (9)$$

ここで、1回あたりの期待睡眠時間は、総睡眠時間 τ_s を、睡眠回数 $l+1$ 回で割った値と定義される。

$$w = \tau_s / (l + 1) \quad (10)$$

エネルギー変換率 $k(w)$ は、上記①と同様に上限飽和性をもつ関数と定義し、以下のように表す。

$$k(w) = \gamma(1 - \exp[-\beta w]) = \gamma \left(1 - \exp\left[-\beta \frac{\tau_s}{l+1}\right]\right) \quad (11)$$

ここで、 γ と β は、それぞれエネルギー変換係数と変換効率係数を意味する。

以上の式(8)と式(11)を、式(9)に代入すると、

$$E_s = gk(w) = \left\{M \left(1 - \exp\left[-c \frac{\tau_f}{l+1}\right]\right)\right\} \left\{\gamma \left(1 - \exp\left[-\beta \frac{\tau_s}{l+1}\right]\right)\right\} \quad (12)$$

を導出できる。

2-6. 移動中に失うエネルギー量

移動のときには、ある定数 b だけ、1回の時間長 a で固定された移動あたりにエネルギーを消費する。定数 b を、移動時エネルギー消費率と名付ける。よって、1回の移動によるエネルギー消費量(E_m)は、下記のように示す。

$$E_m = ba \quad (13)$$

2-7. エネルギー獲得量

個体が成熟($t=0$)してから繁殖期に入る直前までの有限の時間期限(T)までに蓄積することのできるエネルギー獲得量(E_T)は、エネルギー量の収支と各行動の回数によりあらわされる。

$$E_T = E_s(l+1) - E_m \times l \quad (14)$$

式(14)の右辺第一項は、睡眠時のエネルギー変換獲得量の合計を表し、右辺第二項は、移動時のエネルギー消費量の合計を表す。

式(14)に、式(12)と式(13)を代入すると、

$$E_T = \left\{M \left(1 - \exp\left[-c \frac{\tau_f}{l+1}\right]\right)\right\} \left\{\gamma \left(1 - \exp\left[-\beta \frac{\tau_s}{l+1}\right]\right)\right\} (l+1) - bal$$

(15)

と表すことができる。式(15)に、式(5)、式(6)を代入すると

$$E_T = \left\{ M \left(1 - \exp \left[-c \frac{(T - al)x}{l + 1} \right] \right) \right\} \left\{ \gamma \left(1 - \exp \left[-\beta \frac{(T - al)(1 - x)}{l + 1} \right] \right) \right\} (l + 1) - bal$$

(16)

が得られる。 E_T は、移動回数 l と採餌時間比 x による二変数関数である。なお、式(16)には、 $T - ax > 0$ という拘束条件が存在する。

2-8. 死亡確率と生存確率

個体が死亡する確率は、その行動をしている時間の長さに比例すると考えられる。たとえば、採餌をしている場合は、採餌をしている時間が長ければ長いほど、死亡するリスクが高くなる。同様に、移動をしている時間が長ければ、死亡するリスクが高くなる。死亡確率は、 $1 -$ 生存確率と定義する。死亡確率が高いほど、天敵の存在の度合いが高まり、捕食されるリスクが高いことを意味する。ここでは、Poisson 過程による数理モデリングの手法[11]を用いて、死亡確率と生存確率を定式化する。

① おのおのの行動における生存確率

a) 採餌の際の生存確率

採餌の際の死亡確率は q ($0 \leq q \leq 1$ の範囲で実数値を取る) とする。

Poisson 過程の仮定により、採餌の際の生存確率は、

$$1 - q = \exp[-\lambda s]$$

(17)

と表す。ここで、 λ は、Poisson 過程で事象生起の強度と呼ばれる。 λ は、本研究では、「単位時間当たりの採餌の際の死亡率」に相当する。

b) 移動の際の生存確率

移動による死亡確率は p ($0 \leq p \leq 1$ の範囲で実数値を取る) とする。①a)と同様に、Poisson 過程により、移動の際の生存確率は、

$$1 - p = \exp[-\sigma a]$$

(18)

と表す。ここで、 σ は、 λ と同様に Poisson 過程で事象生起の強度であり、本研究では、「単位時間当たりの移動の際の死亡率」に相当する。

c) 睡眠の際の生存確率

単純化するため睡眠のときの死亡確率は 0 として扱う。睡眠の際の生存確率は常に 1 である。

② 総生存確率

1 回移動するにあたり死亡確率が p であるので、生存確率は $1 - p$ で求めることができる。よって、 l 回移動したときの総生存確率は $(1 - p)^l$ という確率で求める。同様に、1 回の採餌の際の死亡確率が q であるので、 $l + 1$ 回採餌した場合の総生存率は $(1 - q)^{l+1}$ という確率で求める。

よって、個体が、時間 T を生き残る生存確率（総生存確率）を P_T とすると、

$$\begin{aligned} P_T &= (1 - p)^l (1 - q)^{l+1} \\ &= \{\exp[-\sigma a]\}^l \{\exp[-\lambda s]\}^{l+1} \\ &= \exp[-l\sigma a - (l + 1)\lambda s] \\ &= \exp[-l\sigma a - \lambda \tau_f] \end{aligned}$$

(19)

と与えられる。ここで、式(19)に、式(5)を代入すると、

$$P_T = \exp[-l\sigma a - \lambda(T - al)x]$$

(20)

を得る。

2-9. 個体の期待繁殖成功度

個体の期待繁殖成功度を S とすれば、 S は、エネルギー獲得量と総生存確率との積によって次のように求めることができる。

$$S = P_T E_T$$

(21)

式(21)に、式(20)と式(16)を代入すると、個体の期待繁殖成功度 S は、次のように示される。

$$S = \exp[-l\sigma a - \lambda(T - al)x] \\ \times \left\{ \left[M \left(1 - \exp \left[-c \frac{(T - al)x}{l + 1} \right] \right) \right] \left\{ \gamma \left(1 - \exp \left[-\beta \frac{(T - al)(1 - x)}{l + 1} \right] \right) \right\} (l + 1) - bal \right\} \quad (21)$$

ここで、 S は、 $f(l, x)$ と表現できる、移動回数 l と採餌の時間比 x による二変数関数である。 T は成熟してから繁殖期に入る直前までの有限の時間期限とし、 a は1回あたりの移動に掛かる時間、 M はパッチの餌環境の豊かさを示すパラメータ、 c は採餌効率、 γ はエネルギー変換係数、 β は変換効率係数、 b は移動時エネルギー消耗率、 λ と σ は、それぞれ、採餌のときと移動のときの死亡率である。

この式(21)を、本研究における教育モデルと位置づけ、以下ではこの式による動物の採餌戦略について解析と考察を試みる。

3. 解析・計算結果

3-1. 移動回数をパラメータで変化させたときの個体の期待繁殖成功度と行動時間比の関係

図1は、移動回数をパラメータで変化させたときの個体の期待繁殖成功度と採餌行動時間比の関係を示している。この図は、Wolfram Mathematica 8.0というソフトウェアを用いて描画した。個体の期待繁殖成功度 S を縦軸に取り、採餌と睡眠の時間比率を $x : 1 - x$ としたときの x を横軸に取っている。横軸の x は1.0に近ければ近いほど、採餌の割合が高まり、睡眠の割合が減少すると解釈できる。3本のラインがあるが、それぞれ、移動回数の少ない動物を点線で、移動回数の多い動物を実線で示し、パッチでの餌環境が貧しい場合の移動回数の少ない動物を破線で示している。いずれの場合も、 x のほぼ中央で期待繁殖成功度 S は最大値を取った(表1)。しかし、期待繁殖成功度 S の値は、移動回数とパッチでの餌環境に影響を受けた。移動回数の多い動物の場合は、期待繁殖成功度 S が減少し、逆に、移動回数の少ない動物の場合は、期待繁殖成功度 S が増加した(図1の点線と実線、表1)。パッチでの餌環境が豊かである場合は、期待繁殖成功度 S が増加したが、餌環境が貧しくなると、期待繁殖成功度 S が減少した(図1の点線と破線、表1)。

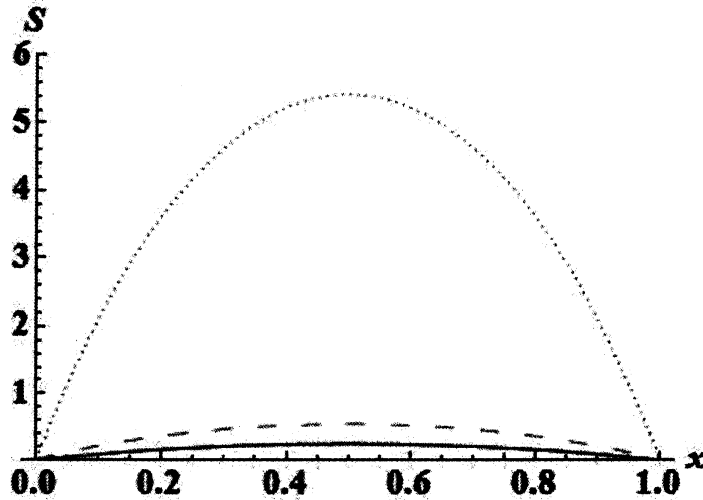


図1 移動回数をパラメータで変化させたときの個体の期待繁殖成功度 S と採餌行動時間比 x の関係

$T = 1, a = 0.01, c = 30.0, \gamma = 1.0, \beta = 30.0, b = 0.01, \lambda = 0.01, \sigma = 0.1$ とした場合の個体の期待繁殖成功度 S と採餌と睡眠の時間比率を $x : 1 - x$ としたときの x との関係を示している。点線：移動回数の少ない動物 ($M = 1.0, l = 10$)；実線：移動回数の多い動物 ($M = 1.0, l = 70$)；破線：パッチでの餌環境が貧しい場合の移動回数の少ない動物 ($M = 0.1, l = 10$)

表1 移動回数の多さによる個体の期待繁殖成功度と採餌の時間比率の違い

	個体の期待繁殖成功度(S)	採餌の時間比率(x)
移動回数の少ない動物	5.42	0.5
移動回数の多い動物	0.24	0.5
パッチでの餌環境が貧しい場合の移動回数の少ない動物	0.54	0.5

3-2. 行動時間比をパラメータで変化させたときの個体の期待繁殖成功度と移動回数 数の関係

図2は、行動時間比をパラメータで変化させたときの個体の期待繁殖成功度 S と移動回数 l の関係を示している。図1と同様に、Wolfram Mathematica 8.0というソフトウェアを用いて描画した。睡眠時間が長い動物は点線、睡眠時間が短い動物は実線、パッチでの餌環境が貧しい場合の睡眠時間が長い動物は破線で表している。図2から、睡眠時間が長い動物の方が、睡眠時間の短い動物よりも、個体の期待繁殖成功度 S は高くなる傾向がみられた(図2の点線と実線)。一方で、パッチの餌環境が貧しいときは、餌環境が豊かであるときよりも個体の期待繁殖成功度 S は減少した(図2の点線と破線)。

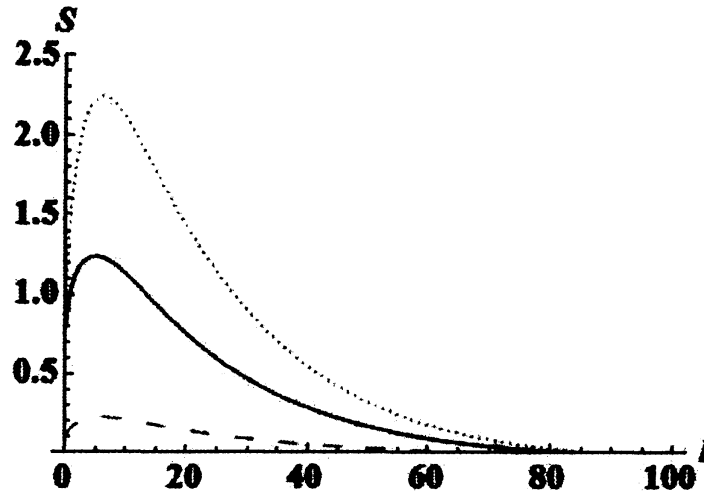


図2 採餌の行動時間比をパラメータで変化させたときの個体の期待繁殖成功率 S と移動回数 l の関係

$T = 1, a = 0.01, c = 30.0, \gamma = 1.0, \beta = 30.0, b = 0.01, \lambda = 0.01, \sigma = 0.1$ とした場合の個体の期待繁殖成功率 S と移動回数 l との関係を示している。点線：睡眠時間が多い動物($M = 1.0, x = 0.1$)；実線：睡眠時間が少ない動物($M = 1.0, x = 0.95$)；破線：パッチでの餌環境が貧しい場合の睡眠時間が多い動物($M = 0.1, x = 0.1$)

期待繁殖成功率 S が最大値を取ったときの移動回数を表2に示す。移動回数は0回から100回まで取れるようにグラフを設定したが、期待繁殖成功率 S が最大値を取るときの移動回数は相対的に少なく、4回から6回程度であった。睡眠時間の多い動物の方が、移動回数は多かった。パッチでの餌環境が貧しくなると、餌環境が豊かな場合と比較して、期待繁殖成功率 S は低下したが、移動回数には変化がなかった。

表2 異なった行動時間比による個体の期待繁殖成功率と移動回数の違い

	個体の期待繁殖成功率(S)	移動回数(l)
睡眠時間の多い動物	2.24	6
睡眠時間の少ない動物	1.24	4
パッチでの餌環境が貧しい場合の睡眠時間の多い動物	0.22	6

3-3. 行動時間比と移動回数が増えたときの個体の期待繁殖成功率

図3に採餌の行動時間比 x と移動回数 l が増えたときの個体の期待繁殖成功率 S を示す。(a)はパッチの餌資源が豊かな場合で、(b)はパッチの餌資源が貧しい場合の図である。パッチの餌資源が貧しくなると、豊かであった場合と比較して、期待繁殖成功率は低下した。

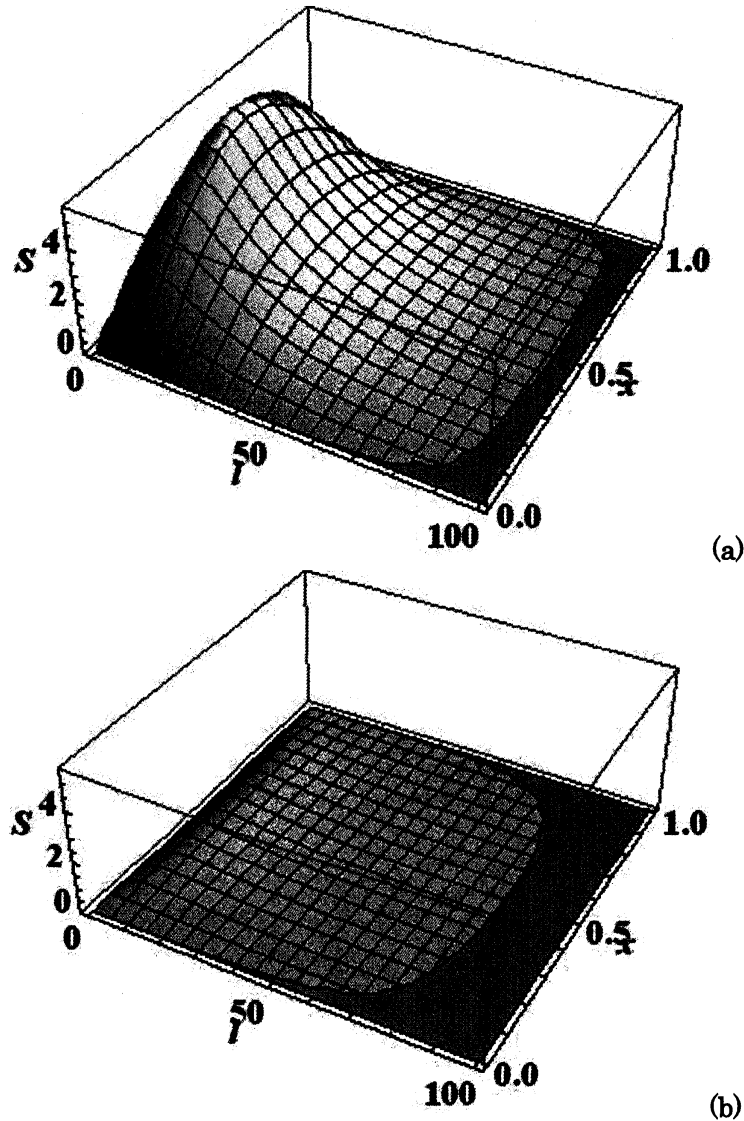


図3：移動回数 l と採餌の行動時間比 x をパラメータで変化させたときの個体の期待繁殖成功率 S

$T=1, a=0.01, c=30.0, \gamma=1.0, \beta=30.0, b=0.01, \lambda=0.01, \sigma=0.1$ とした場合の個体の期待繁殖成功率 S と移動回数 l と採餌の行動時間比 x との関係を示している。(a)：パッチの餌資源が豊かな場合($M=1.0$)；(b)：パッチの餌資源が貧しい場合($M=0.1$)

しかし、採餌の時間比率と移動回数は、パッチでの餌環境の豊かさに影響を受けなかった（表3）。図3と表3から、動物の最適化戦略は、採餌と睡眠の比率が1：1であるときでかつ移動回数が多いときに実現されていると考えられる。

表3 採餌の行動時間比と移動回数による個体の期待繁殖成功率

	個体の期待繁殖成功率(S)	採餌の時間比率(x)	移動回数(l)
パッチでの餌環境が豊かな場合	5.48	0.50	9
パッチでの餌環境が貧しい場合	0.55	0.50	9

3-4. 死亡率が変化したときの行動時間比と移動回数への影響

次に、死亡率によって睡眠時間あるいは移動回数がどのように変わるかを考える。死亡率に関連するパラメータとして、採餌時の死亡率 λ と、移動時の死亡率 σ がある。そこで、一方を固定し、もう一方のパラメータの変化に合わせ、最適な (x, l) がどのように変化するか数値計算を行った。以下に結果の図を示す。これらの図は Microsoft Excel 2010 によって描画した。

図4は移動時の死亡率 σ と睡眠時間に対する採餌時間の割合 x を、採餌時の死亡率 λ と比較して示したものである。採餌時の死亡率が高いと、採餌時間の割合が減少し、睡眠に充てる時間の割合が増加した。採餌時の死亡率が低い場合は、逆の現象が起こり、採餌時間の割合が増加した。ただし、採餌時間の割合あるいは睡眠時間の割合は、移動時の死亡率にはほとんど影響を受けなかった。

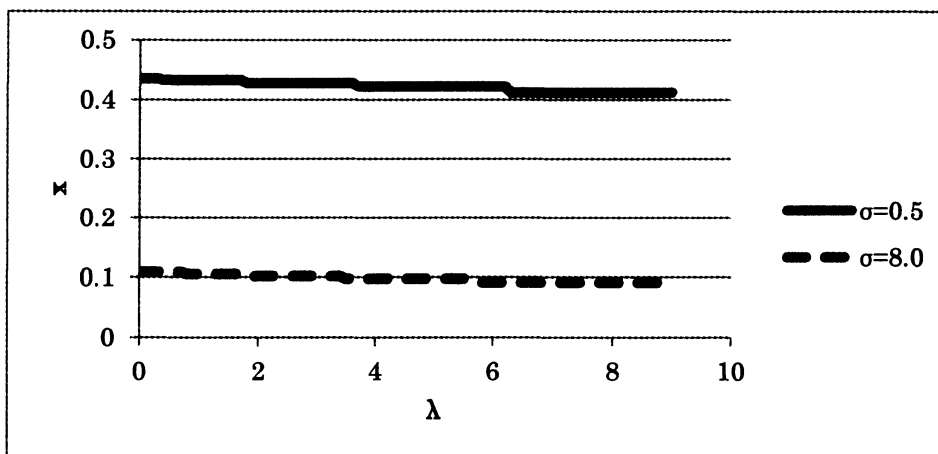


図4：採餌時の死亡率 λ による移動時の死亡率 σ と採餌の行動時間比 x との関係

$T = 1, a = 0.01, c = 30.0, \gamma = 1.0, \beta = 30.0, b = 0.01, M = 1.0$ とした。実線：採餌時の死亡率が低い場合 ($\sigma = 0.5$) ; 破線：採餌時の死亡率が高い場合 ($\sigma = 8.0$)

図5は、移動時の死亡率 σ と移動回数 l を、採餌時の死亡率 λ と比較して示したものである。採餌時の死亡率が高くなると、移動回数は減少した。また、移動時の死亡率と移動回数の間にも関係性がみられ、移動時の死亡率が増加すると、移動回数は減少した。

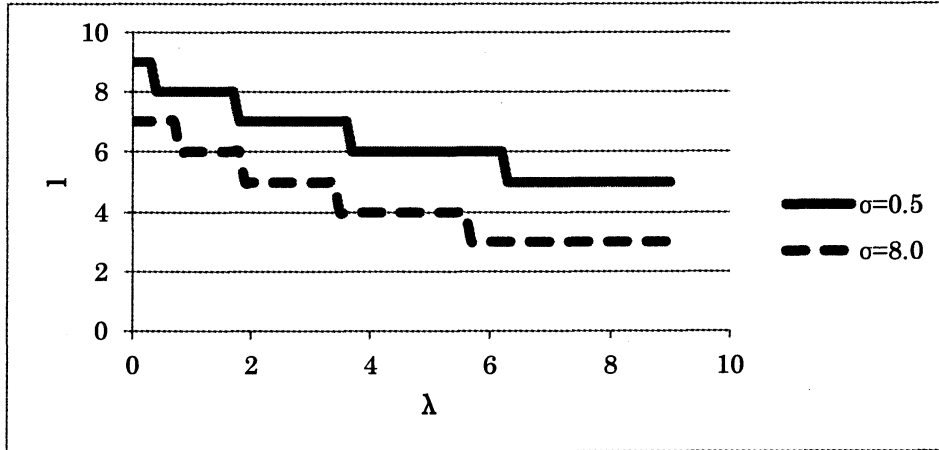


図5：採餌時の死亡率 λ による移動時の死亡率 σ と移動回数 l との関係

$T = 1, a = 0.01, c = 30.0, \gamma = 1.0, \beta = 30.0, b = 0.01, M = 1.0$ とした。実線：採餌時の死亡率が低い場合 ($\sigma = 0.5$)；破線：採餌時の死亡率が高い場合 ($\sigma = 8.0$)

図6は、採餌時の死亡率 λ と採餌時間の割合 x を、移動時の死亡率 σ と比較して示したものである。移動時の死亡率は、採餌時間の割合にほとんど影響を与えずほぼ同じ傾向を示した。しかし、移動時の死亡率が高い場合の方が、採餌時間の割合がわずかに減少した。採餌時の死亡率は、採餌時間の割合に影響を与えており、採餌時の死亡率が低いときは採餌時間の割合が高く、採餌時の死亡率が高まるにつれて採餌時間の割合も緩やかに低下した。つまり、採餌時の死亡率が高くなると、睡眠時間の割合が緩やかに増加すると考えられる。

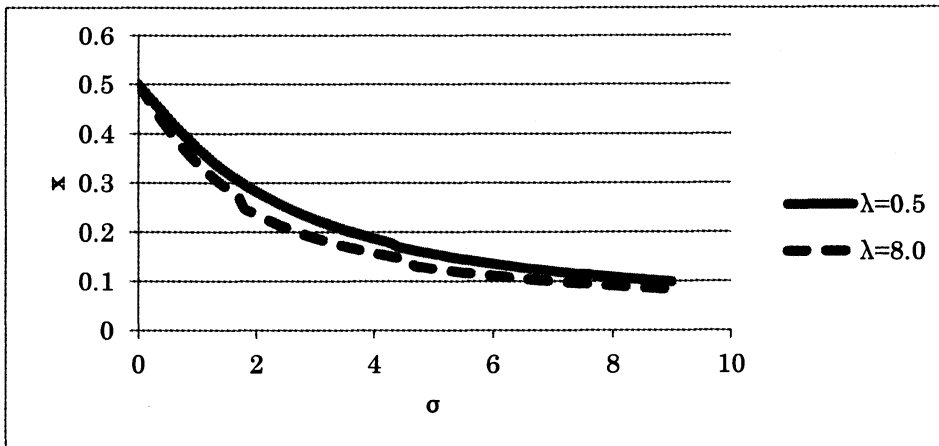


図6：移動時の死亡率 σ による採餌時の死亡率 λ と採餌の行動時間比 x との関係

$T = 1, a = 0.01, c = 30.0, \gamma = 1.0, \beta = 30.0, b = 0.01, M = 1.0$ とした。実線：移動時の死亡率が低い場合 ($\sigma = 0.5$)；破線：移動時の死亡率が高い場合 ($\sigma = 8.0$)

図7は、採餌時の死亡率 λ と移動回数 l を、移動時の死亡率 σ と比較して示したものである。移動時の死亡率が高いと移動回数は減少した。また、採餌時の死亡率が高まるにつれて、移動回数は減少した。

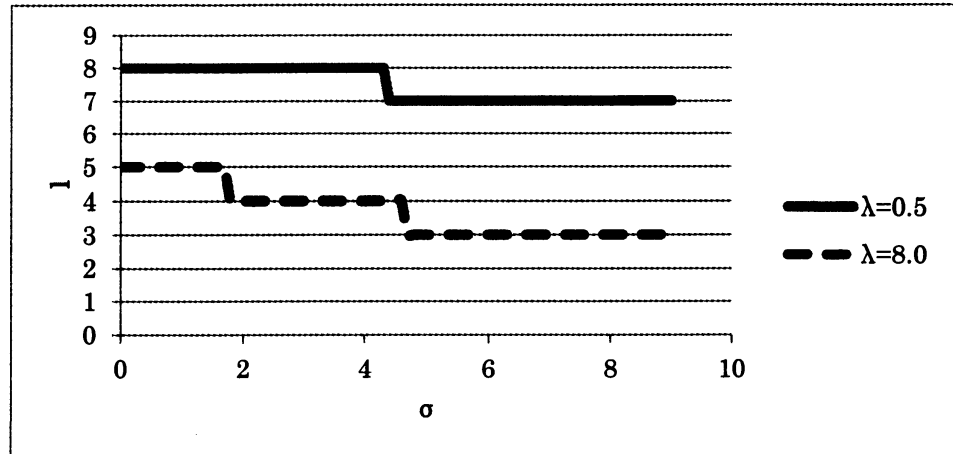


図7：移動時の死亡率 σ による採餌時の死亡率 λ と移動回数 l との関係

$T = 1, a = 0.01, c = 30.0, \gamma = 1.0, \beta = 30.0, b = 0.01, M = 1.0$ とした。実線：移動時の死亡率が低い場合 ($\sigma = 0.5$) ; 破線：移動時の死亡率が高い場合 ($\sigma = 8.0$)

一方、死亡率のパラメータである、採餌の際の死亡率 q と移動の際の死亡率 p を用いて、同じ解析を採餌の行動時間比 x と移動回数 l に対して行ったところ、図8と図9が得られた。図8では、移動時の死亡率が高い場合、採餌の行動時間比は採餌の際の死亡率が高くなるにつれて低下していく傾向がみられた。移動時の死亡率が低い場合も同様の低下傾向があったが、その傾きはより急であった。

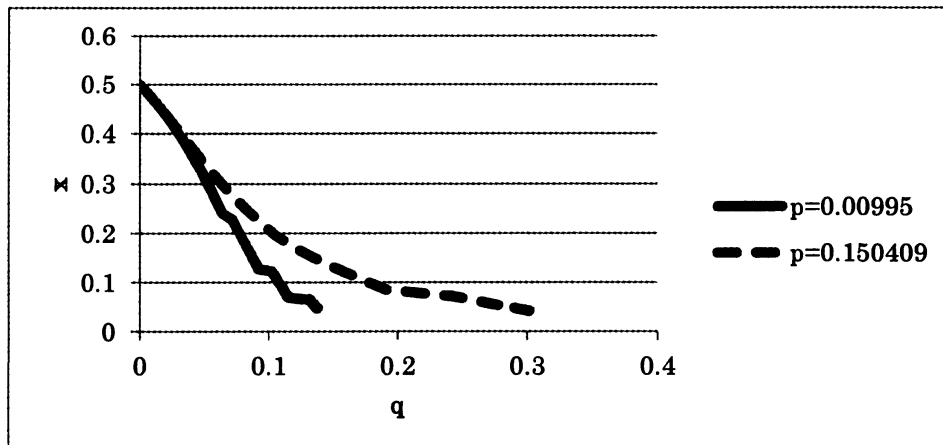


図8：移動時の死亡率 p による採餌時の死亡率 q と採餌の行動時間比 x との関係

$T = 1, a = 0.01, c = 30.0, \gamma = 1.0, \beta = 30.0, b = 0.01, M = 1.0$ とした。実線：移動時の死亡率が低い場合 ($p = 0.00995$) ; 破線：移動時の死亡率が高い場合 ($p = 0.15049$)

図9は、移動の際の死亡率が高い場合には死亡率が低い場合と比べて移動回数が減ることを示している。また、採餌の際の死亡率が高まるにつれて、移動回数も減っていく傾向が、移動の際の死亡率の大きさに関わらずみられた。

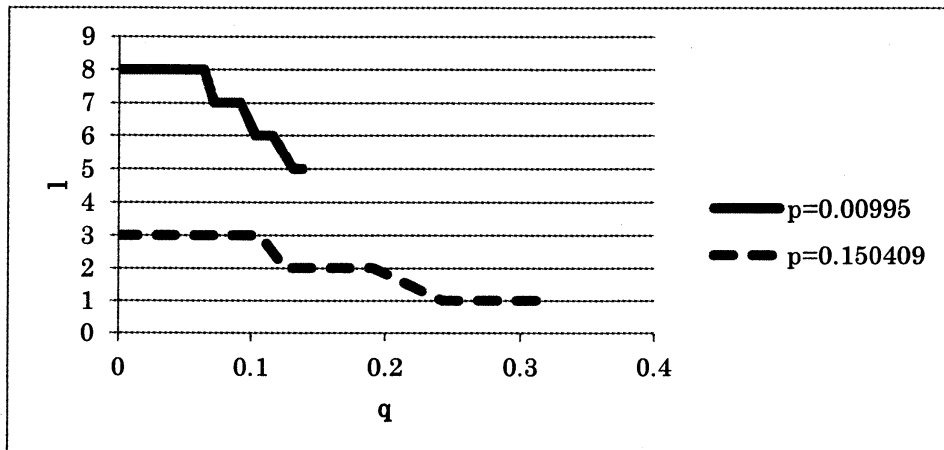


図9：移動時の死亡確率 p による採餌時の死亡確率 q と移動回数 l との関係

$T = 1, a = 0.01, c = 30.0, \gamma = 1.0, \beta = 30.0, b = 0.01, M = 1.0$ とした。実線：移動時の死亡確率が低い場合 ($p = 0.00995$) ; 破線：移動時の死亡確率が高い場合 ($p = 0.150409$)

4. 考察・議論

4-1. 最適な行動時間比と移動回数

前節の結果の3-1節、3-2節、3-3節から、期待繁殖成功度 S が最大値を取るような採餌：睡眠の行動比と移動回数の最適化を考察すると、採餌：睡眠の行動比がちょうど1：1となり、移動回数が相対的に少ない行動が、期待繁殖成功度を最も高くする戦略であることが明らかになった。移動回数が多くなると期待繁殖成功度は低下し、移動回数が最も多いときに期待繁殖成功度が最小値となることもわかった。図1、図2、図3、表1、表2、表3の結果をまとめてコンセプト図として図10に示す。図10から、期待繁殖成功度がどのように採餌の行動比と移動回数によって変化するかを考察することができる。

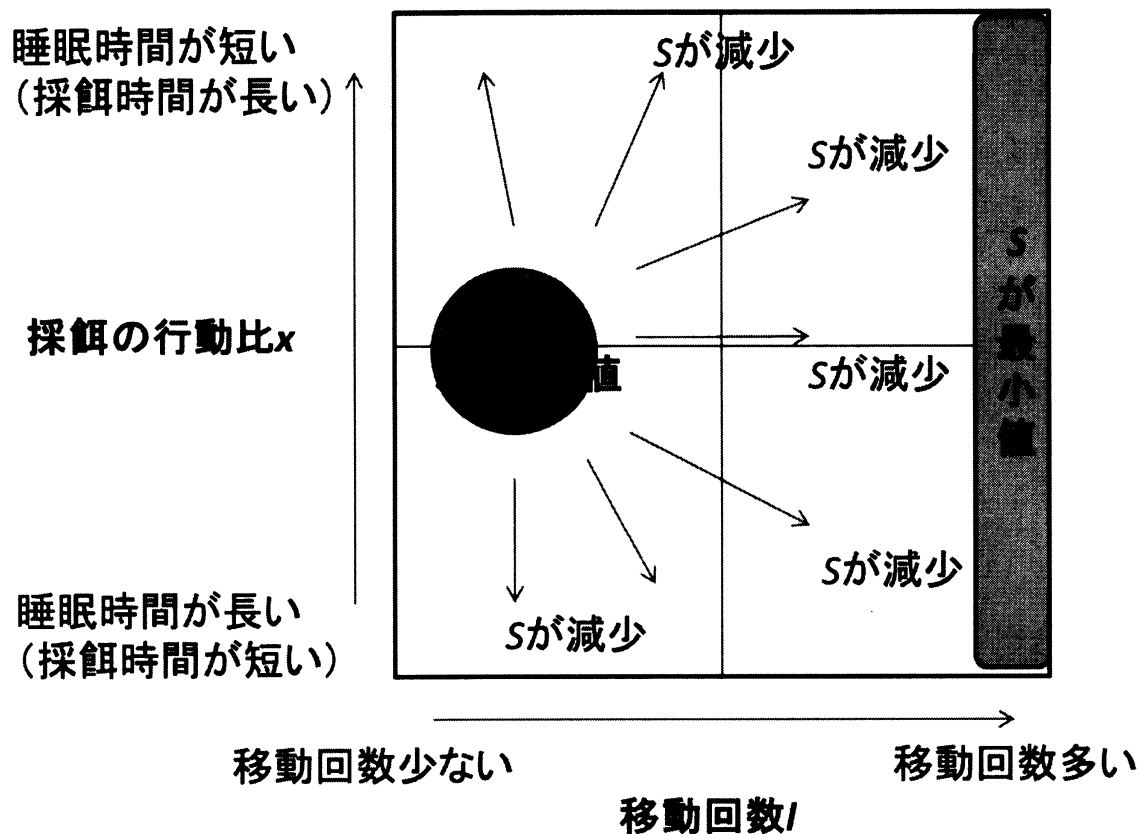


図 10：移動回数と採餌の行動比による期待繁殖成功率 S の変化とその最大値・最小値

4.2. 死亡リスクによる行動時間比と移動回数の最適な組み合わせ

結果の 3-4 節では、死亡リスクと最適な移動回数と採餌の行動比とを数値計算で求めた。図 4～図 9 の結果を、コンセプト図で示すと、図 11 のようになる。採餌の際の死亡リスクと移動の際の死亡リスクによって、動物は最適な移動回数と採餌の行動比とを選択していることがわかる。天敵の多さの度合いと死亡リスクの大きさは同義であると解釈すると、図 11 から、天敵が多い動物（採餌の死亡リスクと移動の死亡リスクがともに高い動物）は、睡眠時間を長くして移動回数を減らすのが最適戦略であることが明らかになった。一方で、天敵の少ない動物（採餌の死亡リスクと移動の死亡リスクがともに低い動物）は、できるだけ多く移動して、採餌時間と睡眠時間を半々程度にする行動が最適戦略となることが明らかになった。興味深いことに、移動の死亡リスクと採餌の死亡リスクの大きさによって、最適な移動回数と採餌時間比は大きく異なってくることも、本研究からわかった。

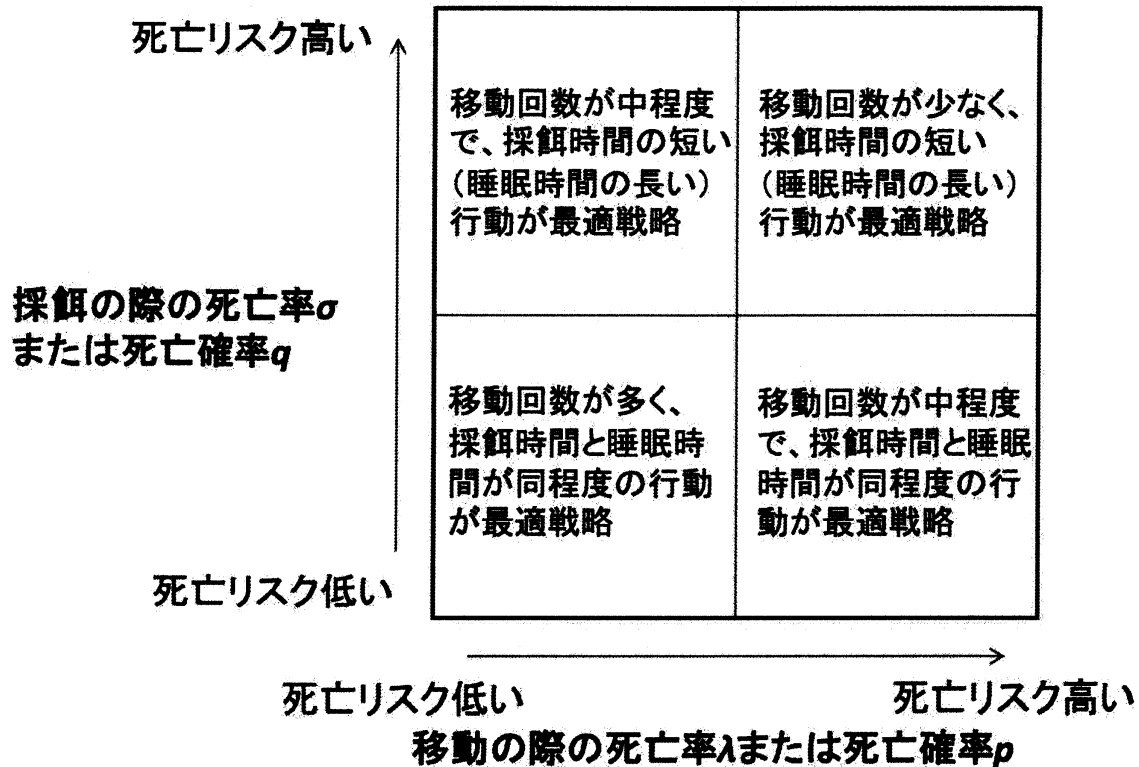


図 11：移動時の死亡リスクと採餌時の死亡リスクによる最適戦略の変化

4-3. 本研究の教育モデルの適用範囲

本研究では、採餌中のエネルギー消費を無視して、教育モデルを構築している。今回の教育モデルは、コアラのような、パッチを移動すると新しい餌資源に容易にアクセスでき、餌の発見にも手間が掛からず採餌するのもにもエネルギーを大して消費しないような動物を想定して構築した。つまり、本研究の教育モデルの適用範囲は、狩りをせず、餌資源が容易に発見でき、容易に採餌できるような動物を対象とした場合に限られる。

コアラと似た生態を持つ動物にナマケモノがいるので、ここでは、ナマケモノの最適戦略について考察を試みる。ナマケモノも、コアラと同様、1日の大半を寝て過ごし、毒素のあるセクロピアを食べる。機敏に動くことができない上、非社会性動物であることから、オウギワシには簡単に捕食されてしまう。しかし、ナマケモノは動かないことで自らを木のように擬態化することができ、ジャガーやピューマなどの捕食動物から身を守っている。ナマケモノは、図 11 でいうところの右上の戦略「移動回数が少なく睡眠時間の長い戦略」を取っていると考えられる。その戦略を取る意義は、動きが鈍いので、捕食者から格好の餌食にされやすく、移動と採餌の際の死亡リスクが高いというデメリットを克服するためなのではないかと考察される。

本研究で構築した教育モデルは、次のような動物には適用できない。まず、動物を餌とし、餌資源へのアクセスには、捕獲し、捕食しなければならない、「狩りをするタイプの動物」は、採餌に際して多くのエネルギーを消費すると考えられる。次に、ホバリングなどで蜜を吸うような鳥類のような「餌を食べるのにエネルギーを使う動物」の場合も、採餌に対するエネルギー消費量

は多いと考えられる。よって、このような採餌中のエネルギー消費を無視することが不適切であるような動物に、本教育モデルを適用したい場合、採餌中のエネルギー消費を新しい項としてエネルギー獲得量 E_T に組み込む必要が出てくることに注意されたい。

5. まとめ

本研究では、パッチ移動をする動物に着目して、期待繁殖成功度を示す独自の教育モデルを構築した。本研究で構築した教育モデルを用いて、期待繁殖成功度を最大化するような移動回数と睡眠時間の最適な組み合わせを数値解析により検討した。また、死亡リスクが天敵の多さの度合いを示していると解釈して、死亡リスクによって、最適戦略が異なるのかどうかを数値解析によって検証した。本研究により、採餌：睡眠の行動比がちょうど1：1となり、移動回数が相対的に少ない行動が、期待繁殖成功度を最も高くする戦略であることが明らかになった。天敵が多い動物は、睡眠時間を長くして移動回数を減らすのが最適戦略であることが明らかになった。死亡リスクが低い動物は、採餌：睡眠の行動比が半々くらいが最適戦略で睡眠時間が長くなることはないので、コアラのように睡眠時間の長い動物はむしろ死亡リスクが高い動物であると解釈できる。

謝辞

本研究論文は、RIMS 共同研究「数学と生命現象の連関性の探求 ～ 新しいモデリングの数理～」にて実施された研究集会（平成 25 年 6 月 24 日（月）～28 日（金）於 京都大学数理解析研究所 110 号室）のグループワークの成果物として、寄稿するものである。本稿をとりまとめるにあたり、数多くの助言を瀬野裕美教授（東北大学大学院情報科学研究科の情報基礎科学専攻 情報基礎数理学講座）からいただき、数式を構築することができた。ここに深い感謝の意を表したい。なお、執筆者の土光智子は、科学研究費補助金（特別研究員奨励費）（課題番号 23・4520）の旅費の助成を受けて、本研究集会に参加することができ、深く感謝している。

参考文献

1. 巖佐 庸, 数理生物学入門—生物社会のダイナミクスを探る. 改装版 ed1998: 共立出版. 358.
2. 巖佐 庸, 生物の適応戦略—ソシオバイオロジー的視点からの数理生物学1981: サイエンス社. 229.
3. Stephens, D.W. and J.R. Krebs, *Foraging theory*1987, Princeton: Princeton Univ. Press. 262.
4. Charnov, E.L., *Optimal foraging: attack strategy of a mantid*. The American Naturalist, 1976. 110(971): p. 141-151.
5. Charnov, E.L., *Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem*. Theoretical Population Biology, 1976. 9(2): p. 129-136.
6. Iwasa, Y., M. Higashi, and N. Yamamura, *Prey distribution as a factor determining the*

- choice of optimal foraging strategy*. American Naturalist, 1981: p. 710-723.
7. MacArthur, R.H. and E.R. Pianka, *On optimal use of a patchy environment*. American Naturalist, 1966: p. 603-609.
 8. Hunter, S., *The official koala handbook*1987: Chatto & Windus. 96.
 9. Slater, P. and S. Parish, *Encyclopedia of Australian Wildlife*2000: Steve Parish Publishing Pty Ltd.
 10. Burnie, D. and D.E. Wilson, *Animal (Smithsonian Collection)*2011: Dk Pub 632.
 11. 瀬野 裕美, *数理生物学 ー個体群動態の数理モデリング入門ー*2007: 共立出版. 352.