

変動環境下における最適採餌行動

Optimal foraging behavior in stochastic environments

*伊東啓

*静岡大学 創造科学技術大学院 環境・エネルギーシステム専攻

*Hiromu Ito

**Department of Environment and Energy Systems, Graduate School of Science and Technology,
Shizuoka University, Hamamatsu, 432-8561, JAPAN*

f5345013@ipc.shizuoka.ac.jp

多くの生物は、自らが捕食されるリスクの下で、採餌行動をとらなくてはならない。つまり、採餌行動には捕食回避が含まれた行動であると言える。本研究では、簡単なモデルを作成し、変動する環境が捕食回避を含む採餌行動にどのように影響を与えるのか数学的に解析する。今日まで、生活史では算術平均が大きな役割を持っているとされてきた。しかし、環境が変動する条件の下では、幾何平均から導かれる幾何平均適応度が大きな意味を持つことが知られている。そこで本研究では幾何平均を考慮に入れながら環境がどのように採餌行動戦略に影響を与えるのかを検証する。「食料は無いが安全な巣」と「食料がある捕食の危険がある巣の外」が存在し、巣の外の餌量（利益）と捕食者（リスク）が変動する場合の最適採餌行動時間（ x^* ）を求めた。結果は、採餌行動における算術平均・幾何平均両方の適応度から導かれる最適戦略が、従来の餌量、捕食者数だけでなく、環境の発生確率によっても大きく振る舞いを変えることが分かった。そして、採餌行動においては幾何平均最適採餌時間（ x_G^* ）が算術平均最適採餌時間（ x_A^* ）よりも短くなる（ $x_G^* < x_A^*$ ）ことが非常に一般的であり、強いことが確認された。興味深いことに、その逆（ $x_G^* > x_A^*$ ）が弱くはあるが、環境の条件次第で観察されることが分かった。

1. はじめに

現在、地球上には様々な生物が存在しており、食物連鎖を形成している。つまり、自らが捕食されるリスクの下で、採餌行動をとらなくてはならない。本研究では、ある環境における捕食リスクと採餌行動時間のトレードオフ：時間－配分問題を取り扱う。本研究では、簡単なモデルを作成し、環境変動下での採餌行動を数学的に解析する。

今日まで、生活史では算術平均が大きな役割を持っているとされてきた。それと同時に幾何平均はあまり重要視されてこなかった。しかし、環境が変動する条件の下では、幾何平均から導かれる幾何平均適応度が大きな意味を持つことが知られている。そこで本稿では幾何平均を考慮に入れながら環境がどのように採餌行動戦略に影響を与えるのかを検証する。

2. モデル

本研究では簡単なモデルを作成し、環境変動下での採餌行動を数学的に解析する。環境 $i(i=1,$

2)では, 餌(利益 a_i)と捕食者数(リスク b_i)という要素を含んでいるとする. また, 環境 i は確率 p_i で発生するとし, $p_1+p_2=1$ であるとする. 採餌行動時間を x とし, $(0 \leq x \leq 1)$ 最適戦略を x^* とする.

ここでは魚を例にする. 魚は普段岩場などに隠れており, そのとき捕食者に捕食されることは無い. しかし空腹になるため, 餌を探しに岩場の外に出なくてはならない. 適応度が大きいほど多くの子孫が残せるため, 魚にとっては良い環境と考えることが出来る. よって採餌行動中は捕食リスクに晒されることを考慮し, 適応度 $\varphi_i(x)$ についての方程式をたてた.

$$\varphi_i(x) = a_i x \cdot e^{-b_i x} \quad (0 \leq x \leq 1) \quad (1)$$

3. 結果

方程式(1)から, 算術平均適応度 A と, 幾何平均適応度 G は以下のように求められる(図 1).

$$A = p_1 \varphi_1 + p_2 \varphi_2 = \sum_{i=1,2} p_i \varphi_i \quad (2)$$

$$G = \varphi_1^{p_1} \varphi_2^{p_2} = \prod_{i=1,2} \varphi_i^{p_i} \quad (3)$$

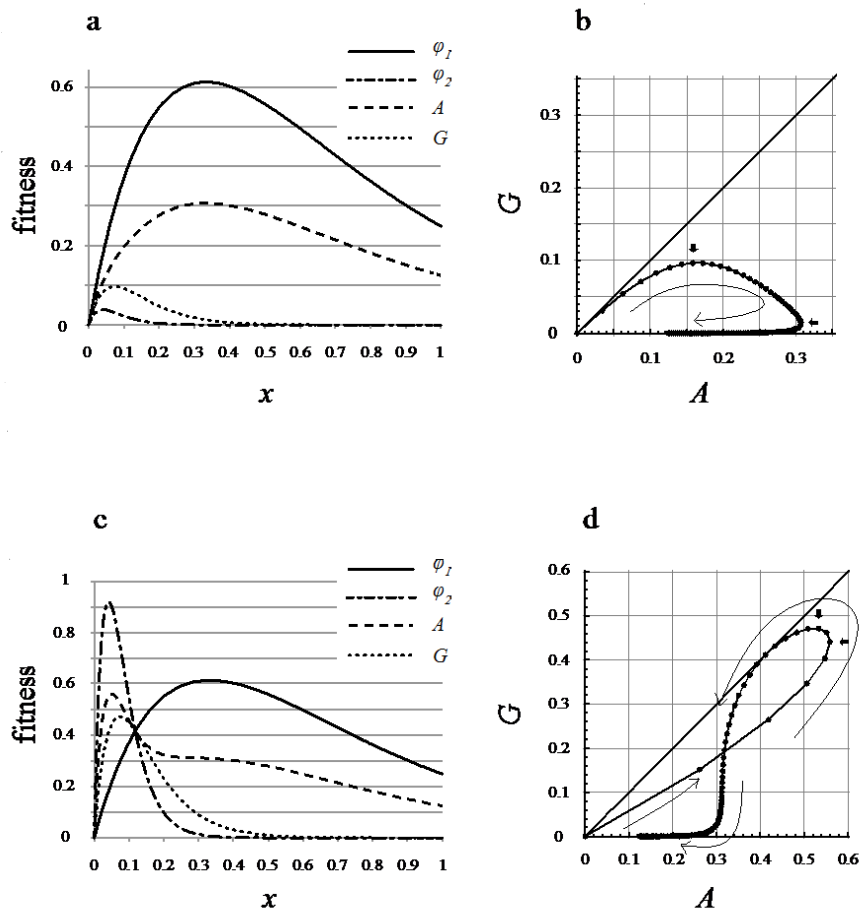


図 1 (a), (c) 適応度曲線と, (b), (d) x ($x=0, \dots, 1$) ごとに算術平均適応度と幾何平均適応度をプロットしたもの. (a), (b): ($b_1=3, b_2=24, a_1=5$, and $a_2=2.5$), (c), (d): ($b_1=3, b_2=24, a_1=5$, and $a_2=60$).

ここで、全ての x について $A \geq G$ である。そして、算術平均適応度 A を最大にするときの採餌行動時間 x_A^* は導くことができない。一方で、幾何平均適応度 G を最大にする戦略 x_G^* は、方程式(3)より、以下のように求められる。

$$x_G^* = \frac{1}{b_1 p_1 + b_2 p_2} = \frac{1}{\sum_{i=1,2} b_i p_i} \quad (4)$$

ここで注目したいのは、幾何平均適応度を最大にする幾何平均最適戦略は、餌量 a_i に依存しないということである。また、算術平均最適戦略 x_A^* は数値計算することによって幾何平均最適戦略 x_G^* との差を導くことができる。 $D = x_A^* - x_G^*$ とし、その差が環境条件とどのように結びついているのかを検証する。

元来、幾何平均適応度から求められる最適戦略は、算術平均のそれよりも **More risk-averse**、つまりリスクを避ける方向・消極的な戦略になりがちであった($x_G^* < x_A^*$)。今の例で言えば、算術平均から導かれる採餌行動時間よりも短い時間しか採餌行動に費やさないということである。しかし、本研究では、**More risk-prone** つまり $x_G^* > x_A^*$ となるような、積極的に採餌行動をとることが環境条件によって現れることが分かった(図 2)。 $D=0$ となる **Equivalently risk-neutral** になるときの条件式は

$$a_2 = c a_1 \quad \text{where } c = \exp\left(\frac{b_2 - b_1}{b_1 p_1 + b_2 p_2}\right) \quad (5)$$

となる。また条件式による場合分けは、

Case 1: **More risk-averse** ($D > 0$), if $a_2 < c a_1$

Case 2: **Equivalently risk-neutral** ($D=0$), if $a_2 = c a_1$

Case 3: **More risk-prone** ($D < 0$), if $a_2 > c a_1$

となる。**Equivalently risk-neutral** に近づくほど色が薄くなるように図 2 を作成した。**More risk-prone** が強く見られる条件は限られており、**More risk-averse** がより一般的であることが分かる(図 2a)。

環境の発生確率を分析する。環境 $i=1$ の発生確率を $p_1 (= 1 - p_2)$ としたときの D を導くと、**More risk-averse** が一般的で、発生する条件も極端なものではない。しかし、**More risk-prone** が見られる条件は特に餌量が多くないと起こらない。また、餌量が多くても、確率によって **More risk-averse** と **More risk-prone** の両方をとるようなものになる。常に **More risk-prone** を観察するためには、莫大な量の餌量(利益)が必要であることがわかる(図 2b)。

また、餌量の影響による最適戦略の差をみてゆく(図 2c)。幾何平均最適戦略は餌量に依存して変動しないため、実線で表される。そして、算術平均最適戦略は餌量に依存して変化する。

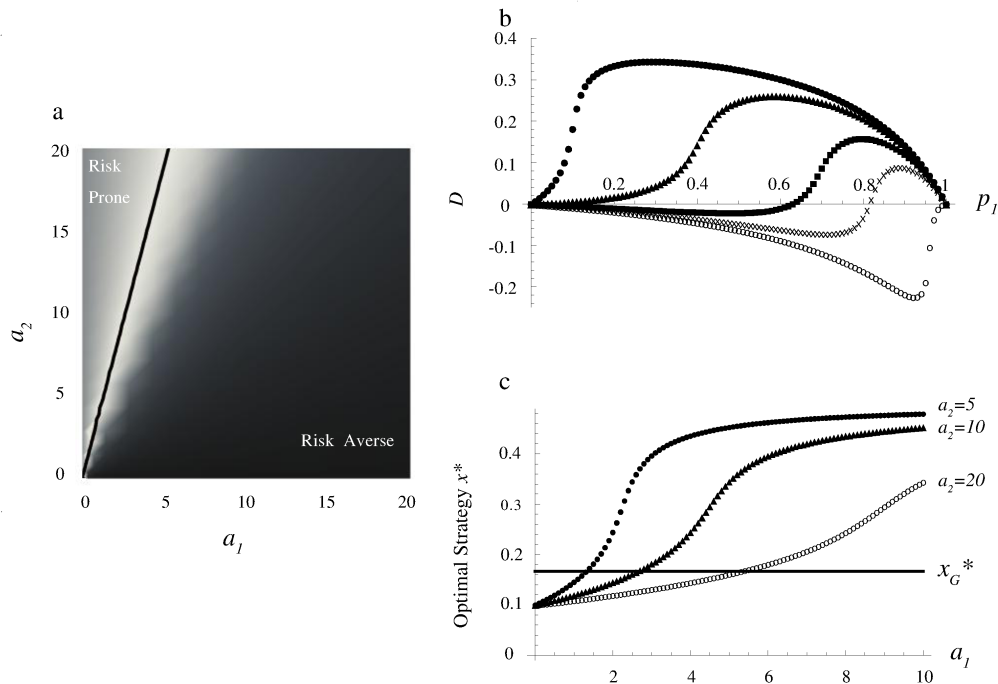


図 2 (a) D の位相面($b_1=2$ and $b_2=10$, $p_1=p_2=0.5$), (b) 環境の発生確率の影響, $a_2 = 1$ (●), 6 (▲), 20 (■), 40 (×), 200 (○), $(a_1, b_1, b_2) = (4, 2, 10)$, (c) 餌量の影響, $a_2 = 5$ (●), 10 (▲), 20 (○), $(b_1, b_2) = (2, 10)$, $p_1 = p_2 = 0.5$.

4. 考察

結果は、採餌行動における算術平均・幾何平均両方の適応度から導かれる最適戦略が、従来の餌量、捕食者数だけでなく、環境の発生確率によっても大きく振る舞いを変えることが分かった。そして、採餌行動においては More risk-averse が非常に一般的であり、強いことが確認されたうえで、More risk-prone が弱くはあるが条件次第で見られることが分かった。また、More risk-averse/prone の境目となる条件式を導き出すことができた。このことは、生物のリスクに対する振る舞いを理解するうえで大きな飛躍であり、環境変動下での行動を理解するうえでも重要なものであると考えられる。今後は個体の状態(空腹・満腹)が意思決定に及ぼす影響を解析する必要がある。

5. 参考文献

- [1] Ito H, Uehara T, Morita S, Taiknaka K and Yoshimura J (2013) Foraging behavior in stochastic environments. *J. Ethol.* 31: 23-28.
- [2] Lima SL, Valone TJ, Caraco T (1985) Foraging efficiency-predation risk trade-off in the grey squirrel. *Anim. Behav.* 33: 155-165.
- [3] Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging Theory*. Princeton, NJ: Princeton University press.
- [4] Yoshimura J, Clark CW (1991) Individual adaptations in stochastic environments. *Evol. Ecol.* 5: 173-192.