

論文要旨

第 1 部．限界値定理の理論的背景とオペラントシミュレーション研究の展望

採餌行動と最適採餌理論

生物学の一分野である行動生態学は，ある行動の環境に対する適応度を研究対象としている。その中でも，動物の採餌行動に関する研究が重要視されてきた。MacArthur & Pianka (1966) が提唱した最適採餌理論 (optimal foraging theory; OFT) は，採餌行動の定量的分析を可能にしたという点で，その後の研究に大きな影響を及ぼした。OFT は，自然選択の結果，動物の行動は環境に対する適応度を最大化するような合理的なものとなっているという仮定に基づいている。また，OFT は，採餌行動のどのような側面を扱うか (決定)，何を環境に対する適応度の指標とするのか (通貨)，どのような採餌場面に対して適用できるのか (制約条件)，といった要素により定式化されている。

限界値定理

本研究は，OFT のうち，餌場利用モデルとして現在でも重要視されている Charnov (1976b) の限界値定理に焦点を当てた。限界値定理は，枯渇餌場が点在する環境において、動物がいつ餌場を離れるべきかという決定を対象とし，単位時間あたりのエネルギー利得 (エネルギー利率) を通貨とする。また，「他個体との競合はない」，あるいは「餌場以外で餌を得ることはない」

などの制約条件が設定されている。限界値定理は、「餌場の採餌効率性が採餌環境全体の平均効率まで低下したときに、動物は現在の餌場を離れる」という理論的枠組みに基づいて定式化されている。

生物学における研究

限界値定理においては、採餌行動に関わる変数が明示されており、それらを操作することによりモデルの妥当性を検証可能である。このため、生物学において、限界値定理の妥当性について、多くの研究が行われてきた（例えば、Cowie, 1977; Krebs, Ryan & Charnov, 1974; Tentelie, Desouhant, & Fauvergue, 2006）。例えば、Cowie (1977) や Krebs, et al. (1974) は、人工物により自然場面を模した実験室シミュレーションにより、動物の採餌行動が限界値定理の予測と傾向的に一致することを示した。すなわち、これらの研究は、限界値定理の妥当性を支持している。

オペラントシミュレーションを用いた研究

心理学においても、限界値定理について多くの研究が行われている。その中で、採餌行動をオペラントと見なした実験室シミュレーションの有効性が、生物学と心理学の双方で主張されている（Lea, 1981; Shettleworth, 1988; Stephens & Krebs, 1986）。これらのオペラントシミュレーションの利点として、採餌環境を正確に設定できる点や、採餌行動を厳密に測定できる点が挙げられる。すなわち、オペラントシミュレーションに

より，限界値定理の妥当性について定量的分析が可能となる。オペラントシミュレーションによる研究の多くは，限界値定理の妥当性を支持するとともに，限界値定理を拡張する必要性があることを示唆した（例えば，Hackenberg & Hineline, 1992; Redhead & Tyler, 1988; Wanchisen, Tatham, & Hineline, 1988）。

限界値定理研究から導出される研究課題と本研究の目的

限界値定理は，様々な制約条件に基づき定式化されるため，簡略化された採餌場面における行動を対象としている。しかしながら，現実の採餌場面では，限界値定理が想定していない変数が行動に影響を及ぼしている可能性は十分に考えられる。したがって，このような変数の効果について検証し，より広汎な採餌場面に適用可能となるように，モデルを拡張していくことが求められる。

従来の研究は，採餌行動によって消費されるエネルギー量の代替変数として，反応数や反応従事時間を測定している。限界値定理本来の通貨がエネルギー利率であることを考慮すると，限界値定理の妥当性を定量的に分析するためには，エネルギー消費量を厳密に扱う必要がある。このため，オペラント行動における消費エネルギー量を制御できる手続きが求められる。

以上の研究課題に基づき，本研究は，限界値定理の適用可能性について検証すること，および消費エネルギー量を制御変数とする新たなオペラントシミュレーション手続きを開発することを目的とした。

第 2 部．オペラントシミュレーションによる採餌行動の実験的分析

実験 1: 枯渇場面におけるハトの採餌行動-オペラントシミュレーションの適用可能性と限界値定理の妥当性について-

・ 目的

限界値定理の適用条件を厳密に満たしたオペラントシミュレーションにより，限界値定理の妥当性を検証することを目的とした。

・ 方法

終環に FR と PR を配した並立連鎖スケジュールを用いた。餌場間における移動を表す FR スケジュールを完遂すると，枯渇餌場を表す PR スケジュール（初期値 1，ステップ 5）の設定値を初期値にリセットするが，餌は提示されなかった。すなわち，本実験の手続きは，餌場以外で餌を得ることは無いとする制約条件を満たしていた。実験条件として FR 値（15, 60, 120）を操作した。

・ 結果と考察

FR 値の増加に伴い餌場居留時間は系統的に増加する傾向を示した。したがって，本研究結果は，限界値定理の予測と傾向的に一致している。しかしながら，ハトは限界値定理による予

測値よりも長く餌場に居留する傾向を示した。このような実測値と予測値との差は，限界値定理にフリーパラメータの K を挿入することによって分析できた。すなわち，本実験は，限界値定理の妥当性および拡張性を示唆した。ただし，本実験では消費エネルギー量の代替として反応数に基づいて採餌行動の分析を行った。このため，限界値定理の妥当性について厳密な定量的分析を行うには制限があることが示唆された。

実験 2：消費エネルギー量を制御変数とする強化スケジュールと FR スケジュールとの等価点

・ 目的

多くの OFT は，エネルギー量に基づいて採餌行動を予測する。しかしながら，これまでの研究においてエネルギー量を厳密に扱ったものは散見される程度である。本実験は，オペラント行動における消費エネルギー量を制御変数とする強化スケジュール（AE スケジュール）を開発し，オペラントシミュレーションとしての有効性を検証した。

・ 方法

本実験では，消費エネルギー量の指標として，2 反応間の時間と距離により，反応間エネルギー量（IRE）を算出した。調整手続きにより，AE スケジュールと，従来の研究で多用されてきた FR スケジュールとの等価点を測定した。調整手続きにおいて，被験体であるハトは，FR 値を基準として AE 値の調整

を行った。FR 値について、3つの条件を設定した(FR15, FR30, FR60)。

・結果と考察

FR 値の増加に伴い、等価点としての AE 値は系統的に増加することが示された。さらに、AE スケジュールが 1 強化あたりの総 IRE に対し、系統的な効果をもたらすことが示された。すなわち、AE スケジュールと FR スケジュールとの間に、系統的な等価関係のあること、および AE スケジュールが OFT を検証するための手続きとして有効であることが示唆された。

総合考察

・オペラントシミュレーションの有効性について

採餌行動に対し OFT を適用する場合、そのモデルを構成する決定、通貨、および制約条件を満たした採餌場面を設定する必要がある。実験 1 における採餌場面は、決定および制約条件を満たしており、通貨についても、条件付きではあるものの、満たしていた。したがって、実験 1 の手続きは、採餌シミュレーション手続きとして理論的に妥当であると考えられる。さらに、実験 2 では、限界値定理本来の通貨であるエネルギー量を制御変数とする手続きを開発し、採餌シミュレーションとして適用可能であることを示した。すなわち、一連の実験により、限界値定理の妥当性を検証する上で、オペラントシミュレーションが有効な手続きであることが示唆された。

・ 限界値定理の妥当性

限界値定理によると，餌場間の移動時間が長いほど餌場居留時間は長くなることが予測される。本研究の実験 1 や，同様の手続きを用いた先行研究は，この予測と傾向的に一致する結果を示した。他方，これらの研究は，餌場居留時間の実測値が限界値定理の予測値よりも一貫して長くなる傾向を示した。このような実測値と予測値との差は，限界値定理にフリーパラメータ K を挿入した修正モデルにより記述できた。 K を規定する要因は，限界値定理における通貨の問題，および限界値定理の拡張性といった視点から分析できると考えられる。

・ 今後の研究課題

本研究において，AE 値とオペラント行動における消費エネルギー量との系統的な関係は，1 強化あたりの総エネルギー量においてのみ示された。限界値定理の妥当性について定量的分析を行うためには，消費エネルギー量をより正確に制御できるように，AE スケジュールを改良することが要請される。そのためには，設定値が固定的である単一スケジュールを用いて，消費エネルギー量に及ぼす効果を系統的に分析する必要があるだろう。

本研究や同様の手続きによる先行研究の結果は，限界値定理の修正モデルにより記述できることを示した。修正モデルにおける K を規定する要因として，限界値定理で想定されていない変数の効果が考えられる。研究結果を考慮すると，限界値定理に新たに挿入するべき変数として，餌場の枯渇速度や，エネルギー

ギー利率を算出する際の時間枠の範囲が考えられる。したがって、今後の研究では、これらについて検証し、限界値定理をより包括的なモデルに拡張する必要があるだろう。