

博士論文

デンショバトにおける最適採餌行動の
実験的行動分析
-限界値定理の適用可能性と拡張性の検証-

2013 年度

古野 公紀

目次

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	1
1. はじめに	1
2. 採餌行動と最適採餌理論	3
2.1. 行動生態学とは	3
2.2. 採餌行動と最適採餌理論 (OFT)	3
2.2.1. 決定	4
2.2.2. 異行動間評価変数	5
2.2.3. 制約条件	6
3. 限界値定理について	7
3.1. 限界値定理における 3 つの要素	7
3.2. 限界値定理の内容	8
3.3. 限界値定理による予測	11
3.3.1. 採餌環境の餌密度	11
3.3.2. 餌場間の移動時間	13
4. 生物学における研究	15
4.1. 採餌環境の餌密度	15
4.2. 餌場間の移動時間	16
4.3. 採餌場面以外での適用について	17

5. オペラントシミュレーションを用いた研究	19
5.1. オペラント行動とは	19
5.2. オペラント行動と強化スケジュール	22
5.2.1. 4種の基本的間欠強化スケジュール	22
5.2.2. 複合強化スケジュール	25
5.2.3. オペラント行動における反応次元と分化強化 ...	29
5.3. オペラントとしての採餌行動	30
5.3.1. 理論的妥当性	30
5.3.2. 方法論的利点	31
5.3.3. Lea (1979) の研究	32
5.4. オペラントシミュレーションによる限界値定理の検証	35
5.4.1. 採餌環境の餌密度の効果に関する実験室シミュレ ーション	36
5.4.2. 餌場間の移動時間に関する実験室シミュレーショ ン	38
5.4.3. 移動時間の変動性	40
6. 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	42
6.1. 限界値定理に関する検討すべき研究課題	42
6.1.1. 限界値定理の理論的発展性	42
6.1.2. オペラントシミュレーション手続きの改良	43
6.2. 本研究の目的	45

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	46
1. 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-	46
2. 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	66
3. 総合考察	87
3.1. オペラントシミュレーションの有効性について	87
3.1.1. シミュレーション手続きとしての理論的妥当性	87
3.1.2. エネルギー量について	92
3.2. 限界値定理の妥当性	95
3.2.1. 限界値定理における理論的枠組みについて	95
3.2.2. 定量的分析について	96
3.3. 今後の研究課題	101
3.3.1. エネルギー量を制御変数とする強化スケジュール	101
3.3.2. 限界値定理の修正および拡張	103
3.4. まとめ	106
付録	110
引用文献	113

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（参考文献：古野，2009）

1. はじめに

生物学の一分野である行動生態学では、動物の多岐にわたる行動の中で、「餌をとる」行動、すなわち動物の採餌行動に関する研究が重要視されてきた。特に、MacArthur & Pianka（1966）により提唱された最適採餌理論（optimal foraging theory; OFT）は、個体の採餌行動を定量的に予測および分析することを可能にしたという点で、その後の採餌行動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、環境に対する適応度の指標はどれにするのか、どのような採餌場面に対して適用できるのか、といった要素により定式化されている。したがって、OFTにおいては、採餌行動に関わる諸変数が明示されており、それらの変数を操作することによりモデルの妥当性を実証することが可能である。そのため、モデルの妥当性について多くの研究が行われてきた（例えば、Collier & Rovee-Collier, 1981; Kacelnik, 1984; McNamara & Houston, 1984; Nonacs, 2001）。それらの研究の中で、オペラント条件づけの手法を用いた採餌行動の実験室シミュレーション研究の有効性が、生物学および心理学の双方の分野において主張されている（Kamil & Sargent, 1981; Lea, 1981; 内田・

伊藤, 1997)。

本研究は、OFTのうち、餌場利用に関する古典モデル（粕谷, 1996）として現在でも重要視されている Charnov (1976b) の限界値定理（**marginal value theorem**）に焦点を当てた。第1部では、限界値定理の理論的背景を述べ、オペラント心理学の方法論を取り入れた手続きによりシミュレーションした実験室研究を取り上げ、その有効性について展望する。その上で、オペラントシミュレーション研究による貢献が期待できる研究課題としてとして限界値定理の理論的発展性の検証、およびモデルの妥当性をより厳密に検証するための手続きの開発の2点を指摘し、これらを本研究の目的として提示する。第2部では、これらの研究目的に基づく2つの実験を行い、限界値定理の妥当性および拡張性の実験的検証、および消費エネルギー量を変数とする強化スケジュールの採餌シミュレーション手続きとしての適用可能性について検討する。

2. 採餌行動と最適採餌理論

2.1. 行動生態学とは

生物学の一分野である行動生態学は、自然場面における動物のある行動が現在何のために使われているのか、あるいはその行動がどのようにして個体の繁殖と生存に役立つのかといった問題を扱う。すなわち、行動生態学は、行動の機能、その中でも特に環境に対する適応を研究対象とする。したがって、行動生態学では、ある行動パターンが生存と繁殖の上で有利であるか、さらに、有利・不利が何によって規定されるのかを問題とする。

2.2. 採餌行動と最適採餌理論 (OFT)

行動生態学では、環境に対する適応度という観点から様々な行動の機能について分析する。その中でも、生活環境の中で餌を採るという行為、すなわち採餌行動は、行動生態学において重要な研究対象と見なされている。その理由として、ほとんど全ての動物が採餌をするという点 (Lea, 1981)、および採餌行動が個体の生存において最も基本的な行動であるという点 (伊藤・山村・嶋田, 1992) が挙げられる。加えて、採餌行動はその他の行動と比較して、環境に対する適応度の指標が測定しやすいという特徴を持つ (Krebs, Houston, & Charnov, 1981)。したがって、行動の定量的分析を目的とした場合、採餌行動は行動生態学における研究対象として最適な条件を満たしているといえよう。

動物は、自身のおかれている生活環境において餌を採る際、

どの餌を採るのか、いつ餌場を離れるのか、あるいは、どのような経路で餌を探索するのか、といった様々な問題に直面する。MacArthur & Pianka (1966) に端を発する最適採餌理論 (OFT) は、これらの問題を分析するために構築された数量的モデルである。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定式化されている。また、採餌場面における様々な変数の中から採餌行動に影響を及ぼすと仮定される変数のみを取捨選択し、大幅に簡略化された採餌環境を、OFT の適用条件としている。採餌行動のどのような問題を扱うのかによって OFT には様々な種類のものがあるが、どの OFT も共通して、決定 (decision)、異行動間共通評価変数 (currency)、および制約条件 (constraint) の 3 つの要素により構成されている (Stephens & Krebs, 1986)。

2.2.1. 決定

採餌場面において動物は、どの餌をとるのか、いつまで餌場に留まるのか、といった様々な選択に迫られる。OFT では、このような採餌行動を構成する種々の選択を決定と呼ぶ。また、決定とは、「A という種類の餌をとる」、あるいは「餌場に 5 分留まる」といった、ある一つの時点での選択ではなく、「どの餌を選択するか」、あるいは「いつ餌場を離れるか」といった、選択の種類のことを示す。多くの OFT において、1 種類の決定のみが扱われる。

OFT は採餌行動を数量的に扱うモデルであるため、例えば

「どの餌を選択するか」という決定について扱うモデルでは、動物が獲得した餌の中で任意の種類が占める割合や、動物が任意の種類に遭遇したときにその餌を採る確率などの変数が測定される (Emlen, 1966; MacArthur & Pianka, 1966)。また、「いつ餌場を離れるか」という決定を扱うモデルにおいては、ある餌場において費やした時間、すなわち餌場居留時間 (patch residence time; T_p) が変数として用いられる (Charnov, 1976b)。これらの決定に関連して測定される変数のことを決定変数と呼ぶ。

2.2.2. 異行動間共通評価変数

OFT は、動物が環境に対して最適な行動を振る舞うことを予測する。動物の行動が最適であるか否かを評価するためには、その行動が、環境に対してどの程度適応的であるかを知る必要がある。また、採餌行動は、餌場の選択、エサの選択、餌場間の移動などの様々な要素で成り立っているため、これらの要素の環境に対する適応度を共通の指標により評価しなければならない。このような採餌行動における種々の要素の適応度を評価するための共通指標となるものが異行動間共通評価変数(以下、評価変数と略記する)である。

OFT によると、動物は環境に対して最も適応的な行動をふるまうことを予測する。すなわち、動物は評価変数の最も高くなる行動をし続けるという方略をとることになる。例えば、ある環境において「餌場居留時間 10 分」という決定変数の評価変数が最も高い場合、動物は餌場に 10 分留まり採餌を続けると

いう行動パターンを繰り返すことが予測される。

2.2.3. 制約条件

OFTを構成する3つ目の要素は制約条件である。制約条件には、モデルが適用できる採餌場面を規定するものや、動物の生物学的特徴に由来するものがある（Krebs & Davies, 1987 山岸・巖佐訳 1991; Stephens & Krebs, 1986）。前者は、「餌場以外で餌を得ることはない」、あるいは「餌場内に餌は均一に分布する」といったものが挙げられる。後者の例として、「動物が採餌してられる時間は有限である」、あるいは「動物は一度に一つ、あるいは一塊の餌しか食べることはできない」などが挙げられる。

制約条件は、評価変数と決定の変数との関係を規定するものである。このため、動物の採餌行動を正確に評価するためには、モデルに対して適切な制約条件を設定する必要がある。例えば、色覚を持たない動物の「餌の選択」を扱うモデルにおいては、「餌の色が餌の選択に影響を与えない」という制約条件を設定する必要があるだろう。この制約条件の下で評価変数を算出する際は、餌の形や大きさ等の要因の効果を考慮に入れる必要があるが、餌の色の要因は除外すべきである。

3. 限界値定理について

MacArthur & Pianka (1966) の研究以来, 様々な OFT が提唱されてきたが, その中でも Charnov (1976a, 1976b) によって提唱された 2 つの古典モデルは採餌行動研究に大きな役割を果たしてきた。1 つ目は, 様々な種類の餌があるときにどの餌を選択するかを扱う最適食餌モデル (Charnov, 1976a) であり, 2 つ目は, 採餌環境において餌場が点在する場合, 各々の餌場でどのように採餌するかを扱う最適餌場利用モデル (Charnov, 1976b) である。特に 2 つ目の餌場利用に関するモデルは, 限界値定理と呼ばれている。

3.1. 限界値定理における 3 つの要素

動物が生息する採餌環境には, 餌のとれる場所 (餌場) がいくつも存在し, これらの餌場内には複数の餌が存在している。餌場内における餌の個数は有限であるため, 餌場内の餌密度は, 動物が餌場に居留し採餌し続ける時間の長化にともない減少していく。このような枯渇する餌場において, いつ動物が居留している餌場を立ち去り次の新しい餌場に移動するのかという問題を扱うモデルとして, Charnov (1976b) は限界値定理を提唱した。すなわち, 限界値定理では「いつ餌場を離れるか」という決定を扱い, その変数として餌場居留時間 (T_p) を採用している。また, 任意の餌場居留時間の適応度を評価するために, 単位時間あたりのエネルギー利得, すなわちエネルギー利率 (E/T) を評価変数とする。エネルギー利得は, 餌から得た摂取エネルギーの総量と採餌行動により消費したエネルギーの総量と

の差であり，このエネルギー利得を採餌行動に費やした総時間（ T ）で除すことによりエネルギー利率は算出される。

さらに，限界値定理の構築に当たり，採餌環境に関して以下の制約条件が設定されている；

- (a) 動物は，餌場の密度，餌場の枯渇速度，および餌場間の移動時間など，採餌環境に対する完全な情報を持つ。
- (b) 採餌する動物は 1 個体であり，他個体との競合，あるいは他種から捕食される危険はない。
- (c) 餌場以外で餌を得ることはできない。
- (d) 同一の餌場に 2 回以上訪れることは無い。
- (e) 採餌時間は無限，あるいは相当長い。

3.2. 限界値定理の内容

限界値定理によると，ある時点における餌場の採餌効率を示す瞬間捕獲率が，採餌環境全体における採餌行動の平均効率を示す限界値まで低下したときに餌場を離れることにより，エネルギー利率が最適となる。この関係は，餌場の餌密度と餌場間の移動時間により求めることができる。

採餌により枯渇する餌場においては，動物が餌場に留まる時間にともない，獲得する餌の累積量は増加するが，餌場内の餌密度は低下していく。そのため，動物が枯渇する餌場に居留する時間（ T_p ）と，採餌により獲得した餌から摂取できるエネルギーの累積量（ h ）との関係を表す関数（ $h(T_p)$ ）は，負の加速

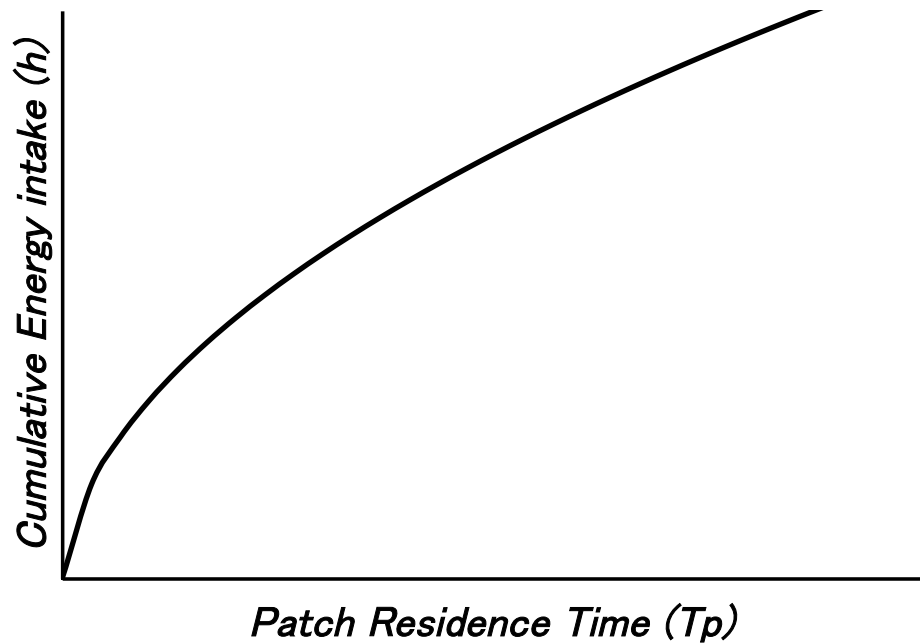


Figure 1.1. The relationship between cumulative energy intake and patch residence time.

曲線を示す (Figure 1.1)。また、動物が移動したり、餌場内で採餌を行う際に、それらの行動に従事する時間に伴いエネルギーを消費する。したがって、採餌行動におけるエネルギー利率を算出するためには、これらの消費エネルギー量を考慮に入れる必要がある。関数 $h(T_p)$ に、採餌行動によって消費されるエネルギー量を含めた場合、餌場居留時間とエネルギー利得 (E) との関係 ($E(T_p)$) は、以下の式により表される。

$$E(T_p) = h(T_p) - E_{Tp} \cdot T_p \quad (1.1)$$

ここで E_{Tp} は、餌場居留中の単位時間あたりの消費エネルギー量を示す。餌場内での枯渇に伴い餌から摂取できるエネルギー量が減少していくため、ある時点で採餌行動による消費エネルギー

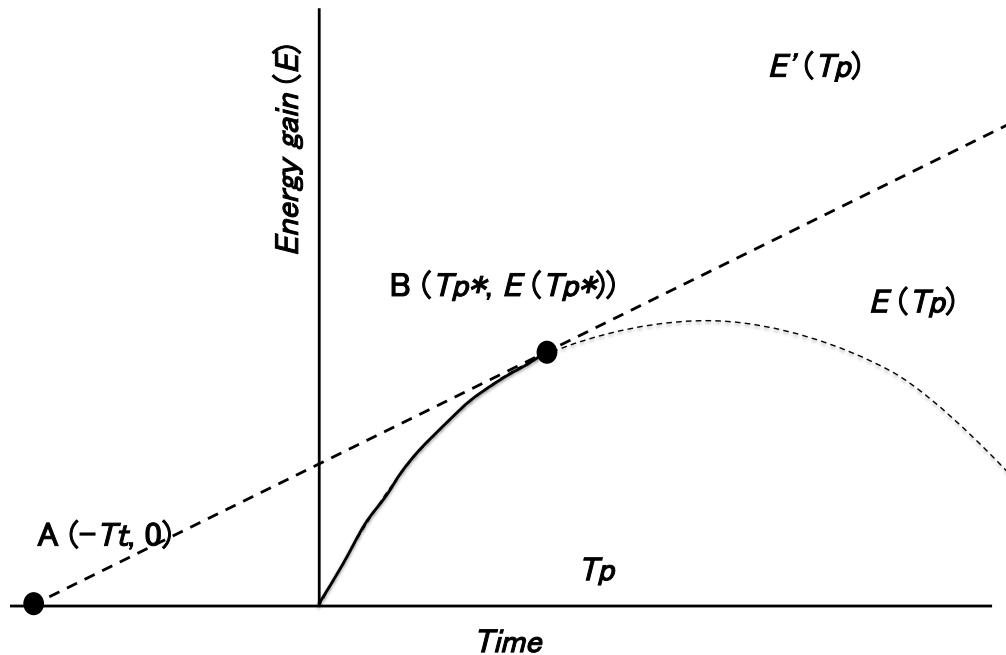


Figure 1.2. Graphical solution for the optimal patch residence time in marginal value theorem.

ギー量が摂取エネルギー量を上回るようになる。したがって、Figure 1.2 に示すように、関数 $E(Tp)$ は上に凸の曲線となる。また、瞬間捕獲率は、ある瞬間における単位時間あたりのエネルギー利得を示す。したがって、ある時点における餌場の瞬間捕獲率は、関数 $E(Tp)$ の接線の傾き ($E'(Tp)$) により表される。Figure 1.2 から、餌場居留時間の増加に伴い関数 $E(Tp)$ の接線の傾きは減少し、瞬間捕獲率は低下する。限界値定理によると、限界値は、エネルギー利得、すなわち移動時間と餌場居留時間との合計時間あたりのエネルギー利得が最大となる時点での瞬間捕獲率である。このため、関数 $E(Tp)$ と、採餌環境における餌場間の移動時間の平均値 (Tt) により、限界値を求めることができる。Figure 1.2 の x 軸上の点を $A(-Tt, 0)$ 、関数 $E(Tp)$ 上の任意の点を $B(Tp^*, E(Tp^*))$ とすれば、直線

AB は関数 $E(Tp)$ の接線を表し、直線 AB の傾き ($E'(Tp^*)$) は限界値を示す。これらの関係は、式 (1.2) により表される。

$$E(Tp^*) / (Tt + Tp^*) = E'(Tp^*) \quad (1.2)$$

したがって、式 (1.2) における点 B の x 座標の値 (Tp^*) は、エネルギー利率が最適となる餌場居留時間を示す。また、式 (1.2) を Tp^* について解くと、以下の式 (1.3) が導出される。

$$Tp^* = E(Tp^*) / E'(Tp^*) - Tt \quad (1.3)$$

すなわち、限界値定理は、餌場を表す関数 $E(Tp)$ および餌場間の移動時間 (Tt) から、最適な餌場居留時間 (Tp^*) が一義的に算出できることを示している。

3.3. 限界値定理による予測

限界値定理は枯渇場面における動物の採餌行動を数量的に予測することが可能である。本節では、より具体的な採餌場面に関して、限界値定理における式 (1.2) により導出される予測について述べる。

3.3.1. 採餌環境の餌密度

限界値定理は、低餌密度の餌場で構成されている貧採餌環境と、高餌密度の餌場で構成されている豊採餌環境とを比較したとき、餌場間の移動時間 (Tt) 採餌環境の質は、図中の関数 $E(Tp)$

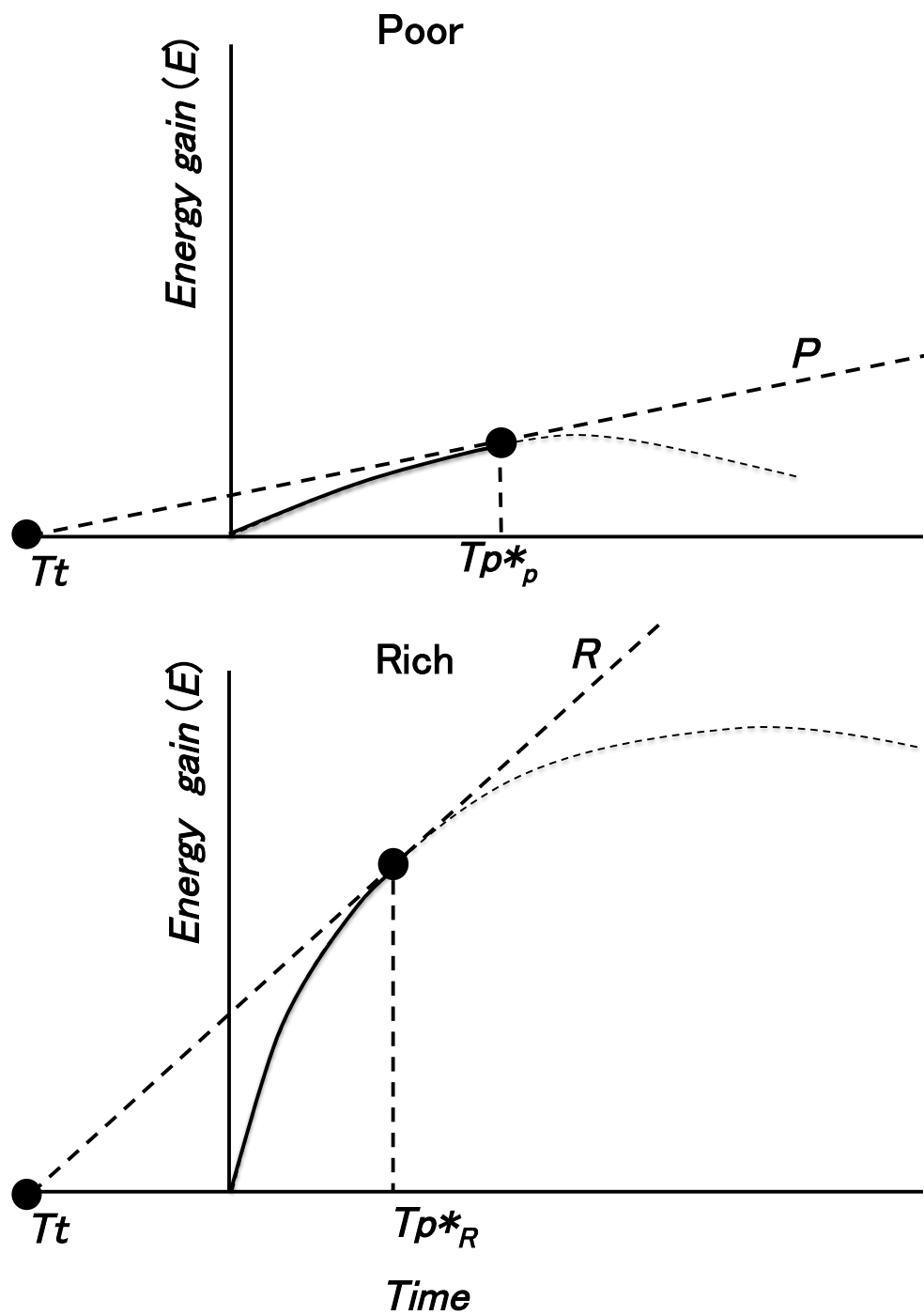


Figure 1.3. A comparison of poor and rich foraging situations.

の勾配により表される。が両採餌環境間で同一であるなら、豊採餌環境における限界値のほうが高いことを示す。これらの関係は、Figure 1.3により導出される。Figure 1.3は、貧採餌環境（上図）および豊採餌環境（下図）それぞれにおけるエネルギー利率関数（ $E(Tp)$ ）を示している。貧採餌環境における餌場の餌密度は低いため、勾配の緩やかな関数となる。他方、豊採餌環境における餌場の餌密度は高いため、勾配の急な関数となる。餌場間の移動時間が両採餌環境間で同一の値（ Tt ）である場合、点 Tt からそれぞれの関数へ接線を引くことにより限界値を求めることができる。貧採餌環境における接線を P 、豊採餌環境における接線を R とすると、接線 R の傾きは接線 P の傾きよりも明らかに急である。したがって、それぞれの接線の傾きが限界値を示すため、採餌環境の質が良いほど限界値は高いということが示される。さらに、それぞれの接点の x 座標、つまり貧採餌環境における最適な餌場居留時間（ Tp^*_p ）と豊採餌環境における最適な餌場居留時間（ Tp^*_R ）とを比較すると、貧採餌環境のほうが（ Tp^*_p ）が長いことが導出される。

3.3.2. 餌場間の移動時間

移動時間の長い採餌環境と短い採餌環境があり、両環境における餌場の関数 $E(Tp)$ が同一の場合、限界値定理は、移動時間（ Tt ）の長い採餌環境のほうが、最適な餌場居留時間は長くなることを予測する。この関係は Figure 1.4 から導出することができる。短い移動時間を Tts 、長い移動時間を TtL とする。上述の通り、最適な餌場居留時間は、移動時間を表す x 軸上の点

(Tt_s または Tt_L)から利得関数に引いた接線の接点におけるx座標(Tp^*_s または Tp^*_L)である。したがって、Figure 1.4より、 Tp^*_L は Tp^*_s よりも長いため、移動時間の長化に伴い、最適な餌場居留時間は増加することが予測される。

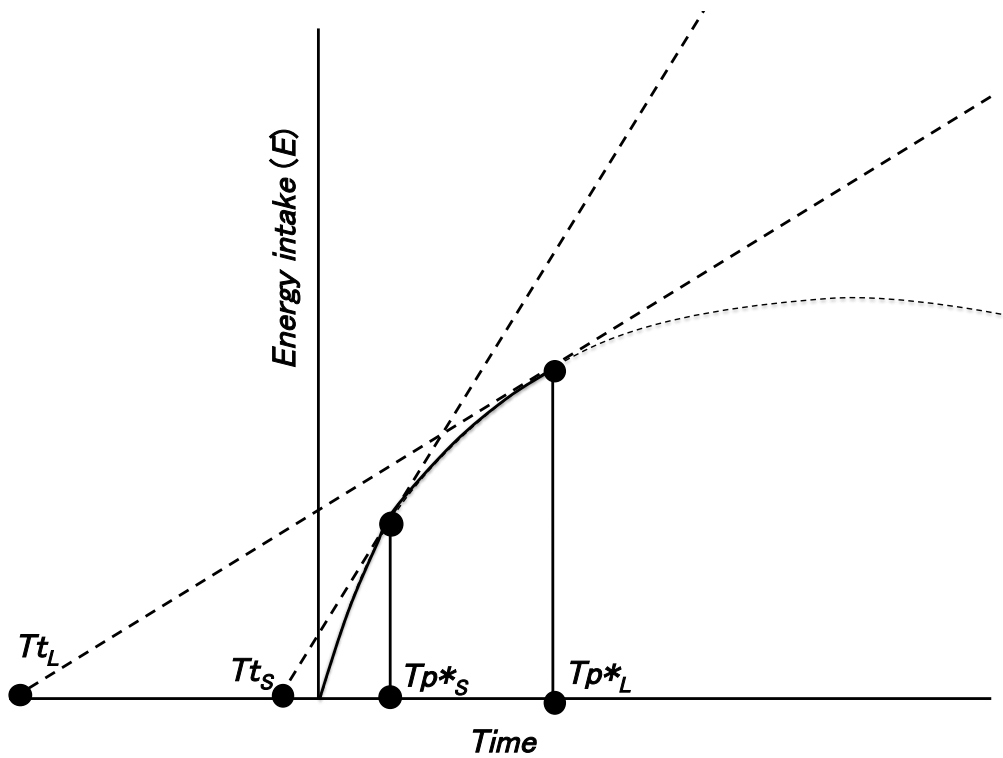


Figure 1.4. The effect of travel time on patch residence time.

4. 生物学における研究

限界値定理をはじめとする OFT の利点は、動物の行動を定量的に分析できる点にある (Krebs et al., 1981)。そのため、限界値定理の妥当性に関して、生物学においては、自然観察による研究 (Alonso, Alonso, Bautista & Munos-Pulido, 1995; Pyke, 1978), 人工的に餌場や採餌環境を設定した実験室研究 (Cowie, 1977; Goubaut, Outreman, Poinso, & Cortesero, 2005; Krebs, Ryan & Charnov, 1974; Tentelier, Desouhant, & Fauvergue, 2006), および理論的研究 (Hills & Adler, 2002; McNair, 1982; Nonacs, 2001) において検証されている。本章では、前章で述べた限界値定理による予測の妥当性について検証を行った研究を概観する。

4.1. 採餌環境の餌密度

Krebs et al. (1974) は、アメリカコガラを被験体とし、採餌環境の質が採餌行動に及ぼす効果について検証した。Krebs et al. (1974) は、1 つの実験室を採餌環境とし、その中に 5 本の人工的な木を設置した。木には何本かの枝がついており、それらのうちの 3 本の枝にはそれぞれ 4 つの人工的な松かさを設置した。この実験において、これらの松かさを餌場とした。それぞれの松かさの中には、餌としてゴミムシダマシの幼虫が入れられた。実験条件として、餌場内の餌個数が 1, 3, または 6 個である餌場によって構成される貧採餌環境と、餌場内の餌個数が 3, 6, または 12 個である餌場によって構成される豊採餌環境の 2 条件を設定した。Krebs et al. (1974) は、動物が

餌場を離れたときの餌場の瞬間捕獲率の指標として、あきらめ時間 (giving-up time; GUT) を測定した。GUT は、動物が餌場で最後に餌を獲得してからその餌場をあきらめて立ち去るまでの時間と定義される。動物が餌場で採餌を続け餌場の瞬間捕獲率が低下するほど、餌を獲得してから次に餌を獲得するまでの時間は増加する。この点を考慮すると、GUT は瞬間捕獲率の逆数となる。Figure 1.3 から、豊採餌環境よりも貧採餌環境の方が、動物が餌場を離れる時点での瞬間捕獲率、すなわち限界値 ($E' (T_p^*)$) は低いことが予測される。この予測に瞬間捕獲率の逆数である限界値定理の予測に GUT を当てはめると、豊採餌環境のほうが貧採餌環境よりも GUT が低くなることが導出される。実験の結果、採餌環境条件間で GUT を比較したところ、豊採餌環境における GUT は貧採餌環境における GUT よりも低くなることを示した。この結果は、採餌環境の質が高いほど、アメリカゴガラが餌場を離れたときの瞬間捕獲率は高かったことを示唆している。したがって、Krebs et al. (1974) は、採餌環境の餌密度と限界値との関係について、限界値定理の予測を支持する結果となった。

4.2. 餌場間の移動時間

Cowie (1977) は、シジュウカラを被験体とし、餌場間の移動時間と餌場居留時間との関係について検証した。Cowie (1977) は、Krebs et al. (1974) と同様に、実験室内に自然場面を模した採餌環境に設定して、実験を行った。実験室内には 5 本の人工的な木を設置し、それぞれの木の枝には 6 個のプラスチック

ク製容器を餌場として取り付けた。これらの餌場の中にはおがくずが入れられ、それぞれの中に餌となるゴミムシダマシの幼虫が6匹ずつ埋められていた。餌場となる容器には、開けやすさの異なる2種類のふたのうち、どちらか一方が取り付けられていた。実験室が狭く餌場間の距離を十分にとることが出来なかったため、Cowie (1977) は、ふたの開けやすさにより餌場間の移動時間を操作した。すなわち蓋を開けるまでの時間を移動時間の代替変数として測定した。また、以前の餌場を離れてから新しい餌場のふたを空けるまでの時間を移動時間、ある餌場に到着してからその餌場を離れるまでの時間を餌場居留時間とそれぞれ定義し、これらを従属変数として測定した。Cowie (1977) は、ある餌場での餌場居留時間と、その餌場に到着する直前の移動時間との関係について分析し、これらに正の相関関係があることを示した。この結果は、移動時間が長いほど、餌場居留時間は増加する傾向があることを示唆している。したがって、餌場間の移動時間 (Tt) と餌場居留時間 (Tt) との関係について、限界値定理の予測は支持された。

4.3. 採餌場面以外での適用について

限界値定理は採餌行動以外の行動に対しても適用できることが示されている (Kacelnik, 1984; Kasuya, 1982; Liu, Bernstein, & Thiel, 2009; Tentelier et al., 2006)。例えば、Tentelier et al. (2006) は、枯渇場面におけるアブラバチの産卵行動について実験を行った。アブラバチは寄生バチであるため、産卵の際は寄主であるアブラムシの幼虫に卵を産みつける。

Tentelier et al. (2006) は、キュウリの葉に一定数の幼虫が集住するコロニーを設定した。コロニー内の幼虫の数は有限であるため、アブラバチがコロニーに留まり産卵行動をし続けるほど、寄生されていない幼虫の数は減少していく。すなわち、この実験における幼虫のコロニーは、採餌場面における枯渴餌場と同様の特徴を備えていると考えられる。被験体のアブラバチが、最も距離の近い幼虫から 1cm 離れた状態が 1 分間続いた場合、コロニーから離れたものと見なし、その被験体はビンに入れられた。ビンに入れられてから一定時間経過後、被験体は、枯渴していない新しいコロニーに運ばれ、再び産卵行動を開始した。Tentelier et al. (2006) は、アブラバチがビンに入れられている時間をコロニー間の移動時間 (Tt) として操作し、アブラバチが移動後のコロニーに居留する時間 (Tp) に及ぼす効果について検証した。その結果、移動時間の増加に伴い、アブラバチがコロニーに居留する時間は増加する傾向を示した。すなわち、枯渴場面におけるアブラバチの産卵行動は、限界値定理の予測と一致する傾向を示した。このように、資源が餌以外の枯渴場面における行動に対しても、限界値定理は適用可能である。

5. オペラントシミュレーションを用いた研究

限界値定理や多くの OFT は、自然環境に存在する様々な変数のうち、採餌行動に関連すると仮定される環境変数のみを取り入れ、採餌行動の定量的予測を可能としている。生物学で行われてきた自然観察による研究や、自然場面を実験室内に模倣した研究は、限界値定理の予測をおおむね支持するものとなった。しかしながら、これらの研究は、独立変数の設定や従属変数の測定に際し、精密性や客観性といった点に制約があると考えられる (Zach & Smith, 1981)。このため、採餌行動をオペラントとみなした研究は、採餌行動を反応率や反応従事時間を通じて厳密に測定できる点、および弁別刺激や強化スケジュールにより採餌環境を正確にシミュレートできる点から、OFTを検証するための手続きとして有効な手法となりうる (Collier & Rovee-Collier, 1981)。本章では、このようなオペラント条件づけの手法を用いた実験室シミュレーション研究について概観する。

5.1. オペラント行動とは

オペラント行動は、環境に対する同一の結果により制御される反応のクラスと定義される (Catania, 1998; Ferster & Skinner, 1957; Skinner, 1953)。例えば「ドアを開ける」という行動には、右手で開ける、あるいは左手で開けるといった動作する身体箇所の違いや、ゆっくり開ける、あるいは素早く開けるといった反応における物理的次元の違いにより、様々なバリエーションの反応がある。ただし、これらの反応はいずれも

「ドアが開く」という同一の環境変化をもたらすため、「ドアを開ける」という同一のオペラント行動とみなされる。

オペラント行動は、環境における特定の刺激により誘発されるものではなく、生活体により自発される行動である。このため、生活体があるオペラント行動を自発する頻度の増減は、その行動の結果として生じる環境変化によって大きく左右される。このような、行動に随伴する環境変化と行動変化との関係を随伴性 (contingency) と呼ぶ。随伴性には、行動の生起頻度を増加させる強化 (reinforcement) と、行動の生起頻度を減少させる弱化 (punishment) の 2 つに分けられる。さらに、強化および弱化はさらに 2 種類に分類される。行動の増加がある刺激の出現によりもたらされた場合は正の強化、ある刺激が消失することによりもたらされた場合は負の強化である。また、行動の減少がある刺激の出現によりもたらされた場合は正の弱化、ある刺激が消失することによりもたらされた場合は負の弱化である。したがって、随伴性は 4 種類に分類することができる。

強化および弱化は、行動に何らかの刺激が随伴することにより生じる。行動に随伴することによりその行動の生起頻度を増加させる刺激を強化子 (reinforcer) と呼ぶ。強化子は、その提示が行動の増加をもたらした場合は正の強化子 (positive reinforcer)、その消失が行動の増加をもたらした場合は負の強化子 (negative reinforcer) と定義される。他方、行動に随伴することによりその行動の生起頻度を減少させる刺激を弱化子 (punisher) と呼ぶ (Catania, 1998; 小野, 2005)。弱化子は、その提示が行動の減少をもたらした場合は正の弱化子

(positive punisher), その消失が行動の減少をもたらした場合は負の弱化子 (negative punisher) と定義される。

多くのオペラント行動は, ある特定の条件下において高頻度で自発される (Reynolds, 1975 浅野訳 1978)。例えば, 交差点を横断するという行動は, 専ら信号が青のときに自発されるし, テレビのスイッチを消すという行動は, テレビの画面がついているときにのみ自発されるだろう。すなわち, オペラント行動の生起頻度は, 行動に先行する刺激の影響を受ける場合がある。このように, ある行動の生起頻度が, ある特定の刺激が存在しているときには高く, それ以外のときには低いという場合, その刺激が行動を制御しているという。また, 特定のオペラントの生起頻度を制御する刺激のことを弁別刺激 (discriminative stimulus) と呼ぶ。

弁別刺激は, 遺伝的・生得的に確立されているものではなく, 元来は行動に対して中性的な刺激であったものである。したがって, ある刺激が弁別刺激としてオペラント行動を制御するようになるには, 特定の手続きが必要となる。例えば, 「お座り」という音声刺激に対し, 座る反応を自発するようにイヌを訓練する場面を考えてみる。この場合, 「お座り」という音声刺激を提示したときにイヌが座る反応を自発したら, 強化子として機能することが確認されている刺激 (例えば餌など) を必ず提示し, その反応を強化する。他方, 音声刺激を提示していないときには, 座る反応を自発しても強化子を提示しない。このような手続きを繰り返すと, 次第にイヌは「お座り」と言う音声刺激が提示されたときには座る反応を自発するようになるが, 提

示されていないときにはほとんど反応を自発しないようになるだろう。すなわち、「お座り」という弁別刺激により，座る反応が制御されるようになったといえる。このように，弁別刺激とオペラント行動との関係は，その弁別刺激のもとで行動が強化され，弁別刺激がないもとでは強化されないという手続きを通じて確立される。

以上に見てきたように，オペラント行動は，弁別刺激，反応，および反応結果の3項を基本的な構成要素とする。これらの関係性を3項随伴性（three-term contingency）と呼ぶ（Figure 1.5）。ある行動の生起頻度を変化させるためには，3項随伴性を操作する必要がある。この手続きをオペラント条件づけ（operant conditioning）と呼ぶ。オペラント条件づけにおいては，特に反応と後続事象である反応結果との随伴性が重要となる。

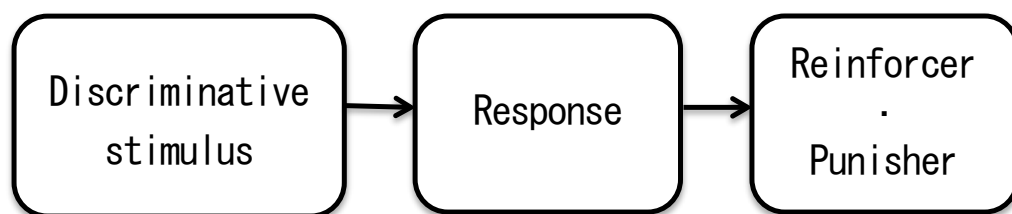


Figure 1.5. Schematic of three term contingency.

5.2. オペラント行動と強化スケジュール

5.2.1. 4種の基本的間欠強化スケジュール

ある行動が正の強化の随伴性におかれているとき，その行動が自発されるたびに強化子が提示されることもあれば，何回か自発しなければ強化子が提示されない場合もある。例えば，あ

る決まった餌場を探索する動物は、その餌場で餌を採ることができる場合もあれば、できない場合もあり得る。このように強化子が間欠的に提示される場合におけるオペラント行動については、強化スケジュール (schedules of reinforcement) に関する先行研究で精査されてきた (Ferster & Skinner, 1957)。

どのような条件下で、反応に対して強化子が提示されるかについて記述した規則のことを強化スケジュールという。1回の反応に対して、その都度強化子が随伴するものを連続強化 (continuous reinforcement; CRF) スケジュール、反応に対して時々しか強化しか随伴しないものを間欠強化 (intermittent reinforcement) スケジュールと呼ぶ。間欠強化スケジュールは、比率 (ratio) スケジュールと時隔 (interval) スケジュールの2種類に大別される。比率スケジュールとは、強化子の提示が自発される反応の数に依存する強化スケジュールである。ここでの比率とは、1回の強化に対する総反応数の比率のことをいう (Ferster & Skinner, 1957)。時隔スケジュールは、ある時間が経過した後自発された最初の反応に対して強化子が随伴する強化スケジュールである。通常、前の強化子提示からの時間経過が用いられる。比率スケジュールおよび時隔スケジュールは、それぞれ固定および変動という2種類に分けられ、以下に示す4種類の強化スケジュールに分類される。これらの強化スケジュールは基本的間欠強化スケジュールと呼ばれ、それぞれにおいて特徴的な行動傾向が見られることが知られている (Ferster & Skinner, 1957)。

1) 固定比率 (fixed ratio; FR) スケジュール 一定回数の

反応に随伴して強化子が提示される強化スケジュールである。例えば、FR20は、前の強化子から19回目までの反応に対しては強化子が提示されないが、20回目の反応に対して強化子が提示される。FRスケジュールにおいては、強化子提示後に反応休止があり、休止後は次の強化子提示まで休みなく比較的高頻度の安定した反応が自発される。

2) 変動比率 (variable ratio; VR) スケジュール 反応数に応じて強化子が提示されるが、強化子提示に必要とされる反応数が、強化子提示の度に变化する。例えば、VR20においては、5回目の反応に対して強化子が随伴することもあるが、35回目の反応に対して強化子が随伴することもある。このように、強化に必要とされる反応数は毎回变化するが、平均すると20回となる。VRスケジュールにおいては、強化子提示後の休止はなく、高頻度の安定した反応が自発される。

3) 固定時隔 (fixed interval; FI) スケジュール 前の強化から一定時間経過後の最初の反応に対して強化子が提示されるスケジュールである。例えば、FI15”では、前回の強化から15秒後に自発された最初の反応に対して強化子が随伴する。FIスケジュールは反応数には依存しないため、15秒経過するまでに何回反応しても、強化子が提示されることはない。FIスケジュールにおいては、強化子提示直後に反応休止が見られ、時間の経過に伴い加速度的に自発される反応の頻度は増えてい

くという反応傾向が示される。

- 4) 変動時隔 (variable interval; VI) スケジュール FI
 スケジュールと同様, 前回の強化からの時間に依存して強化子が提示されるが, その時間間隔は毎回変動する。例えば, VI15”では, 強化される反応が前の強化から5秒後の場合もあれば, 20秒後の場合もある。ただし, 前回の強化から強化子が提示される反応までの時間は平均すると15秒となる。VIスケジュールでは, 強化子提示直後の休止はなく, 比較的低頻度の安定した反応傾向が示される。

5.2.2. 複合強化スケジュール

強化スケジュールには, FR や FI などの単一の強化スケジュールを2つ以上組み合わせて構成される複合強化スケジュールがある。この節では, 複合強化スケジュールのうち, 代表的なものを3つ紹介する。

- 1) 連鎖 (chained) スケジュール 2つ以上の異なる強化スケジュールが決まった順序で提示され, 各強化スケジュールにはそれぞれ異なる弁別刺激が付加される。一連の強化スケジュールを全て遂行することにより, 強化子が提示される。例えば, 連鎖 FI20” FR30 では, まず A という弁別刺激が提示され, その20秒後に反応が生起すると, 直ちに B という弁別刺激が提示され, そこで30回の反応を行うと強化子が提示される。

動物の採餌行動は, 餌を見つけるまでの探索, 餌を見

つけてから実際に採るまでの獲得，あるいは餌を採ってから体内に取り込むまでの処理，といった様々な要素が連鎖していると思なされる（Collier & Rovee-Collier, 1981; Lea, 1979）。このような行動の連鎖は，連鎖スケジュールにより表すことができる。

- 2) 並立（concurrent）スケジュール 2つ以上の選択肢が提示され，それぞれに対して強化スケジュールが設定されている。これらのスケジュールは同時に独立で進行するため，一方の選択肢に対する反応は他方の選択肢に関係しない。例えば，並立 FI30” FR20 では，A という選択肢に対する反応が FI30” によって強化され，B という選択肢に対する反応は FR20 に従って強化される。ただし，FI30” と FR20 は独立に進行するため，A に対する反応数が，B における FR20 スケジュールでの反応数に加算されることはない。

自然の採餌場面において，動物は同時に 2つ以上の餌に遭遇する可能性がある。このとき，例えばそれぞれの餌が処理をするのに長時間かかるものであった場合，動物はどちらの餌を採るのか選択しなければならない。このような餌の選択事態は，並立スケジュールの特徴に近似している。

- 3) 並立連鎖（concurrent-chain; conc-chain）スケジュール 並立スケジュールと連鎖スケジュールを合成した強化スケジュールである。並立連鎖スケジュールは，初環（initial link）と終環（terminal link）の 2段階で

構成されている。初環においては、並立スケジュールと同様に、2つ以上の選択肢があり、それぞれにおいて強化スケジュールが独立に進行している。これらのうち、どれか1つの選択肢における強化スケジュールを満たすと、終環に移行する。終環においては、初環で満たした選択肢に連鎖している強化スケジュールのみが進行する。この終環における強化スケジュールを満たすことにより強化子が提示され、再び初環に移行する。Figure 1.6 に、ハトを用いたオペラント箱の実験手続きの例を示した。通常、ハト用のオペラント箱には、ハトのつつき反応を測定するための反応キーが取り付けられる。反応キーには、様々な色光を提示することができ、この色光を弁別刺激として使用する。Figure 1.6 の例では、初環において左右のキーに白色光が提示され、それぞれに **FI30** スケジュールが稼働している。例えば、初環の開始 30 秒後にハトが左キーをつつくと、右キーの色光が消灯し、左キーの色光が白から赤に変わり、終環の **FR30** スケジュールが開始される。終環で、左キーに対し 30 回つつくと強化子が提示され、再び初環が開始される。他方、初環において右キーの **FI30** スケジュールを満たすと、左キーの色光が消灯し、右キーの色光が白から青に変わり、終環の **VR30** スケジュールが開始される。

自然場面における動物は、常に様々な選択に迫られることになる。例えば、ある動物が採餌の最中に競合する

個体に遭遇した場合，競合個体を無視して採餌を続行する，競合個体に攻撃を仕掛ける，あるいはその餌場をあきらめ別の餌場に移動する，といったように様々な選択肢が考えられる。このような複数の行動が選択肢として存在している場合にどれを選択するかといった選択場面は，並立連鎖スケジュールによって表すことができる。

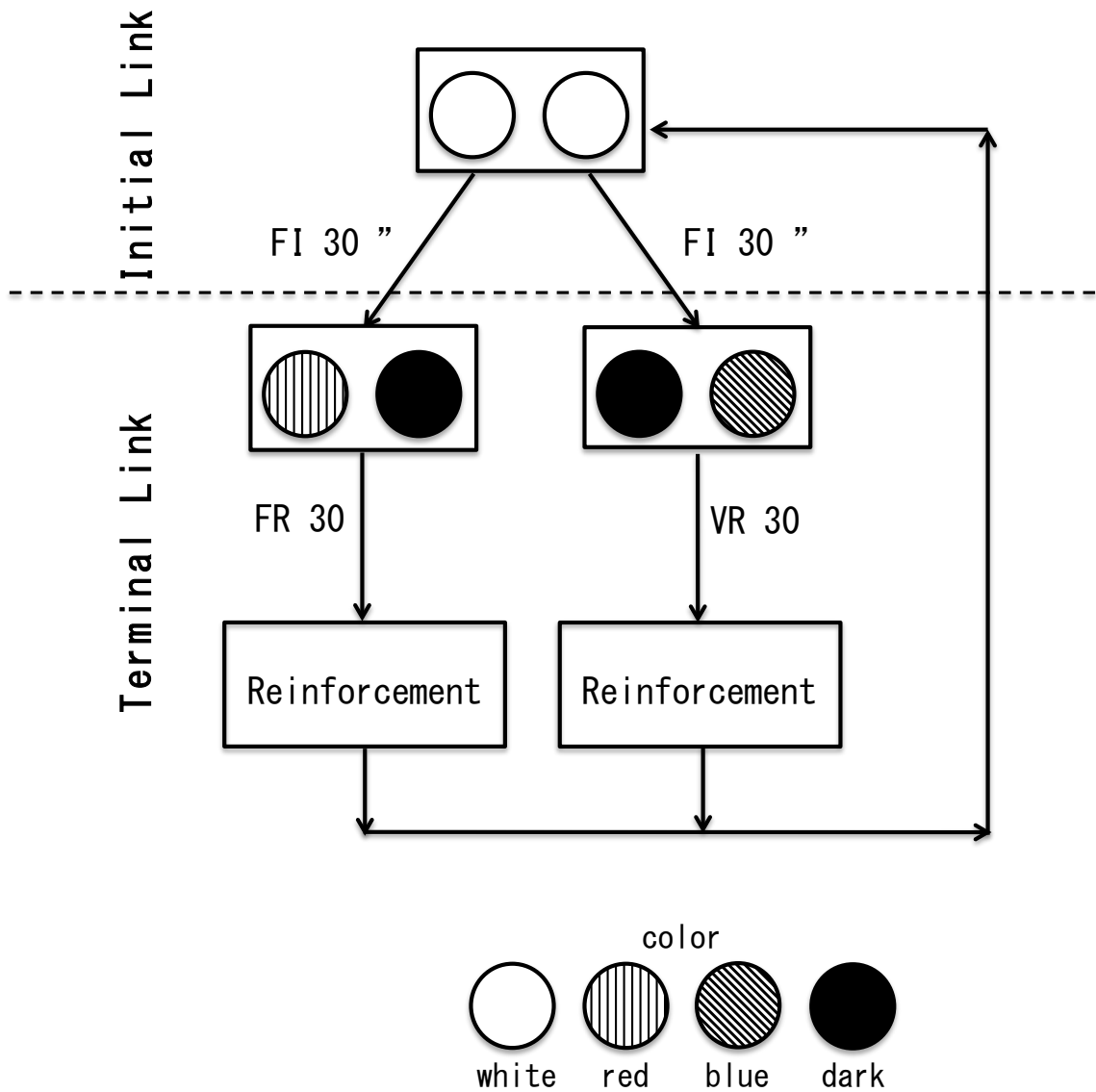


Figure 1.6. Schematic diagram of concurrent-chain schedules.

5.2.3. オペラント行動における反応次元と分化強化

先に述べたように、オペラント行動とは環境に対して同一の効果をもたらす反応のクラスであり、同一のオペラントクラス内には様々なバリエーションの反応が含まれる。このような個々の反応間の違いは、これらの反応を構成する物理的次元量、すなわち物理量の違いとして記述可能である。例えば、移動という同一のオペラントクラス内における、ゆっくりと歩く反応と素早く走る反応との違いは、速さという物理量の違いによるものだろう。また、50 m 走る反応と 100 m 走る反応との違いは、距離という物理量の違いによってもたらされるものである。これらの反応を構成する物理的次元のことを反応次元 (response dimension) という (Catania, 1998)。

反応次元の多くは、距離や速さといった連続量であるため、そのとりうる範囲は非常に広い。このような幅広い連続性を持った反応次元の中で、特定の範囲の反応次元を持つ反応の出現頻度を高めることは可能である。このように、ある一定の基準を満たした反応次元を持つ反応を選択的に強化し、それ以外の反応は強化しないことを分化強化 (differential reinforcement) という。オペラント行動における反応次元の多くは、分化強化スケジュールにより制御できる (茅野・小原・古野・小美野, 2007; Ferster & Skinner, 1957; 小原・茅野・古野・小美野, 2009; 古野・茅野・小原・小美野, 2009; Kramer & Rilling, 1970)。例えば、古野他 (2009) は、低頻度分化強化 (differential reinforcement of low rate of responding; DRL) スケジュール

が、ハトのつつき反応における時間次元に及ぼす効果について検証した。DRL スケジュールにおいて、操作体に対する 2 回のつつき反応を 1 試行とし、連続する 2 反応間の時間、すなわち反応間時間 (interresponse interval; IRT) がスケジュール設定値以上であれば、2 回目の反応に後続して強化子が提示された。IRT が DRL スケジュールの設定値以上であれば強化子が提示され、DRL 設定値未満であれば強化子は提示されず、次の試行に移行した。実験の結果、DRL 設定値の増加に伴い、IRT は系統的に増加する傾向を示した。この結果は、DRL スケジュールによりつつき反応の時間次元が制御可能であることを示唆している。また、時間次元以外にも、距離次元、位置次元、あるいは強度次元など多様な反応次元が、分化強化スケジュールにより制御可能であることが検証されている (Eckerman & Lanson, 1969; 茅野他, 2009; 小原他, 2009; Mitchell & Brener, 1991)。

5.3. オペラントとしての採餌行動

5.3.1. 理論的妥当性

ある動物の採餌行動において、何を主食とするのか、身体どの部位を使って餌を採るのかといった要素は、自然選択によって形作られてきた系統発生的要素である。他方、餌場にどれだけ留まるか、あるいは主食とする餌の中で主にどの種類の餌を採るのかといった要素は、ある個体が現在おかれている環境や、その個体の過去の採餌経験に依存して変化する。これらの採餌行動における個体発生的な要素は、行動の結果により大き

く影響されることから、オペラント条件づけにより形成されるものとみなすことができる (Dallery & Baum, 1991; Lea, 1981; Shettleworth, 1989)。さらに、Dallery & Baum (1991) は、自然場面におけるラットの餌探索行動と、実験室内でのレバー押しなどのオペラント行動とが機能的に等価であることを示した。このため、オペラント条件づけの手続きを用いて、採餌行動を、実験室内におけるオペラント行動によりシミュレートすることは十分可能であると考えられる。また、自然場面と比較し、実験室内では設定されている種々の変数をより厳密に操作することが可能である。したがって、自然場面における採餌行動を、実験室場面におけるオペラント行動によりシミュレートすることは理論的に妥当であると考えられる。

5.3.2. 方法論的利点

オペラントシミュレーション研究においては、餌場の選択や餌の処理などの自然場面における採餌行動の様々な要素を、キーつつき反応やレバー押し反応といった比較的単純なオペラント行動によりシミュレートしている (Cassini, Kacelnik, & Segura, 1990; Collier & Rovee-Collier, 1981; Dallery & Baum, 1991; Fantino, Abarca, & Ito, 1987; 伊藤, 1983; Kacelnik & Todd, 1992; Lea, 1979; Redhead & Tyler, 1988)。これらのオペラント行動は、(1) 反応が生じたか否かをオペラント箱内の操作体により正確に検出することが可能である、および (2) 1回の反応に時間を要さず、動物が繰り返し何回も自発することが可能である、といった特徴を持っている

(Skinner, 1953)。したがって、オペラントシミュレーションにおいては、1回の実験で多くのデータを正確に測定することが可能である。このため、実験室場面におけるオペラント行動が持つ特徴は、OFTの妥当性を定量的に評価するための従属変数として適した特徴を持っているといえよう。

オペラント行動は、時間、距離、あるいは位置などの様々な反応次元により構成されている。これらの変数は測定可能な変数であり、種々の強化スケジュールにより系統的に制御可能でもある（例えば、茅野他, 2009; 小原他, 2009; 古野他, 2009）。したがって、餌場居留時間や移動距離など、OFTで取り入れられている種々の変数を、オペラントシミュレーションにおいて定量的に操作、あるいは測定することにより、モデルの妥当性を厳密に評価することが可能である。すなわち、オペラント条件づけの手続きを用いた実験室シミュレーションは、OFTの妥当性を検証するための有効な手法になりうる（Collier & Rovee-Collier, 1981; Dallery & Baum, 1991; Lea, 1979）。

5.3.3. Lea (1979) の研究

オペラント条件づけの手続きを用いた採餌シミュレーションの最初期の研究として、Lea (1979) による研究が挙げられる。Lea (1979) は、採餌環境内にいくつもの種類の餌が存在するとき、どの餌を選択するのかという問題に関するOFT(例えば、Emlen, 1966; Charnov, 1976a; Stephens & Krebs, 1986) の妥当性を検証するため、オペラント条件づけの手続きを用いたシミュレーション手続きを開発した。この実験では、採餌行動を、

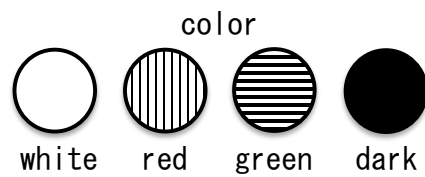
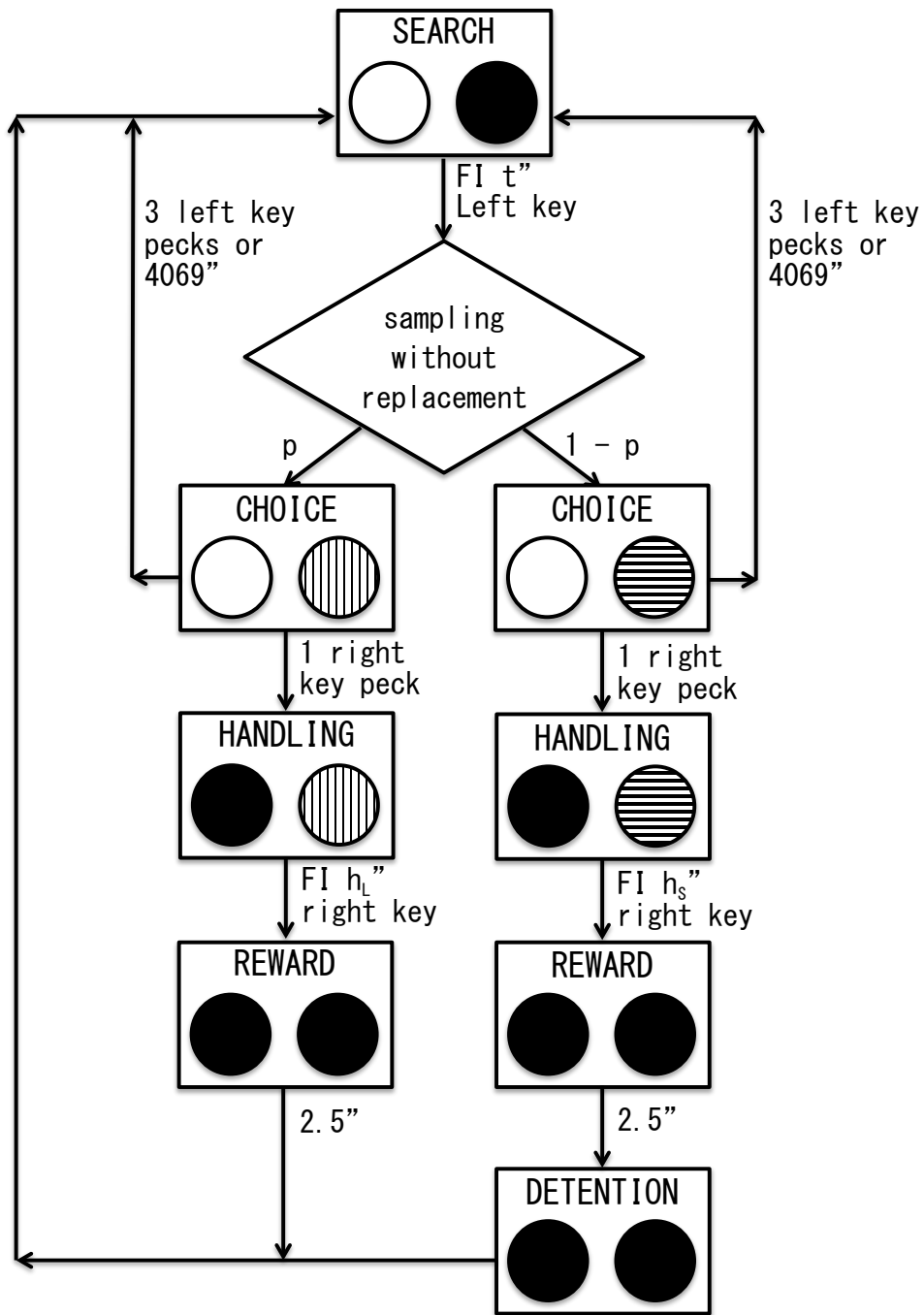


Figure 1.7. Flowchart for the procedure of Lea (1979).

(1) 餌を探す探索 (search) フェイズ, (2) 見つけた餌を採るか否かを決定する選択 (choice) フェイズ, および (3) 採った餌を処理する処理 (handling) フェイズの3つの要素に分け, それぞれに対応した強化スケジュールを設定した。Figure 1.7 は手続きの概略を示している。実験は探索フェイズから始まり, 探索フェイズには $FI\ t$ スケジュールが設定されていた。被験体のハトが, 探索フェイズが開始されてから t 秒経過後に左側のキーをつつくと, ある確率 (p) に従って右側のキーに赤または緑の色光が提示され, 選択フェイズに移行した。色光は, 処理時間の異なる餌を表す弁別刺激である。選択フェイズにおいて右キーを1回つつくと, 左キーの白色光が消灯し, 処理フェイズに移行した。他方, 選択フェイズにおいて左キーを3回つつく, または 4069 秒間どちらのキーに対しても反応がなかった場合, 探索フェイズに再帰した。処理フェイズにおいて, $FI\ h$ スケジュールにより強化子である餌が 2.5 秒間提示された。したがって, FI 設定値 (h) が, 任意の餌の処理のしやすさを表すことになる。餌選択を扱う OFT では, 量や栄養価が等しい場合, 処理時間が短い餌の方が動物にとって好ましい餌であるとされている (Stephens & Krebs, 1986)。すなわち, この実験では両選択肢の強化子提示時間は同一であるため, 処理フェイズにおける FI 設定値 (h) の小さい選択肢の方が, 好ましい餌であると考えられる。また, 餌選択の OFT は, 好ましい餌の密度が低いほど, 好ましくない餌を捕獲する割合は高くなることを予測する (Stephens & Krebs, 1986)。

以上の手続きを用いて, Lea (1979) は, 餌選択を扱う OFT

の妥当性について検証した。この実験では、探索フェイズにおける FI 設定値 (t) を独立変数とした。例えば、 t の値が長いということは、餌を獲得するまでの時間が長いことを示すため、好ましい餌の餌密度は低いとみなすことができる。従属変数である捕獲率は、好ましくない餌での選択フェイズにおいて、右キーをつつき処理フェイズに移行した割合と定義した。実験の結果、餌密度の低下に伴い、好ましくない餌の捕獲率は増加する傾向を示した。すなわち、Lea (1979) の研究は、餌選択に関する OFT (Charnov, 1976a) の予測を支持するものである (伊藤, 1983; 内田・伊藤, 1997)。さらに、この結果は、自然場面において観察される動物の行動と傾向的に一致している (Goss-Custard, 1977)。

Lea (1979) において、オペラント箱という人工的な環境においても、自然場面と同様の行動傾向が再現された点は、非常に重要な意味を持つ (内田・伊藤, 1997)。この結果は、実験室場面におけるオペラント行動は、自然場面における採餌行動と機能的に等価であるという主張 (Dallery & Baum, 1991; Lea, 1981) を支持するものである。したがって、強化スケジュールに代表されるオペラント条件づけの手続きは、採餌行動の様々な要素を的確にシミュレートできているとみなすことができる。すなわち、Lea (1979) の研究は、OFT を検証するためのツールとして、オペラントシミュレーションが非常に有効な手法となりうることを明示した先駆的研究といえよう。

5.4. オペラントシミュレーションによる限界値定理の検

証

前節で示したように、多くの研究において、オペラント条件づけの手法を用いた採餌シミュレーションの妥当性、および有効性が示唆されている（例えば、Collier & Rovee-Collier, 1981; Dallery & Baum, 1991; Lea, 1979）。本節では、オペラントシミュレーションを用いた限界値定理の研究を概観する。

5.4.1. 採餌環境における餌密度の効果に関する実験室シミュレーション

Redhead & Tyler (1988) は、ラットを被験体とし、2つのレバーが設定された標準的なオペラント箱を用いて、採餌行動の実験室シミュレーションを行った。2つのレバーのうち一方を餌場レバーとし、累進時隔スケジュール (progressive-interval schedule; PI) が設定された。餌場レバーにおいて、ラットが PI スケジュールを完遂するごとに強化子が提示され、同時に PI の設定値がランダムな値で増加した。餌場における餌密度の高低は、PI 値の増加量により操作された。餌密度の高い餌場ほど、餌の枯渇は遅い。すなわち、PI 値の増加量が少ないほど、餌密度の高い餌場とみなすことができる。PI 値の増加量に関して 2 種類が設定され、PI 値の増加量が少ない方を高密度餌場、増加量が多い方を低密度餌場とした。2つのレバーのうち他方のレバーは、新しい餌場への移動をシミュレートするためのものとして設定された。この移動レバーに対して 1 回反応すると 5 秒間の試行間隔 (inter-trial interval; ITI) に移行した。ITI 中は、どちらのレバーに反応

しても何も起こらなかった。ITI が終了すると、餌場レバーにおける PI 値は実験開始時の値にリセットされた。Redhead & Tyler (1988) は採餌環境の質が採餌行動に及ぼす効果を検証するために、高密度餌場のみに構成されている採餌環境として豊採餌環境条件、および低密度餌場のみに構成されている採餌環境として貧採餌環境条件をそれぞれ設定した。また、従属変数として、移動前強化間隔 (last inter-reinforcement intervals; LIRI) および餌場居留時間を測定した。LIRI は、移動直前の強化子提示と、さらにもう一つ前の強化子提示との時間間隔と定義された。すなわち、LIRI は、動物が餌場に移動した時点における瞬間捕獲率の指標である。GUT と同様、LIRI は瞬間捕獲率の逆数となり、LIRI が低いほど瞬間捕獲率は高いことを示す。餌場居留時間 (T_p) は、実験開始後あるいは ITI 終了後に初めて餌場レバーを押してから、次に移動レバーを押すまでの時間間隔と定義された。

その結果、LIRI、餌場居留時間ともに、貧採餌環境のほうが高いことを示した。これは、ラットが、採餌環境の餌密度が低いほど、餌場の餌密度がより低い値に低下するまでその餌場に留まり続けたことを表している。すなわち、 $E(T_p)$ 関数の勾配が平坦であるほど、餌場居留時間 (T_p) は長くなるという限界値定理の予測 (Figure 1.3) と一致した。したがって、Redhead & Tyler (1988) の研究は、採餌環境の餌密度の効果に関する限界値定理の妥当性が、厳密な変数設定を行った実験室シミュレーションにより支持されたことを示唆している。

5.4.2. 餌場間の移動時間 (Tt) に関する実験室シミュレーション

餌場間の移動時間 (Tt) が餌場居留時間 (Tp) に及ぼす効果については、累進比率スケジュール (progressive-ratio schedule; PR) と FR スケジュールを配した並立連鎖スケジュールを用いた様々な研究において検証されている (Hackenberg & Himeline, 1992; Himeline & Sodetz, 1987; Hodos & Trumbule, 1967; Jacobs & Hackenberg, 1996; Mazur & Vaughan, Jr., 1987; Neuman, Ahearn & Himeline, 1997; 2000; Wanchisen, Tatham & Himeline, 1988)。例えば、Wanchisen et al. (1988) はハトを被験体とし、初環 (initial link) に FR 1, 終環 (terminal link) に PR $20n$ および FR N を配する並立連鎖 (conc-chain[FR 1 · PR $20n$] [FR 1-FR N]) により実験を行った (Figure 1.8)。初環において黄色キーを選択し、終環で PR を完遂すると強化子が提示され、PR の設定値に 20 が加算された ($n = n + 1$)。すなわち、PR は初期値 20 から開始され、PR を完遂する回数 (n) に伴い PR 値が 20, 40, 60 ($n = 1, 2, 3 \dots$) といったように増加した。また、初環で赤色キーを選択すると、FR N に移行した。 N の値は、同一セッション内において一定であった。終環の FR N を完遂すると、PR 値が初期値である 20 ($n = 1$) にリセットされた。したがって、終環における PR $20n$ は枯渇する餌場、FR N は新しい餌場への移動を表している。餌場間の移動時間 (Tt) を FR スケジュールの設定値 (N) によりシミュレートし、 N の値について 15, 60, および 120 の 3 条件を設定した。すなわち、Wanchisen et al. (1988)

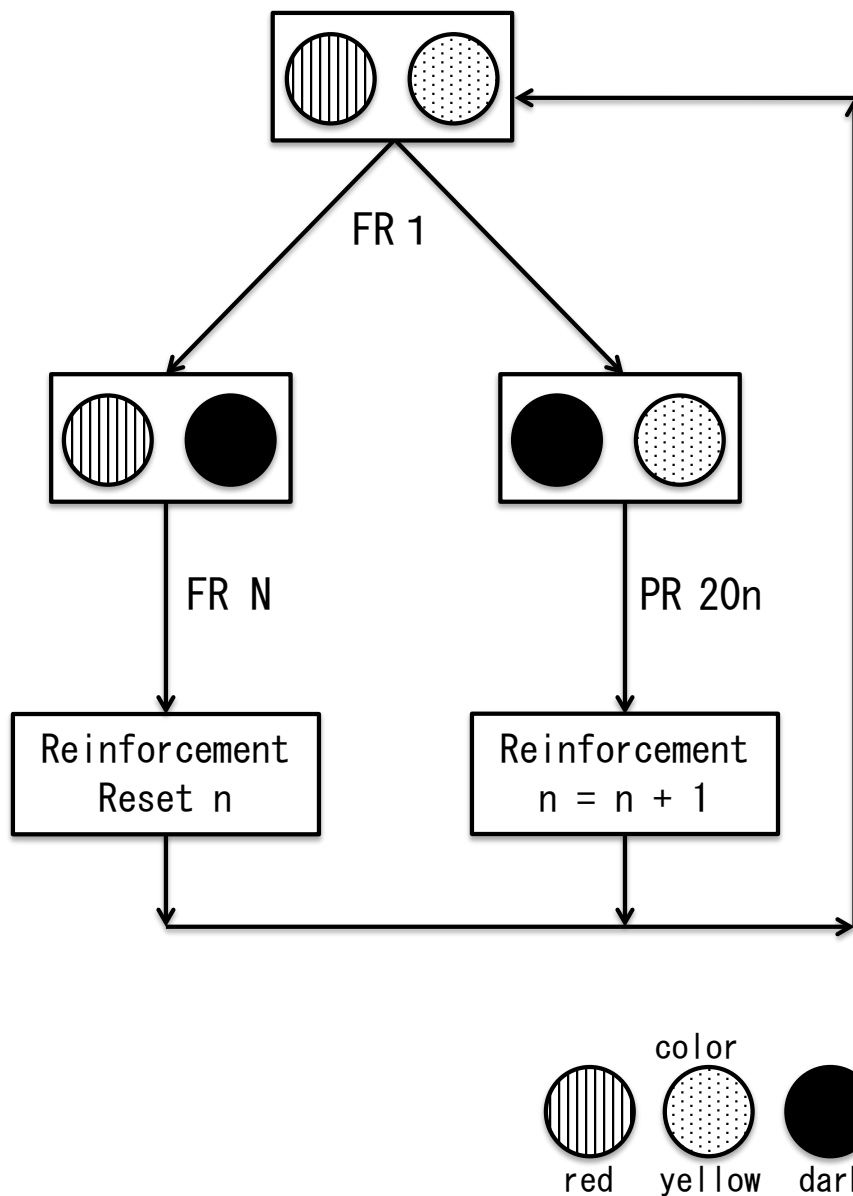


Figure 1.8. Flowchart for the procedure of Wanchisen et al. (1988) .

は、 N の値を操作することにより、餌場間の移動時間が餌場居留時間に及ぼす効果について検証した。その結果、移動時間 (N の値) の増加に伴い、餌場居留時間が増加する傾向を示した。したがって、餌場間の移動時間の効果について、限界値定理の妥当性が実験的に支持された。

5.4.3. 移動時間 (Tt) の変動性

Kacelnik & Todd (1992) は、移動時間の変動的である採餌環境のもとでのハトの採餌行動について検証した。実験は、餌場キーと移動キーが設置されたオペラント箱で行われた。ラットが餌場キーに対して反応すると、PI スケジュールに従って強化子が提示された。PI において強化子が提示されるごとに、あらかじめ設定した増加量分だけ PI 値に加算した。他方、移動キーに対して 1 回反応すると、移動時間を表す休止間隔に移行した。休止間隔中は、両方のキーに対して反応しても何も起こらなかった。休止間隔終了後、PI 値は初期値にリセットされた。Kacelnik & Todd (1992) は移動時間 (Tt) として、(1) 95 秒の 1t 条件、(2) 5 秒および 185 秒の 2t 条件、および (3) 5 秒、25 秒、45 秒、65 秒、85 秒、105 秒、125 秒、145 秒、165 秒、および 185 秒の 10t 条件、の 3 つの採餌環境条件を設定した。2t 条件および 10t 条件において、それぞれの移動時間は等確率で提示された。したがって、各条件における移動時間の平均値は 95 秒であり、条件間で同一であった。従属変数として、同一の餌場において獲得した餌の累積量 (prey per visit; PPV) が測定された。PPV は餌場居留時間 (Tp) の代替指標であり、餌場居留時間と比例関係にある。限界値定理の予測によれば、動物の餌場居留時間は、採餌環境における餌場間の移動時間の平均値により規定される。したがって、3 つの条件において枯渴餌場を表す PI スケジュールの設定値、および移動時間の平均値は同一であるため、限界値を規定する $E(Tp)$ および Tt は条

件間で等しい。すなわち，PPVは条件間で等しくなることが予測される。しかしながら，実験の結果，2tおよび10t条件におけるPPVは，1t条件におけるPPVに比べ低いことを示した。また，2tおよび10t条件において，ハトがある時点で居留している餌場におけるPPVは，その直前の移動において費やした時間に大きく依存することが示された。すなわち，これらの結果は，ハトの餌場居留時間が，採餌環境における移動時間の平均値ではなく，直前の移動時間に強く影響されることを示している。したがって，Kacelnik & Todd (1992)の研究は，移動の変動性を説明する新たな変数を設定し，限界値定理を拡張する必要性があることを示唆している。

6. 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

ここまで、限界値定理の理論的妥当性に焦点を当て、生物学における研究およびオペラントの手法を用いた採餌シミュレーション研究を概観してきた。これらの研究を通じて、生物学において示されてきた限界値定理の妥当性が、厳密な変数設定を施したオペラントシミュレーション研究においても支持された。さらに、オペラントシミュレーション研究において得られた新たな知見を、限界値定理の理論的発展に還元できる可能性を示唆した。本章では、限界値定理について先行研究から導出される検討すべき課題、および本研究の目的について言及する。

6.1. 限界値定理に関する検討すべき研究課題

6.1.1. 限界値定理の理論的発展性

限界値定理は、その構築に当たって様々な制約条件を設定しているため、大幅に簡略化された採餌場面を適用場面としている。他方で、自然場面においては、採餌時間の制限、栄養素の種類、餌場の分布型、他の種により捕食されるリスク、採餌環境に対する不十分な情報など、様々な要因が採餌行動に対して影響を及ぼす（伊藤他, 1992; 粕谷, 1990）。これらの要因は限界値定理において想定されていないため、自然場面における採餌行動を限界値定理により正確に記述することに制約があると考えられる。したがって、より広汎な採餌場面に対して適用可能なモデルとするためには、限界値定理に新たな変数を挿入し、拡張する必要がある。このような問題に対する解決の一端とし

て、限界値定理の制約条件を満たした上で、新たな変数を加えた採餌環境を設定した研究があげられる (Goubaut et al., 2005; Nonacs, 2001; Vos, Hermerik, & Vet, 1998; Wajnberg, Bernhard, & Hamelin, 2006)。例えば, Wajnberg et al. (2006) は, 採餌時間の有限性が動物の採餌行動に及ぼす効果について検証した。限界値定理は, 動物が採餌に費やすことのできる時間は無限である, という制約条件に基づいて定式化されている。他方, 自然場面における動物は, 繁殖あるいは睡眠などの採餌行動以外の行動を行う必要があり, 必然的に採餌行動に費やすことのできる時間には限りがある。Wajnberg et al. (2006) は, 採餌に費やすことのできる時間を操作し, 同一の採餌環境下において, 採餌に費やすことのできる時間が短いほど餌場居留時間 (T_p) が長くなることを示した。また, Goubault et al. (2005) は, 採餌環境における他個体との競合の効果について検証し, 同一の採餌環境下において, 競合個体数が多くなるほど餌場居留時間 (T_p) が短くなることを示した。これらの研究は共通して, 限界値定理に新たな変数を加えることにより, 限界値定理の理論的発展を試みたものと捉えることができる。これらの研究を通じて, 限界値定理の理論的枠組みから, より自然な採餌場面における採餌行動の記述が可能となるだろう。したがって, オペラントの手続きを用いた採餌シミュレーションは, 新たな変数の効果を厳密に抽出することが可能であることから, 限界値定理の拡張に貢献しうるものと考えられる。

6.1.2. オペラントシミュレーション手続きの改良

限界値定理は本来，採餌行動に費やされる消費エネルギー量と採取した餌から得られる摂取エネルギー量により，最適な採餌行動を予測するモデルである（Charnov, 1976b）。多くのオペラントシミュレーション研究においては，採餌行動に費やされる消費エネルギー量を，反応数の多小や反応従事時間の長短に置き換えてシミュレートしてきた（Kacelnik & Todd, 1992; 古野・小美野, 2008; Redhead & Tyler, 1988; 内田・伊藤, 1997）。オペラント行動における反応数や従事時間が多いほど，消費されるエネルギー量も多くなることは予測されるが，反応数や従事時間と消費エネルギー量との定量的関係については，これまでのところ厳密な検証はされていない。また，餌場間の移動において，移動時間(Tt)が等しくても移動距離や移動速度が異なれば，消費エネルギー量は異なるだろう。すなわち，限界値定理の妥当性を厳密に評価するためには，エネルギー量を定量的に操作および測定する必要がある（Apricio & Baum, 1997; Kirshenbaum, Szalda-Petree, & Haddad, 2000）。このため，エネルギー量を厳密に規定できる手続きを設定することが要請される。例えば，オペラント行動の研究において，反応の距離次元や時間次元は，強化スケジュールにより正確に制御できることが報告されている（茅野他, 2007; 小原他, 2009; 古野他, 2009）。エネルギー量が距離と時間によって定義されることを考慮すれば，距離次元と時間次元を同時に制御できる分化強化スケジュールを設定することにより，エネルギー量を行動的に定義することができる。すなわち，エネルギー量を制御変数とする手続きを開発することにより，本来の評価変数であるエネ

ルギー利率に基づいて限界値定理の妥当性を検証することが可能となるであろう。

6.2. 本研究の目的

前節の研究課題を踏まえ、本研究は、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再吟味するとともに、限界値定理の拡張性について検討した。加えて、従来のオペラントシミュレーション手続きに改良を加えた新たな手続きが、採餌シミュレーションとして適用可能であるか検討した。これらの検討結果を考慮し、本研究は以下の2つの実験を実施した。

実験1では、従来のオペラントシミュレーション手続きに修正を加え、限界値定理の制約条件を全て満たした手続きにより実験を行った。また、得られた結果に対して、限界値定理にフリーパラメータを加えた修正モデルを適用し、限界値定理の発展性について検証した。

実験2においては、消費エネルギー量を制御変数とする強化スケジュールを開発し、従来のオペラントシミュレーションで多用されてきたFRスケジュールとの等価点を求めた。さらに、エネルギー量を変数とする強化スケジュールがオペラント行動における消費エネルギー量に及ぼす効果について検証し、オペラントシミュレーション手続きの適用可能性を検討した。

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

1. 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- (参考文献: 古野・小美野, 2008)

目的

限界値定理や多くの OFT は、実際の採餌場面における様々な要因のうち、採餌行動に影響を及ぼすと仮定される要因のみを抽出し、動物の採餌行動を定量的に予測するものである (Krebs & Davies, 1981)。したがって、任意のモデルが想定する採餌場面を実験室場面で設定し、そこで得られた実測値とモデルの予測値とを比較することにより、そのモデルの妥当性を定量的に検証することが可能である。また、同様の採餌場面を扱うモデルが複数ある場合、実験で得られた実測値と各モデルの予測値との当てはまりの程度を比較することにより、モデル間で妥当性の比較を行うことも可能となる。このため、様々な OFT の妥当性について、数多くの比較検討が行われてきた (Alonso et al., 1995; Cowie, 1977; Goubaut et al., 2005; Krebs et al., 1974; Pyke, 1978; Tentelier et al., 2006)。その中でも、餌場利用に関する Charnov (1976b) の限界値定理は、比較的単純な仮定に基づいて定式化されているにもかかわらず高い妥当性を保持しており、最適採餌研究に大きな影響を及ぼしてきた (粕谷, 1990)。

限界値定理は本来，式 (1.1)，(1.2)，および (1.3) に示すように，エネルギー量に基づいて動物の採餌行動を予測するモデルである。

$$E(T_p) = h(T_p) - E_{T_p} \cdot T_p \quad (1.1)$$

$$E(T_p^*) / (T_t + T_p^*) = E'(T_p^*) \quad (1.2)$$

$$T_p^* = E(T_p^*) / E'(T_p^*) - T_t \quad (1.3)$$

しかしながら，限界値定理の妥当性を検証した研究の多くは，採餌行動において消費されるエネルギー量の測定が困難であることから，エネルギー利率の代替として，単位時間あたりの餌個数，すなわち餌獲得率 (G/T) を評価変数としている (Krebs & Davies, 1981)。また，Krebs & Davies (1981) は，餌獲得率が，エネルギー利率の代替指標として有効であることを示唆している。そこで，本研究では，餌の累積量 (G) と採餌行動に従事した時間との関係に基づいて採餌行動の分析を行った。このため，式 (1.2) を，餌獲得率を評価変数とする式 (2.2) に変換した。

1つの餌より摂取されるエネルギー量を e_p とすると，餌場居留時間 (T_p) に対して得られる餌の累積量 (G) の関係を表す「利得関数」($G(T_p)$) は，以下の式 (2.1) で表される。

$$G(T_p) = h(T_p) / e_p \quad (2.1)$$

採餌により枯渇する餌場の場合，動物が餌を得るごとに獲得した餌の累積量は増加するが，その餌場における餌密度は低下する。このため，「利得関数」($G(T_p)$)は負の加速曲線を示す (Figure 2.1)。また，枯渇する餌場での，ある瞬間における時間あたりの餌獲得量を表す瞬間捕獲率は，利得関数の接線の傾き ($G'(T_p)$)により表される。Figure 2.1に示すように，利得曲線 ($G(T_p)$)は上に凸となる単調増加を示すので，餌場居留時間 (T_p)の増加に伴い利得曲線の接線の傾きは減少し，瞬間捕獲率は低下する。動物の採餌行動は，瞬間捕獲率と，生息場所全体における採餌行動の平均効率を示す限界捕獲率との関係

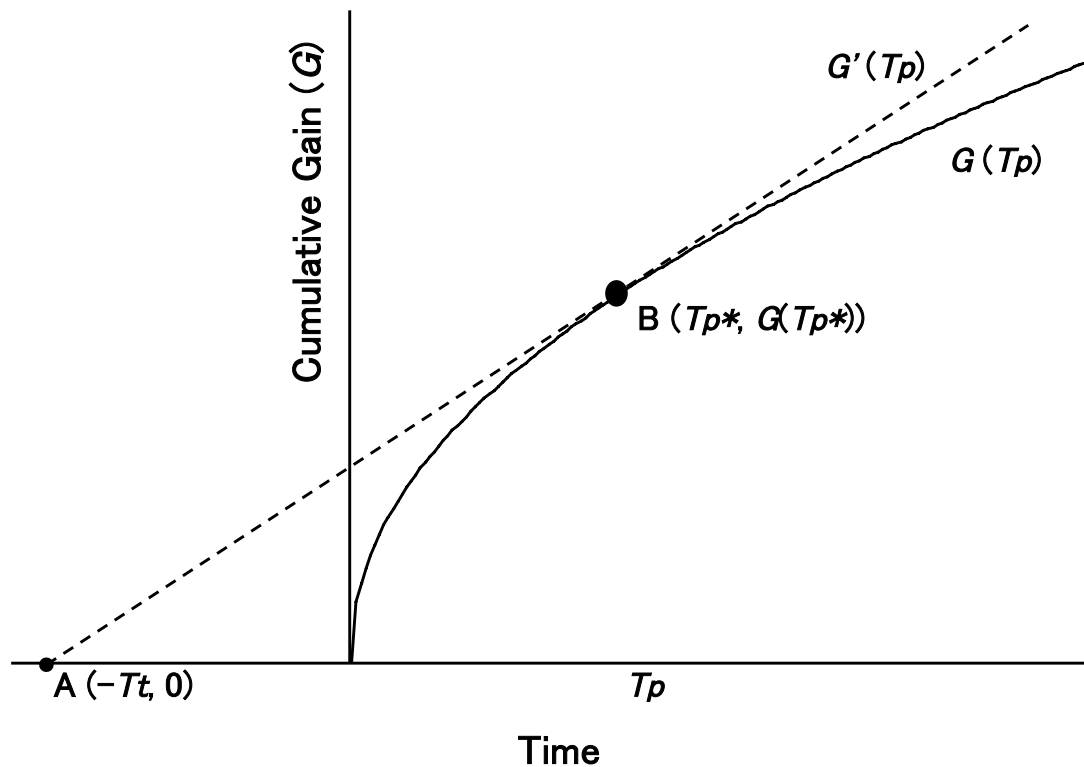


Figure 2.1. Graphical representation of the marginal value theorem.

によって影響を受ける。限界捕獲率は、利得関数 ($G(Tp)$) と餌場間における移動時間 (Tt) により求めることができる。Figure 2.1 の x 軸上の点を A ($-Tt, 0$)、利得関数上の任意の点を B ($Tp^*, G(Tp^*)$) とすれば、直線 AB は利得関数の接線を表し、直線 AB の傾き ($G'(Tp^*)$) は限界捕獲率を示す。これらの関係は、式 (2.2) により表される。

$$G(Tp^*) / (Tt + Tp^*) = G'(Tp^*), \quad (2.2)$$

したがって、限界値定理は、動物の最適な採餌行動として、瞬間捕獲率が限界捕獲率まで低下したときに次の餌場に移動することを予測する。すなわち、式 (2.2) における点 B の x 座標の値 (Tp^*) は、餌獲得率が最適となる餌場居留時間を示す。

限界値定理の妥当性に関して、生物学においては、自然観察による研究 (Alonso et al, 1995; Pyke, 1978) と、人工的に餌場や生活環境を設定した実験室研究 (Cowie, 1977; Goubaut et al, 2005; Krebs et al, 1974; Tentelie et al, 2006) が行われている。例えば、Cowie (1977) は、人工的な餌場や生活環境を設定してシジュウカラの採餌行動を観察した。この研究では、実験室内に人工の木を数本設置し、これらの木に餌場を設置した。餌場にはふたを取り付け、ふたのとりやすさにより餌場間の移動時間 (Tt) を操作した。その結果、移動時間 (Tt) の増かに伴い、餌場居留時間 (Tp) は増加した。したがって、限界値定理の予測を支持する結果が得られた。

他方、心理学においては、採餌行動をオペラント行動とみな

した実験室シミュレーションによる研究が行われている (Hackenberg & Hineline, 1992; Hineline & Sodetz, 1987; Hodos & Trumbule, 1967; Jacobs & Hackenberg, 1996; Mazur & Vaughan, Jr., 1987; Neuman et al, 1997; 2000; Wanchisen et al, 1988)。これらの研究においては、生物学の研究で用いられた自然場面や人工的な場面と比較し、より厳密に採餌行動に関与する採餌環境の要因を操作すること、および実験場面における動物の行動を定量的に測定することが可能である (Lea, 1981)。例えば、Hineline & Sodetz (1987) はアカゲザルを被験体とし、オペラント研究において多用される並立連鎖スケジュールを用いて、PR スケジュールと FR スケジュールとの選択場面を設定した。並立連鎖 (conc - chain [FR1-PR 20n][FR1-FR N]; $n = 0, 1, 2 \dots, N = 20 \sim 640$) において、初環で並立する選択肢の一方を選択 (FR1) し、終環で PR 20n を完遂すると強化子が提示された。このとき、PR のスケジュール値に 20 を加算した。また、初環で並立する他方の選択肢を選択 (FR1) し、終環で FR N を完遂すると強化子が提示された。このとき、PR のスケジュール値を 0 にリセットした。N 値を系統的に変化させたところ、N の増加に従い PR の n も増加し、FR N と PR20n が等価であるとみなされる切り替え点の値は増加する傾向を示した。Hineline & Sodetz (1987) によれば、終環の PR スケジュールは次第に餌密度が枯渇する餌場とみなし、終環の FR スケジュールは新しい餌場への移動とみなすことができる。また、それぞれのスケジュール値の操作により、式(2.2)で設定されている利得関数に関わる餌密度、移動時間、あるいは

は餌場居留時間などの要因を厳密に設定することが可能である。したがって、終環に PR と FR を配した並立連鎖手続きは、限界値定理の適用場面である枯渇する餌場が点在する採餌環境の実験室シミュレーションとして有効であることが示唆されている (Hineline & Sodetz, 1987)。

ただし、従来のオペラントシミュレーション研究の手続きは、限界値定理の制約条件を十分に満たしているとはいえない。限界値定理は、餌場以外で餌を得ることはできないという制約条件に基づいて定式化されているが、従来の研究で用いられた手続きは、餌場の移動 (FR の完了) により餌が得られる場面を設定していた (例えば, Hackenberg & Hineline, Hineline & Sodetz, 1987; 1992; Hodos & Trumbule, 1967; Jacobs & Hackenberg, 1996; Wanchisen, et, al., 1988)。したがって、限界値定理の妥当性をより正確に評価するためには、制約条件を完全に満たすように、手続きを修正しなければならない。そのため本研究は、先行研究で用いられた手続きに対し、餌場間における移動 (終環における FR の完了) に対して餌を提示しないという変更を行い、限界値定理の制約条件を満たした採餌場面を模した。したがって、本研究の目的は、新たに設定した手続きにより限界値定理の制約条件に即した採餌場面をシミュレートし、ハトの採餌行動を限界値定理により分析することである。

方法

被験体

3羽のデンショバト (*Columba livia*) を被験体として使用した。そのうちの2羽 (MP006, MP203) には弁別実験の実験歴があった。実験歴のない残りの1羽 (MP404) に対して逐次接近法を実施し、反応キーに対する反応を形成した。実験中の各被験体の体重は、自由摂食時の80%に維持した。実験セッション以外の時間は、各被験体をそれぞれ個別の飼育ケージに入れ、ここでは水を自由に摂取出来るように設定した。実験を通じて被験体の体重を維持するため、実験セッション終了後に必要に応じて混合飼料を与えた。

装置

実験装置としてハト用のオペラント箱 (長さ 51.0 cm×幅 51.0 cm×38.0 cm) を使用した。箱の前面パネルには、箱の外側から抵抗膜方式タッチパネル搭載のパソコン用 15 型液晶カラーディスプレイ (グンゼ製, AV7629FT03) を取り付けた。液晶カラーディスプレイ上に直径 5cm の反応キーを2つ設定した。それぞれの反応キーの中心は、箱の左右両端から 19 cm, 床から 20 cm となるように位置していた。2つの反応キーの中心間の間隔は 10 cm であった。これらの2つの反応キーには赤色光, もしくは青色光が点灯するようになっていた。本装置は最小 0.01 N のタッチ反応を検出することができた。被験体が反応キーに対して適切な反応をしたとき、クリック音によってフィードバックを与えた。餌提示用の短形開口部 (4.5 cm×5.5 cm) は後面の左右中央, 床下から 10 cm に位置していた。強化子提示時間は4秒とし、その間オペラント箱後面の壁の背後に設置されたフィーダーが作動し、餌提示用の開口部から強化子

(麻の実)を提示した。強化子提示時間中は、電球によってフィーダーを照射した。実験室外に設置したパソコン(DELLE製)により実験の制御、および反応の記録を行った。実験のプログラムは Visual Basic (VB ver.6, Microsoft 製)によって作成した。実験室には防音設備が施されていなかったため、実験箱の側に設置したテープレコーダーによりホワイトノイズを提示した。

手続き

実験には、並立連鎖スケジュールを使用した (Figure 2.2)。並立連鎖の初環において、赤色光キーと青色光キーが同時に点灯し、被験体がどちらか一方の反応キーに対して1回つくと (FR1)、選択された側の反応キーの終環に入環した。選択された側の反応キーは点灯したままであり、選択されなかった側の反応キーが消灯した。それぞれの色光の反応キーが提示される側はランダムであったが、3回以上連続して同一の側に提示されることはなかった。消灯した側の反応キーに対して反応しても何も起こらなかった。終環における青色光キーには、PR $5(n-1)$ を設定した(ただし $n = 2, 3, 4 \dots$ とし、 $n = 1$ のとき PR 1)。したがって、初環で PR スケジュールが選択され続けると、PR スケジュールの設定値は5 (ステップ 5) ずつ増加した。すなわち、PR スケジュールは初期値 1 から開始され、その後 PR を完了するごとに PR 値は 5, 10, 15, 20 といったように増加し、餌密度が徐々に枯渇する場面を設定した。終環における赤色光キーには、FR N を設定した。終環において、FR を完了すると強化子は提示されず、FR の赤色光キーが消灯し、同時に PR 値

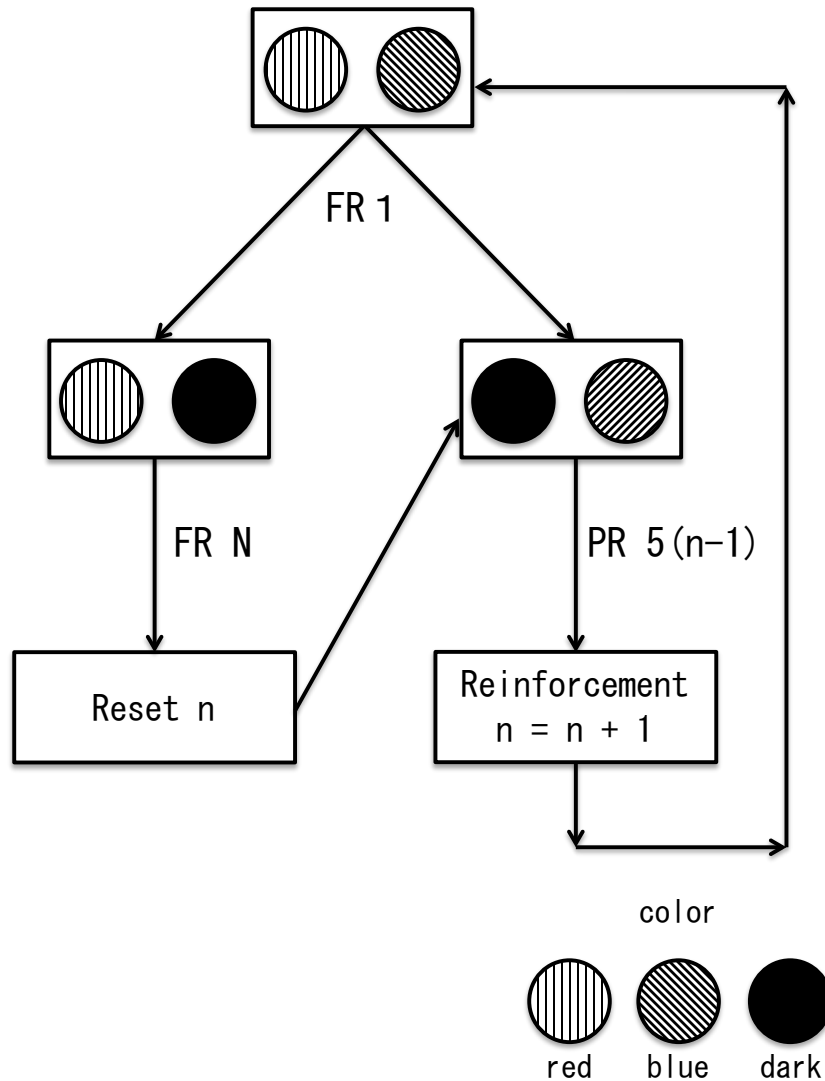


Figure 2.2. Schematic diagram for the procedure.

を初期値の 1 にリセットした。それに引き続き、青色光キーが点灯し、PR スケジュールを開始した。PR を完了すると強化子が提示され、試行間間隔 (ITI) が挿入された。ITI の間は、両方の反応キーは消灯し、これらの反応キーに対して反応しても何も起こらなかった。ITI の終了後は次の試行の初環へ復帰し、

再び2つの反応キーが点灯してPRとFRとの間の選択を再開した。

本実験の条件として、終環におけるFR値(N)を、N = 15, 60, 120の3種類設定した。いずれの条件においても、1セッションは60試行で終了した。1条件につき、最低20セッションを行った。被験体の反応遂行が以下の安定基準を満たしたとき、次の条件に移行した。安定基準の指標として、切り替え点のセッション内平均値を用いた。本実験における切り替え点は、従来の研究と同様、被験体がPRからFRに切り替えた時点でのPRの値と定義した(例えば、被験体がPRを3回選択しPR10を完了させた後、PR15とFRとの選択場面においてFRに切り替えたとしたら、切り替え点は15となった)。連続する9セッションを、3セッションずつの3ブロックに分け、それぞれのブロックにおける切り替え点の平均値(M_i)を算出した。連続する3ブロックの M_i に、 $M_1 < M_2 < M_3$ や $M_1 > M_2 > M_3$ といった一貫した上昇傾向や下降傾向が見られず、それらの間の変動が±5%以内に収まったときに次の条件に移行した。各被験体における実験条件の実施順序、および各条件で行なわれたセッション数はTable 2.1のとおりであった。

Table 2.1
Sequence of conditions. The number denotes FR requirements. Number of sessions is given in parentheses.

Condition	MP006	MP203	MP404
1	15 (44)	15 (31)	15 (37)
2	60 (40)	60 (37)	60 (25)
3	120 (28)	120 (27)	120 (49)

結果

Figure 2.3 に、FR 値に伴う切り替え点の変化を示した。図中の切り替え点には、安定基準を満たした最終3セッションの平均値を使用した。切り替え点の3羽の平均値は、FR15において23.9、FR60において55.5、FR120において81.9であった。両条件において、切り替え点はFR値の増加に従い大きくなり、この傾向は全ての被験体を通して一貫していた。

本実験の手続きは、餌場以外では餌を得ることができないという、限界値定理の制約条件を満たしていた。したがって、以

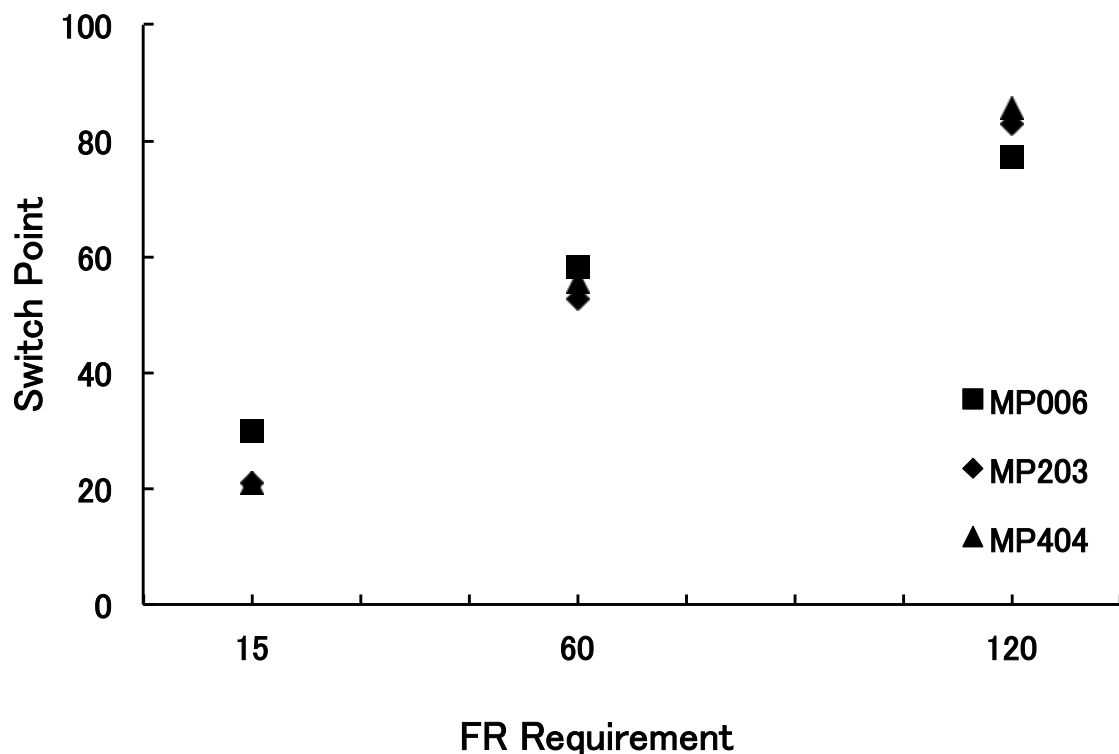


Figure 2.3. The switch points averaged over the last 3 sessions.

下に示す Figure 2.4, Figure 2.5 には, 得られたデータに対して限界値定理を適用した結果を示した。データの分析は, 先行研究 (Mazur & Vaughan, Jr., 1987; Shull & Spear, 1987) に従った。例えば, Shull & Spear (1987) は, 終環に PR と FR を配した並立連鎖スケジュールによる選択場面における反応遂行の分析において, 比率スケジュールにおける反応間の時間は一定であるため, 比率スケジュールに従事する時間は反応数に比例するとみなし, 反応数を時間数に置換した。したがって, 本実験結果の分析においても, PR および FR の比率スケジュールにおける設定値を, それぞれ, 餌場居留時間 (T_p), および

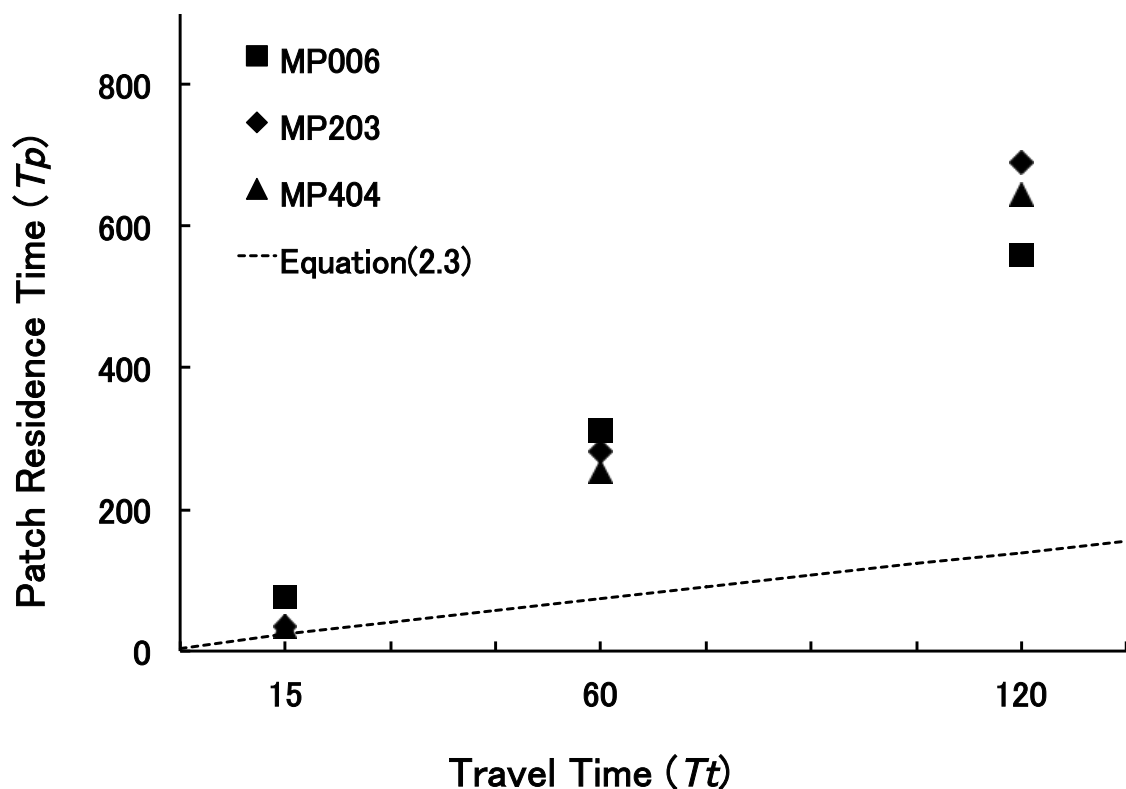


Figure 2.4. The patch residence time as a function of the travel time. The broken line indicates the prediction of the Equation (2.3) based on the marginal value theorem.

餌場間における移動時間 (Tt) に置換した。

Figure 2.4 は、餌場間における移動時間に対する餌場居留時間を示す。餌場居留時間は、FR への切り替え反応が出現する直前までの PR スケジュールへの累積反応数により算出した。例えば、Figure 2.3 において、FR15 における MP006 の切り替え点はおおよそ 30 となる。この場合、MP006 は PR25 まで完遂したことになるので、反応数の累積は $1 + 5 + 10 + 15 + 20 + 25 = 76$ となる。したがって、FR15 における切り替え点 30 は、餌場居留時間が 76、移動時間が 15 となる。破線は、式 (2.3) による最適な餌場居留時間の予測値を示す (導出の詳細は付録を参照)。

$$Tp^* = Tt - [10(Tt + 1)]^{1/2} / 2 + 2 \quad (2.3)$$

すべての被験体において、餌場間における移動時間の増加に従い餌場居留時間は増加した。また、すべての条件において、餌場居留時間は式 (2.3) による予測値よりも大きな値を示した。

Figure 2.5 は、餌場居留時間と得られる餌の累積量との関係を表す利得関数 ($G(Tp)$) を示す。本研究における利得関数は、式 (2.4) により表される (導出の詳細は付録を参照)。

$$G(Tp) = [5 + (-15 + 40 Tp)^{1/2}] / 10 \quad (2.4)$$

図中、黒色のマーカーはそれぞれの移動時間 (Tt) に対し、式 (2.3) を適用したときに得られた最適な餌の累積量 ($G(Tp^*)$)

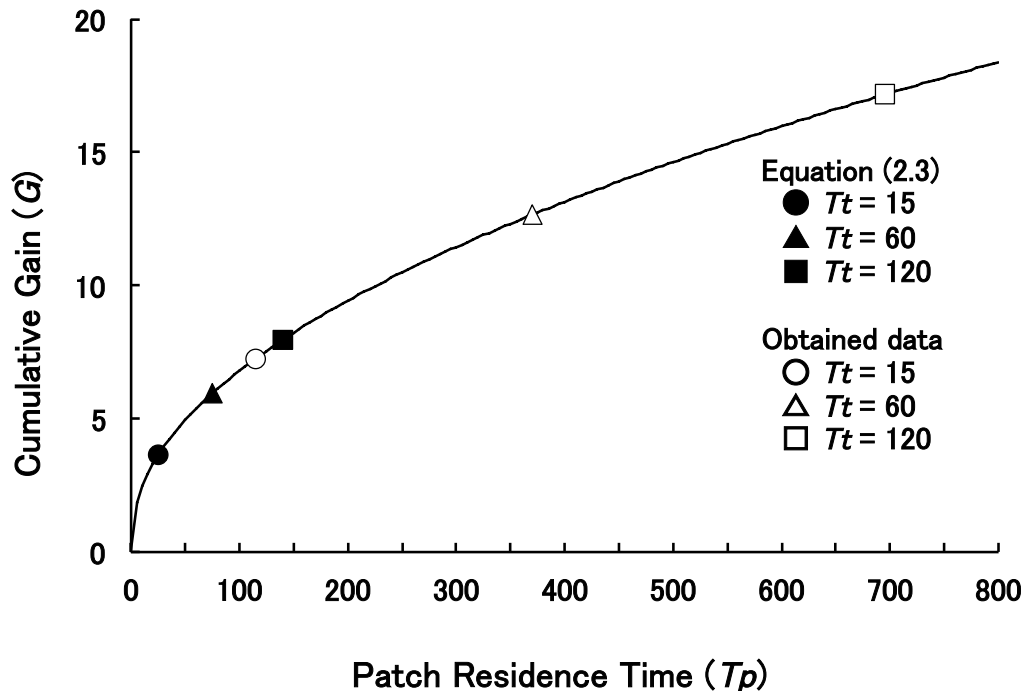


Figure 2.5. Cumulative number of prey as a function of the patch residence time.

の予測値，白色のマーカーは3羽の被験体により得られた実測値の平均値をそれぞれ示している。本研究においてPRスケジュールによりシミュレートした枯渴餌場の利得関数は，負の加速度曲線となった。餌場居留時間の予測値と実測値との差は，餌場間における移動時間の増加に従い大きくなった。同様に，移動するまでに得られた餌の累積量の予測値と実測値との差も，餌場間における移動時間の増加に従い大きくなった。

考察

本研究は，枯渴する餌場における採餌行動の実験室シミュレーション手続きとして有効なオペラントの手法（Lea, 1981）を用いて，従来の研究における手続き（例えば，Hackenberg & Hineline, 1992; Hodos & Trumbule, 1967; Jacobs &

Hackenberg, 1996) に変更を加え、限界値定理の制約条件を満たす手続きを設定した。本研究の手続きは並立連鎖スケジュールの変形であり、枯渇する餌場での採餌 (PR) と餌密度が豊富な新しい餌場への移動 (FR) との間の選択場面を表す。本研究で設定した PR スケジュールは、餌場居留時間とともに餌累積量における増加の程度は減少を示すという枯渇する餌場の特徴を適切にシミュレートしていた (Figure 2.5)。さらに、終環において FR スケジュールを完遂しても強化子は提示されず、PR 値がリセットされるという特徴は、限界値定理の制約条件を適切に満たしたものであるといえよう。すなわち、本研究は、限界値定理で想定されている採餌場面を適切にシミュレートしていたものと考えられる。

本研究結果から、すべての被験体において FR 値の増加に従い、切り替え点は増加する傾向が示された (Figure 2.3)。この結果は、ハトを被験体とし、同様の手続きを用いた先行研究の結果 (Mazur & Vaughan, Jr., 1987; Neuman, Ahearn, Hineline et al., 1997; 2000; Wanchisen et al., 1988) と同様の傾向である。しかしながら、これらの先行研究における手続きは限界値定理の制約条件を満たしていないため、これらの研究結果により限界値定理の妥当性を検証することには制限がある。他方、本研究で設定した手続きは、先述の通り、限界値定理の適用条件に即した採餌場面をシミュレートしているといえる。したがって、本研究結果により限界値定理の妥当性を厳密に検討することが可能である。

Figure 2.3 における切り替え点および FR 値を、餌場居留時

間 (Tp) および餌場間の移動時間 (Tt) にそれぞれ変換することにより, 本研究結果に対し限界値定理を適用して分析を行った。その結果, 移動時間の増加に従い餌場居留時間が増加することを示した (Figure 2.4)。この結果は, 生物学における先行研究の結果と一致している (Alonso et al., 1995; Cowie, 1977; Krebs et al., 1974)。限界値定理から導出した式 (2.3) によれば, 移動時間の増加に伴い餌場居留時間は増加することが予測されるため, 本研究結果および生物学における研究結果は, 限界値定理の予測と傾向的に一致している。すなわち, 採餌環境において餌場間の移動に必要となる時間が長くなるほど, 動物が枯渇する餌場に居留し続ける時間は長くなることが示された。ただし, 本研究においては, 被験体が枯渇する餌場に居留する時間および獲得した餌の量の実測値は, 限界値定理の予測値よりも大きい傾向を示した (Figure 2.4, Figure 2.5)。生物学における先行研究においても同様に, 動物は限界値定理の予測値よりも長く餌場に留まる傾向を示している (Cowie, 1977; Nonacs, 2001)。このような実測値と予測値との差を記述するため, 式 (2.3) にフリーパラメータ K を挿入した式 (2.5) を用いた。

$$Tp^* = K [Tt - [10 (Tt + 1)]^{1/2} / 2 + 2] \quad (2.5)$$

式 (2.5) において K が 1.0 のとき, 餌場居留時間の実測値が式 (2.3) の予測値と等しいことを示す。Figure 2.6 は, 各被験体における実測値と式 (2.5) との関係を示している。図中の実

線は、餌場居留時間の実測値に最も近似するように最小自乗法によって求めた K を当てはめたときの式 (2.5) を示している。本研究において最も当てはまりのよい K の値は、被験体 MP006 において 4.0, 被験体 MP203 において 4.3, 被験体 MP404 において 4.6 であり、被験体間で近似した値となった。また、式 (2.5) の実測値に対する説明率は高く、被験体 MP006 において 0.99, 被験体 MP203 において 0.95, 被験体 MP404 において 0.95 であった。したがって、限界値定理による予測値を K 倍することにより、実験室場面における動物の餌場居留時間を正確に記述できることが示唆された。

本研究は、枯渇する餌場における採餌場面を適切にシミュレートするため、先行研究で用いられてきた並立連鎖スケジュールの手続きに変更を加え、移動の完了直後に餌が提示されないという限界値定理の制約条件に従い、手続きを設定した。その結果、限界値定理の理論から導出される式 (2.3) にフリーパラメータ K を挿入した式 (2.5) により、枯渇する餌場における被験体の採餌行動が分析できる可能性を示した。したがって、本研究は、オペラントシミュレーションの有効性といった方法論的側面に加え、限界値定理の拡張性といった理論的側面においても、採餌行動研究に貢献しうることを示された。また、心理学的な方法論を適用した実験室シミュレーションの結果が生物学の研究において得られた知見と一貫性を持っていた点を考慮すると、本研究は枯渇する餌場における採餌行動に関する限界値定理を通して、心理学と生物学との間の方法論的かつ理論的な関連性を深めるものとして有効であることを示唆した。

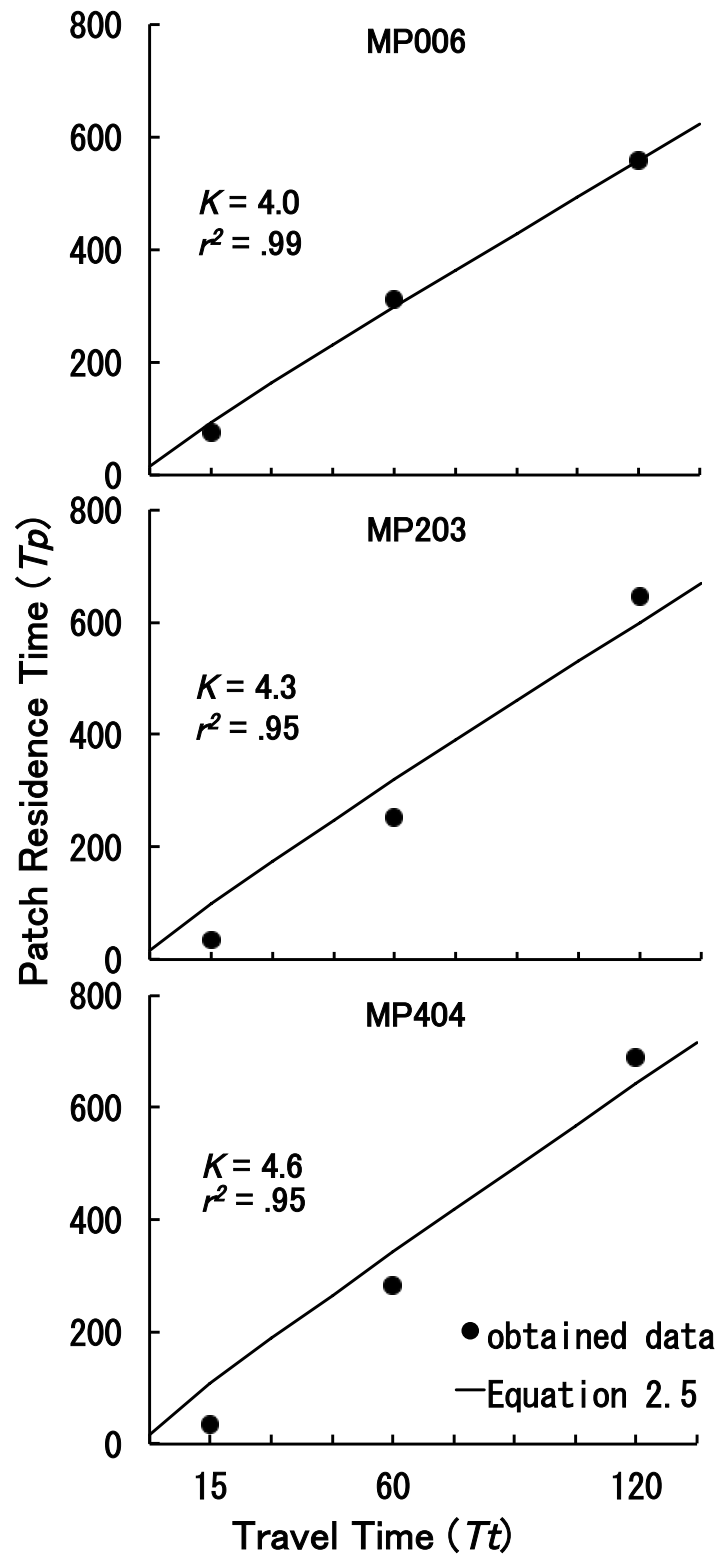


Figure 2.6. The relation between obtained patch residence time and Equation (2.5). The solid line indicates the prediction of the Equation (2.5).

その一方で、本研究で設定したオペラントシミュレーション手続きにはさらなる改良が求められる。限界値定理は本来、採餌や移動にかかる消費エネルギー量と採餌によって得られた餌による摂取エネルギー量との収支関係によって、最適な採餌行動を予測するモデルである (Charnov, 1976b)。他方、本研究をはじめとして、限界値定理に関する多くの採餌シミュレーション研究においては、餌獲得率に基づいて採餌行動を記述するため、移動や採餌において消費されるエネルギー量は考慮されていない (Kacelnik & Todd, 1992; Redhead & Tyler, 1988; 内田・伊藤, 1997)。餌獲得率がエネルギー利率の代替指標として有効であることは示唆されているが、限界値定理の妥当性をより厳密に評価するためには、オペラント行動におけるエネルギー量を制御できる手続きを設定する必要がある (Apricio & Baum, 1997; Kirshenbaum et al, 2000)。以上の点を考慮し、実験2においては、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を開発し、消費エネルギー量に及ぼす効果について検証することを試みる。

要約

実験1では、限界値定理の妥当性について検証するため、オペラント条件づけの手法を応用した実験室シミュレーションを適用した。枯渇する餌場における採餌行動を分析するために、従来の研究で用いられた並立連鎖スケジュールによる手続きを改良し、限界値定理における前提条件を満たす新たな手続きを設定した。新たな手続きにおいては、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、枯渴餌場を表す 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限界値定理の制約条件を満たしていた。本実験の結果は生物学における研究と一貫していたが、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可能性を示唆した。ただし、実験 1 ではエネルギー利率の代替として餌獲得率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。

2. 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

(参考文献 : Kono, 2013)

目的

OFT の多くは、単位時間あたりのエネルギー利得であるエネルギー利率を評価変数として、動物の採餌行動の適応度を定量的に評価する (Charnov, 1976a, 1976b; Davies, 1977; Emlen, 1966; Gendon, 1987; Kacelnik, 1984; MacArthur & Pianka, 1966)。エネルギー利得は、摂取エネルギー量と消費エネルギー量との関係により表される。摂取エネルギー量は採取した餌から取り入れたエネルギー量であり、消費エネルギー量は餌場への移動や餌の探索などの採餌行動により費やされるエネルギー量である。すなわち OFT は、採餌行動における摂取エネルギー量と消費エネルギー量に基づいて動物の採餌行動を予測するものである。したがって、OFT の妥当性を検証するためには、摂取エネルギー量と消費エネルギー量の両方を測定しなくてはならない。しかしながら、生物学および心理学において、エネルギー量を厳密にあつかった研究は散見される程度である (例えば, Elliot, Davoren, & Gaston, 2008; Kono, 2013; Liu et al, 2009; Mitchell & Brener, 1991; Tieleman, Dijkstra, Klasing, Visser, & Williams, 2008)。

心理学における採餌行動の研究において、オペラントの手法を用いたシミュレーションがしばしば用いられている (Aparicio & Baum, 1997; Collier & Rovee-Collier,

1981Dallery & Baum, 1991; Lea, 1981; Shettleworth, 1988)。これらのオペラントシミュレーション研究では、消費エネルギー量を定量的に制御しようとする試みがなされている。例えば、比率スケジュールを使用したオペラントシミュレーションでは、比率スケジュールにおける反応回数を消費エネルギー量の代替変数としてみなすことができる (Aparicio & Baum, 1997; Collier & Rovee-Collier, 1981; Dow & Lea, 1987)。反応回数は操作可能な変数であるため、比率スケジュールを用いた研究は、エネルギー量の定量的な操作を試みたものとしてみなすことができる。

比率スケジュールの研究に加え、反応レバーや反応キーといった操作体の間に障害物を設置したオペラント箱を用いた手続きの有用性についても示唆されている (Aparicio, 1999; 2001; Aparicio & Baum, 1997)。これらの研究において、被験体は一方の操作体から他方の操作体へ反応を切り替えるために、障害物を乗り越えなくてはならない。すなわち、これらの研究は、障害物の物理的な大きさなどにより、障害物を超える行動に要する消費エネルギー量を操作することを試みている。例えば、Aparicio (2001) は、障害物の高さを操作することにより、一方の反応レバーから他方の反応レバーへの移動における困難さを操作した。すなわち、障害物を用いた手続きは、自然場面における採餌行動と類似した、身体全体の運動を伴う移動行動を操作対象としている。このため、比率スケジュールを用いた研究と比較し、この手続きは、より直接的に消費エネルギー量を操作しているものみなすことができる。

以上の研究においては、消費エネルギー量を制御する試みがなされているものの、OFTの定量的評価に関して限界があると考えられる。これらの研究の多くは、エネルギー利率の代替として餌獲得率を評価変数としているため、最適な採餌行動を予測する際に消費エネルギー量は考慮されていない（例えば、Aparicio, 1999; 2001; Aparicio & Baum, 1997, Collier & Rovee-Collier, 1981; Dow & Lea, 1987）。餌獲得率の代替評価変数としての有効性は支持されているものの、OFTの妥当性をより厳密に検証するためには、元来の評価変数であるエネルギー利率を用いた正確な定量的分析が求められる。エネルギー利率を算出するためには、摂取エネルギー量および消費エネルギー量の両者を測定する必要がある。摂取エネルギー量については獲得した餌の累積量から推定することは可能である。他方、従来オペラントシミュレーション研究で用いられてきた強化スケジュール下での反応遂行が、どの程度の消費エネルギー量に相当するのかといった定量的関係については明確にされていない。すなわち、従来強化スケジュールにおける任意の反応数や反応従事時間を、消費エネルギー量に変換することはできない。したがって、OFTの厳密な定量的分析のためには、オペラント行動における消費エネルギー量を制御、および測定できる手続きを開発することが必要となる。

エネルギー量の単位であるジュール（J）は、1 Nの力が力の方向に1 m動かすのに費やされるエネルギー量と定義される（McGlashan, 1971）。この関係は以下の式で表される。

$$1 J = 1 N \cdot m \quad (3.1)$$

また，McGlashan (1971)によると，1ニュートン (N) は 1 kg の質量をもつ物体に 1 m/s^2 の加速度を生じさせる力と定義される (式 (3.2))。

$$1 N = 1 \text{ kg} \cdot \text{m} / \text{s}^2 \quad (3.2)$$

式 (3.1) に式 (3.2) を代入することにより，以下の式が得られる。

$$1 J = 1 \text{ kg} \cdot \text{m}^2 / \text{s}^2 \quad (3.3)$$

式 (3.3) によると，ジュールは質量，距離，および時間により定義される。これらの変数は，被験体の体重 (kg)，行動における移動距離 (m)，および行動の経過時間 (s) とみなすことができる。すなわち，これらはオペラントシミュレーションにおいて測定可能な変数であるといえよう。本研究では，オペラント行動の消費エネルギー量を以下の式で定義した。

$$E_e = M \cdot D^2 / T^2 \quad (3.4)$$

ここで E_e は消費エネルギー量 (J)， M は被験体の体重 (kg)， D は移動距離 (m)， T は経過時間 (s) である。本研究は単一被験体法により実験を行い，実験期間中の被験体の体重はおお

よそ一定であった。このため、本研究においては、 M を任意の定数として扱った。したがって、 D と T を規定することにより Ee を算出することができる。

以上のことから、強化スケジュールによりオペラント行動における消費エネルギー量を制御することは十分可能であると考えられる。加えて、消費エネルギー量を制御変数とする強化スケジュールを開発することにより、自然場面における採餌行動をより厳密にシミュレートすること、およびOFTの妥当性を定量的に検証することが可能となる。これらの点を考慮し、本研究は、消費エネルギー量を制御変数とする強化スケジュールが、OFTを検証するための手続きとして適用可能であるか検討することを目的とした。さらに本研究では、調整手続き（例えば、Mazur, 1987）を採用した。調整手続きは、一方の強化スケジュールを標準選択肢とし、他方の強化スケジュールの設定値を被験体自身が調整することにより、強化スケジュール間の等価点を求める手続きである。調整法により、反応における回数と時間との間、すなわち異なる反応次元間の等価点を導出することができる（例えば、Lea, 1976）。この等価点に基づき、一方の反応次元から他方の反応次元への変換が可能となるであろう。したがって、比率スケジュールの設定値と、消費エネルギー量を制御変数とする強化スケジュールの設定値との等価点を求め、反応数と反応における消費エネルギー量との定量的関係を検証した。従来の研究においては、餌の探索（Dow & Lea, 1987）、餌の選択（Abarca & Fantino, 1982）、餌場間の移動（古野・小美野, 2008）など、様々な採餌行動の側面をシミュレートす

る手続きとして FR スケジュールが多用されてきた。加えて、FR スケジュールにおいては、スケジュール設定値が固定的であり変動しないため、調整手続きにおける標準選択肢の強化スケジュールとして適している。以上の理由により、本研究においては、標準選択肢に FR スケジュールを採用した。

方法

被験体

3羽のデンショバト (*Columba livia*) を被験体として使用した (MP102, MP701, MP702)。MP102 は種々の強化スケジュールの実験歴があり、MP701 および MP702 には実験歴がなかった。実験歴のないハトについては、逐次接近法によりキーつき反応を形成した。実験中、すべての被験体の体重を自由給餌時の 80 % に維持した。実験セッション以外の時間において、各被験体をそれぞれ個別の飼育ケージで飼育した。個別ケージにおいて、被験体は水を自由に摂取することが出来た。被験体の体重の変動の幅を最小限に留め、定常的に維持するため、実験セッション終了後に必要に応じて混合飼料が与えられた。

装置

実験にはオペラント箱 (長さ 51.0 cm × 幅 51.0 cm × 高さ 38.0 cm) を使用した。オペラント箱の前面パネルに抵抗膜方式のタッチパネルディスプレイ (グンゼ製, AV7629FT03) を取り付け、直径 22.0 cm の円内を反応領域とした。反応領域の中心は、オペラント箱の床から 21.0 cm に位置していた。タッチパネルディスプレイにより、反応領域全体に青色光あるいは赤色光を提

示することができ，さらに反応領域内に2つの反応キー（直径5.0cm）を提示することも可能であった。左側の反応キーは青色であり，右側のキーは赤色であった。これらのキーの中心は床から20.0 cmに位置しており，キー同士の間隔は10.0 cmであった。タッチパネルは最小0.01 Nの反応を検出することが出来た。オペラント箱の後面パネルの左右中央，床下から10 cmに餌提示用の短形開口部（4.5 cm×5.5 cm）があり，後面パネルの背後に設置されたフィーダーによりその開口部を通して強化子（麻の実）を提示した。強化時間は4秒とし，その間反応領域は暗転し，電球によってフィーダーを照射した。実験事象の制御および反応の記録は，パーソナルコンピュータ（DELL, Latitude D610）により行った。オペラント箱の側に設置したホワイトノイズジェネレータにより，ホワイトノイズを提示した。

手続き

実験セッションは毎日行われた。1セッションは60試行終了後，または実験開始から90分経過した場合に終了した。選択フェイズとスケジュールフェイズからなる調整手続きにより実験を行った（Figure 3.1）。スケジュールフェイズには，FRスケジュールと調整エネルギー（Adjusting Energy; AE）スケジュール（以下，AEスケジュール）を配置した。これらのスケジュールにおいて反応領域全体に色光を提示し，被験体は反応領域のどこにでも反応することが出来た。FRスケジュールにおいて，反応領域に赤色光を提示した。被験体が反応領域に対して，FRスケジュールにより設定された回数（N）だけ反応す

ると、反応領域が暗転し、強化子が提示された。AE スケジュールにおいては、反応領域に青色光を提示した。被験体は、反応領域に対して第1反応と第2反応の2回反応することが要請された。第1反応により反応領域が青色から白色に変化し、第2反応により反応領域が暗転した。これら2つの反応により計測される反応間エネルギー (interresponse energy; IRE) が、AE スケジュールの設定値 (以下, AE 値) 以上の値であった場合、第2反応に後続して強化子を提示した。IRE が AE 値未満であった場合は、第2反応に後続して3秒間の試行間隔 (ITI) を挿入した。本研究において IRE は、2反応間の距離と時間により定義した。反応間距離 (interresponse distance; IRD) は、第1反応の位置と第2反応の位置との直線距離として測定した。反応の時間である反応間時間 (IRT) は、第1反応が生起してから第2反応が生起するまでに経過した時間として測定した。IRE は以下の式 (3.5) により算出された

$$\begin{aligned} \text{IRE} &= \text{IRD}^2 / \text{IRT}^2 \\ &= D^2 / T^2 \end{aligned} \tag{3.5}$$

式 (3.5) から、ある AE 値を満たす IRT と IRD の組み合わせの数は無限であることが分かる。例えば、もし AE 値が 0.25 J のもとで、ある反応の IRT が 0.1 秒だった場合、その反応の IRD が 0.05 m 以上であれば、AE 値を満たすことになる。同様に、もし AE 値が 0.25 J のもとで、ある反応の IRT が 0.2 秒だった場合、その反応の IRD が 0.1 m 以上であれば、AE 値を

満たすことになる。

1セッションの60試行を，1ブロックが4試行からなる15ブロックに分割した。それぞれのブロックにおける前半の2試行は強制選択試行であり，選択試行において反応領域にどちらか一方の反応キーを提示した。各ブロックの後半2試行は自由選択試行であり，選択フェイズにおいて2つの反応キーを提示した。Figure 3.1 に，自由選択試行における手続きを示した。自由選択試行の開始時に，反応領域に2つの反応キーを提示した。被験体がどちらかの反応キーに対して1回反応すると両方のキーが消灯し，反応領域全体は，選択反応キーの色光が提示された。選択フェイズにおいて右の反応キー（赤色；FRキー）が選択された場合はFRスケジュールに移行し，左の反応キー（青色；AEキー）が選択された場合はAEスケジュールに移行した。選択されたスケジュールを完遂した後，いずれも強化子が提示され，3秒間のITIが後続した。ITI中は，反応領域を消灯した。ITIの終了後，次の試行を再開した。

強制選択試行の手続きは，選択フェイズにおいてどちらか一方のキーのみが提示される点，およびAEスケジュールに対して修正試行が適用される点を除き，自由選択試行の手続きと同様であった。強制選択試行のAEスケジュールにおいて，IREがAE値未満であった場合，ITI終了後に，修正試行として再びAEスケジュールを開始した。被験体の反応が消去されるのを防ぐため，修正試行は最大5試行までとした。もし5回目の修正試行においてもIREがAE値未満であった場合は，ITIの後に次の試行に移行した。各ブロックの2つの強制選択試行の

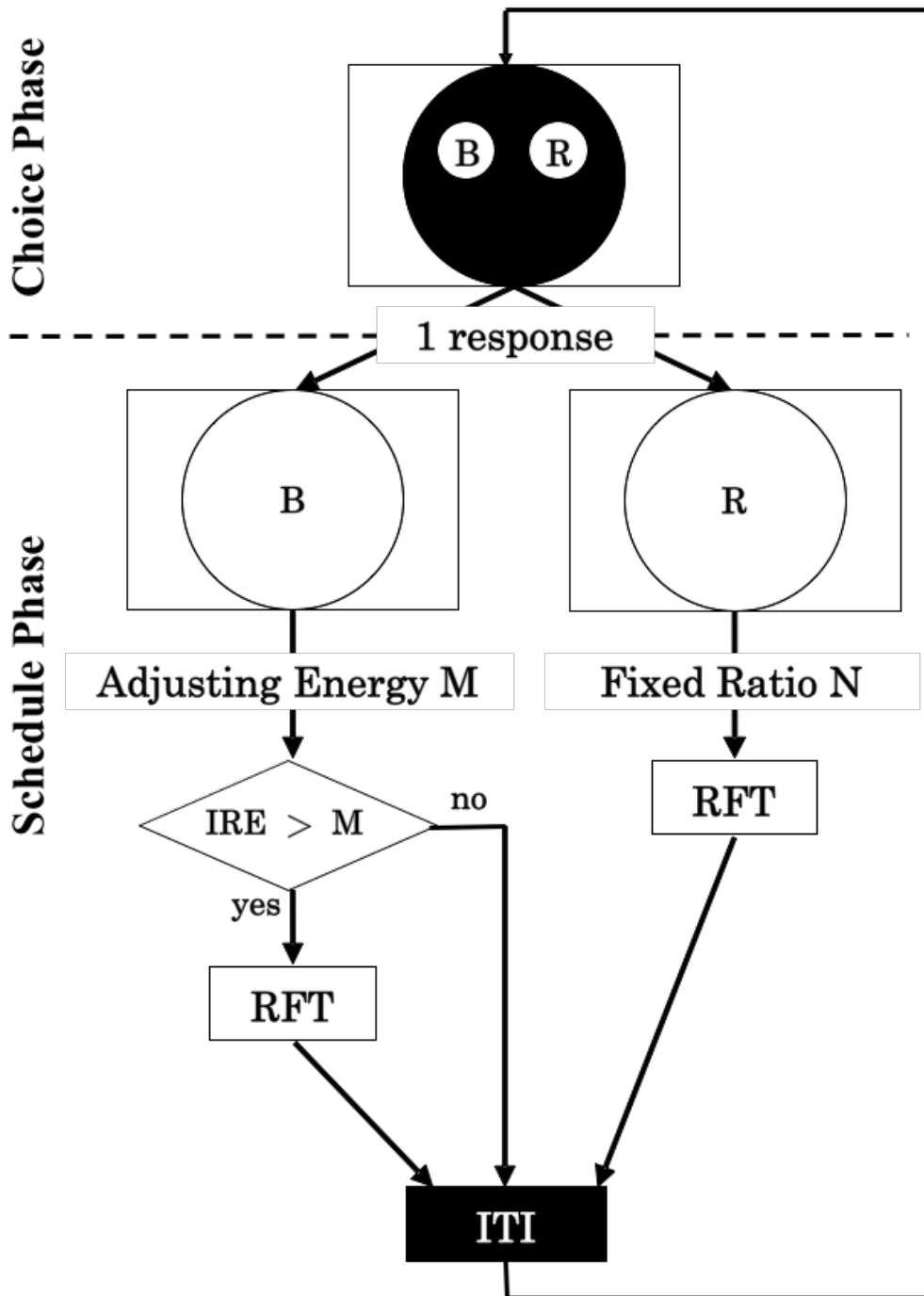


Figure 3.1. Schematic diagram of the procedure for free-choice trials. “B” and “R” at the response keys or response areas refer to blue and red, respectively. The procedure for the forced-choice trials was the same as that for the free-choice trials, except that only one key was presented during the choice phase.

選択フェイズにおいて、FR キーと AE キーはそれぞれ 1 回ずつ提示され、その順序はランダムとした。

本研究の調整手続きにおいて、被験体に FR 値に対する AE 値の主観的等価点を調整させた。AE 値は被験体の選択内容により変化した。被験体があるブロックの 2 つの自由選択試行において、いずれも AE キーを選択した場合、次のブロックにおける AE 値は 0.001 J 増加した。他方、もし被験体がいずれも FR キーを選択した場合、次のブロックにおける AE 値は 0.001 J 減少した。また、被験体が 2 つの自由選択試行において AE キーと FR キーを 1 回ずつ選択した場合、AE 値は変化しなかった。最初の実験セッション開始時における AE スケジュールの初期値は 0.005 J であった。第 2 セッション以降においては、直前のセッション終了時の AE 調整値を、当該セッションの AE 初期値に設定した。

FR 値 (N) を実験条件とし、15, 30, および 60 の 3 種類を設定した。条件の実施順序については、各被験体とも FR15 から FR60 まで上昇系列として FR 値を増加させ、次に下降系列として FR15 まで FR 値を減少させた (Table 3.1)。すなわち、FR15 条件および FR30 条件は、それぞれ 2 回ずつ実施した。すべての条件において、最低 18 セッション行った。条件移行のための安定基準の指標として、各セッションにおける AE 値の平均値を用いた。例えば、実験セッションが 15 ブロックで終了した場合、AE 値は被験体により 15 回調整されたことになる。したがって、この場合の AE 値のセッション内平均値は、これらの 15 個の AE 値に基づいて算出された平均値となる。以

下の安定基準を満たしたときに反応遂行の安定とみなし，次の条件に移行した：(1) 最終6セッションそれぞれの，AE値のセッション内平均値が，条件内の最大値および最小値でない；(2) 最終6セッションを通じて，AE値のセッション内平均値の推移に一貫した上昇傾向や下降傾向が無い；(3) 最終12セッションを6セッションずつの2ブロックに分け，それぞれのブロックにおけるAE値のブロック内平均値算出し，それらのブロック内平均値の差が7.5%以内である。

Table 3.1
Number of sessions for each condition

Condition	MP102	MP701	MP702
FR 15	28	41	61
FR 30	30	18	42
FR 60	27	45	21
FR 30	36	39	24
FR 15	20	44	27

結果

Figure 3.2 は，各条件におけるセッションの推移に伴う AE 値の変化を示している。図中の白色のマーカ―は上昇系列の結果を，黒色のマーカ―は下降系列の結果をそれぞれ示している。被験体 MP102 および MP702 においては，AE 値はおよそ 15 セッション経過後に安定する傾向を示した。他方，MP701 においては，15 セッション経過後も AE 値は高い変動を示した。しかしながら，この変動はセッションを経るごとに減少し，次第に安定した。全ての被験体において，AE 値が安定するまでのセッション数と FR 値との間には系統的な関係は無かった。

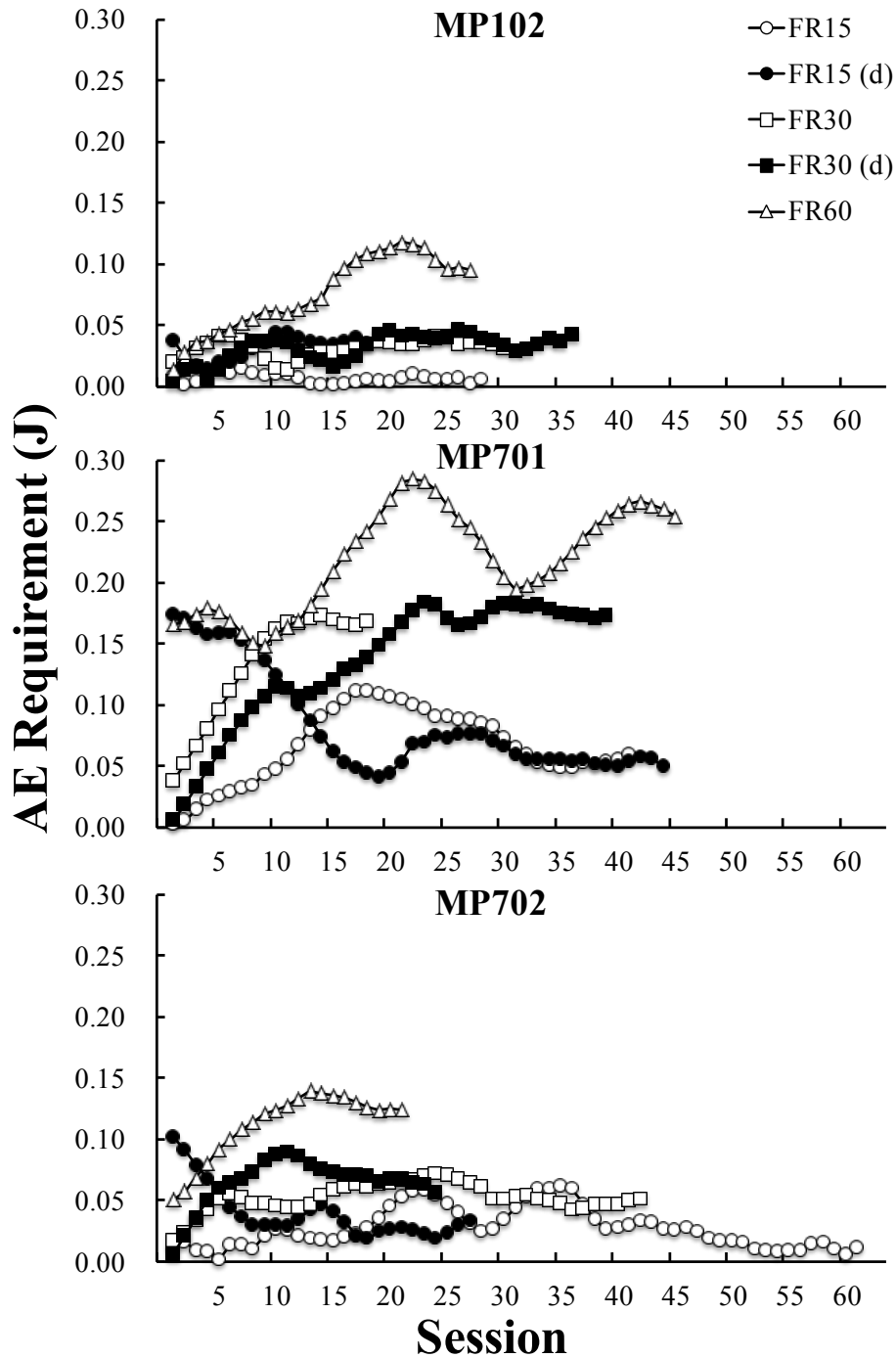


Figure 3.2. The adjusted AE requirement plotted session by session for each subject. Open symbols indicate the results from an ascending series, and filled symbols indicate those from a descending series.

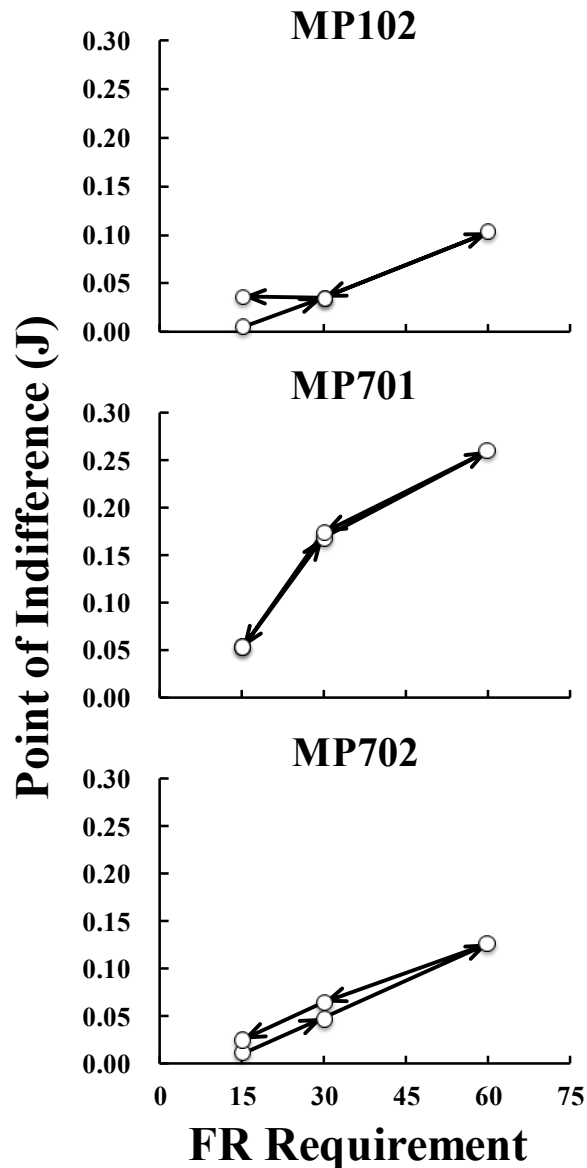


Figure 3.3. Indifference points of AE requirements as a function of FR requirements. Arrows indicate the order of conditions.

Figure 3.3 は、各被験体における FR 値と等価点との関係を示している。本実験において、被験体は FR 値に応じて AE 値を調節することが求められた。等価点は、各 FR 条件の最終 6 セッションにおける AE 値の平均値と定義した。図中の白丸は等価点を、線の矢印は条件の実施順序をそれぞれ示している。

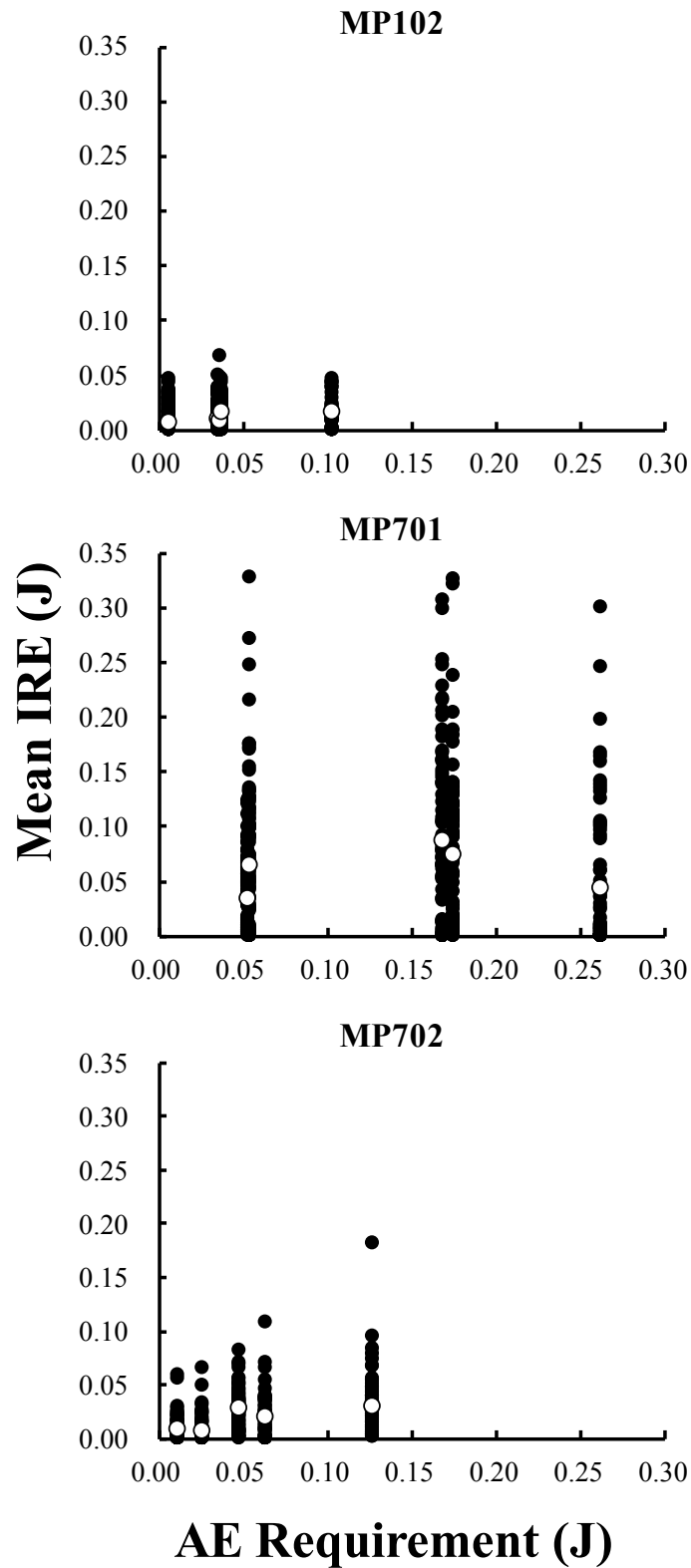


Figure 3.4. IRE as a function of the AE requirement. Filled symbols indicate one IRE, and open symbols indicate the mean IRE.

全ての被験体において、等価点は FR 値に伴い増加する傾向を示した。被験体 MP102 と MP702 の等価点はほぼ近似した値を示し、FR 値に伴い直線的に増加した。他方、MP701 の等価点は曲線的な増加を示した。MP701 の FR15 を除き、等価点は上昇系列と下降系列とで近似した値となった。

Figure 3.4 および Figure 3.5 は AE スケジュールにおける被験体の反応遂行を示している。これらの図におけるデータは、各条件の最終 6 セッションにおける自由選択試行の結果に基づいて算出したものである。これらの図の横軸は AE 値を示している。本実験は調整手続きにより行われたため、AE 値は試行間およびセッション間で変化した。そこで、Figure 3.4 および Figure 3.5 における AE 値は、最終 6 セッションにおける AE 値の平均値、すなわち Figure 3.3 の等価点とした。例えば、被験体 MP702 の AE 値は 0.011 J, 0.025 J, 0.047 J, 0.064 J, および 0.127 J であった。したがって、これらの値が、Figure 3.4 および Figure 3.5 における MP702 の横軸の値である。

Figure 3.4 は、AE 値と、IRE の分布および平均値との関係を被験体ごとに示している。図中の黒丸は個々の IRE を、白丸は IRE 平均値を示している。IRE 分布の傾向は被験体ごとに異なる傾向を示した。被験体 MP102 の IRE 分布は、AE 値の増加に関わらず変化しなかった。また、MP701 の IRE 分布は AE 値に伴う系統的な変化を示さなかった。ただし、他の被験体に比べ、幅広い分布を示した。他方、MP702 において、AE 値の増加に伴い IRE 分布がわずかに広がる傾向を示した。全ての被験体において、IRE 平均値は系統的な変化を示さなかった。

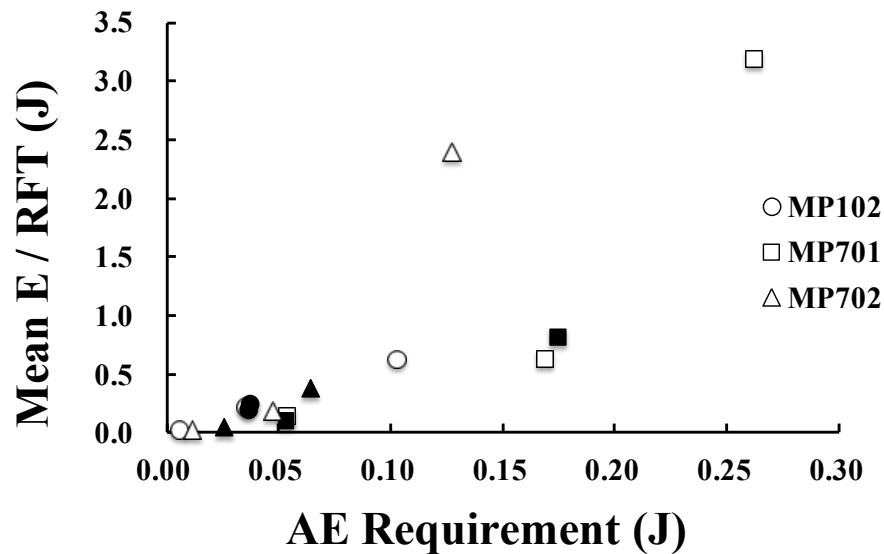


Figure 3.5. E / RFT as a function of the AE requirement. Open symbols indicate the data from an ascending series, and filled symbols indicate those from a descending series.

本研究の手続きでは，AEスケジュールにおいてIREがAE値を満たさない試行では強化子が提示されなかったため，条件間あるいは被験体間で1強化あたりの試行数は変化する。すなわち，あるAE値におけるIREが等しくても強化が生起する試行数が異なる場合，1強化あたりのIREの総量は異なる。例えば，AE値が0.005 Jのもとで連続する3試行のIREを測定したとき，いずれの試行においてもIRE値が0.006 Jであった場合，3試行とも強化され，3試行を通じたIRE平均値は0.006 Jとなる。他方，別の連続する3試行でIREを測定したとき，それぞれのIRE値が0.004 J，0.006 J，および0.008 Jであった場合，強化された試行は2試行であり，3試行を通じたIRE平均値は0.006 Jとなる。すなわち，IRE平均値が等しくても，強化された試行が異なることは十分に考えられる。したがって，任意の強化が生起するまでに自発された全ての反応のIREを

合計することにより，1強化あたりのエネルギー量（E / RFT）を算出した。ただし，被験体 MP102 の AE 0.103 J においては1度も強化が生起しなかったため，最終6セッションの IRE の合計を E / RFT とした。Figure 3.5 は各被験体の，AE 値と E / RFT との関係を示している。全ての被験体において，AE 値の増加に伴い E / RFT は系統的に増加した。E / RFT と AE 値との間に有意な正の相関を示した（ $r = .83, p < .05$ ）。

考察

本研究は，FR スケジュールと消費エネルギー量を設定値とする AE スケジュールとの等価点を検証した。その結果，個体差はあるものの，全ての被験体において，FR 値の増加に伴い等価点は増加する傾向を示した（Figure 3.3）。さらに，FR15 条件および FR30 条件の等価点は，上昇系列と下降系列とではほぼ近似した値となった。これらの結果は，AE 値と FR 値との間に系統的な関係があることを示している。すなわち，FR スケジュールにおけるオペラント行動の反応数（N）を，AE スケジュールにおけるオペラント行動の消費エネルギー量（ $E_e(J)$ ）に置換可能であることが示唆された。したがって，本研究は，FR スケジュールにより行われたオペラントシミュレーションの結果を，エネルギー量に置換して再分析できる可能性を示した。しかしながら，等価点において個体差が見られたこと，および FR 値について3条件のみ設定していたことを考慮すると，FR 値と AE 値との定量的関係について厳密に置換可能性を指摘す

ることには制限がある。特に、本研究では従来のオペラントシミュレーション研究で使用された値に倣って FR 値を設定したため、FR 値の範囲は限られたものであった。したがって、今後の研究においてはより広範な FR 値を採用し、AE 値と FR 値との定量的関係についてより詳細に検証する必要があるだろう。

本研究は、消費エネルギー量を制御するための手続きとして AE スケジュールを開発した。AE スケジュールが個々の反応における消費エネルギー量に及ぼす効果について検証するため、IRE 平均値について分析した。Figure 3.4 から、AE 値の増加に関わらず IRE は増加せず、図中のポイントのうち AE 値を超えたものは 15 個中 2 個のみであった。したがって、AE スケジュールが個々の反応における IRE に及ぼす効果は限定的であることが示唆される。ただし、後述するように、AE スケジュールは、個々の反応に対して系統的な効果をもたらさなかったが、採餌シミュレーションの手続きとして十分適用可能である。

Figure 3.5 から、全ての被験体において、AE 値の増加に伴い E / RFT は増加した。この結果は、AE スケジュールにおける強化が生起しなかった試行の数により説明可能である。すなわち、自由選択試行の AE スケジュールにおいて IRE が AE 値に満たなかった場合、強化は生起しなかった。また、E / RFT は、強化が生起しなかった試行も含め、全ての反応における IRE に基づいて算出された。したがって、たとえ個々の反応における IRE が AE 値の増加に関わらず変化しなかったとしても、E / RFT は強化が生起しなかった試行数の増加に伴い増加する。したがって、AE 値の増加に関わらず IRE 平均値が増加しなかつ

たこと (Figure 3.4) を考慮すると, E/RFT の系統的増加は, 強化が生起しなかった試行の増加を反映している。

AE 値の増加に伴う E/RFT の増加は, AE スケジュールが採餌シミュレーションの手続きとして適用可能であることを示唆している。OFT は, 餌の探索や新しい餌場への移動など, ある行動を完遂するために必要とされる消費エネルギー量の総量に基づいて採餌行動を予測する (例えば, Charnov, 1976a, 1976b; Emlen, 1966)。例えば, ある OFT が新しい餌場への移動を予測する場合, 新しい餌場までの移動行動全体を1つの行動単位として分析するが, 移動行動を構成する行動の各要素を微視的に分析することはない (Charnov, 1976b)。したがって, OFT の妥当性を分析するためには, ある1つの行動単位を完遂するまでに消費したエネルギーの総量を系統的に操作できる手続きが要請される。すなわち, 本研究における AE スケジュールは, OFT を検証する手続きとして適しているといえよう。

本研究は, 行動の消費エネルギー量を制御する手続きとして AE スケジュールを創出した。OFT がエネルギー量に基づいて定式化されていること (例えば, Charnov, 1976a, 1976b; Emlen, 1966), および1強化あたりの消費エネルギー量が AE 値に伴い系統的に増加したこと (Figure 3.5) を考慮すると, 本研究は, AE スケジュールが OFT の妥当性を検証する手続きとして適用可能であることを支持している。すなわち, AE スケジュールにより, OFT における消費エネルギー量 ($E_{Tp} \cdot Tp$) を定量的に操作出来る可能性が示された。しかしながら, 従来の分化強化スケジュールがオペラント行動の反応次元に及ぼす効果

(例えば, 茅野他, 2007; Ferster & Skinner, 1957; 小原他, 2009; 古野他, 2009; Kramer & Rilling, 1970) と比較すると, AE スケジュールが個々の反応に及ぼす効果はそれほど強いものではなかった。したがって, 今後の研究においては, 個々の反応における IRE をより強固に制御できるように AE スケジュールを修正する必要がある。そうすることにより, OFT の妥当性について定量的な分析が可能となるであろう。

要約

実験2において, 消費エネルギー量をより直接的に制御する手続きとして, AE スケジュールを開発した。オペラント行動における消費エネルギー量の指標として IRE を定義した。IRE は二つの連続する反応間の距離を自乗した値を, 同じ2反応間の時間を自乗した値で除すことにより算出した。実験2では AE スケジュールが IRE に及ぼす効果を検証することに加え, 従来のオペラントシミュレーションで多用されてきた FR スケジュールの設定値と AE 値との主観的等価点を求めることを目的とした。このため, AE スケジュールと FR スケジュールを配した調整手続きにより実験を行った。その結果, AE 値と FR 値との間に系統的な比例関係があることが示された。さらに, AE スケジュールが, 1強化あたりの総 IRE に対して系統的な効果をもたらすことを示した。したがって, 実験2は, AE スケジュールがエネルギー量を評価変数とする OFT の妥当性を検証するための手続きとして有用であることを示唆した。

3. 総合考察

3.1. オペラントシミュレーションの有効性について

本研究は、オペラントの手法を用いた実験室シミュレーションを用いて限界値定理の妥当性を検証した。オペラントシミュレーションの有効性については、心理学および生物学の双方における多くの研究において既に論じられているが (Kamil & Sargent, 1981; Lea, 1981; Shettleworth, 1989; Stephens & Krebs, 1986; 内田・伊藤, 1997), ここでは本研究で新たに得られた知見を加えた上で、オペラントシミュレーションの理論的妥当性、および新たな可能性について検討しておく。

3.1.1. シミュレーション手続きとしての理論的妥当性

限界値定理をはじめとする OFT は、決定、評価変数、および制約条件の3つの要素により構築されている。このため、任意のモデルの妥当性を検証するためには、3つ要素全てを適切に再現できるような手続きを設定する必要がある。以上の点をふまえ、本研究の実験1におけるオペラントシミュレーションの手続きが、限界値定理の妥当性を検証する手続きとして適切であったか否かについて考察する。

決定

限界値定理は、「いつ餌場を離れるか」という決定について扱うモデルである。本研究の実験1で設定した並立連鎖手続きは、枯渴餌場を表す PR スケジュールと、次の餌場への移動を表す

FR スケジュールとの選択場面であった。すなわち、被験体が現在の餌場に留まり採餌を続けるか、それとも現在の餌場を離れるかを決定する場面とみなすことができる。したがって、実験1の手続きは、限界値定理で扱う決定を適切に再現できていたといえよう。

評価変数

限界値定理は、餌場居留時間を決定変数とし、任意の餌場居留時間の適応度を測るための評価変数として単位時間あたりのエネルギー利得であるエネルギー利率 (E/T) を設定している。他方、限界値定理を適用した多くの研究においては、単位時間あたりの餌累積量である餌獲得率 (G/T) を評価変数としている。本研究の実験1においても、式(2.1)に示すように、エネルギー利率の代替として、餌累積量により評価変数を算出した。Stephens & Krebs (1989) は、OFTの妥当性の評価において、餌獲得率が代替の評価変数として有効であることを示唆している。したがって、実験1において、限界値定理の枠組みに従って、被験体の採餌行動を適切に評価していたといえよう。ただし、後述するように、餌獲得率を代替評価変数として採用したことにより、モデルの定量的評価において制限があると考えられる。

制約条件

OFTは、採餌行動に関わる変数を取捨選択し、自然場面に比べ大幅に抽象化された採餌場面のもとの行動を予測するモデ

ルである (Charnov, 1976a, 1976b; Davies, 1977; Emlen, 1966; Gendon, 1987; Kacelnik, 1984; MacArthur & Pianka, 1966)。したがって、ある採餌行動に対してモデルを適用するためには、採餌場面がそのモデルに設定された制約条件を満たしていなければならない。限界値定理においては、下記の制約条件が設定されている (Charnov, 1976b)。

- (a) 動物は、餌場の密度、餌場の枯渇速度、および餌場間の移動時間など、採餌環境に対する完全な情報を持つ。
- (b) 採餌する動物は 1 個体であり、他個体との競合、あるいは他種から捕食される危険はない。
- (c) 餌場以外で餌を得ることはできない。
- (d) 同一の餌場に 2 回以上訪れることは無い。
- (e) 採餌時間は無限、あるいは相当長い。

以下に示すように、実験 1 における手続きは、これらの制約条件を厳密に満たした採餌環境を設定していると考えられる。

本研究をはじめとするオペラントシミュレーション研究は、単一被験体法により実験が実施された (例えば, Hackenberg & Hineline, 1992; Hodos & Trumbule, 1967; Mazur & Vaughan, Jr., 1987; Neuman et al, 1997, 2000; Redhead & Tyler, 1988;)。単一被験体法の特徴として、同一個体に対する反復的測定が挙げられる。伝統的な多標本による実験計画法と異なり、単一被験体法においては同一個体の行動を測定対象とし、同一条件下での測定を繰り返す (Barlow & Hersen, 1984 高木・佐久間訳 1993)。この際、行動の安定性の基準をあらか

じめ設定し、標的行動がこの安定基準を満たすまで同一条件下での実験を実施する必要がある。したがって、単一被験体法により得られたデータは、ある条件下で安定基準を満たしたもとで得られたものである。Dallery & Baum (1991) によると、オペラントシミュレーションにおける、このような任意の条件下での行動の安定は、採餌環境に対する完全な情報の保持とみなすことができる。また、単一被験体法における同一条件の反復は、動物が同一の採餌環境下に相当長い時間おかれていたとみなすことができる。したがって、本研究をはじめとするオペラントシミュレーション研究は、単一被験体法を用いることにより、制約条件 (a) および (e) を満たした採餌場面を設定していると考えることができる。

本研究の実験 1 においては、1 つのオペラント箱に 1 羽の被験体のみを入れて実験を行った。また、実験は完全に閉鎖されたオペラント箱内で行われ、ホワイトノイズを提示することにより、実験で生じるもの以外の外部音から完全に遮断された環境下で実験が行われた。さらに、強化子の提示や PR 値のリセットなど、実験中に起こる事象は全て被験体自身の反応にのみ依存していた。このため、実験は他個体から完全に遮断された環境下で行われた。これらの点は、同様の手続きを用いたオペラントシミュレーション研究においても同様である（例えば、Hineline & Sodetz, 1987; Jacobs & Hackenberg, 1996; Wanchisen, et al., 1988）。したがって、オペラントシミュレーションにおいては、制約条件 (b) で示されている他個体の要因を完全に排除した採餌環境をシミュレートすることが可能で

ある。

本研究の実験1をはじめとする、餌場間の移動時間が餌場居留時間に及ぼす効果について検証した研究では、枯渴餌場を示すPRスケジュールと餌場間の移動を示すFRスケジュールを終環に配した並立連鎖手続きにより実験が行われた。この手続きでは、PRスケジュールを選択し続ける限りはPR値が増加し続けたが、FRスケジュールを選択し完遂すると必ずPR値が初期値にリセットされた。したがって、この手続きは、餌場間の移動後には必ず餌の豊富な新しい餌場に到着し、以前居留した餌場に再訪することはないという採餌場面を再現していた。すなわち、実験1における手続きは、制約条件(d)を満たしていたといえよう。

実験1は、終環のFRスケジュールについて従来の手続きに変更を加えて実験を行った。従来の手続きにおいては、餌場間の移動を表す終環のFRスケジュールを完遂すると強化子が提示された。したがって、従来の手続きは、移動の完了により餌を獲得することができる採餌場面を設定していたことになる。他方、本研究の実験1では、FRスケジュールを完遂しても強化子は提示されず、直ちにPRスケジュールに移行した。すなわち、実験1の手続きは、枯渴する餌場を表すPRスケジュールを完遂することによってのみ餌を得ることができるという採餌環境を再現していた。したがって、本研究は、従来の研究においては再現されていなかった制約条件(c)を満たした採餌場面をシミュレートできていたとみなすことができる。

以上のことから、本研究の実験1で設定した手続きは限界値

定理の制約条件を満たした採餌環境を忠実に再現しているとみなすことができる。さらに、枯渇する餌場での探索や餌場間の移動の特徴を種々の強化スケジュールにより再現しており、これらの行動における困難さをスケジュール要請値により定量的に操作することが可能であった。したがって、実験1の手続きは、採餌場面のシミュレーションとして理論的に妥当であることが示唆される。

3.1.2. エネルギー量について

限界値定理をはじめとする多くのOFTは、動物がエネルギー利率を最大化するように振る舞うことを予測する。すなわち、これらのモデルはエネルギー量に基づいて定式化されている。このため、モデルの妥当性を定量的に検証するためには、採餌行動において摂取または消費されるエネルギー量を正確に操作、あるいは測定することが必要となる。

通常、オペラントシミュレーション研究において、実験中に提示される餌の種類は1つのみであり、強化の際には毎回同量の餌が提示される。したがって、強化の回数と摂取されるエネルギー量との間には比例関係が成立するものと考えられる。このため、餌の栄養価および強化回数から摂取エネルギー量を推定することは可能である。

他方、消費エネルギー量を扱った研究は散見されるのみである（Kirshenbaum, et al., 2000; Mitchell & Brener, 1997）。ほとんどの研究においては、消費エネルギー量の代替変数として反応従事時間や反応数を使用している（Aparicio & Baum,

1997; Cassini, et al., 1990; Redhead & Tyler, 1988)。この理由として、採餌行動に関わるエネルギー量を厳密に操作できるような手続きを設定することや、採餌行動の結果として動物が消費するエネルギー量を正確に測定することが困難であるということが挙げられる。例えば、消費エネルギー量を操作する手続きとして、行動を妨げるような枷を動物の体に取り付ける (Elliott, et al, 2008; Liu et al, 2009)、あるいは採餌環境に動物の行動を妨害するような障害物を設置する (Aparicio, 1999; 2001; Aparicio & Baum, 1997) といった手法が考えられる。これらの手法により、消費エネルギー量がより多い行動、あるいはより少ない行動といった、定性的な操作を行うことは可能となるが、定量的に消費エネルギー量を操作することに関しては制限がある。

他方、本研究の実験 2 では、オペラント行動における消費エネルギー量を設定値とする強化スケジュールを開発した。実験 2 において、連続する 2 反応間の時間 (IRT) および距離 (IRD) から、オペラント行動におけるエネルギー量 (IRE) を定義した。IRT および IRD は測定可能な変数であるため、IRE も同様に正確に測定することが可能である。ただし、IRE は行動により出力される外的仕事量であることを考慮する必要がある。生物が何らかの運動をする際、機械的効率に従い消費エネルギー量の何割かが外的仕事量として出力される (中村, 2001)。この関係は、以下の式で表すことができる。

$$C_{ex} = W \cdot Efficiency, \quad (4.1)$$

ここで、 C_{ex} は運動時消費エネルギー量、 W は外的仕事量、*Efficiency* は機械的効率を示す。機械的効率は、筋収縮に必要な必要とされるエネルギー代謝に関わる要因や、筋繊維の張力が外的運動として作用する際の伝達効率に関わる要因により規定される（中村, 2001）。筋活動に必要な化学物質を生成する中で、消費エネルギー量の一部は熱量として費やされる。また、筋肉から実際の運動に伝達されるまでにはエネルギーロスが生じる。これらを考慮すると、機械的効率は必然的に1未満の値となるため、運動時消費エネルギー量と外的仕事量とが等しい値となることはない。本研究におけるIREはオペラント行動により出力される反応次元であるため、式(4.1)における外的仕事量(*Efficiency*)に相当するものと考えられる。したがって、本研究におけるIREは、動物が行動により実際に消費したエネルギー量と等値ではない。しかしながら、本実験において被験体に要請された行動の形態は、条件間で変化することはなく、一貫して操作体に対するつつき反応であった。さらに、本実験は単一被験体法により行われたため、同一の行動に対する機械的効率の個体差を考慮する必要はない。以上の点を考慮すると、任意の被験体のつつき反応における機械的効率は、実験を通じてほぼ一定であったと考えられる。したがって、IREと実際の運動時消費エネルギー量との間には明確な比例関係があるものと推測される。すなわち、実験2において測定したIREは、運動時消費エネルギー量の指標として適しているものと考えられる。さらに、実験2において設定したAEスケジュールは、部

分的ではあるものの、IRE に対して系統的な効果をもたらした。したがって本研究は、採餌行動におけるエネルギー量を定量的に制御できる可能性を示唆したものであるといえよう。

3.2. 限界値定理の妥当性

本研究の実験 1 では、餌場間の移動時間が餌場居留時間に及ぼす効果について実験を行い、限界値定理の妥当性について検討した。ここでは、本研究および先行研究で得られた知見を概観し、限界値定理の妥当性について考察する。さらに、限界値定理における評価変数の問題および拡張性に焦点を当て、限界値定理の予測値と実験で得られた実測値との差について考察する。

3.2.1. 限界値定理における理論的枠組みについて

限界値定理は、「枯渇する餌場における採餌効率が、ある限界値まで低下した時点で、動物は餌場を離れる」という理論的枠組みに基づいて、枯渇場面における採餌行動を扱うモデルである (Charnov, 1976b)。限界値定理によると、採餌環境内における全ての餌場の餌密度が同一である場合、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を予測する (Charnov, 1976b; 粕谷, 1990)。このような移動時間の効果の検証は、ハト (Wanchisen et al., 1988)、アカゲザル (Hineline & Sodetz, 1987)、ラット (Aparicio & Baum, 1997)、あるいはアルマジロ (Cassini, et al., 1990) など様々な種を用いて行われており、いずれの研究においても、限界値定理の予測と傾向的に一致す

る結果を示した。本研究の実験1においても、ハトの餌場居留時間は、移動時間の増加に伴い、系統的に増加する傾向が示され（Figure 2.4）、移動時間の効果に関する限界値定理の予測を支持するものとなった。本研究の実験1における手続きは、従来のオペラントシミュレーション研究の手続きと比較し、より厳密に限界値定理の制約条件を満たした採餌環境を設定していた。すなわち、本研究結果は、先行研究で検証されてきた限界値定理の理論的枠組みの妥当性を、より強固に支持するものとなった。

3.2.2. 定量的分析について

多くの研究において、移動時間に関する限界値定理の定性的予測が支持される一方で、動物の餌場居留時間は限界値定理の予測値よりも長くなることが報告されている（Casini, Lichtenstein, Ongay, & Kacelnik, 1993; Cowie, 1977; Nonacs, 2001）。本研究の実験1においても同様に、ハトは一貫して限界値定理の予測値よりも長く餌場にとどまる傾向を示した。このような実測値と予測値との差については、限界値定理における評価変数の問題、および限界値定理の拡張性の2点から分析可能である。

採餌行動の分析における評価変数の問題

限界値定理をはじめとするOFTは、評価変数、決定、および制約条件の3つの要素により成り立っている。このため、たとえば決定および制約条件が等しくても、何を評価変数とするのか

という点で異なっていると、モデルは異なった予測値を算出することになる。限界値定理はエネルギー利率を評価変数とするが、限界値定理の妥当性について検証した多くの研究においては、時間あたりの餌累積量を評価変数として扱っている (Cowie, 1977; Hackenberg & Hinehline, 1992; Hinehline & Sodetz, 1987; Krebs et al., 1974)。限界値定理の妥当性を定性的に分析する限りにおいては、餌獲得率が代替の評価変数として妥当であることは支持されている (Stephens & Krebs, 1986)。しかしながら、定量的分析という観点からモデルの妥当性をより厳密に吟味するためには、本来の評価変数であるエネルギー利率を使用すべきであろう。すなわち、本研究の実験1や従来の研究において見られた実測値の予測値との差は、限界値定理の本来の評価変数であるエネルギー利率を評価変数として再分析することにより、補正される可能性がある。例えば、本研究の実験2の結果は、比率スケジュールにおける反応数を消費エネルギー量に変換できる可能性を示唆した。今後の研究において反応数と消費エネルギー量との定量的関係が明らかとなれば、比率スケジュールによる研究結果をエネルギー利率に変換して再分析することが可能となるであろう。

限界値定理の拡張性

Stephens & Krebs (1986) は、OFTの強みは定量的分析によりそのモデルの妥当性を検証できる点にあり、モデルの予測値と実測値との間に齟齬が生じた場合、そのモデルを修正する必要があると主張している。また、粕谷 (1990) によると、OFT

は採餌行動に関わると想定される変数のみを取り入れているため、モデルに組み入れられている変数以外に採餌行動に影響を及ぼす変数が特定された場合、土台となるモデルにその変数を加え拡張していく必要があることを主張している。

本研究の実験1においては、限界値定理にフリーパラメータ K を挿入することにより、予測値と実測値との差を記述できることを示した (Figure 2.6)。また、同様の手続きを用いた先行研究結果 (Hodos & Trumbule, 1967; Hineine & Sodetz, 1988; Neuman et al., 2000; Wanchisen et al., 1988) に対し、フリーパラメータ K を挿入した限界値定理の修正モデルを適用し、再分析を行った (Figure 4.1)。図中のマーカーは餌場居留時間の実測値を、実線は修正モデルによる予測値をそれぞれ示している。 K の値は、実測値に最も近似するように最小自乗法により求めた。修正モデルの実測値に対する決定係数は高い値を示し、修正モデルが実測値を正確に記述できることを示した。したがって、先行研究で示された餌場居留時間の実測値と限界値定理による予測値との差は系統的なものであると考えられる。すなわち、枯渇場面における採餌行動を分析する上で、限界値定理における理論的枠組みそのものは妥当性のあるものであると考えられる。このため、 K を規定する要因を特定することにより、限界値定理を土台としてより精度の高いモデルに拡張できると考えられる。

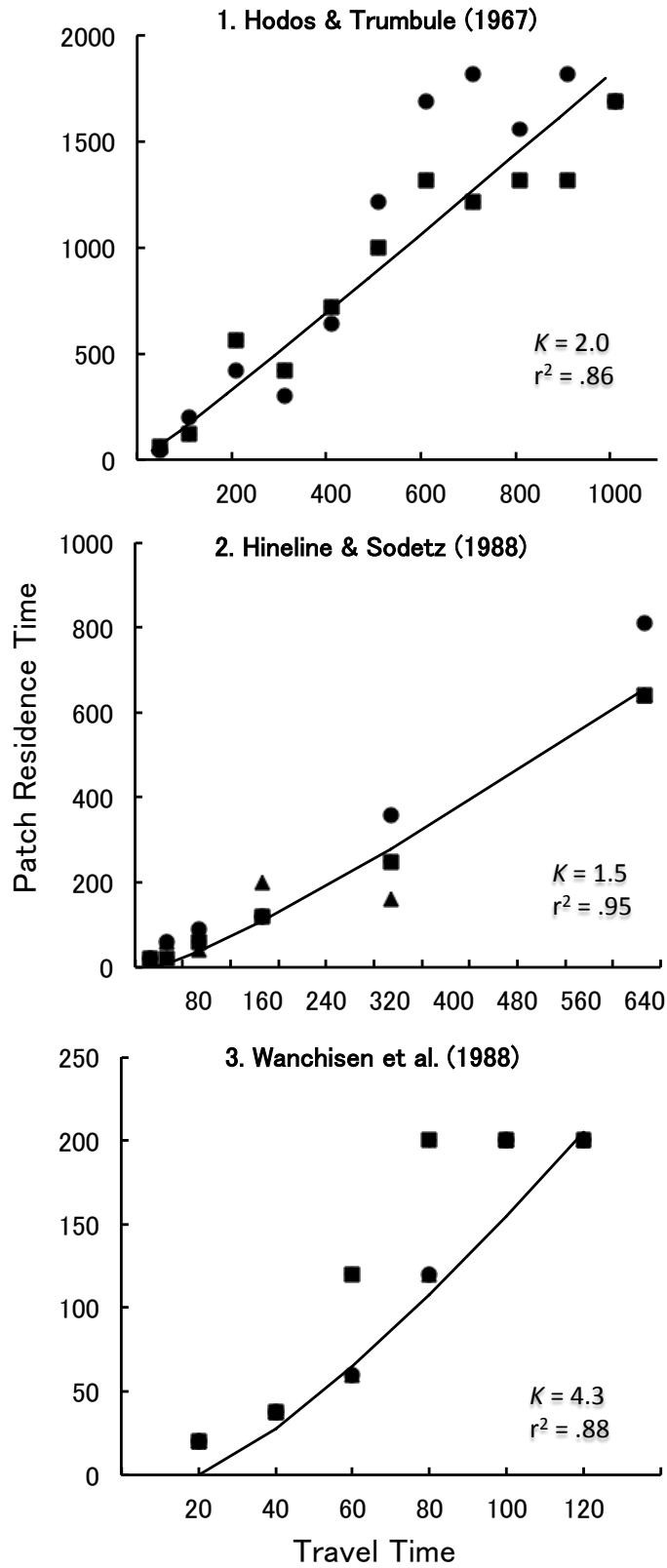


Figure 4.1. Reanalysis of previous data by the modified model. The data are redrawn from each study.

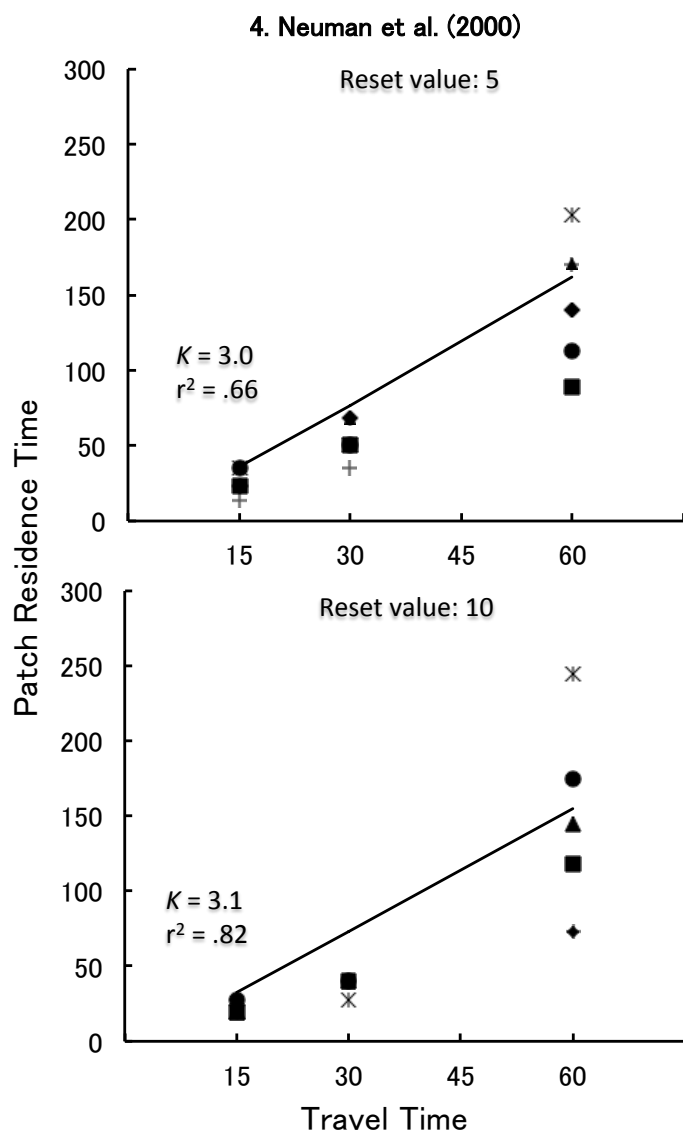


Figure 4.1. (Continued)

3.3. 今後の研究課題

本研究において、(1) 消費エネルギー量を制御変数とする強化スケジュールの適用可能性、および(2) 限界値定理の妥当性および拡張性、が示唆された。これらの知見に基づき、今後の研究において検討すべき課題を概観する。

3.3.1. エネルギー量を制御変数とする強化スケジュール

本研究の実験2において、AE設定値と1強化あたりの総IRE (E/RFT)、すなわち複数の反応におけるIREとの間に系統的な増加関係が示され、AEスケジュールの採餌シミュレーション手続きとしての適用可能性については支持された。多くのOFTにおいてエネルギー量に基づいた通貨が設定されていることを考慮すると、本研究は、限界値定理で想定されている枯渇場面のみならず、多様な採餌場面のシミュレーション手続きとしてAEスケジュールを適用できる可能性を示した。ただし、AEスケジュールにより個々の反応におけるIREは制御されなかった。したがって、オペラント行動における消費エネルギー量をより正確に制御出来るよう、AEスケジュールを改良する必要がある。そのために、消費エネルギー量を制御変数とする強化スケジュールがオペラント行動に及ぼす効果について更なる検討が求められる。

実験2の調整手続きは、初環にFR1、終環にAEスケジュールおよびFRスケジュールを配した並立連鎖スケジュールとみなすことが出来る。並立連鎖スケジュールをはじめとする種々の複合スケジュールにおいては、その構成要素である強化スケ

ジュール同士が影響し合うことが示されている (Davison, 1974; Ferster & Skinner, 1957; Reynolds, 1975 浅野 訳 1978)。例えば, Davison (1974) は, 連鎖 FI FI スケジュールにおいて, 前半の FI スケジュールが後半の FI スケジュールの反応遂行に及ぼす効果を検証した。Davison (1974) は, 後半の FI スケジュールの設定値を固定し, 前半の FI スケジュールの設定値を系統的に操作した。その結果, 後半の FI 設定値は固定であるにもかかわらず, 前半の FI 設定値の増加に伴い, 後半の FI スケジュールにおける反応遂行が系統的に変化することを示した。この結果は, 連鎖スケジュールにおいて先行する強化スケジュールが, 後続する強化スケジュールにおける反応遂行に影響を及ぼすことを示唆している。本研究の実験 2 においても同様に, AE スケジュールにおける反応遂行は, 並立連鎖スケジュールを構成する他の強化スケジュールによる影響を受けているものと考えられる。

さらに, 本研究で使用した調整手続きは, 被験体の選択により試行間, あるいはセッション間で AE 値が変化した。強化スケジュールに関する多くの先行研究において, 強化スケジュールにおける設定値の変動が, そのスケジュール下での反応遂行に影響を及ぼすことが報告されている (例えば, Ferster & Skinner, 1957; Kramer & Rilling, 1970; Lee, Sturme, & Fields, 2007)。例えば, 2 つの IRT が強化対象となる混合 DRL x ” DRL y ” スケジュール (ただし $x < y$) においては, より短い IRT (x ”) の方が出現しやすい (Kramer & Rilling, 1970)。本研究においても同様に, 低い AE 値が高い AE 値に比べ, よ

り強い制御を及ぼしたために低い IRE が出現しやすく、結果として AE 値の増加にかかわらず IRE 平均値は増加しなかったと考えられる。したがって、本研究の AE スケジュールにおける反応遂行に対して、AE スケジュールそのものの効果の他に、他の強化スケジュールやスケジュール設定値の変動による効果もたらされていたと考えられる。このため、消費エネルギー量を制御変数とする強化スケジュールの効果についてより正確に分析するために、設定値を固定した単一スケジュールで実験を行う必要がある。すなわち、今後の研究において、消費エネルギー量を制御変数とする単一スケジュールを設定し、個々の反応における IRE に及ぼす効果について検証するべきであろう。

3.3.2. 限界値定理の修正および拡張

本研究の実験 1 の結果は限界値定理の予測と傾向的に一致したものの、実測値と予測値との間に系統的な差が見られた。この結果は、限界値定理における構成要素（通貨、制約条件、選択）のいずれかを修正する必要があること、または限界値定理に組み入れられているもの以外に、枯渇場面における採餌行動に影響を及ぼす要因があることを示唆している。本研究の実験 1 において、このような要因の効果は限界値定理の修正モデルにおけるフリーパラメータ K により分析できることが示唆された。したがって、本研究結果（Figure 2.6）および限界値定理の修正モデルを先行研究に適用した結果（Figure 4.1）に基づいて、今後検討すべき新たな要因について考察する。

Table 4.1
Summary of previous studies

Reference	Species	FR requirements	PR schedule		K	r^2
			Step value	Reset value		
1. Hodos & Trumbule (1967)	Chimpanzees	40~1000	20	20	2.0	.86
2. Himeline & Sodetz (1988)	Rhesus monkeys	20~620	20	0	1.5	.95
3. Wanchisen et al. (1988)	Pigeons	20~120	20	0	4.3	.88
4. Neuman et al. (2000)	Pigeons	15, 30, 60	3	5	3.0	.82
		15, 30, 60	3	10	3.1	.66
Present study	Pigeons	15, 60, 120	5	1	4.3	.99

Table 4.1 に、本研究の実験 1 および先行研究 (Hodos & Trumbule, 1967; Hienline & Sodetz, 1988; Neuman et al., 2000; Wanchisen et al., 1988) の手続き、および限界値定理の修正モデルを適用した結果の概略を示した。ハトを被験体とした研究間で K の値を比較すると、PR ステップが最も低い Neuman et al (2000) に比べ、本研究の実験 1 や Wanchisen et al. (1988) の方が K の値は高い。PR ステップが餌場の枯渇速度を示す値であることを考慮すると、この傾向は、採餌環境における餌場の枯渇が早いほど、餌場居留時間は限界値定理の予測値よりも長くなることを示唆している。ただし、これらの研究間で、PR リセット値や終環の FR 完了に伴う操作が異なっており、 K の値を規定する要因として PR ステップ以外のものが交絡していると考えられる。さらに、比較対象となる研究数が少ないため、これらの研究結果から系統的な関係性を見いだすことは困難である。したがって、今後の研究においては、PR ステップを系統的に操作し、餌場の枯渇速度の効果について検証する必要があるだろう。

被験体の種間で K の値を比較したところ、チンパンジーやアカゲザルなどの霊長類 (Hodos & Trumbule, 1967; Hienline & Sodetz, 1988) よりもハトの方が、 K の値は高い傾向を示した (Table 4.1)。この傾向は、種間の違いを考慮に入れて限界値定理を修正する必要があることを示唆している。例えば、比較認知の研究において、記憶容量の種間における違いについてが報告されている (Fagot & Cook, 2006)。このような記憶容量は、ある時点での採餌行動が、どの程度時間をさかのぼった過

去までの事象に影響を受けているか、という問題として考えることができる。通常、限界値定理において通貨となるエネルギー利率は、採餌に費やした総時間に基づいて算出する。他方、Dow & Lea (1987) は、ある限られた時間枠に基づいて算出した方が、採餌行動を正確に記述できることを示した。Dow & Lea (1987) は、EWMA(exponentially weighted moving average) と呼ばれる、一種の移動平均によりエネルギー利率を算出した。EWMA では、採餌時間全体による全域的エネルギー利率ではなく、ある限られた範囲の時間枠における局所的エネルギー利率を求める。この時間枠が短いほど、時間的により近接した過去の事象からの影響は強く、遠隔の事象の影響は弱くなることを意味する。 K の値における種差は、このような時間枠の差として分析できる可能性がある。この点を実験的に検証するためには、オペラント箱の操作体や強化スケジュールの設定値を均一にした実験環境を設定し、種間で比較する必要があるだろう。

以上に示すように、オペラントの手続きを用いた採餌シミュレーションは、より厳密に新たな要因の効果を抽出することが可能である。これらの研究を通じて、限界値定理の理論的枠組みから、より自然な採餌場面における採餌行動の記述が可能となるだろう。

3.4. まとめ

本研究は、オペラント条件づけの手法を用いた実験室シミュレーションを用いて、限界値定理の妥当性を定量的に検証することを目的とした。実験1において、従来のオペラントシミュ

レーションの手續きに改良を加え、限界値定理の制約条件をより厳密に満たした手續きを設定した。その結果、餌場居留時間は、移動時間の増加に伴い、系統的に増加する傾向を示した。この結果は、限界値定理の予測と傾向的に一致する。さらに、餌場居留時間における実測値と限界値定理による予測値との間に系統的な差があることが認められた。このような差は、限界値定理にフリーパラメータを挿入することにより、正確に記述できることが示された。実験2においては、オペラント行動における消費エネルギー量（IRE）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、従来の採餌シミュレーションで多用されてきたFR スケジュールとの等価点を測定した。その結果、AE スケジュールとFR スケジュールの設定値間で系統的な等価関係があること、およびAE スケジュールがオペラント行動における消費エネルギー量に、部分的ではあるものの、系統的な効果をもたらすことが示された。これらの実験において得られた知見は、オペラントシミュレーション手續きの有効性、および限界値定理の妥当性を示唆している。

採餌行動に対してOFTを適用する場合、そのモデルに設定されている決定、通貨、および制約条件の3つの要素を満たした採餌場面を構成する必要がある。実験1で設定した採餌場面は、決定および制約条件については十分に満たしており、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の手續きは、採餌シミュレーション手續きとして理論的に妥当性のあるものと考えられる。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續き

を開発した。その結果、AE スケジュールは、消費エネルギー量を制御できる可能性が示した。すなわち、一連の実験結果により、限界値定理をはじめとする OFT 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非常に有効な手続きであることが示唆された。

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、これらの研究においては、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ている。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。修正モデルにおける K を規定する要因については、限界値定理における通過の問題、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可能性が示唆された。

今後の研究課題として、AE スケジュールの改良、および限界値定理の拡張の 2 点が挙げられる。本研究において、AE スケジュールの設定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、スケジュール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について系統的な分析を行う必要があるだろう。

本研究や同様の手続きを用いた先行研究の結果は、限界値定理の修正モデルにより記述できることが示された。修正モデルにおけるフリーパラメータ 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。実験1や同様の先行研究結果を比較すると、限界値定理に新たに挿入すべき変数として、餌場の枯渇速度や、エネル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、このような変数の効果について検証し、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。

付録

実験 1 における利得関数 (式 (2.4)), および最適な餌場居留時間の予測式 (式 (2.3)) は, 本研究で設定した枯渴する餌場を規定する PR 初期値, および PR ステップの値に基づいて, 以下の順序で導出された。

Table 5.1
Relation between number of prey and patch residence time

Number of prey	PR Requirement	Patch residence time (T_p)	
1	1	1	= 1
2	5	1 + 5	= 6
3	10	1 + 5 + 10	= 16
4	15	1 + 5 + 10 + 15	= 31
5	20	1 + 5 + 10 + 15 + 20	= 51

利得関数 (式 (2.4)) を導出するために, PR のパラメータを用いた。本研究は PR ステップを 5 と設定したので, PR 値は公差 5 の等差数列である。ただし, PR 初期値は 1 であったため, N 個目の餌を得るまでにかかる餌場居留探索時間 (T_p) は, 初項 0, 公差 5 の等差数列の和に PR 初期値である 1 を加算することにより求められる (Table 5.1)。したがって, 餌の数 (N) と餌場居留時間 (T_p) との関係は式 (5.1) により表すことができる。

$$T_p = \Sigma (5 N - 5) + 1 = 5 (N^2 + N) / 2 + 1 \quad (5.1)$$

これを N について解くと、式 (5.2) となる。

$$N = [5 + (-15 + 40 Tp)^{1/2}] / 10 \quad (5.2)$$

したがって、 N は餌の累積量とみなせるので、 $N = G(Tp)$ とおくと、式 (5.2) は利得曲線 $G(Tp)$ として式 (2.4) となる。

$$G(Tp) = [5 + (-15 + 40 Tp)^{1/2}] / 10 \quad (2.4)$$

次に、瞬間捕獲率は、餌場におけるある瞬間の採餌効率を示すため、式 (2.4) の接線の傾きとして表される。したがって、式 (2.4) を微分することにより式 (5.3) となる。

$$G'(Tp) = 2 / (-15 + 40 Tp)^{1/2} \quad (5.3)$$

次に、最適な餌場居留時間 (式 (2.3)) を求める。式 (2.2) に式 (2.4)、および式 (5.3) を代入することにより式 (5.4) となる。

$$\begin{aligned} & \{ [5 + (-15 + 40 Tp^*)^{1/2}] / 10 \} / (Tt + Tp^*) \\ & = 2 / (-15 + 40 Tp^*)^{1/2} \end{aligned} \quad (5.4)$$

式 (5.4) を Tp^* について解くと式 (2.3) となる。

$$Tp^* = Tt - [10 (Tt + 1)]^{1/2} / 2 + 2 \quad (2.3)$$

したがって、最適な餌場居留時間は、式(2.3)における Tt に、餌場間における移動時間を示す設定値を代入することにより求められる。

引用文献

- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Bautista, L. M., & Munoz-Pulido, R. (1995). Patch use in cranes: A field test of optimal foraging prediction. *Animal Behaviour*, **49**, 1367-1379.
- Abarca, N. & Fantino, E. (1982). Choice and foraging. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **38**, 117-123.
- Aparicio, C. F. (1999). The barrier choice paradigm: Haloperidol reduces sensitivity to reinforcement. *Behavioural Processes*, **48**, 57-67.
- Aparicio, C. F. (2001). Overmatching in rats: the barrier choice paradigm. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **75**, 93-106.
- Aparicio, C. F. & Baum, W. M. (1997). Comparing locomotion with lever-press travel in an operant simulation of foraging. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **68**, 172-192.
- Barlow, D. H. & Hersen, M. (1984). *Single case experimental designs; Strategies for studying behavior change*. 2nd ed. New York: Pergamon Press.
- (高木俊一郎・佐久間 徹 (鑑訳) (1993). 一事例の実験デザイン-ケーススタディの基本と応用- 改版 二瓶社)
- Cassini, M. H., Kacelnik, A., & Segura, E. T. (1990). The test of the screaming hairy armadillo, the guinea pig and the

- marginal value theorem. *Animal Behaviour*, **39**, 1030-1050.
- Cassini, M. H., Lichtenstein, G., Ongay, J. P., & Kacelnik, A. (1993). Foraging behaviour in guinea pigs: Further tests of the marginal value theorem. *Behavioural Processes*, **29**, 99-112.
- Catania, A. C. (1998). *Learning*. 4th ed. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.
- Charnov, E. L. (1976a). Optimal foraging: Attack strategy of a mantid. *American Naturalist*, **110**, 141-151.
- Charnov, E. L. (1976b). Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129-136.
- 茅野一穂・古野公紀・小原健一郎・小美野喬 (2007). デンシヨバトにおける移動行動の分析 - 距離を制御変数とする強化スケジュールの検討 - 明星大学心理学年報, **25**, 19-32.
- Collier, G. H., & Rovee-Collier, C. K. (1981). A comparative analysis of optimal foraging behavior: Laboratory stimulations. In A. C. Kamil, & T. D. Sargent (Eds.), *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches*. New York: Garland STPM Press. pp. 39-76.
- Cowie, R. J. (1977). Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature*, **268**, 137-139.

- Dallery, J. & Baum, W. M. (1991). The functional equivalence of operant behavior and foraging. *Animal Learning and Behavior*, **19**, 146-152.
- Davies, N. B. (1977). Prey selection and the search strategy of Spotted flycatcher (*Muscicapa striata*): A field study of optimal foraging. *Animal Behaviour*, **25**, 1016-1033.
- Davison (1974). A functional analysis of chained fixed-interval schedule performance. *Journal of the experimental analysis of behavior*, **21**, 323-330.
- Dow, S. M. & Lea, S. E. G. (1987). Foraging in a changing environment: simulations in the operant laboratory. In M. L. Commons, A. Kacelnik, & S. J. Shettleworth (Eds.) *Quantitative Analyses of Behavior: Vol. 6. Foraging*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates. pp. 89-113.
- Elliot, K. H., Davoren, G. K., & Gaston, A. J. (2008). Increasing energy expenditure for a deep-diving bird alters time allocation during the dive cycle. *Animal Behaviour*, **75**, 1311-1317.
- Eckerman, D. A. & Lanson, R. N. (1969). Variability of response location for pigeons responding under continuous reinforcement, intermittent reinforcement, and extinction. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **12**, 73-80.
- Emlen, J. M. (1966). The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, **100**, 611-617.

- Fagot, J. & Cook, R. G. (2006). Evidence for large long-term memory capacities in baboons and pigeons and its implications for learning and the evolution of cognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 17564-17567.
- Fantino, E., Abarca, N., & Ito, M. (1987). Choice and optimal foraging: Test of the delay-reduction hypothesis and the optimal-diet model. In M. L. Commons, A. Lcelnik, & S. J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative Analyses of Behavior: Vol. 6. Foraging*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates. pp. 181-207.
- Ferster, C. B. & Skinner, B. F. (1957). *Schedules of reinforcement*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Gendon, R. P. (1987). Models and mechanisms of frequency-dependent predation. *The American Naturalist*, **130**, 603-623.
- Goubaut, M., Outreman, Y., Poinso, D., & Cortesero, A. M. (2005). Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behavioral Ecology*, **13**, 693-761.
- Goss-Custard, J. D. (1977). Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Animal Behaviour*, **25**, 10-29.
- Hackenberg, T. D., & Hine, P. N. (1992). Choice in situations of time-based diminishing returns:

- Immediate versus delayed consequences of action. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **57**, 67-80.
- Hineline, P. D., & Sodetz, F. J. (1987). Appetitive and aversive schedule preference: Schedule transitions as intervening events. In M. L. Commons, J. E. Mazur, J. A. Nevin, & H. Rachlin (Eds.), *Quantitative Analyses of Behavior: Vol. 5. The effect of delay of intervening events on reinforcement value*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates. pp. 141-157.
- Hills, T. T. & Adler, F. R. (2002). Time's crooked arrow: Optimal foraging and rate-biased time perception. *Animal Behaviour*. **64**, 589-597.
- Hodos, W., & Trumbule, G. H. (1967). Strategies of schedule preference in chimpanzees. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **10**, 503-514.
- 伊藤正人 (1983). 選択と採餌 大阪市立大学文学部紀要「人文研究」, **35**, 802-823.
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和 (1992). 動物生態学 蒼樹書房
- Jacobs, E. A., & Hackenberg, T. D. (1996). Humans' choices in situations of time-based diminishing returns: Effects of fixed-interval duration and progressive-interval step size. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **65**, 5-19.

- Kacelnik, A. (1984). Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). 1. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 283-299.
- Kacelnik, A., & Todd, I. A. (1992). Psychological mechanism and the marginal value theorem: Effect of variability in travel time on patch exploitation. *Animal Behaviour*, **43**, 313-322.
- Kamil, A. C. & Sargent, T. D. (1981). *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches*. New York: Garland STPM Press.
- Kasuya, E. (1982). Central place water collection in a Japanese paper wasp *Polistes chinensis antennalis*. *Animal Behaviour*, **30**, 1010-1014.
- 粕谷英一 (1990). 行動生態学入門 東海大学出版
- 小原健一郎・茅野一穂・古野公紀・小美野喬 (2009). デンシヨバトにおける移動行動の分析－距離スケジュールを用いた反応の速さ次元による「オペラント単位－反応次元階層仮説」の検証－ 明星心理学年報, **27**, 1-13.
- Kirshenbaum, A. P., Szalda-Petree, A. D., & Haddad, N. F. (2000). Risk-sensitive foraging in rats: The effect of response-effort and reward-amount manipulations on choice behavior. *Behavioural Processes*, **50**, 9-17.
- Kono, M. (2013). Applicability to foraging simulation of a reinforcement schedule controlling the response energy of pigeons, *Learning & Behavior*, **41**, 425-432.

- 古野公紀・茅野一穂・小原健一郎・小美野喬 (2009). デンシヨバトにおける移動行動の分析－DRL スケジュールを用いた反応の速さ次元による「オペラント単位－反応次元階層仮説」の検証－ 明星大学研究紀要-人文学部-, **45**, 79-94.
- 古野公紀・小美野喬 (2008). 枯渴する餌場におけるデンシヨバト (*Columba livia*) の採餌行動と限界値定理の適用可能性. 動物心理学研究, **58**, 123-132.
- Kramer, T. J. & Rilling, M. (1970). Differential reinforcement of low rates: A selective critique. *Psychological Bulletin*, **74**, 225-254.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1987). *An Introduction to Behavioural Ecology*. 2nd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- (山岸 哲・巖佐 庸(訳) (1991). 行動生態学 (原書第2版) 蒼樹書房)
- Krebs, J. R., Houston, A. I., & Charnov, E. L. (1981). Some recent developments in optimal foraging. In A. C. Kamil, & T. D. Sargent (Eds.), *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches*. New York: Garland STPM Press. pp. 3-18.
- Krebs, J. R., Ryan, J. C., & Charnov, E. L. (1974). Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour*, **22**, 953-964.
- Lea, S. E. G. (1976). Titration of schedule parameters by pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of*

- Behavior*, **25**, 43-54.
- Lea, S. E. G. (1979). Foraging and reinforcement schedules in the pigeon: Optimal and non-optimal aspects of choice. *Animal Behaviour*, **27**, 875-886.
- Lea, S. E. G. (1981). Correlation and contiguity in foraging behavior. In P. Harzen & M. D. Zeiler (Eds.), *Advances in Analysis of Behavior: Vol. 2. Predictability, correlation, and contiguity*. Chichester, England: Wiley. pp. 355-406.
- Lee, R., Sturmey, P., & Fields, L. (2007). Schedule-induced and operant mechanisms that influence response variability: A review and implications for future investigations. *The Psychological Record*, **57**, 429-455.
- Liu, Y., Bernstein, C., & Thiel, A. (2009). Travel duration, energetic expenditure, and patch exploitation in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1459-1469.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, **100**, 603-609.
- McGlashan, M. L. (1971). Physicochemical quantities and units – The grammar and spelling of physical chemistry. 2nd ed. London: The royal institute of chemistry.

McNair, J. N. (1982). Optimal giving-up times and the marginal value theorem. *The American Naturalist*, **119**, 511-529.

McNamara, J. M. & Houston, A. I. (1987). Foraging in patches: There's more to life than the marginal value theorem. In M. L. Commons, A. Lelcuk, & S. J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative Analyses of Behavior: Vol. 6. Foraging*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates. pp. 23-40.

Mazur, J. E. (1987). An adjusting procedure for studying delayed reinforcement. In M. L. Commons, J. E. Mazur, J. A. Nevin, & H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analysis of behavior: Vol. 5. The effect of delay of intervening events on reinforcement value*. Hillsdale, NJ: Erlbaum. pp. 55-73.

Mazur, J. E., & Vaughan, W., Jr. (1987). Molar optimization versus delayed reinforcement as explanations of choice between fixed-ratio and progressive-ratio schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **48**, 251-261.

Mitchell, S. H. & Brener, J. (1991). Energetic and motor responses to increasing force requirements. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **17**, 174-185.

中村好男 (2001). スキルの生理学 青木純一郎・佐藤佑・村岡

- 功（編）スポーツ生理学 市村出版 pp. 20-29.
- Neuman, P., Ahearn, W. H., & Hipline, P. N. (1997). Pigeon's choices between fixed-ratio and geometrically escalating schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **68**, 357-374.
- Neuman, P., Ahearn, W. H., & Hipline, P. N. (2000). Pigeon's choices between fixed-ratio and linear or geometric escalating schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **73**, 93-102.
- Nonacs, P. (2001). State dependent behavior and the marginal value theorem. *Behavioral Ecology*, **12**, 71-83.
- 小野浩一 (2005). 行動の基礎 豊かな人間理解のために 培風館
- Pyke, G. H. (1978). Optimal foraging in hummingbirds; Testing the marginal value theorem. *American Zoologist*, **18**, 739-752.
- Redhead, E. & Tyler, P. A. (1988). An experimental analysis of optimal foraging behaviour in patchy environment. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **40**, 83-102.
- Reynolds, G. S. (1975). *A Primer of Operant Conditioning*. Glenview, Ill: Scott, Foresman.
- (浅野俊夫 (訳) (1978). オペラント心理学入門-行動分析への道-サイエンス社)
- Shettleworth, S. (1988). Foraging as operant behavior and

- operant behavior as foraging: What have we learned? In G. Bower. (Ed). *The psychology of learning and motivation*. Vol. 22. New York: Academic Press. pp. 1-49.
- Shettleworth, S. (1989). Animals foraging in the lab: Problems and promises. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **15**, 81-87.
- Skinner, B. F. (1953). Some contributions of an experimental analysis of behavior to psychology as a whole. *American Psychologist*, **8**, 69-78.
- Shull, R. L., & Spear, D. J. (1987). Detention time after reinforcement: Effects due to delay of reinforcement? In M. L. Commons, J. E. Mazur, J. A. Nevin, & H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analysis of behavior: Vol. 5. The effect of delay of intervening events on reinforcement value*. Hillsdale, NJ: Erlbaum. pp. 187-204.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Tentelier, C., Desouhant, E., & Fauvergue, X. (2006). Habitat assessment by parasitoids: mechanisms for patch use behavior. *Behavioral Ecology*, **31**, 515-521.
- Tieleman, B. I., Dijkstra, T. H., Klasing, K. C., Visser, G. H., & Williams, J. B. (2008). Effects of experimentally increased costs of activity during reproduction on

- parental investment and self-maintenance in tropical house wrens. *Behavioral Ecology*, **19**, 949-959.
- 内田義久・伊藤正人 (1997). 採餌行動の実験室シミュレーション: 心理学と生物学の対話 行動分析学研究, **11**, 71-87.
- Vos, M., Hemerik, L., & Vet, L. E. M. (1998). Patch exploitation by the parasitoids *Cotesia rubecula* and *Cotesia glomerata* in multi-patch environments with different host distributions. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 774-783.
- Wajnberg, E., Bernhard, P., Hamelin, F., & Boivin, G. (2006). Optimal patch time allocation for time-limited foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 1-10.
- Wanchisen, B. A., Tatham, T. A., & Hineline, P. N. (1988). Pigeon's choices in situation of diminishing returns: Fixed- versus progressive-ratio schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **50**, 375-394.
- Zach, R. & Smith, J. N. M. (1981). Optimal foraging in wild bird? In A. C. Kamil, & T. D. Sargent (Eds.), *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches*. New York: Garland STPM Press. pp. 95-109.