

数理社会I・第5回 採餌行動

2014年5月9日

金曜日1・2時限

担当: 中丸麻由子

前期授業スケジュール・予定

回	日にち	講義内容
1	4/11	ガイダンス
2	4/18	進化生態学基礎
3	4/25	進化ゲーム
4	5/2	進化ゲーム
5	5/9	進化ゲーム・採餌行動
6	5/23	採餌行動
7	5/30	性比・性転換
8	6/6	性選択
9	6/13	血縁淘汰
10	6/20	人の性選択・人の血縁淘汰
11	6/27	協力の進化
12	7/4	協力の進化
13	7/11	遺伝と多様性
14	7/18	予備日・テスト範囲説明
15	7/25	テスト日

進化生態学の基本
+人への適用例

参考文献

- 粕谷英一（1990）「行動生態学入門」東海大学出版社
- 巖佐庸（1990）「数理生物学入門」共立出版

最適採餌行動

- 生物は、餌を選ぶ時、どうしているのか？
 - 適当に選んでいる？
 - おいしそうな餌を選んでいる？
 - みんなが食べている餌を食べている？
- 観点を変えてみると
 - 餌を食べる→エネルギーになる→生存率上昇・あるいは繁殖率上昇
 - すると、生存率・繁殖率を上げるような、餌の選べ方をしている？
 - →→最適化問題となる

どのようなモデル？

- 単純に考えると
 - 何を食べるかで、エネルギー効率が異なる
 - しかし、エネルギー効率の良い食べ物がなかなか発見できないと、探すコストばかりかかる。
 - また、食べるのに時間がかかると、コストになる
 - つまり、コストを最小限にして効率よくエネルギーを得たい。
- 何を変数として、何を最大化すると良い？

どの様なモデル？

- 変数として
 - 食べ物からのエネルギー量
 - 探索時間＋処理時間＝＞採餌に使う時間
 - 「時間あたりのエネルギー量」を最大化？

基本モデル

T_s 餌の探索時間 searching time

T_h 餌の処理時間 handling time

処理時間: 餌を捕まえて処理して再び次の餌を探し始めるまでにかかる時間

e 1つの餌から得られる餌量

h 餌一つの処理時間

λ 単位時間あたりにあう餌の個数

例) 餌が1種類の時

$$T_s \lambda$$

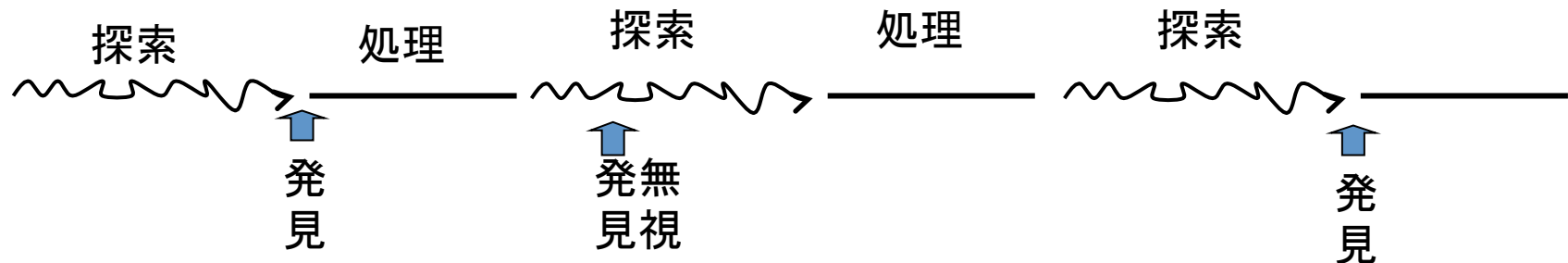
採餌量

$$T_s \lambda e$$

この採餌から得られる餌量

$$T_h = T_s \lambda h$$

$T_s \lambda$ 個の餌の処理時間



平均採餌効率 $R =$

$$\frac{\text{餌量}}{\text{採餌に使う時間}} = \frac{T_s \lambda e}{T_s + T_h} = \frac{\lambda e}{1 + \lambda h}$$

餌がn種類の時 ($i = 1, 2, \dots, n$)

$$T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i \quad \text{探索時間 } T_s \text{ で捕まえる餌数}$$

$$T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i e_i \quad \text{餌量}$$

$$T_h = T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i h_i \quad \text{処理時間}$$

平均採餌効率

$$R = \frac{T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i e_i}{T_s + T_h} = \frac{T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i e_i}{T_s + T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i h_i} = \frac{\sum_{i=1}^n \lambda_i e_i}{1 + \sum_{i=1}^n \lambda_i h_i}$$

餌が n 種類、 i 番目の種類の餌を
 p_i の確率で食べる時 ($i = 1, 2, \dots, n$)

餌量 $T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i e_i p_i$

処理時間 $T_h = T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i h_i p_i$

平均採餌効率

$$R = \frac{T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i e_i p_i}{T_s + T_h} = \frac{T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i e_i p_i}{T_s + T_s \sum_{i=1}^n \lambda_i h_i p_i} = \frac{\sum_{i=1}^n \lambda_i e_i p_i}{1 + \sum_{i=1}^n \lambda_i h_i p_i}$$

次に、 R が最大となる p_i を計算してみよう

餌がn種類、i 番目の種類の餌を p_i の確率で食べる時
 ($i = 1, 2, \dots, n$)

R が最大となる p_i の計算

$$\begin{aligned} \frac{\partial R}{\partial p_i} &= \frac{\partial}{\partial p_i} \frac{\lambda_i e_i p_i + \sum_{j \neq i}^n \lambda_j e_j p_j}{\lambda_i h_i p_i + 1 + \sum_{j \neq i}^n \lambda_j h_j p_j} = \frac{\partial}{\partial p_i} \frac{\lambda_i e_i p_i + k_i}{\lambda_i h_i p_i + c_i} \\ &= \frac{\lambda_i}{p_i \lambda_i h_i + c_i} (e_i - h_i R) \end{aligned}$$

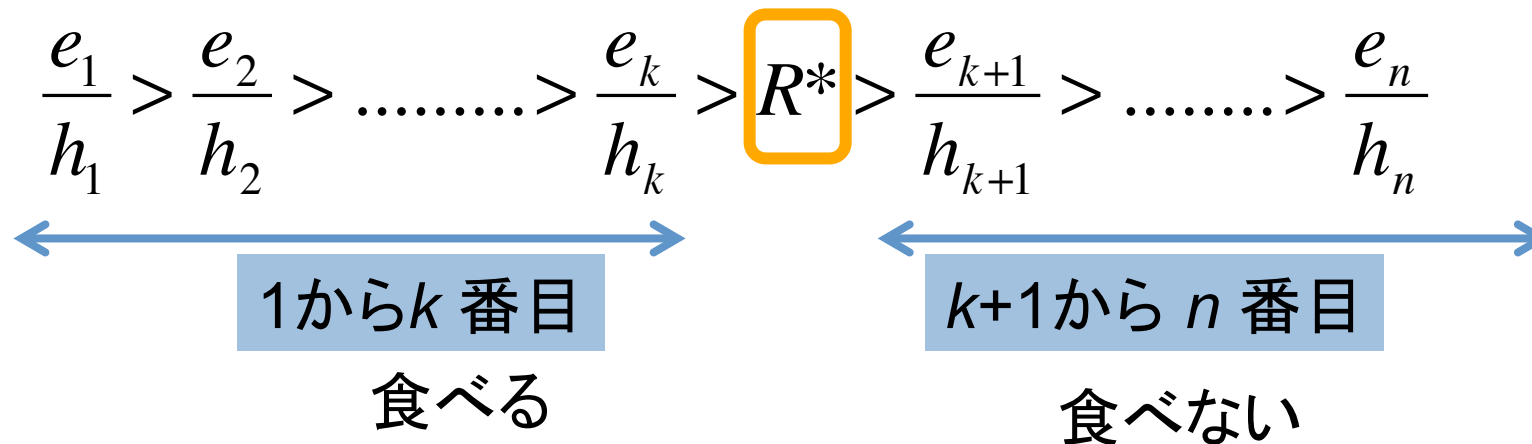
k_i

c_i

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial p_i} > 0 \quad \text{の時} (e_i/h_i > R) & p_i = 1 \\ \frac{\partial R}{\partial p_i} < 0 \quad \text{の時} (e_i/h_i < R) & p_i = 0 \end{cases}$$

餌がn種類、i番目の種類の餌を p_i の確率で食べる時の続き。。

n種類の餌を(カロリー一価を処理時間で割ったもの)を順に番号づけ、長時間捕食速度 R^* と一緒に並べると



➡ つまり、 e_i/h_i が大きい順からk種類の餌が食べられ、残りは食べない

$$R^* = \frac{\sum_{i=1}^k \lambda_i e_i p_i}{1 + \sum_{i=1}^k \lambda_i h_i p_i}$$

R^* についての計算方法は 粕谷「行動生態学入門」を参考のこと。
n=2でまずしめして、帰納法でn=k+1の時を示すという方法。すると R^* が計算できる

具体的な数値例 (「行動生態学入門」より)

餌	A	B	C
e	7	3	4
h	4	2	4
e/h	1.75	1.5	1
I	0.2	0.5	0.2

$e_A/h_A > 0.78 > e_B/h_B$
は成立せず

平均採餌効率 R^* を計算すると

$P_A=1, P_B=P_C=0$ の時、

$$R^* = \frac{e_A \lambda_A}{1 + \lambda_A h_A} = \frac{7 \times 0.2}{1 + 0.2 \times 4} = 0.78$$

$P_A=1, P_B=1, P_C=0$ の時、

$$R^* = \frac{e_A \lambda_A + e_B \lambda_B}{1 + \lambda_A h_A + \lambda_B h_B} = \frac{1.4 + 1.5}{1 + 0.8 + 1.0} = 1.04$$

$\rightarrow e_A/h_A > e_B/h_B > 1.04 > e_C/h_C$ は成立

よって、A, Bを食べてCを食べないのが採餌効率高い！

5月9日出席確認問題2

餌 r_1, r_2, r_3 があるとき、どの餌を採餌することが効率的か？

餌 r_1 : 1個を探索するのに5時間かかる
1個食べた時の正味のエネルギー量: 1200cal
1個の処理時間: 1時間

餌 r_2 : 5時間探索すると2個見つかる
1個食べた時の正味のエネルギー量: 450cal
1個の処理時間: 0.5時間

餌 r_3 : 1時間探索すると1個見つかる
1個食べた時の正味のエネルギー量: 200cal
1個の処理時間: 1時間

Kaplan & Hill (1992)のデータより

シジュウカラの例

(「数理生物学入門」よりコピー)

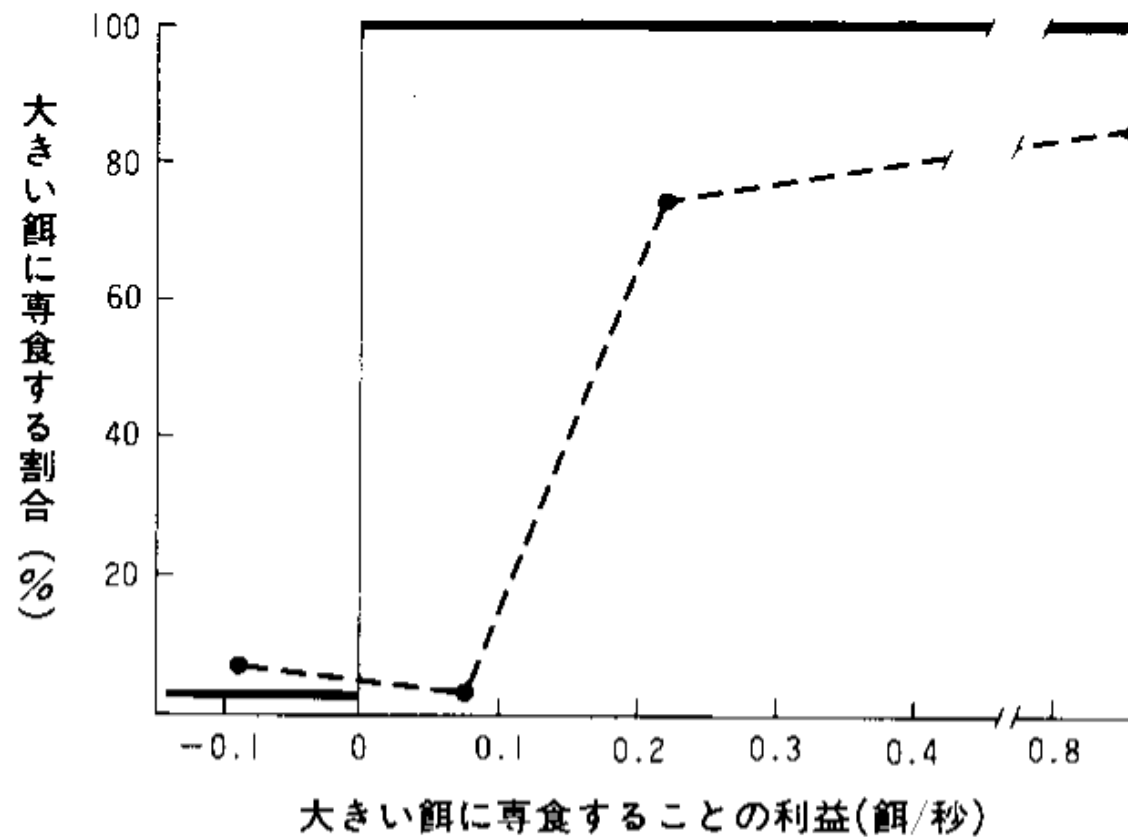
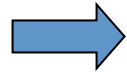


図10.2 シジュウカラを用いた餌選択モデルの検証実験の結果。大小2種類のミールウォームを餌とすると、大きい餌は必ず食

この採餌行動の研究は何を示しているか

この最適化問題



このような行動をとる遺伝子があるというわけではない。

例えば、餌は環境で変わるので、環境に応じて採餌行動も変化させる

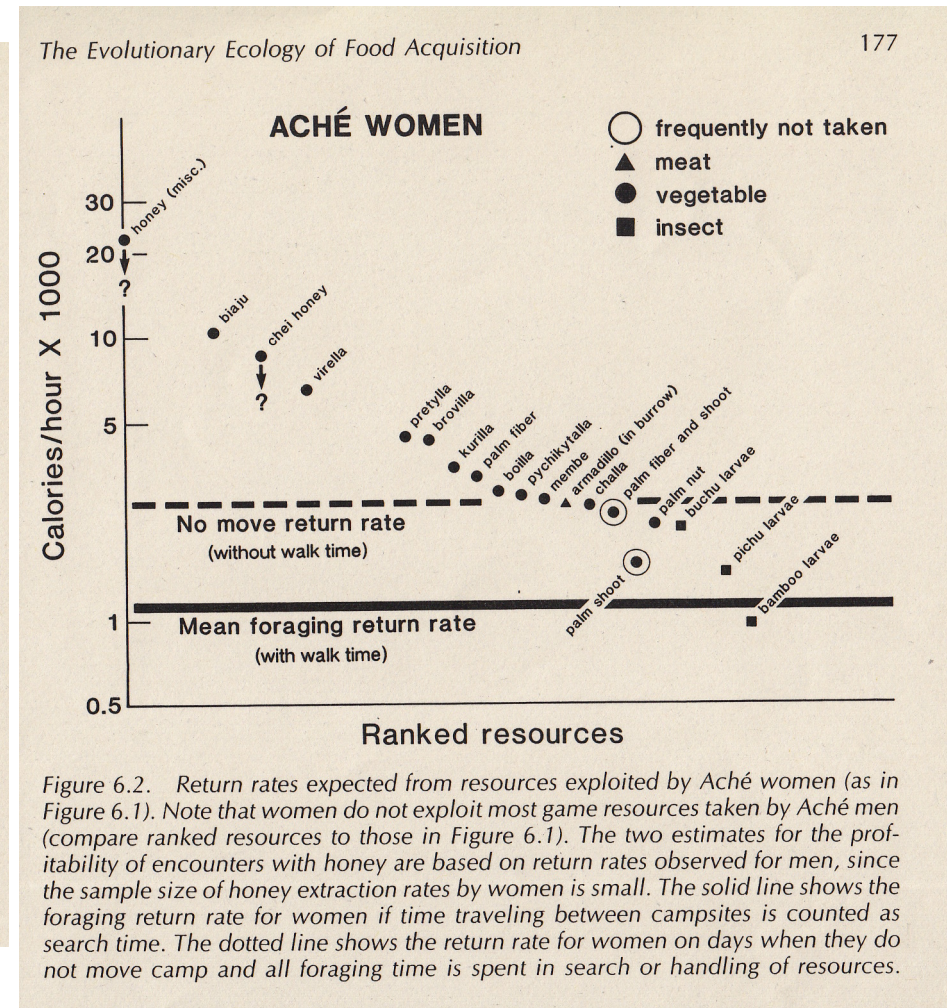
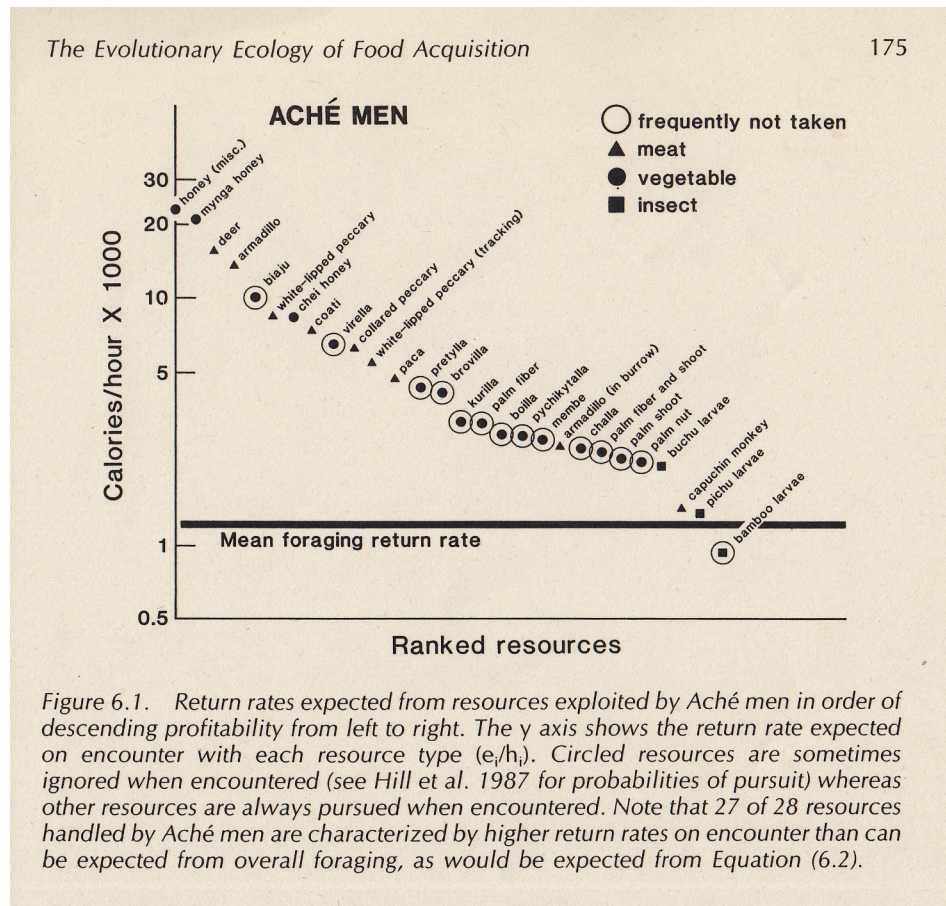
このように最適行動をとることが出来るような能力が備わっている。餌選択行動を決定するやり方に遺伝的基盤がある、と考える！

人間への応用例

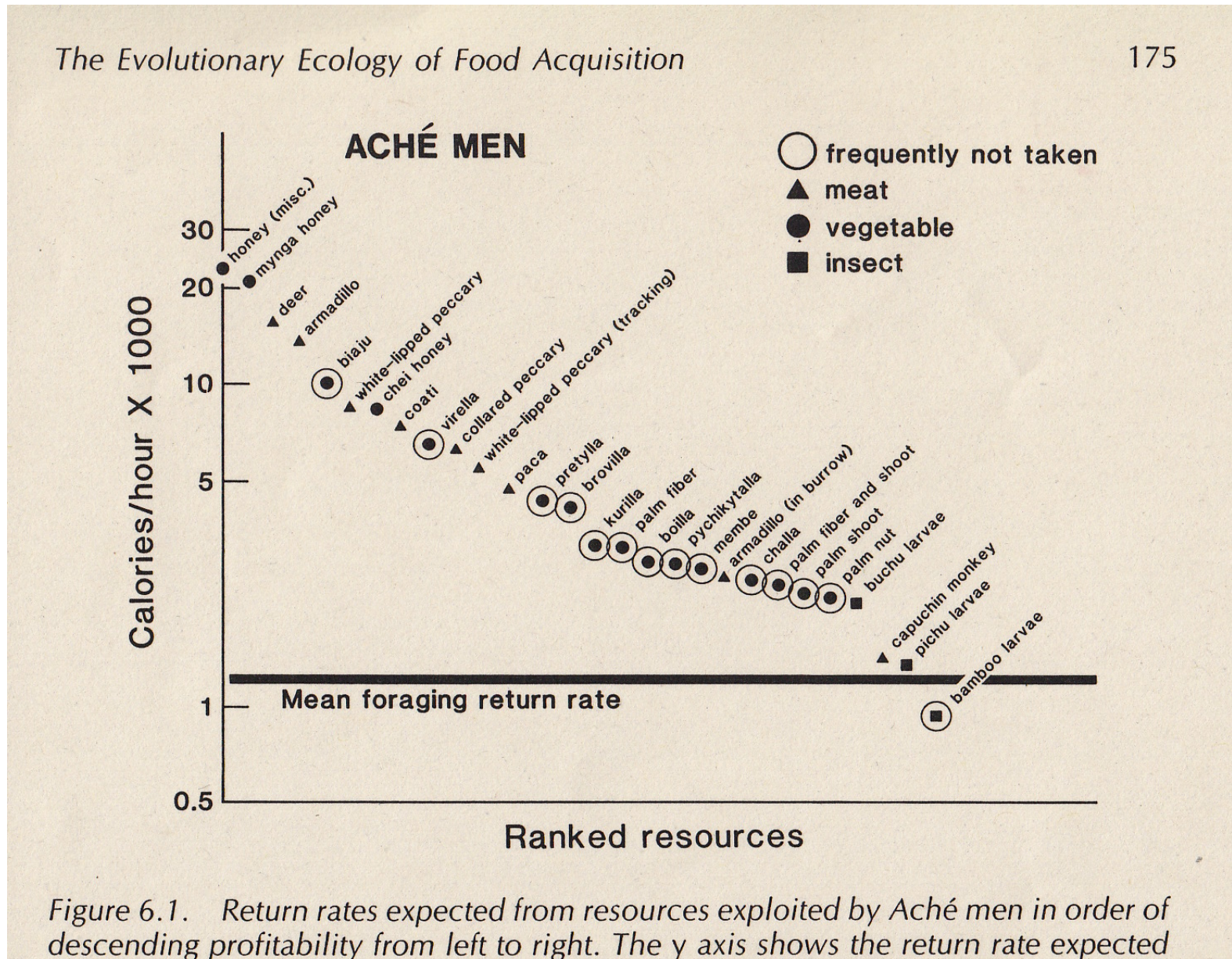
- 東部パラグアイの Ache族
 - 狩猟採集民について
 - 採餌理論は Ache 族の食料選択を説明可能か？
- Kaplan and Hill (1992) The evolutionary ecology of food acquisition, In “Evolutionary Ecology and Human Behavior” 167-177.

人間への応用例

Kaplan and Hill (1992) The evolutionary ecology of food acquisition, In "Evolutionary Ecology and Human Behavior" Chap 6, 167-201.



Ache men (Fig 6.1の拡大)



Ache women (Fig 6.2の拡大)

The Evolutionary Ecology of Food Acquisition

177

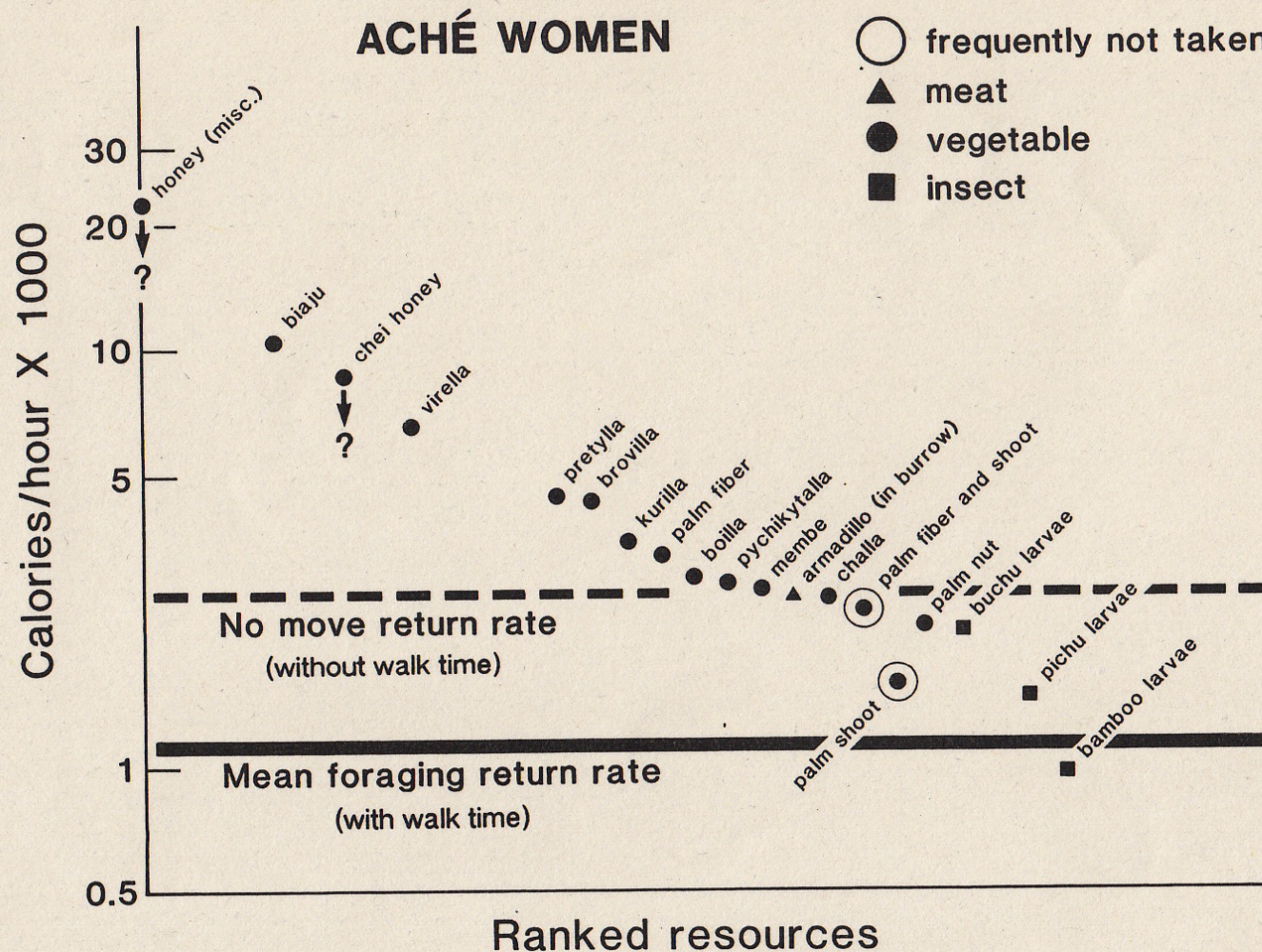
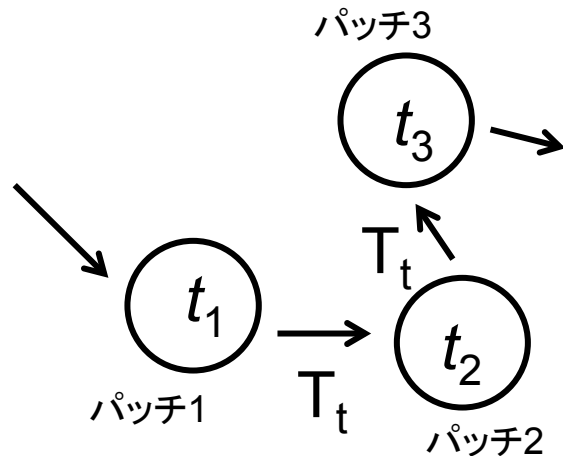


Figure 6.2. Return rates expected from resources exploited by Aché women (as in

patch modelについて

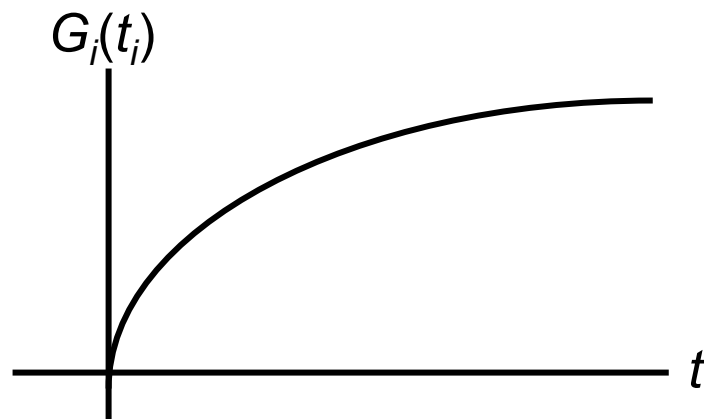
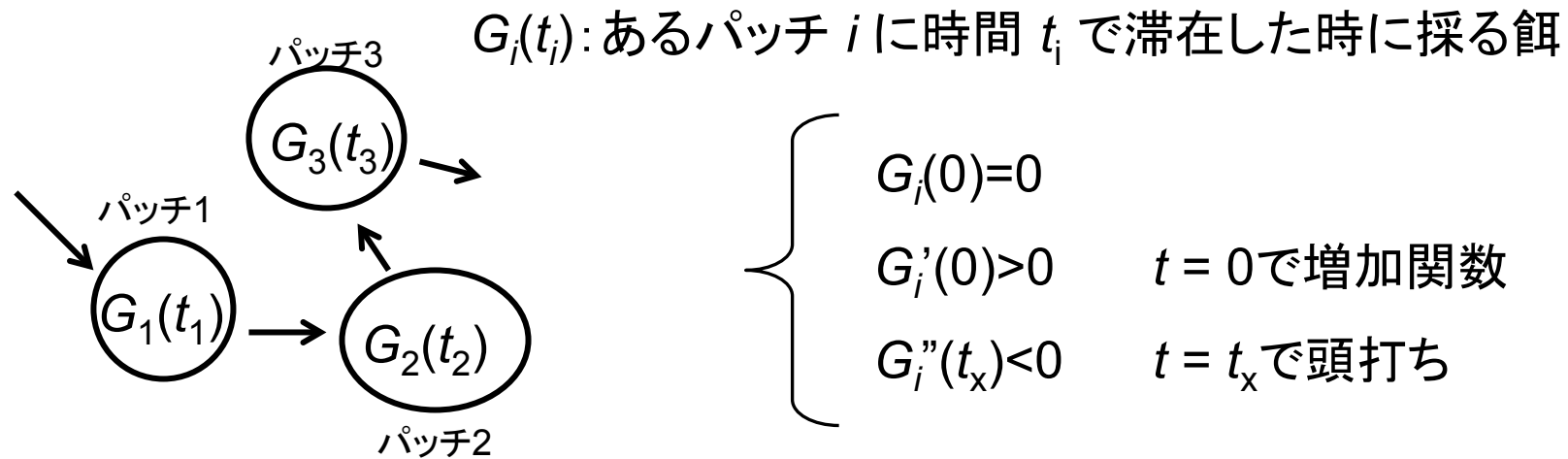
餌にランダムに出会うわけではなく、木の中を探したりする。
そして、木から木へと移動してよりよい餌を探す。
この時、木＝パッチ として考える。



パッチ間の移動時間(travelling time): T_t

パッチ滞在時間(patch time): t

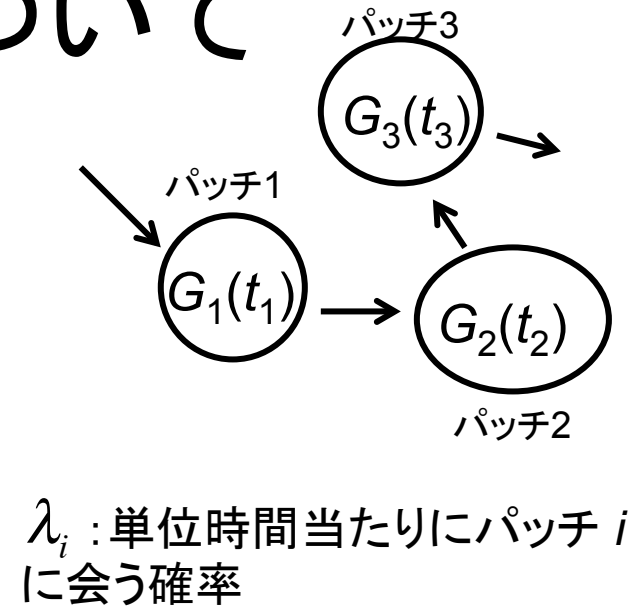
patch modelについて



patch modelについて

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{(餌量)} = \sum_i T_t \lambda_i G_i(t_i) = T_t \sum_i \lambda_i G_i(t_i) \\ \text{(パッチ滞在時間)} = \sum_i T_t \lambda_i t_i = T_t \sum_i \lambda_i t_i \end{array} \right.$$

移動時間 T_t 中に
パッチ i に出会う



餌採餌効率

$$R = \frac{\text{餌量}}{\text{移動時間} + \text{パッチ滞在時間}} = \frac{T_t \sum \lambda_i G_i(t_i)}{T_t + T_t \sum \lambda_i t_i} = \frac{\sum \lambda_i G_i(t_i)}{1 + \sum \lambda_i t_i}$$

➡ $\frac{\partial R}{\partial t_i}$ を計算して、最適解を求めよう

patch model

餌採餌効率が最適となるパッチ滞在時間を計算しよう！



計算しやすく
するため

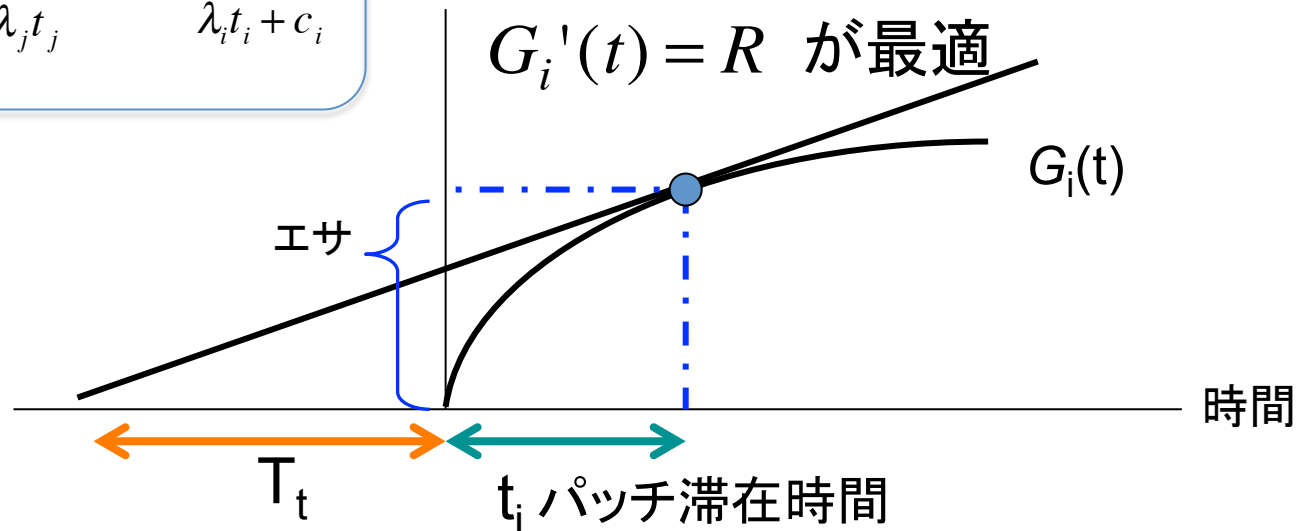
$$\frac{\partial R}{\partial t_i} = \frac{\lambda_i}{c_i + \lambda_i t_i} \left(G_i'(t_i) - \frac{\lambda_i G_i(t_i) + k_i}{c_i + \lambda_i t_i} \right)$$

生息場所全体の
平均採餌効率R

$$R = \frac{\lambda_i G_i(t_i) + \sum_{i \neq j} \lambda_j G_j(t_j)}{\lambda_i t_i + 1 + \sum_{i \neq j} \lambda_j t_j} = \frac{\lambda_i G_i(t_i) + k_i}{\lambda_i t_i + c_i}$$

エサ

$G_i'(t) = R$ が最適



パッチモデルの続き

各パッチで餌を探す時間を戦略(t_1, t_2, \dots, t_n)とすると

R を最大にする解を $t_1 > 0, t_2 > 0, \dots, t_k > 0, t_{k+1} = \dots = t_n = 0$ とすると

$\frac{\partial R}{\partial t_i} = 0$ の時、 $G_i'(t_i^*) = R^*$ とすると、

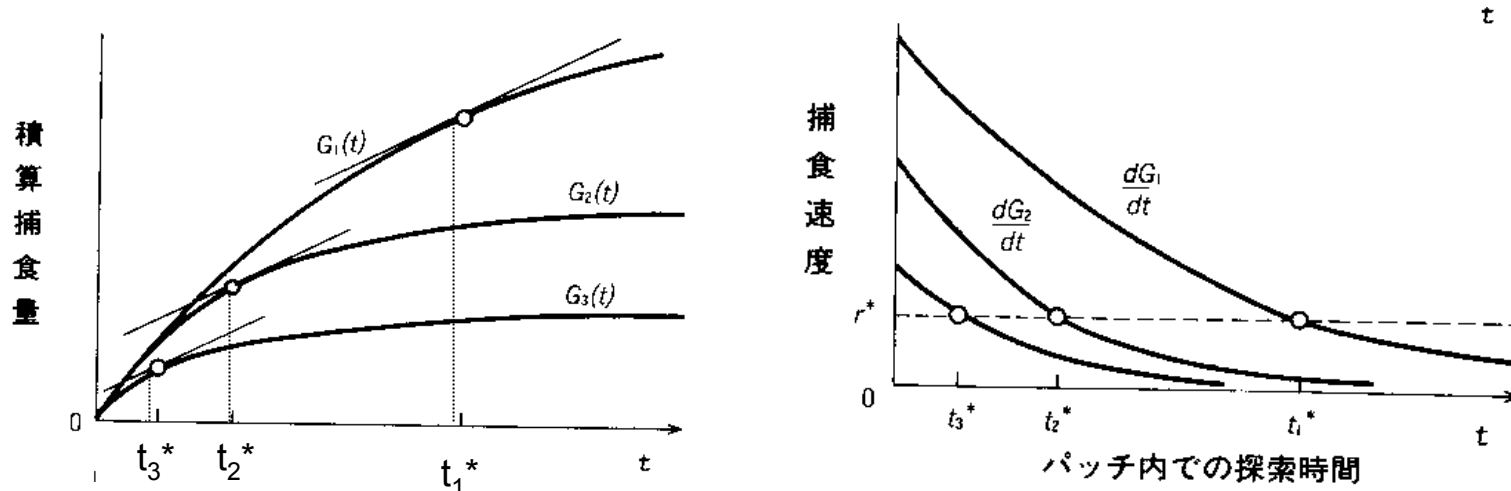
$$\left\{ \begin{array}{ll} G_i'(t_i^*) = R^* & i = 1, 2, \dots, k \\ G_i'(t_i^*) < R^* & i = k+1, \dots, n \end{array} \right.$$

限界値定理 (Charnov, 1976)

以上の結果より、

あるパッチでの採餌効率が生息場所全体での平均採餌効率まで低下したらパッチを離脱する(次の図をみよ)

パッチモデルの続き



この結果より、

質の良いパッチには長く滞在 ($G'(t) > R$ まで)

質の悪いパッチはすぐに切り上げる

旅発つ時の捕食速度はどのパッチでも等しい