みんぱくリポジトリ
国立民族学博物館学術情報リポジトリ National Museum of Ethnolo

Optimal Foraging Strategies : The Behavioral Ecology of Food Acquisition

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2010-02-16 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 口蔵, 幸雄 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.15021/00004094

最適採食戦略
——食物獲得の行動生態学——

口　蔵　幸　雄*

Optimal Foraging Strategies:
The Behavioral Ecology of Food Acquisition

Yukio Kuchikura

本稿は行動生態学で発達した最適採食理論を人間の食物獲得活動へ適用した研究のレヴューである。最適採食理論に基づく食物獲得活動の研究では，利用可能な戦略（行動）の中でどのような戦略が進化するかを予測する最適化分析が用いられる。ここでは最適採食モデルとして，食餌幅，パッチ選択とパッチ内時間のモデル，およびこれら古典モデルの仮定を緩和することによって修正されたモデルとして中心点採食，資源の変動や食物分配とリスクの関係，複数の「通貨」を取り入れた線形計画法と無差別曲線分析などがあつかわれる。現在までのところ，最適採食モデルの人間行動への適用事例ではモデルの予測と実際の観察がうまく一致しないことが多いが，むしろそこから人間行動の特性を引き出し，モデルを改良することが重要である。

This article reviews the basic principles of optimal foraging theory and their application to human foraging. The optimization approach used in behavioral ecology assumes that individual foragers behave so as to maximize some currency (usually net rate of energy return per unit of foraging time) which is assumed to correlate with fitness, and employs models consisting of currencies to be maximized, decisions or foraging problems to analyzed, and constraints specifying options available to the foragers and their effects.

* 岐阜大学，国立民族学博物館共同研究員

Key Words : optimal foraging theory, behavioral ecology, human foragers, diet breadth, patch use, central-place foraging, risk, food sharing, linear programming, indifference curve analysis
キーワード：最適採食理論，行動生態学，狩猟採集民，食餌幅，パッチ利用，中心点採食，リスク，食物分配，線形計画法，無差別曲線分析

The classical diet breadth model predicts a set of food resources that maximizes energy return rate under a set of assumptions: a "fine-grained" environment (homogeneous resource distribution), random encounters, mutually exclusive search and handling costs, a rank of all food resource types on the basis of net return rate on encounter, and complete information. While the model can predict qualitative subsistence patterns, such as a fluctuation of diet breadth in accordance with changes in search or handling costs derived from technological changes, many of the quantitative tests have revealed discrepancies between the model's predictions and observed patterns. This is mainly due to the fact that the human foraging patterns in question sometimes violate the assumptions of the model. It is common that male foragers often ignore plant foods that would increase overall energy return rates of foraging if collected. Tests made within a set of animal foods or one of plant foods show close fits between predictions and observations.

For a "patchy" environment, where resources are distributed in a heterogeneous fashion, optimal patch use models are used to predict an array of habitats (patches) to be exploited and how long a forager stays in a patch before leaving for another. The optimal patch choice model has the same structure and procedure as those of the optimal diet breadth model, while replacing resource types with patch types. The optimal patch residence time is solved by using the marginal value theorem, which assumes diminishing returns and determines the point at which a forager should leave a depleting patch to search for another one to maximize energy return rate. We can so far find no anthropological studies of patch residence time that meet the assumptions of the marginal value theorem except for one case. Most of the studies incorrectly attempt to predict the proportion of time foragers spend exploiting different patches on the assumption that optimal foragers preferentially allocate foraging time to patches with higher return rates.

Relaxing and changing assumptions can modify the classic diet breadth and patch use models. The central-place-foraging model in which foraging is modeled as a trip with a given point (a camp or village) of departure and return is more suited to human foraging than the classic models. Foraging models focused on acquisition and sharing of information about resource conditions among foraging groups and reduction of risk (variance in food consumption) by food sharing, which are unique to human foragers, allow interesting predictions to be made about choice behavior and social interaction.

Humans are omnivorous animals and exploit simultaneously

various food resources greatly different in nutritional composition. The classic foraging models reduce nutritional values of food only to energy. Most of the critiques of the optimal foraging models have been directed toward this point. The problem of multiple nutrient requirements has been treated with a linear programming model that aims to predict the least costly solution to an economic problem in which resources (labor, energy, raw material, and money) must be allocated among competing activities. Another approach to evaluating food resources along more than one scale is indifference analysis, borrowed from microeconomics. This analysis predicts a utility-maximizing mix of different but complementary and substitutable food resources. Each approach has its strengths and weaknesses.

Ⅰ　序
Ⅱ　行動生態学の理論と最適化の分析
Ⅲ　古典的モデル
　1. 最適食餌幅
　2. 最適パッチ利用
Ⅳ　古典的モデルの修正
　1. 中心点採食モデル
　2. 情報の獲得
　3. 資源の変動とリスク
　4. 栄養の制約と通貨の問題
　5. 最適採食理論におけるその他の論点
Ⅴ　結論と展望

Ⅰ　序

最適採食理論（optimal foraging theory）は，1960年代から発達した行動生態学（behavioral ecology）ないしは進化生態学（evolutionary ecology）における人間を含む動物の食物獲得活動をあつかう研究領域である。行動生態学は，生態学の文脈において生物の行動を自然淘汰理論に基づいて研究する分野である。形態，行動，生理といった生物の特徴全般を視野に入れた進化生態学，そして生物の社会的相互作用に焦点をあてた社会生態学（socioecology）とは厳密な意味においては区別されるが，ふつうほぼ同義的に使われている。これに対して，社会生物学（sociobiology）は，遺伝子を強調し，遺伝的変異と行動的変異の相関関係に焦点を当てる。行動生態学は，行動と遺伝子との直接的な対応を仮定せずに，行動を遺伝子と環境の相互作用の結果としての表現型（phenotype），すなわち環境に適応的な心理的，精神的，肉体的力量や能力を賦与する遺伝子型（genotype）の表現とみなす（Cronk 1991: 25）。

生物学の分野で急速に発展してきた行動（進化）生態学的アプローチを人間の行動

へ適用する研究が，人類学の分野でも1980年代から始まった。このような研究を含む分野である生態人類学（ecological anthropology）では，人口動態，社会組織，および生息環境の間を結びつける食物生産システムの研究が重視されてきた（Orlove 1980: 235）。人類学における生態学的アプローチ，すなわち人間の行動を生態学的適応として分析する試みは，環境決定論（environmental determinism）と環境可能論（environmental possibilism）への批判から生まれた Steward の文化生態学（cultural ecology）によって本格的に始まる（Orlove 1980: 237; Smith and Winterhalder 1981: 2; Ellen 1982: 52–53; Moran 1990: 9）。彼は，狩猟採集社会の詳細な民族誌研究の中で，社会文化的生活と生息環境の間の体系的研究方法を探し，前者の側面と後者の間を介在するものとして技術，物質文化，経済関係に焦点を当てた（Steward 1936）。彼によってその後の人類学における人間と環境との間の関係の研究は，唯物論的で生態学的な方向づけがなされたのである（Smith and Winterhalder 1981）。

1960年代にはいると，システム理論と生物生態学，とくに生態系の概念を取り入れた研究が盛んになった（例：Rappaport 1967; Clarke 1971; Kemp 1971; Waddell 1972; Nietschman 1972; Thomas 1973; 1976）。これらの研究では，生態系と局地集団（local population）を分析単位とし，そこにおけるエネルギーの流れが計測され，そして特定の社会制度や文化的要素はこのエネルギー流を調整し，ひいてはホメオスタシス機構として資源や生態系の保持に対する機能的役割が強調される（Orlove 1980: 240–241; Ellen 1982: 177–178; Moran 1990: 13–15）。このようなアプローチは，（1）食物生産システムの詳細な記述方法の確立，（2）環境と人口のデータ収集に対する関心の喚起，（3）環境と社会組織や文化との相互作用はシステムとしての性質を持つことの示唆，において人間の生態学的研究に大いに貢献した（Orlove 1980: 243）。すなわち，それ以前の文化生態学の方法論を補足して完全なもの，すなわちより厳密な科学的方法論を提供することが期待された。しかし，この生態系生態人類学（ecosystem ecological anthropology）は1970年代中頃から厳しい批判を受けた。主な批判点は，（1）エネルギーの過剰強調，（2）文化的現象を説明できないこと，（3）静的平衡の先入観，（4）分析単位の不適性，（5）機能主義の誤り（Orlove は生態系生態人類学を「新機能主義（neofunctionalism）」とよぶ），にまとめることができる（Vayda and McCay 1975; Orlove 1980: 245–246; Ellen 1982: 178–195: Moran 1990: 15–24）。これらの欠点を克服しようとする試みの中からプロセス生態人類学（processual ecological anthropology）と本稿の主題である人間の行動の行動生態学的研究が発展した。

前者は，とくに変化のプロセスと分析単位としての個人の意思決定（decision-making）の過程を重視し，ミクロ経済学から概念と方法の多くを借用している。主な研究の潮流は，人口学的変数と生産システムの関係の検討，環境ストレスに対する集団の反応，生業戦略の構造と強化などである（Orlove 1980: 245）。後者も，プロセス生態人類学と上に述べた多くの点を共有するが，両者の根本的な違いは自然淘汰理論をその中心に据えるか否かである。行動生態学的研究とは，自然淘汰がどのように現在の人間の行動に反映されているかを見つけることであり，とくに採食活動，人口調節，相互扶助，資源の配分と再配分，親族，婚姻，出自，子の世話，社会・文化の変化など，人類学が伝統的に関心をもってきた領域のほぼすべてを含み，それらに新たな洞察をもたらす研究が行われてきている（Cronk 1991: 26）。

行動生態学の観点では，人間を含む動物の一生は，「身体努力（somatic effort）」と「生殖努力（reproductive effort）」に費やされる（Cronk 1991: 30）。前者は動物個体自身の成長，発達，維持への投資からなる。後者は個体自身の子孫，または共通の出自によって関係する他個体を通じて自身の遺伝子の複製を作ることへの投資であり，配偶努力（mating effort）と親としての努力（parental effort）に分けられる。行動生態学における身体努力の研究は主に資源（食物）の獲得と配分（分配，互恵，交易，再配分）に向けられる。最適採食理論は前者を対象とし，一連の仮定のもとで採食者（forager）が採食（foraging）効率を最大にするにはどのように行動すべきかを予測する。そして，最適採食モデルは，この目標達成のために行う採食者による意思決定の次のような側面をあつかう（Smith 1983: 626）。すなわち，（1）何を食べるべきか（食餌幅 diet breadth または餌選択 prey choice），（2）どこで採食するべきか（パッチないしは微小生息環境の選択 patch choice），（3）どれだけの時間を採食に費やすべきか（時間配分 time allocation），（4）だれとともに採食するべきか（採食活動集団のサイズ group size），および（5）どこに住むべきか（居住地の選択 settlement choice），である。

本稿の目的は，人類学の分野での最適採食理論を適用した研究のレヴューである。このようなレヴューは，すでに1980年代初期（Smith 1983）と1990年代初期（Kaplan and Hill 1992）に行なわれているが，日本の人類学の分野では最適採食理論のレヴューはほとんど行なわれていない。最適採食理論を適用した人類学的研究は，データ収集の困難性もあって狩猟採集民の特定の集団についてのみ行なわれてきた（とくに，パラグアイの Aché と北極圏の狩猟民）が，最近では焼畑農耕民や小規模商業的漁民などにも適用範囲が広がりつつある。このような事実は，人間の行動に対

する行動生態学的アプローチの将来性を示すものである。本稿では，まず最適採食理論を簡単に説明し，次に，古典的モデル（最適食餌幅と最適パッチ利用）とそれらの修正モデル（中心点採食，情報の獲得，資源変動とリスク，線形計画法と無差別曲線，など）を紹介したい。すなわち，本稿では前述の Smith のレヴューにおける（1）と（2）の項目だけをあつかい，採食理論を構成する重要なテーマである，（3）他の活動（生殖活動や防衛活動など）との兼ね合い（trade-off）で採食（生業）活動にどれくらい時間をついやすべきかという時間配分（Hames 1992），（4）採食効率を最大化する活動集団の大きさである最適採食活動集団サイズ，および（5）居住地の最適配置を予測する居住パタンの問題については別の稿で取り上げる予定である。

Ⅱ　行動生態学の理論と最適化の分析

最適採食理論をふくむ行動生態学は，生物の表現型（行動を含む形質）は生物個体の適応度（fitness: 個体の生存率と出生率）にとって最大の利益を生み出すようなやり方で変化しつつある環境に反応するように自然淘汰によってデザインされている，というネオダーウィニズムの進化理論に由来する仮定に基づいている（Smith 1983: 526; Winterhalder and Smith 1992: 5）。行動生態学では，「戦略（strategy）」は，行動としての表現型のことであり，個体がおかれた各々の状況に応じてどのような行動を取るかを指定することである（メイナード＝スミス 1985: 11）。適応度が相対的に高い表現型の頻度が世代をへるごとに増大し，個体群のすべての個体がその表現型をもつようになることがある。このような表現型が最適戦略（optimal strategy）であり，この戦略を選択することが最適化（optimization）である。行動生態学では，自然淘汰は適応的な表現型を生み出すように基礎的な「戦略」や「意思決定の法則（decision rule）」を形成してきたと仮定される。

行動生態学では，環境は2つに分けて考えられる。すなわち，環境が生物集団（個体群）の外にある場合（物理的環境がその典型）と，社会的相互作用のように同種のもので成り立っている場合である。前者では，ある個体の適応度は他個体の戦略（＝形質）の影響を受けず，自然淘汰は適応度のもっとも高い戦略（最適戦略）を有利にする。このような状況では，最適採食戦略のような最適化分析が可能となり，採食理論はもっぱらこのような環境における行動を対象としている（Winterhalder and Smith 1992: 8）。後者での行動はゲーム理論を用いた「進化的安定戦略（ESS: evolutionarily stable strategy）」の概念で分析されるが，ここではふれない（口蔵

1999参照)。

最適化分析の目的は個体群の利用可能な範囲の戦略の中でどのような戦略が進化するかを予測することであるが，前述のようにある戦略の適応度が他の戦略の影響を受けないような環境では適応度のもっとも高い戦略が進化するわけであるから，この分析ではある範囲の戦略間で適応度を比較（相対的な大小）する手順が取られる。最適化は自然現象の一般的原理ではないし，また最適モデルを使った研究の目的は，個体の行動や自然淘汰による適応のプロセスの記載を目的とはせずに，最適化分析に共通した構成要素と構造を共有する特定の仮説を検証することにある。そして，最適化分析は，あらゆる事例に対して一般的な方法論的枠組みを提供し，それによって広い適用性を持つモデルの検証と改善が可能になる。

最適化分析は，理論ではなくて方法であり，生物の構造と機能についての仮説を生み出す体系的な手段を提供することである。換言すれば，「生物学における最適化理論の役割は生物が最適化することを示すのではなく，生命（活）の多様性を理解することである」(Maynard Smith 1978: 52)。行動生態学にとって，最適化アプローチは自然淘汰理論の抽象的な原理と現実世界の多様な経験的事実との間の橋渡しとして役立つ。

最適化分析と進化理論の関係については，（1）自然淘汰による進化は1つの最適化のプロセスである，（2）最適化分析は進化理論に対して根拠の確実な関係をほとんど持たない，（3）最適化分析は進化の結果を分析するための便利な発見的方法（heuristic）の道具，または単純化であるという3つの見解に分かれている。以下に，Smith と Winterhalder (Smith and Winterhalder 1992: 51–52) にしたがって，それぞれの見解を要約する。

第1の見解では，最適化モデルはダーウィン進化論の土台をなすプロセスを単に公式化したものであるとの主張であるが，さまざまに批判され，修正されてきた。自然淘汰は唯一の進化の原動力ではなく，たとえ淘汰が最適化のプロセスであるとしても，他の原動力（遺伝的浮動，遺伝子多面発現性，など）と制約（発達，遺伝，その他）によって最適ではない結果がもたらされる可能性がある。また，淘汰を最適化と同一視することは正確ではなく，淘汰はより高い適応度をもつ変異体に有利に作用するのであり，必ずしも最高の適応度をもつ変異体だけに有利に働くわけではない。すなわち，淘汰は最大というよりむしろ相対的な優位性に対して作用する。

第2の見解は，上述の第1の見解に対する批判に基づく。さらに，この見解では，進化的最適化分析は，すべては最高のものに向っているという「誤った楽天思想の」

仮定から始ると主張され，淘汰はそうではなくて，非効率，浪費，争い，そして滅亡へさえ導く可能性があることを示すことによって第1の見解が否定される。

この見解における第1の見解に対する別の批判によれば，生物個体はさまざまな適応的問題に直面しており，これら適応的問題の間の兼ね合い（trade-off）や妥協を必要とすることから，必ずしも最適な行動へ進化するとはかぎらない。たとえば，もっとも効率的な採食戦略は，生物に捕食者の回避において最適ではない行動を強いるかもしれない。しかし，この批判に対しては，自然淘汰理論が原理においてきわめてわかりやすい解決を提供する。生物個体のさまざまな特性（形質）はそれぞれその生物の他の特性に対する環境であるので，ある特性が最適化されるならば，他の特性にとって最適化されうる最適の環境が用意される。たとえば，採食活動におけるエネルギー効率の最大化は，必要なエネルギーの獲得に要する時間の最小化をもたらすので，生命（活）維持や生殖のための時間を最大にする。捕食の回避についても，採食活動中に捕食者に身を曝す可能性のある時間を最小にする。

行動生態学における大部分の最適化分析の基礎となっているのが第3の見解である。この見解では，最適化モデルは，たとえ単純な意味において「真実」でなくとも，行動生態学の分析のために役立つ道具であり，最適化モデルは進化の歴史の結果を理解するための単なる近道であると考えられている。

Smith（1983: 626–627）によれば，最適化モデルは以下のような共通した一般的な構成要素をもつ：

（1）戦略目標（strategic goal），

（2）利用可能な選択肢（alternative），

（3）選択肢のそれぞれがもつコストとベネフィットを測る「通貨（currency）」，

（4）選択肢の範囲や戦略のコスト/ベネフィットの構造を決める「制約（constraint）」，

（5）どの選択肢をとるかの「決定（decision）」。

最適化分析の単位は，ふつう個体であって集団ではないが，後述するように線形計画法では家族やバンドなど集団を分析単位とすることができる。

戦略は，たとえばある食物を採捕すべきかどうか（食餌幅モデル），あるパッチ（食物資源が局在している場所）にどれくらいの時間滞在するか（パッチ利用モデル）など，問題とする行動パタンややり方である。そして，戦略目標は，最大の適応度（以下に述べるように，その代用）を得るような最適な行動（1組の食物タイプやパッチ滞在時間）をとることである。どのような選択肢（食物タイプやパッチ滞在時間）が

利用できるかは，制約によって決まる。選択肢の特定は最適化分析のもっとも重要な第一のステップであるが，経験的，ないしは帰納的な問題であり，あらかじめ理論的には決められない。

行動生態学では，一般に戦略は適応度におよぼす影響（効果）で評価される（経済学をはじめとする社会科学では一般に「効用 utilization」が用いられる）。適応度に対するマイナスの効果がコスト（cost），プラスの効果がベネフィット（benefit）である。しかし，適応度は多くの異なる表現型（形質）の影響が累積された個体の一生の尺度であり，観察・実験に基づく経験的，短期的な分析に用いる通貨としては非実用的なので，適応度と相関し（と仮定される），容易に計測しうるエネルギー効率や出生率のような扱いやすい基準（尺度：至近通貨 proximate currency）が用いられる。実際に最適採食理論のほとんどのモデルでは，エネルギー効率が「通貨」として用いられている（これに対する批判と修正は後述）。適応度と通貨の大きさの順番が同じであれば，その通貨を適応度の代用物としても最適戦略は同じものとなる。どの採食モデルでも，採食者は純エネルギー収益率（net energy return rate: 活動時間あたりの獲得エネルギーから活動で消費されたエネルギーを差し引いた量）または単に時間あたりの収益率を最大化する採食行動をとるように淘汰される，と仮定される。

最適化モデルの構成要素は，行為者の選択にゆだねられるものとそうでないものがあり，そのうちの後者が制約である。制約には外部的なものと内部的なものがあり，前者は行為者の制御がおよばない自然・社会環境の変数である。内部的制約は，行為者の表現型に内因的なもので，行動的，認識的，その他の諸能力と生理的，栄養的，その他の必要条件を含む。

行動生態学者は，複雑な世界での複雑な行動を研究するために，簡単なモデル（一般に，最適化モデルとゲーム）を用いて「仮説—演繹法（hypothetico-deductive method）」として知られる研究戦略に従う（Winterhalder and Smith 1992: 11–12）。この方法は，ある仮説に基づく抽象的モデルを作り，それらを経験的証拠に対して検証することを循環的に繰り返す。最適採食モデルでは，現実世界の制約や選択肢の複雑さを限られた数のパラメーターに還元するために数学やグラフを使った表現が使われ，モデルの数学的表現はきわめて単純なので，仮説の直接的な演繹が可能となる（Smith 1983: 626）。

生存と繁殖の個体差（変異）に基づく自然淘汰は簡単明瞭な概念であるが，いっぽう進化のプロセスの産物は驚くほどの複雑さと変異に富んでいる。この複雑さと変異に富んだ現象を，簡単明瞭な概念で説明するためにデータをどのように分析するかの

問題に関して，モデルは，（1）問題の定義，（2）問題についての考え方の組織化，（3）データの理解，（4）理解したことの検証，（5）さらなる予測化，について役立つ（Winterhalder and Smith 1992: 13)。実際に，モデルの助けを借りて一般的な前提から具体的で検証可能な実例へと進むことができる。

モデルは，現実性，一般性，そして精確性の3つを備えていることが望ましいが，これら3つのすべてを同時に同じ程度で追求することはできない（Winterhalder and Smith 1992: 13)。一般性，または現実性をある程度犠牲にしてしか高度の精確性を得られない。たとえば，最適化モデルは，最大化されるべき単一の通貨を特定し，最適についての精確な予測を可能にするが，現実世界における行動の目標（goal）の多様性を見逃している。採食活動における食物の選択の目標をエネルギー効率の最大化と仮定して作られたモデル（最適食餌幅）は，その目標に基づく精確な予測と検証を提供するが，可能性のある他の目標(あるいはより現実を反映しているかもしれない)，たとえばタンパク質やその他の栄養素，食物供給の安定性，社会的威信，繁殖成功度などの最大化，を無視する。

同様に，現実性を最大にすれば，必然的に一般性，または精確性が減じてしまう。特定の事例に合致するモデルは，おそらく他の事例にはそれほどうまく適合しない(一般性の犠牲）だろうし，複雑すぎて精確な予測（条件を変えた場合の経験的検証）は不可能であろう。何が問われているか，または何に対する答えを求めているのかによって，3つの性質のいずれかが強調されなければならない。問題によってどの性質が強調されるのであれ，モデルは複雑な問題を扱いやすくする道具であり，それゆえ簡潔さが必要である。しかし，行動生態学のモデルは，説明しようとする現象の複雑性と変異からみれば，桁違いに簡単であるので，その簡単さゆえの批判，すなわち単純すぎる（とされる）思考と還元主義，がある。しかし，簡単なモデルは，科学の発展の必要な段階であり，それらから発展し，取って代るより複雑なモデルを理解する能力を内在しているのである（Winterhalder and Smith 1992: 14)。また，どのような主題（現象）もモデルの集合によって分析され，各モデルは，その主題の特定の部分をあつかい，それ自身の限界を持つ。包括的な分析手段（理論）のために一連の相補的なモデルが生み出され，それぞれのモデルの限界，適用性，代表性を知ることが要求される。最適採食理論では，後述するように食餌幅やパッチ利用では相補的なモデルによって採食活動の総合的な理解が試みられている（Smith 1983; Hill 1988; Hill *et al.* 1987; Kaplan and Hill 1992)。

Ⅲ　古典的モデル

1. 最適食餌幅

最適食餌幅モデルの構成要素

最適食餌幅（optimal diet breadth）のモデルは，採食活動中にある食物に遭遇するとき，それを採捕するかどうかを予測する。1個体の動物（採食者 forager）が，複数の種類（タイプ）の食物（餌）が特定の場所に局在せずに均一に分布する環境（「きめの細かな」環境 fine-grained environment とよばれる）の中で採食し，食物を発見すると同時にその種類を識別できるという仮定のもとで，この動物がどの種類の食物を選択的に採捕すると採食収益率（foraging return rate）を最大にできるか，ということがこのモデルでは問題とされる。採食者は，遭遇時にその食物を採捕するかどうかを「選択（choice）」することによって，「戦略目標（strategic goal）」である利用すべき食物の種類の最適セット，すなわち最適食餌幅を「決定（decision）」する（Smith 1983: 627–628）。

このモデルでは，この他にもさまざまな仮定と制約が設けられる。まず，採食活動は食物の「探索（searching）」と「処理（handling）」に分けられる。前者においては，動きまわって食物を探すにせよ，通りかかる食物を待つにせよ，採食者は，環境における分布密度に比例して異なる種類の食物にランダムに遭遇する。すなわち，採食者は特定の種類の食物を選択的に探すのではなく，すべての種類の食物を同時に探す。処理活動は，食物に遭遇した後の（餌が動物ならば）追跡，捕獲，処置（processing: 運搬，解体，下ごしらえ，調理などを含み，ここでは handling と区別するためにこのようによぶ），および摂取からなる。種子や堅果の場合，人間では摂取までに製粉や灰汁（毒）抜きなど一連の複雑な処置（処理・加工）を要することもある。食物の探索と処理は，相互に排他的な活動であり，同時に遂行できないし，ある食物の処理中は他の食物と遭遇しても，それへの採捕（処理）へと転換することはなく，食物の処理を途中で中断しない。また，このモデルでは，採食活動は食物資源の分布や密度に影響を及ぼさない，すなわち資源密度は一定に保たれると仮定される。

食物は，種類ごとにそれらを処理するコストと得られるベネフィットの関係によってランクが付けられる。ランク付けの尺度は食物の効用であるが，ふつうエネルギーが「通貨」として用いられる。単位処理時間あたりに処理された食物から得られるエ

ネルギー量（収益率 energy return rate），または採食者が単位処理時間あたりに消費するエネルギーと処理された食物から得られるエネルギー量との差（純収益率 net energy return rate）が大きい順にランクが高くなる。ある食物を採捕する（最適セットに入る）かどうかは，その食物の探索コストとは無関係に遭遇後の処理収益率（エネルギー収益率）によって決まる。食物の種類（タイプ）は，種（species）の違いではなく，採食者が識別していることと処理効率の2つの基準で決められる（粕谷 1990: 84）。

最後に，採食者は個々の食物の種類について，密度または遭遇率（encounter rate: 単位時間あたりに遭遇する食物の個数），1個の食物の平均エネルギー収量（他の効用でもよい），処理コストなどの情報を過去の経験を通して精通していると仮定される。

最適食餌幅の解を求める

まず，処理効率のもっとも高い（ランク1位）食物 n_1 だけを採捕すると仮定する。この食物1個から得られるエネルギー量を e_1，それを処理する時間を h_1，そしてその食物との遭遇率を λ_1 とすると，探索時間 T_s で得られるエネルギー量は $T_s \cdot \lambda_1 \cdot e_1$，処理時間は $T_s \cdot \lambda_1 \cdot h_1$ となり，エネルギー収益率 R_1［獲得エネルギー量/(探索時間＋処理時間)］は，

$$R_1 = T_s \cdot \lambda_1 \cdot e_1 / (T_s + T_s \cdot \lambda_1 \cdot h_1) = \lambda_1 \cdot e_1 / (1 + \lambda_1 \cdot h_1)$$

となる。食物 n_1 だけを採捕すれば単位時間あたり R_1 のエネルギーを得ることができるが，探索中に遭遇する次に高いランクの食物 n_2（エネルギー量 e_2，処理時間を h_2）を採捕し，処理するならば，単位時間あたり e_2/h_2 のエネルギーを獲得できる。もし，

$$e_2/h_2 > R_1 \left[= \lambda_1 \cdot e_1 / (1 + \lambda_1 \cdot h_1) \right]$$

ならば，その単位時間で遭遇した食物 n_2 を無視し，食物 n_1 の探索を継続するより，それを採捕するほうがより多くのエネルギーを得ることができ，エネルギー収益効率が高くなる。このことは，食物 n_1 の探索を継続する機会費用（opportunity cost）が食物 n_2 の処理コストより大きいことを意味する。

このように，ランクの高い食物から，下の不等式を満たす限り最適食餌に加えられ，ランクのリストの最上位から数えて最適食餌に入る食物の種類の総数を食餌幅とよぶ

(Charnov 1976)。

$$\sum_{i=1}^{j} \lambda_i \cdot e_i / (1+\sum_{i=1}^{j} \lambda_i \cdot h_i) \leqq e_{j+1}/h_{j+1}$$

探索コスト（時間），処理コスト（時間），および最適食餌幅の関係を図1に示す。これは，ある一定量のエネルギーを最少時間で獲得するための食物の最適セットを図示している。食物は e_i/h_i（単位処理時間あたりのエネルギー収量）の大きさの順にランクがつけられている。より低いランクの食物を加えていくにしたがい，探索時間が減少し，処理時間が増加する。探索時間の減少分が処理時間の増加分より大きい限り，ランクのより低い食物を食餌に加えるべきである。ランクの高い食物から順に食餌に加えていき，図1の探索時間と処理時間の合計（総採食時間）が最低になる点において，エネルギー収益率が最大（単位エネルギー量を得るのに要する最小時間）になる。この図では，ランク4までの食物が最適食餌幅であり，ランク5以下の食物を加えると単位エネルギー量の獲得に要する採食時間が増加するため，平均エネルギー収益率が最適食餌幅のそれよりも低くなる。

実際の採集活動の調査データから最適食餌幅を求めるやり方をパラグアイの熱帯林に住む狩猟採集民の Aché の事例でみよう（Hawkes, Hill, and O'Connell 1982)。この研究の目的は，前述のように平均エネルギー収益率の最大化は，ランクが i 番目の

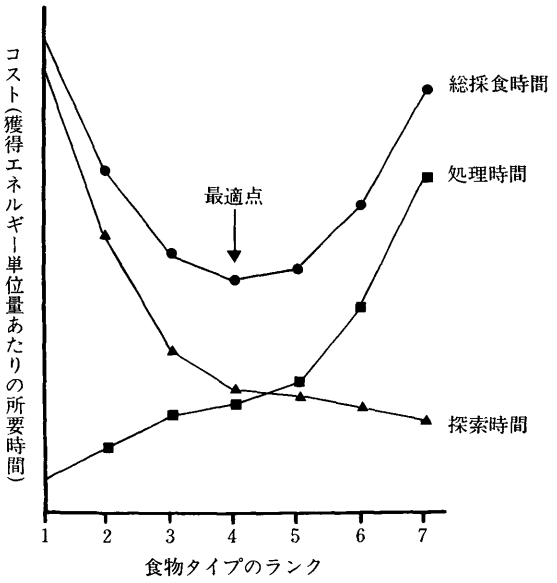


図1　最適食餌幅のグラフによる解法（Bettinger 1991 の図4.1より）。

食物（の種類）のエネルギー収益率（e_i/h_i）が採食活動全体のエネルギー収益率（E/T）に等しいかそれより大きいかぎり（$E/T \leqq e_i/h_i$）遭遇する食物を食餌に加えることによって達成されるという最適採餌幅モデルの予測を検証することである。ここでは，

E＝採食活動で獲得された総エネルギー量，
T＝総採食活動時間（探索，採捕，そして加工処理），
e_i＝食物の種類 I における単位量（1 kg）あたりのエネルギー量，および
h_i＝食物の種類 i における単位量あたりの処理時間，である。

表1は，採食活動が行われた61日間においてAchéが採捕した16の食物の種類について，それぞれの総獲得量（w_i），e_i，h_i，総処理時間（T_i），処理時間あたりのエネルギー収益（e_i/h_i），およびランクを示す。ランクは e_i/h_i の大きさの順にしたがって決められるが，近い値を持つものは同じランクがつけられた。クビワペッカリーとシカは e_i

表1　Achéの食物資源獲得におけるコストとベネフィット[1]

食物資源	総捕獲量 (kg)	1 kg 中のエネルギー量[2] (kcal/kg)	処理コスト[3] (hr/kg)	総処理時間 (hr)	e_i/h_i[4] (kcal/hr)	ランク
クビワペッカリー	232	1950	0.03	7.0	65000	1
シカ	300	819	0.03	9.0	27300	1
パカ	307	1950	0.29	86.0	6964	2
ハナグマ	351	1950	0.28	98.3	6964	2
アルマジロ	386	1950	0.33	127.4	5909	3
ヘビ類	10	1000	0.17	1.7	5882	3
オレンジ	1283	355	0.07	89.8	5071	4
鳥類	35	1240	0.26	8.75	4769	5
クチジロペッカリー	457	1950	0.71	324.5	2746	7
幼虫	43	3124	1.32	56.8	2367	8
魚類	189	985	0.46	86.9	2120	9
ヤシの芽	171	595	0.39	66.7	1526	10
サル類	533	1300	1.07	570.3	1215	11
ヤシの繊維	1377	120	0.10	137.7	1200	11
ヤシの果実	249	350	0.37	94.6	946	12

[1] Hawkes 他（1982）の表3を改変。
[2] 可食部を65％と推定。
[3] 遭遇時における 1 kg の食物獲得に要する追跡（pursuit），採捕，および処置（processing）の合計時間。
[4] 遭遇時エネルギー収益率。

$/h_i$ の値の差が大きいにもかかわらず，同じランクなのは，両者が他の食物の値からはかけ離れているからである。総狩猟時間（4,086時間），総採集時間（1,405時間），および食物をキャンプに運ぶ運搬に費やした時間（1,024時間）と総獲得エネルギー量（5.67×10^7 kcal）から，採食活動全体のエネルギー収益率（E/T）は 870 kcal/hr と計算された。採食活動に費やされた総時間（Ts）は，3,673時間であった。

採食活動全体のエネルギー収益率は，最高のランクの食物に，よりランクの低い食物が食餌に追加されるにつれて変化する。ランクが i 番目の食物までを加えた平均エネルギー収益率（E_i/T_i）は次の式で求められる。

$$E_i/T_i=\Sigma w_i \cdot e_i/(\mathrm{T_s}+\Sigma h_i)$$

ランク 1 のクビワペッカリーとシカだけを狩猟するならば，上の式に該当する変数の数値を代入して，平均エネルギー収益率（E_1/T_1）148 kcal/hr を得る。これにランク 2 のパカとハナグマを食餌に加えると，獲得エネルギーは 1,283,100 kcal 増加して 1,980,800 kcal となる。同様にコストも処理時間の184.3時間増加し，全体の採食収益率（E_2/T_2）は 405 kcal/hr となり，ランク 1 の動物だけを捕獲するより高くなる。さらに残りの食物を食餌に加えていき，最低のランクであるヤシ類の果実において採食収益率（E_{12}/T_{12}）が 872 kcal/hr と最高になり，採食活動全体のエネルギー収益率

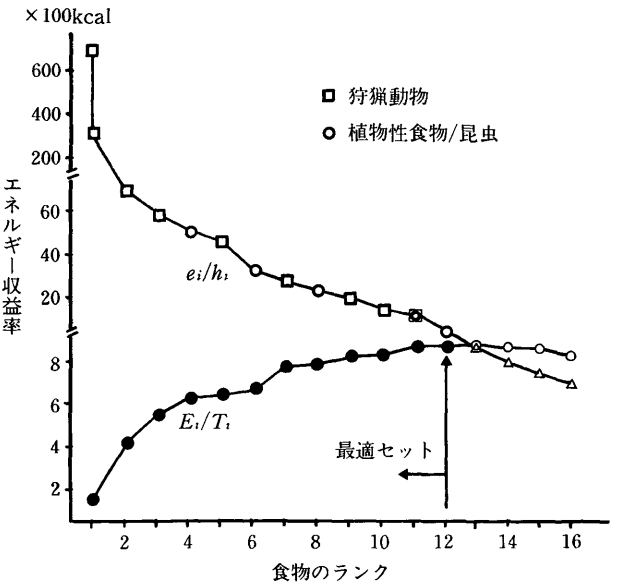


図 2　Aché の最適食餌幅モデル（Hawkes, Hill, and O'Connell 1982 の図 1 より）。

(E/T) とほぼ等しくなる。これ以降，より低いランク（収益率）の食物を加えるならば，全体の採食効率は低下していく。Aché はこれら以外の食物資源を利用していないので，彼らが利用している食物の範囲は最適食餌幅と一致している。すなわち，Aché は採食効率を最大にするように食物を選択しているといえる。図2は，Aché の最適食餌幅を示したもので，各食物の処理時間あたりのエネルギー収益（e_i/h_i）をプロットした上部の曲線と全体の採食収益率（E_i/T_i）の変化する値をプロットした下部の曲線の交点が最適セットを示す。これより等級の低い食物を食餌に加えていくならば，E_i/T_i の曲線は交点を最上点として下降するはずである。

モデルの予測

最適食餌幅モデルは，生態人類学で広く支持されている見解に反するものをも含めて多くの検証可能な予測を生み出す（Winterhalder 1981a; Smith 1983; Kaplan and Hill 1992; Kelly 1995）。このうちの最も重要なものは，ある食物資源が利用されるかどうかは，生息環境におけるその豊富さ（密度）によらないという点である。ある食物資源を最適セットに含めるかどうかの決定は，それより高いランク（より収益率の高い）の食物資源の豊富さに依存する（Pyke, Pulliam, and Charnov 1977: 141）。いかに豊富に存在していても全体の採食効率を低下させる食物資源は無視される。逆に，高ランクの食物は，まれにしか遭遇しないとしても常に採捕すべきである。このように，食物は常に食餌に加えられるか，あるいは常に排除されるかのいずれかであり，最適食餌幅モデルではある食物を利用すべきかどうかはそれの豊富さや食物の価値（food value）ではなく，エネルギー収益率（採食効率）によって決定されるからである。

高ランクの（収益率の高い）食物の利用性（遭遇率）の変動にしたがって，最適食餌幅は縮小したり，拡大したりする。高ランクの食物資源量の減少（密度の低下）により，その資源の探索コストが増加すると全体の採食効率が低下し，より低いランクの資源が最適セットに追加され，食餌幅は広がる。逆に，高ランクの食物資源が増加する（または利用可能になる）とより低いランクの食物はその豊富さに関らず食餌から脱落する。これらのことは図1の探索時間と処理時間の両曲線の関係を見ると理解しやすい。高ランクの食物資源の探索コストが上昇すると探索時間の曲線は上方へ移動する。両曲線の交点はグラフ上で右方向へ移動し，より低いランクの食物が最適食餌幅に含まれるようになる。逆に，探索コストが低下すると探索時間の曲線は下方へ，交点は左側へ移動し食餌幅が狭まる。前者の場合は一般化された食餌（generalized

diet）へ，後者の場合は特殊化された食餌（specialized diet）へと向かう。

食物のランクは，その食物の利用頻度，あるいは食餌における構成を予測するのではなく，それが遭遇時に採捕されるかどうかだけを予測する。収益率に基づいて高いランクをつけられた食物が，まれにしか遭遇しないために食餌のわずかの部分しか構成しないかもしれない（食餌において「重要ではない」）。一方，豊富ではあるが処理効率が低い主食である食物が，より高いランクの食物資源の利用性が増大するならば，突然食餌から脱落する可能性がある（Hawkes and O'Connell 1981: 624）。以上のような最適食餌幅モデルの予測は，人間の食物選択における集団間変異を説明するために多くの重要な意味をもつ（Smith 1983: 629）。

人類学おける最適食餌幅モデルの適用事例

生態人類学では，適応という観点からさまざまな食物選択の理論的根拠が仮定されてきた。すなわち，最少努力，効率の最大化，リスクの最少化，食餌の多様性の最大化，持続的生産の保証などである。狩猟採集集団の中には，極端な選択性を示すものもあれば，幅広く食物資源を利用するものもあり，食物選択における大きな多様性が観察されてきた。食餌幅モデルは，人類学における上記の諸理論に比べて，この多様性を一般的な原理で説明できる可能性を提供し，資源利用についてのはるかにより精確な予測を生み出すことができる（Smith 1983: 629）。

最適食餌幅モデルの大部分の研究は，食物資源の収益率または豊富さの変化と関係した食物選択または食餌幅における変化の予測（例えば，前述のような，ランクの高い食物資源の利用性の変化にともなう食餌幅の変化）の「質的な」検証に関係している（Kaplan and Hill 1992: 173）。モデルを量的データで検証する研究は今のところ少ない。その理由として，このためには，実際に多くの狩猟行や採集行に同行して，行動に関する詳細な数量データを集めなければならないが，フィールドワークにおけるさまざまな制約によりこのようなデータの収集は不可能（ないしは不十分）なことが多いからである（とくに狩猟に関して）。

最適食餌幅モデルの質的予測の主なものは，探索のコストの変化にともなう採食活動全体の収益率の変化によって，ランクの低い食物資源が食餌に加わったり，脱落することである。

森林インディアン Cree　Winterhalder は，亜北極の針葉樹林帯に住む狩猟採集民 Cree の採食戦略を検討するために最適食餌幅モデルを用いた。針葉樹林に生息する

狩猟動物資源は，生息密度がきわめて低く，また単独か小集団で分散している。このことは最適食餌幅モデルの適用を可能にする条件を満たしているように見える。

季節ごとにみると，利用される狩猟動物の種類（食餌幅）は，純エネルギー収益率（探索，追跡，および捕獲に要した単位時間あたりのエネルギー獲得量とエネルギー消費量との差）に基づくランク付けにきわめて良く合致することが確かめられた。どの季節でも，純エネルギー収益率が大体 1,500 kcal/hr 以上の動物種の狩猟が行われた。狩猟者が，ある種類の狩猟動物が少なくなったと不満をもらし始め，狩猟を中止するようになるときの捕獲率から判断すると，その動物の狩猟のエネルギー収益率は 1,500 kcal/hr を下まわっていた。また，狩猟動物種を，生物量，捕獲量，エネルギー収益率，および捕獲の信頼性によって，4通りにランキング付けをし，それらの間の相関性をみると，捕獲量は生物量よりもエネルギー収益率とより密接に対応していることが明らかにされた。

これらの結果は，食物の選択が他の要因よりも（エネルギー）収益率によって決定されるという点では最適食餌モデルの予測と一致しているが，厳密にはモデルの要件を満たしていない。まず，ランク付けの基準であるエネルギー収益率に探索時間を含めていることと，純エネルギー収益率が 1,500 kcal/hr 以下の動物種の狩猟が，狩猟全体の平均収益率を実際に低下させているか，またはそれが狩猟全体の平均収益率であるかどうかが示されていないことである。また，食餌幅モデルは，ある食物資源がその収益率に基づいて（採食活動全体の平均収益率との関係で）利用されるかどうかを決定するのであって，利用される量には言及しない。

また，Winterhalder は，探索コストまたは処理コストの変化によって食餌幅も変わるという最適食餌幅モデルの予測に基づき，文化接触にともなう生業パタンの歴史的変化を説明した。彼は探索コストと処理コストの間の基本的区別を使い，歴史的区分が可能な3つの時期において，技術的変化が Cree の最適食餌幅におよぼす影響を検討した（図3）。

伝統的時代（図3-I：先史時代から歴史時代初期でヨーロッパ人の植民者の影響がおよぶ以前）では，徒歩と櫂でこぐカヌーで探索し，弓矢，生皮のワナ，釣り針を使って狩猟動物や魚類を捕獲していたために，それ以降の時代と比べて探索コストと処理コストの両方とも相対的に高かった。毛皮交易への参入（図3-II）により，ライフル，針金のワナ，魚網などさまざまな新しい道具が利用可能になった。これらの道具は，いったん遭遇すると狩猟動物や魚類の捕獲の速度と信頼性を大いに高めたし，以前の技術（道具）では，捕獲するには小さすぎたり，難しすぎると考えられていた動

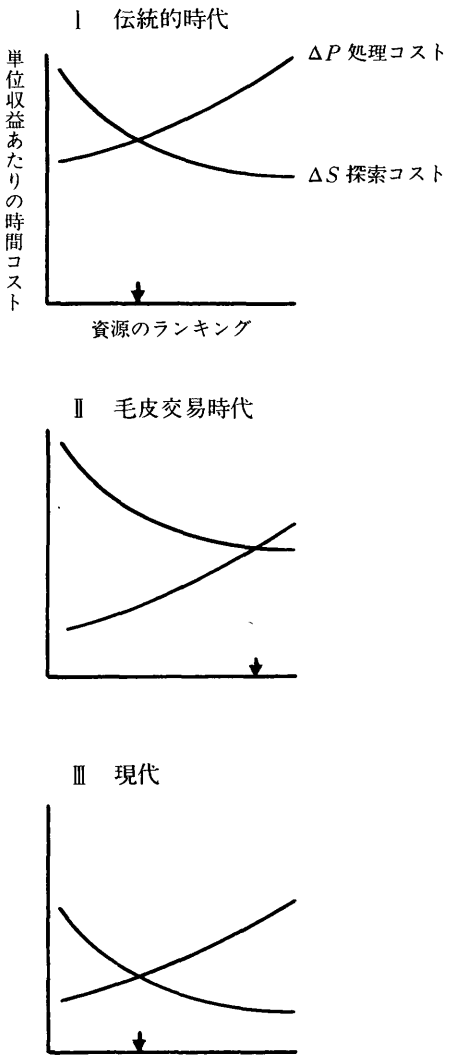


図3　Cree の3つの時代における最適食餌幅の予測（Winterhalder 1981b の図4.7より）。

物も狩猟や漁撈の対象になった。したがって，広範囲の食物資源にわたって処理コストが大きく減少した。探索技術ではほとんど変更がなかったので，Cree の食餌幅は著しく拡張したであろうことをモデルは予測する。わずかな歴史的資料しか利用できないが，これらはモデルを支持している。

現代（図3-III）のエンジンを利用する移動手段（スノーモービルと船外機）の採用によって，探索コストが著しく減少した（かんじき着用の徒歩とカヌーとの比較観察から，探索時間が75%短縮された）。毛皮交易時代と狩猟漁撈技術に基本的変化はないので（獲物に遭遇すれば依然として徒歩で追跡する），処理コストにほとんど変化はない。したがって，食餌幅は毛皮交易時代よりもかなり狭くなっているはずである。この予測は，少数の高いランクの食物資源（おもにヘラジカ，ビーバー，ノウサギ，魚類）へ特殊化がみられる現在の食餌と一致している（Winterhalder 1981b）。

Winterhalder の食餌幅モデルの歴史的適用は予備的なもので，必然的に初期の時代の限られたデータに基づかざるを得なかった。しかし，このモデルは文明化の過程における技術と生業の比較的長期の変化をあつかうことが可能であることを示し，考古学や古生物学の分野における最適採餌幅モデルの適用の可能性を示唆している（Smith 1983: 630）。

Inujjuamiut イヌイット　カナダのハドソン湾に住む狩猟民 Inujjuamiut における狩

猟動物の選択に食餌幅モデルを適用するとき，Smith は，Inujjuamiut の狩猟パタンがこのモデルの前提をどの程度みたしているかをまず検討した。食餌幅モデルの前提である獲物の同時探索とランダムな遭遇という条件が，Inujjuamiut の狩猟（きわめて不均一な狩猟動物の分布，動物種に特殊化した探索法と捕獲法，および利用性と収益率の極端な季節性）では満たされていない。そのため，Smith は特定の季節において特定のパッチないしは「狩猟タイプ」内における選択を分析した。

7つの「狩猟タイプ」（夏のカヌー猟，秋のカヌー猟，カヌー利用のライチョウ猟，冬のカリブー猟，春のガン猟，ジグ鉤漁/ガン猟，氷結湖でのジグ鉤漁）において，狩猟（漁撈）動物の同時探索の条件がほぼ満たされ，また探索時間と実際に狩猟された各動物種の捕獲量，処理時間，および遭遇率のデータが得られたので，それぞれの狩猟タイプ内での食餌幅モデルの量的検証が可能であった（各狩猟タイプにおいて，捕獲された動物種は2種から5種）。7つの狩猟タイプのうち，4つでは最後のランクの種類を加えると全体のエネルギー収益率を低下させた。それら各狩猟タイプにおけるモデルの予測との不一致が検討された結果，それにもかかわらず採捕活動を区分（1年の内の時期，パッチ，狩猟タイプなど）すれば食餌幅モデルの適用の条件を満たすことができ，食餌幅モデルは狩猟採集民における食物選択の原理に最も近いものであることの可能性が示された（Smith 1991）。

アマゾンの3集団の狩猟（Siona-Secoya, Ye'kwana, and Yanomamö）　Hames と Vickers は，食餌幅モデルを用いて3つのアマゾン集団における狩猟活動（狩猟動物の構成）を比較分析した。彼らは，居住地の古さ，居住地からの距離，および猟具による狩猟動物の構成の変異を食餌幅モデルで説明した。まず，新しい居住地への入植直後は高ランクの動物が豊富なので狩猟効率を最大化するためにこれらを選択的に狩猟し，これらの動物が枯渇していくと，低ランクの（狩猟効率の低い）動物が加えられるようになり，食餌幅が広がるという仮説を検証するために，ある村への入植後の2年間とその6年後における狩猟動物の捕獲の確率を比較した（表2）。狩猟動物は，種（species）ごとに，平均重量に基づいてランク付けされた（著者らによれば，住民による狩猟動物の選好の基準は重量である）。両方の時期の比較は，居住地が古くなると高ランクの動物の捕獲率が下がり，低ランク動物の捕獲率が上昇することを示し，仮説は正しいことが証明された。

次に，4つの事例において狩猟域を村からの距離により3つのゾーンに分類して，各ゾーンで捕獲された動物のランク（高位，中位，低位）の構成を比較した（表3）。

表2　Siona-Secoya の狩猟動物（哺乳類，貧歯類，爬虫類）の捕獲率における変化[1]

狩猟動物	平均重量（kg）	1日の猟における捕獲の確率[2]（%）		変化の方向
		1973–1975	1979	
アメリカバク	109.5	4.5	1.0	−
クチジロペッカリー	23.1	31.8	12.1	−
クビワペッカリー	16.0	28.7	22.7	−
ホエザル	7.0	3.8	4.0	+
ウーリーモンキー	6.7	49.7	23.2	−
パカ	4.8	0.6	4.5	+
アルマジロ	3.3	2.1	3.5	+
オオテンジクネズミ	3.0	3.8	6.1	+
カメ類[3]	2.1	2.1	1.0	−
ハナグマ	1.2	0.0	2.5	+
リス類[4]	0.7	0.3	3.0	+
Tin-tin[5]	0.3	0.3	1.0	+

[1] Hames と Vickers（1982）の表2を改変。
[2] 例えば，1人の狩猟者が10日に1度その動物の狩猟に成功すれば，捕獲の確率は10.0%となる。
[3] *Ceochelone denticulata*.
[4] *Sciurus* sp.
[5] *Myoprocta* sp.

いずれの事例でも，村に近いゾーンほど低ランクの動物の占める比率が高いことが示された。すなわち，村に近くてより狩猟圧が高いゾーンほど，高ランクの動物（大型で収益率が高い）の生息密度が低くなり，食餌幅が拡大する（低ランクの動物が加えられる）という予測が検証された。

最後に，Hames らは，技術革新が食餌幅に及ぼす効果に関する前述の Winterhalder の仮説を検証するために，伝統的な弓矢猟を行う集団（Yanomamö）と猟銃とヘッドランプを導入した集団（Ye'kwana）の間で狩猟動物の構成を比較した。猟銃は，（狩猟の成功率を高めることによって）処理コストを低下させ，ヘッドランプは探索コストと処理コストの両方を低下させる（夜間の猟における獲物の発見率の増加は探索コストを低下させ，その後の追跡の容易さは処理コストを低下させる）。探索コストが一定で処理コストが低下するならば，食餌幅は拡大するという予測は，狩猟動物全体では当てはまらなかったが，猟銃がとくに有効な鳥類に関しては猟銃を使用する集団では弓矢猟の集団に比べてはるかに多くの種が捕獲された（食餌幅の拡大）。高ランクの動物であるカイマンは，ヘッドランプと船外機付のボートの使用による探索コストの大幅な低下により，Ye'kwana の狩猟による収量の30%を占めている

表3　Ye'kwana, Yanomamö, および Siona-Secoya における狩猟場所の居住地からの距離と食餌幅の関係[1)]

狩猟域と動物のランク[2)]	捕獲頭数の比率（%）			
	Ye'kwana (1975–76)	Yanomamö (1975–76)	Siona-Secoya (1973–75)	Siona-Secoya (1979)
近い狩猟域				
高ランク	2	6	96	54
中ランク	19	25	2.6	26
低ランク	78	69	1.7	20
中間の狩猟域				
高ランク	14	23	96	77
中ランク	26	38	2	14
低ランク	60	37	2	9
遠い狩猟域				
高ランク	28	37	72	96
中ランク	15	25	11	4
低ランク	57	37	17	0
動物の平均体重（kg）				
近い狩猟域	3.2	7.5	27.7	15.7
中間の狩猟域	7.5	12.0	35.9	11.3
遠い狩猟域	8.7	16.5	12.4	23.2

1) Hames と Vickers (1982) の表3–表6を改変。
2) 近い，中間，および遠い狩猟域の村落からの距離は，それぞれ，0–4 km, 5–9 km, および 9 km 以上である。高ランクの動物は，体重がおよそ 10 kg 以上，低ランクの動物の体重は，およそ 2 kg 以下，中ランクの動物はその中間である。

(Yanomamö では0.1%)。これは，食餌幅モデルが予測する，探索コストの低下による食餌の特殊化の例証であると Hames らは考えている (Hames and Vickers 1982)。

この Hames らの研究は，人間の狩猟活動に対する設問と分析における食餌幅モデルの適用の可能性を拡大すると同時にさまざまな問題点を含んでいる。まず，狩猟動物のランクは，遭遇後の処理効率でなく，動物の重量と住民のえり好みに基づいていることである。さらに重要なのは，捕獲された動物における低ランク動物の構成比率の増加を食餌幅の拡大と解釈している点である。食餌幅モデルは，食物は利用されるか，されないかの二者択一を予測するのであり，利用頻度は問題にしない。厳密な意味において，この研究のデータは食餌幅モデルの適用の条件を満たしていない。

オーストラリア先住民 Alyawara　O'Connell と Hawkes は，中央オーストラリアの Alyawara の採食行動と接触後の摂取食物の変化，とくに伝統的な主食を構成していた草本と木本の種子があまり利用されなくなったことを食餌幅モデルによって説明し

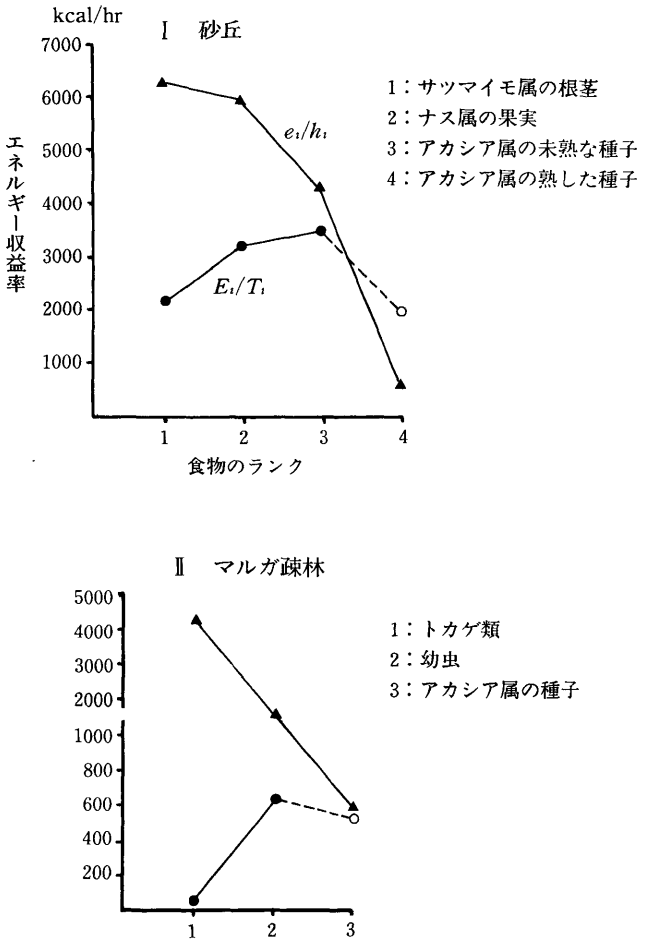


図4　Alyawara の砂丘とマルガ疎林における最適食餌幅（O'Connell and Hawkes 1984 の図4と図5より）。

た。彼らの観察によると，植物性食物資源が豊富な砂丘のパッチにおいて利用可能な10種の植物のうち，3種（サツマイモ属の一種の根茎，ナス属の一種の果実，およびアカシア属の一種の未熟の種子）しか採集されずに，最も豊富に存在したアカシア属の利用可能な熟した種子は無視された。実験的採集と加工処理の結果，無視された種子の収益率（遭遇後の採集・処理における効率）は，採集された3種の植物の平均収益率よりも低く，これらの種子のどの種類を採集しても全体の採集効率を低下させる（図4－Ⅰ）。すなわち，食餌の最適セットから外れているのである。熟した種子は，採集後の日干し乾燥と碾粉の作業に時間がかかるために採集後の処理を含めると採集

効率が著しく低下する。マルガ疎林では，トカゲ類と幼虫が採集されたが，同様に熟した種子は無視された。これも同じように平均採集効率を低下させるためである（図4－Ⅱ）。

種子類は，食餌幅モデルが予測するように豊富に存在しようとも，時間と労力のかかる処理が必要なため（エネルギー）収益率が低い。そのため種子類は伝統的食物のなかでもランクが低い。したがって，接触後，高ランクの伝統的食物の採捕効率が高くなった（自動車と猟銃の利用による狩猟動物の探索コストと捕獲コストの低下など）こととあわせて政府支給の外来食物（小麦粉で直接的なコストはゼロ）が利用できるようになったとき，種子は食餌から最初に外れてしまった（O'Connell and Hawkes 1981; 1984）。

Alyawara は，狩猟採集民文化の歴史についてのさまざまな仮説とそれらの検証のための資料を提供する源泉であることが既存の研究で明らかにされている（Bettinger 1991: 98–99）。種子が食餌から最初に外れてしまった理由を説明する O'Connell らの食餌幅モデルに依拠した論法は，さらに一歩進んで，種子は先史時代に最後に食餌に加えられた食品目であろうことを示唆し，食餌のレパートリーに最後に入った資源は最初に脱落することを予測させる。オーストラリアにおいて種子が食物供給の主要部分を構成する乾燥した内陸部への入植は比較的遅かったであろうという説は，食餌幅モデルによっても支持される（O'Connell and Hawkes 1981: 115）。この予測は，小麦粉と砂糖が利用されるようになるやいなや，種子とその他の植物が Gunwinggu の食餌から外れてしまった事実（Altman 1984）や，気候変動による高ランクの食物資源の利用性における変動の結果として種子が脱落したり，加えられたりする Ngadadjara の食餌パタン（Pate 1986）によって支持された。

Aché　前出の Aché の研究は，人類学では食餌幅モデルを量的に検証した最初の研究であり，データはモデルの予測と合致することを示した。しかし，その後さまざまな問題点が指摘され，これらには，人間以外の動物で生み出されたモデルを人間に無条件に適用することの問題も含まれている。

Aché は，全体の採食効率（E/T=872 kcal/hr）と最適セットから外れる食物の収益率の違いを認知して食物の選択を行っているのか。例えば，Smith（1983: 629）が指摘するように，最適セットから外れる次ランクの食物の収益率（e_i/h_i）が 871 kcal/hr であるとすると，このわずかな差を認知できるのか。さらにこのようなわずかに最適以下の食餌幅における適応度の減少は Aché に影響を及ぼすのか。

方法論的問題として，食餌幅モデルの検証には食餌に含まれていない食物資源（あるならば）に関する収益率を知る必要がある。Aché では食餌に含まれているものが最適セットであるが，Kelly（1995: 88）の指摘のように，もし Aché の生息環境において平均採食効率以上の収益率をもつ食物資源があり，何らかの理由（多分，タブーとされている）で利用されないならば，調査者がそれに気づかずに，Aché は最適食餌モデルに違反している可能性がある。このようなデータを得るには，前出の Alyawara における研究のようにフィールド条件下で実験をするか，または Hadza での研究（Hawkes, O'Connell, and Blurton Jones 1991: 85）のように，住民に頼んで利用されていない食物を採捕してもらい，そのデータを収集するかである。Hadza の男たちは，ふつう大型動物の狩猟または死肉拾いを行い，小動物を無視する。狩猟における動物との遭遇後の平均収益率は約 1 kg/hr である。Hadza の男たちに一定の時間の間に小動物だけを獲るように頼んで得た大部分の小動物の平均収益率は，1 kg/hr を大きく下回っていた。Hadza の狩猟では，小動物を無視することにより収益率を最大化していると見ることができる。

Hawkes らの最初の論文（Hawkes, Hill, and O'Connell 1982）で使われたデータは短い期間（3.5ヶ月）のものであり，食物利用の季節的変化が最適食餌幅を変えることはないのかという疑問が出されていた（Smith 1983: 629）。この疑問にはいくつかの回答が示されている。Hill らはその後の研究で，特定の食物資源の豊富さの季節的変化（探索コストの変化）を反映して平均採食収益率が最大化されるように食餌幅も変化することを明らかにした（Hill *et al.* 1984; Hill *et al.* 1987）。ここでは，1例として，アルマジロ猟の季節的変化を見ておこう。Aché の男は，地上で遭遇したアルマジロを常に追跡したが，穴に隠れたアルマジロを掘り出したのは，暖かい雨季の終りと寒い乾季の初めの時期だけであった。アルマジロを穴から掘り出すには時間がかかり，地上で捕獲することに比べて処理時間（h_i）を著しく増加させるが，アルマジロの穴猟の季節はアルマジロがいちばん太る（脂肪をつける）時期であり，この時期の収益率（e_i/h_i: 3,900 kcal/hr）は狩猟の平均収益率である 1,340 kcal/hr よりもはるかに高かった。他方，アルマジロが痩せる雨季の初めでは，穴猟の収益率は狩猟の平均収益率よりも低かった（1,220 kcal/hr）。このように，アルマジロが痩せる時期には穴の中のアルマジロを無視し，太る時期にだけ穴猟を行うことによって，Aché の男は狩猟の平均収益率を最大化していた（Hill *et al.* 1987: 21–22）。

Aché に関する Hawkes らの最初の分析では，男女の区別なくすべての採食者と活動のタイプ（狩猟と採集）のデータを寄せ集めたものである。しかし，男と女は異な

る技能，能力，道具を持ち，異なる食物を採捕するので，男女は異なる最適食餌幅を持っているかもしれない。Hill らはその後の研究で，男女，および狩猟と採集をそれぞれ別々に考察した（Hill and Hawkes 1983; Hill *et al.* 1987）。男の採食活動は，狩猟だけを考慮するとき，食餌幅モデルの予測ときわめて良く合致する。狩猟された9つの動物資源のすべてが全体の狩猟収益率を増加させた（図5）。しかし，男は採食活動中に最適セットに入っている植物性食物に遭遇してもそれらを頻繁に無視するので，Aché の男の行動は最適食餌幅モデルの予測からは規則的に逸脱していたことになる（Kaplan and Hill 1992: 176）。男は動物性食物だけについてはエネルギー収益率を最大にしていたが，植物性食物（大半がデンプンを抽出するヤシ科植物の繊維から成る）を無視していたので採食活動全体のエネルギー収益率を最大にしていなかった。Aché の住む森林では，平均すると8分に1本の割合で利用可能なヤシに遭遇し，1本のヤシから繊維を採取するのに1，2時間かかるので，もし男がヤシに遭遇するたびに常に繊維を採取するならば，探索にはほとんど時間を使わずに採食時間のほとんどを繊維の採取に費やすことになり，平均エネルギー収益率は2,630 kcal/hr となる。この値は，観察された男の採食活動における平均収益率（1,340 kcal/hr）よりもはるかに高い（Hill *et al.* 1987: 11）。

女の採取活動のパタンは男と逆の傾向を示し，特別な事情を除いて高ランクの狩猟動物を捕獲しようとしなかった（Hill 1988: 164）。女は武器を携帯せずに，彼女らが動物を発見したならば，男に知らせて捕獲するように男に指示した。女によって捕獲された動物は，捕獲が容易な穴居性動物，ハナグマの集団手つかみ猟に参加したときの幼獣に限られていた。女は狩猟をやれば出来るが，避けているようである。これは，

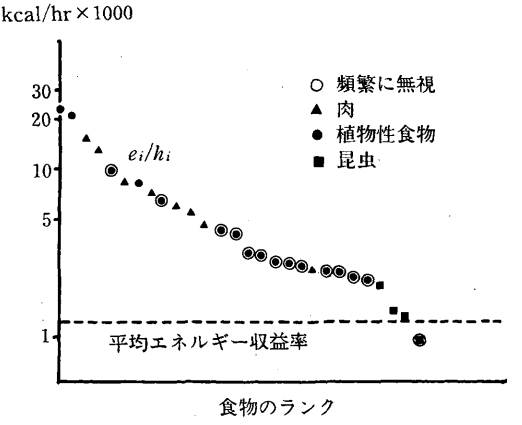


図5　Aché の男の食餌幅（Kaplan and Hill 1992 の図6.1より）。

危険で移動性の高い獲物を追跡することに関連した生殖上のコストのゆえであろう（Hurtado *et al.* 1985: 23–24）。男の植物性食物の無視，性分業および採食戦略との間の関係は後でもう一度議論する。

最適食餌幅モデルは食物資源とのランダムな遭遇パタンを仮定しているが，Aché の研究ではこのことが立証されていない（Smith 1983: 629; Kelly 1995: 90）。このモデルの最も重要な条件は均質な（「きめの細かい」）環境でのランダムな遭遇と同時探索である。前者は，採食者は食物資源にそれらの密度に比例して遭遇することを仮定している。たとえば，ある資源が採食者の活動域における利用可能な総ての資源の10%を構成しているならば，それは採食者が遭遇する総ての資源の10%を占めるはずである。しかし，狩猟動物の場合，生態学者による個体数調査によるそれぞれの動物種の生息密度と人類学者の調査した捕獲動物の構成比率の間には相関があるとはかぎらない（Hames and Vickers 1982: 361–362; Kuchikura 1988a: 294–296）。モデルが仮定する資源の均質な分布は，実際にはほとんど真実ではない。というのは食物資源の分布は微小気候や地形に支配されており，一般にパッチ状の分布をしているからである（Kelly 1995: 90）。さらに，食物資源のランダムな同時探索も，人間の採食者の場合，ほとんどが当てはまらない（Kelly 1995: 90）。人間の採食者は，出発時に特定の目標（その日にどの食物を採捕するか）を持って採食活動にでかけるのがふつうであるからである。その日の採食活動で目標にする資源は，遭遇の確率が高く，しかも採食効率の高い資源であろう。しかし，遭遇率は，資源の密度そのものよりむしろ，資源の性質（習性，生態）と関連した採食者の探索能力と関係する。すなわち，ある資源は，生息密度は高いが，採食者にとっては発見しにくく，逆に別の資源はその資源より密度は低いが，採食者にとっては発見しやすいということがあるだろう。したがって，資源との遭遇率は，採食者側からみた「生息密度」と比例するであろう（Kuchikura 1988a: 296）。このように，最適食餌モデルの条件と採食者の意思決定のプロセスは，厳密には異なるが似たものになる（Kelly 1995: 90）。

Aché の食餌幅は弓矢の代わりに猟銃を使うとき変化する（Hill and Hawkes 1983）。猟銃はより早く獲物を殺し，森の中で弓矢や吹矢では必須の狩猟対象との間のさえぎられない視軸を要せず，追跡（忍び寄る）時間を減少させるために捕獲効率を高める。したがって，E_i/T_i 曲線（図2）を上昇させ（あるいは図1における探索時間の曲線の下降），食餌幅を縮小させると予測される。Aché の猟銃猟全体の平均エネルギー収益率は，サル類および小鳥類の遭遇時のエネルギー収益率（e_i/h_i）よりも高かった。一方，弓矢猟では，これらの動物における遭遇時のエネルギー収益率は，

狩猟全体エネルギー収益率よりも高かった。したがって，食餌幅モデルが予測するように，サル類と小鳥類を，猟銃狩猟者は常に無視し，弓矢狩猟者は常に追跡した。このように，猟銃が使われるとき，サル類や小鳥類が無視され，実際に食餌幅が狭まる。

また，植物性食物の採集は低リスクで高収益をもつ活動であり，肉という「贅沢品」を得るためにだけ狩猟をおこなうので，高緯度地域を除いて狩猟採集民は一般に採集に依存するという一般的な見解（Lee 1968: 42）に対して，Aché の研究は疑問を投げかける。Aché は1人1日あたり 3,610 kcal を摂取し，その内の 2,900 kcal（80.3%）を動物性食物から得ていた（Hawkes, Hill, and O'Connell 1982: 385）。同じ南米の熱帯雨林の狩猟採集民 Hiwi も摂取エネルギーの68%を動物性食物から得ていた（Hurtado and Hill 1990: 313）。一部の熱帯雨林では，このように動物性資源が主要エネルギー源となっているし，熱帯雨林における制限要因は動物性食物（タンパク質）よりもむしろ炭水化物（エネルギー）に富む（植物性）食物資源であるという指摘もある（Hutterer 1983; Milton 1985; Sponsel 1987; Headland 1987; Hill *et al.* 1987; Bailey *et al.* 1989; Kuchikura 1993）。採集によって得られる資源と狩猟によって得られる資源の食餌における相対的重要性の狩猟採集集団間での変異が，生態学的および技術的制約の変異による最適資源混合（エネルギー収益率の最大化）を反映（Smith 1983: 630）したものであるかどうかは後に議論する。

マレー半島の狩猟採集民 Semaq Beri　私は，Semaq Beri の吹矢猟における狩猟動物の選択を，食餌幅モデルを使って説明した。約11ヶ月にわたる採食活動の量的調査の期間中，吹矢猟で捕獲された動物は5種のサル類，1種のジャコウネコ類，2種のオオリス類，そして1種のサイチョウ類と9種にすぎなかった。さらに2種のリーフモンキーが全捕獲量の91%（その内の1種は76%）を占めるというふうに，彼らの吹矢猟は狩猟動物の強い選択性を示した。これは，第一に前述の狩猟者側から見た「生息密度」と吹矢猟の技術的制約と関連している。マレー半島の哺乳類の調査（Medway 1978: XVi–XVii）では，昼行性のリス類と夜行性のムササビやモモンガの生息密度は真猿類よりも高い（ある地域では，全2者がそれぞれ全体で 0.7/ha であるのに対して，真猿類6種の合計で 0.5/ha）。しかし，吹矢猟の同行調査（58回）での遭遇頻度は真猿類5種で合計207回（シロテテナガザルを除いては，群れとの遭遇を1回と数えているので，個体数はこれの数倍以上になるであろう）であったのに対して，リス類は43回にすぎなかった。昼間は木の洞で寝ているムササビやモモンガは一度も発見されなかった。吹矢猟では，獲物の探索は水場や果樹の群生など特定の場所やパッチ

に限定されず，狩猟者は，動物の発見を森の中を広範囲に歩き回って（1日の猟の平均探索距離は 3.9 km）動物のたてる音や木の葉や枝の動きに頼る。したがって，夜間や薄暮に活動する動物は発見されにくく，昼間，しかも群れで活発に動き回るサル類が最も発見されやすい。このように，動物の実際の生息密度と遭遇（発見）率は比例ないしは相関しない。吹矢猟の探索パタンは食餌モデルのランダム遭遇の条件を満たしているように見えるが，狩猟者側の探索（発見）能力から密度に比例した遭遇（気付かずに接近しているかもしれないが）とはなっていない。

また，技術的な問題から地上性の動物はほとんど吹矢猟の対象とならない。地上の動物を狙う場合，標的と吹矢筒の間に樹木や下生えなど多くの障害物があり，また，距離がおなじでも水平な角度の獲物を狙う場合には，垂直の角度（真上）の獲物を狙う場合に比べて吹矢の命中率は40%低下するというアマゾンの狩猟者での実験結果がある（Yost and Kelly 1983: 200）。さらに，地上の動物は吹矢が命中したとしても矢毒が効いて死ぬまでに逃げてしまうので死体の回収がむずかしい。また，大型のサイチョウ類は吹矢の有効射程距離を越えた高い樹冠にとまっていることが多い。同じ距離でも，当然標的が小さくなるほど命中率が低くなる（ふつう大人の吹矢猟の対象ではない小鳥，小型のリス，小型のコウモリなど小さな標的を何度か頼んで撃ってもらったが，なかなか当たらなかった）。食餌モデルに従えば，これらの動物は捕獲率が低い（イノシシ以上の大型動物は実質的に 0 %）ために，遭遇後の収益率（e_i/h_i）が低く，ランクの低い食物資源と考えることができる。Aché での研究と同じ手続きで食餌幅モデルを作成し食餌幅を予測した結果（図 6），実際に捕獲された動物は最適幅に入るが，0.7 kg より小さな動物（実際に吹矢猟では無視される）は，全体の狩猟効率（E_i/T_i）を低下させることが確かめられた。

上記の調査期間とは別の機会に猟銃（先住民局の視察の役人から貸与されて）を使用した猟が行われ，イノシシ，マレーバク，インドキョンが捕獲された。Semaq Beri によれば，サル類やジャコウネコ類（およびそれより小型の動物も）には猟銃を使用せず，もっぱら地上性の大型動物を狙うらしい。Semaq Beri でも Aché らと同様に狩猟具によって最適食餌幅が違うようである。猟銃と吹矢では動物の遭遇後の収益率によるランクが異なるといえる。吹矢猟では低ランク（ほとんど捕獲不可能であるため処理コストが莫大な量になる）の地上性大型動物が猟銃猟では最高ランクになる（猟銃猟でのイノシシの収益率 e_i/h_i は吹矢猟でのリーフモンキーの収益率の10倍以上になろう）。また，Semaq Beri のハンターによれば，1つのサルの群れに遭遇すると，猟銃では1頭仕留めても他のサルは逃げてしまうが，吹矢猟の場合には複数頭しとめ

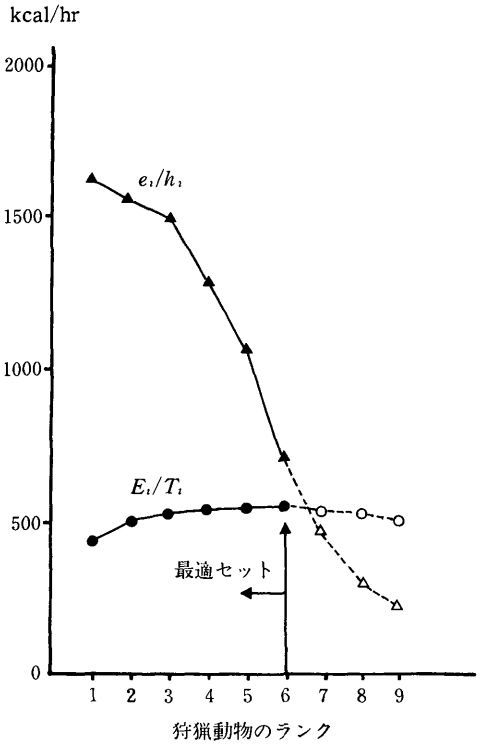


図6　Semaq Beri の吹矢猟の最適食餌幅モデル（Kuchikura 1988a の図6より）。

ることも可能（調査期間中の観察における最高は1人の狩猟者で6頭）なので，サルの場合には吹矢のほうが（捕獲効率が）良いらしい。これが，真実ならばサルの収益率 e_i/h_i は吹矢猟のほうが猟銃猟よりも高いことになり，すべての動物の種類において吹矢よりも猟銃の収益率が高いわけではなくなる。

調査期間中に捕獲されたすべての動物性食物を対象にして最適食餌幅を求めると，捕獲された動物の中で最適食餌幅から外れている（食餌に含めると全体の採食収益率が低下する）のは，釣り漁で捕獲される小魚類だけであった（表4）。他の動物のほとんどはもっぱら男によって捕獲されたが，釣り漁のほとんどは女と子どもによって行われた。したがって，少なくとも成人の男による動物性食物の獲得活動については食餌モデルの予測と合致した（Kuchikura 1987; 1988a）。

アマゾンの焼畑農耕民 Machiguenga　Keegan の研究は，今までのところ焼畑農耕に最適採食戦略理論を適用した唯一の事例であり（焼畑農耕民の狩猟活動や漁撈活動へ

表4　Semaq Beri の動物性食物資源の食餌幅モデルにおけるランク[1]

動物資源の種類	総捕獲量 (kg)	1 kg 中のエネルギー[2] (kcal/kg)	処理コスト (hr/kg)	総処理時間 (hr)	遭遇時エネルギー収益率[3] (kcal/hr)	ランク	平均エネルギー収益率[4] (kcal/hr)
オオトカゲ類	35.4	680	0.08	2.8	8500	1	6
アミメニシキヘビ	21.6	560	0.07	1.5	8000	2	10
ムツアシガメ	337.3	400	0.06	20.2	6670	3	45
デンタータマルガメ	396.4	430	0.09	35.7	4780	4	89
トゲヤマガメ	22.4	430	0.09	2.0	4780	4	92
マライセンゼンコウ	19.4	760	0.26	5.0	2920	6	96
インドシナオオスッポン	310.2	500	0.25	77.6	2000	7	133
ウシガエル	42.4	530	0.27	11.5	1960	8	139
ダスキールトン	869.3	760	0.47	408.6	1610	9	278
クロカンムリリーフモンキー	163.3	760	0.49	82.5	1550	10	302
シロテテナガザル	43.3	760	0.51	22.1	1490	11	308
ビンツロング	17.8	760	0.59	10.5	1280	12	310
大型魚類[5]	161.1	690	0.62	99.9	1110	13	328
スマトラタケネズミ	9.0	760	0.65	5.9	1080	14	329
オオリス	4.5	760	0.72	3.2	1060	15	330
カニクイザル／ブタオザル	38.5	760	0.98	37.7	850	16	333
中型リス類[6]	—	760	1.59	—	480	17	—
小型リス類[7]	—	760	2.32	—	330	18	—
小鳥	—	460	2.00	—	230	19	—
小型魚類[8]	59.5	690	3.62	215.4	190	20	327

[1] Kuchikura (1987) の表61より。
[2] 解体前の体重 1 kg あたりのエネルギー。
[3] 処理 (handling) の収益率 (e_i/h_i)。
[4] i 番目の資源までを食餌幅に加えた平均エネルギー収益率 (E_i/T_i)。
[5] 潜水漁の対象魚。
[6] 体重 200–500 g の種。
[7] 体重 50–100 g の種。
[8] 釣り漁の対象魚。

の適用は数多くある)，ここでは最適食餌幅の部分だけをあつかう。食餌幅モデルを適用するにあたって，彼は農作物を狩猟・漁撈・採集で獲得された食物資源と同じようにあつかうために，畑に「管理されたパッチ (managed patch)」という概念を導入し，畑作り (伐採，火入れ，除草) に要する時間を探索時間とし，植付け，収穫，および加工処理に要する時間を処理時間 (h_i) とした。作物の種類ごとの処理時間はわかっていないので，農作物を一まとめにして (遭遇後の) 収益率 (e_i/h_i) を求め，他の資源の収益率 (Machiguenga では狩猟動物の遭遇後の収益率が計算されていないので，Aché の値が代用された) との比較から農作物のランク付けをすると，農作

物は利用されている食物資源の中間あたりに位置付けされるので食餌の最適セットに含まれると推測された。また，畑のパッチに限れば，畑作りのコスト（T）はそこで生産されるすべての作物の種類に共通であり，作物の種類ごとの処理コスト（h_i）と生産量（E_i）がわかれば，食餌幅モデルによる農作物の最適セットの予測が可能であることが示唆された（Keegan 1988）。

堅果の利用　Hawkes と O'Connell は，!Kung ブッシュマンを「豊かな狩猟採集民（affluent forager）」とする広く受け入れられている見解に挑戦した。彼らは，!Kung は食物獲得活動に1日あたり2～3時間しか費やさないという観察（Sahlins 1972: 14–15; Lee 1968: 37）を問題にし，この活動時間の推定は食物の処理加工に要する時間を除いていると主張した。前出の Alyawara の女による植物性食物の採集収益率は，採集後の処理時間を含めると 450 kg/hr となり，自分自身に必要なエネルギー（1日 2,000 kcal とすると）を得るだけで毎日数時間の労働を要することになる。!Kung の豊かさの基盤となっていると考えられている豊富なモンゴンゴ（*Ricinodendron rautaneii*）の実の採集効率は，Lee（1968: 37; 1979: 187）のデータに基づけば 1,900 kcal/hr と計算されるが，これに採集後の処理（焼いて，殻を割る）時間を考慮に入れると，収益率は 670 kcal/hr と下がり，!Kung が利用する他の伝統的な主食となる植物と同じくらいか，それより低くなる。モンゴンゴの処理に要する時間を加えた全体の採食活動時間を考慮するとき，Alyawara と同じくらいの時間を働いていることになる。したがって，「わずかな時間の食物獲得活動」という !Kung の特徴は間違っていることになる（Hawkes and O'Connell 1981）。

食餌幅モデルから見れば，モンゴンゴは豊富ではあるが，!Kung の食物レパートリーの中では決してランクの高い（エネルギー収益率の高い）食物資源ではなく，よりランクの高い資源（例えば，政府支給のトウモロコシ粉や賃労働や交易で得る農作物）の利用が可能になるとき，最初に食餌から脱落するのはモンゴンゴの実になりそうであると，Hawkes らは予測した。

!Kung とモンゴンゴの関係に類似した事例は，カリフォルニア先住民に対しても指摘されている。彼らの主食はドングリであり，ほとんど無尽蔵であるこの資源は，その地域の狩猟採集民のもつ資源の豊かさや複雑な社会政治形態の発達を説明するために言及され続けてきた（Heizer 1958）。ドングリもモンゴンゴと同じように，豊富に存在するが，処理コストを考えると決して収益率は高くなく，食餌幅モデルの基準では低ランクの食物資源である。ドングリを可食性にするには，粉砕，水晒し，調理

など時間と手間のかかる仕事を要する。Bettinger の試算によれば，カリフォルニア先住民の熟練者は，剝き身のドングリから始めて，1時間あたり1,660キロカロリーに相当するドングリ粉を作ることができるので，収穫と殻むき作業を加えると，ドングリ採集活動全体の収益率はモンゴンゴ（670 kcal/hr）と Alyawara が採集する種子類（450 kcal/hr）の中間あたりになるであろうから，ドングリのエネルギー収益率は，!Kung や Alyawara における最低ランクの食物資源と同じレベルになる（Bettinger 1991: 100）。

前出の内陸の乾燥帯へのオーストラリア先住民の進出と種子の利用の関係とおなじように，他のより収益率の高い食物資源ではカリフォルニア先住民の人口を支持できなくなったときに，ドングリは彼らの食餌に入ってきたらしい（Basgall 1987）。ドングリの豊かさによってカリフォルニアにおける先住民の高密度人口が維持されたと考えるのは正しいであろうが，両者の因果関係について，Bettinger はドングリが高人口密度を生んだのではなく，高人口密度がドングリの利用を要求したのである，と結論付けている（Bettinger 1991: 100）。

2. 最適パッチ利用

パッチ選択モデルの構成要素

パッチ選択モデル（patch-choice model）は，生息環境の中にいくつもの食物資源が局在している場所（パッチ）がある場合に全体の採食効率を最大化するにはどのパッチを利用すべきかという問題をあつかう。このモデルの基本的構造は最適食餌幅モデルと同じである。すなわち，選択の対象が，食物の種類からパッチの種類に代わるだけである。食餌幅モデルと同じように，採食者は環境中の密度に比例してパッチにランダムに連続的に遭遇する（最初から特定のパッチを目指すというようなことはない）と仮定する。また，パッチはたくさんあって1度利用したら再びそこへ戻ることはなく（または，そこの資源が回復するまで戻らない），パッチ間の移動中には採食活動は行わないと仮定する。

パッチは，そのパッチが含む食物資源のエネルギー量とそれを獲得するのに要する時間の関数であるエネルギー収益率に基づいてランクがつけられ，全体のエネルギー収益率が最大になるまで最高ランクのパッチ・タイプから順に採食活動の道程により低いランクのパッチ・タイプが追加される。環境での遭遇率が λ_i である，ランク i 番目のパッチ・タイプの資源から，e_i のエネルギー量が得られ，その獲得に t_i 時間を要するとすると，次の不等式が成り立つならば採食の道程に含めるべきである。

$$\Sigma\lambda_{i-1} \cdot e_{i-1}/(1+\Sigma\lambda_{i-1} \cdot t_{i-1}) \leqq e_i/t_i$$

この不等式も食餌幅モデルと同じであり，グラフによる解法も同じであるが，食餌モデルの探索時間の曲線がパッチ選択モデルでは移動時間（travelling time）の曲線に，そして処理時間の曲線がパッチ滞在時間（パッチ・タイム patch time）の曲線に代わる。両曲線の交点が最適解である。

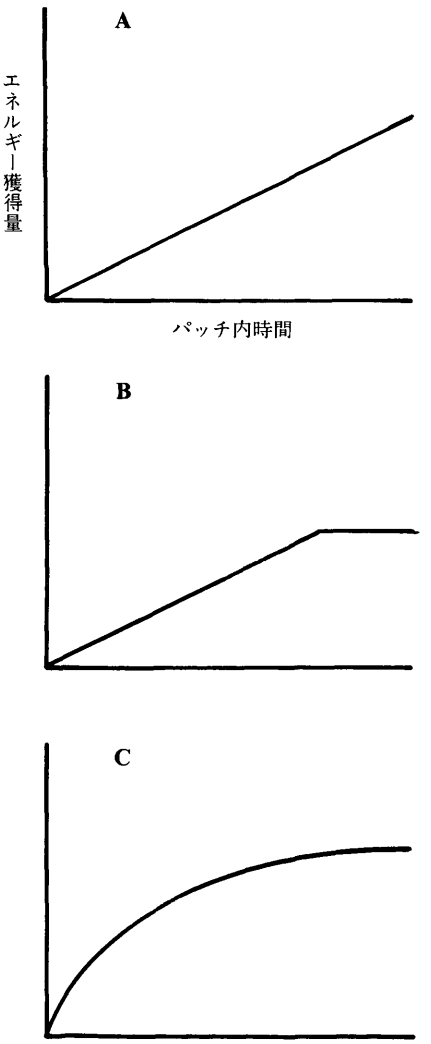


図7　パッチ内時間の限界エネルギー収益率の変化（Kaplan and Hill 1992 の図6.3より）。

パッチ選択モデルはどのパッチで採食すべきかを予測するが，パッチ内でどれだけの時間留まるべきか（パッチ内時間）については語らない。最適パッチ内時間は，パッチが含む資源の利用可能なエネルギー量（他の通貨でもよい）と採食による資源の枯渇のパタンと速度（rate）によって決まる。パッチ滞在時間と獲得エネルギー量の関係（利得関数 gain function），ないしは限界エネルギー収益率（marginal energy return rate: ある時点において，次の単位時間で獲得されるエネルギー量）との関係は次の3つのタイプに区別できる（Kaplan and Hill 1992: 178）。

（1）パッチでのエネルギー獲得量がパッチ内時間に比例して増加する（図7－A）。このパタンは，海洋での（生業や小規模商業）漁撈，および遡上時の河口付近でのサケや移動中のカリブーなどのきわめて豊富な資源にあてはまり，限界エネルギー収益率は一定に保たれる。このような条件のもとでは，採食者は収益率が最も高いパッチですべての時間を費やすべきである（「単一最良パッチ single best patch」の状況）。

（2）ある時点まではエネルギー獲得量がパッチ滞在時間に比例して増加するが，突然限界エネルギー収益率がゼロになる（図7-B）。果樹の周辺に一様に散らばって落ちている果実や草本の種子の群落など，採食者に採集範囲がわかっている場合には，果実や種子を採集し終えるまで一定の収益率で採集できる。このような状況では上記の不等式で滞在時間を予測できる。すなわち，不等式を満たすパッチ（その収益率が，パッチ間の移動を含めた環境全体の収益率よりも大きいパッチ）だけを選択し，パッチ内の資源を採捕し尽くした後，次のパッチへ移動する。

（3）採食者が採捕しながら資源を減らしていくにつれて，資源との遭遇率が下がり，時間あたりの収益が徐々に低下していく，すなわちパッチ内時間とともに限界エネルギー収益率が逓減する（図7-C）。これは，限られた範囲内での資源利用につきものの一般的な状況であろう。このような状況では，採食者は，別のパッチに移動することによってより高収益率（の採食活動）に戻ることができるが，そのようなパッチとの遭遇とそこへの移動のコストと現在のパッチでの採食を継続することによって得られるベネフィットとの比較によってそのパッチの離脱と別のパッチへの移動が決定される。すなわち，パッチでの収益率が減少していく中でいつそのパッチを離脱すべきかの問題を解くのが次の限界値定理（marginal value theorem）のモデルである。

限界値定理

限界値定理は，採食収益率の最大化を目指す採食者が別のパッチを探すために資源の減少したパッチを離脱すべき時点を予測する。図8-Iにおける直線Rの傾きは環境全体の平均エネルギー収益率（パッチ間の移動とパッチ内での採食を含めた）をあらわし，X軸との交点（T）はパッチ間の平均移動時間である。1つのパッチのエネルギー利得関数の曲線とRと同じ傾きを持つ直線（図上では点線であらわす）との接点のX軸上の値（t）が最適パッチ滞在時間を示す。この図は資源の密度が高くて収益率のより高いパッチ（A）ではより低いパッチ（B）よりも長い時間（$t_a > t_b$）を費やすべきであり，すべてのパッチで同じ限界収益率（全体の採食収益率に等しい）に低下したときに離脱すべきことを示す。

図8-IIは，最適パッチ内時間が環境におけるパッチの密度（資源量）の変動によって変化することを示す。環境の資源が豊かになり，パッチが増加するとパッチを探す時間（移動時間）が減少し，全体の採食収益率が増加する。環境全体の平均収益率をあらわす直線（R_2）の傾きは急になり，X軸との交点（移動時間）も右側に移動する（$T_1 \rightarrow T_2$）。その直線と同じ傾きの接線と利得関数の曲線との接点は左側へ移動す

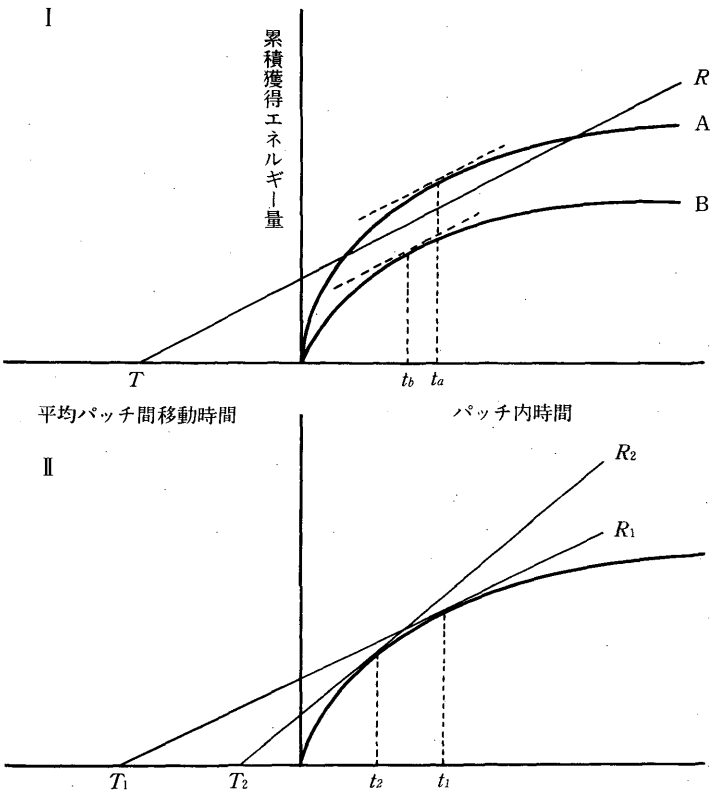


図8　限界値定理による最適パッチ内時間の予測（Iは Smith 1983 の図4を改変）。

る（$t_1 \rightarrow t_2$）。すなわち，採食収益率の最大化を目指す採食者のパッチ内時間は，パッチ間の移動時間の関数として変化し，移動時間が短くなると短くなり，逆に移動時間が長くなるとパッチ滞在時間も長くなる。

人類学における適用事例

限界値定理の仮定を厳密に満たしたパッチ内時間を予測する人類学的研究は少ない。この研究にはすべての利用可能なパッチの利得関数やパッチ間の移動時間のデータが必要であるが，標準的な人類学調査ではこのようなデータの収集は困難な場合がほとんどだからである。大部分の研究は，パッチ選択モデルの枠組みを用いて，環境における各パッチの平均収益率を基にしたパッチ利用を予測している。すなわち，平均収益率の高いほうのパッチをより頻繁（より多くの時間の配分）に利用することの検証を試みている（時間配分モデル time allocation model）。しかし，このようなパッ

チ選択モデルにおいて実際に採食収益率が最大化されているかどうかの検証はなされていない。さらに，人間の採食者は，パッチとのランダムな遭遇というパッチ選択モデルの条件を満たしていることはまれであり，その日の採食活動の場所（パッチ）を前もって決定しているのがふつうである。パッチ選択モデルを適用した事例においても，選択されるのはその日に利用されるパッチである。この意味においても，人類学でのパッチ選択モデルの真の検証は行われていない。

Cree　Winterhalder は最適パッチ利用モデルを使って，食餌幅とは別な角度から Cree の狩猟活動を分析した。Cree の生息環境では食物資源がパッチ状に分布し，しかも Cree の広範な活動域に比較して多くの種類の小さなパッチが分散しているため，パッチ選択モデルを適用する条件が満たされている。現代のスノーモービルと船外機の使用による Cree の狩猟は，パッチの探索とパッチ間の移動コストを減少させ，パッチ利用の特殊化に導くことが予測される。モーターによる移動手段の利用以前，そして狩猟による食物獲得がより重要であったとき，よりバラエティーに富んだパッチ・タイプの資源を利用していた証拠がある（Winterhalder 1981b: 90）。

しかし，Cree の狩猟活動に対するパッチ選択モデルの適用にはさまざまな問題があることを Winterhalder 自身が指摘している。狩猟活動に対する物理的障害が大きいパッチは，たとえそこに狩猟動物がいることがわかっていても利用されない。たとえば，動き回るのが困難で移動コストがかかる湿地や沼沢地，または音を発てて動物を逃がしやすく，視界がさえぎられることが多い叢林は無視される。パッチ選択モデルは，パッチ間の移動のコストとパッチ内での採食活動に対する物理的障害にパッチ間で差がないことを前提としている。しかし，これは Cree が狩猟をする針葉樹林では当てはまらない。実際に利用されるパッチの数は，そこに動物がいることがわかっているパッチの数よりも少ない。採餌のためにパッチ間を規則的に頻繁に移動するヘラジカ，カリブー，およびオオカミやキツネなど遊動範囲の広い肉食獣（毛皮用に捕獲する）の探索では，狩猟者はパッチを1つずつ探索するのではなく，パッチ間の凍結した川や湖に上に残された足跡をたどる（「パッチ間隙採食パタン（interstice foraging pattern）」）。この探索パタンは，あるパッチで探索・採食した後に次のパッチへ移動すること（「パッチごとの採食パタン（patch-to-patch foraging pattern）」）を前提とするパッチ選択モデルに違反している。Cree の探索パタンは「パッチごとの採食パタン」に比べて，（1）移動経路の短縮，および移動の容易なこと（パッチ内の柔らかくて深い積雪の上を歩くことに比べ），（2）パッチ内で探索中にいきなり

動物に遭遇するよりも，パッチ内の動物の存在を予知してから接近することが狩猟の成功の確率を高くすること，などの利点をもつ（Winterhalder 1981b: 90–91）。

一方，Cree の狩猟パタンのいくつかはパッチ選択モデルの前提に違反しているにもかかわらず，モデルの制約や仮定の是非をフィールドの観察によって検討することの重要性，およびモデル作りにフィールドでの証拠を取り入れることの価値を Cree の研究は示す，と Winterhalder は主張している。

限界値定理の量的検証には Cree のデータは不充分であるが，ウサギ，ジャコウネズミ，およびビーバーのわな猟において，狩猟者は資源が枯渇する前にパッチを離れるという事実は，限界値定理の予測を支持する。しかし，パッチを離れる決定をした時点での限界収益率が狩猟全体の平均収益率にどれくらい近づいているのかはわからない。

Inujjuamiut　Smith は，異なる生息環境（habitat: 海と陸），パッチ（海氷，海水，内水，陸），および狩猟タイプ（夏のカヌー猟，シロクジラの捕鯨など30種類）に対する時間配分を季節別，および月別にまとめ，平均収益率の高いほうへより多くの時間が配分されるという時間配分モデルの予測を検証した（表5）。季節または月ごとの生息環境やパッチで費やされた時間と平均収益率との間に正の相関はあるものの，完全に一致するものではなかった。一方，各季節に行われる狩猟タイプを収益率にしたがって同じ数ずつ半分（収益率の高いグループと低いグループ）に分けて比較すると，どの季節も収益率の高いグループにより多くの時間が配分された（表6）。これらの結果から，Inujjuamiut は，生息環境やパッチよりもむしろ狩猟タイプを基準に，より高い収益率をもつものにより多くの時間を配分していると結論付けられた（Smith 1991: 279–281）。その日の狩猟タイプの選択は，狩猟者が行く場所と運ぶ道具を限定することになり，それによって捕獲される狩猟動物の範囲が限定されるので，

表5　Inujjuamiut における2つの生息環境（陸と海）での狩猟への時間配分[1)]

季　節	海での狩猟		陸での狩猟	
	時間 (hr)	エネルギー収益率 (kcal/hr)	時間 (hr)	エネルギー収益率 (kcal/hr)
夏（7月–9月）	4958	3390	589	1950
秋（10月–11月中旬）	664	2350	556	1560
冬（11月中旬–3月）	1989	1760	6747	4030
春（4月–6月）	915	1030	9103	1730

1) Smith（1983）の表3より。

表6　Inujjuamiut における季節ごとの狩猟タイプによる時間配分[1)]

季節	狩猟タイプの数[2)]	純収益率（kcal/hr）		狩猟時間の配分（hr）		
		レンジ	平均値	時間	比率（%）	有意差
夏	3	320–1600	1280	72	1.6	$p \ll 001$
	3	2759–4450	3050	4393	98.4	
秋	1.5	290–2140	1350	326	28.1	$p \ll 0.01$
	1.5	2140–2380	2360	834	71.9	
冬	5	630–1780	1460	2570	31.4	$p \ll 0.01$
	5	2890–6690	4220	5614	68.6	
春	6	390–860	660	4269	43.5	$p < 0.01$
	6	1220–7140	2410	5539	56.5	

1) Smith（1991）の表7.6を改変。
2) 狩猟タイプを収益率にしたがって，高いグループと低いグループに2分する。秋は3つのタイプの狩猟しか行なわれなかったので，収益率が中間の狩猟タイプの狩猟時間とエネルギー収益を等分して両グループに加算された。

狩猟タイプを異なる資源パッチとみなすことも可能である。

また，Smith は，時間配分モデルは限界値定理モデルの近似的なものであり，両者の予測は相関すると考えている。限界値定理によれば，最適採食者は収益率のより高いパッチではより低いパッチよりも長い時間を費やし，すべてのパッチで同じ限界収益率に低下したときにそこを離脱すると予測される。パッチの収益率は，限界値定理では限界収益率で比較されるが，時間配分モデルでは平均収益率を使っている。逆にいえば，限界値定理にしたがうと，各パッチ（または生息環境や狩猟タイプ）へ配分された時間をパッチ内時間とみなせば，最適パッチ利用者ならば，各パッチの平均収益率（パッチ離脱時点での累積収益とそれまでの滞在時間で求められる）は同じ（狩猟全体の平均収益率）でなければならない。すなわち，これまで人類学的調査で得られてきたパッチの長期的な平均収益率（あるパッチでの累積活動時間にたいする累積収益）ではパッチの収益率の比較はできない。時間配分モデルにおいて「収益率の高いほうのパッチにより多くの時間を配分すべきである」というとき，これは限界収益率（利得関数を微分したもの）を指しているのである。そもそも，限界収益率が減少していくパッチでは上記のように定義された（そして人類学の研究で一般的に用いられている）平均収益率は滞在時間とともに変化していく（Smith 1983: 633）。

しかし，Smith は，パッチを比較するとき，平均収益率は限界収益率に相関するもの（またはその代理）と仮定して時間配分モデルを使っている。もし，この仮定が証明されるならば，平均収益率でのパッチの比較は有効であるが，現在のところこのこ

とを証明して時間配分モデルを使っている研究はない。このような状態では，むしろ，「単一最良パッチ」モデルを適用すべきであると私は考える。このモデルでは，平均収益率は最も高い収益率を持つ単一のパッチを常に選ぶことによって最大化される。

Inujjuamiut の狩猟では，各季節や月においてより収益性の高いパッチ（または生息環境や狩猟タイプ）でより多くの時間が費やされたことが観察されたが，最も収益性の高いパッチが排他的に選ばれることはなかった。なぜ Inujjuamiut は平均収益性のより低いパッチをときどき利用したのか。Kaplan らは，時間配分モデルで明らかにされたモデルとの不一致点の検討は，人間の生業活動における意志決定に多くの新しい情報を提供すると期待している（Kaplan and Hill 1992: 182）。

Alyawara　O'Connell と Hawkes は，女による採集が行われる砂丘パッチとマルガ疎林パッチの間でのパッチの選択を検討した。砂丘パッチの平均エネルギー収益率（2,900 kcal/hr）は，マルガ疎林（460 kcal/hr）の約6倍であったが，砂丘は現在の居住地から遠く離れていて，徒歩での採集行は行われなかった（調査者の車を利用して）。一方，マルガ疎林は居住地を取り囲んでいる。調査者の車を使って行われた9回の採集行（しかも Alyawara の女に行き先がまかされている）の機会のうち，5回は砂丘パッチが選ばれ，4回はマルガ疎林のパッチが選ばれた。エネルギー収益率ははるかに低いにもかかわらずマルガ疎林が選ばれたのは，その内の1回の採集行は将来の採集のためにそのパッチでの植物性食物資源の生育状態に関する情報収集が主目的としていたためであり，他の3回はその時期に収益率が他の季節よりも高くなる幼虫の採集のためであった（O'Connell and Hawkes 1981）。

最適に行動するには，経験によってのみ獲得される環境に関する知識が必須であり，最適採食者は短期的な収益率を犠牲にして長期的に価値のある情報収集を行うことがある（Maynard Smith 1978: 34）。情報の問題は後でまとめてあつかう。また，マルガ疎林での幼虫の採集行も車を利用したのは収益率が高くなった時期（他の季節では徒歩で）のみであり，このこともパッチ選択モデルの予測をある程度支持する。

O'Connell らは，彼ら調査者の車を利用した Alyawara の男の狩猟を，「自由裁量の（discretionary）」猟と「はめ込まれた（embedded）」猟という2つのタイプに分類した。前者の場合，行き先は狩猟者らの自由であり，望むパッチに行くことができたが，後者の主目的は狩猟以外のこと（例えば基地での仕事）であるため，道筋は主目的によって決まっており，行程の途中で獲物が発見された時にだけ狩猟が行なわれた。したがって，このタイプの猟では主目的が狩猟ならば狩猟者が選ばないであろう

パッチでの狩猟の収益のデータを得ることができた。調査された15のパッチのうちで，収益率の低いほうの11のパッチ（収益率が 0.0–13.6 kg/hr，平均値が 3.4 kg/hr）では，「自由裁量の」猟は 1 回も行われなかった。19回の「自由裁量の」猟のうち14回で最も収益率の高いパッチ（29.1 kg/hr） が選択された（他の 5 回の狩猟が行われたパッチの収益率は，17.5–27.0 kg/hr）。

このもっとも収益率が高かったパッチ（Anderinda grassland）は，草地と丘陵の 2 つのパッチを含み，丘陵での収益率は草地よりもはるかに低い（8.5 kg/hr）。にもかかわらず，1 日の猟の間に草地での猟をやめ，丘陵へと向かうというパッチの切替えが行われた。草地での猟が生産的な（すなわち，探索開始30分以内で獲物が捕獲される）日には，狩猟者は草地に留るが，涼しくて風が強いとカンガルーにすぐに気付かれて容易に射程内まで接近できない。このような日には，ある程度草地で猟をして成果があがらないと丘陵の猟へと切り替える。このように狩猟者は，1 日の狩猟の収益を高めるためにパッチの質の一時的な変異（涼しくて風が強いときの草地における収益率の低下）に反応している（O'Connell and Hawkes 1984: 519）。

この研究ではパッチ遭遇後のエネルギー収益率しか求められておらず，パッチ選択モデルに必要なパッチ間の移動時間が考慮されていない（徒歩での移動と車での移動の両方をあつかっているために単純比較が不可能）。したがって，採食活動全体の平均エネルギー収益率が計算されていないため，1 つのパッチのエネルギー収益率をそれと比較してそのパッチの利用が平均収益率を高めるか，あるいは低下させるか，すなわちそのパッチで採食すべきかどうか予測できない。ひいては，Alyawara がエネルギー収益率を最大にするようにパッチを選択しているかどうかを判断できない。O'Connell らは収益率の高い方（または高くなる時期の）のパッチを選択する傾向を指摘しているが，この研究はパッチ選択モデルの要件を満たしていない。

Aché　Aché の狩猟者は，狩猟中（獲物の探索）にハチミツやオレンジを見つけると必ず狩猟を中止して採集したが，前述のようにヤシ（の繊維，芽，および果実）は最適食餌幅に含まれるにもかかわらず多くの場合無視された。これを説明するために，Hawkes らは，前述の Smith が狩猟タイプをパッチとしてあつかったように，狩猟を 1 つのパッチと考え，さらにハチミツやオレンジなど個々の資源をパッチとしてあつかい，パッチ選択モデルを適用した。Aché の狩猟パタンから見れば，森林全体が狩猟パッチであり，その中に他の食物資源のパッチが点在するとみなすことができる。

獲物の探索，追跡，捕獲，および処理を含む狩猟パッチの平均収益率は 1,115

kcal/hr であり，狩猟中に他の食物資源（パッチ）に遭遇したとき，その収益率が狩猟の収益率よりも高い（その資源を採捕する時間で狩猟するよりもより多くの収益を得られる）ならば，狩猟を中止して，その資源の獲得を優先すべきであり，逆にその収益率が狩猟の収益率よりも低い（その資源を採捕する時間で狩猟を継続したほうがより多くの収益が得られる）ならば無視すべきである。食物資源をパッチとみなし，探索時間を収益率の計算に含めると，オレンジ（4,438 kcal/hr），ハチミツ（3,231 kcal/hr），およびヤシ植物に巣くう幼虫（1,849 kcal/hr）の収益率は狩猟の平均収益率よりたかいので，狩猟中に遭遇した場合採集すべきである。しかし，Aché は十分な量の繊維や芽を含むかどうかを確かめるためにの試験的にヤシを切り倒すことがあり，これを探索とみなすと，ヤシからとれる繊維，芽，および果実を含めて収益率は 810 kcal/hr となり，狩猟（パッチ）の平均収益率よりも低くなる。したがって，狩猟中に遭遇してもヤシは無視されるべきである。また，漁撈の収益率（733 kcal/hr）も狩猟の収益率よりも低いので，狩猟中に漁撈に好適な川や潟に遭遇しても狩猟を中止すべきではない（Hawkes, Hill, and O'Connell 1982: 329–393）。

この研究の目的の 1 つは，食餌幅モデルではモデルの予測に反する狩猟中の男によるヤシの無視を説明することにある。確かに，食物資源（狩猟の場合は狩猟動物全体）を 1 つのパッチとしてあつかい，パッチ選択モデルを適用すればこの行動を説明できる。しかし，試験的にヤシを切り倒すことも食餌幅モデルの処理コストに含めるならば（失敗した狩猟も狩猟の処理コストの計算に含まれているのであるから，私は当然そうすべきであると考えている），ヤシの遭遇時の平均収益率（810 kcal/hr）は，男の採食活動の平均収益率（1,340 kcal/hr）よりも低いので，食餌幅モデルで男のヤシの無視を説明できるはずである。

Semaq Beri　私は Semaq Beri の採食活動について，Inujjuamiut や Aché と同じように，吹矢猟と漁撈をパッチとみなして時間配分モデルによる検証を試みた。成人男性の両パッチでの活動への時間配分を検証の対象とし，漁撈については男が専ら従事するルムルム漁（川に入り，デンタータマルガメの潜んでいそうな場所を足で探る），インドシナオオスッポン漁（竹竿の先に付けた鈎針で引っ掛ける），および潜水漁（水中眼鏡を使い，手製の水中銃で魚を突く，また同時にカメ類も探す）を分析の対象とした。場所（保留地とトウ採集旅行）と月，または季節にわけて，吹矢猟と漁撈の収益率と時間配分を比較した（表 7）。より収益率の高いパッチにより多くの時間が配分されるという時間配分モデルの予測が当てはまるのは，保留地の月別データでは，

表7　Semaq Beri の吹矢猟と漁撈における収益率と時間配分の関係[1]

(A)

場所と時期	吹矢猟		漁撈[4]	
	時　間[2] (min/day)	収益率[3] (kg/day)	時　間 (min/day)	収益率[3] (kg/day)
Ⅰ保留地（月）				
'78　8	48	0.04	33	0.29
9	85	0.24	21	0.31
10	67	0.32	3	0.23
11	89	0.56	—	—
12	189	0.21	6	0.00
'79　1	187	0.16	108	0.10
2	2	0.00	65	0.13
3	4	0.00	90	0.15
4	—	—	74	0.14
5	5	0.00	2	0.00
6	9	0.94	—	—
平均	74	0.27	34	0.17
Ⅱトウ採集旅行番号				
1（9月）	62	0.58	—	—
2（9月）	133	0.08	28	0.32
3（9月）	—	—	28	0.56
4（10月）	172	1.14	2	0.00
5（1/2月）	149	0.13	35	0.11
6（2月）	8	0.00	36	0.46
7（3月）	19	0.25	65	0.38
9（4月）	—	—	77	0.38
10（5月）	22	0.45	97	0.31
11（5/6月）	38	0.08	—	—
12（6月）	20	0.77	52	0.38
平均	60	0.32	42	0.33

1) A: Kuchikura (1988a) の表Ⅵを改変。B: Kuchikura (1996) の表10を改変。
2) 成人男子1人が1日に費やした時間（分）。
3) 可食部重量。
4) ルムルム漁，インドシナオオスッポン漁，潜水漁を対象。

(B)

場所と時期	吹矢猟		漁撈[4]	
	時　間[2] (min/day)	収益率[3] (kg/day)	時　間 (min/day)	収益率[3] (kg/day)
保留地				
乾期[1]	44	0.23	44	0.18
雨期	171	0.31	3	0.00
平均	74	0.27	34	0.17
トウ採集旅行				
乾期／大きな川沿い	21	0.32	62	0.42
雨期／大きな川から離れた場所	116	0.33	22	0.11
平均	60	0.32	42	0.33

1) 雨期は11月と12月で，乾期はそれ以外の月。

どちらかの活動が行われなかった月を除くと，8つの月のうち，6つの月である（75.0%）。トウ採集旅行の場合はどちらの活動も行われた8つの旅行のうち，5つ（62.5%）の旅行で時間配分モデルの予測が当てはまった。漁撈の収量は，場所や季節の影響を大きく受けるが，吹矢猟はそれほど受けないはずである。吹矢猟の保留地での月ごとの，そして旅行別の収益率の大きな変異は，例数が十分でない月や旅行があること，そして個人差（収益率の狩猟者間の変異が大きい）が反映されている（とくに，参加家族が異なるトウ採集旅行では）ことによる標本誤差のせいであろう。したがって，漁撈の条件が大きく異なる場所，季節でデータをまとめて比較すると，傾向がより明確に表れる（表7-B）。場所と季節で分けられた4つのカテゴリーにおいて，吹矢猟の収益率はそれほど変わらないが，漁撈の収益率の変異は大きい。両活動の収益率の差が大きいほど，時間配分の偏りが大きいという傾向が見られる（Kuchikura 1987; 1988a; 1996）。

Inujjuamiut のところでも触れたが，全体の採食収益率の最大化を目指すならば，収益率の高いパッチだけを利用すべきであるが，実際には収益率の低いほうの活動にも（保留地の雨期は増水のため漁撈はほぼ不可能であったが）時間が配分されていた。これを説明する1つの要因は，活動の個人差とデータの取りあつかいの問題である。成人の男（17，8歳くらいのほぼ一人前に経済的活動に従事する年齢段階からこのカテゴリーに含めてある）のうち，もっとも若い年齢層（*bujang* と呼ばれる年齢段階）は吹矢猟を行わないで，もっぱら潜水漁を中心とした漁撈に専念した。また，身体的，または別な理由で吹矢猟が不可能な比較的高齢の男2人はルムルム漁には従事できた。これらの男は漁撈の条件が良くなくて吹矢猟の収益率がより高いときでも，漁撈に従事した。また，漁撈のうちで最も重要な潜水漁には年齢の高いほうの男は従事しなかった。彼らは，潜水漁の収益率が高い（漁撈のほうの収益率が高い）川沿いでのトウ採集旅行でも吹矢猟を行った。また，このようなところではトウの生育状態の情報収集をかねて吹矢猟が行われることもあった。最適採食モデルは個体（人）の行動を対象にして作られているが，人類学では常に個人のデータの集積である集団としての（平均値の）データをあつかう（おそらく，個人を検証の対象とするには十分なデータを集めることが難しいことと，個人差が大きいことが原因であろう）。これは，人間の集団のデータで最適採食モデルを検証することの問題の1つである（後に検討する）。

Semaq Beri の男たちは吹矢猟で獲物の探索中に，時々川に入ってデンタータマルガメを探したり，ムツアシガメ（陸生のカメで平均重量が 8.9 kg であった）の真新

しい食跡を発見すると必ずそれを追跡したが，ヤムイモの蔓を見つけても特定の種を除いて，たとえそれが掘りごろ（十分に大きな地下茎をつけているかどうかは蔓や葉の状態で判断可能）でも無視した。上述の Aché と同じように食物資源をパッチとみなして，パッチ選択モデルを適用してみよう。狩猟の平均収益率（探索，追跡，捕獲，処理・解体を含む）は，可食部換算で 0.43 kg/hr（または 503 kcal/hr）であった。デンタータマルガメのパッチ（川）内での収益率は 0.47 kg/hr（400 kcal/hr）と 1 時間で得られる肉の量は吹矢猟を若干上回るが，エネルギーでみれば吹矢猟よりも低かった。肉の量の最大化を目指すならば，適当な川に遭遇すれば吹矢猟を中断してデンタータマルガメを捕獲するルムルム漁をすべきであるが，エネルギー獲得を基準にすれば，吹矢猟を継続すべきである。実際には，ルムルム漁に適当な川に出会っても必ずデンタータマルガメを探すわけではなく，カメを探したのは 1 日の猟の後半，それもそれまでに猟の成果がなかった場合がほとんどであった。ムツアシガメの場合，草に残された新鮮な食跡を発見した時点でムツアシガメのパッチに入ったとみなして，カメを発見できなかった（最大 1 時間くらい探して見つからないとあきらめる）事例も含めて計算すると，パッチ内での収益率は 3.20 kg/hr（2,720 kcal/hr）と吹矢猟よりもはるかに高い。したがって，男たちがムツアシガメの真新しい食跡を見つけると必ず追跡したことは，モデルの予測と一致する。

ヤムイモの場合，地表近くにイモがある *Dioscorea pentaphylla* だけが吹矢猟中に採集された。このヤムイモは掘り出すのが容易で，蔓を発見してから掘り出すまでの収益率が 9.3 kg/hr（9,670 kcal/hr）であり，他の地下深くにイモをもつ種類（野生のヤムイモでは一般的）の収益率（2.5 kg/hr または 2,600 kcal/hr）よりもはるかに高い（Kuchikura 1993: 92）。エネルギー収益率を「通貨」とするパッチ選択モデルにしたがえば他のヤムイモも採集すべきであるが，*D. pentaphylla* しか採集されなかった。このことの理論的根拠は，「通貨」をタンパク質の収益率に置き換えると明らかになる。吹矢猟のタンパク質収益率は 83.0 g/hr であり，*D. pentaphylla* と他のヤムの収益率はそれぞれ 186.8 g と 50.8 g である。すなわち，タンパク質（その質を問わなければ）収量の最大化を目指すならば，狩猟中に *D. pentaphylla* は採集すべきであるが，他のヤムは無視すべきである。しかし，Semaq Beri の狩猟者が，動物性食物（肉）と植物性食物の（価値の）区別を無視して，かれらの概念にはないタンパク質を意思決定の基準にしているとは考えにくい（口蔵 1981）。また，*D. pentaphylla* の掘りだし作業では，短時間（長くて30分）の狩猟の中断ですむが，他のヤムを掘り出すにはふつう 1 時間以上かかる。この狩猟の中断時間がどのヤムを採集す

べきかどうかの決定の重要な要因となっているかもしれない。「通貨」と栄養素の問題は，最適採食理論の人間への適用における最大の問題の1つなので後に議論する。

ベネズェラの Bari　Beckerman は，アマゾンの先住民 Bari の漁撈と狩猟の収益率を計測し，パッチの選択を検討した。その結果，最高の平均収益率をもつパッチだけを利用すべきであるという「単一最良パッチ」モデルの予測も，収益率が高いほうのパッチによりおおくの時間が配分されるという時間配分モデルの予測も支持されなかった。5つの調査時期のいずれにおいても，漁撈の収益率（時間あたりに獲得された可食部重量）は狩猟よりも高かったが，5つの時期のうち4つでは狩猟のほうにより多くの時間が費やされた。しかし，漁撈に費やされた時間は，漁撈と狩猟の収益率の差が大きくなる時期には実際に増加した（Beckerman 1983）。

モデルの予測との不一致の要因の1つは，収益率の比較に長期間の平均値を使っていることである。たとえば，前日の雨による増水や水のにごりのような漁撈条件の日変化によって，観察されたパタンを説明できるかもしれない。すなわち，Bari は，このような漁撈の収量が低いことが予期できる日に狩猟を選んだ可能性がある。また，活動域内における漁撈のパッチの数が限られていたならば，漁が行なわれた後の資源の回復を待つ間に狩猟を行った可能性は大きい。さらに，漁撈（魚毒漁）は準備のための時間を必要とするという制約があり，1日に1つのパッチしか利用できないが，狩猟はいつでも即座に可能である。その結果，狩猟のほうが，たとえ収益率が低くとも漁撈よりも1日あたりの収穫量が多いのかもしれない。

Bari の事例では，このような代りの仮説を検証するために，自然条件での観察を実験で補うのが有効かもしれない（Kaplan and Hill 1992: 182–183）。たとえば，Bari に雨の日や大漁の直後に，漁に行くことを依頼し，これらの日には収益率が下がるかどうかを確かめることも可能であろう。また，採食者が収益の最大化を達成しようとする時間の尺度（1日，1月，1年，あるいは一生）も問題となることをこの研究（そして，他の時間配分モデルを適用した研究）は示唆する（後述）。

Machiguenga　Machiguenga の採食活動における時間配分をパッチ選択モデルの予測によって検証するために，Keegan は3つのパッチを区別し，それぞれの収益率を推定した。畑のパッチ（焼畑農耕）は，森林のパッチ（狩猟）や河川のパッチ（漁撈）と比べると20～30倍のエネルギー収益率をもち，周年過剰のエネルギーを産出する（主作物であるマニオクのかなりの部分が収穫されずに放置される）。したがって，エネ

ルギーだけを考慮するならば，畑以外のパッチを利用すべきではない。実際にはもちろん狩猟や漁撈が行われているので，Machiguenga はエネルギーだけを基準に生業活動の決定（パッチの選択）をしているのではないことは明らかである。マニオクの摂取だけで Machiguenga に必要なエネルギーを満たそうとするとタンパク質不足になる。タンパク質が Machiguenga の食餌の制限要因であるという仮定のもとで，各パッチのタンパク質収益率をもとに，時間配分パタンの予測が試みられた（Keegan 1988）。

Machiguenga の畑パッチでは，主要なタンパク質供給源であるトウモロコシの収穫可能な時期（12月－5月）に他の時期よりもタンパク質収益率が高くなる。河川パッチでは，環境条件によって利用可能な漁法が限られるので，収益率は大きな季節的変動を示し，乾期（6月－9月）には雨期（11月－4月）の数倍以上になる。一方，森林パッチでは収益率の季節差はあまりないが，Hames and Vickers（1982: 365–366）が指摘するように，狩猟の収益率は村の居住期間と関係した資源枯渇の程度によって変わり，村から遠く離れるほど高くなる。1年の各時期における各パッチのタンパク質収益率からそれらへの相対的な時間配分が予測できる（より収益率の高いパッチにより多くの時間が投入される）。しかし，農耕は，狩猟・漁撈・採集活動（foraging）と違って，労働投入と収益が時間的に直結しない「収益遅延システム（delayed-return system）」である。たとえば，乾期のトウモロコシの収穫が終わる時期にもっとも多くの労働投入を要する焼畑作りを開始しなければならない。この時期は畑パッチのタンパク質の収益率が低下するので，タンパク質供給を維持するためにはこの時期収益率が高くなる河川パッチにその分多くの時間を投入すべきである。しかし，畑作りのために漁撈時間が制限される。一方，新しい畑は村から離れた場所に作られるので，狩猟パッチの収益率が（村周辺に比べて）高くなるため，その補償となる。

このように，Machiguenga の事例ではタンパク質を「通貨」としたパッチ選択モデルは，エネルギーを「通貨」としたモデルよりも彼らの生業活動での時間配分パタンをより精確に予測できる。しかし，労働投入がその時点での収益に直接結びつかない農耕をモデルに組み入れる場合は，他の活動に時間的制限を加える農耕のサイクルを十分考慮に入れなければならない（Keegan 1988: 98–100）。

ブラジル，セペティバ湾の零細漁民　Begossi は，ブラジル，セペティバ湾の零細漁民の商業的漁撈活動における漁場（パッチ）利用と1つの漁場での漁時間（パッチ内時間）を最適パッチ利用モデル（パッチ選択モデルと限界値定理）を使って分析した。

漁民は手漕ぎ，または船外機付きのカヌーでエビ，ボラ科やニベ科の魚類を対象とした巻き網漁に従事している。漁の戦略は対象によって異なり，エビ漁（エビのパッチ）は魚類の漁に比べると，1日の漁で利用されたパッチの数が少なく，1つのパッチでの滞在時間が長かった。エビのような動きの少ない対象は漁民にとって生息場所の予測がより精確にできるため，投資に対する比較的安定した収益が期待できるので，エビのパッチではより多くの時間を費やすのであろう。これに対して，魚類のようにその時点での生息場所の精確な予測が難しい場合には，1つの場所（パッチ）で多くの時間を費やすよりもできるだけ多くの場所で網入れをするほうがより多くの漁獲を得る確率が高くなるのであろう。

Begossi は，エビ漁におけるパッチ内時間を限界値定理の最適パッチ内時間と比較するために，1つのパッチでの漁時間の経過（網入れ回数）と1回の網入れにおける漁獲量の推移に基づいて利得関数曲線を描き，パッチ間の移動時間とそこからの接線によって（図8参照），最適パッチ内時間を推定した。そして，利得関数が推定できた13のパッチ（エビ漁で使用されたのは26）のうち10のパッチで，実際のパッチ内時間はモデルの予測よりも長かったを明らかにした。その理由として，彼は，（1）パッチの資源減少に気付く手がかりを得るのが難しいこと，（2）利用可能なエビのパッチが少ないこと，（3）企業的大規模漁業との資源をめぐる競合が零細漁民を過剰漁撈（資源保護的行動を無視した）に追い込んでいること，を想定している（Begossi 1992）。

この研究は，おそらく今までのところ人間の生業活動について利得関数を使って限界値定理を数量的にあつかった唯一の事例であろう。さらに，最適パッチ利用モデル，ひいては最適採食モデルが商業的漁業（少なくとも，小規模沿岸漁業）など現金経済と関連した生業活動にも適用可能であることを示唆している。

資源保護と限界値定理　猟場のローテーション（Feit 1973）などのような意識的（計画的）な食物資源の管理とみなされてきたさまざまな慣行は，集団的行為（collective action）による資源管理を仮定しなくても限界値定理で説明できる，と Smith (1983: 633) は主張した。

計画的な資源の保護・管理が有効なのは，個人，ないしは経済的に統合された（収穫の徹底した分配システムをもつような）小集団が排他的なテリトリーを維持できる場合だけである。ほとんどの非定住的狩猟採集民がそうであるように，このような効果的なテリトリー支配が存在しない場合，ある個人または集団が資源採取を自制して

も，別の個人や集団を利する（「ただ乗り」）だけであることが多いので，効果的な保護・管理は不可能である。限界値定理の予測によれば，収益率が減少していくようなパッチでは最適採食者はある程度収益率が低下（環境全体の平均収益率まで）すると，食物資源が残されていてもそのパッチの利用を中止して，他より収益率の高いパッチを探す。そして，理論的にはそのパッチの資源が環境全体の平均収益率以上に回復するまで，そこを再利用することはないであろうから，ある一定の場所（パッチ）における収穫量の調整による（計画的な）資源管理と同じ効果をもつ。このように，資源の保護・管理の効果は，テリトリー性のような排他的使用の保証や制度化された集団的行為の資源の保護・管理がなくとも，最適採食理論が仮定する個体（人）の採食効率の最大化という単なる私利（self-interest）から十分に生じうる（Hames 1987; Alvard 1993）。

Ⅳ　古典的モデルの修正

1．中心点採食モデル

中心点採食とモデルの予測

中心点採食（central place foraging: CPF）は，採食者が採捕した食物を中心点（巣，村やキャンプ，あるいは特別の貯蔵場所）に持ち帰る採食パタンである。モデルは，中心点から採食場所（パッチ）へ行き，中心点に戻るという行程からなる CPF の収益率が最大になるようなやり方を予測する。CPF では，中心点とパッチ間の移動のコストと同時に食物を運搬するコストを考慮に入れる。食物の運搬の負担は，新たな食物の探索と採捕の効率を低下させると仮定される。

中心点採食のモデルは，中心点とパッチ間の距離が採食におよぼす影響を予測する。CPF には，1回の行程（中心点と採食場所の往復）で1個の食物を採捕することを仮定した食物の選択をあつかう「1個の荷物運びモデル（single-prey loader: SPL）」と，1回の行程で複数の食物を採捕することを仮定し，パッチでの最適収益（または滞在時間）をあつかう「複数個の荷物運びモデル（multiple-prey loader: MPL）」がある（Orians and Pearson 1979）。

SPL を説明するために，エネルギー量と処理（handling）効率がそれぞれ異なる2種類の食物（食物1と食物2）をとるという選択の場面を設定する（図9）。採食者の選択は，食物1だけをとる，食物2だけをとる，および食物1と食物2のどちらも

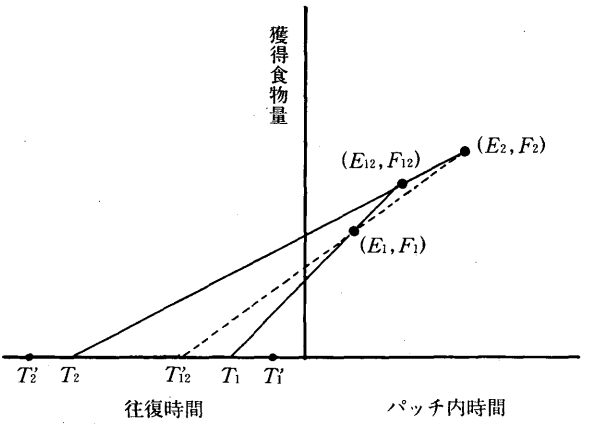


図9　中心点採食モデルによる最適食物選択（粕谷 1990 の図2.10より）。

とる（1回の行程では1個の食物しか採捕しないから，食物1と食物2のうち先に出会った食物をとる），の3通りである。食物1と食物2のエネルギー量とパッチ内の総採食活動時間（探索と処理）を，それぞれ E_1 と E_2, F_1 と F_2 とする。また，$E_1<E_2$, $F_1<F_2$, $E_1/F_1>E_2/F_2$ とする。E_{12} は食物1と食物2のどちらもとられたときの平均エネルギー量であり，F_{12} はそのときの平均採食活動時間である。図上で点（E_1, F_1）と点（E_{12}, F_{12}）をむすんだ直線の延長とX軸との交点を T_1，同様に点（E_2, F_2）と点（E_{12}, F_{12}）をむすんだ直線の延長とX軸との交点を T_2 とする。X軸上の原点から左側は中心点とパッチ間の往復時間を，右側はパッチ内での採食時間をそれぞれ表す。このモデルは，移動時間が T_1 よりも短い中心点（T_1 と原点との間）にとっては食物1だけをとることがエネルギー収益率を最大化する。T_1 と原点との間の任意の点を T_1' とすると，

$$E_1/(T_1'+F_1)>E_{12}/(T_1'+F_{12})>E_2/(T_1'+F_2)$$

の関係がなりたち，食物1だけをとる収益率は，食物2だけをとる収益率，食物1と食物2のどちらもとる収益率のいずれよりも高い。

T_2 よりも長い中心点では，T_2 の左側にある任意の点を T_2' とすると，

$$E_2/(T_2'+F_2)>E_{12}/(T_2'+F_{12})>E_1/(T_2'+F_1)$$

となり，食物2だけをとるべきである。また，T_1 と T_2 との中間にある中心点（T_{12}'）では，

$$E_{12}/(T_{12}'+F_{12})>E_1/(T_{12}'+F_1)>E_2/(T_{12}'+F_2)，\text{または}$$

$$E_{12}/(T_{12}'+F_{12})>E_2/(T_{12}'+F_2)>E_1/(T_{12}'+F_1)$$

となるので，食物1と食物2のどちらもとるべきである。中心点採食モデルにおける食物の選択は，遭遇後の処理（handling）効率やパッチ内での探索も含めた採食効率だけではなく，中心点とパッチ間の移動時間や食物のエネルギー量（重量やタンパク質など他の「通貨」でもよい）によって決まる。移動時間が短い場合は，パッチ内での採食効率が高い食物が選択されるが，移動時間が長くなると，採食効率よりも食物の量（荷のサイズ）が選択の基準になる。たとえば，キャンプの近くでは，小さいが遭遇率が高くて捕獲が容易な（処理効率が高い）動物を狩猟すべきであるが，遠くの猟場では，このような動物を無視し，発見も捕獲もより難しくとも大型の動物を狙うべきである。このように，食物のランクは，パッチと中心点の距離によって変わり，近くのパッチでは低いランクの食物が遠くのパッチではランクが高くなることがありうる。

MPLは，パッチ内での最適収穫量（荷のサイズ）を予測する。採食者は，すでに得た食物をすべて運びながら追加の食物を探索し，採捕しなければならない。パッチ内での採食（探索と採捕）効率は，荷が増えるほど低下すると考えられる。このように，採食者はパッチ内で採食活動を継続することによる効率の低下と中心点に戻るための時間（荷を降ろして高い効率で採食を再開する）との間の「兼ね合い（trade-off）」に直面する。すなわち，採食効率の高い小さい荷を持って，中心点とパッチ間を何度も往復するか，または採食効率は低くなるが大きな荷を持って少ない回数の往復をするか（パッチでの採食効率は低くなるが，移動時間を節約できる）の間の選択である。

これは限界値定理を用いてモデル化される（図10）。パッチ選択モデルでは最適パッチ内時間が求められたが（X軸上の投影点である F_1 と F_2），このモデルでは荷物量（Y軸上の投影点である C_1 と C_2）を問題にする。また，同じような利得関数を使うが，限界収益率の減少については異なる仮定に基づく。パッチ選択モデルでは，限界収益率の減少はパッチ内での採食による資源量の低下にともなっておこるが，MPLでの限界収益率の減少は，荷運びによる採食者の採捕能力の低下（荷が大きいほど能力が低下する）が原因である。しかし，同じような予測が行なわれ，最適な荷の大きさと最適パッチ内時間は，中心点とパッチ間の距離とともに増加する（$T_2>T_1$ なら

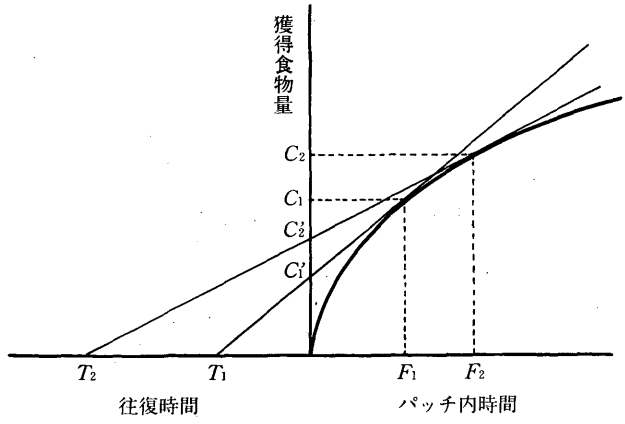


図10　限界値定理を用いた中心点採食モデル（Bettinger 1991 の図4.4より）。C_1, C_2 は最適運搬（獲得）食物量，C'_1, C'_2 は最少許容食物量，F_2, F_2 は最適パッチ滞在時間である。往復時間が長くなる（$T_2>T_1$）と，パッチでより多くの時間を採食に費やし（$F_2>F_1$），より多くの食物（$C_2>C_1$）を中心点へ持ちかえるべきである。

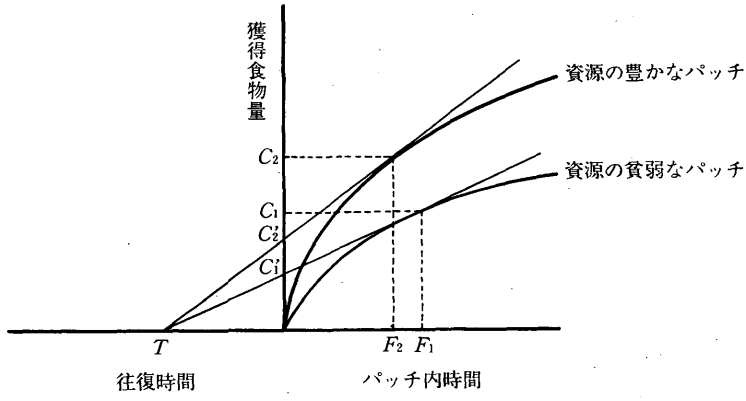


図11　資源の豊かさの変動と中心点採食（Bettinger 1991 の図4.5より）。食物資源がより豊富になると，最少許容食物量（$C'_1>C'_2$）ともに増加する。

ば，$C_2>C_1$，および $F_2>F_1$）。1回の往復で運ぶべき（獲得すべき）荷の最小値は，接線と Y 軸の交点で示され，運搬の距離が長いほど最小値も大きくなる（$C_2'>C_1'$）。同様に，パッチと中心点の間の往復距離が同じならば，限界収益率が高いパッチ（資源が豊富）では，低いパッチに比べて，パッチ内での採食時間は減少するが，1回に運ぶべき荷のサイズは増加する（図11において，$F_2<F_1$ であるが，$C_2>C_1$ および $C_2'>C_1'$）。

人類学への適用

中心点採食モデルを検証しようとしたフィールド調査に基づく研究は今のところ見当たらないが，モデルの予測に合うような現象は観察されている。たとえば，前出のアマゾン3集団の研究では，村から遠く離れた猟場ほど高ランク，すなわち大きな動物の捕獲に占める比率が高くなる（表3）（Hames and Vickers 1982）。これは，遠くの猟場では大型の動物を狙うべきとするSPLの予測と合致するようにみえる。しかし，新しい場所への移転直後の村の周辺でも大型動物（高ランク）が中心に捕獲されていること，およびパッチ内での狩猟効率が小型動物のほうが大型動物より高いというSPLモデルの前提が証明されていないことからSPLモデルの検証とはなっていない。すなわち，村から遠く離れた猟場での大型動物捕獲と対になるべき，（大型動物の枯渇以前の）村周辺での（より狩猟効率の高い）小型動物の狩猟の優先が明らかにされないかぎり，SPLモデルの検証たりえない。

同様のこと（見かけ上の類似）がSemaq Beriの漁撈活動にもみられる。どの種類の漁においても，漁場（パッチ）が保留地の村から遠いほど1回の漁での漁獲量が増加する傾向があった（表8）（Kuchikura 1996: 163–164）。これも表面上は，運搬距離が長いほど1回の行程で大きな荷を運ぶべきとするMPLモデルの予測と一致するが，モデルの前提を満たしていない。モデルでは，採食者はいったん中心点に戻って荷を下ろしてから同じ場所（パッチ）に戻って採食を再開する。Semaq Beriはふつう1日に1回の漁しか行わず，何度も漁場と村とを往復することはなかった。さらに，荷（漁獲物）が漁活動の障害になって効率を低下させることもない。捕獲された魚やカメを持ち運びながら漁を続けるのではなく，岸辺の適当な場所に保管しておき，後

表8　Semaq Beriの漁撈活動における漁場の村（保留地）からの距離と収益率の関係[1]

漁撈活動の種類	近い漁場[2]		中間の漁場		遠い漁場	
	漁あたりの収益（kg）	時間あたりの収益（kg/hr）	漁あたりの収益（kg）	時間あたりの収益（kg/hr）	漁あたりの収益（kg）	時間あたりの収益（kg/hr）
竿釣り漁	0.04	0.01	0.11	0.02	—	—
魚毒漁	0.23	0.04	1.22	0.11	—	—
ルムルム漁	0.21	0.04	0.97	0.12	2.14	0.21
潜水漁	0.18	0.07	0.75	0.12	2.37	0.21
平均	0.13	0.04	0.72	0.10	2.31	0.21

[1] Kuchikura（1996）の表8を改変。
[2] 近い漁場は，村から半径2km以内の範囲，中間の漁場は，平均2km以上，5km以内の範囲，遠い漁場は，半径5km以上の範囲と定義された。

で回収する。村から遠い漁場ほど1回の漁の漁獲量が増加するのは，過去の漁による資源の減少と（負の）相関しているからであり，MPL モデルの予測とは異なる現象である。また，人間の採食者は，荷（収穫物）運搬の軽減の工夫をする。たとえば，Semaq Beri の吹矢猟では，獲物の運搬専門の者（吹矢は携帯しない子ども，若者，高齢者）が随伴することがよく見られた。また，Aché でも男が狩猟した動物を女がキャンプまで運ぶ（Hurtado *et al.* 1985: 4）。

考古学では食物遺物（廃棄物）の分析のために中心点採食の理論を使ったモデルが考案されている。Jones と Madson（1989）は，北米西部の大盆地では季節的に大発生するバッタが，他の植物資源に比べて桁違いにエネルギー収益率が高いにもかかわらず，居住遺跡にその遺物が残されていないことや民族誌の記録にもその利用が特記されていない事の謎を解くために，さまざまな採集資源を中心点（居住地）へ運搬するエネルギー・コストを計算した。彼らは，運搬のための背負い篭に詰め込むことのできる最大の量から得られるエネルギー量と，それの採集，積み込み，および運搬に要するエネルギー消費量を実験で求めた。そして，純エネルギー収益（獲得エネルギーからそれに要した消費エネルギーを差し引いた量）を算出し，それをゼロにするまでの運搬距離（maximum transport distance: MTD）を計算して，資源のランク付けをした（MTD が長いほどランクが高い）。その結果，主食を構成していたと考えられている草本の種子類やマツの実に比べると，採集だけの効率では200倍をこえるバッタの MTD はそれらの半分近くになる。すなわち，バッタは嵩張るために少しの重量しか運べないのである。運搬手段によって荷の量が制限されるとき，収益率を最大にするには，最高の採捕収益率を持つ資源よりもむしろ荷あたりの純エネルギー収益を最大にする資源を利用すべきである。大盆地では，水の利用によって居住地が制限されるために，資源の採集場所と居住地が遠く離れていた可能性がある。バッタのような MTD によるランクが低く，処理に多くの時間を要しない食物は，居住地まで運搬するよりも採集した場所で摂取されたらしい。

Metcalfe と Barlow は，有用部分と不用部分からなる食物資源を現場処理（field processing）して有用部分だけ持ち帰ることと，処理しないで全体を持ち帰ることのどちらの戦略が資源の効用（utility）を最大にするのかを決定するモデルを考案した。そのまま持ち帰る場合は現場での処理時間を含まないのでパッチ内時間がより少なくてすむため，多くの回数を往復でき，より多くの荷を運搬できる。一方，現場処理をすれば，運ぶことのできる荷の総量は少ないが，より効用（utility）の高い荷を運ぶことができる。これら両者間の兼ね合いが問題となる。資源は，それぞれ有用部分と

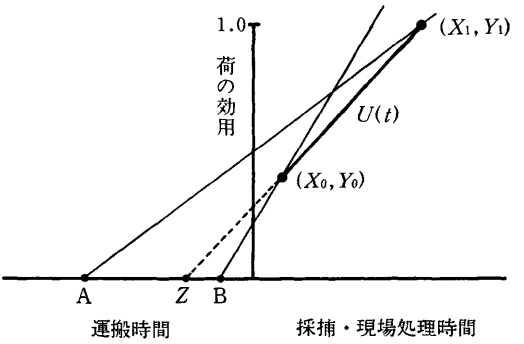


図12　食物の現場処理（field processing）と運搬の兼ね合いモデル（Metcalfe and Barlow 1992の図1より）。

不用部分の割合とそれらを分ける（処理）のに要する時間が異なる。資源は，これら2つの変数による「効用関数（utility function）」によって特徴付けられ，効用関数 $U(t)$ は，処理時間 t を独立変数，効用 U を従属変数として定義される。持ち帰られる資源の効用を最大にするために，現場処理をするか，しないかのどちらの戦略をとるかについての決定は，資源の獲得に要する時間，効用関数，および運搬時間（居住地とパッチ間の距離によって決まる）に依存する（図12）。現場処理をすべきかどうかの境界となる運搬時間（Z）は，資源採捕に要する時間（X_0），資源採捕と処理に要する時間（X_1），現場処理しない荷（食物）の効用（Y_0），現場処理した荷の効用（Y_1）と，以下の式によって決まる。

$$Z=(Y_0 \cdot X_1 - Y_1 \cdot X_0)/(Y_1 - Y_0)$$

果肉重量が30%の堅果を例にとると，現場処理されて運ばれる荷の効用（Y_1）は1.0，殻付きのまま運ぶ荷の効用は0.3となり，図における効用関数 $U(t)$ が決まる。この効用関数の直線の延長とX軸の交点が Z であり，運搬時間がこの点と原点の間にある場合（B）は，現場処理せずに運搬すべきであり，Z 点より左側，すなわち運搬時間が長い場合（A）は現場処理すべきである。これらは，図から明らかである。点Bと点（X_0, Y_0）を結んだ直線の傾き（現場処理せずに運搬した場合の時間あたりの収益率）は，点Bと点（X_1, Y_1）を結んだ直線の傾き（現場処理して運搬した場合の時間あたりの収益率）より大きいので，処理せずに運搬すべきである。運搬時間が点Aの場合はこの関係が逆になる（Metcalfe and Barlow 1992）。

ある資源は居住地で処理され消費されるために住居址（とその周辺）に廃棄物が遺物として残るが，別の資源は採捕場所で消費されるか，現場処理されるために住居址

に遺物がまったくか，または一部しか残らない可能性がある。これらのモデルは考古学における資源利用の復元に対して重要な意味をもつ。

2. 情報の獲得

古典的な食餌幅モデルやパッチ選択モデルでは，採食者は個々の食物資源の分布や密度，処理時間，収量などについての「完全な情報（complete information）」をもつと仮定されている。この意味で，最適採食モデルの採食者は，「全知（omniscient）」であると言われる。常に流動的な環境をすべて予測できると考えることは非現実的であり，人間の意思決定は，「現実において，情報，無知，錯誤，および虚偽の混ざり合ったものに基づいている」（Moore 1983: 183）ので，最適採食モデルの人間行動への適用に対する批判は，常に「完全な情報」の仮定に向けられる。Smith は，「完全な情報」の仮定の非現実性を認めた上で，現実性をある程度犠牲にした簡単な（単純な）モデルの分析と検証における有用性の意義を説いている（Smith 1991: 59–60）。

人間以外の動物の研究では完全な情報の仮定を緩和したいくつかのモデルが考案されている（Stephens and Krebs 1986）。これらのモデルでは，情報獲得のコストとそれがもたらすベネフィット（期待される収益）の間の収支，すなわち情報収集が最適問題自体としてあつかわれる。たとえば，情報が不完全なパッチの食物資源の密度や分布を採食活動から知る「調査行動（sampling）」（Lima 1983），遭遇時における食物資源の認識に要する時間（粕谷 1990）や“rule of thumb”によるパッチ離脱（Parker 1978）などの認識の問題，および社会的相互作用が情報のコストとベネフィットにおよぼす効果（Clark and Mangel 1984）などがある。しかし，これらのモデルを人間の行動に適用し検証するためには，高度な統計的分析に耐えうる膨大な数量データを必要とするが，これは人類学者のフィールドにおけるデータ収集能力を超えていよう（Smith 1991: 59）。

にもかかわらず，情報獲得と不完全な情報の影響は，資源の分布，豊富さ，収益性の評価を学習とコミュニケーションに大いに依存する人間の採食者にとって，とりわけ重要な問題である。短期的には収益率を低下させるが長期的な収益を増加させる情報を提供する行動は狩猟採集民で観察されている。極北や亜極北の狩猟採集民は狩猟動物を見つけるために特別な情報収集旅行をすることが普通である。Nunamiut は，春にカリブーの移動を知るために広範囲に探索する（Binford 1978）。Chipewyan と Cree は，いつどこへキャンプを移動するかを決めるために大型動物の足跡を探索す

る特別の旅行を行なう（Heffley 1981; Winterhalder 1981b）。また，北米の大盆地では，食物資源のパッチの情報を得るためにひじょうに長い距離を旅する者たちがいるし（Steward 1936），前出の Alyawara と Barí でも，パッチの状態の情報収集を兼ねた採集や漁撈が行われる。このような情報収集活動のコストを相殺するためには，得られた情報が採食活動の収益率を高めなければならない。たとえば，カリブー猟は，群れが移動する通り道や谷間でより効果的であるので，カリブーが選ぶ通り道や谷間が年によって変化するならば，カリブーの移動経路を知ることが，収益率の大きな増加をもたらす（Kaplan and Hill 1992: 187）。

情報収集活動の有用性は環境の変動の速度と関係する（Stephens and Krebs 1986）。もし環境がきわめて急速に変化し，今日得た情報が明日には役にたたないような状況であるならば，その情報はほとんど価値がない。たとえば，昨日ある場所にシカがいたという情報は，そのシカは次の日には別の未知の場所へ移動してしまっているだろうから猟の収益率に効果をおよぼさない。他方，環境がまったく変化しないならば，環境についての知識を情報収集によって更新する理由はない。情報が有用となるのは，「中間的な変化速度（intermediate rates of change）」の場合においてである。第二の要因は，変動の幅ないしは規模である。アチェの狩猟の捕獲量には，大きな季節的変動や場所による変異が見られなかった（Hill *et al.* 1984）。すべての場所で同じような収益が得られるならば，どの場所にどの動物が生息しているかの情報は重要ではないであろう。他方，カリブーの移動路とそれ以外の場所の捕獲量は大きく異なる。このように，「中間的な速度」で，大きな幅で変動するパッチ状の環境では，採食者は情報獲得に最大の努力を払うべきである（Kaplan and Hill 1992: 187）。

人類学における適用

情報の役割に焦点を当てた研究として，Barí の漁撈におけるパッチ選択の研究（Bennett 1991）があげられる。この集団では，Loricaridae 科の魚を対象として魚毒漁が行われる19の漁場が6つの漁グループによって使用されているが，これらのグループ間で，いつ，誰が，どこで漁を行ったかの情報が共有されている。この情報に基づき，1度使った漁場は，資源の回復を待つために少なくとも10日間は使用されない（平均23日）。ランダムなパッチ選択での漁獲効率が，資源回復の数式モデルを使って算出された（0.187 kg/hr）。これに対して，実際の計画的なパッチ選択における漁獲効率は約40%高められた。漁グループ間でのパッチ回復時間の情報の共有によって，63日間（調査期間）で漁撈時間が161時間節約されたことになる（実際の漁撈時間は

673.5時間)。この研究は，人間独特の言語コミュニケーションによる情報の共有が採食行動の決定におよぼす影響と利益を数量化して示したことに大きな意義がある。

3. 資源の変動とリスク

食餌幅，パッチの選択，中心点採食のそれぞれのモデルは，固定された平均採食収益率をあつかい，「長期的な採食収益率の最大化」が人間の採食活動の目標であるという前提に基づいていた。そして，これらのモデルでは，採食活動は収益率の「短期的な一時的な変異」の影響を受けないと仮定されている。しかし，食物資源および気候など物理的環境からなる採食環境は常に変動しているので，上記の変動を無視したモデルは批判されてきた（完全情報と平均収益率に基づくモデルは「決定論的モデル deterministic model」ともよばれる)。採食活動における収益率の変動（または確率論的変異 stochastic variation)は，環境の変動に対する不完全な情報に基づくもの(「不確実性 uncertainty」）と予測不能な避けることのできない環境の変動によるもの（「リスク risk」）にわけられ，前者は，不完全情報に基づくモデルとして情報との関連であつかわれる（Smith 1983: 638)。

採食者が収益（率）の変動に反応して行動を調整する場合，「リスクに敏感 risk-sensitive」であると言われる。採食者にとって収益の変動が最も重要な意味を持つのは，最低必要量以下の収益（それが続くならば飢餓の危険がもたらされる）が起こる確率である（Bettinger 1991: 118–119)。

「リスクに敏感な」採食活動を単純な例で説明しよう。A と B の2種類の資源があり，A を利用すれば毎日10単位の食物が得られるが，B を利用すると，毎日，確率 1/2 で5単位，確率 1/2 で20単位の食物が得られるとする。長期的な平均採食収益率では B のほうが A よりも高いが（10単位/日と12.5単位/日)，B ではその日にどちらの収益が得られるかは予測できない。収益の変動（とその効果）を無視して「長期的な採食収益率の最大化」を目指すならば，B を選択すべきである。しかし，もし1日5単位の食物では生き延びることができないが，10単位ならば十分に生存できるとするならば（たとえば最低必要量が8単位/日)，リスクのある B ではなく，毎日確実に10単位得られる A を選択すべきであろう。他方，もし1日10単位では生存できないならば（たとえば最低必要量が13単位/日)，B を選択して，1/2 の確率ではあるが20単位の収益に期待するしかない。A を選択する戦略を「リスク回避的 risk-averse」といい，収益の変動を減少させるように行動を調整する。逆に，B を選択する戦略は「リスク選好的 risk-prone」であり，変動を増大するように行動を調整する。

「リスクに敏感な」採食戦略のモデルとして，生存を脅かす最低必要量以下に収益率が落ちる確率を最小にするには，異なる収益率の平均値と分散をもつ資源ないしは食物獲得活動のうちどれを選択すべきかを問題とする，次に述べる Z 値モデル（Stephens and Charnov 1982; Winterhalder 1986; Stephens 1990）があげられる。

Z 値モデル

ここでは，Winterhalder にならって Z 値モデルを説明する。ある採食活動の収益率の変動は，平均値 μ と標準偏差 σ をもつ正規分布とする。リスクは収益率がある固定された最少必要量（m）以下に落ちる確率と定義され，この量以下に落ちると飢餓，あるいは適応度におけるの重大な損失がもたらされる。m は，最少収益閾値（minimal return threshold）または飢餓閾値（starvation threshold）とよばれる。この正規分布する収益率の変動を標準化することによって得られる標準正規偏差（standard normal deviate: Z）によってリスクを測ることができる。図13において，最少必要量以下に落ちる確率は，正規分布曲線の下側，および m の左側の範囲である。Z を最小にすることによって，この範囲を最小にすることができる。この図において，採食活動 B は，採食活動 A よりも平均採食収益率は高い（$\mu_B > \mu_A$）が，より大きな分散をもつので最少必要量以下に落ちる確率がより高い（m より左側の範囲が大きい），すなわちリスクがより大きい。

Z は以下の公式によって計算される。

$$Z=(m-\mu)/\sigma \tag{1}$$

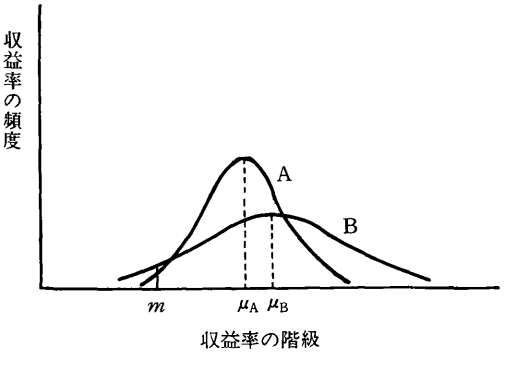


図13　採食活動の収益率の確率分布と飢餓閾値（Winterhalder 1986 の図 1 より）。

上記の「リスク選好的」採食活動を選択する状況をこの式で説明できる。飢餓閾値が平均採食率より小さい場合（8単位/日），すなわち $m<\mu$ であれば，Z は負の数なので σ の値が小さいほど，すなわち収益率の変動が小さいほど，Z は小さくなる（飢餓閾値以下になる確率が小さい）。したがって，資源 A を選択すべきである（資源 A, B の収益率はこの例では実際には正規分布をしていないが）。逆に，$m>\mu$（13単位/日）では，Z は正の数となるので σ の値が大きいほど Z は小さくなる。この場合は，収益率の変動の大きいほうを選ぶほうが，飢餓閾値以下になる確率が小さくなる（B の選択）。

数式（1）は，下の数式（2）のように展開することによって，3つの変数（m, μ, σ）を X−Y 平面上に表すことができる（図14）。

$$\mu=m-Z\sigma \tag{2}$$

異なる平均値と標準偏差の組み合わせをもつ採食活動の一連の選択肢が X−Y 平面上に点としてプロットされ，Y 軸上の切片 m とこれらの点を結んだ直線の傾きがそれぞれの選択肢の Z 値である。m と結んだ直線の傾きがもっとも大きい点（最大の Z）が，飢餓閾値以下になる確率を最小にする選択肢である。m の値が変われば，Z を最小にする最適な選択肢も変わる（Winterhalder 1986; 1990）。

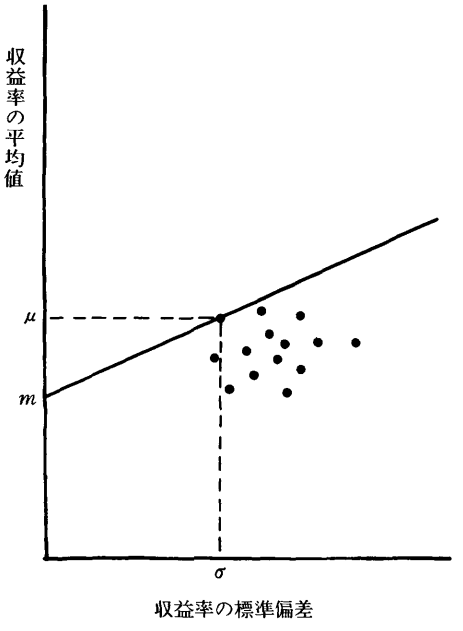


図14　Z 値最少化問題のグラフによる解（Bettinger 1991 の図5.2より）。黒点は，異なるエネルギー収益率の平均値と標準偏差の組み合わせをもつ採食活動の選択肢を表す。

これらの論文で Winterhalder は，平均収益率最大化の仮定に基づく古典的（決定論的）な食餌幅モデルの予測と収益率の変動を組み込んだ（「リスクに敏感な」または確率論）食餌幅モデルによる予測を比較した。彼は，それぞれ異なるエネルギー価，処理時間，生息密度をもつ架空の6種類の食物について，両モデルによる最適食餌幅を算定し，古典的モデ

ルにおいては，ランク（処理時間あたりの純エネルギー収益率を基準にランク付け）の高いものから3番目までが食餌幅に含まれた。一方，確率モデルでは，食物との遭遇率（相対的密度）と処理時間の確率論的変動に基づき，6種類の食物幅（ランク1位だけを含める，1位と2位を含める，……，すべての食物を含める）の収益率の平均値と標準偏差を求めた（図15）。この図では，食物幅1（ランク1位だけを含める）から食物幅6（すべての食物を含める）は，図上で時計の逆まわり方向に配列されている。確率モデルでも平均収益率を最大にするのは，ランク3位までを含めた食餌幅であり，古典的モデルと一致する。飢餓閾値 m が最大平均収益率に近いところでは，確率モデルのリスク最小化の食餌幅は，古典モデルの収益率最大化の食餌幅に収束する。しかし，閾値がさらに大きくなると（図の m_1 のように 1,100 kcal/hr を超えると），食餌幅は狭まり，逆に閾値が小さくなると（m_2 のように 600 kcal/hr 以下），食餌幅は広がる。前者（変動幅ないしは標準偏差が大きい食餌幅）は，$m>\mu$ における「リスク選好的」戦略であり，後者（変動幅ないしは標準偏差が小さい食餌幅）は，$m<\mu$ における「リスク回避的」戦略である。

以上のように，確率モデルは，飢餓閾値が最大平均収益率とそれほど離れていなければ，決定論的モデルと同じ予測をうみだすが，飢餓閾値がそこから大きくへだたると，採食効率を犠牲にして，収益率が閾値以下になる確率を最小化しようとする「リスクに敏感な」戦略を採用するようになる。

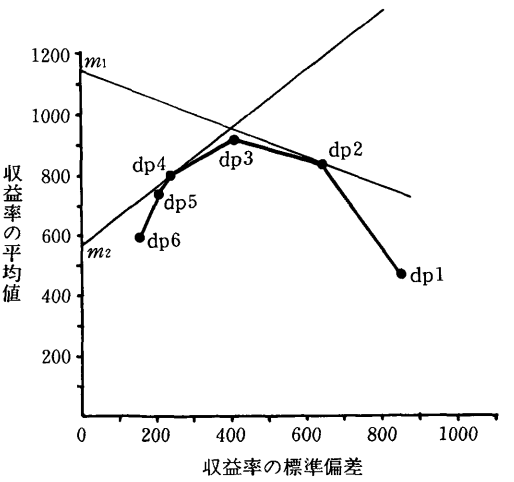


図15　Z 値モデルによる最適食物幅の分析（Winterhalder 1990 の図4.1を改変）。dp1, dp2, …, dp6 は食物幅を表す。Y 軸上の m_1 と dp2, m_2 と dp4 を結んだ直線の傾きは，それぞれの飢餓閾値における Z 値を最小にする最適食餌幅であることを示す。

分配とリスク

以上の古典的モデルと確率論モデルの両方は，平均採食収益の最大化にせよ，収益率の閾値以下になる確率の最小化にせよ，分析の単位は個体（人）であり，個体の最適採食戦略を予測する。しかし，人間の採食者は，個人の収益率の変動（リスク）に対して食物資源やパッチの選択といった個人的戦略で対処するよりもむしろ，個人が獲得した資源を集団でプールし，分配することによって個人の食物摂取の変動を緩和しようとするのが一般的である（Smith 1983; Cashdan 1990; Bettinger 1991; Kaplan and Hill 1992; Kelly 1995; Kuchikura 1997）。

Winterhalder は，上記の食餌幅の確率モデルと同じ仮説上のデータを用いて，分配によるリスク減少の効果を確率モデルのそれと比較した。たがいに独立して採食活動をする N 人の集団が，活動終了時に収穫物をプールし，平等に分配すると仮定する。食餌幅3（ランクが上位の3種類）の食物資源を利用した確率モデルによる収益率の変動をもつ諸個人によってプールされた収益を分配すると，収益率の平均値はほとんど変わらずに，N が，2，3，4，5，6と増えるにつれ，摂取率（分配後に個人が得る食物量を摂取率として，個人が自身の活動で得る収益率と区別する；分配が行なわなければ収益率と摂取率は同じである）の標準偏差は，25%，42%，50%，56%，58%の割合で減少していく。これに対して，個人が食餌幅を拡大することにより，単独で収益率の変動の減少を目指す場合（分配が行なわれないと仮定），食餌幅3から食餌幅4へと拡大することによって，収益率の標準偏差を18%の割合で減少させることができるが，平均収益率も6%減少する。食餌幅3から食餌幅6へと拡大すると，標準偏差は82%の割合で減少させることはできるが，平均収益率は1/6になってしまう。このように，摂取率の変動を減少させるには分配の方が食餌幅の拡大よりもはるかに効果がある（Winterhalder 1986; 1990）。

上記の結果は個人の採食収益率がたがいに独立（無相関）していることを仮定している。諸個人の採食収益率における相関の程度が分配の効果に大いに影響をおよぼすことは明らかである。たとえば，2人の採食者の収益率が完全に正の相関（$r=1.0$）を示すならば，すなわちある人の収益率が高いときに別の人の収益率も同じだけ高く，低いときには同じように低ければ，分配の効果はない。逆に，2人の個人の収益率が完全に負の相関（$r=-1.0$）を示すならば，分配により1人あたりの摂取率は常に平均値とまったく同じになり変動しない。すなわち，採食者間の収益率における負の相関が高いほど，分配が摂取率の変動の減少にあたえる効果は大きい。このことは，次の数式によって表現される。

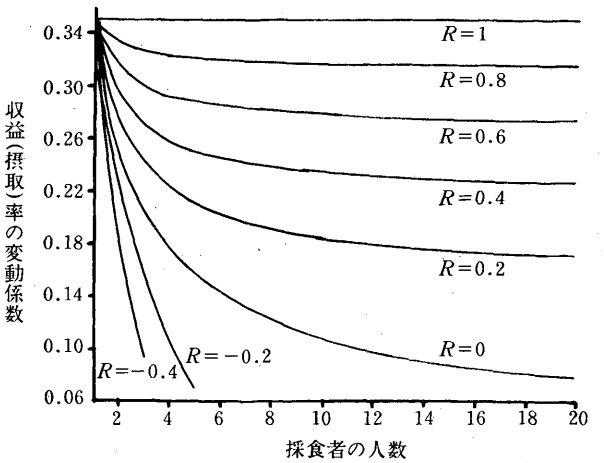


図16　分配に参加する採食者の人数と採食収益率の変動係数の減少（Winterhalder 1986 の図4より）。

$$\sigma = s\left[\frac{1+(N-1)R}{N}\right]^{1/2} \tag{3}$$

σ：分配後における摂取率の変動係数（標準偏差/平均値）の平均値

s：分配前における収益率の変動係数の平均値

N：分配グループの人数

R：分配グループ内で，すべての採食者2人の組み合わせにおいて求められた収益率の相関係数の平均値

この数式は，N が増加し R が減少するにつれ，σ は小さくなるので分配の効果が大きくなることを示す。R が正の場合，すなわち採食者の収益率が同調して変動するとき，集団サイズの増加による分配の効果（σ の減少）は，N が大きくなるにつれて小さくなる（図16）。他方，R が負ならば，3人から5人のような小さな集団でも分配により摂取率の変動を劇的に減少させることができる。分配後の摂取率の変動係数（σ）をゼロにするには，R の値が−0.1のときは11人必要であるが，R の値が−0.5 ではたった3人しか必要としない。R の値が正であれ負であれ，分配後の摂取率の変動係数がもっとも減少するのは，採食者の人数が少ない場合である。したがって，より多くの分配メンバーを加えようとする最大の誘引は集団が小さいときに起こる。R の値が −0.1 のとき，単独の採食者に1人が加わり，2人で分配するならば，

単独で採食するときに比べて変動係数が33%減少するが，3人目，4人目を追加するときの減少率はそれぞれ16%，10%と集団が大きくなるにつれて，変動係数の減少率が低下する。すなわち分配によるリスク減少の効果が低下していく。これは，図16で明らかなように，R が正の値のときにより顕著にあらわれる。

集団のサイズが大きくなると，新メンバーの追加にともなうコスト（たとえば資源の減少が加速される）が，収益のプールと分配によってもたらされる収益率の変動の減少から得られるベネフィットをいつかは上回ることになろう。したがって，分配によってもっとも利益を享受することができるのは比較的小さな集団である。実際，収益率の相関がまったくない場合（$R=0$）でも，採食者が6人いれば分配により平均収益率の変動を60%減少させることができる（Winterhalder 1986; 1990）。

分配によるリスク（収益率の変動）がもたらす利益は，Z を最小化する採食戦略がもたらす利益よりも実質的に大きい。最小（飢餓）閾値とリスクが重要となる環境に住む狩猟採集民は，実際に採食パタンを修正するよりむしろ少数の他の個人との分配に依存している（Bettinger 1991: 126）。この意味において，Z 値モデルが適切なのは，隔離されているか，競合しているかのために，個人が単独で行動せざるを得ない状況においてであろう。

分配の統計的分析は，日々の収益が一定に保たれている環境における貯蔵の問題へと容易に拡張できる（Bettinger 1991: 126）。この場合，分配を貯蔵に，分配メンバーを採食日に置き換えて，同じモデルを適用できる。分配と同じように，ある日の収益と，その次の日の収益との間の相関関係（数式3の R）によって貯蔵が食物摂取の変動を減少させる効果が異なる。完全な正の相関（$R=1.0$）は，毎日の収益が同じなので貯蔵を無意味にするし，完全な負の相関（$R=-1.0$）は，貯蔵により一定の食物摂取を可能にすることを意味する。また，R がゼロの時，6日間の採食活動において，貯蔵しながら摂取すれば（6日間の平均値以上の収益があった日は，その分を貯蔵し，平均値以下の日にまわす），貯蔵しない場合に比べて，1日の摂取量の変動（係数）を60%減少させることができる。

Aché の食物分配

食物の分配行動が食物摂取の変動を減少させるために進化したのならば，（1）食物獲得には分配者間で同調しない大きな時間的変動があること，（2）分配が反復されること，（3）小集団であること，という3つ条件をみたすとき分配がおこる可能性がもっとも高いと考えられる。Kaplan らはこの仮定に基づいて，Aché において

観察された分配が食物摂取の変動におよぼす効果を，量的データを使って検証した。

Aché ではすべての種類の食物資源が分配されたが，あるものは他のものよりもより多く分配されることが観察された。分配によるリスク減少仮説の検証の1つとして，食物の種類ごとに，「食物獲得（量）の変異（ばらつき）」と「分配の程度」の関係が検討された。分配の程度とは，獲得された食物が獲得者の核家族メンバー以外の者によって摂取された比率，そして，食物獲得の変異とは，1家族による1日における獲得食物量の標準偏差と定められた。なお，「通貨」はエネルギーである。また，食物資源のパッケージ・サイズ（package size）も分配との関係が検討された。パッケージ・サイズとは，ある食物資源との1回の遭遇で獲得される平均エネルギー量であり，狩猟動物では1個体，幼虫はそれが巣くう木1本からの収量，ハチミツは1個の巣から得られる量，植物は1本のヤシやオレンジの木から得られる収量と定義された。パッケージ・サイズが大きい（たとえば大型動物やハチミツ）ほど，その資源の分布密度が低く（遭遇しにくい）なり，それの獲得の時間的変動と家族間変異が大きくなる傾向がある。

9回の採食旅行（のべ78家族）のデータに基づいて，食物資源を肉，ハチミツ，および他の採集物（ハチミツを除く植物性食物と幼虫）の3つのタイプに分けて，分配の程度（「分配」）と，獲得における変異（「変異」）およびパッケージ・サイズ（「パッケージ」）との間で回帰分析がおこなわれた（$n=9\times3=27$）。「分配」は，「変異」（$r=0.78$, $p<0.00001$）と「パッケージ」（$r=0.67$, $p<0.00001$）の両方と強い正の相関を示した。しかし，食物の種類別に，相関係数を計算すると，「分配」と「パッケージ」の間には強い正の関係がみられた（$r=0.74$, $p<0.001$）が，「分配」と「変異」の間には有意な相関がみられなかった（$r=0.48$, $p<0.18$）。これらから，分配の予測にはパッケージ・サイズのほうが優れているといえる。Aché 自身にとって，パッケージ・サイズにおける違いのほうが，家族間の獲得量の違いよりも見積もりやすいからであろう。

また，家族による資源獲得量と摂取量の比較から，1家族における1日のエネルギー摂取量の変動（標準偏差）は，食物を分配することによって67%減少したことになる。また，分配の効果を評価するために，食物（エネルギー）摂取量と栄養状態（適応度の構成要素）の関係をあらわす簡単なモデルが考案された。このモデルでは，成人1人1日あたり 5,000 kcal のエネルギー（子どもはその半分とする）を摂取すると栄養状態の得点が最高点の125となり，両者は正比例すると仮定する。また，栄養状態の得点が125に達した後は，さらにエネルギー摂取量が増えても得点は打ち切りとす

る。したがって，ある家族のその日のエネルギー獲得量が，家族のメンバー1人あたりの得点が125を満たす量を超えた場合，その余剰分は分配されるとする。夫婦と子どもからなる核家族の栄養状態の得点は，採集物（全摂取エネルギーの8.4%を供給）だけが分配される場合，ハチミツ（同24.4%）だけが分配される場合，肉（同67.2%）だけが分配される場合，すべての食物資源が分配される場合，の4通りの場合を分配されない場合と比べると，それぞれ，0%（分配されない場合），20%，40%，80%の割合で増加した。食物タイプ別にみると，総エネルギー摂取量に占める割合が高いものほど，分配による栄養状態の増加率が高く，また実際の観察でも家族外に分配される比率が高い，すなわち，エネルギー供給源として重要な食物ほどより多く分配されるという傾向が示された（Kaplan and Hill 1985; Kaplan, Hill, and Hurtado 1990）。

一方，Hawkes は Aché の男の狩猟への偏りを「リスク選好的」戦略として説明する。男は，長期的に見た場合平均エネルギー収益率を高めることができる植物性食物の採集を無視する傾向があるが，収益率の変動の大きい（リスクの大きい）狩猟によって時折，価値の高い（タンパク質と脂質にも富む）大きな食物の塊（肉）を持ち帰り，バンド中に分配する。この「誇示（show-off）」行動に対して女が性交渉で報いるならば（その結果として，その男の子どもが生まれる確率が高くなり，ひいては適応度を高める），男たちは毎日より多くの時間を狩猟に費やす（積極的にリスクを求める）ことになろう。これは，配偶をめぐる競争の形として，男を刺激して頻繁に狩猟へ行かせるための十分な誘引となろう。Hawkes は，狩猟に集中する男の採食活動パタンはたとえそれが平均収益率を下げても進化的安定戦略になり得る，とゲーム理論を用いて主張している（Hawkes 1990; 1991; 1992; 1993）。このことは，食物選択の決定は食物の性質または食物獲得活動のみならず，他の目標や活動にも基づいていることを示唆する。採食活動は，それの社会的背景をぬきにして，栄養的要求と採食活動の制約による分析のみでは十分に理解することはできない（Kelly 1995: 108）。

4. 栄養の制約と通貨の問題

生物学における最適採食理論の研究は，主に肉食や昆虫食の動物があつかわれてきた。これらの餌は捕食者に必要なほぼ完全な栄養素を含んでいるので，食物中の栄養素はあまり問題にされてこなかった。さらに，植物性食物に比べれば，動物性食物は種類によって栄養構成にそれほど大きな違いがない。したがって，肉食や昆虫食の動物の採食行動を分析する場合には，食物の栄養の代表としてエネルギーを「通貨」に選ぶことにそれほど問題はない。たとえば，エネルギー収益率の最大化モデルにおい

て，通貨をタンパク質に替えても（タンパク質収益率の最大化），捕食者の予測される最適行動に違いはないであろう。エネルギーは他の栄養素に比べて使いやすいので「通貨」として用いられてきている。

しかし，植物性食物は種類によって栄養構成がきわめて変異にとみ，しかもすべての必須栄養素（とくに，必須アミノ酸，ビタミン類，無機質）を含むものはほとんどないので，植物食動物は複数の種類の食物を組み合わせて摂取しなければならない。したがって，食餌の評価には複数の「通貨」（栄養素）が必要となる。雑食動物も同様であり，その食餌の栄養学的評価と採食行動の予測はさらに複雑なものとなろう。

人間は雑食動物であり，しかも生息環境と生業形態を反映して集団間における食物構成に莫大な変異がみられることが人間の特徴である。最適採食モデルを人間の行動に適用することに対する批判の1つは，食物資源の効用をエネルギーのみに還元（「通貨」として使う）することである（Keene 1981; 1983; Jochim 1983; Sih and Milton 1985）。これらの批判者は，採食活動において他の栄養素，あるいは資源の食物以外の効用（たとえば毛皮など）がエネルギーと同等，ないしはそれ以上に重要な場合には，エネルギー収益率に依存したモデルは誤った予測を生み出すと指摘している。前述したように，Aché, Hiwi, または Semaq Beri の男は狩猟中に遭遇するヤシやイモを無視することによって，エネルギー収益率の最大化から離れて，タンパク質や脂質（狩猟動物）への偏りを示す（Hill *et al.* 1987; Hill 1988; Kuchikura 1987）。ペルーの狩猟採集民の Yaminahua は，乾期の間3つの主要な食物タイプ（野生のバナナ，カイマン，数種の魚類）を利用するが，食餌に魚類を含めることによって全体のエネルギー収益率を低下させている（Hill and Kaplan 1989）。バナナとカイマンだけを利用すれば，平均エネルギー収益率は最大化されたであろう。すべての南米の焼畑農耕民は，摂取エネルギーの大半を農耕から得ているが，大部分の集団では農耕よりも多くの時間を狩猟漁撈に費やしている（Hames 1989）。ニューギニア高地の集約的なブタ飼育では，ブタ肉は日常的な食餌におけるエネルギーの10%にも満たないが，農作物の半分以上が餌として使われている（Kuchikura 1994: 64）。餌のための農作物生産を考慮に入れると，ブタ飼育のエネルギー投入と収益の差は大きなマイナス値となる。このように，エネルギーの収益性は低いがタンパク質・脂質に富む資源の利用への偏りは他の多くの人間集団でみられる。

食餌を複数の「通貨」（栄養素）で評価するモデルとして，線形計画法（linear programming）を用いたものと無差別曲線（indifference curve）を用いたものがある。

線形計画法

ミクロ経済学で発達した線形計画法は，ある制約のもとで，ある目標を達成するために競合する活動間で資源（労働，エネルギー，素材，現金，土地など）をいかにして最適なやり方で配分するかの問題を解く方法である（Reidhead 1979）。必要最小限の効用を得るために資源の投入（input）を最小にすることを目標にする最小問題（minimization problem）と制約のもとで最大の効用（output）を生み出す最大問題（maximization problem）がある。ここでは，人類学においてもっとも一般的に用いられている「食餌問題（diet problem）」のうちの最小問題を主にあつかう。食餌問題における最小問題の目標は，最小のコストで最低必要な栄養（所要量）の満たす利用可能な食物の組み合わせをみつけること，あるいは労働投入（時間または消費エネルギー）を最少にする食物獲得活動間での労働配分をみつけることである。一方，最大問題の目標は，生息環境における食物資源の利用および採食者側の能力における制約（獲得コスト，活動時間，生理的能力など）のもとで得られる栄養を最大にする食物の組み合わせ，あるいは労働配分をみつけることである。

食餌問題（最小問題）を公式で表わすには，（1）食物資源 j の単位あたりの獲得コスト c_j，（2）食物資源 j に含まれる単位あたりの栄養素 i の量 a_{ij}，（3）栄養素 i の最低必要量 b_i，を定めなければならない。制約は栄養素の最低必要量であり，次の式で表される。

$$\sum_{j=1}^{n} a_{ij} \cdot x_j \geqq b_i \qquad (i=1, 2, \cdots, m) \tag{1}$$

x_j は食物資源 j の量であり，この制約のもとで，最小問題は以下の式であらわされるコスト（目的関数）z を最小にする x_j をみつけることである。なお，$x_j \geqq 0$（j=1, 2, …, n）を満たしていなければならない。

$$z=\sum_{j=1}^{n} c_j \cdot x_j \tag{2}$$

なお，最大問題は，目的関数，係数，制約の定義が異なってくる。たとえば，目的関数をエネルギー摂取量とし，制約を1日における利用可能な最大採食時間や摂取可能な最大食物量（胃の容量）などと定める。変数は最小問題と同じ食物資源の単位重量であるが，目的関数の係数 c_j は単位重量あたりのエネルギー量，制約の式の係数は資源の単位重量あたりの獲得時間や消化速度などとなり，制約の式の不等号が逆向きになる。

最小問題の解法について数値を用いて説明しよう。1人の採食者が1日 2,000 kcal

のエネルギーと 65 g のタンパク質を最低必要とすると仮定する。架空の食物 x_1 と食物 x_2 につき 1 kg 中に含まれるエネルギー量をそれぞれ 2,000 kcal と 1,000 kcal とし，またそれらの食物が 1 kg 中にふくむタンパク質の量をそれぞれ 50 g と 100 g とする。1 kg の食物 x_1 と食物 x_2 を得るの要する時間は，それぞれ 2 時間と 3 時間とする。問題は，最少の採食時間で 1 日の最低必要量を満たすには，食物 x_1 と x_2 をそれぞれ何キログラム採取すべきかの最適組み合わせを見つけることである。式で表すと，次の目的関数

$$z(\text{採食時間})=2x_1+3x_2$$

を，以下の制約をあらわす不等式を解くことによって得られる。

$$x_1 \geqq 0,\quad x_2 \geqq 0$$
$$2{,}000x_1+1{,}000x_2 \geqq 2{,}000$$
$$50x_1+100x_2 \geqq 65$$

これらの制約条件を満たすような点 (x_1, x_2) を図示すると，図17の網かけ部分（可能解 feasible solution）になる。ここでは，エネルギーとタンパク質の制約をあらわす直線の交点が z を最少にする解である。x_1 は 0.9 kg, x_2 は 0.2 kg となり，z は2.4時間（$0.9\times2+0.2\times3=2.4$）となる。

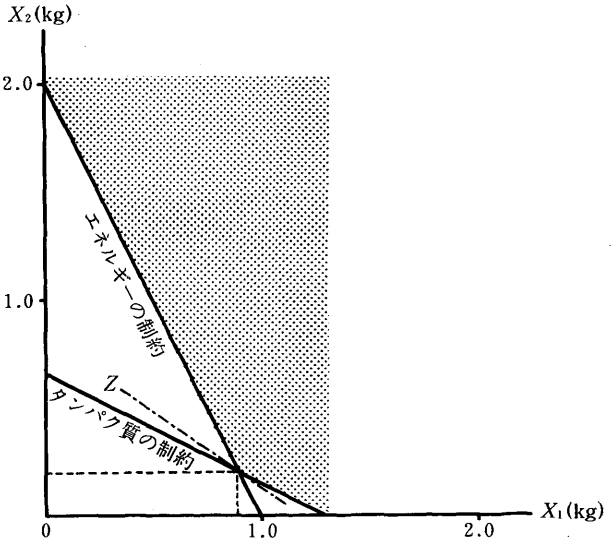


図17　線形計画法のグラフによる解法。

この例題は，食物の種類と制約がそれぞれ2つのもっとも簡単なものであるが，食物の種類と制約をどれだけ増やしても，計算が複雑にはなるが解を見つけることができる。実際のフィールド調査で得られたデータに基づく研究事例を見よう。

Machiguenga Johnson と Behrens は，Machiguenga は栄養的に「バランスのとれた食餌」を得ることを目指して食物獲得活動の決定をおこなっているという仮説を検証するために線形計画法を用いた。かれらは，エネルギーと9種類の栄養素（タンパク質，カルシウム，リン，鉄，ビタミン A，チアミン，リボフラビン，ニコチン酸，ビタミン C）の最低必要量を最小のコスト（食物獲得に費やすエネルギー量）で得るために，3種類の食物資源（狩猟・採集による陸生の野生動植物，漁撈による水生資源，焼畑農耕による農作物）の最適な構成比率を求めた。エネルギーおよび栄養素の最低必要量は WHO/FAO の定めた基準が用いられた。コストを最小にする解は農作物だけを利用することであった。農作物生産のコストは，水生資源と陸生の野生動植物の獲得コストと比べるとそれぞれ 1/9 と 1/14 であるため，このような解が得られるのは当然である。しかし，農作物の72%を炭水化物以外の栄養素が乏しいマニオクで占められているために，制限栄養素（この場合はビタミン A）を農作物だけで満たそうとすると，エネルギーを最低必要量の2.6倍も摂取することになる。これは，実際の摂取量の2倍をこえるマニオクを摂取しなければならないことを意味し，おそらく消化能力（胃の許容量）を超える，現実的には不可能な解であろう。また，この解は，観察された労働投入量（エネルギー消費量）とその配分パタンの両方との間に大きな隔たりがあることを示す。しかし，農作物の構成比率を変えることによって，農作物だけでエネルギーの異常な過剰摂取に陥らずとも必要な栄養を満たすことも可能である（Johnson 1980: 30）。

そこで，さまざまに条件を変えて求められた最適解が実際の観察と比較された（表9）。Machiguenga の利用する食物資源における制限栄養素はエネルギーやタンパク質ではなく，微量栄養素，とくにビタミン A とリボフラビンである。3種類の食物源を利用し，エネルギーの大半を農作物に依存するという実際のパタンに線形計画法モデルの解を近づけるには，陸生の野生資源（狩猟採集）と水生資源の利用に上限をもうけ，ビタミン A の制約を除く必要がある（解5）。このように，さまざまな条件を設定しても，線形計画法の解と実際の観察との乖離は大きいので，Machiguenga の生業活動における決定を労働効率の最大化だけでは説明できないという結論が得られた（Johnson and Behrens 1982）。

表9　線形計画法による Machiguenga の最適資源利用[1)]

解	制約の変更	労働エネルギーの配分（%）			エネルギーコスト[2)]	制限栄養素
		狩猟採集	漁撈	焼畑		
観察		22.6	22.2	55.2	9.90	
0		0.0	0.0	100.0	7.16	（エネルギーの過剰摂取）
1	エネルギー摂取量＝観察値（c1）	86.0	0.0	14.0	15.23	
2	c1, 狩猟採集資源＝観察値を上限（c2）	46.4	0.0	53.6	4.90	ビタミンA
3	c1, c2, ビタミンAを除く	0.0	79.2	20.8	10.00	リボフラビン
4	c1, 漁撈資源＝観察値を上限（c3）	65.4	17.4	17.2	12.64	リボフラビン
5	c1, c2, c3, ビタミンAを除く	32.9	31.8	35.3	6.93	リボフラビン
6	c1, c2, c3, ビタミンA, リボフラビンを除く	0.0	4.0	96.0	2.83	ニコチン酸
7	c1, c2, c3, ビタミンA, リボフラビン, ニコチン酸を除く	0.0	0.0	100.0	2.73	

1) Johnson と Behrens (1982) の表Ⅸを改変。
2) 1世帯が1年間で食物獲得に費やしたエネルギー（$\times 10^5$ kcal）。

Johnson らは生業活動における決定に関わる数量化できない要因として，食物供給の保証（security），単調で骨の折れる労働（drudgery: すなわち，焼畑農耕の作業よりも森林での狩猟を好む），食物の多様性（diversity）と味覚（taste）について検討した。結果として，Machiguenga の生業パタンは，最小のコストによって得られる栄養的にバランスのとれた食餌という基準だけで単純には決定されてはいるのではない。むしろ，Machiguenga は最低限必要な栄養を満たしたうえで食餌（および食物獲得活動）に関するそれ以上の欲求を満たそうとしていることが明らかにされた（Johnson and Behrens 1982: 187–188）。

このように質的な要因が生業活動の決定に関与し，線形計画法モデルの予測と実際のパタンの不一致を生み出しているようだ。線形計画法によるモデルの有用性は，モデルの予測と実際の観察データの一致（仮説の検証）を求めることよりもむしろ，その乖離の検討から生業活動における意思決定の実態を探求することにあるということを，この研究は示唆している。

!Kung　Belovsky は，Lee（1979）の調査データを用いて，!Kung の採食活動を予測するために線形計画法を適用した。問題とされたのは，栄養摂取の最大化（最大問題）と採食時間の最少化（最小問題）の2つである。食物の種類は，採集で得られる植物性食物と狩猟による肉の2種類である。最小問題では採集活動と狩猟活動への最適時間配分が求められた。最大許容量としての上限の制約は，1日に可能な採食時間と消化能力の2つである。前者は，Lee のデータが収集された冬期の環境条件と熱生理学に基づく熱収支から推定された（1日393分）。また，1日に摂取できる食物量の制約である消化能力は，胃の収容能力と定義された（700 g）。下限の制約（WHO/FAO の基準による最少必要量）は，エネルギー（成人1人1日あたり 1975 kcal）とタンパク質（60 g）である。これらの制約を数式であらわすと以下の通りである。

$$0.34H+0.42G \leqq 393 \text{（分）} \tag{1}$$

$$H/1+G/1.5 \leqq 700 \text{（g）} \tag{2}$$

$$3.0H+3.05G \geqq 1{,}975 \text{（kcal）} \tag{3}$$

$$0.15H+0.12G \geqq 60 \text{（g）} \tag{4}$$

ここで，H と G は，それぞれ肉と植物性食物の重量（単位はグラム）をあらわす変数であり，式（1）の係数は，食物の単位重量を獲得するのに要する時間（分）である。式（2）において，摂取された肉の消化管における回転率は1日1回であるが，植物性食物の回転率は1.5回/日と仮定されている。式（3）と（4）の係数は，それぞれの食物における単位重量あたりのエネルギーとタンパク質の含有量である。

成人の採食者個人が食物の獲得と消費の単位である場合（採食者が自分自身だけのために採食する）と家族（成人男女と被扶養者の子ども）がそれらの単位である場合（成人1人あたり成人換算で0.54人の被扶養者をかかえているので，エネルギーとタンパク質の最低必要量は1.54倍，胃の収容力は 879 g と増加し，また子どもは植物性食物の処理の手伝いをするので式1の G の係数が小さくなり0.35となる）について，解が求められた（図18）。栄養摂取が目的関数（エネルギー：$Z=3.0H+3.05G$，またはタンパク質：$Z=0.15H+0.12G$，しかしエネルギーが最大化される，または最低必要量が満たされるならばタンパク質も自動的にそうなるのでタンパク質は制限要因にはならない）ならば（最大化の問題），採食時間と胃の収容力が制約であり，採食時間が目的関数（$Z=0.34H+0.42G$）ならば（最小問題），エネルギー摂取が制約となる。観察データとの比較において，家族を単位とした場合におけるエネルギー摂取の最大化の予測が観察データにほぼ精確に合致する。すなわち，家族内での採食活動に

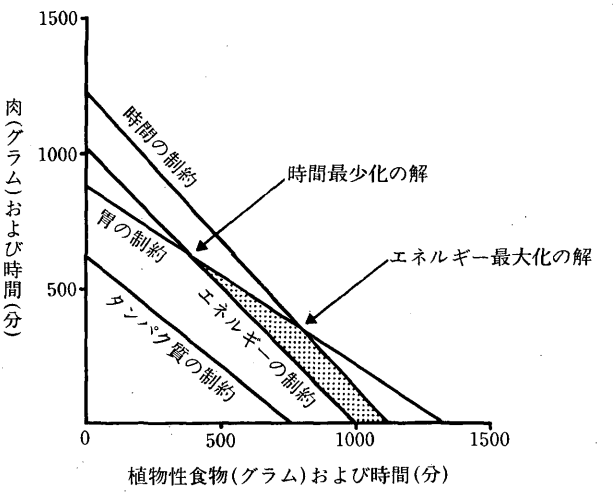


図18　線形計画法による !Kung の採食戦略の予測（Belovsky 1987 の図 3 より）。

おける性分業（男の狩猟と女の採集）と食物の分配を基本とするモデルによる予測のほうが個人を単位とした採食モデルの予測よりも観察と一致する（表10）（Belovsky 1987）。

しかし，!Kung の調査データに線形計画法を適用する場合，さまざまな問題点が持ち上がる。まず，食物資源の栄養素の含有量，獲得効率，食物の消化速度，1日の可能な採食時間などのパラメーター（制約の式の係数）の精確な推定値が必要であるが，Belovsky は，モデルのパラメーターがほんの10%変わることによって食餌における肉と植物性食物の割合の予測が劇的に変わることを示した。!Kung のモデルでは肉の栄養構成の推定に既存の牛肉の栄養構成表を用いているため，肉のエネルギー含有率が実際よりも高めに，タンパク質含有率が低めに推定されている可能性が高い。家畜の肉に比べて，野生動物の肉は一般的に脂肪分が少ないので，単位重量あたりのエネルギー含有率が低く，タンパク質含有率が高い傾向にある（Dwyer 1983; Ohtsuka *et al.* 1984; Hongo and Ohtsuka 1993）。たとえば，Belovsky のモデルにニューギニアのイノシシのエネルギーとタンパク質の含有率を当てはめると（おそらく !Kung の狩猟動物に適用するには牛肉よりも適当であろう），エネルギー最大化と時間最少化の解は両方とも植物性食物だけを利用することとなり，観察されたパタンとは大きく異なってしまう。また，このモデルの予測と観察パタンの一致（エネルギー最大化の戦略が肉と植物性食物の比率，およびエネルギーとタンパク質の摂取量）が依拠している採食時間と消化管の収容力について仮定された上限値は実際よりもかな

表10　!Kung の食餌の線形計画法による予測[1)]

	採食者個人[2)]	採食者と被扶養者[3)]
観察値		
植物性食物：単位＝g,（%）	510(69)	785(69)
動物性食物（肉）：単位＝g,（%）	230(31)	354(31)
エネルギー（kcal）	2244	3456
タンパク質（g）	95	147
採食時間（min/day）	363	363
最大問題（エネルギー摂取の最大化）		
植物性食物：単位＝g,（%）	806(83)	771(68)
動物性食物（肉）：単位＝g,（%）	160(17)	362(32)
エネルギー（kcal）	2938	3438
タンパク質（g）	121	147
採食時間（min/day）	393	393
最小問題（採食活動時間の最小化）		
植物性食物：単位＝g,（%）	0(0)	426(42)
動物性食物（肉）：単位＝g,（%）	658(100)	594(58)
エネルギー（kcal）	1975	3080
タンパク質（g）	99	140
採食時間（min/day）	224	349

1) Belovsky (1987)。
2) 成人の採食者個人が食物獲得と摂取の単位。
3) 被扶養者は成人換算で0.54人。

り低く設定されている可能性がある（Kaplan and Hill 1992: 190）。採食活動時間の上限は熱収支に基づいて計算されているが，熱の損失を補うために余分なエネルギーの消費やたき火にあたることによる活動時間の延長は考慮されていないし，実際に!Kung は1日の採食活動時間がこの制約を超える（とくに長時間の狩猟）ことがよくある。また，モデルの最大食物摂取率は現代の狩猟採集民の間で観察されているよりもはるかに低く設定されている。したがって，予測された食餌は両方の上限の制約にきわめて敏感であるので，このモデルおよび得られた解には問題がある。

Netsilik Eskimo　Keene は，Netsilik Eskimo における植民者との接触前後の食餌を予測するために線形計画法を使った。利用可能な12種類の資源に基づき，エネルギー，およびタンパク質，脂質，炭水化物，カルシウム，ビタミン A，チアミン，リボフラビン，ビタミン C，鉄を含む9種類の必要栄養素，さらに食物以外の必要品である毛皮の最低必要量を制約として，最少のエネルギー・コストで得られる食餌を月ご

とに復元した。資源獲得に要するエネルギー・コストは，Jochim（1976）が開発した手法と民族誌のデータから得られた各資源の移動性，密度，集合の程度および資源獲得可能な最大距離を使って推定された。すなわち，資源の移動性（mobility）を資源密度で割り算することによって得られた資源探索コストと，捕獲までの最大距離を集合程度で割り算することによって得られた追跡（pursuit）コストを合計したものにリスク係数を掛けることによって，資源獲得のエネルギー・コストが計算された。モデルが予測した毎月の食餌を民族誌データからの実際の食餌と比較したところ，両者の間にある程度の一致はあるものの，かなりの差異もみられた。実際の食餌では，エネルギーとタンパク質の両方とも最低必要量を越えて摂取されているが，エネルギーとタンパク質を最低必要量しか摂取しない食餌では，カルシウムとビタミンCが不足することが予測され，このモデルには含まれていない他の微量栄養素の不足も示唆された（Keene 1979）。

Semaq Beri　私は，線形計画法モデルを用いて，保留地で定住生活をおくる以前とそれ以降における Semaq Beri の生業パタンの変化を検討した。彼らはマレー半島の他の狩猟採集集団と同じように，野生動植物資源，時折作る小規模な焼畑，周辺農民や業者との森林産物の交易，農作業の手伝い，賃労働，政府の援助などを「日和見主義的（opportunism）」に利用している（Endicott 1984; Benjamin 1985; Kuchikura 1987）。線形計画法モデルでは，エネルギーとタンパク質について WHO/FAO の基準による最低必要量（タンパク質では量のみならず質を考慮し，栄養学的に推奨されている40%の動物性タンパク質構成を採用した）を制約（下限）とし，さまざまな追加条件のもとで最少時間によって制約を満たす資源の組み合わせが求められた。また，生産と消費の基本的単位である（核）家族が分析の単位とされた。これらの解と観察されたパタンとの比較において Semaq Beri の生業活動の意思決定が検討された。森林産物の交易，農作業の手伝い，および賃労働については，現物支給された農作物，または得た現金で購入された食物に基づいて獲得コストが推定された（表11）（Kuchikura 1987; 1988b）。

定住後（調査時）の資源利用については，政府の援助食糧の有無，トウや香木の採集で得た現金の用途など条件を変えて，最適解が求められた。政府の援助と現金の用途（現金収入の39%が食糧の購入に使われた）を現状のままとすると，狩猟漁撈と森林産物の採集だけに時間を配分すべきという解が得られた（解1）。この時間配分パタンは，追加条件が焼畑と政府援助がない場合と森林産物の採集で得た現金をすべて

食物の購入にあてた場合にも当てはまり（解4と6），定住後に進行したトウ採集の強化を予測するものであった。最初の調査（1978/1979年）は定住開始直後に行なわれたが，その12年後の短期間の再調査時には焼畑も政府の食糧援助もなくなり，食物入手におけるトウ採集への依存が強まっていた。保留地ではほとんどすべての食物を

表11　線形計画法による Semaq Beri の生業諸活動への最適時間配分[1]

対象	解	制約の変更	時間配分（min/day）						
			狩猟漁撈	ヤム採集	果実採集[2]	農耕[3]	トウ採集[4]	賃労働手伝い[5]	合計
観察値[6]			126	13	—	65	58	—	262
調査時	1		21	0	—	0	160	—	181
1978/79	2	トウ採集＝観察値（58分）	27	0	—	153	58	—	238
	3	政府援助除く，トウ採集なし	44	0	—	309	0	—	353
	4	政府援助除く，農耕なし	32	0	—	0	205	—	237
	5	政府援助除く，農耕なし，トウ採集なし	44	349	—	0	0	—	391
	6	政府援助除く，トウ採集で得た現金をすべて食物購入に使用	29	0	—	0	81	—	110
定住前[7]	7		44	0	0	44	0	0	88
	8	エネルギー摂取を最低必要量に設定（c1）	44	0	83	9	0	0	136
	9	c1，果実採集なし	44	0	0	10	104	0	158
	10	c1，果実採集なし，トウ採集なし	44	0	0	10	0	155	209

1) Kuchikura（1987）の表59を改変。
2) 定住以前のパハン州時代における主食となる野生コバラミツの採集。
3) 定住前はキャッサバの単作。
4) 購入された食物に基づいてコストを計算。定住前と後ではトウの価格が異なるためコストも異なる。
5) 定住前におけるマレー農民の主に農作業の手伝いによる農作物の入手。得られた農作物の基づきコストを計算。
6) 制約：
エネルギー　$997X_1+1020X_2+1535X_4+3360X_5 \geqq 6033$（7970：政府援助除く）
タンパク質　$185X_1+15X_2+19X_4+64X_5 \geqq 114$（142）
動物性タンパク質　$185X_1+7X_5 \geqq 53$（57）
のもとで，Z（活動時間）$=2.38X_1+0.77X_2+1.03X_4+1.48X_5$ を最小にする解を求める（X_1＝狩猟漁撈，X_2＝ヤム採集，X_3＝果実採集，X_4＝農耕，X_5＝トウ採集，X_6＝賃労働／手伝い）。
7) 制約：
エネルギー　$997X_1+1020X_2+940X_3+3520X_5+3520X_6 \geqq 7970$
タンパク質　$185X_1+15X_2+17X_3+7X_4+70X_6 \geqq 142$
動物性タンパク質　$185X_1 \geqq 57$
Z（活動時間）$=2.38X_1+0.77X_2+0.35X_3+0.06X_4+1.87X_5+2.78X_6$

トウ採集で得た現金による購入に頼り，トウ採集キャンプでは動物性食物を狩猟漁撈で補うというパタンへと変化していた（口蔵 1995; 1998）。政府の援助食糧と購入食物を除くという条件をつけると，狩猟漁撈と焼畑だけに依存するという山岳地の Senoi 系焼畑農耕民（Temiar や Semai）の生業パタンとなる（解 3）。また，ヤムが利用されるのは，農作物や購入（交易）食物が利用できない場合に限られる（解 5）。

定住以前には，パハン州奥地のマレー村落の近くでキャンプし，マレー村民の求めに応じた森林産物（トウ，屋根やマットの材料，照明用の樹脂などの生活品や薬草）の採集や農作業の手伝いで得た食物（マレー人の栽培するコメやバナナなど），時折自分たちで作る焼畑の農作物（ごく小さな畑を開墾し，世話を要せず獣害の少ないキャッサバだけを栽培），トウ業者からの購入食物などを，入手可能なときにその都度利用していた。これらのパタンは，解 9 と解10に対応する。また，当時の彼らは，果実の季節（8～11月）になるとマレー村落周辺から離れてさらに上流域で主食となる野生のコパラミツ（*Artocarpus interger*）の採集と狩猟漁撈からなる生活を送っていた（解 8）。この時代の線形計画法モデルの解において，生業活動時間が最少になるのは，狩猟漁撈とキャッサバ栽培に集中する解である（解 7）。しかし，この解ではエネルギーを最低基準の2.5倍摂取しなければならないので不適切である。モデルの予測では無視されている野生のヤムイモは，定住前には他の主食（マレー農民からのコメやバナナ，トウ採集による購入されたコメや小麦粉，および焼畑のキャッサバ，コパラミツ）の補助として 1 年中採集されていた。しかし，Semaq Beri のヤムイモへの依存度は，ラクンタン州の狩猟採集民である Batek のそれ（エネルギーの約40%）よりは当時においてもはるかに低かったであろう（Endicott and Bellwood 1991）。

モデルによる予測と観察パタンの間のもっとも大きな差異は狩猟漁撈に費やす時間である。動物性タンパク質の最低基準量の制約をはずすならば，この違いはさらに大きくなる。すなわち，モデルの予測と比べると 3～6 倍の時間を実際には費やしていたことになり，生業活動の意思決定において，最小問題モデルの仮定（生業活動時間の最少化）に反する動物性食物獲得への偏重は明らかである。WHO/FAO の基準と比べると，Semaq Beri のエネルギー摂取量は 7 %上回るだけであったが，タンパク質摂取量は 2 倍近くであった。

ニューギニア高地民 Huli　私は，パプアニューギニア高地の集約的なサツマイモ栽培とブタ飼育を特徴とする Huli における現金獲得を含む生計維持戦略を線形計画法

モデル使って検討した。Huli の農作物とブタは自給用であると同時に地域のマーケットでも販売され，得た現金で外来食物（コメ，小麦粉製品，および魚と肉の缶詰）が購入される。ブタは農作物（ほとんどがサツマイモ）を餌として飼育され，エネルギー換算で収穫の58%がブタの飼料として使われた。1家族のエネルギーとタンパク質の摂取量を制約として，生業活動（農耕とブタ飼育）時間および耕作面積を最小にする3種類の食物（農作物，ブタ肉，購入食物）の組み合わせが線形計画法で求められた

表12　線形計画法による Huli の最適食物構成と土地利用

解 （制約の変更）	食物タイプの構成（kg）			時間配分（hr/day）[2]			必要耕地面積[3] （ha）
	農作物 (X_1)	ブタ肉 (X_2)	購入食物 (X_3)	農耕	ブタ飼育	合計	
1	9.17	—	—	3.21	—	3.48	0.273
2	5.33	—	0.46	S: 5.31	—	5.31	0.469
（エネルギー摂取を最低必							(0.310)
要量に設定）				P: 4.21	0.79	5.00	0.371
				(2.35)			(0.212)
3	5.89	0.27	—	4.91	0.96	5.87	0.431
（購入食物を除く）				(2.84)			(0.255)
4	—	—	2.33	S: 17.64	—	17.64	1.578
（購入食物だけを摂取）							(1.578)
				P: 12.09	4.07	16.16	1.082
				(12.09)			(1.082)
5	—	2.40	—	26.66	8.57	35.23	2.271
（ブタ肉だけを摂取）				(26.66)			(2.271)
観察値[4]	5.75	0.03	0.21	5.95	1.23	7.18	0.499
				(3.44)			(0.302)
				S: 3.89	0.11	4.00	0.339
							(0.168)
				P: 3.41	0.46	3.86	0.295
				(1.08)			(0.124)

[1] Kuchikura（1999）の表9より。分析単位は家族とし，制約と目的関数は以下の通り。
$1051X_1+2910X_2+2996X_3 \geqq 6974$（エネルギー）
$12X_1+145X_2+100X_3 \geqq 88$（タンパク質）
Z(活動時間)$=0.38X_1+14.28X_2+7.02X_3$

[2] S: サツマイモを市場で販売して食物の購入資金を得る場合。P: ブタ肉を市場で販売して食物の購入資金を得る場合。括弧内の数値はブタの飼料（サツマイモ）の生産に要する時間。

[3] 農作物 1 kg を毎日生産するのに要する畑の面積は 0.030 ha，ブタ肉 1 kg を毎日生産するに必要な飼料を生産するのに要する耕地は 0.949 ha であり，外来食物 1 kg を購入するために販売するサツマイモを栽培するのには 0.680 ha，またそのための販売用のブタ肉を生産（飼料の栽培）するには 0.466 ha の耕地を必要とする。括弧内の数値は，販売用のサツマイモ，またはブタ肉生産のための飼料を生産するのに要する耕地面積である。

[4] 点線以下の数値は，観察された食餌を得るために必要な時間と耕地の理論値。

（表12）。購入食物のコストは，その単位量の購入に必要な農作物またはブタ肉の生産に要する時間と耕作面積で測られるが，農作物とブタ肉を売る場合ではコストが異なり，農作物を直接売るよりも，農作物を飼料として使いブタ肉を生産して売るほうが低コストとなる。時間と耕作面積を最小にする解は，ブタを飼育せずに農作物だけを利用することである（解1）。この解では，時間，耕作面積ともに観察値の約1/2ですむが，エネルギーの摂取過剰となる。したがって，エネルギー摂取量を最低必要量に設定すると，農作物と購入食物を利用する解が得られる（解2）。この場合，前述のように農作物を売るよりもブタ肉を売るほうが時間も耕作面積も少なくてすむ。しかし，この解の問題点は，市場での需要の少なさのために食物購入に十分な現金を稼ぎ出すことができないことである。実際には解が求める金額の1/4しか得られなかった（口蔵 1996; Kuchikura 1999）。

このような限界を考慮すると，調査時の購入食物は最適量の1/2であるが，これに少量ではあるがブタ肉が加わるという観察された食餌は最適に近いものであろう。しかし，観察された食餌を得るために計算された必要時間と耕地面積（表12の観察値の点線以下の数値）は，実際よりもかなり少ない。ブタ肉を売る場合と比較すると，時間と耕作面積の理論値は実際のそれぞれ54%，59%である。観察値と理論値の差は，理論的に（自給用に）必要とされる飼育頭数を超えたブタの過剰飼育にある。ニューギニア高地では，ブタは自給用食物としてよりもむしろ，婚資，賠償，儀礼などの社会的目的で使われる交換財としての重要性をもつ。したがって，自給用食物としての必要量よりもはるかに多くのブタが飼育されている。また，摂取食物のほとんどをサツマイモが占めるニューギニア高地の食餌では，コメや小麦粉のような穀物や動物性食物の缶詰などの輸入食物は栄養，とくにタンパク質の改善にきわめて有効な効果をもつ（Dennett and Connell 1988）。

無差別曲線と栄養相補モデル（nutrient complementarity model）

ミクロ経済学における合理的な消費者がとる経済的行動の分析方法の1つが，効用（utility: 財・サービスの消費から得られる満足のレベル）を最大にする複数の財・サービスの消費計画を予測する無差別曲線（indifference curve）による分析である。

たとえば，消費者が選択可能な2種類の財，X と Y があり，それぞれの価格をそれぞれ p, q とし，そして決まった予算額 I を費やして，財 X を x 量，財 Y を y 量購入するとする（図19）。X と Y 軸の座標平面上の第1象限は，X と Y の無限の組み合わせとそれによる効用を表す領域（商品空間 commodity space）であり，予算 I

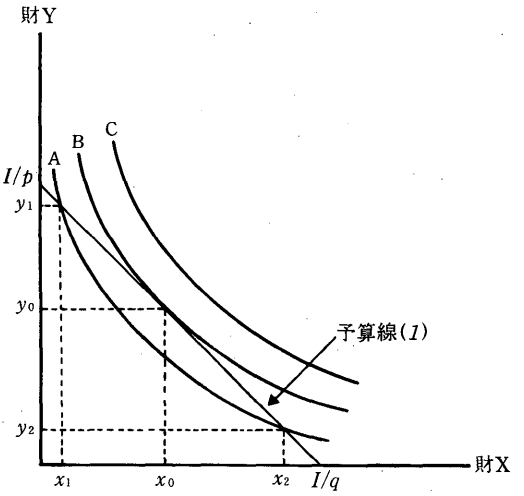


図19　無差別曲線と効用の最大化。

で購入できる X と Y の関係は，直線 $px+qy=I$ であらわされる。これは，予算線（budget line）または予算制約（budget constraint）とよばれる。x と y の組み合わせ（無数にある）のうち，効用が等しいものは「無差別である（indifferent）」といわれる。このように，消費者にとって同じ効用が得られる（無差別になる）点（組み合わせ）を結ぶ軌跡が曲線になる場合，その曲線が無差別曲線とよばれる。異なる効用を生み出す組み合わせは，異なる無差別線上に存在する。無差別曲線は，図に示されるように，原点に向かって凸の形をしていて，原点を除く商品空間上のあらゆる点にはそこを通る無差別曲線が必ず存在する。これら無数の無差別曲線は，けっして交わることのない等斜曲線（isocline）である。そして，原点から離れるほど無差別曲線のもつ効用が大きい。各効用に対応する無差別曲線が描かれている図を無差別曲線図（indifference map）という。

上記の条件のもとで，効用を最大にする x と y の組み合わせは，予算線とある無差別曲線の接点である。図19において，予算線上の3点 (x_0, y_0)，(x_1, y_1)，(x_2, y_2) のうち，(x_1, y_1) と (x_2, y_2) は曲線 B よりも効用の小さい曲線 A 上にあり，これら2点での効用は (x_0, y_0) の効用よりも小さい。A と B の間，および A と原点の間にある無数の無差別曲線と予算線の交点における効用はどれも (x_0, y_0) よりも小さい。

Hill は，消費者行動における財・サービスを利用可能な食物資源（ここでは，肉，すなわち動物性食物と植物性食物の2種類）に，予算を採食活動に利用できる時間に，そして価格を食物資源の収益率に置き換えて，人間の採食活動に無差別曲線による分

析を試みた。効用は適応度またはそれと相関するものと仮定された。2つの財が無差別曲線の形をとるかどうかは，それらの性質による。その性質が，完全に代替可能（substitutable）である（図20-A），または完全に相補的（complementary）である（図20-C），という両極端の性質の中間にある場合，すなわち部分的に代替可能であり，部分的に相補的である場合に2つの財は無差別曲線の形をとる（図20-B）。前者は10%の砂糖水と20%の砂糖水，後者はボルトとナットのような場合である。食物は，種類によって多量栄養素（炭水化物，タンパク質，脂質）と微量栄養素（ビタミン，無機質）の構成がそれぞれ異なるため無差別曲線の条件を満たすと考えられる。タンパク質と脂質に富む肉と炭水化物に富む植物性食物のさまざまな異なる量の組み合わせは，成長，生存，および生殖への効果を通じて異なる適応度に対応するであろう。したがって，肉と植物性食物を座標軸とした無差別曲線図を描くことが可能である。

肉と植物性食物の構成比率によってえられる効用（適応度）は狩猟採集民集団間で基本的に同じであること，肉の獲得に費やす時間と植物性食物の採集に費やす時間は相互に排他的であること，さらに採食者は最大の効用（適応度）を生み出すよう採食戦略をとっている（すなわち，最大の効用をもつように肉と植物性食物の構成比率が選択されている）こと，という3つの仮定のもとで，Hill は観察された肉と植物性食物の構成比率と予算線の傾斜から無差別曲線の形を推定した（図21）。彼は，南米の狩猟採集民の Aché, Yora, Cuiva について，利用可能な総採食時間（T）と肉と植物性食物のそれぞれの収益率（R_m と R_c）から予算線の傾斜（R_m/R_c）を計算し，食餌における肉と植物性食物の構成比率から一連の無差別曲線を得た。次に，この特定のモデルの一般性を検証するために，この無差別曲線を使って，隣接する農耕民との間で肉と農作物を交換している Mbuti ピグミー（Hart 1978）の食餌における肉と植物性食物の割合を予測した。Mbuti は肉からのエネルギー1に対して炭水化物から4.6の割合でエネルギーを得ているので，予算線の傾斜が分っている。この予算線の傾斜と南米の無差別曲線に基づいて，25%の肉と75%の炭水化物か

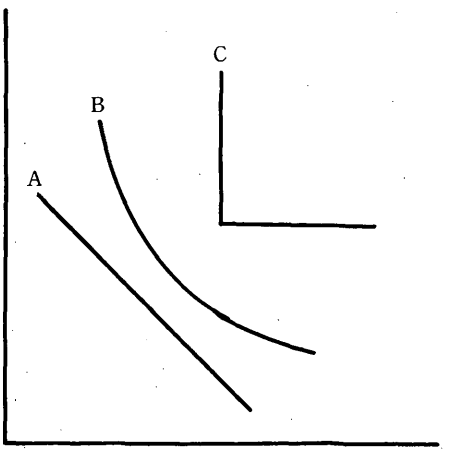


図20　無差別な効用の点を結んだ軌跡の形（Hill 1988 の図5より）。

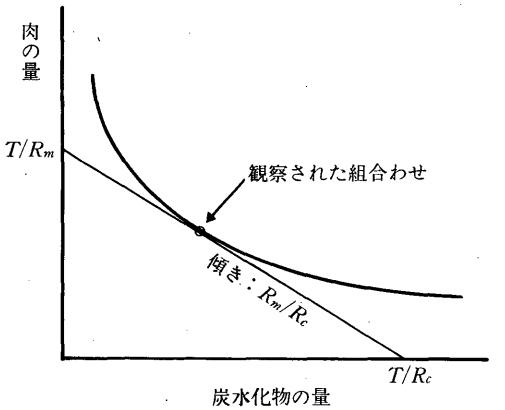


図21　肉と植物性食物（炭水化物）の組み合わせから得られる効用の無差別曲線モデル（Hill 1988 の図8より）。観察された組み合わせと予算線の傾きから無差別曲線の形が予測される。

らなる Mbuti の食餌が予測された。この予測は，Mbuti 観察された30%の肉と70%の炭水化物の食餌にきわめて近かった（Hill 1988）。

Hill のモデルは2次元であり，2つの食物タイプにしか使えないので，タンパク質/脂質に富む食物タイプと炭水化物に富む食物タイプに食物の種類を限定してしまう。しかし，人間の食物におけるこれら3つの多量栄養素（macronutrient）の混合比率はひじょうに変異に富んでいるので，2つの食物タイプに限定してしまうことには問題がある。たとえば，昆虫の幼虫は脂質に富むが，タンパク質に乏しい。堅果や種子など多くの植物性食物は，炭水化物同様かなりのタンパク質とある程度の脂質を含む。多次元モデルを作ることは可能であるが，きわめて複雑な数学的処理を要する。また，このモデルでは，線形計画法同様に，狩猟と採集の時間は相互に排他的であると仮定されている。しかし，狩猟の獲物を捜すのに使われている時間の一部で採集の対象となる資源にも出会う可能性が高く，異なる資源タイプの探索と獲得のコストが部分的に共有されている場合のほうが一般的であろう（分析単位を家族ないしは集団として，男が専ら狩猟，女が採集に専念すると仮定すればこの問題は避けることができる）。この場合，予算線は直線ではなく，原点に対して凹形の曲線となる（Kaplan and Hill 1992: 193–194）。最後に，Hill は観察された食物構成が効用を最大にする最適食餌であるという仮定で無差別曲線の形を予測し，これを最適食餌の予測に用いている。すなわち，採食者は最適行動をとることを前提として，行動の最適性を予測するという循環論法に陥る危険性がある（Maynard Smith 1978: 48）。

最適採食モデルにおける通貨の問題

採食モデルにおける通貨としてのエネルギーの有用性について多くの議論がなされてきた。前述のように，エネルギー（源）が豊富に利用でき，食餌における制限要因でない場合，あるいは，他の栄養素や資源の食物以外の効用がエネルギーと同じか，それ以上に重要ならば，エネルギー収益率に依存したモデルはあやまりである，あるいは線形計画法モデルのように，一連の栄養素をモデル作りに含めるべきであるという主張がある。それに対して，エネルギー収益率の最大化の仮定は，（1）利用可能な食物エネルギーが不足している（適応度はエネルギーによって制限される），という条件以外でも，（2）特定の栄養素が不足している（適応度はその栄養素によって制限される），（3）採食活動以外の適応的な活動のための時間が不足している（適応度は採食活動以外の活動に対する時間によって制限される），（4）採食活動は，他の活動よりも危険（捕食者，事故，気候的ストレスなどの適応度に対するコスト）をともなう，などのさまざまな条件下で妥当性があるいう意見もある（Smith 1979: 58–59; 1983: 626; Winterhalder 1981a: 20–21; 1982: 81–82）。すなわち，エネルギーが制限要因でない場合でも，効率的なエネルギー獲得によって節約された時間を他の制限栄養素（を多く含む食物）の獲得や採食以外の活動にまわすことができるし，総採食活動時間の短縮が可能となる（採食活動が危険をともなう場合に適応的）。

生存するために，人間は5つの基本的栄養素（炭水化物，タンパク質，脂質，ビタミン，ミネラル）をある決まった量以上を必要とする。したがって，複数の栄養素の制約を取り込んだモデル（線形計画法，無差別曲線によるモデル）のほうが，精確性と現実性において優れているかもしれないが，生物学と人類学における大部分の研究は単純な時間あたりのエネルギー収益率を通貨として用いつづけている。その第1の理由は，単一の通貨を使うモデルは，その作成，操作，および検証が簡単だからである（Smith 1983: 637）。モデルは，前述のように，現実性，一般性，および精確性の3つを備えていることが望ましいが，これら3つのすべてを同時に同じ程度で追求することはむずかしい（Winterhalder and Smith 1992: 13）。単一のエネルギー通貨を用いる採食モデルは，エネルギー収益率の最大化という最適性の精確な予測を可能にし，一般性を有するが，現実世界における行動の目標の多様性を見逃している。いっぽう，線形計画法の複雑な通貨は，より精確で現実的に見えるが，それゆえ特定の事例から引き出される結論の一般性をそこなう（Smith 1983: 638）。さらに，Smith が指摘するように線形計画法の精確性と現実性には，以下の点で問題がある（Smith 1991: 49–50）。

（1）さまざまな時間幅における必要栄養量と栄養不足の影響は，現在あまりよく分かっていない（WHO/FAO による基準は設けられているが，それらに人間諸集団における差異があるかどうかなどはわかっていない）ので，単純にこのような基準量を当てはめることには問題がある。たとえば，ある微量栄養素の不足がどれほど続くと，適応度の減少をもたらし，それを補うために採食戦略を変更しなければならないのかという問いに答えることはむずかしい。

（2）線形計画法では，食物の栄養構成，獲得コスト，その他の制約などモデルの構成要素の精確な数値が推定されなければ予測に大きな差異が生ずる。事例へのモデル適用において，それぞれの構成要素における実際との差異が積み重なれば，誤差はひじょうに大きなものになる可能性がある。

（3）採食者が，食物の選択の基準として，それら食物間で詳細な栄養素の比較をしていると仮定することが，エネルギーだけを通貨として用いるモデルよりも現実的なのか？たとえば，50 mg のカルシウムと 100 mg のニコチン酸の間で適応度の利得の比較を求めることが現実的なのかどうかは大いに問題である。

（4）現在のところ，複数の通貨をあつかうモデルは食物の選択の分析に限定され，しかも異なる食物資源を一時に1つずつ探索するモデルの仮定（それぞれの資源タイプについて探索と処理を含めたコストを求めなければならない）は，同時探索の食餌幅モデルの仮定よりも非現実的である。

微量栄養素を制約に含めた線形計画法モデルでは，Machiguenga や Netsilik Eskimo の分析のようにこれら微量栄養素が制限栄養素になることが多い。とくに，農作物を含む植物性食物は，同種の標本でも生育土壌や品種によって微量栄養素の含有量が大きく異なることがあり，既成の食品成分表に頼っていては精確な摂取量を推定できない（Platt 1975: 3）。線形計画法モデルでは，Belovsky（1987: 46–47）が指摘するように，制約のパラメーターのわずかな違いに予測は敏感に反応する。したがって，微量栄養素の含有量のわずかな違いが，モデルの予測を大きく変えてしまう可能性がある。調査集団が特定の微量栄養素の不足を認識していて（たとえば，その栄養素を多く含む特定の食物の摂取不足が続くと体調を崩すなどの自覚症状があらわれる），その獲得を増大するような特別の慣行を持つのでなければ，またその食餌（ないしは利用可能な資源）から特定の微量栄養素が明らかに不足していると判断できることがなければ，モデルに微量栄養素を組み込まないほうが安全である（調査地で採集された標本の精確な化学分析が可能な場合以外は）。実際に，Machiguenga の研究では，微量栄養素の制約を除いていくと，モデルの予測は観察値に近づいていった。

ほとんどの狩猟採集集団（および狩猟焼畑農耕集団）では，植物性食物よりも動物性食物（肉）に高い価値をおき，少なくとも男は植物性食物を無視することによってエネルギー収益率を犠牲にしても狩猟への偏りを示す（Hayden 1981; Jochim 1981; Ohtsuka 1983, 1989; Hill *et al.* 1987; Hames 1989; Kelly 1995）。肉（またはそこに含まれる脂質）に対する生理学的な根拠による嗜好性（Lieberman 1987），オーストラリア先住民（Altman 1987）や Cree（Tanner 1979）でみられる狩猟の象徴的な意味など，狩猟行為，または肉に高い価値を付与する理由はさまざまであろうが，栄養学的には動物性食物の含むタンパク質と脂質が重要である。動物性食物は，正常な代謝機能にとって必須である高質のタンパク質，すなわち，人体が合成できない9つの必須アミノ酸を含む。また，伝統的な Inuit の摂取方法のように内臓や血液を含む可食部すべてを生食すれば，栄養的にはほぼ完全な食品となりうる。動物の対照実験では，同じ量のエネルギー摂取では，高タンパク摂取のほうがより高い成長率と体重をもたらし，成長率と体重はオス・メスとも繁殖成功度と相関することが示されている。

民族誌の記述は，肉の重要性とともに，狩猟動物の評価における脂質の重要性も強調している（Abraham 1987; Jochim 1981; Speth and Spielman 1983）。Semaq Beri がサルを解体するときにまず注目するのは，腹腔内の脂肪量であり，アミメニシキヘビの腹腔内の脂肪塊はもっとも珍重される。Huli がブタ飼育でもっとも腐心するのは，いかに厚い皮下脂肪を付けさせるかである。動物性食物に依存する集団では，ほとんど体脂肪のない動物は二級の資源，または救荒食物とみなされることが多く，肉への欲求を駆り立てるのはタンパク質よりむしろ脂肪かもしれない（Kelly 1995: 106）。動物性脂肪はリノレン酸の源として重要であり，油溶性ビタミンの吸収，運搬，代謝，貯蔵にとって重要である。したがって，人間の脂質に富む食物に対する嗜好には生理学的理由があるといえよう。

以上のことは，動物性食物（タンパク質と脂質）にたいする価値の偏重に栄養学的・生理学的根拠を与えるかもしれないが，タンパク質からエネルギーを引き出すために，人体は炭水化物や脂質からのエネルギーを処理するのに必要な代謝率よりも10%代謝率を高めなければならない。また，エネルギー源としてのタンパク質の過剰利用は，血液中のアンモニアの毒性レベルを高め，カルシウムや筋組織の損失を短期間にもたらす（Lieberman 1987: 235）。これは，とくに妊婦に大きな損害を与える。人間のエネルギーの必要性は，タンパク質に優先するので，タンパク質に富むが，炭水化物や脂質が少ない食餌では，人体がタンパク質をタンパク質としてよりもむしろエネルギーとして使うことになる。脂質が少ない肉からなる食餌はタンパク質不足に陥るこ

とを意味する（Speth and Spielman 1983: 13）。炭水化物と脂質は，エネルギー源として使われるタンパク質の量を節約するので，採食者は，摂取した肉から適正な量のタンパク質が得られるように一定程度の量の炭水化物かまたは脂質を摂取することが望ましい。

このように，タンパク質とエネルギー源（炭水化物または脂質）が適正な量で配合された食餌が理想であるならば，最適採食モデルによる採食活動の分析にとって，エネルギーの基準だけで資源を評価するのはやはり問題である。Inuit（Smith 1991）や Dobe 地区の !Kung（Hawkes and O'Connell 1985）の食餌のようにエネルギーとタンパク質含有量が相関する場合のみ，エネルギーによる資源のランク付けとそれによる食物の選択の予測は有効であろう。Hill（1988: 165）は，Aché の男が狩猟中に遭遇した植物性食物資源を無視した事実の説明として，Aché の男は女が炭水化物（植物性食物）を採集しているのを知っているので，彼らの妻が採集する食物を補うためにエネルギー源となる資源よりもむしろタンパク質または脂質を得るための資源の採捕へと，資源選択の基準をエネルギーからタンパク質または脂質へと転換している，と述べている。しかし，このことは，前述のように，分析の単位を個人から家族または集団へと拡張できる線形計画法で無理なく説明できる（分業と分配をモデルに取り込める）。

Hill らは，Aché の男がオレンジ林である程度採集してから狩猟を継続する事実にもとづいて，炭水化物資源とタンパク質資源の組み合わせとそれらの獲得に費やされる時間の関係を限界効用（marginal utility）の概念を用いて説明した（Hill *et al.* 1987: 14）。タンパク質と炭水化物（エネルギー源）は，最適な体の成長と維持に毎日必要なので，それぞれの効用は，最初はひじょうに高いが，より多く摂取されるにつれ，付加される摂取に対する栄養的価値は減少し始める。したがって，最初はオレンジを採集することの価値が狩猟動物の探索を続けることの価値よりも大きいが，いったんオレンジが大量に消費されると狩猟動物の探索を続けることの価値がオレンジ採集を続けることの価値よりも大きくなる。Aché は，1つの栄養素の十分な量が獲得されると，資源のランク付けの基準を転換する（エネルギーからタンパク質へ，または逆）と考えることができる。

また，Hill らは，植物資源よりも明らかに高い動物性食物の価値を，重み付けによって補正し，単一通貨（エネルギー）を使う従来の食餌幅モデルを修正した（Hill *et al.* 1987: 16）。前述のように，Mbuti と農耕民間の肉とキャッサバのエネルギーに換算した交換レートは，肉のエネルギー1に対してキャッサバのエネルギー4.6である。

もし，動物性資源が炭水化物（植物）資源の4倍の価値があると仮定し，食餌幅モデルにおいて，動物性食物の遭遇後のエネルギー収益率（e_i/h_i）を実際の4倍とするならば，Aché の男女の採食活動に関するすべての観察が最適食餌モデルの予測と合致する結果となろう。この修正により，男が狩猟中にハチミツを除く狩猟動物以外の資源を無視する事実を説明できる。4倍に修正された動物性食物のエネルギー収益率は，どれも植物性食物の収益率である 5,000 kcal/hr を超え，上位のランクとなるからである。

現在のところ，複数の栄養の制約をあつかう線形計画法には前述のようなさまざまな欠点がある。Kelly は，線形計画法モデルに代わるものとして，あるいはこれに修正をほどこすことによって，炭水化物，タンパク質，脂質の間の兼ね合いと，どのような状況でこれらのうちのひとつが優先するかを予測できるような採食モデルが将来考案されることを期待している（Kelly 1995: 107）。

5. 最適採食理論のその他の論点

活動の個人差と分析単位の問題

前述の Aché の最適食餌幅モデルで使用されたのは，性・年齢を問わずにすべての採食者から得たデータをまとめたものであった（後に，男女別の食餌モデルも発表された）。しかし，進化の枠組みにおいては個人（体）が分析の単位であるべきであるし，集団の性・年齢カテゴリー間で，またカテゴリーの個人間で採食活動の収益率の大きな変異がみられる。Aché では性・年齢のカテゴリーに応じてエネルギー収益率が異なる（Hill *et al.* 1987: 7–9）。時間あたりのエネルギー収益率は，全体では男のほうが高い（1,339 kcal/hr 対 1,221 kcal/hr）が，季節や移動日か否かによっては女の収益率が高くなる。男の収益率には有意な個人差がみられ，20歳代から50歳代の男の日収益率は，14–20歳の男，および60–75歳の男のそれぞれ6倍，12倍であった。また，個人間で収益率と採食活動（狩猟）に費やす時間は正の有意な相関を示した（Hill *et al.* 1985: 36–37）。すなわち，狩猟の収益率が高い男ほどより多くの時間を狩猟に費やした。女でも採食活動の個人差が大きく，授乳している女は授乳していない女よりも採集時間が短く，収穫量も少ない（Hurtado *et al.* 1985: 15–22）。また，年長の子（older children）の数と，女親の収穫量および採集に費やす時間との間に正の有意な相関関係がみられた。このように，Aché では，性・年齢カテゴリーのメンバーは，それぞれの最適食餌幅にしたがって食物資源を選択している可能性がある。たとえば，狩猟の収益率が低い男は，高い男よりもランクの低い植物性食物を有意に

多く採集していた。

Semaq Beri でも，性・年齢カテゴリーによって（動物性食物に関する）食餌幅が異なることを示唆する事実がある。たとえば，前述のように，最適食餌幅に含まれない小魚は，主に狩猟や他の種類の漁をしない女と子どもによる釣り漁で捕獲される。*bujang* と呼ばれる年齢層の男は，吹矢猟を行なわないが，性・年齢カテゴリー別にみれば，もっとも高い漁撈の収益率を示し，潜水漁を中心とした漁撈活動にもっとも多くの時間を費やした。高年齢の男（*a'* と呼ばれる年齢層）は，吹矢猟や潜水漁を行なわず，もっぱらルムルム漁に専念した（Kuchikura 1996: 163）。

これら性・年齢による活動の違いが，それぞれの性・年齢カテゴリーにおける最適食餌幅に反映されていると考えることができる。すなわち，動物性食物の獲得に関しては，小魚の釣り漁しか行なわない女と子どもにとって，他の活動（吹矢猟や成人の男が行なう他の漁撈）に従事することは，ほとんど収穫が期待できないので彼らの（動物性食物の）平均収益率を引き下げることとなろう。同様に，*bujang* が吹矢猟や釣り漁を行なえば，彼らの平均収益率は低下するであろう。

性・年齢による収益率や時間配分にみられる採食活動の差異，ひいては食餌幅の差異は，採食活動の能力差に起因し，集団内の諸個人が異なる目的のために異なる採食戦略を持つかもしれない。少なくとも，最適採食活動の研究は常に男女の採食戦略を分けるべきである（Jochim 1988）。そして，何を問題にするかによって，データをたとえば年配者対若年者，既婚者対未婚者などのカテゴリーに分けて分析することが有効である（Kelly 1995: 99）。しかし，このようなカテゴリー分けは，食物を分配し，食物の生産者と消費者がしばしば異なるという人間に特有のものであろう。自分自身のためだけに採食する動物ならば，採食収益率や食餌幅における差異はその個体の適応度に決定的は効果をおよぼすからである。

時間の尺度

どのような時間尺度で最適化が達成されるのか，すなわち最適化に要する時間の枠組みは最適採食モデルの分析において決定的に重要である。収益率の最大化という目標達成の時間尺度が，1時間，1日，1月，1年と変われば，それぞれの場合の最適戦略も大きく異なってくるであろう。1日の収穫物をその日のうちに消費してしまい，食物の貯蔵を行わない採食者は，1日を単位とした収益率の最大化を目指すであろう。また，北米の北西海岸先住民のように，特定の時期と場所に大量に出現する資源の捕獲と保存が，生存を決するような場合にはより長い時間尺度での最適戦略を考えなけ

ればならない。

Aché は前者の好例である。Aché の狩猟者は，食餌幅では12のランク中7位とそれほどランクの高くないクチジロペッカリーを優先的に探索する。この動物は Aché の狩猟対象動物の中でも最大級であり，かつ大きな群れで生活しているので，たとえ時間あたりの収益率は高くなくとも，いったん追跡に成功すれば，大きな収穫をもたらす。平均316分の狩猟時間を要する1回のクチジロペッカリー猟によって成功すれば平均 29,040 kcal のエネルギーが獲得される（収益率は 5,514 kcal/hr)。時間あたりではるかに高い収益率（17,520 kcal/hr）をもたらすアルマジロ猟は，1回の猟に平均12分しか要しないが，得られるエネルギーは 3,504 kcal にすぎない。1日の狩猟において最初の12分間だけはペッカリー猟よりも高い収益率をもたらすアルマジロ猟とその後の時間を平均収益率で狩猟を続けるというパタンに比べると，クチジロペッカリー猟ははるかに高い収益率を数時間にわたってもたらす。たとえば，1日400分の採食活動において，316分をクチジロペッカリー猟に費やし，残りの84分を他の採食活動に費やすというパタンのエネルギー収益は，前者によってもたらされる 29,040 kcal（1回のペッカリー猟の平均収益）と後者による 1,869 kcal（採食活動全体の平均収益）を加えた 30,909 kcal となる。いっぽう，最初にアルマジロと遭遇し，残りの時間で平均的な採食活動を行なう400分の収益は，12分のアルマジロ猟で得られる 3,504 kcal（アルマジロの平均収益）と388分の採食活動による 8,665 kcal（採食活動の平均収益）を合計した 12,169 kcal となる。両者を比べると，クチジロペッカリーと遭遇したほうが，1日の採食活動のエネルギー収益は2.5倍となる。したがって，より高いエネルギー収益がペッカリーとの遭遇から期待できるので，Aché の狩猟者はアルマジロの痕跡を残す森林域を探すよりもクチジロペッカリーの痕跡を残す地域を探索するほうを優先する（Hill *et al.* 1987: 21–22)。

Mithen は，長期的な収益率の増大と，一時的には収益率が低下するかもしれないが，その日に何らかの収穫を得るという，対立する要求を満たそうとする採食活動の意思決定プロセスを，最適食餌幅を使ってモデル化した。1日の採食活動の目標は，時間の経過とともに変化し，ある時点での目標は，それ以前に起こった出来事と長期的な目的の達成におけるその日の活動の位置付けに依存する。このモデルでは，ある食物資源を採捕するかどうかの決定は（単純な食餌幅モデルでは，その資源の採捕が平均採食収益率を増加させるときには採捕すべきことを予測する)，（1）その時点での食物収穫量，（2）その日の残りの時間と資源採捕のコストに基づく，その資源の採捕の可能性，（3）少なくとも，一定量以上の食物を持ちかえるという要望，に基

づく。東アフリカのヴィサ渓谷の狩猟者で収集された狩猟活動の詳細なデータ（Marks 1976）にこのモデルを適用したところ，狩猟者は，彼個人の採食効率を高めるという長期的目標と毎日最低量以上の収穫を持ちかえるという短期的目標の両方を含むモデルの予測に近い一致をみた（Mithen 1988; 1989）。

一般に，収益率を最適化の「通貨」とする場合，収益は常に日変動，季節的変動，または年変動を示すので，どれだけの期間にわたって収集されたデータを用いるべきかが問題となる（Kelly 1995: 99）。Smith（1991: 51）は，ある特定の事例にとって収益率測定のための適切な時間尺度を決定するための3つの重要な要因をあげている。第1は，収益率の評価に要する時間尺度は，採食活動のコストとベネフィットを決定する条件が比較的一定である期間に依存する。条件が変化すると，以前に最適であった選択がもはや最適ではなくなる可能性があるので，採食者は戦略を変更すべきである。たとえば，資源との遭遇率が変化すれば，最適食餌幅も変わるので，変化の前と後のデータをいっしょにして分析すべきではない。第2は，1つの時点での行動が将来の時点での最適行動を変えるかどうかという点である。居住場所やある土地の占有的使用（他の集団から一定の土地の防衛）の決定などのように，採食者が長期間にわたってある土地やそこの資源に係わり合いを持つようになる場合に，このことが当てはまる。その決定が他の選択と比較して最適であるかどうかは，すなわちその決定の利得の計算は，決定直後のものではなく，ある程度長い時間にわたっての平均値でなければならない。第3は，環境が確率論的（正規分布的）に変動するならば，長期的な効率を増大させるために短期的なコスト（効率の低下）を支払うことが「長い目で見れば」最適であるかもしれない。これには，情報獲得や環境のサンプリングのコストが含まれる。

機会費用

ある資源の獲得に要するコスト（時間やエネルギー）は，獲得に直接費やされるコストの他に，そのコストを他の資源獲得や採食活動以外の活動に費やした場合に得られる利益と等価のコスト（機会費用 opportunity cost）を考慮しなければならない。後者は，他の活動との兼ね合いで，採食活動にどれだけの時間を費やすべきかという時間配分の問題である。ここでは，前者の採食活動内での機会費用の問題を，Hillらによる Aché の事例に基づいて考察する。

最適食餌幅モデルでは，採食活動における探索（searching）と処理（handling）は相互に排他的であると仮定されるので，収益率の最大化は探索と処理に費やされる時

間の間の兼ね合いに求められる。すなわち，処理に費やされる時間で得られる利益と，その時間を探索に費やすことで得られる利益との間の兼ね合いである。しかし，人間の採食者では探索と処理が相互に排他的でない場合が多い。人間の狩猟は，大部分の他の動物に比べてはるかに長時間と長距離の追跡（動物の新しい痕跡を追う tracking や目視後の追跡 pursuit）を行なうという特徴をもち，ある資源の追跡中に他の資源の採捕をしばしば行う。また，食物の加工処理の大部分が，他の採食活動が不可能な，またはコスト高で非効率的になるときに（たとえば，日没後，ひじょうに暑い時間，または非常に寒い時間など）おこなわれることも多い。これらは，古典的食餌幅モデルの条件から逸脱しているので，最適採食モデルの予測を修正しなければならない。

Aché によるクチジロペッカリーの足跡の追跡は数時間におよぶことがあり，この追跡中に他の資源も採捕するので，追跡（handling のカテゴリー）と探索は相互に排他的な活動ではない。しかし，Aché がクチジロペッカリーの足跡をたどるとき，足跡に意識を集中しながら一般的な探索よりもはるかに速い速度で移動するので，他の動物を見逃しやすく，それらを捕獲する多くの機会を逸しているであろう。追跡中における他の資源獲得の収益率を採食活動の平均収益率と比較することにより，クチジロペッカリーの足跡を追う機会費用の計算が可能である。観察された31時間のクチジロペッカリー追跡中に他の資源から得られた収益率が 318 kcal/hr であり，それに対して採食活動の平均収益率が 1,340 kcal/hr であった。したがって，Aché の狩猟者はペッカリーの追跡中 1 時間あたり約 1,000 kcal の機会費用（採食活動の平均収益率と追跡中の獲物の収益率との差）を支払うことになる。クチジロペッカリーの物音を聞いたり，目視後の追跡（pursuit）の間は，他の資源と遭遇しても必ず無視されたので，このような追跡中（62時間の観察）の収益率はゼロである。したがって，この「接近した追跡（hot pursuit)」は，他の資源の探索とは相互に排他的であるので，機会費用は 1,340 kcal/hr である。

ある資源の処理（handling）が他の資源の探索と100％相互に排他的である場合，遭遇時にそれを採捕すべきかどうかの決定には，その採捕によって中止される他の資源の探索によって得られるべき収益率（機会費用であると同時に平均採食収益率）とその資源の採捕によって得られる収益率との比較によってなされる。すなわち，機会費用（平均採食収益率）のほうが高ければ無視すべきであり，その資源の収益率のほうが高ければ採捕すべきである（これは，古典的食餌幅モデルによる食物の選択)。一方，ある資源の追跡が，他の資源の探索と両立するならば（探索と処理が相互に排他的ではない)，追跡中に遭遇する資源が（古典的モデルの）最適食餌幅に含まれて

いなくとも採捕されるべきである。すなわち，追跡中に採捕されたすべての資源（その第一の標的を含めて）を合わせた収益率が全体の採食収益率（機会費用）より高い限り，その資源は食餌に含まれるべきである。たとえば，111人・時間（man-hour）のクチジロペッカリーの追跡（足跡の追跡を含む）において，クチジロペッカリー1頭からの 556,175 kcal と他の資源からの 56,653 kcal が得られ，5,323 kcal/hr の収益率をもたらした。この収益率は全体の平均収益率よりも高いので，クチジロペッカリー追跡中に遭遇する他の資源は採捕すべきである。このように，長い追跡を特徴とする資源は，「パッチ選択」モデルを適用すべきである。すなわち，クチジロペッカリーの追跡中は，1つのパッチ内で採食しているとみなすことができ，そのパッチでの収益率と全体の平均収益率との比較が問題となる。

しかし，クチジロペッカリー追跡中は遭遇する資源はどれでも採捕すべきかというと，そうではないらしい。たとえば，サルは，ランクは低いが最適食餌幅に入っているものの常に無視された。遭遇後のサル猟の平均所要時間は6人・時間であり，たとえば6人の狩猟者でクチジロペッカリーを追跡中にサル猟をおこなうと，クチジロペッカリーの追跡を1時間中断しなければならず，その後クチジロペッカリーを発見できる確率は非常に低くなってしまうであろう。ここで，クチジロペッカリーを見失ってしまうとサル猟の機会費用は 5,514 kcal/hr（追跡を含めたクチジロペッカリー猟の収益率）となる。遭遇後のサル猟の収益率が 1,215 kcal/hr であるから，サルは無視されるべきである。このように，遭遇後の収益率がクチジロペッカリー猟全体の収益率より低い資源は，クチジロペッカリーの追跡の障害とならない短時間で採捕な資源に限られる（Hill *et al.* 1987: 17–19）。

採食活動に適さない時間に行われる食物の加工処理（processing）の機会費用は，採食活動以外の活動に対する機会費用を考慮しなければきわめて低いであろう。このような時間は資源の探索や追跡と競合しないからである。前述のように，採集は比較的短時間ですむが処理に長時間を要する堅果類は，古典的食餌幅モデルでは低いランク付けがなされ，ランクの高い資源の利用が増大すると最初に食餌から脱落すると予測された。しかし，資源の探索や追跡に適さない時間にこれらの食物の加工処理が行なわれるならば，機会費用を含めた総コストは相対的に低くなり，古典的食餌幅モデルのランクよりも，実際には高くランク付けされるかもしれない。

捕食者と餌の相互作用

前述のように，集団内の食物の分配とリスク減少の関係は，採食者の行動に深遠な

影響をおよぼす社会的相互作用を考慮しない場合，孤立した個人の行為に基づく単純な最適採食モデルが予測する行動は実際の行動とは大きくかけ離れたものとなる可能性を示している。同様のことが，採食活動の資源に及ぼす影響の問題についても言える。食餌幅モデルは採食活動によって資源との遭遇率が影響を受けないと仮定しているが，一方では資源の利用性（遭遇率）の変化にともなう食餌幅の変化を予測するという矛盾を犯していることになる。すなわち，食餌幅モデルは，ごく短期的な現象か，または，採食者の人口密度と資源の密度が平衡状態にあるという仮定的な長期的状況にしか適用できないことになる。このような平衡状態に達する以前における，人口密度（採食者の要求量）と資源の密度（食物の利用性）が互いの関数として変動する状況での採食行動を予測するモデルが Winterhalder らによって提出されている。

このモデルは，採食者の人口，食物資源（狩猟動物）の個体数，および食物資源の選択から構成される。採食者と狩猟動物の個体数（P）は，それらの固有の増加率 r と環境収容力 K によって決められる速度（率）で，以下数式のように増加する。

$$dP/dt=rP\,[(K-P)/K] \tag{1}$$

個体数増加は，S 字型のロジスティック曲線にしたがい，最初は P が小さいのでゆっくりと，そして P が増加するにつれはずみがつき，最後は環境収容力に近づくにつれ再びゆっくりとなる。個体数増加は，個体数が環境収容力の半分（$P=K/2$）のときに最大になるので，採食集団は狩猟動物の個体数をこのサイズに維持したい。

動物の個体数変動への狩猟の効果をシミュレーションするために，1 年間におけるある種の狩猟動物の捕獲数（h_{ij}: 採食者がある地域に居住し，狩猟を開始してから j 年後における狩猟動物 i の年間捕獲数）を，採食者の食餌における比率（f_{ij}），採食者の人口（N_j），採食者 1 人が 1 日に狩猟に費やす時間（w），狩猟動物との遭遇に要する時間（y），および追跡と捕獲の分あたりのエネルギー・コスト（c_{ij}）の変数を用いて以下の式で算出された。

$$h_{ij}=f_{ij}\,[(N_j\times w\times 365)/((y+\Sigma f_{ij}\cdot c_{ij})/60)] \tag{2}$$

1 種類の動物を狩猟するという仮定のもとで，これらの増加率や捕獲数の変数の他に，採食者のエネルギー所要量や狩猟の純エネルギー収益率を使って，狩猟がその動物の個体群サイズを減少させ，その密度と個体数増加の潜在力に影響を及ぼし，同時に採食者集団にエネルギーを提供するというシミュレーションが行なわれた。このシミュレーションは，既存の採食者の人口を支持するのに必要な量以上のエネルギーが狩猟

によってもたらされるならば人口増加が起こるようにデザインされている。逆に，エネルギー収益が人口を維持するのに必要な量以下に落ちると，人口は減少する。採食者の人口サイズと狩猟動物個体数は相互に作用しあっているので，一方の増加は必然的に他方の減少を生む（前者の減少は後者の増加につながる）。絶滅が起こらないと仮定すると，2つの個体群（のサイズ）は両個体群が安定し変動しないか，または固定した範囲内で規則的に変動するかいずれかで平衡に達する。

このシミュレーションは，狩猟採集集団の人口は環境収容力よりもかなり低いレベルで安定することを示す。これは短期的な環境変動への保険であると推測されている。他方，先農耕時代の中米のように（Flannery 1968），狩猟採集集団は，環境の生産性を最大化するレベルで安定すると示唆されてきた。等式（1）で示されるように，採食者が資源の個体数が環境収容力の半分で維持されるようなやり方でそれら資源を利用するならば，これが当てはまる。このような資源の最大持続生産力（maximum sustainable yield）は，$0.25rK$（$dP/dt=rK/2\ [(K-K/2)/K]=0.25rK$）に等しくなるであろう。

また，狩猟時間の増加は人口の長期的減少を生むことが示された。所与の人口レベルと個人のエネルギー所要量のもとで，狩猟動物の利用性が採食者の人口を維持するのに必要な量より低いならば，狩猟時間の増加は動物個体群のサイズをさらに縮小させ，さらなるエネルギー不足をまねく。狩猟動物の生息密度（または増加率）を増加させて，シミュレーションすると，採食者の人口は同じペースで増加しないことが示された。動物の密度が2倍になっても採食者の人口は2倍にならないし，また動物の個体数増加率が2倍になっても採食者の人口密度は同じ率で増加しない。一方，採食者の人口増加は狩猟動物の個体数増加に負の効果をおよぼす。さらに，狩猟に費やされる時間を増加させる（w を5時間から8時間へ）と，最初は急速に人口が増加するが，狩猟動物の急速な枯渇が起こり人口が逆に減少する。人口減少の効果で狩猟動物の個体数が回復し，人口の少し回復した後に平衡状態に達する。そして，狩猟時間を増やすと平衡状態に達した後の人口が減少する（4.27人から2.83人）。狩猟時間を，2.2時間から10時間まで増加させて，それぞれ支持できる人口の変化をみると，3時間で最高に達し（5.44人），それより増加すると人口は減少し，10時間では絶滅する。すなわち，中程度の狩猟時間がもっとも多くの人口を維持できる（Winterhalder *et al.* 1988）。

これらの結果は，「原初の豊かさ」や生産強化の古い問題（Boserup 1965; Spooner 1972; Minge-Klevana 1980, など）に新しい洞察を与えるものである。

V．結論と展望

本稿は，最適採食理論の人間の食物獲得活動への適用事例のレヴューである。食物獲得活動の行動生態学的研究では，利用可能な戦略（行動）の中でどのような戦略が進化するかを予測する最適化分析が用いられる。この分析では，採食者は適応度と相関する（と仮定される）ある通貨（ふつう，採食時間あたりのエネルギー収益率）を最大にする採食戦略をとると仮定され，通貨，制約（環境的与件と行動的与件），および決定（利用可能な戦略の選択肢からの選択）から構成されるモデルが用いられる。

古典的な最適食餌幅モデルは，食物資源との無差別な遭遇（資源の「きめ細かな」分布），相互に排他的な探索と処理，処理におけるエネルギー収益率によるランク付け，完全な情報を仮定する。探索コストまたは処理コストの変化による食餌幅の変化などの質的パタンは，モデルによってうまく予測できる。しかし，人間の実際の採食活動はこれらの仮定を厳密には満たさないことが多いので，量的分析ではモデルの予測と観察された行動とがそれほどよく一致しない場合が多い。とくに，平均エネルギー収益率を高めるはずの植物性食物の男による無視は狩猟採集諸集団では一般的である。動物性食物（狩猟漁撈）と植物性性食物（採集），すなわち同じような多量栄養素で構成された食物群にわけて，それぞれについて分析すると観察はモデルの予測に従う。そして，一般化された（generalized）食餌パタンをもつ採食集団では，これら2つの食物群の獲得が男女分業に基づいているので，少なくとも男女別で食餌幅を求めるとモデルの予測と観察がよく一致する。

最適パッチ選択と最適パッチ内時間のモデルは，採食者が利用できるパッチの情報とともに，パッチの利得関数（資源逓減曲線）に大いに依存する。限界値定理は，パッチにおける収益の逓減を仮定し，平均採食収益率を最大にするためにそのパッチを離脱する時間を予測する。人類学において，利得関数を推定して限界値定理を数量的にあつかった研究は，ごく少数であり，大部分はパッチの平均収益率に基づくパッチ利用，すなわち平均収益率のより高いパッチにより多くの時間が配分されるというモデルの検証である。しかし，この時間配分モデルでは，性・年齢による食餌幅の差異（パッチの平均収益率の計算では一括して扱われることが多い），および（おそらくあるであろう）環境条件を反映してのパッチにおける収益率の日（短期的）変動などの要因により，収益率がより低いパッチにもある程度の時間が配分されるのが常である。これは，パッチの収益率が一定というパッチ選択モデルの仮定のもとでの「単一最良パッ

チ」選択の予測との不一致の原因となっている。またこのような時間配分が採食収益率の最大化をもたらしているかどうかの検証は行なわれておらず，一般に人間のパッチ選択パタンはパッチ選択モデルの仮定を満たしていないことが多い。

古典的な最適食餌幅や最適パッチ選択のモデルのさまざまな仮定の条件を緩和することによって，これらのモデルが人間の採食活動により適するように修正することが可能となる。パッチ内での食物選択に食餌幅モデルを使い，これをパッチ選択モデルと組み合せることによって，資源の「きめの細かな」分布を仮定せずに最適な食物選択を予測できる。中心点採食理論は，採捕した食物を現場で摂取するよりも居住地に持ち帰ることが一般的な人間の採食パタンにとってより適している。獲得された情報の共有や分配によるリスク（収益率の変動）の減少は，人間独特のものであり，それらをあつかうモデルは，採食活動と社会的相互作用の関係についての興味ある予測を可能にする。このようなモデルを検証する研究は，人類学では途に就いたばかりであるが今後の研究に期待がもたれる。

人間は雑食であり，栄養素の構成が大きく異なるさまざまな食物を同時に利用する。これらの食物を単一の通貨（エネルギー）に還元する古典的モデルに対する批判はこの点に集中する。食餌を複数の通貨（栄養素）で評価するものに線形計画法によるモデルと無差別曲線によるモデルがある。前者は，人間の生存にとって必須の多くの栄養素をモデルに組み込むことを可能にするが，栄養の最少必要量を最小コストで得るための食物の構成比率に問題を限定してしまうので，モデルの予測と観察された食餌が大きく異なることが多い。さらに，制約のパラメーター（栄養素の含有量，収益率，最低必要量など）のわずかな違いが予測を大きく変えてしまうので，モデルの構成要素のきわめて精確な数値が求められる。しかし，古典的な食餌幅モデルやパッチ選択モデルが個体を分析単位にしているのに比べて，線形計画法は分析単位を家族あるいは集団全体へと拡張できるため，人間の採食の実態により則しているという利点をもつ。後者の適用事例では，2つのタイプの食物（群），たとえば肉と植物性食物しかあつかえず，またその方法論が帰納的であるためモデルの検証ができない。

現在までのところ，最適採食モデルの人間行動への適用事例では，モデルの予測と観察がそれほどうまく合致してこなかった。モデルは人間行動における複雑な意思決定をきわめて簡単化したものなので，ある程度このことは避けられない。むしろ，最適採食モデルの適用は，モデルの予測と観察の不一致から何を学ぶことができるかに照して評価されるべきである。モデルの予測と観察における不一致の理由の1つは，観察データが問題とされている採食モデルの検証に適していないことである。多くの

場合，観察された行動が検証されるべきモデルの仮定を満たしていない。すなわち，モデル適用の条件を満たしていない場合が多い。しかし，人間の行動は生物学で発達した採食モデルの制約や仮定に違反していることが多く，これらを無視して単純に適用することからモデルの予測の有効性が減じているのである。あつかわれる問題の特質と関係して，採食モデルの特質を注意深く検討すると同時に，既存のモデルの制約や仮定を特定のフィールドにおける観察に基づいて検討し，モデル作りに生かすことが重要である。この意味において，モデルの予測との不一致は，人間の採食活動における意思決定に関する重要な制約について学ぶ手助けになる。このことは，採食モデルの適切な修正によって，人間の採食活動における広い範囲の問題をあつかうことが可能になることを意味する。最適採食モデルの効用は，そこから何を学ぶことができるかに照らして評価されるべきであり，予測の的中だけで評価されるべきではない。実際に，採食モデルの仮定に故意に違反して，その仮定が重要であるかどうかを確かめるという研究もある。

最適採食理論は，生態人類学における他の理論（とくに文化生態学や生態系生態人類学）よりもより一般的で精確な予測を生み出すことができ，そして仮説を調査（データ）によって直接的に検証できるので理論構築を速やかに進めることができる。しかし，最適採食モデルは，人間が示す多様な採食（生業）活動のすべての面をあつかうことはできないし，説明できるわけでもない。最適採食モデルは，現在のところ，人間の採食活動における特定の側面だけをあつかっているのであり，社会文化的側面，たとえば社会制度や価値観などとの関係を理解するには，人間行動の他の領域をあつかう行動生態学的研究分野（たとえば，分配や資源の配分と再配分，空間利用，生殖，競争と社会階層化など）との連携が必要であろうし，人類学における他の分野の助けを借りなければならない。そして，この点においてこそ人間行動に関する行動生態学的研究の発展の可能性を見出せるのである。

謝　　辞

本稿は，文部省内地研究員制度によって，1998年5月から1999年3月まで国立民族学博物館で国内研究員として行なった研究（研究課題「狩猟採集民および焼畑農耕民の生業活動の行動生態学的研究」）の一部を発表したものである。指導教授の秋道智彌教授をはじめとして，さまざまなご援助をいただいた国立民族学博物館のスタッフの皆様に感謝いたします。また，本稿の執筆にあたって多大な御教示をいただいた国立民族学博物館の清水昭俊教授には重ねて感謝いたします。

文　　献

Abraham, H., Jr.
1987 The preference for animal protein and fat: a cross-cultural survey. In M. Harris and E.B. Ross (eds) *Food and evolution: toward a theory of human food habit*, pp. 207–223. Philadelphia: Temple University Press.

Altman, J. C.
1984 Hunter-gatherer subsistence production in Arnhem land: the original affluence hypothesis re-examined. *Mankind* 14, 179–190.
1987 *Hunter-gatherers today: an aboriginal economy in north Australia.* Canberra: Australian Institute of Aboriginal Studies.

Alvard, M. S.
1993 Testing the "ecologically noble savage" hypothesis: interspecific prey choice by Piro hunters of Amazonian Peru. *Human ecology* 21, 355–387.

Bailey, R. C., G. Head, M. Jenkine, B. Owen, R. Rechtman, and E. Zechenter
1989 Hunting and gathering in tropical rain forest: is it possible? *American anthropologist* 91, 59–82.

Basgall, M.
1987 Resource intensification among hunter-gatherers: acorn economics in prehistoric California. *Research in economic anthropology* 9, 21–52.

Beckerman, S.
1983 Carpe diem: an optimal foraging approach to Barí fishing and hunting. In R. B. Hames and W. T. Vickers (eds) *Adaptive strategies of native Amazonians*, pp. 269–299. New York: Academic Press.

Begossi, A.
1992 The use of optimal foraging theory in the understanding of fishing strategies: a case from Sepetiba Bay (Rio de Janeiro State, Brazil). *Human ecology* 20, 463–475.

Belovsky, G. E.
1987 Hunter-gatherer foraging: a linear programming approach. *Journal of anthropological archaeology* 3, 29–76.

Benjamin, G.
1985 In the long term: three themes in Malayan cultural ecology. In K. Hutterer, T. Rambo, and G. Lovelace (eds) *Cultural values and human ecology in Southeast Asia*, pp. 219–278. Ann Arbor: Center for Southeast Asian Studies, The University of Michigan.

Bennett, I. M.
1991 Barí loricarid collection and value of information: an application of optimal foraging theory. *Human ecology* 19, 517–528.

Bettinger, R. L.
1991 *Hunter-gatherers: archaeological and evolutionary theory.* New York: Plenum Press.

Binford, L. R.
1978 *Nunamiut ethnoarchaeology.* New York: Academic Press.

Boserup, E.
1965 *The condition of agricultural growth: the economics of agrarian change under population pressure.* New York: Aldine.

Cashdan, E. (ed.)
1990 *Risk and uncertainty in tribal and peasant economies.* Boulder: Westview Press.

Charnov, E. L.
1976 Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical population biology* 61, 119–128.

Clark, C. W. and M. Mangel

1984 Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *American naturalist* 123, 626–641.

Clarke, W. C.

1971 *Place and people: an ecology of a New Guinea community.* Berkeley: University of California Press.

Cronk, L.

1991 Human behavioral ecology. *Annual review of anthropology* 20, 25–53.

Dennett, G. and J. Connell

1988 Acculturation and health in the Highlands of Papua New Guinea: dissent on diversity, diets, and development. *Current anthropology* 29, 273–299.

Dwyer, P.

1983 Etolo hunting performance and energetics. *Human ecology* 11, 145–174.

Ellen, R.

1982 *Environment, subsistence and system: the ecology of small-scale social formation.* Cambridge: Cambridge University Press.

Endicott, K. M.

1984 The economy of the Batek of Malaysia: annual and historical perspective. *Research in economic anthropology* 6, 29–52.

Endicott, K. M. and P. Bellwood

1991 The possibility of independent foraging in the rain forest of Peninsular Malaysia. *Human ecology* 19, 151–185.

Feit, H. A.

1973 The ethno-ecology of the Waswanipi Cree; or how hunters can handle their resources. In B. Cox (ed.) *Cultural ecology*, pp. 115–125. Toronto: McLelland & Stewart.

Flannery, K. V.

1968 Archaeological system theory and early Mesoamerica. In Meggars (ed.) *Anthropological archaeology in the Americas*, pp. 67–87. Washington, DC: Anthropological Society of Washington.

Hames, R. B.

1987 Game conservation or efficient hunting. In B. M. McCay and J. M. Acheson (eds) *The question of the commons: the culture and ecology of communal resources*, pp. 92–107. Tucson: University of Arizona Press.

1989 Time, efficiency, and fitness in the Amazonian protein quest. *Research in economic anthropology* 11, 43–85.

1992 Time allocation. In E.A. Smith and B. Winterhalder (eds) *Evolutionary ecology and human behavior*, pp. 203–236. New York: Aldine de Gruyter.

Hames, R. B. and W. T. Vickers

1982 Optimal foraging theory as a model to explain variability in Amazonian hunting. *American ethnologist* 9, 358–378.

Hart, J.

1978 From subsistence to market: a case study in Mbuti net hunters. *Human ecology* 6, 325–353.

Hawkes, K.

1990 Why do men hunt? Some benefits for risky choice. In E. Cashdan (ed.) *Risk and uncertainty in tribal and peasant economies*, pp. 145–166. Boulder: Westview Press.

1991 Showing off: tests of another hypothesis about men's foraging goals. *Ethology and sociobiology* 11, 29–54.

1992 Sharing and collective action. In E. Smith and B. Winterhalder (eds) *Evolutionary ecology and human behavior*, pp. 269–300. New York: Aldine.

1993 Why hunter-gatherers work: an ancient version of the problem with public goods. *Current anthropology* 34, 341–362.

Hawkes, K., K. Hill, and J. M. O'Connell

1982 Why hunters gather: optimal foraging and the Aché of eastern Paraguay. *American*

ethnologist 9, 379–398.

Hawkes, K. and J.M. O'Connell

1981 Affluent hunters? Some comments in light of the Alyawara case. *American anthropologist* 83, 622–626.

1985 Optimal foraging models and the case of the !Kung. *American anthropologist* 87, 401–405.

Hawkes, K., J. M. O'Connell, and N. Blurton Jones

1991 Hunting income patterns among the Hadza: big game, common goods, foraging goals and the evolution of the human diet. *Philosophical transactions of the Royal Society of London* B 334, 83–91.

Hayden, B.

1981 Subsistence and ecological adaptation of modern hunter-gatherers. In G. Teleki and R. Harding (eds) *Omnivorous primate*, pp. 344–422. New York: Columbia University Press.

Headland, T. N.

1987 The wild yam question: how well could independent hunter-gatherers live in a tropical rain forest ecosystem. *Human ecology* 15, 463–491.

Heffley, S.

1981 The relationship between northern Athapaskan settlement patterns and resource distribution. In B. Winterhalder and E. A. Smith (eds) *Hunter-gatherer foraging strategies: ethnographic and archaeological analysis*, pp. 126–147. Chicago: Chicago University press.

Heizer, R. F.

1958 Prehistoric central California: a problem in historical-developmental classification. *University of California archaeological survey report* 41, 19–26.

Hill, K.

1988 Macronutrient modifications of optimal foraging theory: an approach using indifference curves applied to some modern foragers. *Human ecology* 16, 157–197.

Hill, K. and K. Hawkes

1983 Neotropical hunting among the Aché of eastern Paraguay. In R. B. Hames and W. T. Vickers (eds) *Adaptive strategies of native Amazonians*, pp. 223–267. New York: Academic Press.

Hill, K. and H. Kaplan

1989 Population description and dry season subsistence among the newly contacted Yora (Yaminahua) of Manu National Park, Peru. *National geographic research* 5, 317–334.

Hill, K., K. Hawkes, H. Kaplan, and A. M. Hurtado

1984 Seasonal variance in the diet of Aché hunter-gatherers in eastern Paraguay. *Human ecology* 12, 145–180.

Hill, K. and H. Kaplan, K. Hawkes, and A. M. Hurtado

1985 Men's time allocation to subsistence work among the Aché of eastern Paraguay. *Human ecology* 13, 29–47.

1987 Foraging decisions among Aché hunter-gatherers: new data and implications for optimal foraging models. *Ethology and sociobiology* 8, 1–36.

Hongo, T. and R. Ohtsuka

1993 Nutrient composition of Papua New Guinea foods. *Man and culture in Oceania* 9, 103–125.

Hurtado, A. M. and K. Hill

1990 Seasonality in a foraging society: variation in diet, work effort, fertility and the sexual division of labor among the Hiwi of Venezuela. *Journal of anthropological research* 46, 293–345.

Hurtado, A. M., K. Hawkes, K. Hill, and H. Kaplan

1985 Female subsistence strategies among Aché hunter-gatherers of eastern Paraguay. *Human ecology* 13, 1–28.

Hutterer, K.
1983 The natural and cultural history of Southeast Asian agriculture: ecological and evolutional considerations. *Anthropos* 78, 169–212.
Jochim, M. A.
1976 *Hunter-gatherer subsistence and settlement: a predictive model.* New York: Academic Press.
1981 *Strategies for survival: cultural behavior in an ecological context.* New York: Academic Press.
1983 Optimization models in context. In A.S. Keene and J.A. Moore (eds) *Archaeological hammers and theories*, pp. 157–172. New York: Academic Press.
1988 Optimal foraging and division of labor. *American anthropologist* 90, 130–136.
Johnson, A.
1980 The limits of formalism in agricultural decision research. In P. Bartlett (ed.) *Agricultural decision making*, pp. 19–43. New York: Academic Press.
Johnson, A. and C. A. Behrens
1982 Nutritional criteria in Machiguenga food production decision: a linear-programming analysis. *Human ecology* 10, 167–190.
Jones, K. T. and D. B. Madson
1989 Calculating the cost of resource transportation: a Great Basin example. *Current anthropology* 30, 529–534.
Kaplan, H. and K. Hill
1985 Food sharing among Aché foragers: tests of explanatory hypotheses. *Current anthropology* 26, 223–245.
1992 The evolutionary ecology of food acquisition. In E. A. Smith and B. Winterhalder (eds) *Evolutionary ecology and human behavior*, pp. 167–202. New York: Aldine de Gruyter.
Kaplan, H., K. Hill, and A. M. Hurtado
1990 Risk, foraging and food sharing among the Ache. In E. Cashdan (ed.) *Risk and uncertainty in tribal and peasant economies*, pp. 107–144. Boulder: Westview Press.
粕谷英一
1990『行動生態学入門』東京：東海大学出版会。
Keegan, W. F.
1988 The optimal foraging analysis of horticultural production. *American anthropologist* 88, 92–107.
Keene, A. S.
1979 Economic optimization models and study of hunter-gatherer subsistence-settlement systems. In C. Renfrew and K. Cooke (eds) *Transformation: mathematical approaches to cultural change*, pp. 369–404. New York: Academic Press.
1981 *Prehistoric foraging in a temperate forest: a linear programming model.* New York: Academic Press.
1983 Biology, behavior, and borrowing: a critical examination of optimal foraging theory. In A. S. Keene and J. A. Moore (eds) *Archaeological hammers and theories*, pp. 157–172. New York: Academic Press.
Kelly, R. L.
1995 *The foraging spectrum: diversity in hunter-gatherer lifeways.* Washington: Smithsonian Institution Press.
Kemp, W. B.
1971 The flow of energy in a hunting society. *Scientific american* 225, 105–115.
Kuchikura, Y.
1987 *Subsistence ecology among Semaq Beri hunter-gatherers of Peninsular Malaysia* (Hokkaido behavioral science report, series E, No. 1). Sapporo: Department of Behavioral Science, Hokkaido University.
1988a Efficiency and focus of blowpipe hunting among Semaq Beri hunter-gatherers of

Peninsular Malaysia. *Human ecology* 16, 271–305.

1988b Food use and nutrition in a hunting and gathering community in transition, Peninsular Malaysia. *Man and culture in Oceania* 4, 1–30.

1993 Wild yams in the tropical rain forest: abundance and dependence among the Semaq Beri hunter-gatherers in Peninsular Malaysia. *Man and culture in Oceania* 9, 81–102.

1994 A comparative study of subsistence patterns in Papua New Guinea. *Bulletin of the Faculty of General Education, Gifu University* 30, 41–89.

1996 Fishing in the tropical rain forest: utilization of aquatic resources among the Semaq Beri hunter-gatherers of Peninsular Malaysia. *Senri ethnological studies* 42, 147–174.

1997 Inter-household food sharing in a foothill community in Papua New Guinea: an adaptive mechanism to risk in food supply. *Man and culture in Oceania* 13, 57–82.

1999 The cost of diet in a Huli community of Papua New Guinea: a linear-programming analysis of subsistence and cash-earning strategies. *Man and culture in Oceania* 15, 65–90.

口蔵幸雄

1981 「オランアスリと動物――マレー半島の狩猟採集民 Semaq Beri の食物規制」『季刊人類学』12, 3–71。

1995 「熱帯雨林の中の漁撈――マレー半島」秋道智彌編『イルカとナマコと海人たち――熱帯の漁撈文化誌』pp. 52–88, 東京：日本放送出版協会。

1996 「パプアニューギニア高地社会の生業適応――南高地州フリ族の生業活動と食物摂取」『岐阜大学教養部研究報告』34, 115–144。

1998 「熱帯雨林と狩猟採集民」『中央評論』225, 145–150。

1999 「人間行動生態学（1）――基本的理論と研究戦略」『岐阜大学地域科学部研究報告』4, 157–174。

Lee, R. B.

1968 What hunters do for a living, or, how to make out on scarce resources. In R. B. Lee and I. DeVore (eds) *Man the hunter*, pp. 30–48. Chicago: Aldine.

1979 *The !Kung San: men, women and work in a foraging society*. Cambridge: Cambridge University Press.

Lieberman, L. S.

1987 Biocultural consequences of animals versus plants as sources of fats, proteins, and other nutrients. In M. Harris and E. B. Ross (eds) *Food and evolution: toward a theory of human food habit*, pp. 225–260. Philadelphia: Temple University Press.

Lima, S.

1983 Downy woodpecker foraging behavior: efficient sampling in simple stochastic environments. *Ecology* 65, 166–174.

Marks, S. A.

1976 *Large mammals and a brave people: subsistence hunters in Zambia*. Seattle: University of Washington Press.

Maynard Smith, J.

1978 Optimization theory in evolution. *Annual review of ecology and systematics* 9, 31–57.

メイナード＝スミス，J.

1985 『進化とゲーム理論――闘争の論理』寺本英，梯正之訳，東京：産業図書。

Medway, L.

1978 *The wild mammals of Malaya and Singapore*. Kuala Lumpur: Oxford University Press.

Metcalfe, D. and K. R. Barlow

1992 A model for exploring the optimal trade-off between field processing and transport. *American anthropologist* 94, 340–356.

Milton, K.

1985 Ecological foundations for subsistence strategies among the Mbuti Pygmies. *Human ecology* 13, 71–78.

Minge-Klevana, W.

1980 Does labor time decrease with industrialization? A survey of time-allocation studies. *Current anthropology* 21, 279–298.

Mithen, S. J.

1988 Modeling hunter-gatherer decision making: complementing optimal foraging theory. *Human ecology* 17, 59–83.

1989 *Thoughtful foragers: a study of prehistoric decision making.* Cambridge: Cambridge University Press.

Moore, J. A.

1983 The trouble with know-it-alls: information as a social and ecological resource. In A. S. Keene and J. A. Moore (eds) *Archaeological hammers and theories*, pp. 173–191. New York: Academic Press.

Moran, E. F.

1990 Ecosystem ecology in biology and anthropology: a critical assessment. In E. F. Moran (ed.) *The ecosystem approach in anthropology: from concept to practice*, pp. 3–40. Ann Arbor: The University Michigan Press.

Nietschmann, B.

1972 *Between land and water: the subsistence ecology of the Miskito Indians, eastern Nicaragua.* New York: Seminar Press.

O'Connell, J. F. and H. Hawkes

1981 Alyawara plant use and optimal foraging theory. In B. Winterhalder and E. A. Smith (eds) *Hunter-gatherer foraging strategies: ethnographic and archaeological analysis*, pp. 99–125. Chicago: Chicago University Press.

1984 Food choice and foraging sites among the Alyawara. *Journal of anthropological research* 40, 504–535.

Ohtsuka, R.

1983 *Oriomo Papuans: ecology of sago-eaters in lowland Papua.* Tokyo: University of Tokyo Press.

1989 Hunting activity and aging among the Gidra Papuans: a biobehavioral analysis. *American journal of physical anthropology* 80, 31–39.

Ohtsuka, R, T. Kawabe, T. Inaoka, T. Suzuki, T. Hongo, T. Akimichi, and T. Sugawara

1984 Composition of local and purchased foods consumed by the Gidra in lowland Papua. *Ecology of food and nutrition* 15, 159–169.

Orians, G. H. and N. E. Pearson

1979 On the theory of central place foraging. In D. J. Horn, B. R. Stairs, and R. D. Mitchell (eds) *Analysis of ecological systems*, pp. 155–177. Columbus: Ohio State University Press.

Orlove, B. S.

1980 Ecological anthropology. *Annual review of anthropology* 9, 235–273.

Parker, G. A.

1978 Searching for mates. In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds) *Behavioral ecology*, pp. 214–244. Oxford: Blackwell.

Pate, D.

1986 The effect of drought of Ngatatjara plant use: an evaluation of optimal foraging theory. *Human ecology* 14, 95–115.

Platt, B. S.

1975 *Tables of representative values of foods commonly used in tropical countries.* London: Her Majesty's Stationary Office.

Pyke, G. H., H. R. Pulliam, and E. L. Charnov

1977 Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly review of biology* 52, 137–154.

Rappaport, R. A.

1967 Ritual regulation of environmental relations among a New Guinea people. *Ethnology* 6, 17–30.

1968 *Pigs for the ancestor: ritual in the ecology of a New Guinea people.* New Haven: Yale University Press.

Reidhead, Van A.

1979 Linear programming models in archaeology. *Annual review of anthropology* 8, 543–578.

Sahlins, M.

1972 *Stone age economics.* Chicago: Aldine.

Sih, A. and K. Milton

1986 Optimal diet theory: should the !Kung eat mongongo? *American anthropologist* 87, 395–401.

Smith, E. A.

1979 Human adaptation and energetic efficiency. *Human ecology* 7, 53–74.

1983 Anthropological applications of optimal foraging theory: a critical review. *Current anthropology* 4, 625–651.

1991 *Inujjuamiut foraging strategies: evolutionary ecology of an arctic hunting economy.* New York: Aldine de Gruyter.

Smith, E. A. and B. Winterhalder

1981 New perspective on hunter-gatherer socioecology. In B. Winterhalder and E. A. Smith (eds) *Hunter-gatherer foraging strategies: ethnographic and archaeological analysis*, pp. 1–12. Chicago: Chicago University press.

1992 Natural selection and decision making: some fundamental principle. In E. A. Smith and B. Winterhalder (eds) *Evolutionary ecology and human behavior*, pp. 25–60. New York: Aldine.

Speth, J. and K. Spielman

1983 Energy source, protein metabolism, and hunter-gatherer subsistence strategies. *Journal of anthropological archaeology* 2, 1–31.

Sponsel, L.

1987 Amazonian ecology and adaptation. *Annual review of anthropology* 15, 67–97.

Spooner, B. (ed.)

1972 *Population growth: an anthropological perspective.* Cambridge: M.I.T. Press.

Stephens, D. W.

1990 Risk and incomplete information in behavioral ecology. In E. Cashdan (ed.) *Risk and uncertainty in tribal and peasant economies*, pp. 107–144. Boulder: Westview Press.

Stephens, D. W. and E. L. Charnov

1982 Optimal foraging: some stochastic models. *Behavioral ecology and sociobiology* 10, 251–263.

Stephens, D. W. and J. R. Krebs

1986 *Foraging theory.* Princeton: Princeton University Press.

Steward, J. H.

1936 The economic and social basis of primitive bands. In R. H. Lowie (ed.) *Essays in anthropology presented to Alfred Lous Kroeber*, pp. 331–350. Berkeley: University of California Press.

Tanner, A.

1979 *Bringing home animals: religious ideology and mode of production of the Mistassini Cree hunters.* London: Hurst.

Thomas, R. B.

1973 *Human adaptation to a high Andean energy-flow system* (Occasional paper in anthropology 7). University Park: Pennsylvania State University.

1976 Energy flow at high altitude. In P. T. Baker and M. A. Little (eds) *Man in the Andes: a multidisciplinary study of high-altitude Quechua*, pp. 379–404. Stroudsberg: Dewden, Hutchinson and Ross.

Vayda, A. P. and B. McCay

1975 New directions in ecology and ecological anthropology. *Annual review of anthropol-*

ogy 4, 293–306.

Waddell, E.

1972 *The mound builders: agricultural practices, environment and society in the central highlands of New Guinea*. Seattle: University of Washington Press.

Winterhalder, B.

1981a Optimal foraging strategies and hunter-gatherer research in anthropology: theory and models. In B. Winterhalder and E. A. Smith (eds) *Hunter-gatherer foraging strategies: ethnographic and archaeological analysis*, pp. 13–35. Chicago: Chicago University press.

1981b Foraging strategies in the boreal environment: an analysis of Cree hunting and gathering. In B. Winterhalder and E.A. Smith (eds) *Hunter-gatherer foraging strategies: ethnographic and archaeological analysis*, pp. 66–98. Chicago: Chicago University press.

1982 Opportunity cost foraging models for stationary and mobile predators. *American naturalist* 122, 73–84.

1986 Diet choice, risk, and food sharing in a stochastic environment. *Journal of anthropological archaeology* 5, 369–392.

1990 Open field, common pot: harvest variability and risk avoidance in agricultural and foraging societies. In E. Cashdan (ed.) *Risk and uncertainty in tribal and peasant economies*, pp. 67–88. Boulder: Westview Press.

Winterhalder, B. and E. A. Smith

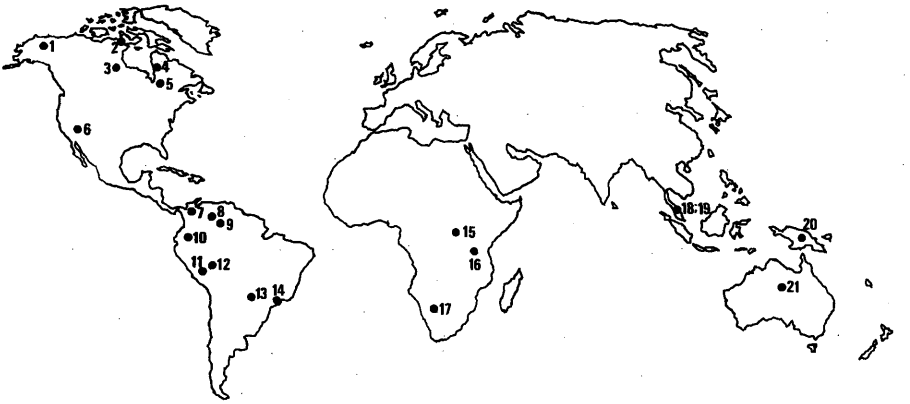
1992 Evolutionary ecology and the social science. In E. A. Smith and B. Winterhalder (eds) *Evolutionary ecology and human behavior*, pp. 3–23. New York: Aldine de Gruyter.

Winterhalder, B., W. Baillarbeon, F. Cappelltto, J. I. Randolph Daniel, and C. Presscott

1988 The population ecology of hunter-gatherers and their prey. *Journal of anthropological archaeology* 7, 289–328.

Yost, J. and P. Kelley

1983 Shotguns, blowguns, and spears: an analysis of technological efficiency. In R.B. Hames and W.T. Vickers (eds) *Adaptive strategies of native Amazonians*, pp. 189–224. New York: Academic Press.



1 Nunamiut	8 Yanomamö	15 Mbuti
2 Netsilik Eskimo	9 Hiwi	16 Hadza
3 Chipewyan	10 Siona-Secoya	17 !Kun
4 Inujjuamiut	11 Machiguenga	18 Semaq Beri
5 Cree	12 Yaminahua	19 Batek
6 大盆地の遺跡	13 Aché	20 Huli
7 Bari	14 セペティバ湾(Sepetiba Bay)の漁民	21 Alyawara

付図