

論文の内容の要旨

論文題目 **Analyses of movement patterns and individual interactions in the animal behavior**

(動物行動における動きのパターンと相互作用の解析)

氏名 阿部 真人

第1章 序論

動物は空間の中を自律的に移動し、行動するという性質に特徴づけられる。行動を通して、同種または他種の個体と相互作用し、被食捕食・競争・協力といった生存にきわめて重要な関係を形成する。行動生態学はこのような適応度への影響の仕方に焦点をあてて行動を解析する学問であり、1970年代以降隆盛した。ここ10年、観測機器と計算機の性能上昇により、自然条件下における動物の位置情報や相互作用の大規模かつ精確なデータが得られるようになった。これによって従来捉えられなかった動物行動の時空間パターンと相互作用パターンが明らかになりつつあり、動物行動の統合的理解を目指す移動生態学 (movement ecology) が提案されている。

1 個体レベルの移動パターンを解析した研究では、様々な動物種で Lévy walk と呼ばれる動き方を示すという報告がある。理論研究によって Lévy walk の適応的側面は探索効率の良さであると主張される。しかし、Lévy walk を示さないという報告もあり、探索効率以外の側面を考える必要があると考えられる。そこで本研究では探索行動の枠組みに捕食者を導入し 3 者系にすることで、最適採餌戦略が変更されることを議論する (第2章)。さらにこれまで探索行動として捉えられてきた Lévy walk を捕食者に対するランダム回避戦略として捉え、最適回避戦略を議論する (第3章)。

鳥や魚、社会性昆虫に代表されるような集団を形成する動物種においては、個体間の相互作用を通して集団的意志決定や分業を達成することが知られている。しかし、そのような相互作用を定量

化し解析する手法は発展途上である。相互作用の結果、個体にダイナミクスとしてどのような影響があるのかを解析するため、複数個体の歩行軌跡の時系列データを非線形力学系に基づいた **Convergent Cross Mapping** で解析することで、個体の活動の間における因果関係を定量化した（第4章）。さらに順位行動に着目し、相互作用のパターンを有向ネットワークとして解析した（第5章）。

第2章 捕食リスクと生活史を考慮した Lévy walk 探索戦略

古くから動物の探索行動パターンにはまれに長い直線運動が見られることが報告されてきた。近年、それがランダム探索戦略の一つである Lévy walk のパターンであることが主張されることがある。先行研究では、数理モデルを用いることで Lévy walk が目標物の位置情報がない状況下で探索効率を増加させることを示し、適応の観点から Lévy walk のパターンを説明した。しかし、実際の動物が Lévy walk を示さない場合もあり、議論が分かれているのが現状である。その原因の一つに探索効率そのものを適応度に換算する点に問題があることが考えられる。Lévy walk は対象物が何であるかに関わらず遭遇率を高めるため、捕食リスクも増加するからである。本章では、目標物従来の Lévy walk の探索効率のみに焦点をあてた目標物-探索者のシミュレーションに捕食者を導入し、最適なランダム探索戦略について解析した。さらに捕食者も探索行動することを想定し、その場合の最適なランダム探索戦略を調べた。その結果、捕食者密度が高い状況下では Lévy walk よりも Brownian walk の方が適することが明らかになった。特に、探索者が目標物を発見することが適応度増加に直結するかどうかといった生活史に依存して捕食者による効果が変化することも示した。これらの結果から、探索者の生活史や捕食者の行動にといった生態的な性質に依存した最適なランダム探索戦略と、実データ解析との関連について議論する。

第3章 天敵回避行動の理論解析と実験

動物行動における動きのランダムネスは古くから報告されているにもかかわらず、そのランダムネス自体の適応的意義は明らかになっていない。餌探索においては、Lévy walk が適応的な採餌行動であることが報告されているが、餌探索においてはランダムネス自体に本質的な意義があるわけではない。動きにおけるランダムネスの生物学的な機能の一つは、他個体からの予測不可能性であると考えられるため、本章では天敵回避行動に注目し、天敵回避におけるランダムネスの意義を考察するための理論的なフレームワークを新たに構築した。直進的な運動は安全圏までの移動時間は短くなるが、予測不可能性が低下する。一方、ブラウン運動のようなランダムネスを有すると予測不可能性は高いが、安全圏までの移動時間は長くなる。これらの、予測可能性と、安全圏までの移動時間のトレードオフによって、多くの動物が自然環境下で示す Lévy walk をベースにした中間的な動き方が最適になることを報告する。理論モデルを検証するために、コンピュータのスクリーン上に仮想の逃避するエージェントを配置し、人を天敵とした実験も行った。これらの結果から天敵回避行動とランダムネスの関係について議論する。

第4章 集団行動における情報流の定量化

鳥や魚、社会性昆虫における集団行動は、個体間の局所的な相互作用だけに基づくにもかかわらず集団全体として適応的意志決定や分業を達成している。どのようにして集団行動が形成されるのかを理解するために、個体間での情報の流れや影響度合いを定量化する試みは重要であるものの、社会性昆虫のような各個体が自発的な行動も示す系においては進んでいないのが現状である。本章では、社会性昆虫トゲオオハリアリ *Diacamma* sp. を材料に、複数個体を1日間トラッキングし、単位時間あたりの移動量を活動量として個体間の影響度合い、因果性を解析した。時系列解析には、複数の時系列間の因果性を非線形力学系に基づいて定量化する **Convergent Cross Mapping** を用いた。その結果、個体間の因果性は非均質性があること、それは時間的に変化することが明らかになった。また、その影響は個体間の距離とは関係がない傾向があり、これまで検知できなかった相互作用を発見するフレームワークになると考えられる。

第5章 順位行動ネットワークの解析

個体間における順位制は様々な動物種で広く見られ、グループ内での資源分配の調整をする役割を果たすと考えられている。これまでの順位制の解析はサイクル構造(A→B, B→C, C→A)がどれだけ存在するかに焦点を当ててきた。本章では、トゲオオハリアリ *Diacamma* sp. のワーカーによって形成される順位制を有向ネットワークとみなし、その大域的な構造を解析した。観察された順位ネットワークはほぼ、サイクルがない有向非環グラフであり、これは従来の枠組みにおける完全な線形の順位制であることに相当する。また、観察されたネットワークは疎であり、全ての個体間において一定確率で枝が作られるランダムグラフとは異なるが、各個体の次数を保存したランダムグラフとは同じであることがわかった。また、次数分布は出次数に限って右に歪んだ分布であった。さらに最も大きな出次数をもつ個体は最上位ではなくその下位付近に位置する個体であった。これらの結果から順位行動ネットワークの進化的意義について議論する。

第6章 総合考察

第2章と第3章で解析した1個体レベルの動きと捕食者との相互作用についてまとめ、動きのパターンと生態的な性質の関係性について議論し、個体群動態などの他の現象への影響についての今後の展開について議論する。さらに、第4章と第5章で解析した1個体レベルの詳細な観測と解析によって得られた個体間の関係性について議論し、今後の展望について述べる。