

学位論文題名

Study of decision making in birds: differentiation of risk sensitivity under inter-species resource competition

(鳥類の意志決定に関する研究:種間資源競争におけるリスク感受性の分化)

学位論文内容の要旨

【序論】

本学位論文は三章から構成される。第一章では本論文の中心課題であるリスク感受性の問題について概要を説明する。第二章ではヒヨコを用いてリスク感受性を調べ、新たな統計解析手法を開発した結果を論じる。この手法により、複数の条件を統合してより信頼性の高い解析を行うことが可能となった。第三章ではシジュウカラ科三種のリスク感受性を比較した。その結果から、リスク感受性の意義について新たな側面から議論する。

【第一章】リスク感受性研究の問題点

自然界において、どの餌がどこにあるのかを採餌者が完全に把握することは難しい。そのため採餌者が見つける餌の量や所在は常に変動し、期待した餌は必ずしも手に入らない。そのような環境における最適な採餌とはどのようなものだろうか？最適採餌の理論研究は確率的変動のない、決定的世界を仮定するところから始まった。Charnov (1976)は長期利益率(採餌量/採餌時間)を最大化する採餌戦略を数理的に求め、利潤率(量/処理時間)の良い餌のみを採るのが最適戦略であることを見つけた(diet menu model)。確率的変動を考慮しないこのモデルでは期待値のみで選択が決まる。例えば確率 $p=1/2$ で0または4個が得られる餌は、期待値である2個が確実に得られる餌と同じように選ばれ、選好性は現れない。Caraco et al. (1980)はメキシコユキヒメドリを用いて実験を行い、確実な餌への選好性があること、そしてその選好性が鳥のエネルギー状態依存的に変化することを発見した。そのような選好性はリスク感受性と呼ばれ、確率的変動(リスク)を含む選択肢を好む性質はリスク志向、嫌う性質はリスク回避と呼ばれる。Caracoらは絶食時間と餌を与える間隔を変えることで鳥のエネルギー状態を操作した。単位時間あたりのエネルギー獲得量がエネルギー消費量を上回る場合、鳥はリスク回避となり、逆に下回る場合はリスク志向を示した。Stephens (1981)は単純な数理モデルを作成し、このようなリスク感受性の変化によって餓死確率が最小となることを示した(energy budget rule)。その後、モデルはより現実に近づくよう改良され、diet menu modelや採餌の制約(時間制限、捕食者による妨害など)が組み込まれたが、依然 energy budget ruleは成り立つことが確かめられた。これらの理論研究と同時に実証研究も進み、多様な系統の動物が一般的にリスク回避を示すことが分かった。さらに、エネルギー状態を操作した多くの実験では、飢餓に近づけるとリスク志向が現れることが観察され、数理モデルの正当性が裏付けられた。

このように一般的にリスク回避が適応的であるといわれている一方で、種間競争を考えた場合、同所的に共存している種が互いにリスク回避であるとは考えにくい。競争排除原理(Gause 1934)によれば、同所的に生息する種はニッチを共有できず、種間で食性を違えねばならない。リスク回避の性質をもつ種はリスクのない餌を優先して利用するので、食性を違えるためには競争種と異なるリスク感受性を持つ方が適応的な場合も考え得る。そこで本論文は種間でリスク感受性を違えることで食物資源を食い分けし、共存している可能性を検証した。

【第二章】統計手法の開発 - ニワトリ雛を用いたリスク感受性実験

種間比較を行うにあたって、複数の条件で測定した結果を統計的に統合して扱うことができれば、信頼性の高い解析が行える。そこで、本章では階層ベイズモデルを用いた統計手法を開発した。まず、行動滴定と呼ばれる実験手法でニワトリ雛のリスク感受性を調べた。リスクのある餌場とリスクのない餌場を二者択一で選択させた。リスクのある餌場は0粒または10粒の粟を等確率($p=0.5$)で供給した。その期待値は5粒である。一方、リスクのない餌場の餌量は雛の選択によって変えた。雛がリスクのない餌場を多く選択したならば、餌量を減らした。反対に、リスクのない餌場を選択しなければ、餌量を増やした。初期値の異なる二群を用意して、選択の釣り合う平衡点を探した。この行動滴定の過程では餌量が様々に移り変わるため、従来の統計手法での解析は難しい。階層ベイズモデルを用いて、リスクのある餌場の主観的価値を推定した。結果、リスクのある餌場の価値は約2.1粒と推定された。行動データから得られた平衡点は約2.5粒であり、よく一致していた。どちらの値も期待値5粒より低いので、雛はリスク回避であることが示された。

【第三章】リスク感受性と食性の関係 - シジュウカラ科三種の野鳥を用いた実験

野外よりシジュウカラ科の同所性近縁鳥種(シジュウカラ、ハシブトガラ、ヤマガラ)を捕獲し、飼育下でリスク感受性を調べた。これらの鳥は冬季には混群を形成し、採餌競争が起こっていると考えられる。実験はミルワーム切片を餌として、四種類の報酬($p=1$ で1個、 $p=1$ で3個、 $p=2/3$ で3個、 $p=1/3$ で3個)を用意した。二者択一の総当たり(6通り)で選好性を調べた結果、量に基づく選択や確率に基づく選択では種間で違いはみられず、リスクに基づく選択でのみ種間差がみられた。6通りの選択実験により得られたデータを統合し、階層ベイズモデルからリスクのある報酬の主観的価値を推定した。結果、シジュウカラ、ハシブトガラはリスク志向、ヤマガラではリスク回避であることを発見した。

次に、三種の食性を調べるため、食物利用・食物選好性の二つの指標を用いた。(i)食物利用：野鳥を用いた安定同位体比解析から野外での食物利用を調べた。動物体組織の安定同位体 $\delta^{13}\text{C}$ 及び $\delta^{15}\text{N}$ 含有量は食べた餌の安定同位体比を反映することが知られている。餌となる動植物の安定同位体含有量を調べることで、食物利用の割合を推定することができる。血液を用いて解析を行った結果、どの種も雑食性ではあるものの、シジュウカラ、ハシブトガラは昆虫食の傾向が強く、ヤマガラは植物食の傾向が強いことがわかった。(ii)食物選好性：リスク感受性実験に用いた飼育個体で、昆虫(ミルワーム)と種子(ヒマワリ)の間の食物選好性を調べた。行動滴定法を用い、ヒマワリ1粒に対して釣り合うミルワームの量を求めた。結果、シジュウカラ、ハシブトガラはミルワームに高い価値をおき、少ない量で釣り合うのに対し、ヤマガラはヒマワリに高い価値をおき、釣り合うのに多くのミルワームを必要とした。この結果は安定同位体比解析と矛盾しない。さらにベイズモデルから食物選好性とリスク感受性の関係を個体毎に調べた。その結果、昆虫を好むシジュウカラ、ハシブトガラほどリスク志向であり、種子を好むヤマガラほどリスク回避である相関関係が検出された。これらの結果は、リスク感受性を違えることで食物資源の食い分けをしているという先の仮説に合致する。

【考察】

リスク感受性と動物のエネルギー状態の関係については数理・実証両面から多くの研究がなされ、理論として確立されつつある。その一方で、リスク感受性の程度の強さ、リスク感受性と繁殖との関係など、未解決な問題も残されている。本学位論文では、リスク感受性と食性の間に相関関係があることを示した。Wright & Radford (2010)が食性分化の背後にリスク感受性の違いがある可能性を示唆しているものの、実際に証拠となるデータを示したのは本論文が初めてである。ただし、本論文でみられた相関関係が動物種間の直接競争の結果であるかどうかはまだ分からず、さらなる研究によって確かめる必要がある。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 松 島 俊 也
副 査 教 授 水 波 誠
副 査 准教授 相 馬 雅 代
副 査 教 授 上 田 恵 介(立教大学大学院理学研究科)

学位論文題名

Study of decision making in birds: differentiation of risk sensitivity under inter-species resource competition

(鳥類の意志決定に関する研究:種間資源競争におけるリスク感受性の分化)

近年、行動経済学に関する研究が注目されている。ミクロ経済学と心理学との境界領域として発展し、2003年のノーベル経済学賞はこの分野に授与された。リスク感受性はその中心課題の一つとして1990年前後より関心を集めて来た。しかし生物学に目を向けると、動物の示すリスク感受性は既に1980年前後より、理論・実験・野外観察の多様な局面で精力的な研究の蓄積を見出すことができる。現在では、動物とヒトの意思決定問題は統合を深め、更に近年の神経経済学の勃興を契機として、ひとつの学問分野になりつつある。

本論文はこのような現況にある意思決定問題に対して、鳥類を対象とした行動実験を行い、統計学的解析手法を新たに開発したものである。資源競争のもとにある近縁種の間でリスク感受性が食性と相関しつつ分化している事、特にハシブトガラ・シジュウカラの二種が著しいリスク選好性を示す事、が中心的な発見である。

(1) 統計手法の開発 — ニワトリ雛を用いた行動解析

種間比較を行うにあたって、複数の条件で測定した結果を統計的に統合して扱う必要が生じる。そこで、階層ベイズモデルを用いた統計手法を開発した。まず行動滴定によりニワトリ雛のリスク感受性を調べた。リスクのある餌場とリスクのない餌場を二者択一で選択させた。前者は0粒または10粒の粟を等確率 ($p=0.5$) で供給した。その期待値は5粒である。後者の餌量をゆっくりと変化させ、両者の平衡点を探した。諸条件が時間と共に移り変わるため、また学習率など未知の変数も多いため、従来の統計手法は適用できない。そこで階層ベイズモデルを用いて、リスクのある餌場の主観的価値を推定した。その結果、リスクのある餌場の価値は約2.1粒と推定された。これは期待値5粒より低く、雛はリスク回避であることが確認された。

(2) リスク感受性の進化と食性 — シジュウカラ科三種の種間比較

野外よりシジュウカラ科の同所性近縁鳥種(シジュウカラ、ハシブトガラ、ヤマガラ)を捕獲し、飼育下でリスク感受性を調べた。これらの鳥は冬季には混群を形成し、資源競争が起こっていると考えられる。実験はミルワーム切片を餌として、四種類の報酬 ($p=1$ で1個、 $p=1$ で3個、 $p=2/3$ で3個、 $p=1/3$ で3個)を用意した。二者択一の総当たり(6通り)で選好性を調べた結果、量に基づく選択・確率に基づく選択には種間で違いはみられず、リスクに基づく

選択でのみ種間差がみられた。6通りの選択実験により得られたデータを統合し、階層ベイズモデルからリスクのある報酬の主観的価値を推定した。その結果、シジュウカラ、ハシブトガラはリスク志向、ヤマガラではリスク回避であることを発見した。

次に、三種の食性を調べるため、食物利用（血液の $\delta^{13}\text{C}$ 及び $\delta^{15}\text{N}$ 含有量）・食物選好性（種と虫の二者択一行動）の二つの指標を調べた。血液の分析から判明した食物利用は3種で分化し、シジュウカラ・ハシブトガラが動物食に偏るのに対し、ヤマガラは植物食に偏っている事が判明した。他方、行動実験から判明した食物選好性も同様に分化し、シジュウカラ・ハシブトガラがミルワームに高い価値を置くのに対し、ヤマガラはヒマワリに高い価値を置く事を見出した。さらに食物選好性とリスク感受性の関係を個体毎に調べた。その結果、昆虫を好む個体ほどリスク志向であり、種子を好む個体ほどリスク回避であるという量的関係が検出された。これらの結果は、リスク感受性を違えることで食物資源競合を回避しているという仮説に合致する。ヤマガラは優先種として植物資源（リスクは低い）を独占的に利用し、シジュウカラ・ハシブトガラはヤマガラの利用しない動物（リスクは高い）に甘んじる事により、3種は混群を維持し、対捕食者（猛禽など）戦略の適応度を得ていると考えられる。

従来の研究では、ヒト・動物（昆虫・鳥類・哺乳類）において、ほぼ例外なくリスク回避性がデフォルトの行動特性であるとされてきた。リスク選好性は、エネルギー保持量に依存してリスクが適応的になる文脈においてのみ、一時的に発現すると考えられてきた。本研究は、種間の資源競争を背景として、繁殖群集（種）のレベルでリスク選好性が進化することを示したものである。生物学・生態学の枠を超え、意思決定研究全般に対して、新しい貢献をなすものである。

よって、著者は北海道大学博士（生命科学）の学位を授与される資格あるものと認める。