

---

〈特集：爬虫両生類学分野の最近の学位取得者の研究領域〉

## 爬虫類と両生類の研究を通して動物の個性研究を振り返る

酒井 理

183-8509 東京都府中市幸町 3-5-8 東京農工大学農学研究科地域生態システム学科

Reflecting on the research topic of animal personality through studies on reptiles and amphibians

By Osamu Sakai

*Department of Environment Conservation, Tokyo University of Agriculture and Technology,  
3-5-8, Saiwai-cho, Fuchu, Tokyo 183-8509, Japan*

---

要旨：動物行動学において個体差に着目する研究が2000年代初期から活発に起こり始め、幅広い系統分類群の動物を対象として「個性」という研究トピックが発展してきた。動物の個性研究が世界的な盛り上がりを見せてきたのとは対照的に、日本において当該学術領域に精通する研究者は非常に少ない。そこで、動物の個性研究の普及を目的とし、本総説では日本の爬虫両生類研究者に向けて当該分野の成り立ち、概念と手法論、爬虫類と両生類を対象として行われた代表的な研究を紹介する。個性研究の歴史を紐解くと、黎明期の記述的な研究をもとに様々な理論と仮説が提唱され、それらを検証する研究では更なる知見が蓄積されていった。その後、既存の理論や仮説の見直しがなされ、現在は研究トピックの更なる成熟に向けて舵が切られようという時期にあたる。爬虫類と両生類は個性研究においてマイナーな対象動物ながらも、当該分野の発展に貢献してきた。とりわけ、「行動シンドロームに繋がる発見」は連続的な個体差を考慮する重要性を行動生態学に喚起し、「個性と移動分散」と「個性の発達形成」においても重要な知見をもたらしている。しかし、この四半世紀ではほとんど手が付けられてこなかった学術的な問いも残されており、また、対象動物の個性を考慮することの重要性が群集生態学や保全生物学といった学術領域にも波及していくことが今後期待される。

キーワード：行動形質、一貫性、行動シンドローム、移動分散、発達可塑性

### はじめに

個体差とは生物に普遍的に存在し、各個体は性別、成長段階、姿や形などで特徴づけられる。動物においては動きや立ち振る舞いにも個体差がみられ、行動形質にみられる個体差は英語では「Animal Personality」、日本語では「個性」または「性格」として扱われる (Carere and Maestripieri, 2013 ; Gosling, 2001 ; 今野他, 2014 ; Vonk et al., 2017)。更に、複数の行動形質間に見られる相関は「行動シンドローム (Behavioral syndrome)」と

呼ばれ、簡潔に言えば、個性の高次構造として解釈される (Sih et al., 2004a, 2004b, 2012)。学術的には個性を扱う研究のルーツはヒトを対象とした心理学にあり、近年では動物行動学においてもヒト以外の動物を対象として脚光を集めている。この傾向は数値で見ると明らかであり、動物行動学における主要7雑誌に掲載された論文のうち個性を扱ったものは2005年あたりから増加傾向がみられ、2017年頃には頭打ちとなってきたが、依然として高い数値で推移している (図1)。ここで留

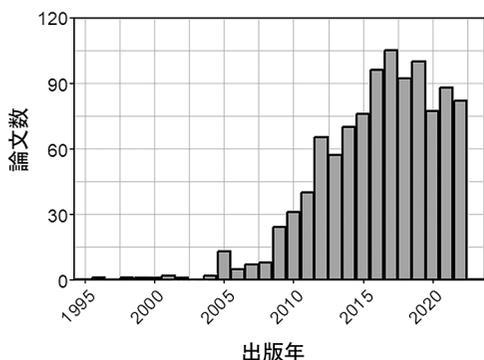


図1. 動物行動学における主要7雑誌に出版された個性を扱った論文数の推移. 学術文献検索エンジン Web of Science を用いて以下の条件に該当する1,097件の論文を抽出した. 年ごとの推移を可視化することが目的のため, 2023年の1月から8月までに出版された52本の論文は上記の棒グラフには含めていない. データベース: Web of Science Core Collection; キーワード: “TS = (Animal personality)”; 記事タイプ: “Article” and “Review Article”; 標的雑誌: *Animal Behaviour*, *Behavioral Ecology*, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *Ethology*, *Behaviour*, *Behavioural Processes*, *Journal of Ethology*; 検索日: 2023年8月31日 (検索クエリの詳細は以下を参照 <https://www.webofscience.com/wos/woscc/summary/04fb98a3-f9fa-4620-905e-b35330170d2b-9a896864/relevance/1>).

Fig. 1. The number of “animal personality” articles published in the seven leading journals in the research field of animal behavior. A total of 1,097 articles were extracted by the academic literature search engine Web of Science. For visualizing the yearly transition, 52 articles published from January to August of 2023 are not included in the bar chart. The nominated articles met the following criteria: Database: Web of Science Core Collection; Keyword: “TS = (Animal personality)”; Article type: “Article” and “Review Article”; Target journals: *Animal Behaviour*, *Behavioral Ecology*, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *Ethology*, *Behaviour*, *Behavioural Processes*, *Journal of Ethology*; Search date: August 31, 2023. (See also the detailed query for the search. <https://www.webofscience.com/wos/woscc/summary/04fb98a3-f9fa-4620-905e-b35330170d2b-9a896864/relevance/1>).

意してほしい点は, 個性研究において扱われる行動形質とは動物が示す傾向であり, 身体能力に直結するものは含まれないことである. 例えば, 走行能力, 持久力, 飛翔能力, 跳躍能力, 咬合力などは個性研究の対象にはならない. また, これまでも動物行動学では代替戦略や真社会性動物のカーストといった種内

多型を扱ってきたが, 基本的には集団レベルの行動の平均値に注目して最適行動という唯一の解 (時には複数の解) を探求してきた (Davies et al., 2012; Krebs and Davies, 1997). 伝統的な動物行動学の枠組みと比較して, 個性研究では行動形質の連続的な個体変異を許容し, その意義や形成過程を探求するという点で一線を画するものである (Bolhuis et al., 2021; Carere and Maestriperi, 2013).

動物の個性を扱う研究が世界的な盛り上がりを見せているのとは対照的に, 日本の学術界において当該領域に精通する研究者はほとんどいない (渥美他, 2020; 小泉, 2020). 特に, 爬虫類または両生類を対象動物として日本を拠点におこなわれた個性研究はこの総説の執筆時 (2023年8月) において筆者の論文以外には見受けられない. このような状況を鑑みて, 本総説では動物の個性研究の普及を目的とし, 日本の爬虫両生類研究者に向けて当該分野をレビューする. まず, 複数の学術分野にまたがって発展してきた個性研究の歴史と隆盛を振り返り, 次に, 当該分野において爬虫類と両生類を対象に行われてきた研究例に触れる. そして, 個性の発達形成の観点から筆者が博士課程で取り組んだ研究をその学術的な位置づけと併せて紹介する. 最後に, 当該分野に残された課題や今後の展望について議論する.

### 動物の個性研究のなりたち

この項では個性研究の興隆について紹介する. 個性を扱う研究はヒトを対象としたパーソナリティ心理学を源流として持ち, ヒトで発展してきた概念や手法が霊長類・伴侶動物・畜産動物にも適用されてきた (Vonk et al., 2017; Weiss et al., 2012). 動物行動学や生態学を背景にもつ研究者はパーソナリティ心理学で培われてきた個性研究の知見を踏まえつつも, 幅広い系統分類群の動物種を対象として, 生態的・進化的・発達的な観

点から個性の存在意義を探求する姿勢を持つ (Dingemanse and Réale, 2005 ; Dingemanse and Wolf, 2010 ; Sih et al., 2012 ; Stamps and Groothuis, 2010a, 2010b ; Wolf and Weissing, 2012 ; Wolf et al., 2007). このような学術分野を跨いだ個性研究の発展に関しては, 今野他 (2014) の総説が日本語で説明している貴重な文献である. また, 動物行動学において個性研究に脚光が集まる切掛けとなった文献としては, Carter et al. (2013), Gosling (2001), Réale et al. (2007), Sih et al. (2004a, 2004b) の総説が挙げられる. 最近では, Laskowski et al. (2022a) の総説において当該分野で過去 20 年間に蓄積されてきた知見と今後の展望がよくまとめられている.

これらの歴史に簡潔に触れると, 黎明期には用語の統一がなされておらず, 様々な系統分類群の動物種で個性の存在を報告する記述的な研究が多く見受けられる. 数年のうちにある程度は用語の統一がなされ, 個性を評価する実験デザインの確立や統計手法の普及も進んでいった. 2000 年代後半からは様々な要素と組み合わせで動物の個性を扱うフレームワークが提唱されていった. 例えば, 個性と生活史形質と生理形質の統合的理解 (Biro and Stamps, 2010 ; Goulet et al., 2017 ; Réale et al., 2010), 個性と認知的特徴の融合 (Sih and Del Giudice, 2012), 個性と空間生態学的特徴の関連 (Cote et al., 2010 ; Spiegel et al., 2017), 個性と性選択の関連 (Munson et al., 2020 ; Schuett et al., 2010), 個性の発達形成メカニズム (Stamps and Groothuis, 2010a, 2010b), 進化的観点での個性の創出モデル (Wolf and Weissing, 2012 ; Wolf et al., 2007) が代表的なものとして挙げられる. 2010 年代には, これらのアイデアの検証を試みる研究が増えていった. もちろん, 科学が発展する際には肯定的な意見だけではなく否定的な意見もあり, 個性研究が行動生態学に及ぼした貢献に疑問を投げかける動きも見受けら

れる (Beekman and Jordan, 2017). そして, 2010 年代後半にはこれまで提唱された理論や仮説の検証結果に対する総括が出始めるが, メタ解析のアプローチによって結論を下すには実証研究が不足しているということが概ねの見解である (Dougherty and Guillette, 2018 ; Niemelä and Dingemanse, 2018 ; Moiron et al., 2020 ; Royauté et al., 2018). また 2020 年代に入っても, これまでの個性研究において見逃されてきた部分への注目を促す声も上がってきている (Sih et al., 2023 ; Stuber et al., 2022). 筆者が個性研究の動向を実際に見てきたのは研究者として歩み始めた 2013 年からであるが, 当該分野を長年リードしてきた代表的な研究者の一人であるカリフォルニア大学デイビス校の Andrew Sih 博士も筆者と同様の見解を持っているようである (酒井, 私信). また, ここまでに触れてきた内容は個性研究で湧き起こってきた膨大な議論の一部に過ぎないことに留意してほしい. 前述した各アイデアに細かく触れることは本項の趣旨から逸れるため, 詳細に関しては重厚な総説の数々に説明を任せることとする.

次に, 個性研究における方法論に関して簡潔に説明する. 動物は状況に合わせてある程度柔軟に行動を変え得るため, 「どのように個性を評価するのか?」という問題に対して多くの議論がなされてきた (Dingemanse and Wright, 2020 ; Dingemanse et al., 2009 ; Réale et al., 2007 ; Sánchez-Tójar et al., 2022). ここで重要となってくる概念が行動形質の一貫性である. 具体的には, 行動にみられる時間的な安定性や状況を越えた安定性を評価するために, 同一個体を繰り返して観察する実験がデザインされる. そして, 同一個体の反復観察から得られたデータを扱う統計手法の整備が進み, 級内相関係数 (ICC) という指標により一貫性の程度を 0 から 1 の範囲で評価することが普及してきた (Bell et al., 2009 ;

Nakagawa and Schielzeth, 2010 ; Stoffel et al., 2017). 具体的には, 観察される行動形質の分散 ( $V_{all}$ ) を個体差に起因する部分 ( $V_{between}$ ) と個体内変動に起因する部分 ( $V_{within}$ ) に分けるという処理をもとに ICC が計算される. この「分散を各要因に分離する」という統計手法の背景には混合効果モデルがあり, 特に, ランダム効果として各個体に考慮される切片と傾きに対する理解が必要となる. そのため, 初学者や統計学を得意としない研究者にはやや敷居の高い解析手法に感じるという声をよく耳にする. この点に関しては, Dingemanse and Dochtermann (2013), Nakagawa and Schielzeth (2010), Stoffel et al. (2017) の総説が非常に分かりやすく統計手法を説明しており, 日本語で書かれた文献では渥美 (2020) の総説でも ICC の具体的な適用方法が簡潔に説明されている.

また, 一貫性を評価する統計手法を習熟したとしても「行動形質にどのような呼称を与えるのか?」というラベリングの問題に直面するだろう. ヒトを対象とした研究では外向性・神経症傾向・協調性・誠実性・開放性の5因子で性格が構成されることが認められている (ビッグファイブ理論 Costa and McCrae, 1995 ; Goldberg, 1990). 類似の性格因子は類人猿にも適用され, 動物種によって因子の数に若干の違いはあるものの, ヒトの性格を記述することに使われる用語が転用されてきた (Vonk et al., 2017 ; Weiss et al., 2012). これらの研究は膨大なレーティング調査 (自己評価や他者からの評価) から得られたデータを多変量解析にかけて主因子を抽出するというアプローチをとる (今野他, 2014 ; Uher, 2011). しかしながら, 同一個体の徹底的な観察が困難な野生動物を対象とする場合には同様のアプローチを適用しにくく, そもそもヒトと類似した性格構造を示さない動物に対しては有効とは限らない. そこで, 動物行動学で発展してきた個性

研究では, 特定の文脈や状況を切り取って動物を観察し, 行動形質の測定値そのものが個性の表出したデータとして扱われることが多い. その際には Réale et al. (2007) の提案がよく参照され, 活動性・探索性・大胆さ・攻撃性・社会性の5種類が代表的な個性形質の呼称として使われてきた. 例えば, 「大胆さ」とはリスク受容傾向として扱われ, 捕食者を模倣した刺激に対する防御行動や逃避行動がその指標として測定される (Wilson et al., 1994). しかし, 各用語の定義は曖昧さを含み, Réale et al. (2007) の枠組みではとらえきれない行動形質の呼称に関しても議論と整備はあまり進んでいない (Beekman and Jordan, 2017 ; Carter et al., 2013 ; Greggor et al., 2015). これらの用語問題を改善するためには, 当該分野に従事する研究者に対して指針の制定が必要であろう.

続いて, 個性の違いがもたらす影響に関して, 様々な生態学的スケールに沿って紹介する. 個体レベルでは, 個性の違いは生活史形質・生存率・繁殖行動と関連することが様々な動物種で報告されている (Moiron et al., 2020 ; Smith and Blumstein, 2008). 例えば, シジュウカラ (*Parus major*) では, 大胆で探索的なオスほど早くから繁殖相手を見つけ, つがいになったメスと強固なつながりを形成しやすいことが知られる (Firth et al., 2018). 個体群レベルでは, 個性の違いは空間利用パターンと関連し, 集団内でも特定の個体が移動分散や微環境選択においてキーとなる事が分かってきている (Stuber et al., 2022). 例えば, 鳥類や哺乳類では大胆さと攪乱環境の利用傾向に正の相関が報告され (Holtmann et al., 2017 ; Mortelliti and Brehm, 2020 ; Samia et al., 2015 ; Schirmer et al., 2019), 更に, 大胆で探索的で活動性の高い個体ほど移入進出の傾向が高いことが知られる (Cote et al., 2011 ; Pintor et al., 2008). また, 群れで生活する動物種では, 集団の構成員の組成が

集団全体の意思決定やパフォーマンスに影響することも分かってきている。例えば、グッピー (*Poecilia reticulata*) の魚群の構成を意図的に偏らせた実験では、大胆な魚のみや臆病な魚のみで構成される集団よりも、大胆さに多様性のある集団の方が採餌に参加する個体の数が多くなることが知られる (Dyer et al., 2009)。種間相互作用のレベルでは、餌資源利用の特殊化・被食者-捕食者関係・共生関係・病原体の伝搬に個性の違いが寄与することが分かってきている (Sih et al., 2012)。例えば、潮間帯の生態系においてタイセイヨウマッドクラブ (*Panopeus herbstii*) は複数の捕食者に狙われるが、大胆な個体は探索型ハンターのアオガニ (*Callinectes sapidus*) に、臆病な個体は待ち伏せ型ハンターのオイスターードフィッシュ (*Opsanus tau*) に捕食されやすいことが分かっている (Belgrad and Griffen, 2016)。また、サンゴ礁の生態系で掃除魚としての役割を持つシャークノーズゴビー (*Elacatinus evelynae*) では、個体の活動性と大胆さによって掃除対象となる魚のサイズや種類が異なることが報告されている (Dunkley et al., 2019)。これらの事例から、ある動物種の個性の違いが生存率・適応度・個体群動態・種間関係にまで波及することが垣間見える。しかしながら、最近のメタ解析では、蓄積されている知見をまとめても一般的な法則は見つかりにくい、もしくは、法則はあっても効果量が小さいという結論が散見される (Dougherty and Guillette, 2018 ; Moiron et al., 2020 ; Niemelä and Dingemanse, 2018 ; Royauté et al., 2018)。この理由の1つとして、個性の違いがもたらす影響は対象動物種やそれを取り巻く生態系によって異なることが示唆されている。対象動物の生態学的な特徴や進化的な観点から考慮した解析を可能にするために、当該分野における更なる知見の蓄積が求められている。

この項の最後に個性研究の現状をまとめる

と、動物行動学において行動傾向の個体差に着目する流れが2000年代初期に起こり、その現象を扱う用語の整理や統計手法が普及していった。黎明期の記述的な研究をもとに新たな理論や仮説が提唱され、それらを検証する研究では幅広い系統分類群の動物種を対象として議論が展開されていった。また、個性の違いがもたらす影響も様々な生態学的スケールで明らかとなっていく。最近では蓄積された情報をまとめる動きが活発となり、既存の理論の修正と今後の展開を導く意見論文も見受けられる。筆者は当該分野の動向をフォローする中で、1つの学術トピックが発展していく様子を目の当たりにしてきた。動物の個性研究の隆盛から四半世紀が過ぎようとしている現在は、更なる成熟に向けて舵が切れようという時期に思える。

#### 爬虫類と両生類を対象とした個性研究

まず念頭に入れてほしい事実として、爬虫類または両生類を対象とした個性研究は他の系統分類群の動物を対象としたものに比べて少ないということである。しかし、爬虫類と両生類を扱った個性研究のレビューが世に出はじめ、実験方法や評価方法の確立は着実に進んできている (Kelleher et al., 2018 ; Waters et al., 2017)。また、当該分野において重要な発見のいくつかは爬虫類と両生類を対象とした研究から得られてきたことも忘れてはならない。そこでこの項では、3つの観点から代表的な研究の数々を紹介していく。

最初に思い浮かぶ貢献は行動シンドロームの概念に繋がった発見である (Sih et al., 2003)。この研究ではサンショウウオの幼生2種 (*Ambystoma barbouri* と *A. texanum*) と捕食者のグリーンサンフィッシュ (*Lepomis cyanellus*) の系において対捕食者行動を調べている。サンショウウオ側にとって捕食者が存在する水場での最適な振る舞いは「物陰にじっと隠れている」であるが、最適生存戦略

の子測に反して特定の個体はサンフィッシュがいようが開けた場所で遊泳しやすく、また別の個体は捕食者がいない状況にもかかわらず常に隠蔽的であるという結果が得られた。隠れにくい個体は捕食者から逃れるという観点では非適応的とみなされるが、サンフィッシュのいない水場では多くの餌を獲得できる利点があり、また、視覚依存のサンフィッシュによる捕食の脅威が低下する夜間には隠れにくい個体は一時的に上陸して安全な水場へと移り逃げやすいという利点もある。Sih 博士はこの発見から個体差に着目する重要性の着想を得て、翌年には行動シンドロームの概念を提唱している (Sih et al., 2004a, 2004b)。この概念は行動生態学に以下のパラダイムシフトを提起した：(1) 動物の行動的な可塑性には個体ごとに幅があること、(2) 一つの側面のみを観察では非適応的とみなされる個体でも、複数の異なる状況や文脈から総合的に判断すると結論が変わり得ること、(3) 生態学的に異なる文脈間でのトレードオフを想定することで行動形質の相関構造とそれに沿う連続的な個体変異を許容すること。行動シンドロームに関する2つの総説は累計で5643件の引用数を誇り(2023年8月31日現在、Google Scholar 調べ)、世界中を巻き込んで個性研究を盛り上げていくきっかけとなっていた。

次に思い浮かぶ学術的な貢献として、移動分散シンドロームの研究の数々が挙げられる。その先駆けとなったのはコモチカナヘビ (*Zootoca vivipara*) を対象とした幼体分散の研究であった (Cote and Clobert, 2007)。コモチカナヘビには同種他個体の匂いに対する反応に連続的な個体変異が存在し、ある個体は同種の匂いのついた隠れ場所を避けるが別の個体は同種の匂いを好む。このような行動傾向は社会性もしくは向社会的行動 (Sociality) として扱われ、生まれた直後の集団内にも一貫した個体差が認められる。飼

育下で生まれた幼体の社会性を評価した後に半野外の囲いに放逐して追跡したところ、同種の匂いを避けた個体ほど放逐場所には留まらずに長距離分散する傾向が強いことが明らかとなった (Cote and Clobert, 2007)。この研究は個性と移動分散傾向の関係性を自然下に近い条件で実験的に示した成果として評価を受け、その後 Cote 博士らが移動分散シンドロームの枠組みに個性を考慮する意義を提唱するきっかけとなった (Cote et al., 2010)。また、外来種の分布拡大においても対象動物の個性を考慮する重要性は浸透し、オーストラリアのオオヒキガエル (*Rhinella marina*) の研究が代表的なものとして挙げられる (Gruber et al., 2017a, 2017b)。本種はサトウキビ畑の害虫駆除の目的で1935年にクイーンズランド州に人為的に導入されたが、ヒトの制御の効かなくなった移入個体群はその後80年あまりでオーストラリア大陸の西部と南部に分布域を広げていった (Shine, 2010)。これまでの研究から、最初に移入定着が起こった地域の集団に比べて、移入前線の集団は細身で後脚が長く持久力が高いことが知られていた (Brown et al., 2013 ; Phillips et al., 2006 ; Rollins et al., 2015)。これは、移動分散しやすい形態的及び生理的特徴が分布域の前線で選択されてきたことが原因だと考えられている (Shine et al., 2011)。これらの変異に加えて行動形質にも集団間の差が見られ、移入前線の集団は物陰に隠れている時間が短く、探索傾向が高く、集合性が高いことが報告されている (Gruber et al., 2017a, 2017b)。大胆かつ活動的な個体が移動分散をしやすく、それに伴い、地理的に離れた集団間で個性の偏りが生じている事実を大陸スケールで示した研究となった。また最近では、デリケートスキン (*Lampropholis delicata*) において在来個体群 (オーストラリア本島) と移入個体群 (ハワイ、ニュージーランド、ロード・ハウ島) を比較した研究も発表されている (Chapple

et al., 2022). 太平洋の複数個所に跨る集団比較から、移入個体群では探索性が増加し、集団に含まれる個性の多様性が低下し、個体レベルの行動可塑性の幅が増加していることが判明した。この結果は移入に伴う選択的フィルター仮説を支持するものであり、特定の行動傾向を示す個体が移入進出と定着において成功しやすいことを示唆している。

また、個性の発達形成に焦点を当てた研究においても爬虫類と両生類を対象におこなわれたものがいくつか見受けられる。代表的なものは無尾目を対象とした研究であり、「幼生期の生育環境が個性形成に与える影響」と「変態を通じた個性の安定性」がよく調べられてきた。例えば、発達段階の初期にストレスを受けた集団には幼生後期に明瞭な個性が認められるが、ストレスのない環境で育った集団では明瞭な個性が確認されないことがダルマチアアカガエル (*Rana dalmatina*) とトゥンガラガエル (*Engystomops pustulosus*) で報告されている (Beyts et al., 2023; Urszán et al., 2015a, 2015b, 2018)。しかし、イタリアアマガエル (*Hyla intermedia*) を対象とした類似の実験ではこの傾向はみられず、環境ストレスが個性形成に与える影響は想定よりも複雑なようである (Castellano and Friard, 2021)。また、有鱗目を対象とした研究もいくつか展開されており、キノボリイワトカゲ (*Egernia striolata*) では飼育環境における同種他個体の存在とその序列関係が発達を通して個性形成に影響し (Riley et al., 2017)、単為生殖をするオガサワラヤモリ (*Lepidodactylus lugubris*) ではクローン集団に個性が創出されていくメカニズムが調べられている (Sakai, 2018, 2019a, 2020)。オガサワラヤモリを対象に行われた一連の研究は筆者の博士課程の研究テーマであり、詳しくは次項で紹介する。

これらの状況をまとめると、動物の個性を扱う研究分野において爬虫類と両生類はマイ

ナーな対象動物ながらも存在感を放ってきた。とりわけ「個性と移動分散」と「個性の発達形成」においては特筆する成果をもたらしている。一方で、「個性が集団の意思決定や群れのパフォーマンスに与える影響」や「個性と認知能力の関係性」ではほとんどが魚類・鳥類・哺乳類を対象とした研究であり、爬虫類と両生類を対象とした研究は身を潜めている。これは、爬虫類と両生類では基本的に単独生活をおくる種がほとんどであり (Stamps, 1977)、また、認知学的研究があまり進んでいない状況を反映しているため仕方ないのかもしれない (Burghardt, 1977; Szabo et al., 2021)。ともあれ、今後も爬虫類と両生類の生物学的及び自然史的特徴を活かした独創的な個性研究が展開されていくことに期待したい。

#### 個性形成のメカニズム：発達の観点の研究

氏か育ちか？個性の違いはどのようにして生み出されるのだろうか？この問いに関して、まずは個性の遺伝率を調べた研究例から紐解いていきたい。ヒトを対象としたパーソナリティ心理学では古くから同様の疑問が持たれ、量的遺伝学のアプローチを用いた研究によりヒトの性格の遺伝率は0.15–0.49であると推定されている (Bouchard and Loehlin, 2001; Power and Pluess, 2015; Vukasović and Bratko, 2015)。動物行動学における個性研究でも様々な動物種で遺伝率が調べられてきたが、その推定値は概ね低い傾向にある (Dochtermann et al., 2015)。例えば、イトヨ (*Gasterosteus aculeatus*) で0.00–0.16 (Bell, 2005)、シジュウカラで0.22–0.25 (Dingemanse et al., 2002)、オオツノヒツジ (*Ovis canadensis*) で0.21と報告されている (Réale et al., 2000)。これらの研究例における個性の遺伝率推定では扱っている行動形質の種類や実験デザインが統一されていないという点はあるが、先天的な要因だけでは個性のバリエーション

を説明するのに不十分であることを意味している。別の角度から個性形成を捉えると、後天的な要因も行動傾向の違いに寄与するものとして挙げられる (Brommer and Class, 2015 ; van Oers et al., 2005)。この後天的な要因には個体が受ける全ての経験が含まれる。例えば、捕食者や同種他個体との過去の遭遇経験がその後の大胆さや攻撃性に影響し (Edenbrow and Croft, 2013 ; Urszán et al., 2015a)、また、孵卵温度や幼少期の日長条件がその後の活動性や探索性を変化させることが近年分かってきた (Guenther et al., 2014 ; Siviter et al., 2016)。このような個性形成における後天的な要因の影響を理解するには発達の観点の考慮が欠かせない。なぜなら、同じ経験であっても個性形成に与える影響は発達段階によって異なるためである。例えば、発達心理学や表現型可塑性の研究における Developmental Windows の概念では、成長段階の進んだ後よりも幼少期の方が可塑的な形質変化が起こりやすいことが見出されてきた (Groothuis and Taborsky, 2015 ; Hoverman and Relyea, 2007)。動物の個性研究では、2010年代から行動傾向の一貫性と発達可塑性を統合的に理解する試みが進められてきた (Class and Brommer, 2015 ; Stamps and Biro, 2016 ; Trillmich and Hudson, 2011)。その中でも重要な指針として Stamps and Groothuis (2010a, 2010b) の総説や Cabrera et al. (2021) の総説が挙げられる。これらの論文では発達に伴う行動変化と行動の一貫性を扱う概念や用語が整理され、さらに生態的・進化的な側面において個性の発達形成を考慮する重要性が提起されている。また、日本語で書かれた文献では酒井 (2020) の総説において個体発達と個性の観点を扱うフレームワークが簡潔に説明されている。そして、ヒトやその他の動物で得られてきた共通認識は「個性とは生涯安定なものではなく、成長段階を跨ぐような時間スケールでは個体内で

変化していく」という事実である (Cabrera et al., 2021 ; Caspi et al., 2005)。

ここまで説明してきたように、先天的要因と後天的要因の相互作用が個性形成に寄与する (Brommer and Class, 2015 ; van Oers et al., 2005)。しかし、遺伝的に異なる個体同士の比較からではこれらの要因を分離することが難しい (Laskowski et al., 2019)。観察される個体差のどの程度が後天的なものに起因するのか? という問いは研究者たちを悩ませてきた。そこで筆者はオガサワラヤモリに着目した。本種は絶対的単為生殖をおこなう爬虫類の一種で、基本的にはメスのみで構成されるクローン集団が自然下に生息する (Ineich, 1999)。単為生殖をする生物種には複数のクローン系統が含まれることが一般的であり、オガサワラヤモリにも複数回起源したとされるクローンタイプが確認されている (Ineich, 1999 ; Murakami and Hayashi, 2019 ; Yamashiro et al., 2000)。これまでも本種の行動形質や生態的ニッチをクローンタイプ間で比較した研究がなされ、遺伝的な要因がクローンタイプごとの特徴の背景にあることは知られていた (Bolger and Case, 1994 ; Murakami and Hayashi, 2018 ; Short and Petren, 2008)。しかし、オガサワラヤモリのクローンタイプ内に生じている形質の多様性に着目した研究は皆無であった。自然下に生息し、かつ飼育も容易である点を踏まえて、オガサワラヤモリは個性形成における経験要因の影響を探るうえで理想的な対象動物である (Laskowski et al., 2019 ; Stamps and Groothuis, 2010a)。遺伝的な個体差がない集団ではどのように個性が生じていくのか? 個性を獲得することは生態的にどのような意義があるのか? 筆者の博士課程の研究ではこれらの疑問に対する答えを探求していった。

最初に取り組んだのは自然下に生息するクローン集団における個性の存在の確認である (Sakai, 2018)。クローン動物では先天的

な個性の違いは僅かであるが、後天的要因の違いが徐々に蓄積していくことによって集団内に個性の多様性が増加すると予想される。そこで、オガサワラヤモリの個性が成長段階によってどのように変化していくのかを調べた。まず、沖縄島北部に分布する個体群の集団構造の季節変化をもとに成長段階を推定し (Sakai, 2016)、様々な成長段階のオガサワラヤモリを対象に大胆さと探索性を複数回測定した。その結果、幼体・成体ともに大胆さと探索性には一貫した個体差がみられ、自然下のクローン集団にも個性が存在することが初めて明らかとなった。更に詳しくデータを見ていったところ、若い幼体はみな大胆な傾向を示したが、成体には大胆な個体から臆病な個体までが含まれていた (図 2a)。この結果は「成長段階が上がるにつれて個性の多様性が増加する」という当初の予想と一致したが、臆病な個体が集団中に現れることによりクローン動物に個性の多様性が創出されていることを示唆している。

続いて取り組んだのは個性と関連した微環境利用の解明である (Sakai, 2019a)。個体ごとの特徴に合わせた環境利用は様々な動物種で報告されてきたが、各個体が自分の性格に適した生息場所を選択するのか (環境マッチング仮説)、環境の違いがそこに生息する動物の性格を変えていくのか (可塑性仮説) という2つの可能性は区別されていないことが多い (Cote et al., 2010 ; ただし Holtmann et al., 2017 参照)。クローン動物では後天的に個性を創出しているため、個性と生息環境の対応関係がどのように生じるのか検証するのに適している。そこで、特定の防風林に生息するオガサワラヤモリの集団を対象に標識再捕獲調査を行い、本種の空間利用と移動パターンを把握し、個性と生息微環境との関連を調べた。その結果、本種は狭い防風林内に高密度 (880–2,656 個体/ha) で生息していると推定され (Sakai, 2019b)、林内でも特定の

樹種 (モモタマナ *Terminalia catappa*) に局在し、葉の付け根から染み出た蜜滴を積極的に利用していた (酒井, 2015)。また、各個体は樹木内でも同じ枝から何度も捕獲され、大胆な個体は林内のどこにでも生息するのに対し、臆病な個体は道側に位置する低い枝にのみ生息していた (図 2b)。研究対象とした集団は非常に高い定住性を示し、各個体は林内でもほとんど移動しないことから、環境マッチング仮説は妥当ではない。調査地は浜辺側と道側で人通りの量と頻度に差があるため、日常的に人為攪乱に晒される一部の個体が臆病に変化していくことが現実的なシナリオとして考えられる。定住性の高い動物種の場合、生息微環境が個性形成に寄与し、攪乱というストレスに順応しやすい個体へと変化していく可能性を示唆するものとなった。

最後に取り組んだのは、長期の飼育実験による個性形成の仮説検証である (Sakai, 2020)。発達を通して集団内に多様性が生じるメカニズムとして、状態と行動が相互に影響しあうことで個体差が徐々に増大していく「状態—行動フィードバック」仮説が提唱されている (Luttbeg and Sih, 2010 ; Sih et al., 2015)。例えば、餌の獲得量が多い個体では成長率や体サイズが増加し、それに伴う高い基礎代謝量を維持するために餌を求めてより積極的に振る舞うと予想される (Biro and Stamps, 2010)。しかし、この仮説は理論的段階にとどまっておらず、実証的な研究が求められていた。そこで、孵化から性成熟に至るまでの15ヵ月間にわたって給餌量を制御して (少食群と多食群を設けて) オガサワラヤモリを飼育し、通常時の活動性・採餌への積極性・恐怖刺激に対する大胆さを評価した。その結果、給餌量の差は成長速度と繁殖開始齢に顕著な差をもたらしたが、行動形質にはあまり影響せず、成長が早いと大胆で活動的になるという予測は支持されなかった。3つの行動形質の中では大胆さに影響が見られたが、初期の幼体で

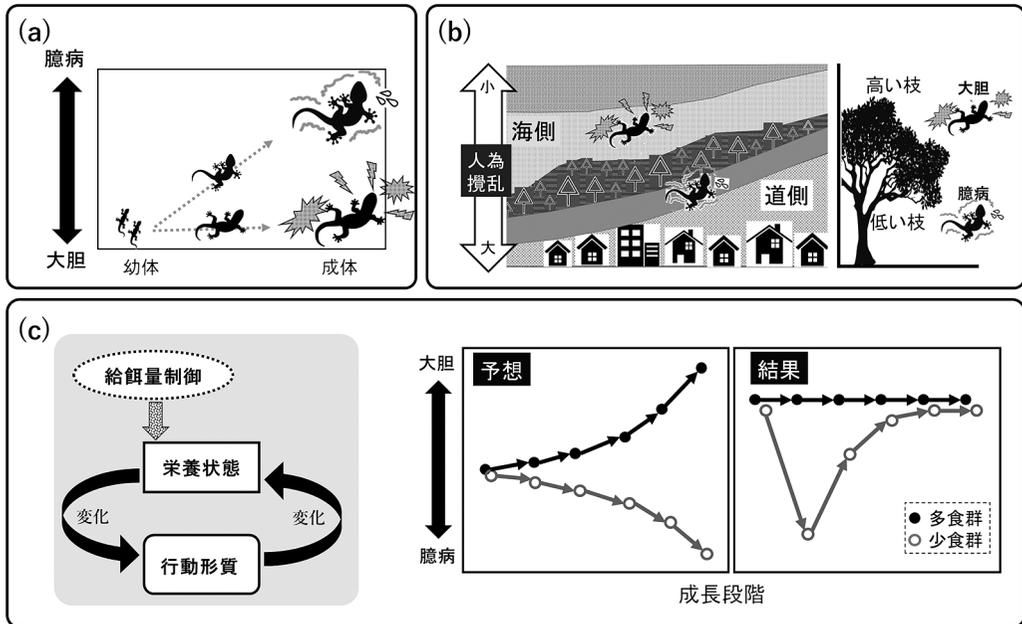


図2. オガサワラヤモリを対象とした個性研究の概要。(a) 自然下に生息するクローン集団では成長段階が上がるにつれて臆病な個体があらわれ個性のパリエーションが増加することが判明 (Sakai, 2018)。(b) 大胆さと生息微環境の関連を調べ、臆病な個体は道側に位置する低い枝にのみ生息することを明らかにした (Sakai, 2019a)。(c) 状態-行動フィードバック仮説 (左図) を検証するために給餌量を制御してオガサワラヤモリを孵化から性成熟まで飼育した。従来の枠組みにおける発達遷移の予想は実際に起こる行動の変化とは乖離していることを明らかにし (右図)、成長段階特異的な影響を考慮した新たな概念の必要性を提起した (Sakai, 2020)。

Fig. 2. Summary of personality studies in the mourning gecko, *Lepidodactylus lugubris*. (a) In a clonal population living in the wild, individual variation in boldness changed with the life stage as shy individuals appeared in the adult group (Sakai, 2018). (b) Boldness assays and field surveys together revealed that shy individuals only inhabit low branches on the roadside trees (Sakai, 2019a). (c) To test the state-behavior feedback hypothesis (left panel), geckos were reared from hatching to sexual maturity with diet restricted. The behavioral changes across the ontogeny deviated from the predictions of developmental trajectories based on the previous framework (right figure), which implies the need for a new concept that takes “life stage-specific effects” into account (Sakai, 2020).

のみ急激な変化が起り、発達を通して徐々に行動傾向の個体差が広がっていくという予想はオガサワラヤモリには当てはまらないことを明らかにした (図2c)。本研究は、遺伝的な個体差を極力排除し環境要因も制御した実験系において、個性形成のメカニズムが既存のモデルよりも複雑であることを示したものととなった。また、得られた知見は「成長段階特異的」な影響を考慮した新たな概念が個性形成の理解には必要であることを提起するものである。

まとめとして、個性の発達形成を調べるうえで理想的な対象動物としてオガサワラヤモ

リを選定し、野外調査と飼育実験を駆使して研究を展開していった。最初の2つの発見は自然下に生息するクローン動物だからこそ成し得た成果であり、3つめの発見は飼育下でのクローン動物の長期観察ならではの成果である。これらの一連の研究を通して「クローン集団内に個性の多様性が生じるメカニズム」の一端を明らかにしてきた。オガサワラヤモリの個性研究と時を同じくして、他のクローン動物や遺伝的に均一な近親交配マウスを対象として個性を調べる研究が世界中で行われてきた (Bierbach et al., 2017; Freund et al., 2013; Laskowski et al., 2022b; Schuett et

al., 2011). これらの研究では、それぞれが対象動物の特性を生かした成果を上げているが、オガサワラヤモリでおこなわれた研究も当該分野においてユニークな知見をもたらしたと自負している。最後に、オガサワラヤモリを対象とした個性研究における今後の展望について触れておきたい。筆者の研究で対象としたのは3倍体のクローンCタイプであったが、オガサワラヤモリには起源の異なる複数のクローン系統が含まれ、太平洋の島嶼を中心に熱帯から亜熱帯に分布域を広げている (Ineich, 1999)。近年のゲノミクスの技術革新に伴い、非モデルの生物であってもゲノムワイドな解析が手の届くものとなってきている。個性形成の背景にあるエピジェネティクスと生態学的な観点を統合する展開において、広域に分布拡大をしている単為生殖種オガサワラヤモリは魅力的な対象である。具体的には、移入進出しやすいクローン系統とそうではない系統を個性の創出能力という観点から比較していくことは興味深い。その実現には太平洋広域にわたる共同研究が必至だろうが、実現した暁には他には類を見ない成果がもたらされると期待している。

### まとめと今後の展望

この総説では爬虫類と両生類を対象とした研究例を中心に、動物の個性研究を紹介してきた。学術分野の歴史としては、動物行動学において一貫した行動傾向の個体差に着目する動きが2000年代初期に起こり、黎明期の記述的な研究をもとに新たな理論や仮説が提唱され、それらを検証する研究では幅広い系統分類群の動物種を対象として知見が蓄積されていった。その中で、爬虫類と両生類はマイナーな対象動物ではあるものの、当該分野において存在感を放ってきた。とりわけ、「行動シンドロームに繋がる発見」は行動生態学にパラダイムシフトを起し、また「個性と移動分散」と「個性の発達形成」においても

重要な知見をもたらしている。動物の個性を扱う研究がある程度成熟してきた現在は蓄積された知見をまとめる段階に差し掛かり、既存の理論の修正と今後の方針が定まる時期のように思える。

しかしながら、当該分野においてあまり開拓の進んでいない部分も存在する。例えば、ある動物種の個性の多様性や偏りが、その上位または下位の栄養段階に位置する生物相にもたらす影響、引いては群集全体への波及効果に関してはほとんど理解が及んでいない (Nannini et al., 2022)。また、先にも紹介したように、個性の違いは移動分散や移入進出の際のフィルターとして作用し、地理的に隔離された集団間で行動形質の差や偏りが生じ得る (Chapple et al., 2022 ; Cote et al., 2017 ; Gruber et al., 2017a, 2017b)。このような空間的な個性の偏りが、移入地における在来生態系や人為的に改変された都市の生態系にどのような影響をもたらすのか？進化的な時間スケールでは繁殖隔離を伴う種分化を駆動し得るのか？これらの疑問に対する答えが求められているが、実証的な研究は未だ不足している (Canestrelli et al., 2016a, 2016b ; Ingley and Johnson, 2014)。さらに、個性研究から得られた基礎的な知見を応用面へと適用するアイデアも提唱されたばかりである。例えば、各個体の個性に合わせて対象動物を管理することは、侵略的外来種の効率的な防除に繋がり、絶滅危惧種の保護と再導入の成功率の向上にも貢献するだろう (Garvey et al., 2020 ; Kelleher et al., 2018)。心理学で生まれ動物行動学で独自の成長をしてきた動物の「個性」という概念が、群集生態学や保全生物学といった別の学術領域にも波及していくことが今後の展望として期待される。その動向をフォローしていくためには、「幅広い系統分類群の動物で蓄積される知見やそこで生み出される概念にも目を向けるべき」という研究者としての姿勢が必要である。現象を普

遍的なものとして捉えるには、爬虫類と両生類を対象とした研究を追うだけでは不十分ということは自戒も込めて強調しておきたい。最後に、この総説が多くの研究者を刺激し、筆者と同じ興味を抱く後続を個性研究へと導くことに繋がることを願う。

### 謝 辞

森哲氏からの手厚いご指導のもと博士課程で取り組んだ一連の研究を完遂することができた。太田英利氏と戸田守氏からは研究対象としたオガサワラヤモリに関して多くのご助言を頂いた。Andrew Sih氏、及びカリフォルニア大学デイビス校の動物行動学グループに所属する研究者達との活発な議論は、当該分野の動向を把握して整理する助けとなった。その他の多くの研究者との交流がこの総説を書き上げる礎となったことに深く御礼申し上げます。

### 引用文献

- 渥美圭佑. 2020. 「動物の個性」研究を俯瞰する. 日本生態学会誌 70 : 33–44.
- 渥美圭佑・酒井理・風間健太郎. 2020. 動物の個性の理解とその生態学的可能性を求めて—趣旨説明—. 日本生態学会誌 70 : 31–32.
- Beekman, M. and L. A. Jordan. 2017. Does the field of animal personality provide any new insights for behavioral ecology? *Behav. Ecol.* 28: 617–623.
- Belgrad, B. A. and B. D. Griffen. 2016. Predator–prey interactions mediated by prey personality and predator hunting mode. *Proc. R. Soc. B* 283: 20160408.
- Bell, A. M. 2005. Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *J. Evol. Biol.* 18: 464–473.
- Bell, A. M., S. J. Hankison, and K. L. Laskowski. 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Anim. Behav.* 77: 771–783.
- Beyts, C., M. Cella, N. Colegrave, R. Downie, J. G. A. Martin, and P. Walsh. 2023. The effect of heterospecific and conspecific competition on inter-individual differences in tungara frog tadpole (*Engystomops pustulosus*) behavior. *Behav. Ecol.* 34: 210–222.
- Bierbach, D., K. L. Laskowski, and M. Wolf. 2017. Behavioural individuality in clonal fish arises despite near-identical rearing conditions. *Nat. Commun.* 8: 15361.
- Biro, P. A. and J. A. Stamps. 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends Ecol. Evol.* 25: 653–659.
- Bolger, D. T. and T. J. Case. 1994. Divergent ecology of sympatric clones of the asexual gecko, *Lepidodactylus lugubris*. *Oecologia* 100: 397–405.
- Bolhuis, J. J., L. A. Giraldeau, and J. A. Hogan. 2021. The behavior of animals: mechanisms, function, and evolution (2nd edn.). Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey. 528 p.
- Bouchard, T. J. and J. C. Loehlin. 2001. Genes, evolution, and personality. *Behav. Genet.* 31: 243–273.
- Brommer, J. E. and B. Class. 2015. The importance of genotype-by-age interactions for the development of repeatable behavior and correlated behaviors over lifetime. *Front. Zool.* 12: S2.
- Brown, G. P., C. Kelehear, and R. Shine. 2013. The early toad gets the worm: Cane toads at an invasion front benefit from higher prey availability. *J. Anim. Ecol.* 82: 854–862.
- Burghardt, G. M. 1977. Learning processes in reptiles. p. 555–681. In: Gans, C. and D. Tinkle (eds.) *Biology of the reptilia Vol.7*. Academic Press, New York.
- Cabrera, D., J. R. Nilsson, and B. D. Griffen. 2021. The development of animal personality across ontogeny: a cross-species review. *Anim. Behav.* 173: 137–144.
- Canestrelli, D., R. Bisconti, and C. Carere. 2016a. Bolder takes all? The behavioral dimension of biogeography. *Trends Ecol. Evol.* 31: 35–43.
- Canestrelli, D., D. Porretta, W. H. Lowe, R. Bisconti, C. Carere, and G. Nascetti. 2016b. The tangled evolutionary legacies of range expansion and hybridization. *Trends Ecol. Evol.* 31: 677–688.
- Carere, C. and D. Maestripieri. 2013. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press, Chicago. 507 p.
- Carter, A. J., W. E. Feeney, H. H. Marshall, G. Cowlshaw, and R. Heinsohn. 2013. Animal personality: What are behavioural ecologists measuring? *Biol. Rev.* 88: 465–475.
- Caspi, A., B. W. Roberts, and R. L. Shiner. 2005. Personality development: stability and change. *Annu. Rev. Psychol.* 56: 453–484.
- Castellano, S. and O. Friard. 2021. Environmental effects on the ontogenesis of tadpole personality. *Anim. Behav.* 175: 153–161.
- Chapple, D. G., A. C. Naimo, J. A. Brand, M. Michelangeli, J. M. Martin, C. T. Goulet, D. H. Brunton, A. Sih, and B. B. M. Wong. 2022. Biological invasions as a selective filter driving behavioral divergence. *Nat. Commun.* 13: 5996.
- Class, B. and J. E. Brommer. 2015. A strong genetic correlation underlying a behavioural syndrome disappears during development because of genotype-age interactions. *Proc. R. Soc. B* 282: 20142777.
- Costa, P. T. and R. R. McCrae. 1995. Solid ground in the wetlands of personality: a reply to Block. *Psychol. Bull.* 117: 216–220.
- Cote, J. and J. Clobert. 2007. Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proc. R. Soc. B* 274: 383–390.
- Cote, J., T. Brodin, S. Fogarty, and A. Sih. 2017. Non-random dispersal mediates invader impacts on the invertebrate community. *J. Anim. Ecol.* 86: 1298–1307.
- Cote, J., J. Clobert, T. Brodin, S. Fogarty, and A. Sih. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philos. Trans. R. Soc. B* 365: 4065–4076.
- Cote, J., S. Fogarty, T. Brodin, K. Weinersmith, and A. Sih. 2011. Personality-dependent dispersal in the invasive mosquitofish: Group composition matters. *Proc. R. Soc. B* 278: 1670–1678.
- Davies, N. B., J. R. Krebs, and S. A. West. 2012. *An introduction to behavioural ecology* (4th edn.). Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey. 506 p.
- Dingemans, N. J. and N. A. Dochtermann. 2013. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *J. Anim. Ecol.* 82: 39–54.

- Dingemanse, N. J. and D. Réale. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142: 1165–1190.
- Dingemanse, N. J. and M. Wolf. 2010. Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philos. Trans. R. Soc. B* 365: 3947–3958.
- Dingemanse, N. J. and J. Wright. 2020. Criteria for acceptable studies of animal personality and behavioural syndromes. *Ethology* 126: 865–869.
- Dingemanse, N. J., A. J. N. Kazem, D. Re, and J. Wright. 2009. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 25: 81–89.
- Dingemanse, N. J., C. Both, J. D. Piet, K. van Oers, and A. J. van Noordwijk. 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Anim. Behav.* 64: 929–938.
- Dochtermann, N. A., T. Schwab, and A. Sih. 2015. The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proc. R. Soc. B* 282: 20142201.
- Dougherty, L. R. and L. M. Guillelte. 2018. Linking personality and cognition: A meta-analysis. *Philos. Trans. R. Soc. B* 373: 20170282.
- Dunkley, K., C. C. Ioannou, K. E. Whittey, J. Cable, and S. E. Perkins. 2019. Cleaner personality and client identity have joint consequences on cleaning interaction dynamics. *Behav. Ecol.* 30: 703–712.
- Dyer, J. R. G., D. P. Croft, L. J. Morrell, and J. Krause. 2009. Shoal composition determines foraging success in the guppy. *Behav. Ecol.* 20: 165–171.
- Edenbrow, M. and D. P. Croft. 2013. Environmental and genetic effects shape the development of personality traits in the mangrove killifish *Kryptolebias marmoratus*. *Oikos* 122: 667–681.
- Firth, J. A., E. F. Cole, C. C. Ioannou, J. L. Quinn, L. M. Aplin, A. Culina, K. McMahon, and B. C. Sheldon. 2018. Personality shapes pair bonding in a wild bird social system. *Nat. Ecol. Evol.* 2: 1696–1699.
- Freund, J., M. A. Brandmaier, L. Lewejohann, I. Kirste, M. Kritzler, A. Krüger, N. Sachser, U. Lindenberger, and G. Kempermann. 2013. Emergence of individuality in genetically identical mice. *Science* 340: 756–759.
- Garvey, P. M., P. B. Banks, J. P. Suraci, T. W. Bodey, A. S. Glen, C. J. Jones, C. McArthur, G. L. Norbury, C. J. Price, J. C. Russell, and A. Sih. 2020. Leveraging motivations, personality, and sensory cues for vertebrate pest management. *Trends Ecol. Evol.* 35: 990–1000.
- Goldberg, L. R. 1990. An alternative “description of personality”: the Big-Five factor structure. *J. Pers. Soc. Psychol.* 59: 1216–1229.
- Gosling, S. D. 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychol. Bull.* 127: 45–86.
- Goulet, C. T., M. B. Thompson, M. Michelangeli, B. B. M. Wong, and D. G. Chapple. 2017. Thermal physiology: a new dimension of the pace-of-life syndrome. *J. Anim. Ecol.* 86: 1269–1280.
- Greggor, A. L., A. Thornton, and N. S. Clayton. 2015. Neophobia is not only avoidance: improving neophobia tests by combining cognition and ecology. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 6: 82–89.
- Groothuis, T. G. G. and B. Taborsky. 2015. Introducing biological realism into the study of developmental plasticity in behaviour. *Front. Zool.* 12: 56.
- Gruber, J., G. Brown, M. J. Whiting, and R. Shine. 2017a. Geographic divergence in dispersal-related behaviour in cane toads from range-front versus range-core populations in Australia. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71: 38.
- Gruber, J., M. J. Whiting, G. Brown, and R. Shine. 2017b. The loneliness of the long-distance toad: Invasion history and social attraction in cane toads (*Rhinella marina*). *Biol. Lett.* 13: 20170445.
- Guenther, A., M. A. Finkemeier, and F. Trillmich. 2014. The ontogeny of personality in the wild guinea pig. *Anim. Behav.* 90: 131–139.
- Holtmann, B., E. S. A. Santos, C. E. Lara, and S. Nakagawa. 2017. Personality-matching habitat choice, rather than behavioural plasticity, is a likely driver of a phenotype-environment covariance. *Proc. R. Soc. B* 284: 20170943.
- Hoverman, J. T. and R. A. Relyea. 2007. How flexible is phenotypic plasticity? Developmental windows for trait induction and reversal. *Ecology* 88: 693–705.
- Ineich, I. 1999. Spatio-temporal analysis of the unisexual-bisexual *Lepidodactylus lugubris* complex (Reptilia, Gekkonidae). p. 199–228. In: H. Ota (ed.) *Tropical island herpetofauna: Origin, current diversity, and conservation*. Elsevier, Amsterdam.
- Ingle, S. J. and J. B. Johnson. 2014. Animal personality as a driver of reproductive isolation. *Trends Ecol. Evol.* 29: 369–371.
- Kelleher, S. R., A. J. Silla, and P. G. Byrne. 2018. Animal personality and behavioral syndromes in amphibians: a review of the evidence, experimental approaches, and implications for conservation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 72: 79.
- 小泉逸郎. 2020. 「動物の個性」研究のすずめ：いくつかの注意点. *日本生態学会誌* 70 : 65–70.
- 今野晃嗣・長谷川壽一・村山美穂. 2014. 動物パーソナリティ心理学と行動シンドローム研究における動物の性格概念の統合的理解. *日本動物心理学会誌* 64 : 19–35.
- Krebs, J. R. and N. B. Davies. 1997. *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (4th edn.). Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey. 480 p.
- Laskowski, K. L., C. Chang, K. Sheehy, and J. Aguiñaga. 2022a. Consistent individual behavioral variation: what do we know and where are we going? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 53: 161–182.
- Laskowski, K. L., D. Bierbach, J. W. Jolles, C. Doran, and M. Wolf. 2022b. The emergence and development of behavioral individuality in clonal fish. *Nat. Commun.* 13: 6419.
- Laskowski, K. L., C. Doran, D. Bierbach, J. Krause, and M. Wolf. 2019. Naturally clonal vertebrates are an untapped resource in ecology and evolution research. *Nat. Ecol. Evol.* 3: 161–169.
- Luttbegg, B. and A. Sih. 2010. Risk, resources and state-dependent adaptive behavioural syndromes. *Philos. Trans. R. Soc. B* 365: 3977–3990.
- Moiron, M., K. L. Laskowski, and P. T. Niemelä. 2020. Individual differences in behaviour explain variation in survival: a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 23: 399–408.
- Mortelliti, A. and A. M. Brehm. 2020. Environmental heterogeneity and population density affect the functional diversity of personality traits in small mammal populations: functional diversity of personality. *Proc. R. Soc. B* 287: 20201713.
- Munson, A. A., C. Jones, H. Schraft, and A. Sih. 2020. You're just my type: mate choice and behavioral types. *Trends Ecol. Evol.* 35: 823–833.
- Murakami, Y. and F. Hayashi. 2018. Behavioral interactions for food among two clones of parthenogenetic *Lepidodactylus lugubris* and sexually reproducing *Hemidactylus frenatus* geckos. *Curr. Herpetol.* 37: 124–132.

- Murakami, Y. and F. Hayashi. 2019. Molecular discrimination and phylogeographic patterns of clones of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris* in the Japanese Archipelago. *Popul. Ecol.* 61: 315–324.
- Nakagawa, S. and H. Schielzeth. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol. Rev.* 85: 935–956.
- Nannini, M. A., J. J. Parkos III, and D. Wahl. 2022. The role of behavioral type composition on resource use and growth of a juvenile predator. *Behav. Ecol.* 33: 767–774.
- Niemelä, P. T. and N. J. Dingemanse. 2018. Meta-analysis reveals weak associations between intrinsic state and personality. *Proc. R. Soc. B* 285: 20172823.
- van Oers, K., G. de Jong, A. J. van Noordwijk, and P. J. Drent. 2005. Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour* 142: 1185–1206.
- Phillips, B. L., G. P. Brown, J. K. Webb, and R. Shine. 2006. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* 439: 803.
- Pintor, L. M., A. Sih, and M. L. Bauer. 2008. Differences in aggression, activity and boldness between native and introduced populations of an invasive crayfish. *Oikos* 117: 1629–1636.
- Power, R. A. and M. Pluess. 2015. Heritability estimates of the Big Five personality traits based on common genetic variants. *Transl. Psychiatry.* 5: e604.
- Réale, D., B. Y. Gallant, M. Leblanc, and M. Festa-Bianchet. 2000. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Anim. Behav.* 60: 589–597.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall, and N. J. Dingemanse. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82: 291–318.
- Réale, D., D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau, and P. O. Montiglio. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philos. Trans. R. Soc. B* 365: 4051–4063.
- Riley, J. L., D. W. A. Noble, R. W. Byrne, and M. J. Whiting. 2017. Early social environment influences the behaviour of a family-living lizard. *R. Soc. Open. Sci.* 4: 161082.
- Rollins, L. A., M. F. Richardson, and R. Shine. 2015. A genetic perspective on rapid evolution in cane toads (*Rhinella marina*). *Mol. Ecol.* 24: 2264–2276.
- Royauté, R., M. A. Berdal, C. R. Garrison, and N. A. Dochtermann. 2018. Paced life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 72: 64.
- 酒井理. 2015. 沖縄島周辺におけるオガサワラヤモリの新たな分布地と花外蜜腺からの採蜜行動. *Akamata* 25: 5–8.
- Sakai, O. 2016. Size distribution suggests a seasonal effect on reproduction of *Lepidodactylus lugubris* on Okinawajima Island, Japan, the northernmost distributional area. *Curr. Herpetol.* 35: 59–63.
- Sakai, O. 2018. Comparison of personality between juveniles and adults in clonal gecko species. *J. Ethol.* 36: 221–228.
- Sakai, O. 2019a. Behavioural tendencies associated with microhabitat use in a clonal gecko species living in the wild. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 73: 64.
- Sakai, O. 2019b. Population density of a clonal gecko species in its northernmost range, the Ryukyus in Japan. *Curr. Herpetol.* 38: 180–186.
- Sakai, O. 2020. Do different food amounts gradually promote personality variation throughout the life stage in a clonal gecko species? *Anim. Behav.* 162: 47–56.
- 酒井理. 2020. 行動傾向の一貫した個体差と個体の発達変化の統合的理解に向けて. *日本生態学会誌* 70: 55–64.
- Samia, D. S. M., S. Nakagawa, F. Nomura, T. F. Rangel, and D. T. Blumstein. 2015. Increased tolerance to humans among disturbed wildlife. *Nat. Commun.* 6: 1–8.
- Sánchez-Tójar, A., M. Moiron, and P. T. Niemelä. 2022. Terminology use in animal personality research: a self-report questionnaire and a systematic review. *Proc. R. Soc. B* 289: 20212259.
- Schirmer, A., A. Herde, J. A. Eccard, and M. Dammhahn. 2019. Individuals in space: personality-dependent space use, movement and microhabitat use facilitate individual spatial niche specialization. *Oecologia* 189: 647–660.
- Schuett, W., T. Tregenza, and S. R. X. Dall. 2010. Sexual selection and animal personality. *Biol. Rev.* 85: 217–246.
- Schuett, W., S. R. X. Dall, J. Baeumer, M. H. Kloesener, S. Nakagawa, F. Beinlich, and T. Eggers. 2011. Personality variation in a clonal insect: the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Dev. Psychobiol.* 53: 631–640.
- Shine, R. 2010. The ecological impact of invasive cane toads (*Bufo marinus*) in Australia. *Q. Rev. Biol.* 85: 253–291.
- Shine, R., G. P. Brown, and B. L. Phillips. 2011. An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *PNAS* 108: 5708–5711.
- Short, K. H. and K. Petren. 2008. Boldness underlies foraging success of invasive *Lepidodactylus lugubris* geckos in the human landscape. *Anim. Behav.* 76: 429–437.
- Sih, A. and M. Del Giudice. 2012. Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. *Philos. Trans. R. Soc. B* 367: 2762–2772.
- Sih, A., A. Bell, and J. C. Johnson. 2004a. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 19: 372–378.
- Sih, A., L. B. Kats, and E. F. Maurer. 2003. Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish-salamander system. *Anim. Behav.* 65: 29–44.
- Sih, A., A. Bell, J. C. Johnson, and R. E. Ziemba. 2004b. Behavioral syndromes: an integrative overview. *Q. Rev. Biol.* 79: 241–277.
- Sih, A., J. Cote, M. Evans, S. Fogarty, and J. Pruitt. 2012. Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecol. Lett.* 15: 278–289.
- Sih, A., H. J. Chung, I. Neylan, C. Ortiz-Jimenez, O. Sakai, and R. Szeligowski. 2023. Fear generalization and behavioral responses to multiple dangers. *Trends Ecol. Evol.* 38: 369–380.
- Sih, A., K. J. Mathot, M. Moiron, P. Montiglio, M. Wolf, and N. J. Dingemanse. 2015. Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends Ecol. Evol.* 30: 50–60.
- Siviter, H., D. C. Deeming, J. Rosenberger, O. H. P. Burman, S. A. Moszuti, and A. Wilkinson. 2016. The impact of egg incubation temperature on the personality of oviparous reptiles. *Anim. Cogn.* 20: 109–116.
- Smith, B. R. and D. T. Blumstein. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav. Ecol.* 19: 448–455.
- Spiegel, O., S. T. Leu, C. M. Bull, and A. Sih. 2017. What's your move? Movement as a link between personality and spatial dynamics in animal populations. *Ecol. Lett.* 20: 3–18.
- Stamps, J. A. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. p. 265–334. In: C. Gans and D. Tinkle (eds.) *Biology of the reptilia Vol.7*. Academic Press, New York.
- Stamps, J. A. and P. A. Biro. 2016. Personality and individual

- differences in plasticity. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 12: 18–23.
- Stamps, J. A. and T. G. G. Groothuis. 2010a. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biol. Rev.* 85: 301–325.
- Stamps, J. A. and T. G. G. Groothuis. 2010b. Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences. *Philos. Trans. R. Soc. B* 365: 4029–4041.
- Stoffel, M. A., S. Nakagawa, and H. Schielzeth. 2017. rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 8: 1639–1644.
- Stuber, E. F., B. S. Carlson, and B. R. Jesmer. 2022. Spatial personalities: a meta-analysis of consistent individual differences in spatial behavior. *Behav. Ecol.* 33: 477–486.
- Szabo, B., D. W. A. Noble, and M. J. Whiting. 2021. Learning in non-avian reptiles 40 years on: advances and promising new directions. *Biol. Rev.* 96: 331–356.
- Trillmich, F. and R. Hudson. 2011. The emergence of personality in animals: the need for a developmental approach. *Dev. Psychobiol.* 53: 505–509.
- Uher, J. 2011. Individual behavioral phenotypes: an integrative meta-theoretical framework. Why “behavioral syndromes” are not analogs of “personality.” *Dev. Psychobiol.* 53: 521–548.
- Urszán, T. J., J. Török, A. Hettyey, L. Z. Garamszegi, and G. Herczeg. 2015b. Behavioural consistency and life history of *Rana dalmatina* tadpoles. *Oecologia* 178: 129–140.
- Urszán, T. J., L. Z. Garamszegi, G. Nagy, A. Hettyey, J. Török, and G. Herczeg. 2015a. No personality without experience? A test on *Rana dalmatina* tadpoles. *Ecol. Evol.* 5: 5847–5856.
- Urszán, T. J., L. Z. Garamszegi, G. Nagy, A. Hettyey, J. Török, and G. Herczeg. 2018. Experience during development triggers between-individual variation in behavioural plasticity. *J. Anim. Ecol.* 87: 1264–1273.
- Vonk, J., A. Weiss, and S. A. Kuczaj. 2017. Personality in nonhuman animals. Springer, New York. 326 p.
- Vukasović, T. and D. Bratko. 2015. Heritability of personality: a meta-analysis of behavior genetic studies. *Psychol. Bull.* 141: 769–785.
- Waters, R. M., B. B. Bowers, and G. M. Burghardt. 2017. Personality and individuality in reptile behavior. P. 153–184. In: J. Vonk, A. Weiss, and S. A. Kuczaj (eds.) Personality in nonhuman animals. Springer, New York.
- Weiss, A., M. Inoue-Murayama, J. E. King, M. J. Adams, and T. Matsuzawa. 2012. All too human? Chimpanzee and orangutan personalities are not anthropomorphic projections. *Anim. Behav.* 83: 1355–1365.
- Wilson, D. S., A. B. Clark, K. Coleman, and T. Dearstyne. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends Ecol. Evol.* 9: 442–446.
- Wolf, M. and F. J. Weissing. 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 27: 452–461.
- Wolf, M., G. S. van Doorn, O. Leimar, and F. J. Weissing. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447: 581–584.
- Yamashiro, S., M. Toda, and H. Ota. 2000. Clonal composition of the parthenogenetic gecko, *Lepidodactylus lugubris*, at the northernmost extremity of its range. *Zool. Sci.* 17: 1013–1020.