



特集 動物の個性の理解とその生態学的可能性を求めて

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

酒井 理*

京都大学 理学研究科

Toward an integrated understanding of consistent behavioural differences among individuals and developmental changes within individuals

Osamu Sakai*

Department of Zoology, Graduate School of Science, Kyoto University

要旨：近年の動物行動学では行動傾向の一貫した個体差に高い関心が注がれ、幅広い分類群の動物種において個性の形成要因の探求や評価手法の確立が進められてきた。しかしながら、発達の観点から当該分野の理解を複雑にしており、時間的に安定した個体差を扱う「個性」と発達の個体変化を扱う「発達可塑性」では互いに概念の混乱を招いてきた。本稿では、発達の観点から個性研究においてどのように扱われているかを俯瞰し、行動傾向の一貫した個体差と個体の発達変化を統合的に扱う枠組みを紹介する。さらに、発達の観点から個性を扱っている研究例を概観し、そこから見えてきた傾向や今後の展望について議論する。概念としては、対象動物の生活史に基づいて一貫性を評価し、発達段階の変化しない短期間における個性の存在と、重要な生活史イベントをまたぐような長期間における個性の安定性とを区別することが重要である。また、発達の観点から個性を扱うには、行動傾向の平均値、個性の構造、個性の安定性の3点を意識することが有用となってくる。さらに、当該分野の文献調査から、様々な動物種において個性とその構造が発達段階をまたいで安定していないという傾向が見受けられた。この結果は、個性は短期的には安定なものだが長期的には不安定なものとして捉えることの重要性を提起するものである。しかし現状では、個性の発達変遷や発達段階特異的な構造に一般的な法則を見出すことが難しく、更なる知見の蓄積と整理が必要である。

キーワード：個性、行動シンドローム、発達可塑性、発達段階、一貫性

Keywords: personality, behavioural syndrome, developmental plasticity, ontogenetic stage, consistency

個性の発達の観点を考慮する重要性

近年の動物行動学では個性 (Personality) という概念が注目を集めている。例えば、新奇環境への探索傾向や捕食者に対する回避傾向には連続的な個体変異がみられ、個体ごとの傾向は時間を通して複数の状況にわたって一貫することが様々な動物種において報告されている (Gosling 2001 ; Réale et al. 2007)。また、複数の行動形質間の相関性は行動シンドローム (Behavioural syndrome) といわれ、個性の高次構造として扱われている。捕食者に対する回避傾向が強い個体は、同種他個体に対しても

回避傾向が強いことなどが例として挙げられる (Sih et al. 2004 ; Garamszegi et al. 2012)。一方で、生物学では発達可塑性 (Developmental plasticity) という概念も存在し、環境に対応して、個体の発達を通じた生理的・形態的・行動的形質の変化が起こることも知られる (Miner et al. 2005 ; Beaman et al. 2016)。時間的に安定した個体差を扱う「個性」と発達の個体変化を扱う「発達可塑性」では真逆の現象に焦点を当てるため、これまで概念の混乱を招いてきた。しかしながら、これらの概念は対立するものではなく、統合的に扱うべき状況が存在する。そこでまず、個性形成と個性評価の方法論において、発達の観点を考慮することの重要性について触れていく。

至近要因として、個性のバリエーションは先天的な要

2019年3月5日受付、2019年7月22日受理

*e-mail: osamustang.0622@gmail.com

因と後天的な要因の相互作用によって生み出されている (van Oers et al. 2005 ; Brommer and Class 2015)。先天的要因には遺伝子の効果や母性効果などが含まれ、多くの動物種でみられる選抜系統は個性における遺伝的要因の寄与を支持している (Iguchi et al. 2001 ; van Oers et al. 2004 ; Cohen et al. 2008 ; Nakayama and Miyatake 2010 ; Edelsparre et al. 2014)。それでは、遺伝的要因によって個性はどの程度規定されるのだろうか。心理学ではヒトを対象とした性格研究において以前からこのような疑問が持たれてきた。ヒトの性格は外向性、神経症傾向、協調性、誠実性、開放性の5要素で構成される (Big-Five 理論 : Goldberg 1990)。量的遺伝学のアプローチを用いた研究では、これらの遺伝率は0.15 ~ 0.49であると推定している (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同様の関心が持たれ、個性の遺伝率はイトヨ *Gasterosteus aculeatus* で0.00 ~ 0.16 (Bell 2005)、シジュウカラ *Parus major* で0.22 ~ 0.25 (Dingemanse et al. 2002)、オオツノヒツジ *Ovis canadensis* で0.21である (Réale et al. 2000)。さらに、近年のメタ解析では個性の遺伝率は平均して0.52であると報告している (Dochtermann et al. 2015)。これらの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ため遺伝率も研究ごとに若干異なるが、先天的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。後天的な要因としては個体が経験する全てのものが含まれる。例えば、生物的要因としては捕食者や同種他個体との遭遇経験が大胆さや攻撃性に影響し (Edenbrow and Croft 2013 ; Urszán et al. 2015a)、また、非生物的要因としては孵卵温度や日長条件が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)。このような後天的な要因の影響を理解するには「どの発達段階のどんな経験が個性形成に影響したのか」といった発達の観点の考慮が必要である。

ところで、個性研究の方法論的な問題点として、行動観察をおこなう期間の設定が挙げられる。個性の定義として多くの研究者が時間や状況を越えた行動傾向の一貫性を重視し、複数回にわたって同一個体の行動形質を測定している (Bell et al. 2009 ; Dingemanse and Dochtermann 2013)。一般的には、対象動物の生涯に対して比較的短い期間で反復観察がおこなわれ、発達段階の一時点 (特に成体) における行動傾向の一貫性を評価している研究が多い (Bell et al. 2009 ; Stamps and Groothuis 2010a)。しかしながら、対象動物の生涯に対して比較的長い期間にわ

たって観察がおこなわれる場合、変態や性成熟といった生活史イベントをまたぐ際に個体には様々な変化が生じる。そのため、行動傾向の一貫性の程度は対象動物の生活史と観察する期間に依存し、観察期間が長くなるほど一貫性は低くなる傾向が知られる (Bell et al. 2009)。よって、変態や性成熟などの重要な生活史イベントを含む長期間の観察では、発達の個体変化も考慮したうえで一貫性を評価することが必要となる。

上述のように、個性の形成メカニズムや個性の根幹概念としての一貫性を理解するうえで発達の観点は欠かせない。当該分野では、2010年以降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 (Stamps and Groothuis 2010a ; Trillmich and Hudson 2011 ; Stamps and Biro 2016)。そこで本稿では、発達の観点が個性研究においてどのように扱われているのかを俯瞰し、行動傾向の一貫した個体差と個体の発達変化を統合的に扱う枠組みを紹介する。さらに実際の研究例を概説し、そこから見えてきた傾向・課題・今後の展望について議論する。

概念と用語の説明

発達の観点からの個性研究における指針として Stamps and Groothuis (2010a, b) の総説論文が挙げられる。これらの総説では、発達に伴う行動の変化と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変化を考慮する重要性が提起されている。概念としては「行動傾向の平均値」、「個性の構造」、「個性の安定性」の3つの観点を意識して扱うことが推奨されている。これらの概念はヒトの性格の発達変化を扱う心理学の分野に起源をもち、ヒト以外の動物にも適用できるものとして紹介されている。動物行動学の分野でこれらの用語が広く普及しているとはいいがたいが、多くの研究において類似の概念が意識されていることから、その有用性が認められていると考えられる。以下にこれらの概念と用語を簡潔に紹介していく。

平均値一貫性 (Mean-level consistency)

発達段階間の行動傾向の相同性を示す用語であり、平均値の比較により評価される。例えば、幼体も成体も同程度の大胆さを示す場合は平均値一貫性が高いと捉えられる。一方で、幼体は活動的であるが成体は非活動的であるといった、活動性の程度が発達段階を通して一貫していない例も知られている (Bajer et al. 2015 ; Favati et al.

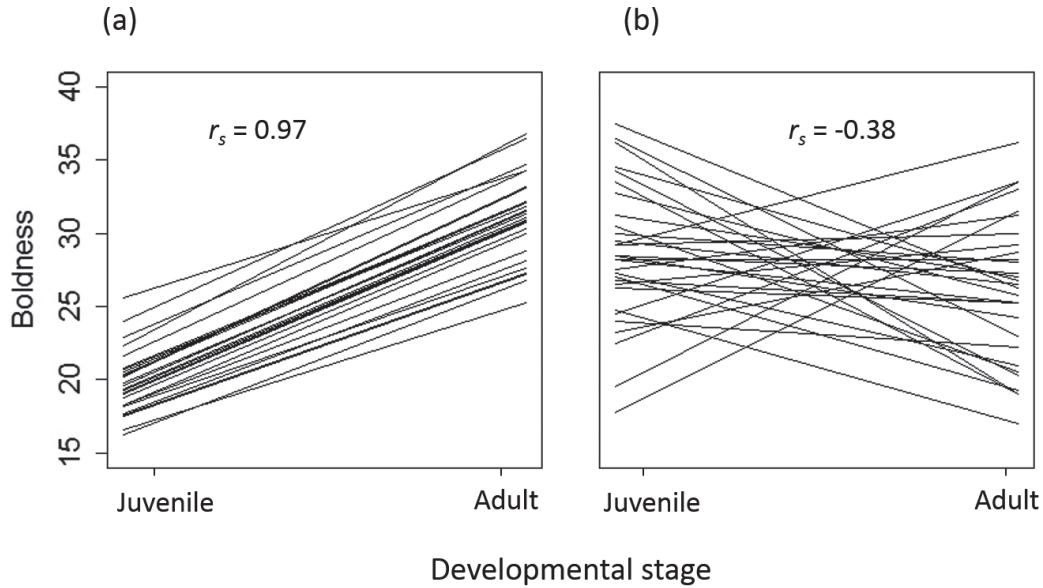


図1. 発達変化を考慮した行動形質の反応基準。幼体時と成体時にそれぞれ一度ずつ大胆さを測定した場合を想定し、差異一貫性はスピアマンの順位相関係数で評価している。(a) では全体的な傾向として幼体よりも成体の方が大胆になるため平均値一貫性が低い、個体間の相対的な順序関係は保持されているため差異一貫性は高い。この場合は発達を通して個性が安定していると解釈される。(b) では集団レベルでは幼体時と成体時で大胆さは変わらないため平均値一貫性が高いが、個体間の順序関係は保持されていないため差異一貫性は低い。この場合は発達を通して個性の安定性が低いと解釈される。

2016)。この概念は集団レベルにおける行動傾向の平均的なパターンを示すものであり、行動傾向の一貫した個体差（個性の存在）や個体レベルの発達変化を示すものではない。しかし、以下に紹介する用語を理解するうえでは重要となってくる概念である。

差異一貫性 (Differential consistency)

時間的に一貫した行動傾向の個体差を示す用語であり、多くの個性研究で用いられている *Repeatability* に相当する。差異一貫性を評価する際には対象動物の生活史を考慮し、発達段階が変化しないような短い期間と変態や性成熟といった生活史イベントをまたぐような長い期間を区別することが重要である。そのため、対象動物の生涯に対して短期間では発達段階の一時点における個性の存在を示し、対象動物の生涯に対して長期間では発達を通して個性の安定性を示すものとなる。集団レベルでは成長に伴い行動傾向の平均値が変わる場合でも、集団内の順序関係が維持される場合は差異一貫性は高く、個性が発達を通して安定していると捉えられる（図1）。統計手法としては級内相関係数（ICC: Intra-class correlation coefficient）や順位相関係数によって評価され、個体の年齢

や発達段階を横軸にとった反応基準（Developmental reaction norm）を用いることで視覚的な解釈が容易となる（図1）。

構造的ー貫性 (Structural consistency)

個性の構造の類似性を示す用語であり、短期的な差異一貫性がみられる行動形質の種類や相関構造（行動シンドローム）の有無を発達段階間で比較することで評価される。構造的ー貫性がない例として、大胆さの *Repeatability* が特定の発達段階では低くなることや、行動シンドロームが成体ではみられるが幼体ではみられないことがマングローブリウリス *Kryptolebias marmoratus*、パンバステンジクネズミ *Cavia aperea*、カダヤシ科の一種 *Gambusia holbrooki* で知られている（Edenbrow and Croft 2011；Guenther et al. 2014；Polverino et al. 2016）。またイトヨでは、個体レベルでは幼体時と成体時の個性は一致しないが、集団レベルでは類似の行動シンドロームが保持される例が知られている（Bell and Stamps 2004）。

個体の安定性 (Individual stability)

発達を通して個性の安定性を示す用語である。近年で

表 1. 行動傾向の一貫性と発達変化を扱う概念。

用語	評価方法	備考
平均値一貫性	行動形質の平均値の比較	個性の存在や個性の発達変化を表現するものではない
差異一貫性	級内相関係数、順位相関係数	短期間では個性の存在、長期間では発達段階をまたいだ個性の安定性を示す
構造的ー貫性	個性の構造の比較	一貫性が見られる行動形質の種類や行動シンドロームの類似性を示す
個体の安定性	ISS: Individual Stability Score	集団レベルのパターンではなく、個体ごとの個性の変化程度を扱う際に有用

は行動傾向の一貫した個体差だけでなく、個体内の変動の程度（IIV: Intraindividual variability）にも意識を向けることが推奨されており（Stamps et al. 2012；Stamps and Biro 2016）、この概念は個性の発達変遷における個体差を示すものである。統計手法としては Individual Stability Score（ISS）を用いて評価され、また、個体の齢や発達段階を横軸にとった反応基準（Developmental reaction norm）で視覚的な解釈が容易となる（Asendorpf 1990；Sinn et al. 2008；Favati et al. 2016）。差異一貫性では集団レベルで個性の安定性を評価するが、こちらの概念では個体ごとの行動傾向の変化程度をスコア化する点が大きな違いである。例えば、前者では 30 個体分のデータから 1 つの Repeatability を算出するが、後者では 30 個体分のデータから 30 の ISS を算出する。この手法は行動傾向によって個性の安定性が異なること（例えば、臆病な個体は安定しているが、大胆な個体は不安定であるなど）を詳しく表現する際に有用となる。

これらの概念をまとめると表 1 のようになる。異なる発達段階（例えば、幼体と成体）において行動形質を測定した場合、平均値一貫性は活動性や大胆さなどの程度の類似性を示し、構造的ー貫性はそれらの行動形質の一貫性の有無や相関構造の類似性を示す。これらの指標には同一個体の縦断的観察は必要なく、異なる個体で構成される異なる発達段階の集団間を比較することで評価される。一方で、生活史における重要なイベント（例えば、変態や性成熟）をまたぐような長期間にわたって同一個体の行動形質を繰り返し測定した場合、差異一貫性は集団レベル、個体の安定性は個体レベルでの個性の安定度を評価するものである。

個性の発達を扱う研究の概説

個性と発達可塑性を理解する枠組みが整い始めてから、幅広い動物種を対象として実証研究がおこなわれてきている。しかしながら、これらの知見は統合して整理されておらず、全体的な傾向は未だ不明である。そこで本稿では、先に紹介した一貫性概念の傾向を整理することを目的として、発達の観点から個性を扱っている研究の文献調査をおこなった。

方法

論文検索エンジン（Web of Science と Google Scholar）を用いて「personality」、「development」、「ontogeny」をキーワード検索し、該当する論文を候補とした。さらに、これらの論文内で引用されている研究や著者が把握している研究において、「平均値一貫性」、「差異一貫性」、「構造的ー貫性」、「個体の安定性」のいずれかを評価している論文も調査候補に加えた。これらの文献は当該分野を網羅的にカバーしたものではないが、最終的な候補として 34 例の研究を対象とした（表 2）。なお、調査対象には幅広い分類群の動物種（軟体動物 1 種、昆虫 6 種、魚類 5 種、両生類 2 種、爬虫類 4 種、鳥類 3 種、哺乳類 6 種）と様々な研究デザインが含まれるよう留意した。

調査候補とした研究のデザインは対象集団と観察方法によって数種類に分類した。まず、対象動物が自然下集団（Wild population）か飼育下集団（Captive population）かによって 2 種類に分けた。なお、ヒトを対象とした研究は自然下集団を扱ったものとみなした。さらに、異なる個体で構成される異なる発達段階の集団を比較した「横断的観察（Transversal observation）」、同一個体の行動形質を発達段階をまたいで複数回観察した「縦断的観察（Longitudinal observation）」、環境要因を実験的に制御して

発達の観点からの個性研究

表 2. 発達の観点から個性を扱っている研究例。研究デザイン：W、自然下集団：C、飼育下集団：L、横断的観察：T、縦断的観察：E、実験的観察。平均値一貫性：齢変化、齢や発達段階によって行動傾向が異なる；不等号、齢変化のうち発達段階間で行動傾向の値に明確な大小関係がみられる；経験依存、実験的な操作によって行動傾向が変化する。差異一貫性：なし、発達段階をまたいで個性が安定していない；性別依存、個性の安定性が雌雄で異なる；行動形質依存、個性の安定性が行動形質の種類によって異なる；齢依存、個性の安定性が齢によって異なる；個体依存、個性の安定性が個体によって異なる。構造的ー貫性：あり、複数の発達段階で類似した個性構造をもつ；なし、発達段階によって異なる個性構造をもつ。横棒は該当項目を評価していないことを示す。

対象動物	研究 デザイン	平均値一貫性	差異一貫性 (個性の安定性)	構造的ー貫性	文献
軟体動物					
タスマニアミミイカ	C/L	齢変化	行動形質依存	あり	(Sinn et al. 2008)
昆虫					
ハムシ科の一種	C/L	活動性：幼体<成体 大胆さ：幼体>成体	なし	なし	(Müller and Müller 2015)
コオロギ科の一種	C/L	齢変化	性別依存	-	(Hedrick and Kortet 2012)
ホシカメムシ科の一種	C/L	齢変化	行動形質依存	あり	(Gyuris et al. 2012)
アオイトトンボ科の一種	C/L	-	活動性：安定 大胆さ：安定	-	(Brodin 2009)
コクヌストモドキ	C/L	活動性：幼体<成体 大胆さ：幼体<成体	齢依存	あり	(Wexler et al. 2016)
コクヌストモドキ	C/T	-	-	なし	(Matsumura et al. 2017)
ヒラタコクヌストモドキ	C/T	-	-	なし	(Matsumura et al. 2017)
魚類					
アマゾンモリー	C/E	-	-	-	(Bierbach et al. 2017)
カダヤシ科の一種	C/L	齢変化	-	なし	(Polverino et al. 2016)
マングローブリウルス	C/L	齢変化	なし	なし	(Edenbrow and Croft 2011)
マングローブリウルス	C/E	齢変化	行動形質依存	-	(Edenbrow and Croft 2013)
イトヨ	C/E	経験依存	なし	-	(Bell and Sih 2007)
イトヨ	C/L	齢変化	行動形質、齢依存	なし	(Bell and Stamps 2004)
イトヨ	C/E	経験依存	-	-	(Dingemanse et al. 2009)
カダヤシ科の一種	C/E	経験依存	-	-	(Brown et al. 2007)
両生類					
ダルマチアアカガエル	C/E	経験依存	-	-	(Urszán et al. 2015a)
ダルマチアアカガエル	C/L.E	齢変化	-	なし	(Urszán et al. 2015b)
ワライガエル	C/L	-	行動形質依存	なし	(Wilson and Krause 2012)
爬虫類					
フトアゴヒゲトカゲ	C/L.E	-	行動形質依存	なし	(Siviter et al. 2016)
ミドリカナヘビ	W/T	探索性：幼体>成体	-	なし	(Bajer et al. 2015)
キノボリイワトカゲ	C/L.E	齢変化	なし	-	(Riley et al. 2017)
オガサワラヤモリ	W/T	探索性：幼体<成体 大胆さ：幼体>成体	-	あり	(Sakai 2018)
鳥類					
セキショクヤケイ	C/L	齢変化	行動形質、 性別、齢依存	なし	(Favati et al. 2016)
アオガラ	W/T.L	-	なし	なし	(Class and Brommer 2015)
キンカチョウ	C/L	探索性：幼体 = 成体 落ち着き：幼体>成体	行動形質、 個体依存	あり	(David et al. 2012)
キンカチョウ	C/L	齢変化	行動形質依存	なし	(Wuerz and Krüger 2015)
哺乳類					
イヌ (シェパード)	C/L	-	なし	-	(Wilsson and Sundgren 1998)
ヒト	W/T	齢変化	個体依存	-	(Roberts and Mroczek 2008)
ヒト	W/L	-	なし	-	(Harris et al. 2016)
マウス	C/L.E	-	活動性：安定	-	(Freund et al. 2013)
マウス	C/L.E	齢変化	行動形質依存	-	(Lewejohann et al. 2011)
ラット	C/L	-	なし	-	(Rödel and Meyer 2011)
パンパステンジクネズミ	C/L.E	大胆さ：幼体>成体	行動形質依存	なし	(Guenther et al. 2014)
キバラマーモット	W/T.L	大胆さ：幼体>成体	従順さ：安定 大胆さ：不安定	なし	(Petelle et al. 2013)

行動形質への影響を調べた「実験的観察 (Experimental observation)」の3種類に分けた。なお、これらのカテゴリは完全に独立なものではなく、複合的なデザインになっている研究も存在する。

先に紹介した概念を参考に、各研究における「平均値一貫性」、「差異一貫性」、「構造的な一貫性」の結果を評価した。複数の行動形質を異なる発達段階間で比較していた場合に、平均値一貫性の有無を判断した。同一個体の縦断的な観察をおこなっていた場合に、集団レベルでの差異一貫性（発達を通じた個性の安定性）の有無を判断した。複数の行動形質を複数の発達段階で調べていた場合に、構造的な一貫性の有無を判断した。なお、個体の安定性については、ISSを用いて個体レベルの変化を評価している各研究の結果をまとめた。

結果と考察

研究デザインとしては、自然下集団を対象とした研究は6例のみであり、その半分が横断的観察であった。野外において長期間の個体識別と正確な年齢の把握が難しいことが自然下集団を対象とする研究例の少なさの原因であると考えられる。飼育下集団を対象とした28例の研究では、21例は縦断的観察をおこなったものであり、完全変態をする動物種を対象とした研究もみられた (Brodin 2009; Wilson and Krause 2012; Müller and Müller 2015; Wexler et al. 2016; Matsumura et al. 2017)。変態を通して生活史や生息環境が大きく変化する動物種において、個性の長期的な安定性への注目がうかがえる。

環境要因を実験的に制御した12例の研究では、発達段階の初期に生物的または非生物的な刺激を与え、その後の発達段階において大胆さ・活動性・攻撃性などを評価したのが見受けられた。捕食者を想定した刺激を与えた研究が最も多く、ダルマチアアカガエル *Rana dalmatina* のオタマジャクシではヤゴとパイクの匂いに曝されると臆病かつ非活動的に育ち (Urszán et al. 2015a)、カダヤシ科の一種 *Brachyrhaphis episcopi* とマングローブリウルスではネットに追い立てられる刺激を繰り返し受けると大胆に育ち (Brown et al. 2007; Edenbrow and Croft 2013)、イトヨではブラントラウトとの遭遇経験によって大胆さは変化しないが他個体への攻撃性が下がることが報告されている (Bell and Sih 2007)。これらの研究例から、捕食者刺激が個性形成に与える影響は動物種によって異なることがうかがえる。また、捕食者刺激を受けた場合にのみ高い Repeatability がみられるが、捕食者刺激を受けないで育った場合は行動傾向に一貫した個体差がみられ

ないことが6例中3例で報告されている (Edenbrow and Croft 2013; Urszán et al. 2015a, b)。このような傾向の原因として (1) 捕食者刺激を受けることで遺伝的な個体差が行動形質の個体差として表出している、もしくは、(2) 各個体が異なる程度の刺激を受けることで異なる程度の変化をしている可能性が提唱されている。これらの仮説の厳密な検証は今後の課題であるが、いくつかの動物種では幼体時における捕食者との遭遇経験が個性の創出に重要な役割を果たしていることが示唆される。

次に多く見られたのは同種他個体の存在が個性形成に与える影響を調べた研究であった。アマゾンモリー *Poecilia formosa* や近親交配マウス *Mus musculus* では飼育環境における他個体の存在やグループを構成するメンバーの入れ替え頻度は活動性と探索傾向には影響しないことが報告されている (Lewejohann et al. 2011; Bierbach et al. 2017)。一方で、個体間の優劣関係を考慮したキノボリイワトカゲ *Egernia striolata* の例では、成長に伴い優位個体は徐々に大胆になり劣位個体は徐々に攻撃的かつ他個体を避けるようになることが報告されている (Riley et al. 2017)。同種他個体の存在が個性形成に与える影響も動物種によって異なり、社会性の程度や社会的地位に依存するようである。さらに、非生物的要因として、環境の構造的な複雑さ、日長条件、孵卵温度が個性形成に与える影響を調べた例が見受けられた。近親交配マウスでは、構造物に富んだエンリッチな環境で飼育すると遺伝的に均一な集団中に活動性の個体差が生じていくことが報告されている (Freund et al. 2013)。パンパステングネズミでは、幼獣を長日条件と短日条件で約3ヵ月間飼育したところ、20日齢では処理群間で行動傾向の差はみられないが、75～100日齢では長日条件で生育した個体の探索傾向が短日条件のものより高くなる事が報告されている (Guenther et al. 2014)。これらの研究例から、幼体時に経験の差が徐々に蓄積し、個性が多様化していることが示唆される。しかしながら、性成熟した個体の環境要因を制御して個性形成への影響を調べた研究はなく、幼体時と成体時で同じ経験に対して同様の変化が生じるのかは不明である。今後「どの発達段階の経験が特に個性形成に寄与するのか」という点をより明確にしていけることが必要となってくるだろう。

3種類の一貫性の結果をまとめたところ、行動傾向の平均値や個性の構造は発達段階によって異なり、発達を通して個性が安定していない例が様々な動物種において見られた。平均値一貫性を評価した24例では、そのすべてにおいて発達段階間で行動傾向の違いを報告し、差異

一貫性を評価した研究では、92% (23/25 例) で発達を通して個性が安定していないことをいずれかの行動形質において報告していた。構造的な一貫性を評価した研究では、75% (15/20 例) で発達段階間における個性の構造の違いを報告していた。個体の安定性を ISS で評価した研究は僅か 4 例であり、個体レベルの変化程度に対する関心は低いようである。タスマニアミミイカ *Euprymna tasmanica* では性成熟前に大胆であった個体は性成熟後も大胆さを維持するが、臆病であった個体は性成熟を境に大胆さが変化しやすいことが報告されている (Sinn et al. 2008)。セキショクヤケイ *Gallus gallus* とキンカチョウ *Taeniopygia guttata* でも同様の現象はみられ、探索傾向の高さと長期的な個性の安定性には関連があるようである (David et al. 2012 ; Favati et al. 2016)。また、ホシカメムシ *Pyrrhocoris apterus* の例では、5 齢幼虫期から成虫期にかけて個性の安定性の程度に大きな差はないことを報告している (Gyuris et al. 2012)。ただし、これらの結果の中には行動形質の種類によって差異一貫性の程度が異なる例や (Gyuris et al. 2012 ; Petelle et al. 2013)、雌雄で平均値一貫性や差異一貫性の程度が異なる例も見受けられた (Hedrick and Kortet 2012 ; Favati et al. 2016)。これらの事例から、行動形質の種類や性別といった要因を考慮したうえで、個性の発達変化に対する更なる知見の整理が必要であろう。

また、今回の文献調査に際して当該分野の問題点も見えてきた。一つ目は行動形質を観察する期間の短さと観察回数の少なさであり、発達段階の二時点のみ (幼体時と成体時に一度ずつの観察など) で差異一貫性を評価したものが多く見受けられた。個性の発達変遷をより詳細に捉えるためには、対象動物の生涯を通じた縦断的観察が求められる。タスマニアミミイカ (Sinn et al. 2008) やセキショクヤケイ (Favati et al. 2016) の研究では、孵化から性成熟に達するまでの間に行動形質を複数回にわたって観察している良い例であろう。二つ目は実験デザインや行動形質を表現する用語が不統一なことである。例えば、ある研究では大胆さとして表現される行動形質は、別の研究では探索性として表現されることが見受けられる。このような用語の混乱はメタ解析などで間違った解釈を招く可能性を高くし (今野ほか 2014)、個性の発達変遷のパターンを統合的に理解することが困難になると考えられる。

さらに別の問題として、情報収集の難しさも挙げられる。発達の観点以外の目的で行われた研究の中にも長期的な観察を通して個性を評価した例がいくつか存在す

る。例えば、オオツノヒツジやヨーロッパカヤクグリ *Prunella modularis* では、野外個体において数年に渡って大胆さが安定していることを報告している (Réale et al. 2000 ; Holtmann et al. 2017)。これらの例は筆者が偶然に知っていたが、このような情報を網羅的に調べることは非常に困難であり、今回の文献調査の仕方では拾いきれない知見が多数存在していると考えられる。

おわりに

本稿では発達の観点から個性研究においてどのように扱われているのかについて触れてきた。時間的に安定した個体差と発達の観点から個性変化を扱うには、対象動物の生活史を考慮して観察期間を設定し、発達段階が変化しないような短期間と重要な生活史イベントをまたぐような長期間を区別して一貫性を評価することが必要である。短期間における一貫した個体差は個性の存在を示し、長期間における一貫した個体差は発達を通じた個性の安定性を表す。また、発達の観点から個性を理解するうえでは「行動傾向の平均値」、「個性の構造」、「個性の安定性」の 3 点を意識することが重要となってくる。

さらに、当該分野の文献調査から、様々な動物種において個性とその構造が発達を通して安定していないという事実が垣間見えた。ヒトを対象とした研究においても、集団レベルでは加齢に伴い性格形質の平均値は変化し (Roberts and Mroczek 2008)、個人レベルでも若年期と老齢期の性格は一致しないことが報告されている (Harris et al. 2016)。心理学では発達を通じた性格の変化を許容し、個性とは短期的には安定したもののだが生涯を通しては不安定なものとして捉えている (Caspi et al. 2005)。保守的な概念に固執して時間的に安定した個体差のみを重視すると、個性の発達変化を軽視している恐れがある。生態学や行動学を背景にもつ研究者も「個性とは比較的安定だが長期的には不安定なものである」といった姿勢を持つことが現象の理解には必要なかもしれない。

現状では、個性の発達変遷や発達段階特異的な個性の構造に一般的な法則を見出すことが難しく、更なる知見の蓄積と整理が必要である。そのためには、縦断的に行動形質を観察する回数を増やし、実験デザインと行動形質を表現する用語をある程度統一していくことが求められる。これらの問題点を改善し、個性の発達変遷パターンを予測することが今後の展望として望まれる。実際に近年、発達を通じた行動傾向の変化やバリエーションの増加と減少を説明するいくつかのメカニズムが提唱され

ており（例えば、状態 - 行動フィードバックモデルなど）、これらの仮説の検証が求められている（Luttbeg and Sih 2010；Sih et al. 2015；Stamps and Biro 2016）。そして、なぜ発達段階によって個性の構造が異なるのか、なぜ行動形質の発達変遷に個体差が存在するのか。これらの疑問に対して生態的・進化的な視点からアプローチしていくことが今後の展望として望まれる。

謝 辞

渥美圭佑氏・小泉逸郎氏・風間健太郎氏とは第 65 回日本生態学会における自由集会の企画段階から、多くの議論を重ねて建設的な御意見を頂いた。特に、渥美圭佑氏には個性研究の特集の実現に向けて尽力頂いた。また、森哲氏をはじめ京都大学理学研究科動物行動学研究室の皆さま、および二名の査読者からは内容に関して多数のご指摘を頂いた。多くの方々からのご協力を頂き、本稿をまとめるに至ったことに深く感謝申し上げます。

引用文献

- Asendorpf J (1990) The measurement of individual consistency. *Methodika*, 4:1-22
- Bajer K, Horváth G, Molnár O, Török J, Garamszegi LZ, Herczeg G (2015) European green lizard (*Lacerta viridis*) personalities: linking behavioural types to ecologically relevant traits at different ontogenetic stages. *Behavioural Processes*, 111:67-74. doi: 10.1016/j.beproc.2014.11.020
- Beaman JE, White CR, Seebacher F (2016) Evolution of plasticity: mechanistic link between development and reversible acclimation. *Trends in Ecology and Evolution*, 31:237-249. doi: 10.1016/j.tree.2016.01.004
- Bell AM (2005) Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 18:464-473. doi: 10.1111/j.1420-9101.2004.00817.x
- Bell AM, Hankison SJ, Laskowski KL (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77:771-783. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.12.022
- Bell AM, Sih A (2007) Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10:828-834. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x
- Bell AM, Stamps JA (2004) Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, 68:1339-1348. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.05.007
- Bierbach D, Laskowski KL, Wolf M (2017) Behavioural individuality in clonal fish arises despite near-identical rearing conditions. *Nature Communications*, 8:15361. doi: 10.1038/ncomms15361
- Bouchard TJ, Loehlin JC (2001) Genes, evolution, and personality. *Behavior Genetics*, 31:243-273. doi: 10.1023/A:1012294324713
- Brodin T (2009) Behavioral syndrome over the boundaries of life - carryovers from larvae to adult damselfly. *Behavioral Ecology*, 20:30-37. doi: 10.1093/beheco/arn111
- Brommer JE, Class B (2015) The importance of genotype-by-age interactions for the development of repeatable behavior and correlated behaviors over lifetime. *Frontiers in Zoology*, 12:S2. doi: 10.1186/1742-9994-12-S1-S2
- Brown C, Burgess F, Braithwaite VA (2007) Heritable and experiential effects on boldness in a tropical poeciliid. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62:237-243. doi: 10.1007/s00265-007-0458-3
- Caspi A, Roberts BW, Shiner RL (2005) Personality development: stability and change. *Annual Review of Psychology*, 56:453-484. doi: 10.1146/annurev.psych.55.090902.141913
- Class B, Brommer JE (2015) A strong genetic correlation underlying a behavioural syndrome disappears during development because of genotype-age interactions. *Proceedings of the Royal Society B*, 282:20142777. doi: 10.1098/rspb.2014.2777
- Cohen H, Geva AB, Matar MA, Zohar J, Kaplan Z (2008) Post-traumatic stress behavioural responses in inbred mouse strains: can genetic predisposition explain phenotypic vulnerability? *International Journal of Neuropsychopharmacology*, 11:331-349. doi: 10.1017/S1461145707007912
- David M, Auclair Y, Cézilly F (2012) Assessing short- and long-term repeatability and stability of personality in captive zebra finches using longitudinal data. *Ethology*, 118:932-942. doi: 10.1111/j.1439-0310.2012.02085.x
- Dingemanse NJ, Both C, Piet JD, van Oers K, van Noordwijk AJ (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, 64:929-938. doi: 10.1006/anbe.2002.2006
- Dingemanse NJ, Dochtermann NA (2013) Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology*, 82:39-54. doi: 10.1111/1365-2656.12013
- Dingemanse NJ, Van der Plas F, Wright J, Réale D, Schrama M, Roff DA, Van der Zee E, Barber I (2009) Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. *Proceedings of the Royal Society B*, 276:1285-1293. doi: 10.1098/rspb.2008.1555
- Dochtermann NA, Schwab T, Sih A (2015) The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B*, 282:20142201. doi: 10.1098/rspb.2014.2201
- Edelsparre AH, Vesterberg A, Lim JH, Anwari M, Fitzpatrick

- MJ (2014) Alleles underlying larval foraging behaviour influence adult dispersal in nature. *Ecology Letters*, 17:333-339. doi: 10.1111/ele.12234
- Edenbrow M, Croft DP (2011) Behavioural types and life history strategies during ontogeny in the mangrove killifish, *Kryptolebias marmoratus*. *Animal Behaviour*, 82:731-741. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.07.003
- Edenbrow M, Croft DP (2013) Environmental and genetic effects shape the development of personality traits in the mangrove killifish *Kryptolebias marmoratus*. *Oikos*, 122:667-681. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20556.x
- Favati A, Zidar J, Thorpe H, Jensen P, Løvlie H (2016) The ontogeny of personality traits in the red junglefowl, *Gallus gallus*. *Behavioral Ecology*, 27:484-493. doi: 10.1093/beheco/arv177
- Freund J, Brandmaier MA, Lewejohann L, Kirste I, Kritzer M, Krüger A, Sachser N, Lindenberger U, Kempermann G (2013) Emergence of individuality in genetically identical mice. *Science*, 340:756-759. doi: 10.1126/science.1235294
- Garamszegi LZ, Markó G, Herczeg G (2012) A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables. *Evolutionary Ecology*, 26:1213-1235. doi: 10.1007/s10682-012-9589-8
- Goldberg LR (1990) An alternative “description of personality”: the Big-Five factor structure. *Journal of Personality and Social Psychology*, 59:1216-1229. doi: 10.1037/0022-3514.59.6.1216
- Gosling SD (2001) From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127:45-86
- Guenther A, Finkemeier M-A, Trillmich F (2014) The ontogeny of personality in the wild guinea pig. *Animal Behaviour*, 90:131-139. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.01.032
- Gyuris E, Feró O, Barta Z (2012) Personality traits across ontogeny in firebugs, *Pyrrocoris apterus*. *Animal Behaviour*, 84:103-109. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.04.014
- Harris MA, Brett CE, Johnson W, Deary IJ (2016) Personality stability from age 14 to age 77 years. *Psychology and Aging*, 31:862-874. doi: 10.1037/pag0000133
- Hedrick AV, Kortet R (2012) Sex differences in the repeatability of boldness over metamorphosis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66:407-412. doi: 10.1007/s00265-011-1286-z
- Holtmann B, Santos ESA, Lara CE, Nakagawa S (2017) Personality-matching habitat choice, rather than behavioural plasticity, is a likely driver of a phenotype-environment covariance. *Proceedings of the Royal Society B*, 284:20170943. doi: 10.1098/rspb.2017.0943
- Iguchi K, Matsubara N, Hakoyama H (2001) Behavioural individuality assessed from two strains of cloned fish. *Animal Behaviour*, 61:351-356. doi: 10.1006/anbe.2000.1612
- 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. doi: 10.2502/janip.64.1.2
- Lewejohann L, Zipser B, Sachser N (2011) “Personality” in laboratory mice used for biomedical research: a way of understanding variability? *Developmental Psychobiology*, 53:624-630. doi: 10.1002/dev.20553
- Luttbeg B, Sih A (2010) Risk, resources and state-dependent adaptive behavioural syndromes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365:3977-3990. doi: 10.1098/rstb.2010.0207
- Matsumura K, Fuchikawa T, Miyatake T (2017) Decoupling of behavioral trait correlation across life stages in two holometabolous insects. *Behavior Genetics*, 47:459-467. doi: 10.1007/s10519-017-9847-1
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 20:685-692. doi: 10.1016/j.tree.2005.08.002
- Müller T, Müller C (2015) Behavioural phenotypes over the lifetime of a holometabolous insect. *Frontiers in Zoology*, 12:S8. doi: 10.1186/1742-9994-12-S1-S8
- Nakayama S, Miyatake T (2010) A behavioral syndrome in the adzuki bean beetle: genetic correlation among death feigning, activity, and mating behavior. *Ethology*, 116:108-112. doi: 10.1111/j.1439-0310.2009.01721.x
- Petelle MB, McCoy DE, Alejandro V, Martin JGA, Blumstein DT (2013) Development of boldness and docility in yellow-bellied marmots. *Animal Behaviour*, 86:1147-1154. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.09.016
- Polverino G, Cigliano C, Nakayama S, Mehner T (2016) Emergence and development of personality over the ontogeny of fish in absence of environmental stress factors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70:2027-2037. doi: 10.1007/s00265-016-2206-z
- Power RA, Pluess M (2015) Heritability estimates of the Big Five personality traits based on common genetic variants. *Translational Psychiatry*, 5:e604. doi: 10.1038/tp.2015.96
- Réale D, Gallant BY, Leblanc M, Festa-Bianchet M (2000) Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, 60:589-597. doi: 10.1006/anbe.2000.1530
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82:291-318. doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x
- Riley JL, Noble DWA, Byrne RW, Whiting MJ (2017) Early social environment influences the behaviour of a family-living lizard. *Royal Society Open Science*, 4:161082. doi: 10.1098/rsos.161082
- Roberts BW, Mroczek D (2008) Personality trait change in adulthood. *Current Directions in Psychological Science*, 17:31-35
- Rödel HG, Meyer S (2011) Early development influences ontogeny of personality types in young laboratory rats.

- Developmental Psychobiology, 53:601-613. doi: 10.1002/dev.20522
- Sakai O (2018) Comparison of personality between juveniles and adults in clonal gecko species. Journal of Ethology, 36:221-228. doi: 10.1007/s10164-018-0551-2
- Sih A, Bell AM, Jhonson JC, Ziemba RE (2004) Behavioral syndromes: an integrative overview. The Quarterly Review of Biology, 79:241-277
- Sih A, Mathot KJ, Moiron M, Montiglio P, Wolf M, Dingemanse NJ (2015) Animal personality and state - behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. Trends in Ecology and Evolution, 30:50-60. doi: 10.1016/j.tree.2014.11.004
- Sinn DL, Gosling SD, Moltschaniwskyj NA (2008) Development of shy/bold behaviour in squid: context-specific phenotypes associated with developmental plasticity. Animal Behaviour, 75:433-442. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.05.008
- Siviter H, Deeming DC, Rosenberger J, Burman OHP, Moszuti SA, Wilkinson A (2016) The impact of egg incubation temperature on the personality of oviparous reptiles. Animal Cognition, 20:109-116. doi: 10.1007/s10071-016-1030-1
- Stamps JA, Biro PA (2016) Personality and individual differences in plasticity. Current Opinion in Behavioral Sciences, 12:18-23. doi: 10.1016/j.cobeha.2016.08.008
- Stamps JA, Briffa M, Biro PA (2012) Unpredictable animals: Individual differences in intraindividual variability (IIV). Animal Behaviour, 83:1325-1334. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.02.017
- Stamps JA, Groothuis TGG (2010a) The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. Biological Reviews, 85:301-325. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x
- Stamps JA, Groothuis TGG (2010b) Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 365:4029-4041. doi: 10.1098/rstb.2010.0218
- Trillmich F, Hudson R (2011) The emergence of personality in animals: the need for a developmental approach. Developmental Psychobiology, 53:505-509. doi: 10.1002/dev.20573
- Urszán TJ, Garamszegi Z, Nagy G, Hettyey A (2015a) No personality without experience ? A test on *Rana dalmatina* tadpoles. Ecology and Evolution, 5:5847-5856. doi: 10.1002/ece3.1804
- Urszán TJ, Török J, Hettyey A, Garamszegi LZ, Herczeg G (2015b) Behavioural consistency and life history of *Rana dalmatina* tadpoles. Oecologia, 178:129-140. doi: 10.1007/s00442-014-3207-0
- van Oers K, de Jong G, van Noordwijk AJ, Drent PJ (2005) Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. Behaviour, 142:1185-1206. doi: 10.1163/156853905774539364
- van Oers K, Drent PJ, de Jong G, van Noordwijk AJ (2004) Additive and nonadditive genetic variation in avian personality traits. Heredity, 93:496-503. doi: 10.1038/sj.hdy.6800530
- Vukasović T, Bratko D (2015) Heritability of personality: a meta-analysis of behavior genetic studies. Psychological Bulletin, 141:769-785. doi: 10.1037/bul0000017
- Wexler Y, Subach A, Pruitt JN, Scharf I (2016) Behavioral repeatability of flour beetles before and after metamorphosis and throughout aging. Behavioral Ecology and Sociobiology, 70:745-753. doi: 10.1007/s00265-016-2098-y
- Wilson ADM, Krause J (2012) Personality and metamorphosis: is behavioral variation consistent across ontogenetic niche shifts ? Behavioral Ecology, 23:1316-1323. doi: 10.1093/beheco/ars123
- Wilsson E, Sundgren PE (1998) Behaviour test for eight-week old puppies - Heritabilities of tested behaviour traits and its correspondence to later behaviour. Applied Animal Behaviour Science, 58:151-162. doi: 10.1016/S0168-1591(97)00093-2
- Wuerz Y, Krüger O (2015) Personality over ontogeny in zebra finches: long-term repeatable traits but unstable behavioural syndromes. Frontiers in Zoology, 12:S9. doi: 10.1186/1742-9994-12-S1-S9