解 説

動物社会における行動の定量的計測とデータ解析

Quantification and Analysis on Animal Social Behavior

阿部 真人^{*1} 藤岡 春菜^{*2} ^{*1}国立情報学研究所ビッグデータ数理国際研究センター ^{*2}東京大学大学院総合文化研究科
 Masato S. Abe^{*1} and Haruna Fujioka^{*2} ^{*1}National Institute of Informatics ^{*2}Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo

1. 序 論

我々がこの世界の現象を理解しようとするとき、対象を観察し、定量的に計測することは最も重要な作業の一つであり、科学の進展は、観測手法の発達によって支えられてきた。例えば、天体観測による膨大なデータからケプラーの法則が発見され、二重スリット実験によって量子力学の基礎である光の波と粒子の性質が明らかになった。

では、動物行動を対象にした観測はどうだろうか？ 古くから動物行動学者は、独自の勘と根気強さに基づいた目視観察によって動物の行動を理解してきた。それにより、ミツバチの8の字ダンスなど様々な発見をもたらす成功を収めてきた。しかし、目視観察は人の目で捉えられる速度の動きや、比較的短い時間の定性的な観察に限定される。近年、動物行動のデータを人の目ではなく画像解析などに基づいて観測する手法が発展し、大規模な定量データを得ることが可能になってきた[1]。本論文では、その観測手法の概要と、定量データを解析する手法をまとめ、特に社会性動物への適用例を紹介し、動物行動学の今後の展開について議論する。

2. 動物行動の定量的観測

2.1 動物行動とは

動物の最も顕著な特徴は環境内を移動すること、つまり動くことである。それも、植物の種子が風を受けて移動するように外部の力によって動くのではなく、環境情報と内部状態に基づいて自律的に行動することができる[†]。移動(movement)という意味での行動は、個体位置の時間的な変化である。行動を生物の形質と捉えれば、時間的な変化そのものを一つの形質と考えることが可能だろう。そのため、定量的な大規模データから行動を見直すことは、行動の

定性的な側面に注目してきた従来の行動学では見落としてきた側面を捉える可能性を持ち、近年 movement ecology として注目を集めている[2]。

2.2 トラッキング手法の紹介

動物の位置の時刻データを取得することをトラッキングとよぶ。具体的には、二次元であれば $x(t)$, $y(t)$ としてデータが得られる。また、個体が向いている方向の角度 $\theta(t)$ を得ることが可能な手法もある。定量データの取得を自動化することは、客観性を保ちながら大量のデータを安定して取得できる利点があるため重要である。

トラッキングの手法には大きく分けて二つある。一つは動物個体にロガーを装着し、個体位置のデータを得る手法である。鳥や大型哺乳類などを対象に、人が足を運ぶことが不可能な空や海など広範囲のトラッキングを可能にする。この手法に関しては、文献[3]を参考にしてほしい。本論文では、記録された動画に対し画像解析を用いてトラッキングする方法に焦点を当てる。この手法の利点は、簡易的で、安価で実施できること、実験室内での実験系で使えること、小型の生物(例えばバクテリアや線虫)でも可能であること、複数の個体を同時にトラッキングすることも可能であること、個体に物理的な付属物(タグ)をつける必要がない手法もあることなどが挙げられる[1]。

画像ベースのトラッキング手法は、タグの有無によって二つの手法に分けられる。タグをつけない手法では、まず、動画中の複数枚の画像を平均化し、背景画像を作る。背景画像は、動画中に動いていた対象物を除いた画像に相当し、各コマの画像と差分をとることで動いている対象物の位置を特定することができる。最も簡易的に行うことができる手法である。一方で、個体が重なったあとの個体識別の維持の問題が生じる。識別能向上のアルゴリズムが提案されたりしているが[4]、トラッキングの時間が長く、個体数が多くなると個体識別の維持は一挙に困難になる。その場合は、タグをつける手法を考慮する必要があるだろう。

タグをつける手法では、個体に直接色を塗る、またはバー

原稿受付 2017年4月18日

キーワード: Movement Trajectory, Tracking, Quantitative Biology

^{*1}〒101-8430 千代田区一ツ橋 2-1-2

^{*2}〒153-8902 目黒区駒場 3-8-1

^{*1}Chiyoda-ku, Tokyo

^{*2}Meguro-ku, Tokyo

[†]動物行動学で、“行動”は、移動だけでなく、産卵行動や捕食行動のような behavior としての意味を持つ。本論文では、movement という意味での行動を考える。

コードタグを貼るなどがある。画像中から特定の色、パターンの位置を特定すればよいので、個体識別の維持が可能であり、ノイズにも強くトラッキング精度も向上する。

ここでは現時点で我々が使い勝手が良いと感じているソフトウェアをいくつか紹介する。タグをつけないトラッキングでは, UMATracker (無料, <http://ymnk13.github.io/UMATracker/>) がよい。ユーザインタフェースが優れていて使い勝手がよい。idTracker (無料) [4] は, 人の目では判別が難しいくらいの個体の大きさ (二次元での面積) を個体識別に用いる。これは画像解析だからこそできる手法であり, 人の能力を超えることができた稀有な例だろう。

タグをつけるトラッキングとしては, バーコードタグを用いた Bugtag (Robiotech Inc. 有料, <https://www.robitec.com/bugtag>) や BEEtag (無料) [5] がある。

2.3 トラッキングの具体事例

ここで我々が実際に使用しているタグをつけるトラッキングのセットアップを紹介しよう。材料として沖縄産トゲオオハリアリ (*Diacamma* sp.) を用いている。体長約 10 [mm] と比較的大型で, コロニーを構成する個体数は 30~200 匹程度と比較的少ない。

個体の識別のためのバーコードタグ (図 1A) を貼る際は,

図 1 タグが貼られたアリおよびタグ貼りの方法
A 体長約 10 [mm] の個体の胸部に 1.5 [mm] 四方のタグを付けた様子。B (1) アリの脚を持ち, 背中側の胸部を露出させる。B (2) 指の上にタグを置く。B (3) 背中側の胸部に接着剤をつけ, すぐにタグを付ける。B (4) 場所や向きを整える。B (5) 20~40 秒ほど, 接着剤が完全に乾くの待つ

アリを手でホールドし, 背中側の胸部のみが露出するように持ち, 素早くタグを接着させた (図 1B)。タグは 1.5 [mm] 四方で, 普通紙に印刷後, セロハンテープで両面をコーティングしている。1 枚のタグは, トゲオオハリアリの平均体重 18.32 ± 1.73 [mg] ($\pm$ s.d.) に対し, 8%にあたる約 1.47 [mg] であった。接着剤は, スコッチ強力瞬間接着剤 (液状多用途, 7004S, スリーエムジャパン株式会社) を使用した。タグを付けた個体 (処理区) と 1 分間掴む処理をしてタグをつけない個体 (コントロール) の 1ヶ月間の生存率を調べたところ, 処理区の生存率 80% (24/30), コントロール区の生存率 80% (24/30) であった。そのため, タグの装着により, 生存率が著しく低下することはない。

この手法や接着剤の例は, あくまでトゲオオハリアリを材料にした場合に限ることに注意が必要である。アリの体サイズや攻撃性などに応じて適するものは異なる。トゲオオハリアリは攻撃性が高く, タグが剥がされやすいため, 接着までの時間が早い液状の接着剤を採用している。体サイズが小さい個体は, 全体に液体が広がりやすいため, ジェル状の接着剤を推奨する。種によっては, タグ付け時に二酸化炭素麻酔の使用が必要であろう。

トラッキングのためのソフトウェアとして Bugtag を用いた。一つのタグに対し 30×30 ピクセル程度の解像度を要求するため, 我々は, Point Grey 社の Flea3 (USB3.0, 型式 FL3-U3-120S3C-C) の CCD カメラと固定焦点レンズ

図 2 Bugtag によるトラッキングの例
Flea3 (Point Grey 社) の CCD カメラを使用し, $4,000 \times 3,000$ の画像をモノクロで撮影した。トラッキングした結果, 矢印はタグの向きを, 数字はタグの番号を表す。トリミングした画像を表示した

(商品コード 33-301, エドモンド社) を使用し, 横 4,000 × 縦 3,000 ピクセルでの撮影を行った. モノクロモードで撮影し, 録画は通常のコンピュータでカメラ付属のソフトウェア FlyCapture で行い, その後トラッキングした (図 2).

3. 解析手法

3.1 行動の基礎的な特徴量

二次元平面であれば, $x(t)$, $y(t)$ の二つの時系列データを得ることになるが, そのままでは扱いにくい. 基本的な特徴量として, 各個体の速度分布, 方向転換の角度分布, 直線距離の分布, 拡散の指標としての mean squared displacement (MSD) といった動きに関する特徴量を見ることができる. さらに空間的な情報として, どこに滞在しやすいかなどの空間分布の解析や, 環境の情報が行動にどのように影響するかも解析できる.

モデル生物であるショウジョウバエの行動は, 体, 翅位置の特定によって複数の行動要素に分類することができる [6]. 6本の足にマーカーをつけ, 六つの時系列データから機械学習を用い解析することで, 行動要素を分類した研究もある [7]. ほかに, 自由行動中の神経活動を測定した研究がある [8].

3.2 ネットワーク解析

社会性動物の場合は, 他個体との相互作用が行動に影響し, 社会の形成・維持にとって重要な役割を果たす. 複数の個体が相互作用している場合に, 個体を要素 (ノード), 個体間の関係性を枝 (リンク) としてネットワークとみなし, 複雑な社会構造を定量化することができる. 例えば, 全体としての構造の特徴を捉えたり, 各ノードのネットワーク内における重要度を計算したりできる [9]. またはネットワーク構造から, コミュニティを検出する手法が使われたりする [10]. 最近では, テンポラルネットワークという時間を考慮した見方もある [11].

社会性動物のネットワーク解析の例としてアリから魚, 鳥, イルカなど多くの研究例がある [9] [12]. ただし, 個体同士の関係として, 何をネットワークの枝とするかは注意が必要である. 距離を計算し, ある閾値を下回れば接触したとみなして枝を張った研究や [12] 順位行動に基づいたネットワークの研究もある [13]. しかし, 実際には社会的な相互作用には様々な種類がありうる. 個体間の関係は, 情報伝播, 病気の感染動態, 分業など, 文脈に依存するので, 何を明らかにしたいかを事前に考えて枝を定義する必要がある.

3.3 時系列解析

行動は時間的な変化であるため, 時系列データを解析することができる. アリの活動の周期性に注目し, 概日リズムを定量化した研究や [14], 短い周期のリズムやカオスを報告した研究もある [15]. さらに時系列間の影響を明らかにする手法を用い, 個体間の相互作用を調べることもできる [16] [17].

個体の行動ルール, 個体間の相互作用, 環境との相互作用を通した全体のパターンを理解することは重要で, 個体と社会全体をつなげることは挑戦的な課題であろう.

4. 今後の発展

これまでの動物行動学は, 地道な目視観察をすることが求められてきた. しかし, データが容易に取得できる時代になりつつある. これから動物行動学者に求められるのは, データをどのように処理し, 生物学的に意味のある情報を抽出するかというスキルとセンスである.

人の目による観察は, やはり優れている. 我々が当たり前に行っていることをすべて自動化するのは難しい. しかし, 我々の優れた目でも見ることができない定量的で長時間という側面があるのも事実である. 人の目での観察と定量的測定技術による知見が互いに補うことが, これからの動物行動学を発展させるだろう.

参考文献

- [1] A.I. Dell, et al.: "Automated image-based tracking and its application in ecology," Trends in ecology & evolution, vol.29, no.7, pp.417–428, 2014.
- [2] R. Nathan, et al.: "A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research," Proc. of the National Academy of Sciences, vol.105, no.49, pp.19052–19059, 2008.
- [3] 日本バイオリギング研究会編: バイオリギング最新科学で解明する動物生態学. 京都通信社, 2009.
- [4] A. Pérez-Escudero, et al.: "idTracker: tracking individuals in a group by automatic identification of unmarked animals," Nature methods, vol.11, no.7, pp.743–748, 2014.
- [5] J.D. Crall, et al.: "BEEtag: a low-cost, image-based tracking system for the study of animal behavior and locomotion," PLoS one, vol.10, no.9, e0136487, 2015.
- [6] K. Branson, A.A. Robie, J. Bender, P. Perona and M.H. Dickinson: "High-throughput ethomics in large groups of *Drosophila*," Nature Methods, vol.6, no.6, pp.451–457, 2009.
- [7] J. Kain, et al.: "Leg-tracking and automated behavioural classification in *Drosophila*," Nature communications, vol.4, p.1910, 2013.
- [8] D. Grover, T. Katsuki and R.J. Greenspan: "Flyception: imaging brain activity in freely walking fruit flies," Nature methods, vol.13, no.7, pp.569–572, 2016.
- [9] D.R. Farine and H. Whitehead: "Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis," Journal of Animal Ecology, vol.84, no.5, pp.1144–1163, 2015.
- [10] S. Fortunato and D. Hric: "Community detection in networks: A user guide," Physics Reports, vol.659, pp.1–44, 2016.
- [11] P. Holme and J. Saramäki: "Temporal networks," Physics reports, vol.519, no.3, pp.97–125, 2012.
- [12] D.P. Mersch, A. Crespi and L. Keller: "Tracking individuals shows spatial fidelity is a key regulator of ant social organization," Science, vol.340, no.6136, pp.1090–1093, 2013.
- [13] H. Shimoji, et al.: "Global network structure of dominance hierarchy of ant workers," Journal of the Royal Society Interface, vol.11, no.99, 20140599, 2014.
- [14] H. Fujioka, et al.: "Ant circadian activity associated with brood care type," Biology Letters, vol.13, no.2, 20160743, 2017.
- [15] B.J. Cole: "Is animal behaviour chaotic? Evidence from the activity of ants," Proc. of the Royal Society of London B: Biological Sciences, vol.244, no.1311, pp.253–259, 1991.

- [16] 中山新一郎, 阿部真人, 岡村寛: “Convergent cross mapping の紹介: 生態学における時系列間の因果関係推定法”, 日本生態学会誌, vol.65, no.3, pp.241–253, 2015.

- [17] 阿部真人: Analyses of movement patterns and individual interactions in the animal behavior, Doctor thesis, The University of Tokyo, 2015.

阿部真人 (Masato S. Abe)

2015 年東京大学大学院総合文化研究科博士課程修了。学術博士。2015 年より国立情報学研究所ビッグデータ数理国際研究センター, JST ERATO 河原林巨大グラフプロジェクト特任研究員, 現在に至る。専門は数理生態学, 行動生態学, 複雑ネットワーク。日本生態学会な

どの会員。

藤岡春菜 (Haruna Fujioka)

2017 年東京大学大学院総合文化研究科修士課程修了。現在東京大学大学院総合文化研究科博士課程在学中。専門は社会性昆虫の行動生態学, リズム現象の生態学。日本動物行動学会, 日本生態学会などの会員。