

勝山ニホンザル集団における毛づくろいの互惠性の至近要因に関する研究

上野 将敬

第1章 序論

霊長類は、同じ集団の他個体と頻繁に毛づくろいを行う。毛づくろいを受けた個体は、体の寄生虫が除去されたり、個体のストレスが減少したりするという利益を得られる。毛づくろいを行った個体は、相手からお返しとして毛づくろいや攻撃交渉時の支援などの様々な協力的行動を受けられる。このように、毛づくろいを行った個体が、相手からも協力的行動を受けることで、時間をおいてお互いが利益を得ることを毛づくろいの互惠性と呼ぶ。本研究は毛づくろいの互惠性の至近要因に注目し、ニホンザル (*Macaca fuscata*) が、どのようにして、毛づくろいやそれ以外の協力的行動をお互いに行っているのかを検討した。

第2章 研究1 毛づくろい交換における催促行動の働き

【目的】

ニホンザルの毛づくろい交渉では、一方の個体が毛づくろいをした後、毛づくろいの役割を交代し、それまで毛づくろいを受けていたもう一方の個体からお返しの毛づくろいを受けることがある。毛づくろいを行うと、お返しの毛づくろい以外にも、攻撃交渉時に支援を受けたり相手の近くで食物を食べられたりするといった利益を得ることができる (Ventura et al., 2006)。ニホンザルは、これらの利益の中から、どのようにして、お返しの毛づくろいを必要としていることを相手に伝えているのだろうか。

ニホンザルは、相手の前に座ったり、横たわったりして、毛づくろいを催促する。本研究では、メス間の血縁関係や親密さを考慮して、毛づくろいの交換における催促行動の働きに関する以下の3つの疑問を探る。1) 催促行動は、その場での毛づくろい交換 (役割交代) を促進するのか。2) 毛づくろいを行った後で催促をすると、毛づくろいを行わずに催促をするよりも、毛づくろいを受けやすいのか。3) 毛づくろいの役割交代に使われる催促行動には、2 個体間の観察期間における合計の毛づくろい時間を均等に近づける働きがあるのか。

【方法】

本論文の全ての観察は、岡山県真庭市神庭の滝自然公園に生息する勝山ニホンザル集団を対象として行った。研究1の観察対象個体は、4歳齢以上のメス14頭であった。この14頭のメスを対象に個体追跡観察を行い、メス間で行われた毛づくろい交渉や催促行動を記録した。また、スキャンサンプリング法による観察を行い、14頭の個体追跡対象個体が、どの個体と近接しているかを記録した。観察期間は2009年10月から2010年の9月までの1年間であり、総観察日数は116日、総観察時間は220時間であった。

母系血縁度が0.25以上の個体間 (母娘、祖母孫、姉妹) を血縁ペアと定義した。スキャンサンプリング法によって得られたデータから、それぞれのメス間の近接率を算出し、1%以上の頻度で近接していたメス同士を、親密なペアと定義した。この定義に従うと、血縁ペアのほとんどが親密な血縁ペアとなるので、親密でない血縁ペアのデータを除き、血縁ペア、親密な非血縁ペア、親密でない非血縁ペアの3種類の個体間関係について分析をした。分析には一般化線形混合モデルを使用した。

【結果と考察】

毛づくろいの役割交代における催促行動の効果を調べた。どの個体間関係においても、毛づくろいを

した後で催促行動を行った場合の方が、催促行動を行わなかった場合よりも、相手から毛づくろいを受けた割合が有意に高かった。この結果は、催促行動が毛づくろいの役割交代を促進することを示唆している。

次に、毛づくろいを行った後で催促をすると、毛づくろいを行わずに催促をするよりも、毛づくろいを受けやすいのかどうかを調べた。血縁ペアや親密な非血縁ペアでは、相手に毛づくろいを催促すると、事前に毛づくろいを行っていたかどうかにかかわらず、毛づくろいを受けていた。一方、親密でない非血縁個体に対して、あらかじめ毛づくろいをすることなく催促行動を行った時は、毛づくろい後に催促行動を行った時に比べて、毛づくろいを受けていることが少なかった。この結果は、相手の催促行動に応じて毛づくろいを行うかどうかの意思決定には、事前に行われていた毛づくろいや親密な社会関係が影響していることを示唆している。

毛づくろいの後で催促行動を頻繁に行うと、1年間の観察期間に2個体間で行われた毛づくろい時間が均等に近くなるかを調べた。1年間で観察された毛づくろい時間のバランスは、血縁ペアや親密な非血縁ペアでは、毛づくろい後に頻繁に催促をするかどうかによっては違いがなかった。しかし、親密でない非血縁ペアでは、毛づくろい後に頻繁に催促をしていた場合の方が、頻繁には催促をしない場合よりも、毛づくろい時間はより均等に近くなっていた。毛づくろい後に催促行動を行わない場合、毛づくろいの役割交代は生じにくい。血縁ペアや親密な非血縁ペアでは、毛づくろい後にお返しの毛づくろいを催促しなくても、お互いが行った毛づくろい時間が複数回の毛づくろい交渉を通して均等に近くなることがあると示された。

以上の結果から、催促行動には毛づくろいの交換を促進する効果があり、その効果には、相手との親密さによって違いがあることが示唆された (Ueno et al., 2014)。

第3章 研究2 毛づくろいとハドル形成の関連

【目的】

ニホンザルは、気温が低くなると2個体以上の個体がお互いの胴体を接触させてハドルを形成して暖を取る (Hanya et al., 2007)。本研究では、ニホンザルが、成体メスに毛づくろいを行うことによってハドル形成という利益を得ているのかどうかを検討した。

その際、成体メスが幼い子を持っているかどうか注目した。幼い子のいるメスは、成体メスではなく自身の子とハドルを形成する一方で、子のいないメスは、成体メスとハドルを形成する必要があるため、成体メスに毛づくろいを行うことで成体メスとハドルを形成しているのかもしれない。

【方法】

研究1と同様の手続きで、17頭の成体メスを対象に観察を行った。観察期間は2012年4月から2013年3月までであり、総観察日数は98日、総観察時間は239時間であった。0歳齢の子と1歳齢の子は、他の年齢の子と比べて12月から2月までの冬期に母親と接触していることが多かったため、これらの子を持つメスを「子のいるメス」、それ以外のメスを「子のいないメス」と定義した。

【結果と考察】

2012年12月から2013年2月までの冬期に、子のいるメスは、子のいないメスよりも成体メスとハドルを形成することは少なかったが、幼い子とのハドル形成を含めると、子のいるメスと子のいないメスのハドル形成頻度に有意な違いは見られなかった。なお、子のいるメスの全ハドル形成事例の83%を自身の子とのハドルが占めていた。これらの結果は、子のいるメスは、他の成体メスではなく、自身の子とよくハドルを形成していたことを示している。

幼い子とその母親である成体メスが、冬期にハドルを形成するときには、事前の毛づくろい交渉なくハドルを形成することが多かった。一方、成体メス同士でハドルを形成するときには、毛づくろい交渉後にハドルを形成することが多かった。一般化線形混合モデルを用いて分析をすると、子のいないメスは、子のいるメスよりも、成体メスとの毛づくろい交渉後にハドルを形成することが多く、特に毛づくろいを受けた後よりも、毛づくろいを行った後でよくハドルを形成していた。また、毛づくろいが行われた後、お返しの毛づくろいがあった場合に比べて、お返しの毛づくろいがなかった場合に、ハドルがよく形成されていた。これらの結果は、特に子のいないメスが、成体メスに毛づくろいを行うことと引き替えにハドルを形成していたことを示している。

成体メスに毛づくろいをした後で、お返しの毛づくろいを催促する割合に、季節によって違いがあるかを検討した。子のいるメスでは、冬期以外の季節と冬期でお返しの毛づくろいを催促する割合に違いはなかった。他方、子のいないメスでは、冬期以外の季節に比べて、冬期にはお返しの毛づくろいを催促する割合が少なくなった。毛づくろいを行った個体がお返しの毛づくろいとハドル形成のどちらの利益を得るかによって、催促行動を行う頻度を変化させていることが示唆された。

以上より、子のいるメスは、他の成体メスとハドルを形成することが少なく、自身の子とよくハドルを形成していた。一方、子のいないメスは成体メスとハドルを形成する必要がある、成体メスに毛づくろいを行うことによって、お返しの毛づくろいではなく、ハドル形成という利益を得ていたことが示された。

第4章 研究3 毛づくろい交渉後のストレスにおける親密な社会関係の影響

【目的】

研究1では、相手が親密な個体であるときには、あらかじめ毛づくろいを受けていなくても、相手の催促に応じて毛づくろいを行っていたが、親密でない相手から事前の毛づくろいなく催促をされても、その相手にあまり毛づくろいを行っていなかった。親密な相手に毛づくろいを行うこと自体が報酬となっており、それが親密な相手への毛づくろいを動機づけているのかもしれない。本研究では、毛づくろいに伴う報酬として、ストレスの減少に注目した。

スクラッチ（自分の体を掻く行動）は、ストレスの行動指標として多くの研究で用いられている（Troisi, 2002）。本研究は、相手との親密さを考慮して、相手に毛づくろいを行った後や受けた後に、ストレスが減少するかどうかを、スクラッチをストレスの指標として検討した。

【方法】

研究2で得られたデータから、毛づくろいを行った後や受けた後の5分間のデータを使用した。その毛づくろいが観察された日の翌観察日に、毛づくろい交渉後のデータと比較するための統制条件の観察を5分間行った。親密さは研究1と同様にして、スキャンサンプリング法の観察により、近接率1%以上の相手を親密な相手と定義した。

【結果と考察】

親密な相手に毛づくろいを行った後は、統制条件に比べて、スクラッチの生起頻度が有意に低くなっていた。しかし、親密でない相手の場合には、2つの場面のスクラッチ生起頻度に有意な違いは見られなかった。毛づくろい交渉後に、相手と近接していない場合のデータのみを分析しても、この傾向は維持されていた。以上より、親密な相手に毛づくろいを行った後は、相手と近接しているかどうかに関わらず、普段よりもストレスが低いことが示された。

線形混合モデルを用いて、毛づくろいを行った後のスクラッチ生起頻度の増減に、親密さ以外にも血縁関係や順位差が影響しているかを検討した。その結果、毛づくろいをした個体のスクラッチ生起頻度の

増減には、親密さの有意な効果がみられたが、血縁関係や順位差が影響しているとは言えなかった。

毛づくろいを受けた個体のスクラッチ生起頻度は、相手と親密であるかどうかに関係なく、統制条件よりも有意に低くなっていた。このような傾向は、相手と近接していないときのデータのみを分析しても、維持されていた。したがって、相手と親密かどうか、近接しているかどうかに関わらず、毛づくろいを受けた後は普段よりもストレスが低いことが示唆された。線形混合モデルを用いて分析しても、毛づくろいを受けた個体のスクラッチ生起頻度の増減には、親密さや血縁関係、順位差といった要因は有意な効果を持たなかった。

以上の結果から、親密な個体に毛づくろいを行うとストレスが減少すること、相手との親密さに関わらず、毛づくろいを受けるとストレスが減少することが明らかになった。親密な相手には、毛づくろいを行うこと自体が報酬となっているのだと考えられる。

第5章 総合論議

本論文より、ニホンザルは毛づくろいを行った後で、催促行動によって、その時々で必要な「商品」を得ているという側面と、親密な個体間では、毛づくろいを行うこと自体に報酬が生じ、長期間にわたってお互いに毛づくろいを行うという側面の2面性が示された。

毛づくろいの互惠性の至近要因に関する研究では、動物が相手から協力的行動を受けることを期待したり計算したりして、相手に協力的行動を行っているかどうか議論されてきた。しかし、このような議論は理論が先行しがちで、実証的な研究が不足していた。本研究は、ニホンザルが、すぐに相手からの見返りの協力的行動が受けられなくても、親密な相手に対して毛づくろいを行うように動機づけられる仕組みがあることを示した。今回の研究手法を土台に、今後は共感を手掛かりとして、ヒト以外の霊長類における協力的行動の至近要因についてさらに実証的な研究を行い、サルの心、ひいてはヒトの心の起源を探ることが可能だと思われる。(比較行動学)