

# ニホンザルにおける個体間関係を調整する音声コミュニケーションの研究

勝 野吏子

## 【第1章 序論】

ヒトとヒト以外の霊長類は系統的に近いにも関わらず、音声コミュニケーションには大きな隔たりが存在する。生得的に備わっていない新たなレパトリーの音声を学習する、複数の音声を自在に組み合わせる意味をなす音列を作るといった能力は、ヒト以外の霊長類では確認されていない。しかし、社会場面で実際に音声をどのように理解し、場面に応じて用いるかといった語用論に関する研究の対象として、ヒト以外の霊長類は適していると考えられる。なぜなら、ヒトとヒト以外の霊長類の間で社会関係や発達過程には連続性が見られるためである。

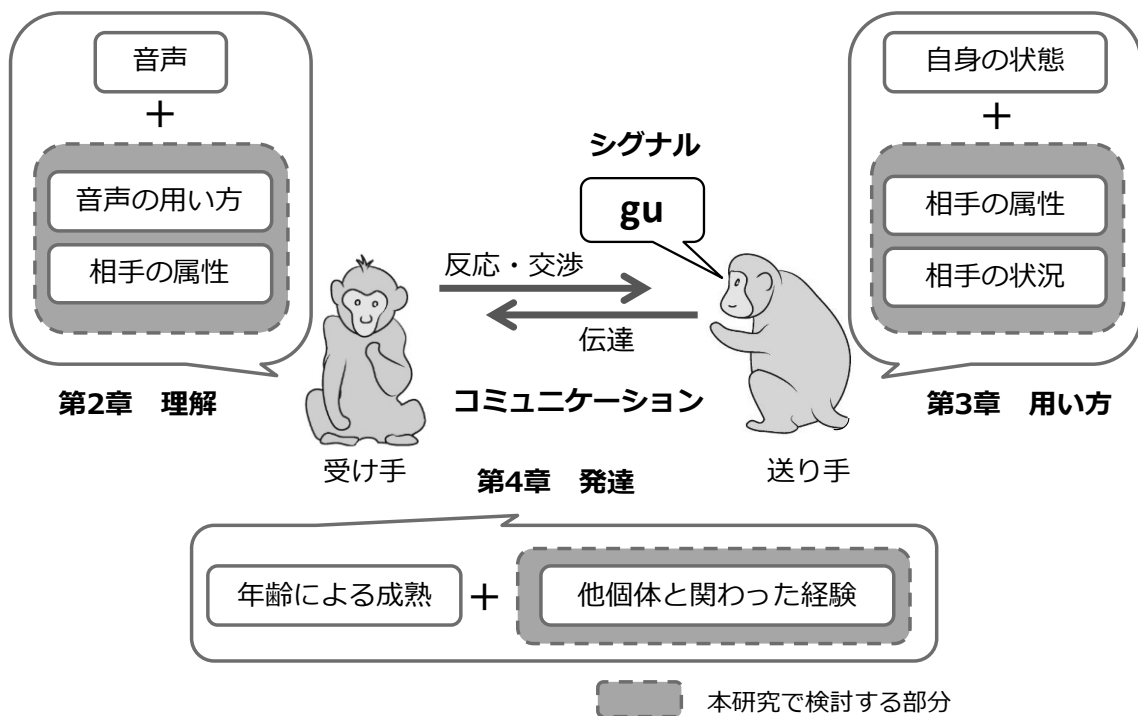


図1. 音声コミュニケーションの概略図

ヒトの語用論に関する特徴は、ヒト以外の霊長類においても検討されてきている。例えば、受け手は警戒音の音響的特徴そのものと、周囲で何が生じているかといった文脈に関する情報を統合して理解していることが示唆されている。音声の使い方に関しては、受け手が誰であるかや、受け手が何を知っているかに応じて、音声を意図的に発していることが示唆されている（図1）。

このような複雑な音声の理解の仕方や使い方は、警戒音や食物に関する音声などでのみ報告されていた。これらの問題は個体間の関係調整に用いられる音声に関しては検討されていなかったか、検討されていてもチンパンジーなどの大型類人猿に限られていた。しかし、ニホンザルにおいても *grunt*, *girney*, *coo* (図2) という個体間関係を調整する機能を持ち、あいさつ行動に相当すると考えられる音声が存在する。*Grunt* や *girney* は主に近接した相手に用いられ、*coo* は近接した相手から視界外にいる相手にも用いられる。本論文では、社会の複雑さが霊長類の音声コミュニケーションに与えた影響を明らかにすることを目的とし、ニホンザルの *grunt*, *girney*, *coo* を対象として理解の仕方と使い方を調べた。

## 【第2章 音声の理解における音声と文脈の情報の統合】

第2章では音声や音声が用いられる文脈から、受け手が読みとる情報に着目した。ニホンザルの *grunt*, *girney*, *coo* は多様な場面で用いられる。これらの音声の後には親和的交渉が続きやすいという報告があるが、音声を向ける相手や場面によっては、音声と親和的交渉や敵対的交渉の起こりやすさとは関連しないという報告がある。そこで、音声の音響的特徴そのものに加えて、音声が用いられる文脈が受け手の意思決定に影響するのかを明らかにするために、音声が用いられた後に受け手との間で生じる交渉を調べた。音声が用いられる文脈として、近距離の受け手に向けられるかどうか、音声を鳴き交わすか、複数種類の音声を組み合わせて発するか、という使い方と、送り手と受け手の関係性に注目した。

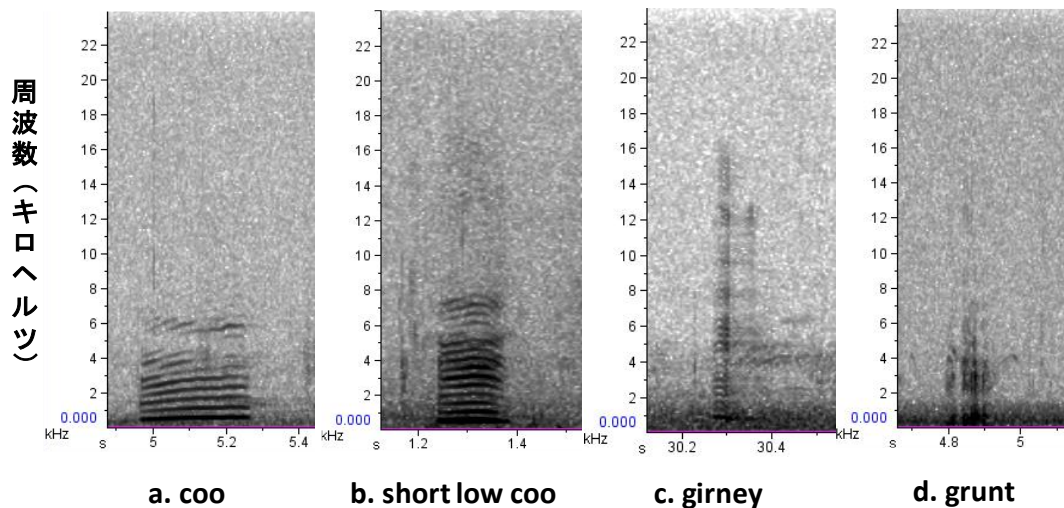


図2. 記録した音声のスペクトログラム

縦軸は周波数、横軸は時間を表す。色の濃さは音圧の高さ(音の大きさ)を表す。音声データはKatsu et al. (2014) を参照。

嵐山ニホンザル集団(京都市)において、成体メス15頭を対象として行動観察を行った。対象個体が用いた *grunt*, *girney*, *coo* と社会行動を記録した。5秒以内に連続した発声を1つのバウトと定義し、同一の種類の声からなるバウトと、異なる種類の音声の組み合わせからなる *mixed* バウトに分類した。2011年8月から2012年3月までの間に、計118時間の個体追跡観察を行った。

*Grunt*, *girney*, *coo* を用いて接近した後は、対象個体は敵対的な行動を行いにくかった。対象個体は *mixed* バウトの後には親和的交渉を主導しやすかった。受け手との間で音声を鳴き交わした場合にはそうでない場合よりも、親和的交渉が起こりやすくなった。親和的交渉の起こりやすさは同じ音声でも受け手との関係により異なっており、優位個体が受け手であった場合に *girney* や *coo* の後には *mixed* バウトの後と比べて親和的交渉は起こりにくかった。しかし、劣位個体が受け手であった場合には音声の種類による違いは見られなかった。

受け手は *grunt*, *girney*, *coo* から、送り手に敵意がないという情報を読みとることができると考えられる。しかし、同じ種類の音声でも音声が用いられる文脈により親和的交渉の起こりやすさは異なっていた。さらに、受け手と送り手の関係が与える影響は、音声の種類ごとに異なっていた。つまり、受け手は音声そのものの情報に加え、音声の使い方や送り手との関係といった文脈の情報を、統合して理解することが示唆された。

## 【第3章 音声の使い方の柔軟性】

第3章では、送り手における、受け手との関係や状況に応じた音声の使い方の調整に着目した。音声

の受け手が誰であるか、あるいは受け手がどのような状態であるかに応じて音声の用いやすさが変わる現象は観客効果と呼ばれ、音声は相手に情報を伝達するために意図的に用いられることの証拠とされている。敵対的交渉後場面に着目し、音声の送り手と受け手双方における、攻撃や威嚇の受けやすさ、相手が次に何を行うかが予測しにくいという不確かさが、音声の用い方に及ぼす影響を検討した。

嵐山集団において、成体メス同士で敵対的交渉が生じた場合に、その敵対的交渉の終了直後から 5 分間、攻撃者、あるいは被攻撃者（当事者）を追跡観察した（敵対的交渉後場面：PC）。翌観察日に同一個体に対して観察を行い、統制場面（MC）とした（PC-MC 法；図 3）。攻撃者を対象として 300 組、被攻撃者を対象として 305 組の PC、MC を観察した。対象となった成体メスは、攻撃者、被攻撃者合わせて 91 頭であった。

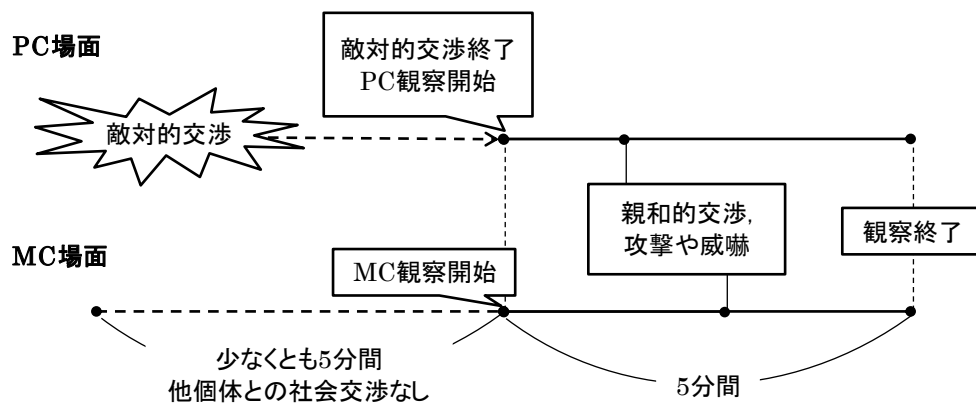


図3. Post-conflict and Matched-control法 (de Waal and Yoshihara 1983) の概略

PCは成体メス間の敵対的交渉が終了した時点から、攻撃者、被攻撃者のどちらか一方を対象として個体追跡を行った。統制場面であるMCはPCを記録した翌観察日の同時間帯（± 2時間）に、PCと同じ個体を対象に行った。

PC では MC と比較し、被攻撃者は攻撃者や敵対的交渉に関わっていない周囲の個体から攻撃を受けやすくなっていた。被攻撃者は PC で、周囲の個体に対して攻撃を行いやすかった。PC では MC と比較して、当事者間、あるいは当事者の一方と周囲の個体との間で親和的交渉が起りやすかった。親和的交渉を始める際に、被攻撃者は PC では MC と比較して攻撃者に対して音声を用いやすかった。攻撃者、被攻撃者ともにあまり親しくない相手に対して音声を用いやすかった。しかし、被攻撃者では PC では親しい周囲の個体に対しても音声を用いることが増え、順位が自身よりも高い周囲の個体に対して音声を用いる傾向は見られなかった。

敵対的交渉後にどのような種類の親和的交渉が起りやすいのかを調べると、接触による交渉は PC では MC と比較して起りにくく、特に敵対的交渉を行った 2 頭の当事者間の交渉では起りにくかった。一方、音声による交渉は MC よりも PC、当事者間、順位がより高い相手やあまり親しくない相手との間で起りやすかった。

被攻撃者が親和的交渉を始める際に、攻撃者に対して音声を用いやすかったことは、攻撃を行いうる相手に音声を用いやすいことを示している。しかし、被攻撃者において順位差の影響がみられず、親しい相手に対しても敵対的交渉後には音声を用いやすかったことは、被攻撃者が相手に対しての恐怖のみにより発声している可能性が低いことを示している。被攻撃者と周囲の個体との間では PC では互いに攻撃を行うことが増えていたことから、次の行動が互いに予測しにくい状況において、敵意がないことを知らせるために音声を用いられていたと考えられる。相手との間で不確かさを解消する必要性が高い場合に、ニホンザルが音声の用い方を調整することが示唆された。

音声による交渉は、接触による交渉とは異なり、攻撃を受けるリスクの高い相手や、不確かさの高い相手との間で起こりやすかった。ニホンザルが相手との関係や状況により、音声や接触などのコミュニケーションの様式を使い分けている可能性が示唆された。

#### 【第4章 音声行動の発達に及ぼす他個体との関わりの影響】

第4章では音声の用い方に及ぼす他個体に関する知識や経験の影響に着目した。ヒト以外の霊長類では、音声の表出の学習はほとんど生じないが、どのような場合に音声を用いるか、音声からどのような情報を読みとり、反応するかといった文脈の学習は生じる。Grunt, girney, coo は成体では非血縁成体メスとの関わりにおいて用いられやすい。これらの音声に関して文脈の学習が生じているのかを明らかにするために、年齢が高くなるのに伴い音声为非血縁成体メスに用いられやすくなるか、という発達的变化に加え、その変化に音声行動に関する経験が影響しているかを検討した。

嵐山集団の0歳齢個体、未成体（1-3歳齢）、準成体（4-5歳齢）、低年齢成体メス（未経産・6-7歳齢）合わせて16頭と成体メス（経産・7歳齢以上）14頭に対して個体追跡観察を行った。観察期間は1頭につき1年から3年、総観察時間は317時間であった。

非血縁成体メスと関わる際に、低年齢成体や成体は血縁成体メスに対してよりも音声を用いやすかったが、0歳齢個体や未成体、準成体ではこの傾向は見られなかった。非血縁成体メスとの間では、年齢段階に関わらず、対象個体が音声を用いた場合のほうが用いなかった場合よりも、親和的交渉が起こりやすかった。一方、血縁成体メスとの間では音声を用いるかどうかによる違いは見られなかった。準成体は接近する際に音声を用いたかどうかに関わらず、非血縁成体メスから敵対的行動を受けやすかった。4歳齢から6歳齢の間に非血縁成体メスに対して接近した頻度の高かった個体ほど、その翌年に非血縁成体メスと関わる際に音声を用いやすかった。0歳齢から3歳齢の個体において、この傾向は見られなかった。

非血縁成体メスと関わる際に音声を用いやすい傾向が準成体でも見られなかったことは、性成熟を迎えるといった、成熟による変化が音声の用い方の発達に影響していた可能性が低いことを示す。非血縁成体メスとの関わりの多さが音声を用いる割合に影響していたことから、音声の用い方が他個体との経験を通じて学習される可能性が示唆された。4歳齢以降の個体においてこの傾向が見られたため、母から受ける毛づくろいが減少することや、非血縁成体メスが準成体に対してあまり寛容でないことといった、発達に伴う社会関係の変化が音声の用い方に影響していたと考えられる。

#### 【第5章 総合考察】

第2章から第4章までの研究から、社会場面で用いる音声である grunt, girney, coo に関して、ニホンザルは音声の用い方や送り手との関係に応じて音声を理解すること、相手との関係や相手の状態に応じて音声の用い方を調整すること、そして社会交渉の経験が用い方に影響することが示された。また、音声によるコミュニケーションは攻撃を受けるリスクが高いと考えられる相手との間で起こりやすく、発達に伴う社会関係の変化と音声の用い方の習得が関連していることが示唆された。専制的で血縁びいきな社会を形成するニホンザルにおいては、接触ではなく grunt, girney, coo という音声によるコミュニケーションが、順位や血縁の異なる相手と関係を調整する上で重要な役割を果たしていると考えられる。ニホンザルにおいて、多様な関係の個体と関係を築き、保つ必要性が、複雑な音声コミュニケーションの獲得に影響している可能性が示唆された。（比較行動学）