

淡路島ニホンザル集団における毛づくろいネットワークの分析

貝ヶ石 優

〔背景・目的〕 毛づくろいは、霊長類において最も頻繁に行われる親和的な社会行動である。霊長類の集団において、それぞれの個体は全ての他個体と均等に毛づくろい交渉を行うのではなく、自分と血縁関係にある個体や親密な非血縁個体などに多くの毛づくろいが行われる。ニホンザル (*Macaca fuscata*) のように、個体間の順位関係が厳格で寛容性の低い種ではそのような傾向が特に顕著である。しかしニホンザルの寛容性には地域差が存在し、淡路島に生息する餌付けニホンザル集団 (以下、淡路島集団) の個体は、ニホンザルとしては特異的に高い寛容性を示すことが知られている。この集団では、個体同士が近接しても攻撃的交渉に発展しにくいいため、血縁個体や親密な個体間に限らず、多様な相手と広く毛づくろいを行っていることが予測される。実際、トンケアンマカク (*Macaca tonkeana*) やクロザル (*Macaca nigra*) のような個体間の寛容性の高い霊長類種では、寛容性の低い種と比べ、社会交渉が多様な個体間で行われるため、個体同士の社会交渉のネットワークが全体的に緊密な構造になることが明らかになっている。そこで本研究では、社会ネットワーク分析を用いて、淡路島集団の毛づくろいネットワークの構造に、寛容性の高い種に特徴的な構造が見られるかどうかについて検証を行った。

また霊長類において毛づくろいは2頭間で行われることがほとんどである (2頭毛づくろい) が、淡路島集団では、3頭以上の個体が同時に毛づくろいに参加する、多頭毛づくろいも頻繁に観察される。個体間の寛容性の高い集団では、個体間の社会的緊張の度合いが小さいため、複数頭が近接しながら毛づくろいを行う多頭毛づくろいが生じやすいのかもしれない。また、これまで多頭毛づくろいに焦点を当てた研究はほとんどなく、したがって多頭毛づくろいの機能や特徴は明らかにされていない。そこで本研究では、淡路島集団における多頭毛づくろいの頻度を調べることで寛容性の高さと同頭毛づくろいとの関連について明らかにすること、および淡路島集団の2頭毛づくろいネットワークと多頭毛づくろいネットワークを比較し、2頭毛づくろいとは異なる、多頭毛づくろいの機能や特徴を明らかにすることも目的とした。

〔方法〕 兵庫県洲本市に生息する淡路島集団 (全 333 頭) において成体 169 頭 (オス 31 頭、メス 138 頭) を観察対象とし、スキャンサンプリング法を用いて個体間の毛づくろい交渉を記録した。観察期間は 2016 年 5 月 26 日から 9 月 14 日までの 46 日間で、合計 163 回のスキャンサンプリングを行った。本研究では、毛づくろいによって直接、あるいは間接的に繋がる個体の集まりを毛づくろいクリークと定義し、それぞれの毛づくろいクリークについて、2頭毛づくろいクリーク及び多頭毛づくろいクリークの両方を記録した。

ネットワーク指標として、個体ごとの中心性と、ネットワーク全体の構造的特徴を表す指標を算出した。中心性とは、ある個体がネットワーク内でどれだけ重要な役割を果たしているかに関する指標であり、本研究では固有ベクトル中心性という中心性指標を用いた。固有ベクトル中心性は、自分自身に何頭毛づくろいパートナーがいるか、ということに加え、自分の毛づくろいパートナーに何頭毛づくろいパートナーがいるか、ということまで考慮する指標であり、この中心性が高い個体ほど、そのネットワークに深くかかわっていたと解釈できる。ネットワーク全体の特徴を表す指標として、密度、モジュール性、集中度の3つを算出した。密度とは、集団内の個体間で社会交渉がどれだけ緊密に行われていたかを示す指標である。密度が高いネットワークでは、集団内の多くの個体間で社会交渉が起こっていたと解釈できる。一方、密度が低いネットワークでは、限られた個体間でのみ社会交渉が生起していたと考えられる。また、ネットワークの内部で、他の部分と比べて相対的に密度が高い、コミュニティと呼ばれる構造が見られることがある。

例えばニホンザルのような寛容性の低い種では、社会交渉が非血縁個体よりも血縁個体間で多く行われやすいため、社会ネットワーク上で血縁個体から成るコミュニティが見られやすくなる。モジュール性は、ネットワーク内にコミュニティ構造がどれだけ強く見られるかを示す指標である。さらに、社会交渉がどの程度一部の個体に集中して起こっていたかを示す指標として、固有ベクトル中心性についての集中度を算出した。

〔結果・考察〕 観察期間中に記録された 1993 組の毛づくろいクリークのうち、多頭毛づくろいクリークは 197 組 (9.8%) であり、これは他の餌付けニホンザル集団やニホンザルと同じく寛容性の低い飼育アカゲザル (*Macaca mulatta*) 集団よりも高い値であった。また多頭毛づくろいにおいて他個体と一緒に毛づくろいをする行動を co-grooming と定義し、co-grooming がどのような個体間で行われやすかったかを検証した結果、co-grooming は毛づくろいパートナーや血縁個体など、普段から関わりを持ちやすい個体間で多く生起していたことが示唆された。これらの結果から、多頭毛づくろいが起こるには個体間の寛容性の高さが重要であると考えられた。淡路島集団の多頭毛づくろいは、複数頭が 1 頭に集中的に毛づくろいする形で生起する (例えば、 $A \rightarrow B \leftarrow C$) ことがほとんどであり、1 頭が他個体に毛づくろいしながら別の個体から毛づくろいを受ける、という形 (例えば、 $A \rightarrow B \rightarrow C$) で起こることはまれであった。これはマカク属に属する霊長類に共通して見られるパターンであり、チンパンジー (*Pan troglodytes*) とマカク属の間で多頭毛づくろいの起こり方に違いがあることが示唆された。このことは、チンパンジーとマカク属の霊長類との、他個体と行動を協調させる社会的認知能力の違いを反映しているのかもしれない。

社会ネットワーク分析を用いて淡路島集団の毛づくろいネットワークの特徴を分析した結果、淡路島集団の毛づくろいネットワークの密度は、先行研究で得られている霊長類集団の社会ネットワークと比較して低い値であった。このことは、淡路島集団の個体が他個体とほとんど社会交渉を持たないということを示しているのではなく、淡路島集団の集団サイズが、先行研究で対象とされてきた霊長類集団の集団サイズよりも大きいため、このような結果になったのだと考えられた。また淡路島集団の毛づくろいネットワークのモジュール性の値は、ニホンザルのような寛容性の低い種で一般的に得られるような値よりも小さく、したがってネットワーク内に明確なコミュニティが見られないことが示された。このことから、淡路島集団の毛づくろいのパターンに、寛容性の高い種の毛づくろいパターンと一致するような特徴が見られ、したがって淡路島集団のサルは、一般的なニホンザル集団とは異なる社会構造を持つことが示唆された。

さらに、多頭毛づくろいネットワークと 2 頭毛づくろいネットワークの比較から、多頭毛づくろいでは 2 頭毛づくろいよりも集団内の第 1 位オスに対し多く偏って毛づくろいが行われていたことが明らかになった。高順位個体は、一般的に毛づくろい相手として魅力の高い個体であると考えられるが、一方で不用意に接近すると一方的に攻撃されるリスクの高い相手でもある。そこでそれぞれの個体は、第 1 位オスが毛づくろいを受け入れやすいタイミングで同時に毛づくろいを行うという戦略をとっており、そのため多頭毛づくろいにおいて第 1 位オスに毛づくろいが集中しやすかったのかもしれない。

最後に、本研究の結果から、多頭毛づくろいでは、2 頭毛づくろいで毛づくろいが観察されていない個体間でも毛づくろいが行われていたことが明らかになった。多頭毛づくろいの機能とは、2 頭毛づくろいでは関わりを持ちにくい個体間を補完的に繋げることにより、ネットワーク全体の凝集性を高めることにあるのかもしれない。ただし本研究では多頭毛づくろいクリークが形成される過程を観察しておらず、したがってサンプリング上のバイアスが存在する可能性も否定できない。今後毛づくろいクリークの時系列的変化も含めた分析を行うことが必要である。(比較行動学)