

野生ニホンザルにおける寛容性の集団間変異に関する研究

貝ヶ石 優

ヒトは大規模で複雑な協力社会を形成している。近年、ヒト以外の動物において、寛容性の高さが社会性や認知能力に大きな影響を及ぼすことが明らかになってきた。家畜化された動物は、祖先種と比べ寛容性が高くなるのみならず、高度な社会的認知能力をも示す。またボノボは近縁種のチンパンジーよりも寛容性が高く、野生下においても飼育下においても高い協力的傾向を示す。ヒトもまた、進化の過程において寛容性の上昇と攻撃性の低下を経験したと推測されており、ヒトの協力社会の進化には高い寛容性が大きな役割を果たしたと考えられる。

寛容性の上昇が社会にどのような影響をもたらすかを実証的に検証するうえで、ニホンザルは重要なモデルである。ニホンザルは一般に非常に低い寛容性を示す種であり、高順位個体による激しく一方的な攻撃や資源の独占が頻繁に生起する。しかし野生ニホンザルが示す寛容性には地域間で大きな変異が存在する。中でも淡路島に生息するニホンザル集団（以下、淡路島集団）は、採食場面において非常に高い寛容性を示し、順位の離れた個体同士が平和的に食物資源を共有する。淡路島集団は、寛容性の低いニホンザルにあって、特異的に高い寛容性を進化させた集団であると言える。本研究では、淡路島集団とその他のニホンザル集団との比較から、高い寛容性がニホンザルの社会にどのような影響を及ぼすかを検証した。

第2章では、淡路島集団を対象に、マカク属において寛容性に関わるとされる一連の行動指標を分析した。マカク属では、種間で寛容性が大きく異なる。寛容性の低い種では激しく一方的な攻撃が起こりやすく、厳格な順位関係が存在する。他方寛容性の高い種では、個体の攻撃性が低く順位関係は比較的曖昧である。攻撃は順位に関わらず双方向的に起こり、攻撃を受けた個体が相手に反撃することも頻繁に生起する。ニホンザルはマカク属の中で最も寛容性の低い種であるが、淡路島集団では、一般的なニホンザル集団と異なり、寛容性の高い種に近い行動傾向が見られると予測した。

淡路島集団の成体メス196頭のうち、ランダムに選ばれた12頭を対象に個体追跡法による行動観察を行った。1セッション30分間とし、個体追跡中に対象個体が関わった全ての社会交渉を記録した。個体の攻撃性の高さを評価するため、個体追跡中に記録した攻撃行動を「噛みつき」「接触を伴う/伴わない攻撃」「威嚇」に分類した。「噛みつき」は相手に外傷を与える可能性が高く、最も激しい攻撃とした。「接触を伴う/伴わない攻撃」には、他個体の体を叩く、追いかけるといった行動が含まれ、「噛みつき」と「威嚇」の中間的な激しさの攻撃行動と考えられた。「威嚇」は他個体に対して威嚇の表情や音声を表出するのみで、それ以外の攻撃を行わない行動であり、最も激しさの程度が低い攻撃行動と考えられた。さらに攻撃行動に関しては、攻撃を受けた個体の反応も記録した。また、個体間の社会的緊張の度合いを評価するため、他個体から接近された個体が、その個体に対しどのような行動を行ったかを記録した。また順位構造を分析するため、全成体メス間で food-dominance test および敵対的交渉を記録した。それらをもとに成体メス間の優劣交渉ネットワークを作成し、順位構造の直線性や明確さに関して分析を行った。観察期間は2017年6月から2020年3月の412日間で、観察時間は計185.4時間（1頭につき平均15.5時間）であった。

淡路島集団では、予測通り、「噛みつき」を含む激しい攻撃がほとんど観察されず、また他個体から接近されても敵対的交渉が起こりにくかった。すなわち、淡路島集団では、個体の攻撃性が低く、個体間の社会的緊張の度合いも低いと考えられた。しかし一方、予測とは異なり、攻撃を受けた個体が反撃するこ

とは非常にまれであり、攻撃行動は一方向的に行われた。さらに順位構造は非常に直線的かつ厳格であった。本研究の結果を、他地域のニホンザル集団および他のマカク属靈長類と比較すると、攻撃性および社会的緊張の度合いについては寛容性の高い種と近い値であった。しかし順位関係の厳格さに関する指標については、専制的な種に典型的な範囲に収まり、一般的なニホンザル集団と変わらない傾向が見られた。

以上の結果をまとめると、淡路島集団では、潜在的には一般的なニホンザル集団と同じく非常に厳格な順位構造が存在していた。しかし、そのような順位関係は社会交渉において顕在化されにくく、個体同士が社会的緊張を高めずに近接することができた。淡路島集団では、個体同士が互いの存在を許容する程度が高く、そのため採食場面における凝集性に代表されるような高い寛容性が見られると考えられた。

第3章では、ニホンザルにおける寛容性の集団間差と協力行動との関連について検証した。多くの先行研究から、寛容性の高さがヒト以外の動物において協力行動に大きな影響を与えることが明らかになっている。これらの研究は、寛容な社会構造が協力行動の進化を促すことを示唆している。本研究では、野生ニホンザルに見られる寛容性の集団間変異に着目し、社会全体の寛容性の高さが協力行動の起こりやすさに影響を与えるという予測を検証した。

寛容性の高いニホンザル集団として淡路島集団、寛容性の低い集団として岡山県真庭市に生息する勝山ニホンザル集団（以下、勝山集団）を対象に協力行動実験を実施し、結果を集団間で比較した。本研究では、動物の協力行動実験において広く用いられる協力ヒモ引き課題を実施した。この課題では、サルが1本のヒモの両端を同時に引くことにより、手の届かないところにある報酬を引き寄せて手に入れることができた。ただしヒモの片端だけを引いた場合は、ヒモだけが装置から抜けてしまい、報酬を手に入れることができなかつた。ヒモの両端の長さはサルが両手を広げた長さより長いため、報酬を手に入れるには2頭のサルがヒモの両端を同時に引くことが必要であった。実験は、淡路島集団において1488試行、勝山集団において198試行実施した。

淡路島集団では、1488試行中874試行（成功率：58.9%）において課題に成功した。さらにこの集団では、試行を重ねる中で、パートナーとなる他個体が周囲にいない時には、他個体が接近するまでヒモを引かずして待機する行動を学習する個体が見られた。この行動は、ニホンザルが課題の成功にパートナーとの協調が必要であることを学習したことを示唆している。他方、勝山集団では成功率は1%（2/198試行）であり、淡路島集団と比べ成功率が大きく低下した。また集団間での試行数や実験条件の違いを考慮してデータを分析しても、淡路島集団の成功率は勝山集団よりも高かった。

本研究の結果から、ニホンザルにおいて集団全体の寛容性の高さが協力行動の大きな制約となっていることが示唆された。ニホンザルは、協力行動課題において、パートナーと行動を積極的に協調させるなど高い認知能力を有していたが、寛容性が低い社会では、そのような認知能力が発揮される状況自体が生じにくい。したがって、寛容性の高さは、社会の中で協力行動が起こるための必要条件であると考えられた。

第4章では、寛容性の高さが毛づくろい様式の多様性を生み出す可能性について検証した。毛づくろいは靈長類で最も頻繁に行われる親和的社会交渉である。ニホンザルにおいて毛づくろいは、ほとんどの場合2頭間のみでしか行われない（2頭毛づくろい）。しかしチンパンジーなど一部の種では、3頭以上が同時に参加する毛づくろいが生起する（多頭毛づくろい）。多頭毛づくろいでは、複数個体が集まって毛づくろいを行うため、個体間の寛容性の高さが生起頻度に関わっている可能性が考えられる。そこで本研究では、寛容性の高い淡路島集団において、多頭毛づくろいが頻繁に行われるという予測を検証した。

また多頭毛づくろいに関する研究はこれまでほとんど行われておらず、2頭毛づくろいと比べ多頭毛づくろいにどのような特徴や機能が見られるか、ということは明らかにされていない。そこで多重ネットワーク分析を用いて、2頭毛づくろいと多頭毛づくろいという異なる毛づくろい様式が、淡路島集団の毛づくろいネットワーク全体をどのように構成しているかを検証した。

本研究では、多頭毛づくろいに関して、個体の繋がり方によって、(1) 集中型: 複数個体が1個体に対して同時に毛づくろいを行う(例: A→B←C)、(2) 連結型: ある個体が別の個体に毛づくろいを行い、かつ毛づくろいを受けている個体もまた別の個体に毛づくろいを行う(例: A→B→C)、(3) 複合型: 1つの毛づくろいの中に集中型と連結型が同時に存在する(例: A→B→C←D)と定義した。

淡路島集団では、観察期間中記録された13097組の毛づくろいクリークのうち、1345組(10.2%)が多頭毛づくろいであった。この生起率は、先行研究で示されている他の地域集団(勝山集団: 1.7%; 嵐山B集団: 1.6%)およびニホンザルの近縁種であるアカゲザル(0.0-4.0%)における生起率と比較して高い値であった。また淡路島集団では、ほとんどの多頭毛づくろいが集中型として生起し(95.6%)、毛づくろいの持続時間も集中型は連結型より長かった。多重ネットワーク分析の結果、2頭毛づくろいは多様な個体間で広く行われるのに対し、多頭毛づくろいは同じ組み合わせの個体間で繰り返し行われていた。このことから、淡路島集団では、多様な個体と繋がりを形成するための2頭毛づくろいに対し、既存の社会的絆をさらに強める機能を持つ多頭毛づくろいという、2つの毛づくろい様式が存在すると考えられた。さらに多頭毛づくろいの機能として、2頭毛づくろいの形では繋がらない関係性を補完することが示唆された。

本論文における一連の研究は、個体間の高い寛容性が、社会の中に新たな行動が生じる場を作り出すことを示唆している。第3章、第4章では、協力行動と多頭毛づくろいという異なる行動に関して、どちらも寛容性の高さが契機となり、淡路島集団では頻繁に生起していることを明らかにした。これらの行動に共通しているのは、前者では食物、後者では毛づくろいパートナーという価値の高い資源を、複数個体で共有することである。寛容性の低い社会では、個体間の競合が激しく、高順位個体により資源が独占される。しかし淡路島集団のような寛容性の高い社会では、複数個体による様々な資源の共有が行われることにより、それまで存在しなかった新たな社会的場面が生じる。そのような社会的場面は、社会の中に新たな行動が生じるのを可能にし、さらにそれらの行動に関する新たな認知能力や社会的機能が生じる場を作り出すと考えられた。(比較行動学)