



Title	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
Author(s)	貝ヶ石, 優
Citation	大阪大学, 2021, 博士論文
Version Type	
URL	https://hdl.handle.net/11094/85311
rights	
Note	やむを得ない事由があると学位審査研究科が承認したため、全文に代えてその内容の要約を公開しています。全文のご利用をご希望の場合は、大阪大学の博士論文についてをご参照ください。

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

論文内容の要旨

氏 名 (貝ヶ石 優)

論文題名

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

論文内容の要旨

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霊長類と比較すると、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った。ヒモの両端の長さはサルが両手を広げた長さより長い場合、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に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。毛づくろいは霊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頭間のみで行われ（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も作り出すと考えられた。

論文審査の結果の要旨及び担当者

氏 名 (貝 ヶ 石 優)			
	(職)	氏 名	
論文審査担当者	主 査	教 授	八十島 安伸
	副 査	教 授	渥美 公秀
	副 査	講 師	山田 一憲

論文審査の結果の要旨

マカク属の霊長類は、寛容型の種と専制型の種に大別される。優位個体が劣位個体に対して一方的に激しい攻撃を行い、優位個体が資源を独占するニホンザルは専制型マカクの典型例である。一方で、淡路島に生息するニホンザル集団は、採食場面で攻撃が生じることが少なく、順位に格差のある個体同士でも争わずに食物を共有することができるという特徴を持つ。本論文は、他者と資源を共有する能力である寛容性に注目し、淡路島のニホンザル集団が示す特異的な寛容性が、採食場面以外での社会行動に与える影響を検討した。

第2章では、淡路島集団の敵対的交渉を記録し、その特徴を寛容型のマカク種や専制型のマカク種と比較した。淡路島集団では噛みつきを伴うような激しい攻撃が観察されず、他個体が接近しても敵対的交渉がほとんど生じなかった。これらの傾向は、他地域のニホンザル集団や専制型マカクの特徴とは異なり、寛容型マカクの特徴と一致していた。一方で、攻撃交渉後の反撃が少なく、集団の順位構造が厳格であることが示され、これらの指標に関しては専制型マカクの特徴と一致していた。以上の様に、淡路島集団は、専制型マカクと寛容型マカクの両方に共通する特徴を併せ持っていた。寛容型マカクでは、攻撃を受けた劣位個体が優位個体に対して反撃するなど積極的に「抵抗する」ことで曖昧な順位構造が成立している一方で、淡路島集団では厳格な順位構造が存在しているにもかかわらず、劣位個体が食物を得ようとしても優位個体が攻撃によってそれを拒まないため、食物の共有が可能になっていることが指摘された。これらの事実から、淡路島の寛容性は「許容的」な寛容性であることが議論された。

第3章では、寛容性が高い淡路島集団と寛容性が低い勝山ニホンザル集団を対象に、2頭の個体が同時にヒモを引くことで報酬を得ることができる協力ヒモ引き課題を実施した。勝山集団では、報酬となる食物を巡って個体間に対立が生じ、協力行動はほとんど成立しなかった。一方、淡路島集団では、高頻度で協力行動が成功し、2頭の個体がともにその報酬を獲得していた。淡路島集団では、協力行動が繰り返し成功することで、他個体がヒモを引ける状態になるまで待ってから、タイミングを合わせてヒモを引くことを学習した個体も生じた。以上の結果は、高い寛容性が、協力行動だけでなく、待つといった新しい行動を学習する機会を作り出していたことを示している。

第4章では、淡路島集団の毛づくろい行動に注目し、その特徴を社会ネットワーク分析によって検討した。記録した1万3千回の毛づくろいのうち、約1割が3頭以上の個体が一緒に毛づくろいを行う多頭毛づくろいであり、そのほとんどが集中型の多頭毛づくろいであった。淡路島集団の多頭毛づくろいの生起頻度は、他地域のニホンザル集団や他の専制型マカクと比較すると、非常に高いものであった。集中型の多頭毛づくろいは、1頭の毛づくろいの受け手を、複数頭の毛づくろい行為者で共有するという形をとる。淡路島集団の寛容性の高さは、社会的資源である毛づくろい相手の共有を可能にし、多頭毛づくろいを高頻度で生じさせていることが議論された。

本論文によって、淡路島集団の特異的な寛容性は、採食場面に限らず、敵対的場面や毛づくろい場面にも反映されていることが示された。淡路島集団では、食物資源だけでなく毛づくろい相手のような社会的資源に関しても、他個体と争って優位個体がそれを独占するような交渉がほとんど見られなかった。資源を巡る争いが生じにくい淡路島集団では、協力行動や待つという行動や多頭毛づくろいといった一般的なニホンザル集団ではほとんど観察されない新しい社会行動が生じていることが示された。寛容性の上昇が協力社会の形成をもたらしたとするヒトの進化モデルに対して、本論文はニホンザルの寛容性にみられる地域間変異からその妥当性を実証的に検証した研究であり、本論文は博士(人間科学)の学位を授与するのにふさわしいものと判定した。