論文の内容の要旨

論文題目

野生チンパンジーの社会的ストレスと葛藤解決行動：
社会関係の質が及ぼす影響について

氏名　沓掛展之

社会生活をいとなむ霊長類において、同じ群れに属する個体間には質の異なる多様な社会関係が形成される。Cords & Aureli (1993)の理論によると、社会関係の質を形成する究極的要因として「価値」と「安全性」が存在する。「価値」とは社会関係によりもたらされる利益によって決定される軸であり、「安全性」とは2個体間の社会関係の安定性や、相手の行動がどの程度予測可能かなどの要素によって決定される。

動物が群れで生活することには、捕食圧への対抗、同種隣接群との資源をめぐる競争に勝利する確率の上昇など、様々な利益が存在する。その反面、群れ生活の不可避なコストとして個体間に有限な資源をめぐる競争や葛藤が生じる。生理的、心理的側面に注目すると、これらのコストは個体にストレス反応をもたらし、生存や繁殖に負の影響を及ぼす。社会的ストレスの度合いは社会交渉相手との社会関係の質に大きく影響される。例えば、社会関係の「安全性」が低い個体との社会交渉は、個体に強いストレスを与えると考えられる。

霊長類において、このような社会生活のコストを積極的に低減させる行動(葛藤解決行動)が進化しており、攻撃後に攻撃個体と被攻撃個体間で行う親和行動(仲直り行動)はその代表例といえる。仲直り行動の生起に関しては、攻撃個体と被攻撃個体間の社会関係の価値が高い場合に低い場合と比べてより高頻度で仲直りが起きる、という社会関係の質仮説が提

唱されている。

本研究では、野生チンパンジー*Pan troglodytes schweinfurthii* を対象に、(1)行動学的指標であるビジランス行動と自己指向性転位行動を用いた社会的ストレスを計測すること(第 3 章、第 4 章)、(2)集団間の出会いという極度のストレス状態における行動を記述すること(第 5 章)、および(3)攻撃後の葛藤解決行動を研究し、仲直り行動の生起に関する社会関係の質仮説を検証すること(第 6 章)を目的とした。野生チンパンジーは複雄複雌集団を形成し、オスが出生群に居残りメスが他集団へ移籍する。一般に個体間の寛容性が高く、オス間には明確な順位関係が存在する。オス間関係は基本的に親和的であるが、メス間の社会関係は非親和的である。チンパンジー社会の特徴として、集団の中で個体数、個体構成が異なる一時的な小集団(パーティー)が形成され、それらが離合集散を繰り返すことがあげられる。

観察対象はタンザニア連合共和国マハレ山塊国立公園に生息する野生チンパンジー(M 集団; 個体数 51-55 頭)である。オトナオスとオトナメス各 9 頭ずつを観察対象個体に選び、個体追跡法によって 1 個体あたり 50 時間以上、合計約 1080 時間の行動観察を行った。個体追跡中に観察対象個体の行動を連続的に記録し、同時に 5 分間隔の瞬間サンプリング法によって観察対象個体の活動、地上からの高さ、近接個体、メスの場合は子の位置を記録した。これらのデータから、各個体間の親和頻度を求め、個体間関係を「親和的」、「中立」、「非親和的」に分類した。また、劣位の信号であるパントグラント音声の観察からオス間の順位関係を決定した。

第 3 章では、ビジランス行動について 2 つの研究を行った。ビジランス行動とは視覚的に外界を探索する行動と定義され、資源の探索に加えて将来の危険を早期に発見する機能を持つものとされる。霊長類はビジランス行動を対捕食者への警戒や他個体への警戒に用いていると考えられる。研究 1 では、瞬間サンプリング法によるデータをもとに、ビジランス行動の生態学的、社会学的要因の影響を研究した。対捕食者戦略仮説からは、最も脅威となる潜在的捕食者であるヒョウに襲われる可能性が高い地上でビジランス頻度がもっとも高く、群集度が上昇するほどビジランス頻度が減少すること(群集効果)が予想された。ビジランス頻度は観察対象個体の活動カテゴリーと地上からの高さによって影響されていたが、重回帰分析の結果、活動カテゴリーの影響を取り除いた後には地上からの高さは有意に影響していなかった。また、地上での採食行動と休息行動中のビジランス頻度に近接個体数による群集効果は見られなかった。これらの結果よりビジランス行動の一義的な機能が対捕食者警戒でないことが示唆された。社会的ビジランス仮説からは、近接個体の属性によってビジランス頻度が変化することが予測された。観察の結果、近接個体との相対的順位関係は観察対象個体のビジランス頻度に影響していなかったが、近接個体との親和度が観察対象メスのビジランス頻度に影響しており、「親和的」でない個体が近接していたときのビジランス頻度は、近接個体が「親和的」な個体であったときと比較して高かった。これらの結果は、捕食圧という生態学的要因よりも近接個体との親和度という社会的要因の方がメスのビジランス頻度により強く影響している、ということを示している。

ビジランス行動に関する研究 2 では、休息時のビジランス行動に注目し、様々な社会的条件が統制された環境でのビジランス行動を 2 分間の個体追跡法によって計測した。その結果、近接個体がいたときのメスのビジランスの合計長は、単独でいるときと比較して上昇していた。また、子が母親から離れていたときのビジランス合計長が、子が母親の近くにいるときよりも増加していた。オスのビジランス行動は近接個体数によって変化していなかったが、近接個体の中に「親和的」でないオスがいた場合、それ以外の場合と比較してビジランスのバウト数(生起頻度)が増加していた。また、近接個体がいない状況でのオスのビジランスバウト数はオスの絶対的順位と相関しており、高順位なオスほどビジランスのバウト数が少なかった。近接個体との相対的順位関係は観察対象個体のビジランス頻度に影響していなかった。

第 4 章では、ストレスの行動学的指標として、自己指向性転位行動の一種である Rough self-scratching(以下 RSS と略記)を用いて観察対象個体のストレスを計測した。観察対象個体が休息中の場合、メスの RSS の頻度は近接個体が存在しているときに単独で休息しているときと比較して増加していた。また、近接個体が全て「非親和的」な個体であった場合のメスの RSS 頻度は、それ以外の場合の RSS 頻度と比較して高かった。近接個体との相対的順位関係は観察対象個体の RSS 頻度に影響していなかった。一方、オスの RSS 頻度は近接個体の有無、近接個体との親和度や相対的順位関係に影響されていなかった。しかし、オスの RSS 頻度は絶対的順位と相関しており、高順位オスほど RSS 頻度が低かった。

行動学的ストレス指標を用いた 3 つの研究間で多少の結果の相違があるものの、全体的な傾向として、(1)近接個体が存在する条件においてメスのストレス指標頻度が上昇するが、オスではその影響がみられないこと、また、(2)オスメス双方において、近接個体との社会関係の親和度が個体のストレスレベルに影響し、非親和的な個体が近接しているときにストレス指標の頻度が上昇することが明らかになった。チンパンジーにおいて個体間の親和度は社会関係の「価値」に相当していると考えられる。また、ストレス指標の高さは「安全性」の低さを示している。よって、チンパンジーにおいては、2 個体間の社会関係の「価値」が低いことと、社会関係が「安全」でないことは強く関連している可能性がある。一方、近接個体との相対的順位関係は個体のストレスレベルに一貫して影響しなかった。この理由としては、チンパンジーが個体間寛容性の高い社会を形成していることがあげられる。オスの絶対的順位とストレス指標頻度の間には正の相関が見られたが、この結果は研究期間中にオス間の順位関係が安定していたと関係しているだろう。

第 5 章では、事例研究として本研究期間中に観察された身体的接触を伴う激しい集団間攻撃交渉におけるストレス反応について報告した。チンパンジーでは集団間敵対交渉によって個体が殺害されることがあるため、他集団と出会った状況ではチンパンジーは極度のストレス反応を起こすと考えられる。本事例において、M 集団個体は他個体に抱きつく行動や短く触る行動などの日常的には非常にまれにしか観察されない行動を行っていた。また、パトロール行動を行っている個体は高頻度のビジランス行動を行っていた。敵対交渉

において、M 集団のオトナオスによる隣接集団のオス乳児に対する集中的攻撃行動が観察され、この乳児は殺害されたものと考えられた。

第 6 章では攻撃後の葛藤解決行動に関する分析を行った。まず、霊長類における代表的な葛藤解決行動である仲直り行動について標準的な分析方法である PC-MC 比較法を用いて分析した。その結果、「親和的」な個体間で起きた攻撃後に仲直り行動が起きる頻度は、「中立」な個体間で起きた攻撃後の頻度と比較して有意差がなく、また攻撃個体と被攻撃個体間の性別組み合わせも仲直り行動の頻度に影響していなかった。これらの結果は攻撃個体と被攻撃個体間の社会関係の質が仲直り行動の生起に常に影響するわけではないことを示している。

仲直り行動に加えて、攻撃交渉に参与していなかった個体(第 3 者個体)から攻撃個体への親和行動(「宥め行動」)と、第 3 者個体から被攻撃個体への親和行動(「慰め行動」)を PC-MC 比較法で分析した結果、両者ともに生起頻度が通常時と比較して上昇していた。また、攻撃後に攻撃個体から被攻撃個体間での攻撃交渉、また攻撃個体から第 3 者個体への攻撃が通常時よりも高頻度で観察された。第 3 者個体は攻撃後に再発する攻撃交渉に巻き込まれるコストが存在するにも関わらず、「宥め」行動や「慰め」行動を行うことによって攻撃後の社会的興奮を沈静化しようとしているのかもしれない。これらの結果をチンパンジーにおける葛藤解決行動の先行研究と比較した結果、野生チンパンジーの葛藤解決行動戦略が同種内でも多様であることが示唆された。