

別紙2

論文審査の結果の要旨

論文提出者氏名 倉掛展之

本論文は、野生チンパンジーにおける社会的ストレスと葛藤解決行動を、行動的指標を用いて測定し、個体間の社会的関係の質がそれらにどのような影響を及ぼすかを分析した研究である。本論文では、社会的ストレスと葛藤解決行動を、大きく3つの研究を通して研究した。第1は、行動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の計測、第2は、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事例の記載、第3は、攻撃後の葛藤解決行動の測定とその生起に関する社会関係の質仮説の検証である。なお、観察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を対象に行われた。

視覚的に外界を探索するビジランス行動については、まず、瞬間サンプリング法によるデータをもとに、対捕食者戦略仮説と社会的ビジランス仮説の妥当性が検討された(研究1)。対捕食者戦略仮説からは、樹上と比して捕食者との遭遇機会が多い地上でビジランス頻度が上昇すること、また、群集度が上昇するほどビジランス頻度が減少することが予測された。しかし、観察結果からは、これらの予測が支持されず、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。ついで、社会的ビジランス仮説に基づき、近接個体の属性によってビジランス頻度が変化するかどうかが検討された。観察の結果、「親和的」でない個体が近接していたときメス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いことが示された。ビジランス行動に関する研究2では、様々な社会的条件を統制した上で休息時のビジランス行動が個体追跡法によって計測された。その結果、近接個体がいたときのメスのビジランスの長さは、単独でいるときと比較して上昇していた。オスのビジランス頻度は、近接個体の中に「親和的」でないオスがいた場合に増加していた。また、近接個体がいない状況でのオスのビジランス頻度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頻度が低かった。

第4章では、自己指向性転位行動の一種である Rough self-scratching(RSS)を用いて観察対象個体の外的ストレス反応が測定された。その結果、休息場面では、メスの RSS の頻度が近接個体が存在しているときに単独休息時と比較して増加していた。とりわけ近接個体が全て「非親和的」な個体であった場合のメスの RSS 頻度が高かった。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つの研究間では、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行動ストレス指標が上昇するが、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指標に影響し、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傾向が認められた。

第5章では、事例研究として調査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が報告された。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すら

あり、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。本事例においても、異集団個体と出会ったチンパンジーたちは、他個体に抱きつく行動や頻繁な相互接触などの日常的にはごくまれにしか観察されない行動を示した。また、遭遇前に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示した。なお、敵対交渉において、観察対象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、本研究の3番目の柱である、攻撃後の葛藤解決行動に関する分析が行われた。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が、標準的な分析方法であるPC-MC比較法を用いて分析された。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。これらの結果より、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直接影響するわけではないことが示された。また、観察対象集団における「仲直り率」を求めたところ、他の霊長類よりも相対的に低いレベルにあることがわかり、チンパンジー社会では、個体間の葛藤に伴う緊張がさほど厳しくないことが示唆された。仲直り行動に加えて、攻撃交渉に参与していなかった第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」）についても、PC-MC比較法で分析された。その結果、両者ともに生起頻度が通常時と比較して上昇していた。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ことが示唆され、チンパンジーの葛藤解決の柔軟性が示された。

以上が、本論文の結果の概要である。本論文では、野生チンパンジーにおいて、行動に基づくストレス指標と生理学的ストレス反応との対応関係は示されておらず、行動指標が内的なストレスをどこまで直接的に反映しているかについては留保が必要である。今後の研究において、行動指標の妥当性をさらに厳密に検討していくことが望まれる。しかし、他の霊長類研究では行動指標と生理指標の対応関係が明らかにされており、行動指標が非侵襲的な方法として有効であることは、すでに概ね受け入れられている。丹念な行動観察によって明らかにされた本研究の結果は、社会関係と行動ストレス指標との関連について多くの新事実を含むものであり、チンパンジー研究に新しい知見を提供している。また第5章の事例研究は極度の緊張時のストレス反応を詳細に記載したものであり、すでに英文論文として発表されている。集団間の攻撃交渉は、野生チンパンジーではきわめてまれにしか観察されないものであり、定量的な分析は含まれないが貴重な報告であると評価できる。第6章のチンパンジーの葛藤解決行動については、これまで飼育集団での報告はいくつかあるものの、野生集団を対象とした研究はごく断片的なものに限られていた。野生集団における「慰め行動」と「宥め行動」については、本研究で初めて報告されたものであり、チンパンジーの社会的スキルの高さを示している。

本論文は、ヒトにもっとも近縁な種であるチンパンジーのストレスや葛藤処理に関して、非侵襲的な行動指標を用いて迫ろうとする先駆的な研究である。行動指標だけからチンパンジーの心的過程について断定的な結論を下すことはできないが、野生状態での社会交渉の推移を詳細に追い、個体の行動との対応関係を分析することによって、チンパンジーの社会的知性の豊かさを浮き彫りにすることに成功している。よって、本審査委員会は、博士（学術）の学位を授与するに値するものと認定する。