

**科学研究費助成事業 研究成果報告書**

平成 27 年 4 月 28 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2014

課題番号：25730092

研究課題名(和文)文化行動の生物学的起源：行動伝播の集団内実験による比較認知科学的検討

研究課題名(英文)Biological origins of cultural behavior: comparative cognition of social learning and social cognition in primates

研究代表者

香田 啓貴 (Koda, Hiroki)

京都大学・霊長類研究所・助教

研究者番号：70418763

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、ヒト以外のさまざまな霊長類種を対象として、彼らの行動がどのように効率的に伝搬しうるかについて、比較認知科学的な手法を用いてさまざまな側面から実験分析した。主に、個体ベースの認知実験と集団ベースの行動実験を実施し、彼らの認知特性を測定した。得られた結論として、生存戦略に直接関与する脅威を理解したり発見する認知能力や、養育行動を維持するための認知能力については、比較的学習が進みやすい認知傾向があることが明らかとなった。そのうえで、母子間であったり社会ネットワークに応じた行動伝播の様式があることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：In this project, I aimed to reveal the primate cognitive foundations underlying the social learning and behavioral contagions from the perspectives of comparative cognitive science. For this purpose, I did variable kinds of experiments and observations for both each individual and whole subject group of nonhuman primates to measure their cognitive traits. Here I mainly found the importance of their ecological strategies on promoting the social learning in primate societies. Particularly, two strategies, anti-predator strategy and parenting strategy, would be a primary factor to rapidly promote the monkeys to learn the knowledge from the other group members. Under those "prepared" cognitive features which might be evolved as their ecological adaptation, their social learning would progress depending on the social network in a group with the dynamic ways.

研究分野：比較認知科学

キーワード：比較認知 霊長類 社会認知 認知進化

### 1. 研究開始当初の背景

1999年にWhiten教授らにより、チンパンジーの行動の地域差がNature誌に発表されて以来(Cultures in chimpanzees, 1999, Nature)、動物にも文化と呼べる行動の地域差があることは、コンセンサスとなった。一方で、行動が集団内に伝播するメカニズムについては、驚くほど分かっていない。サルは「模倣」できない。そのため、サルの文化的行動は、低次の観察学習の過程(社会的促進・局所的増強)が貢献していることは分かっている。しかし、新規の行動の何が・いつ・どこで・誰から・どのように、伝わるかは依然ブラックボックスのままである。また、近年の研究によれば、動物における観察学習の成否は模倣のような高次の過程を必要とするよりも、情動の伝染などといった従来とは異なった観点での議論が増えている。さらに、そもそも個体ベースでの学習過程が成立するうへでは、実験に用いる刺激に関しての社会性や、運動や動作の種固有性など、課題遂行中の認知プロセスや反応動作が動物にとってのどのような生態学的な妥当性があるかどうか、重要な役割を果たしていると考えられるようになった。すなわち、個体ベースでの学習過程でも学習がスムーズに進むような社会的刺激の存在や、それを引き出すための運動動作の基盤が存在することが認識されつつあった。

### 2. 研究の目的

本研究では、ヒト以外の霊長類で、観察学習が進むプロセスと、観察学習が引き起こしやすい行動学的な要因について、明らかにすることを目的とした。

そのために、主に、まずは個体ベースでの学習過程の様式について、さまざまな社会刺激を用いた実験を行い、学習成立に至る初期条件としての認知様式について検討した。また個体間や集団内のコミュニケーションを通じた行動伝播の様式について観察や実験を通じ、その伝播のパターンについて明らかにすることを目的とした。

### 3. 研究の方法

本研究では、おもに二つの手法を採用している。一つは、実験統制をかけた視聴覚刺激を利用してオペラント条件付けや選好注視法などを用いた、行動実験的手法である。さらに、行動の伝染という現象に着目し、個体間で行動が伝播する可能性についても発声行動をオペラント条件付けの手法で行動形成し、行動伝播のパターンについても実験的に詳細に検討した。また、マカクザルを対象に、群れに対して行動の多様性とその伝播を探るための行動実験も実施した。また、母子間の関係性については行動伝播、社会学習において特に重要な個体関係であると考え、分析を実施した。また実験を進める中で、脅威や母子間関係に依存した特化した視空間認

知能力が社会学習の基盤となる社会認知過程においてきわめて重要であるという知見をえたため、それに基づいた実験を実施しながら主に視線計測装置を利用して視線の定位方向についての測定と分析を試みることにした。

### 4. 研究成果

本研究では、大きくは以下の4つの成果が得られた。社会的な伝搬を引き起こしそうな社会的刺激への認知実験を、個体ベースで行うとともに、精緻化された実験環境において音声などの聴覚刺激が行動に及ぼす直接的な影響などや、さらには実際の行動の伝搬について、野外観察や実験的な手続き、視線計測法などの多様な方法を用いてその伝搬の仕方についての議論や検討を行った。

#### 1) 個体ベースでの実験課題

1-1) サルにおける警戒音の視聴覚マッチングに関する検討

動物の生存戦略として、対捕食者戦略はもっとも重要な要素の一つである。特に群れ生活を営む霊長類においては、捕食者に対する警戒反応として、捕食者の接近を群れの仲間伝える警戒音声(Alarm call)の存在が知られている。警戒音声とその指示内容である捕食者の接近については、学習に伴いその関係性が理解されていく過程が考えられる。その際に、観察学習などの社会学習が警戒音と捕食者の関連性を学習するうへで重要な役割があると考えられる。しかしながら、その警戒音一捕食者の連合学習に関与するその認知基盤について知見は乏しいというのが現状である。そこで、本研究では、ニホンザルを対象に、警戒音が捕食者と考えられる「ヘビ」の写真を眺める行動に与える影響について検討し、警戒音が捕食者の探索行動に対して促進効果が持ちうるかどうかを検討した。

#### 手続き

16頭のニホンザルを対象に、視聴覚選好注視法の手法を用いて検討した。まず、対象個体を実験ケージに導入し、室内を暗室とした。個体の前には、モニターとスピーカーを配置した。個体導入後まもなく、個体がモニター中心を眺めたと判断されたらすぐに、モニターに対となる2枚の写真を左右に呈示した。対となる写真は、捕食者であるヘビと捕食者とは関係のない視覚刺激である花とした。また、モニターに写真が呈示されると同時に、背景に設置されたスピーカーから聴覚刺激を再生呈示した。聴覚刺激は、ニホンザル同種他個体の警戒音声か、採食時に発する採食時音声(Food call)のいずれかである。

実験中の対象個体の行動はビデオカメラや視線測定装置により記録し、写真に対する注視行動について分析を行い、注視時間について各条件間で比較した。

## 結果と考察

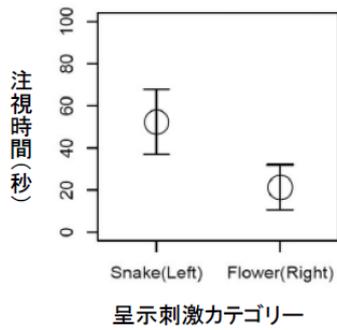


図1. 警戒音声を背景から再生したときの注視時間

図1は対呈示写真の左側にへび、右側に花を呈示し、背景から警戒音声を再生したときの注視時間の平均値(95%信頼区間)を示している。この条件の時にのみ、写真カテゴリー間で注視時間に有意な差が認められた ( $P=0.0025$ )。一方で、それ以外の条件では、写真カテゴリー間に有意差は認められなかった。このことから、捕食者が左視野にある場合に、警戒音声によって捕食者への視覚的な注視行動が促進されるといえる。他の哺乳類においても、緊急時に捕食者を左視野で補足するという行動は観察されており、多くの場合恐怖関連情動情報の処理の左右差にもとづいて説明がされている。これらの結果は、警戒音声と捕食者に対する自動的な結びつけて処理をするような認知基盤の存在を示唆するとともに、その処理の左右差について先行研究と一貫した結論を導いたといえる。このことから、警戒音・捕食者の社会学習プロセスについて、そもそも個体ベースで学習が進みやすい可能性があると考えられ、今後の検討課題となるだろう。

### 1-2) サルにおける乳児認知に関する知覚・認知様式に関する実験的研究

霊長類は他の動物に比べ、乳幼児の母親からの投資を特に必要とする動物であり、養育の期間が長いといえる。そのために、オトナからの養育行動が引き起こすために、乳幼児への特別な認知様式が存在し、ひいてはそれが愛着の起源になったと考える研究者も存在する。さらに、こうした養育中のオトナとコードモの関係は、社会学習や文化的行動を形成するもっとも基本的な社会関係と認識されており、行動伝播研究において重要視されている。一方で、乳幼児にたいしてどのような注意を払い、情動が喚起され養育行動が発現されているかについては、ほとんど研究が存在しない。行動伝播の基礎となる母子関係において、その認知的な基盤を探るために、ニホンザルを対象として視空間注意に関する実験を行った。

### 手続き

ニホンザル2頭を対象に、オペラント条件付けの手法を用いた視覚注意の実験を実施した。実験では、まずサルをタッチパネルに

呈示されたターゲットをできるだけ早く触るように訓練した。その後、ターゲットの直前に乳児顔画像とオトナ顔画像の写真を数百ミリ秒間挿入した。もしも、一瞬挿入された写真に視覚注意が奪われれば、その分だけターゲットへのタッチ反応へ影響が与えられると考えられる。ターゲットが乳児顔画像と同じ場所に呈示される条件と、オトナ顔画像と同じ場所に呈示される条件との間で、反応時間を比較することで、乳児顔画像とオトナ顔画像への注意の補足効果の差について検討ができる。実験では、乳児・オトナそれぞれ5枚の写真を準備し、実験を実施し、反応時間の計測と共に、写真刺激ならびにターゲットへの注視時間を視線計測装置により測定を試みた。これらの反応時間や視線に関するデータについて分析し、注意補足効果について検討した。

## 結果と考察

図2に2個体(上、下でそれぞれ1個体を示す)の反応時間をしめす。分析の結果、オトナ顔画像、乳児顔画像の間で、

どちらが特に注意をひきつけやすいかなどの特別な注意捕捉の効果は認められなかった。先行研究によると、ニホンザルにおいても乳児への視覚的な選好性は知られており、乳児の画像をより長く眺めるような傾向が知られている。この結果と併せて考えると、乳児への選好注視は乳児と認識しそれを処理する認知過程で起きている現象である一方、短期的な注意という知覚処理のレベルでは特殊化されたメカニズムではないことを示唆した。

図2. 視覚刺激カテゴリ(オトナor乳児)を挿入したときの反応時間

### 1-3) サルにおける音声の音響マッチングに関する実験的検討

群れ生活を営む霊長類にとってコミュニケーションは必要不可欠である。とくに音声をういたコミュニケーションは群れのまともに維持に貢献し、視界環境の悪い森林の中で、お互いの場所を把握し、はぐれることを防いでいる。その文脈で用いられる音声はコンタクトコールと呼ばれる。その使用に関しては、音声の用いるための文脈ルールや信号伝達の特徴が知られている。特に、先行研究では、2個体が鳴き交わすコンタクトコールの音響的特徴が似ることが知られている。つまり、音声の特徴が「模倣」されることが知られている。しかしその一方で、模倣が起こるための神経基盤は存在せず、行動学的な現象を説明するためには他のメカニズムを仮定するべきである。先行研究が野生動物を

対象とした野外実験である点を補う利点も併せ考え、実験環境下で統制された形で実施する必要がある。そのため、ニホンザルを対象に、一定の発声運動を引き起こすように訓練を実施し、そのうえで、聴覚フィードバックの影響が自動的に発動するかどうかを検討し、模倣ではない形式の聴覚経験による派生運動の変化について測定することを目的とした。

#### 手続き

ニホンザルの2頭を対象とした。2頭を小型実験用ボックス内でオペラント条件付けの手法を用いて、任意の手掛かりをもとに発声運動を実行するように、訓練を行った。サルの正面には、モニターおよびスピーカーを設置し、コンピューターを經由してオペラント条件付けのための視覚刺激の呈示を制御した。

訓練では、コンピューターで統制した形で、先行刺激—発声—報酬の3項随伴性を成立させることを目標とした。おもに、Go-Nogo課題をもちいて、低反応率分化強化スケジュールで発声の分化強化をすすめて。訓練では画面に特定の色刺激を呈示し、それをGo刺激として、刺激呈示後5秒間以内に発声をするると報酬がもらえるように訓練した。報酬を得ると、モニターは暗転し試行間隔(ITI)として30秒間挿入された。もしも5秒以内に反応が得られない場合は、画面は暗転し倍の時間のITIが挿入された。ITI経過のち、再びGo刺激が提示され、このトライアルを50回繰り返して、1セッション実施した。No-GOの段階では、発声を行うと発声を行ったその時点からITIが30秒間延長され、結果的に報酬の効率を下げるような効果を加えた。

正答率が80%を超えた時点で訓練は十分に達成されたと判断し、プローブテストを実施した。プローブテスト条件での実験では、50試行で構成される1セッションの中、後半30試行にプローブ試行を6試行忍ばせた。プローブ試行では、様々な聴覚刺激を挿入した。すなわち、発声直前に聴覚刺激を呈示し、その影響を検討できるように設定した。実験のち、刺激挿入のないときの発声反応と、刺激挿入があるときの発声反応の比較を行った。

聴覚刺激には同種他個体の2種類の音声と白色雑音を用いた。音声は、周波数変調の大きさに応じて2つの種類とした。変調が1000Hz以上のものを、Large FM音声、FMが300Hz以下のものを、Small FM音声とした。

聴覚呈示後に発声した音声を録音しその音響分析を行った

#### 結果および考察

得られた音声のFMは、刺激条件(Large FM、Small FM、白色雑音)を主効果とした分散分析を行ったところ、1頭においてのみ主効果が認められ( $F(2, 126) = 3.36, p < .05$ )、

事後分析の結果、Large FM条件と白色雑音で差が認められた。一方でそのほかの対比較では有意な差は認められなかった。このことから、音声のバラツキは大きいものの、Large FM条件ではFMを増大させる効果が得られやすいことが示唆された。すなわち、たとえ、音声を随意的に変化させる能力や、あるいは模倣するような能動的な発声運動変化に関しての神経基盤が欠落していても、発声が自動的に変化し先行刺激に似てしまう現象が存在することについては、予備的ではあるが確認された。

今後の展望として、どういった聴覚刺激や個体の置かれた状況が、こうした発声行動に影響を与えやすいかを解明する必要がある。さらに、動画など視覚的な注意状態も同時にモニターし、注意と学習の相互作用についても検討項目とする必要が考えられた。これらに関しては、視線計測装置等が有効な手段となりえるだろう。総じて、個体間のやり取りにおいて発声行動が伝播学習されるための生物学的な基盤について今後の道筋を示す結果につながったと考えられるだろう。

#### 2) 行動伝搬に関する研究

##### 2-1) マカクザル集団での行動伝搬に関する実験的分析

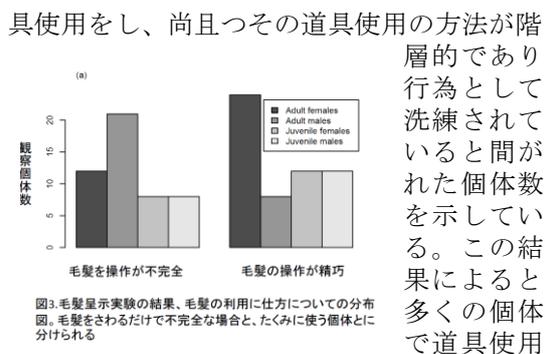
模倣能力がない一方で、さまざまな動物で文化や慣習とも呼びうるような集団内に固有な行動が数多く見られるということは周知の事実である。しかし、その多くは観察によるもので、行動の伝播のパターンやその経路についてはあまり考察や良い証拠がないのも現実である。本研究では、マカクザルの一種であるカニクイザル集団を対象に、その集団内で広がった行動として道具使用行動に着目し、実験的にその行動を引き出し、それを個体間で比較することで、どのような伝播経路が考えうるかについて、実験的に検討した。

#### 方法

タイに生息するカニクイザル集団の道具使用行動(ヒトの毛髪を利用した歯磨き行動)を対象に、その分析を行った。その集団では、その道具使用行動が近年突如として集団内に伝播し定着したことが知られていた。そこで、毛髪を対象個体に呈示し、その反応や道具使用行動の発現の有無、さらに毛髪の形状に応じた行動の変化、そして行動の類似性がどの性年齢間で出やすいのかについて検討した。

#### 結果と考察

図3に道具呈示実験の分析結果の一端を示す。図では、左から順に、「オトナメス」「オトナオス」「コドモメス」「コドモオス」の結果を示している。左の4つのバーは道具呈示を道具を利用した行為自体は観察されたが、その道具使用の仕方に難があるものの数、右は道



すること自体は確認できるが、洗練化されるのはオトナメスで顕著である傾向が強いことが明らかとなった。さらに、その雌雄差はコドモ群では認められないが、オトナオスに比べてコドモの方が精巧な動作をとりうることも示唆された。このことから、毛髪に対する興味や注意に関しては、性年齢に依存するような特別な社会ネットワークに依存しない形で伝搬することが推察されるが、行為の種々の要素（特に物体をどのように操作するか）については、社会ネットワークに応じた形で緩慢な形で広がることが推察された。この道具使用行動が近年急速に広まった可能性があることを考慮すれば、おそらくメス・メス間と母子間での社会ネットワークが行為や連続的な動作パターンの伝搬に重要な役割を果たしていることが予測された。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計6件)

- ① Koda H., Sato A, Kato A 2013. Is attentional prioritisation of infant faces unique in humans?: comparative demonstrations by modified dot-probe task in monkeys. Behavioural Processes 98:31-36. 査読有
- ② Koda H., Lemasson A., Oyakawa C., Rizaldi, Pamungkas J., Masataka N 2013. Possible role of mother-daughter vocal interactions on the development of species-specific song in gibbons. PLoS ONE 8(8): e71432. 査読有
- ③ Koda H., Oyakawa C, Kato A, Shimizu D, Rizaldi, Koyama Y, Hasegawa S 2014. Immature male gibbons produce female-specific songs. Primates 55:13-17. 査読有
- ④ Shibasaki M, Nagumo S, Koda H\* 2014. Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) spontaneously associate alarm calls with snakes appearing in the left visual field. Journal of Comparative Psychology 128:332-335. \*責任著者. 査読有
- ⑤ 香田啓貴 2014. 霊長類の音声研究はヒ

トの言語進化の理解にこれからも貢献できるのか? 霊長類研究 30:121-136. 査読無し

- ⑥ \*香田啓貴. 印刷中. 霊長類の音声の運動基盤および多様性とその進化的な背景. 『日本音響学会誌』 査読有

[学会発表] (計9件)

- ① Nishimura, T., Koda, H., Tokuda, I., Wakita, M., Ito, T. Helium experiment and vocal physiology of the phee calls in common marmosets. The 84th Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists, Drury Inn and Suites St. Louis Convention Center, St. Louis, USA, 25-28 March, 2015.
- ② 香田啓貴, Klaus Zuberbuler 「フサオマキザルの警戒音声の『文脈転用』」, 2014年11月1~3日, 第33回日本動物行動学会, 長崎大学
- ③ 西村剛, 香田啓貴, 徳田功, 脇田真澄, 伊藤毅, 「マーモセットにおけるホイッスル様音声の生成メカニズム」, 2014年10月31日~11月3日. 日本人類学会大会 浜松
- ④ Koda, H. Understanding divergence of gibbon songs: past, present, and future studies. International Symposium of Diversity and Conservation of Asian Primates, Bogor, Indonesia. 18-21 August, 2014.
- ⑤ Koda, H., Shibasaki, M., Nagumo, S. Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) spontaneously associate alarm calls with snakes appearing in the left visual field. International Primatological Society XXV Congress, Hanoi, Vietnam, 11-17 August, 2014
- ⑥ Koda, H., Tokuda, I., Oyakawa, C., Nihonmatsu, T., Wakita, M., Masataka, N., Nishimura, T. Formant tuning technique in vocalizations of non-human primates. The 10<sup>th</sup> International Conference for Evolution of Language (EVOLANG10). University of Vienna, Vienna, Austria, 14-17 April, 2014.
- ⑦ 香田啓貴 「霊長類のコミュニケーションの進化 (Evolution of Communication in Primates)」, 2013年9月6-9日, 第29回日本霊長類学会, 日本哺乳類学会 2013年度 合同大会 MPJ2013, 岡山理科大学
- ⑧ 佐藤杏奈, 香田啓貴, 南雲純治, 正高信男 「ニホンザルにおける乳児選好性の検討: 顔・性・年齢・異種の効果」, 2013年9月6-9日, 第29回日本霊長類学会, 日本哺乳類学会 2013年度 合同大会 MPJ2013, 岡山理科大学
- ⑨ 佐藤杏奈, 香田啓貴, Alban Lemasson,

南雲純治, 正高信男 「ニホンザルにおける乳児への視覚的選好性：顔・性・年齢・異種の効果」, 2013年9月14-16日, 第73回動物心理学会大会, 筑波大学  
,  
<http://plaza.umin.ac.jp/~taikai/images/Posterprogram.pdf>

〔図書〕(計0件)

なし

〔産業財産権〕

○出願状況(計0件)

なし

○取得状況(計0件)

なし

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.pri.kyoto-u.ac.jp/sections/ninchi/>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

香田 啓貴 (KODA HIROKI)

京都大学・霊長類研究所・助教

研究者番号：70418763

### (2) 研究分担者

なし

### (3) 連携研究者

なし