

平成 26 年 6 月 2 日現在

機関番号：14401

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23730581

研究課題名(和文)ニホンザルにおける社会ネットワーク構造の分析

研究課題名(英文)The social network structure of a free-ranging group of Japanese macaques

研究代表者

大西 賢治 (Onishi, Kenji)

大阪大学・人間科学研究科・助教

研究者番号：30547005

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円、(間接経費) 1,050,000円

研究成果の概要(和文)：ニホンザルの社会構造をネットワーク分析の手法を用いて分析した。毛づくろいネットワークにおいて、つながりが強いサブグループは血縁グループとほぼ一致していた。また、サブグループ間をつなぐことで集団全体のネットワークの維持に重要な役割を果たしている個体がいることが明らかになった。子ザルは近しい家族とのつながりを通してネットワークに参入するが、その際、同年齢の友達とのつながりを維持することでサブグループ間をつなぐに影響を与えている可能性が示唆された。

研究成果の概要(英文)：We analyzed social structures of Japanese macaques using network analysis methods. In a social grooming network, sub-groups, which were formed by strongly linked individuals, were nearly identical to maternal kin groups. Some individuals, who linked sub-groups strongly, had an important role in the maintenance of the grooming network of the whole group. Immature individuals entered into an adult grooming network through their close kin individuals and also maintained strong links to their peer-friends after they joined an adult network. Such bonds between peer-friends may affect links between sub-groups in a social grooming network.

研究分野：社会科学

科研費の分科・細目：心理学・社会心理学

キーワード：社会構造 ネットワーク分析 毛づくろい 中心性 ニホンザル

1. 研究開始当初の背景

ヒトが形成する複雑な社会がどのように進化してきたのかを考察する上で、ヒトに近縁な霊長類やその他の社会性哺乳類がどのような社会構造を持っているのかを解明することは重要である。霊長類学者は、多くの霊長類種を対象に、個体間交渉を詳細に調べ、霊長類が形成する社会構造を描き出してきた (Berman *et al.* 1997; Nakamichi 1996; Nakamichi & Koyama 2000; de Waal 1996)。これらの研究は霊長類の社会構造に関して多くの知見をもたらしたが、従来の方法では、社会構造を把握するために、統計的処理を行わずに個体間のつながりを可視化した図(ソシオグラム)から直接考察を行ったり、比較的単純な指標(各個体が交渉した個体数など)を用いるしかなかった。しかし、近年、社会科学の分野で社会ネットワーク分析という手法が発展してきた。この分析では、個体間の関係や相互交渉のつながりを社会ネットワークと呼び、個体間の相互交渉を行列として数値的に処理する。この手法を用いれば、より頑健な数理的指標を用いて社会ネットワークの特徴を捉えることが可能であり、時間経過や個体の増減によるネットワークの変化を統計的に比較する事ができる (Croft *et al.* 2008)。また、各個体が社会ネットワークにおいてどの程度中心的な役割を担っているのかや、サブグループ間のつながりの維持にとってどの程度重要かなどを、指標として算出することが可能である (Croft *et al.* 2008)。そのため、ヒト以外の動物の社会ネットワークの分析にもこの手法が適用され始めている (Drewe *et al.* 2009; Flack *et al.* 2006; Flack & de Waal 2007; Lusseau *et al.* 2006; Madden *et al.* 2009; McCowan *et al.* 2008)。

本研究では、近年急速に発展している社会ネットワーク分析を用いて、ニホンザルの社会交渉がどのようなネットワーク構造を形成しており、その構造が成員の変化によってどのような影響を受けるのかを詳細に検討する。また、同様の手法を用い、ネットワークの維持や変化において、どのような個体が重要な役割を果たしているのかについても検討する。本研究では研究1~3として、3つの研究を行う。「研究の目的」の項に各研究の背景と目的を示す。

2. 研究の目的

(1) 研究1「野外ニホンザル集団が形成する社会ネットワークの特徴とその縦断的变化」

霊長類において、毛づくろいは様々な機能を持っており (Schino *et al.* 1998; Zamma 2002)、親和的・協力的な関係の個体間で交換される。そのため、毛づくろいは霊長類の社会関係を把握するための行動指標としてよく用いら

れてきた。

ニホンザルは、非血縁個体よりも血縁個体と親和的な交渉を行う事が多く、サル類の中でも縁者びいきの社会を形成する種に分類される (Flack & de Waal 2004; Thierry 2006)。実際、毛づくろい交渉が血縁個体間に大きく偏ることが多くの研究によって示されてきた (Oki & Maeda 1973; Nakamichi & Shizawa 2003)。しかし、これらの研究は全て、一部の個体もしくは家系毎に分析を行った研究であり、全ての個体を含めた社会ネットワーク全体の構造を分析した研究は存在しない。そこで、研究1ではまず、野外ニホンザル集団の社会ネットワークの構造を最新の分析を用いて明らかにする。

野外で生活するニホンザルの集団では、成員の増減が起こる。このような集団の成員の変化は社会ネットワークを変化させると考えられる。Nakamichi & Yamada (2007)は、ニホンザルの成体メスの毛づくろい関係が10年間でどのように変化したかを調べ、10年後に生存していた成体メスは、10年前に毛づくろい交渉を行っていた個体やその血縁個体を毛づくろい相手として選択していることを示した。この研究は、ニホンザルの社会関係がかなり長期的に続くものであることを示しているが、集団の成員の増減に伴う社会ネットワーク全体の変化を長期的に示した研究は存在しない。そこで本研究では、集団の成員の変化が社会ネットワーク全体に及ぼす影響について縦断的に検討し、個体が社会に与える影響について考察する。

(2) 研究2「ニホンザルの社会ネットワークの維持に重要な役割を果たす個体の特徴」

ニホンザルの集団内での毛づくろいの交換は、血縁個体間に偏っている。しかし、Nakamichi & Shizawa (2003)は、そのような血縁個体に偏った毛づくろいネットワークにおいても、各家系に少なくとも1個体は他の家系の個体と多くの毛づくろいを行う「平等主義的な」個体が存在することを明らかにし、このような個体が大きな集団の維持において重要な役割を担っている可能性を指摘した。また、Flack *et al.* (2006)は、カニクイザルの飼育集団において、他個体同士の争いに介入する警察行動を行う中心的な個体を実験的に取り除くと、集団全体の毛づくろい交渉や遊びのネットワークがより小規模で不安定なものになる事を示し、ネットワークの維持に重要な個体が存在することを示した。

これらの先行研究から、ニホンザルにおいても特定の個体が社会ネットワークの維持に重要な役割を果たしている可能性が考えられる。そこで、研究2ではまず、どの個体が集団のネットワークのつながりに重要な役割を果たしているのかを特定する。

続いて、本研究では、それらの「平等主義的な」個体がどのような特徴を持つのかを検

討する。最新の研究により、アカゲザルの寛容性に MAOA 遺伝子と呼ばれる性格関連遺伝子の多型が影響している可能性が指摘されており(Newman *et al.* 2005)、ニホンザルの同様の遺伝子に多型が存在することが明らかになっている Inoue-Murayama *et al.* 2010)。そのため、ニホンザルの他個体に対する寛容性にも遺伝的基盤が存在するかもしれない。そこで、個体の遺伝的基盤(性格関連遺伝子の型)や、属性(順位、性、年齢)、普段の行動(争いへの介入、利他的傾向の強さ等)が社会ネットワークの維持に影響を与えているのかについて検討する。

(3) 研究 3「子ザルが社会ネットワークに組み込まれる過程とその多様性」

ニホンザルの子ザルは、母ザルのみと交渉する時期を経て、血縁個体や同年齢個体と交渉しはじめ、5-7 歳齢くらいで血縁個体だけではなく非血縁個体を含む成体間の毛づくろいネットワークに組み込まれて行く(Pereira & Altmann 1985; Walters 1987)。Nakamichi (1996)は、ニホンザルの子ザルの 4 歳までの社会関係に母ザルの社会関係が影響している事を示した。また、Yamada *et al.* (2005)は、ニホンザルのみなごは母ザルの社会関係の影響を受けないため、より早く非血縁個体との毛づくろいネットワークに入る事を示した。しかし、子ザルがどのように社会交渉のネットワークを広げて行くのかを、集団全体のデータから縦断的に明らかにした研究は存在しない。Yamada *et al.* (2005)は、母子関係が、子ザルがどのように成体の社会ネットワークに入っていくのかに大きな影響を与えることを示唆している。また、行動レベルでは、母ザルが子ザルに対してどのような子育てを行ったかが子ザルの行動に影響を与えることが示されている(Bardi & Huffman 2002; Maestripieri 2009)。

研究 3 では、まず 子ザルが成体の社会ネットワークに組み込まれる過程を縦断的に明らかにする。次に、子ザルが発達初期に母ザルから受けた養育によって、子ザルが成体の社会ネットワークに入っていく経路が異なるのかを検討する。

3 . 研究の方法

2011 年 10 月から 2014 年 3 月までの期間に、勝山ニホンザル集団(岡山県真庭市)を対象として野外調査を行い、行動データと遺伝子データを収集した。観察開始時点で、勝山集団には、全 143 個体が所属しており、全個体の母系血縁系と生年月日が記録されていた。

社会交渉データ：観察は勝山集団が神庭の滝自然公園内に滞在している間に、走査サンプリング(Martin & Bateson 2007)を用いて行っ

た。報告者は、公園内の決まったルート上を、個体を観察しながら歩いた。1 セッションは 40 分とし、記録項目の行動を行っている個体を発見すれば記録する。記録項目は、毛づくろいとその方向、遊び、身体接触、近接(2m 以内にいること)であった。毛づくろいの記録方法については Nakamichi & Shizawa(2003)を参考に以下のように記録した。ある個体が毛づくろい交渉に参加しているのを最初に発見した時点で、毛づくろい交渉を行っている 2 個体の名前と毛づくろいの方向を記録した。毛づくろい交渉について一度でも名前が記録された個体が含まれる毛づくろい交渉を同一セッション中に発見してもその毛づくろいは記録しなかった。例えば個体 A が個体 B を毛づくろいしている所を記録し、40 分以内に個体 A が C を毛づくろいしているのを発見したとすると、後者のイベントは記録しない。遊びも毛づくろいと同様の方法で記録を行った。身体接触、近接は、個体を最初に発見した時点でその個体の名前、その個体に接触している個体と周囲にいる個体を記録し、接触個体や近接個体がない場合にはいないと記録した。争いへの介入は生起するたびに文脈と個体名を記録した。また、報告者と同一フィールドで研究を行なっている大阪大学大学院人間科学研究科の中道正之教授、山田一憲講師から共同研究として過去に記録された同様の社会交渉データの提供を受けた。

性格関連遺伝子のデータ：個体の遺伝子データは同じフィールドの共同研究者である大阪大学大学院人間科学研究科の山田一憲講師との共同研究データから抽出した。2009 年度から山田氏が中心となって収集した試料を、京都大学野生動物研究センターで分析したデータを使用した。報告者は、2009 年度から試料収集・分析作業を手伝った。Sugiyama *et al.* (1993)の糞収集プロトコルに従って糞を収集し、個体名と収集日時を記録した。糞試料は Marin *et al.*(2001)のプロトコルに従い、DNA を抽出し、冷凍庫に保存した。性格関連遺伝子の候補遺伝子は、MAOA、AR 遺伝子などであった。これらの遺伝子には遺伝的多型が存在するため、収集した DNA 試料から PCR 法を用いて当該の多型領域を増幅し、DNA シーケンサーによって個体の遺伝子型を決定した。この個体間の遺伝子型の違いを分析に用いた。

子ザルが受けた養育行動のデータ：研究 3 では、子ザルが発達初期に受けた養育によって、子ザルが成体の社会ネットワークに入っていく経路が異なるのかを分析するため、子ザルが受けた養育行動のデータが必要となる。このデータは 2005-2008 年度に申請者が収集した 28 組の母子の行動データを使用する。これらのデータは申請者が研究代表者を務めた科研費(課題番号 20・2953 と課題番号

21830062)の援助を受けて収集された。

データの分析：社会交渉データの分析は社会ネットワーク分析(Croft *et al.* 2008)を用いて行った。本研究の分析はUCINET(Borgatti *et al.* 2002)と、R(Ihaka & Gentleman 1996)の sna および igraph パッケージを用いて行った。具体的な分析内容は、研究成果の項に示す。

4. 研究成果

(1) 研究 1「野外ニホンザル集団が形成する社会ネットワークの特徴とその縦断的变化」

研究 1 では、ニホンザルの社会がどのようなネットワーク構造になっているのか、集団の構成個体の変化が社会ネットワーク全体にどのような影響を与えるのかを検討した。

まず、毛づくろいのデータを用いて、密度データを算出し、集団全体のネットワーク内で特につながりが強いサブグループを特定した。毛づくろいのネットワークにおいて、つながりの密度が高いサブグループは母系血縁グループと似通っており、血縁関係がニホンザルの社会構造に最も強い影響を与えていることが示唆された。しかし、その中でも、最も個体数が多い第一位血縁系は、複数のサブグループに分かれていた。個体間の結びつきは血縁関係によって強い影響を受けるが、高密度の結びつきの維持には個体数の限界が存在するようであった。

次に毛づくろいネットワークの時系列変化を分析した。この分析には成体のデータのみを用いた。報告者と共同研究者が収集していた過去のデータ(2005 年から 2010 年)と本研究のデータの一部(2011 年、2012 年)を用いて、隣り合う年の毛づくろいネットワークの特徴、類似度を比較した。集団内の全成体のネットワークを比較すると隣り合う年はランダムにつなかりを配置したコントロールに比べて有意に似通った構造を示した。第一位オスの離脱とサブグループの離脱が集団の毛づくろいネットワークに与える影響を検討した。第一位オスの離脱前後を比較した結果、顕著な影響を検出することができなかった。一方、サブグループが離脱した場合、元々そのサブグループと交渉が多かった他のサブグループが影響を受ける可能性が示唆された。

(2) 研究 2「ニホンザルの社会ネットワークの維持に重要な役割を果たす個体の特徴」

研究 2 では、ソーシャル・ネットワークの維持に重要な役割を担っている個体を特定し、どのような個体が社会の維持に重要なのかを分析する。

研究 1 の分析から、毛づくろいネットワークにおけるサブグループが血縁グループと

似通っていることが明らかになった。そこで、ソシオグラムからサブグループ間のつながりに重要な個体をピックアップした。また、中心性指標(ネットワークでの個体間のつながりの維持に当該個体がどの程度中心的な役割を果たしているかを表す指標)を算出して、集団全体の毛づくろいネットワークの維持への貢献が高い個体とサブグループ内のつながりの維持に貢献が高い個体を特定した。集団全体のネットワークの維持に重要な役割を果たしている個体の中にはサブグループ間のハブになっている個体が含まれていた。しかし、サブグループ間のハブになっている個体とサブグループ内のネットワークの維持に重要な個体はほとんどのサブグループにおいて異なっていた。

研究 2 では、個体の遺伝的基盤、属性(順位、性、年齢)、普段の行動(争いへの介入、利他的傾向の強さ等)が、個体が社会ネットワークの維持に果たす役割に与える影響を分析することを目標としている。2009 年から 2013 年の間に、性格関連遺伝子に関して継続的に糞サンプルを採取し、各候補遺伝子における多型の遺伝子型を個体ごとに決定する作業を進めた。その結果、MAOA 遺伝子について、勝山集団は反復が短いタイプの個体よりも反復が長い個体が多い事が明らかになり、集団内に 2 つのタイプが存在することが確認された。しかし、勝山集団におけるアンドロゲン受容体遺伝子は全て反復が短いタイプであり、集団内に多型が存在しないことが確認された。またオキシトシン受容体遺伝子が候補遺伝子として有用であることが示唆された。現在ほとんどの個体の遺伝子型が決定されており、今後これらの要因が個体の社会ネットワークへの寄与に与える影響の分析を進めていく。

(3) 研究 3「子ザルが社会ネットワークに組み込まれる過程とその多様性」

研究 3 の目的は、未成体が発達に伴ってどのように社会ネットワークに組み込まれていくのかを明らかにすることである。研究 3 に関するデータ量は予定していた量を下回ったが、分析を行う事が可能な量に達した。2012 年までに収集したデータの一部を予備的に分析した結果、子ザルは、3 歳以降に母ザルやきょうだいとのつながりから毛づくろいのサブグループに入り、4-5 歳で母ザルが親しくつながりを維持している個体とのつながりを通してサブグループ内での中心性を上げていることが示唆された。また、血縁個体とのつながり以外にも、同年生まれの子ザル同士とのつながりが 3-4 歳から見られており、これらのつながりが維持されたまま子ザルが成体のネットワークに参入することで、サブグループ間の結びつきが強まる可能性が示唆された。

子ザルが受けた母ザルからの養育行動の

データは、過去のビデオデータを用いてデータ起こしを継続中である。2013年に取得したデータと過去の養育行動のデータが準備でき次第、分析を行い、子ザルが毛づくろいネットワークへ参入する際の個体差を説明する要因を検討する。

本研究の分析で得られたアイデアと過去のデータを合わせて、3つの論文を国際学術雑誌に発表した。毛づくろいネットワークにおける偏りを分析中に得たアイデアを元に、毛づくろいの交換における利己的な利益の影響に関する論文を *Behavioural Processes* に発表した。

また、毛づくろいの交換に関するアイデアを幼児の向社会的行動の分析に応用し、*PLOS ONE* に幼児の間接互惠性に関する論文を発表した。

さらに、本研究と同様の分析を飼育ゴリラのデータに応用し、飼育ゴリラの近接ネットワークに関する論文を *Zoo biology* に発表した。

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3件)

- (1) NAKAMICHI M., ONISHI K., SILLDORF A., & SEXTON P. (2014) Twelve-year proximity relationships in a captive group of Western Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at the San Diego Wild Animal Park, California, USA. *Zoo Biology*, in press, DOI: 未定, 査読有
- (2) KATO-SHIMIZU M.*, ONISHI K.*, KANAZAWA T., & HINOBAYASHI T. (2013) Preschool children's behavioral tendency toward social indirect reciprocity. *PLOS ONE*, 8(8), e70915, DOI: 10.1371/journal.pone.0070915, 査読有 *MK and KO contributed equally to this paper.
- (3) ONISHI K., YAMADA K., & NAKAMICHI M. (2013) Grooming-related feeding motivates macaques to groom and affects grooming reciprocity and episode duration in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behavioural Processes*, 92, 125-130, DOI: 10.1016/j.beproc.2012.11.011, 査読有

[学会発表](計9件)

大西賢治、清水真由子 5・6歳児の向社会的行動の交換に観察者の数が与える

影響、日本人間行動進化学会第6回大会、広島(広島修道大学)、2013年12月7日

大西賢治、桑岡樹、金澤忠博、日野林俊彦 心の理論、語彙量、社会関係が3-4歳児の仲直り行動に与える影響、日本心理学会第77回大会、札幌(北海道医療大学)、2013年9月20日

大西賢治、清水真由子 ヒト幼児の向社会的行動の交換に観察者の数が与える影響、第29回日本霊長類学会大会、岡山(岡山理科大学)、2013年9月7日

清水(加藤)真由子、大西賢治、金澤忠博、日野林俊彦 5-6歳児保育園児における向社会的行動の互惠的なやり取り、日本発達心理学会第24回大会、東京(明治学院大学)、2013年3月

ONISHI K., YAMADA K., & NAKAMICHI M. Grooming-related feeding benefits the groomer: A preliminary study in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). The 24th Congress of the International Primatological Society, 17 August, 2012, Cancun, Mexico

大西賢治、加藤真由子、金澤忠博、日野林俊彦 ヒト幼児における間接互惠性に関わる行動傾向、第28回日本霊長類学会大会、犬山(相山女学園大学)、2012年7月17日

大西賢治、山田一憲、中道正之 毛づくろいに伴う採食が毛づくろいの互惠性や継続時間に与える影響 一野外二ホンザル集団での予備調査報告一、Animal2011(日本動物心理学会、日本動物行動学会、応用動物行動学会、日本家畜管理学会 合同大会)、2011年9月11日

KATO M., ONISHI K., KANAZAWA T., HINOBAYASHI T., & MINAMI T. Preschoolers' behavioral tendency of indirect reciprocity. 15th European Conference on Developmental Psychology, 23-27 August, 2011, Bergen, Norway

大西賢治 子ザルへの他個体の接近が母ザルの子ザルへのモニタリングに及ぼす影響 野外二ホンザル集団における分析、第27回日本霊長類学会大会、犬山(犬山国際観光センター フロイデ)、2011年7月17日

[その他]

- (1) 大西賢治 (2013) 書評「家族進化論」山

極寿一著. 霊長類研究, 29, 24-26, DOI:
<http://dx.doi.org/10.2354/psj.29.009>, 査読
有

- (2) 大西賢治 (2013) 「情けは人の為ならず」
幼児の日常世界で確認. 日本教育新聞,
2013年11月4日付5面

6. 研究組織

(1) 研究代表者

大西 賢治 (KENJI ONISHI)

大阪大学・人間科学研究科・助教

研究者番号：30547005