

Title	カラスのメスは利他的なオスを好むか? : 利他行動の性淘汰説の検証
Sub Title	
Author	宮澤, 絵里(Miyazawa, Eri)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	2017
Jtitle	慶應義塾大学大学院社会学研究科紀要 : 社会学心理学教育学 : 人間と社会の探究 (Studies in sociology, psychology and education : inquiries into humans and societies). No.84 (2017.) ,p.70- 73
JaLC DOI	
Abstract	
Notes	平成29年度博士課程学生研究支援プログラム研究成果報告
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN0006957X-00000084-0070

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the Keio Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

カラスのメスは利他的なオスを好むか？ ～利他行動の性淘汰説の検証～

宮澤絵里

1. はじめに

私たちヒトを特徴づける行動の1つに利他行動がある。利他行動の進化は、血縁淘汰 (Hamilton 1964a, b) や互恵性 (Trivers 1971) という2大理論を中心に研究が進められてきた。しかし、近年、利他行動が異性に“モテる”ことで進化するという、性選択の形質としてこれを説明しようとする理論が提唱、議論されている (Grafen 1990, Roberts 1998)。オスの利他行動によって利益を受けるような配偶システムとして一夫一妻を挙げることができる。特定のオスとメスが長期にわたって繰り返し子育て協力を行うヒトにみられる長期的な一夫一妻は、同理論と親和性が高い。なぜなら、利他性の高いオスは子育てに高い協力性が見込まれ、子育ての成功を高めるからである。

利他性の性選択説は、長期的な一夫一妻における配偶者選択では、メスに選ばれるべくオス同士が利他性を競い、メスはより利他的なオスを好む行動が進化すると考えられる (Roberts 1998)。想定される例としては、より強いオスはより多くの利他行動を示す、あるいは、メスがオスの利他行動に注意を向ける、などがある (宮澤・伊澤2015)。しかし、ヒトを含め、同仮説の実証的な検討はあまり進んでいない。

本研究では、ヒトと類似の長期的な一夫一妻をもつ鳥類カラスを対象とし、他個体の外部寄生虫を取り除く利他行動である「羽繕い」に着目し、同仮説の検討を試みる。ハシブトガラスの若鳥は、優位オスが劣位オスへ一方的に羽繕いを行うことで、オス間の優劣順位を維持していることが示唆されている (伊澤2010)。最上位オスのもっぱら下位個体へ羽繕いを行うが、自らが羽繕を受けることは殆どない。最上位オスの利他的羽繕いに伴う時間とエネルギーのコストは、メスに選ばれることで相殺されている可能性がある (宮澤・伊澤2015)。この可能性が正しければ、オス間の羽繕いは、傍にメスがいる条件下で促進されることが予想される。本研究では、この予想を検証することを目的とし、行動実験を行った。

2. 方法

2-1 被験体および飼育環境

群れ飼育下のハシブトガラス10羽 (オス5羽, メス5羽) を用いた。性別は血中DNAを抽出し、CHD遺伝子に基づいて判定した。群れは、屋外設置された大型飼育ケージ (W 5×L 10×H 3m³) にて飼育された。ケージ内には十分な数のとまり木と水浴用の桶が設置され、餌と水は自由に摂取することができた。実験手続きは慶應義塾大学実験動物委員会による承認を得た (承認番号16058)。

2-2 実験装置

飼育ケージを不透明シートで半分仕切った一方の区画 (W 5×L 5×H 3m³) を実験ケージとして使い、その金網の外に刺激個体を提示するためのケージ (W 86×L 57×H 63cm³) を設けた。刺激ケ-

ジは、実験ケージ内のとまり木に近く、同じ高さになる位置に設置した。

2.3 手続き

オス5羽による2羽の組み合わせ計10組を実験ペアとした。実験ケージ内のペアに、第三者である刺激個体を呈示し、当該ペアの羽繕いが増加するか調べた。各ペア最大6セッションの実験を行い、第1セッションで羽繕いを全く示さなかったペアについては実験を打ち切った。

2015年7月～2016年1月の日常観察による攻撃交渉データをもとに、オス間各組み合わせの勝敗数を算出し、オス5羽の優劣順位を決定した。これにより、実験ペアを優劣順位の組み合わせとして分類した（例：1位-2位ペア）。最下位2羽は同位であったため、いずれも5位とした。

刺激個体として、「メス」、「オス」、「なし」の3条件を設けた。メス条件では、群れ内のメス2羽のいずれか1羽が刺激ケージに導入され呈示された。オス条件では、群れ内の1位オスを除く実験ペア以外のオスいずれか1羽が呈示された。なし条件では、空の刺激ケージが呈示された。

1セッションは60分3試行からなる180分であった。セッション内では3条件が1試行ずつ連続して実施された。各試行の冒頭15分は、刺激個体の導入時間として解析から除いた。なお、セッション内3試行の条件順は、セッション間でカウンターバランスをとった。各個体は1日に1セッションのみ実験に用いられた。

2.4 記録と解析

4台のデジタルビデオカメラ（HDR-CX480, SONY）を異なる画角で設置し、セッション中の実験ペアのとまり木上での行動を全て記録した。録画データをもとに、各ペアについて、優位オスから劣位オスへの羽繕いの回数と累積時間（秒）を試行ごとに計測した。羽繕いが全く起きなかった試行を含むセッションは解析から除外した。羽繕いに対する刺激個体呈示の影響をモデル分析によって調べた。羽繕い回数ならびに継続時間をそれぞれ独立変数とし、刺激条件、ペアの優劣順位、およびそれらの交互作用を従属変数、実験ペア、刺激個体、セッション数、条件順をランダム効果とし、一般化線形混合モデルを適用した。モデル選択は赤池情報量基準（AIC）を用い、AICが最小となるモデルと最適モデルとして選択した。最適モデルに含まれる要因の有意性評価には、Wald統計量を用いた。統計解析にはR 3.1.3のlme4パッケージ（R Core Team, 2015）を使用した。有意水準は0.05とした。

3. 結果

全10組に対し39セッションを実施した。1位-3位、1位-5位を除く8組では、羽繕いが起きない試行が含まれたため解析から除いた。ゆえに以下の結果は、1位-5位ペアの6セッション、1位-3位ペアの5セッション、2組の計11セッションの解析によるものである。

羽繕い回数に対するモデル分析の結果、刺激条件、実験ペアの優劣順位、および、それらの交互作用を全て含むモデルが選択された（ $AIC_{full}=222.7$, $AIC_{null}=238.9$ ）。優劣順位ごとにモデル分析を行った結果、1位-5位ペアでは、刺激条件を含むモデルが選択され（ $AIC_{full}=125.3$, $AIC_{null}=130.9$ ）、かつ、メス条件が他の2条件より有意に高かった（*vs* オス条件, Estimate \pm SE=0.63 \pm 0.25, $z=2.57$, $p<.001$; *vs* なし条件, Estimate \pm SE=1.16 \pm 0.23, $z=5.01$, $p<.001$ ）。一方、1位-3位ペアでは、切片のみモデルが選択され、刺激条件による効果はみられなかった（ $AIC_{full}=103.7$, $AIC_{null}=103.2$ ）。

羽繕いの累積時間に対するモデル分析の結果、刺激条件、実験ペアの優劣順位、および、それらの交互作用を全て含むモデルが選択された ($AIC_{full}=1053.0$, $AIC_{null}=1334.0$)。優劣順位ごとにモデル分析を行った結果、1位-5位ペアでは、刺激条件を含むモデルが選択され ($AIC_{full}=296.7$, $AIC_{null}=298.9$)、かつ、観客なし条件に比べオス条件、メス条件いずれも有意に長かった (オス条件, Estimate \pm SE=0.13 \pm 0.47, $z=2.41$, $p<.03$; メス条件, Estimate \pm SE=1.72 \pm 0.49, $z=3.52$, $p<.001$)。一方、1位-3位ペアでは、切片のみモデルが選択され、刺激条件の効果はみられなかった ($AIC_{full}=696.9$, $AIC_{null}=693.0$)。

4. 考察

全10組の実験ペアのうち、セッション中に一貫して羽繕いを示したのでは1位オスを含む2組であった。これら2組のうち、1位-5位ペアではメス条件で羽繕いが増加し、1位-3位ペアでは変化しなかった。1位-5位ペアの結果は、若鳥オス間の羽繕いがメスへのシグナルとして機能している可能性を部分的ではあるが支持するものである。しかし、それがみられなかった1位-3位ペアの結果は、羽繕いのシグナル機能が文脈や条件依存性である可能性を示すものともいえる。

観客効果が見られた1位-5位ペアでは、羽繕い回数に対するオス刺激の効果はなかった。しかし、累積時間は、オス条件で有意に長かった。これらの結果は、羽繕い1回当たりの時間が長くなったことを反映していると考えられる。1回の羽繕いの継続時間は、羽繕いをする個体が続けるか否かによってのみ決まるものではなく、羽繕いを受ける個体が立ち去るか否かによっても決まる。オス条件で見られた長い時間の羽繕いは、受ける側である劣位オスの反応まで含めた解析が必要である。今後は、羽繕いを受ける個体の反応を分類し、さらに解析する予定である。

1位-3位ペアの羽繕いは、条件間で差がなかった。このペアは、1位-5位ペアに比べ、観客なし条件で羽繕い回数が多かった。このことは、周囲の個体の有無にかかわらず1位オスは、5位オスに対して

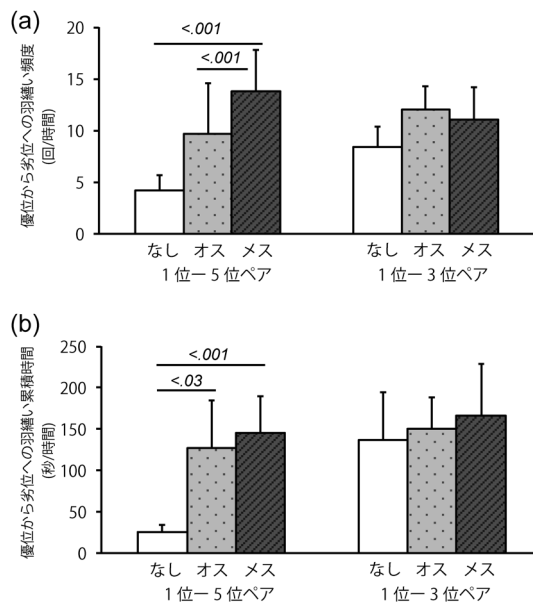


図1 優劣順位と刺激条件による優位オスから劣位オスへの羽繕い回数 (a)、および、累積時間 (b) への影響

より、3位オスに対して多くの羽繕いを行う要因がはたらいっている可能性を示している。1位オスにとって順位に近い3位オスは、最下位の5位オスに比べ、優劣関係を逆転される危険性が高いと考えられる。そうであるならば、1位オスから3位オスへの羽繕いは、メスの存在下だけで増加するのではなく、優劣関係を確認、維持するために一定頻度保たれているのかもしれない。それゆえ、羽繕い回数や累積時間に条件間の差がみられなかった可能性がある。

オス間の羽繕いが優劣順位によって影響を受ける可能性が浮上した以上、シグナル機能を検討するためには、メスが注意を向けるか否かの視点からも実験検討が必要である。今後は、異なる群れのオス間で同じ実験を実施し、結果再現性を確認するとともに、オス間羽繕いにメスが注意を向けるかを調べる予定である。

謝辞

本研究をご支援いただいた慶應義塾大学博士課程研究支援プログラムに深く感謝申し上げます。

引用文献

- Hamilton, W. D. (1964a). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-16.
- Hamilton, W. D. (1964b). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 17-52.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, **46**, 35-57.
- Grafen, A. (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, **144**, 517-546.
- Roberts, G. (1998). Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**, 427-431.
- 宮澤絵里・伊澤栄一. (2015). 鳥類の共感性進化の生態因としての一夫一妻システム: カラスのつがいにおける協力関係の維持と形成. *心理学評論*, **58**, 299-312.
- 伊澤栄一. (2010). ハシブトガラスの群に置ける個体間関係とその行動・認知メカニズム. 樋口広芳・黒沢令子 (編) *カラスの自然史: 系統から遊び行動まで* (pp. 185-199) 北海道大学出版会
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. URL <http://www.R-project.org/>