慶應義塾大学学術情報リポジトリ
Keio Associated Repository of Academic resouces

Title	ハシブトガラスの3個体同時交渉における個体間距離に優劣関係が与える影響
Sub Title	The effects of dominance on inter-individual distance in triadic interactions of large-billed crows, Corvus macrorhynchos
Author	瀬口, 瑛子(Seguchi, Akiko) 伊澤, 栄一(Izawa, Eiichi)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	2020
Jtitle	慶応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.90 (2021.) ,p.47- 62
JaLC DOI	
Abstract	In group living species, social interactions often involve two, three, or more individuals. In social interactions involving three or more individuals, each player should adjust its behavior while simultaneously considering multiple social factors (i.e., dominance ranks) associated with all the participants of the current interaction. Despite the interests in behavioral mechanisms underlying these multiplayer interactions in research regarding human and nonhuman animal behavior, previous studies have investigated the mechanisms in dyadic interactions; however, there has been no experimental study of triadic interactions to date. In this study, we examined the effects of relative dominance ranks on behavioral adjustment of inter-individual distances of large-billed crows (Corvus macrorhynchos), specifically in a triadic interaction paradigm. Three individuals out of five group-housed males, whose dominance ranks were determined prior to the experiment, were given the opportunity to freely interact in an outdoor aviary. Inter-individual distances of two individuals in the trio were measured. Distance distributions of the two individuals in the triadic interaction were compared to the predicted distance distribution, which was simulated by the distance observed in the dyadic interaction of the same individuals. The analysis revealed that when the trio involved the 1st dominant male, the distance between the remaining two males (i.e., middle- and low-rank males) was significantly shorter than the distance predicted by their dyadic interactions, but without any changes to their distances to the 1st dominant male. In contrast, no such change of distance was found in the two individuals when the trio did not include the 1st dominant male. An auto-regression model analysis to clarify the temporal relationship among movements of individuals during interactions suggested that the 1st dominant male's movements strongly influenced the remaining two males' movements with very weak effects of their movements on the 1st dominant male. These results suggest that, in triadic interactions, the 1st dominant male plays a significant role in causing subordinates to be within close proximity, which never occurred in their dyadic interactions.
Notes	論文
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN0006957X-00000090-0047

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.

ハシブトガラスの３個体同時交渉における個体間距離に優劣関係が与える影響

The Effects of Dominance on Inter-individual Distance in Triadic Interactions of Large-billed Crows, *Corvus macrorhynchos*

瀬口瑛子*・伊澤栄一**

Akiko Seguchi and Eiichi Izawa

In group living species, social interactions often involve two, three, or more individuals. In social interactions involving three or more individuals, each player should adjust its behavior while simultaneously considering multiple social factors (i.e., dominance ranks) associated with all the participants of the current interaction. Despite the interests in behavioral mechanisms underlying these multiplayer interactions in research regarding human and nonhuman animal behavior, previous studies have investigated the mechanisms in dyadic interactions; however, there has been no experimental study of triadic interactions to date. In this study, we examined the effects of relative dominance ranks on behavioral adjustment of inter-individual distances of large-billed crows (*Corvus macrorhynchos*), specifically in a triadic interaction paradigm. Three individuals out of five group-housed males, whose dominance ranks were determined prior to the experiment, were given the opportunity to freely interact in an outdoor aviary. Inter-individual distances of two individuals in the trio were measured. Distance distributions of the two individuals in the triadic interaction were compared to the predicted distance distribution, which was simulated by the distance observed in the dyadic interaction of the same individuals. The analysis revealed that when the trio involved the 1st dominant male, the distance between the remaining two males (i.e., middle- and low-rank males) was significantly shorter than the distance predicted by their dyadic interactions, but without any changes to their distances to the 1st dominant male. In contrast, no such change of distance was found in the two individuals when the trio did not include the 1st dominant male. An auto-regression model analysis to clarify the temporal relationship among movements of individuals during interactions suggested that the 1st dominant male's movements strongly influenced the remaining two males' movements with very weak effects of their movements on the 1st dominant male. These results suggest that, in triadic interactions, the 1st dominant male plays a significant role in causing subordinates to be within close proximity, which never occurred in their dyadic interactions.

* 慶應義塾大学社会学研究科博士課程２年／日本学術振興会

** 慶應義塾大学文学部

Key words : triadic interaction, dominance relationship, affiliative relationship, social bond, inter-individual distance
キーワード：3 個体交渉，優劣関係，親和的関係，社会的絆，個体間距離

はじめに

ヒトを含む社会性動物の群れでは, 食物や配偶者などの資源をめぐり, 個体同士が対立する。この対立の解決策として, 個体間では，攻撃交渉を介した闘争や, 宥和交渉を介した協力が生じる (Aureli & de Waal, 2000; Krause & Ruxton, 2000)。成員が固定された群れ社会では，2 個体間における攻撃や宥和交渉にみられる量的あるいは質的な特異性にもとづく「関係性（relationship）」という概念が用いられ (Hinde, 1976; Hinde, 1983)，様々な文脈における各成員の社会行動の調節要因として検討されてきた。

優劣関係 (dominance relationship) や親和的関係 (affiliative relationship) または社会的絆 (social bond) は，群れを形成する動物の行動調節に強く影響する関係性として，ヒトを含む様々な動物で検討されてきた。優劣関係とは, 2 個体の繰り返し闘争に対して, 勝敗が一方の個体に偏る場合に定義される (Drews, 1993)。闘争は, 典型的には, 一方の個体の攻撃ディスプレイに対し, 他方の個体が服従ディスプレイをすることで決着し, 前者が勝者, 後者が敗者となる。優劣関係が形成されると，当該 2 個体間に激しい攻撃交渉が生じることなく闘争が決着する。ゆえに, 優劣関係は, 不要な闘争を回避し, 闘争に伴うコストや怪我のリスクを下げる機能がある (Huntingford & Turner, 1987; Clutton-Brock & Packer, 1995; Sherratt & Gibbons, 2013)。親和的関係は, 2 個体間に非攻撃的な宥和交渉が繰り返される場合に定義される。宥和交渉に用いられる行動としては, 他個体への毛繕い (allogrooming, allopreening) や, 他個体との接近状態を維持する行動 (spatial proximity) などを挙げることができる。親和的関係は, 優位個体から攻撃を受ける確率の低下（寛容性; tolerance） (Streck et al., 1997) など，優位個体と劣位個体との間に生じる緊張状態を減弱する機能や, 繁殖成功度の上昇などの利益 (Silk, et al., 2003) が示唆されている。

一方で，群れにおける個体間交渉は必ずしも 2 個体間で生じるとは限らない。3 個体以上の個体が恒常的に同じ空間を利用するような群れ生態においては，3 個体以上が 1 つの交渉事態に同時に参加するような機会がしばしば生じることが予想される。実際に，そのような群れ生態をもつ霊長類を中心に，3 個体が同時に参加する交渉が多数報告されてきた（Harcourt & de Waal, 1992; de Waal & Tyack, 2003）。霊長類の群れにおける闘争場面では，“同盟 (alliance) ・連合 (coalition)” と呼ばれる複数個体の連携が知られているが，このような同盟・連合同士が対峙する交渉事態の観察報告は多く，まさに 3 個体以上による交渉事態の好例といえる (Packer, 1977; Bercovitch, 1988; Harcourt & de Waal, 1992; Chapais, 1995; Cords, 1997; Aureli & de Waal, 2000)。このような 3 個体以上による交渉事態は，ヒト以外の霊長類だけでなく，他の哺乳類（食肉目, Zabel et al., 1992; Holekamp et al., 2007; 鯨類, Conner et al., 1992, 1999; Yamamoto et al., 2020）や鳥類 (Harcourt, 1992; Emery et al., 2007; Fraser & Bugnyar, 2012) でも報告されている。ヒトにおいても研究されている。例えば，Strayer & Noel(1986) は，未就学児 15 人程度のグループ内で観察された攻撃行動の生起パターンを解析し，3 人以上による同時的あるいは連鎖的交渉が，グループ内の優劣順位が形成された上で生じることを示唆している。これらの先行研究から，ヒトを含む社会性動物において，3 個体以上が恒常的に同じ空間を利用するという条件に加え，構成個体間に優劣順位が形成されるという条件が，3 個体以上の交渉事態とそのような交渉事態における個体

の行動調節能力をもたらす生態学的な背景となっていることが推察される。

ヒトを含む動物の群れ生態において，3個体以上が同時参加する交渉が報告されているものの，そのような交渉において各個体の行動がいかなる要因によって調節されているのかは，これまで検証されていない。2個体による攻撃交渉は，先述したように，当該2個体間の優劣関係に従って攻撃や服従行動が調節されるが，3個体による同時交渉となると，2個体交渉がいわば3組同時に生じる事態となる。そのような交渉事態では，各個体は一方の個体に対して行動を調節しながら，同時並行的に，もう一方の個体に対しても行動調節をしなければならない。3個体による同時交渉において，そこに含まれる複数の2個体間で生じる行動が，2個体のみの交渉における行動と同じにように調節されるか否かは自明ではない。例えば，ある個体は，一方の個体との行動調節を優先し，他方の個体との行動調節を全く行わないような，行動を調節する対象を選択する，あるいは，重みづける可能性が考えられる。3個体以上による交渉は，野外および飼育下の行動観察研究から，2個体間交渉の単純な延長ではないことが指摘されてきたものの (Sherratt & Gibbons, 2013)，実験的な検討は行われていない。

3個体による同時交渉においてどのような行動調節がなされているのかを検討するためには，それを検出するのに適した行動指標が必要であるが，その1つとして個体間の物理的距離を挙げることができる。先述したような複数個体が恒常的に同じ空間を利用し，個体間に優劣順位などの様々な関係が形成されている動物種では，個体の移動に伴って個体間距離が動的に伸縮変化するため，各個体は，接近する相手との関係に応じて，その空間に留まるか移動するかの意思決定にしばしば迫られる。このような他個体との距離に基づく行動調節は，例えば，生理学者 Cannon（1915）が “fight-or-flight” と表現し，天敵などの恐怖刺激の接近に対する個体の反応が生起しやすい空間範囲（range）としてその重要性が指摘されている。

ヒトには，他者が近づくことで不快情動が惹起される一定の傍身体空間の範囲（パーソナルスペース）があり，個体間の距離が動的な個体間相互作用の重要な要因になっていることが，古くから指摘されている（Hall, 1966; Sommer, 1969; Hayduk, 1983）。近年では，他者の接近に対する反応が，扁桃体などの情動関連の脳領域を基盤としていることも明らかになっている（Kennedy et al., 2009）。さらに，画像技術を用いた近年の実験研究では，接近してくる相手の表情が怒り顔の場合には，同じ相手が笑顔やニュートラル顔で接近してくる場合に比べ，被験者のパーソナルスペースが広がることが判明している (Cartaud et al., 2020; Ruggiero et al., 2017)。パーソナルスペースが相手の表情によって変化するということは，個体同士が動的に相互作用する事態において，個体間距離は固定されたものではなく，同一の相手であっても文脈によって柔軟に変化することを示している。

ヒト以外の動物における個体間距離については，Hall（1966）によって自然環境下における重要性が論じられてたものの，これに着目した先行研究は極めて少ない。Furuichi（1983）は，霊長類の観察研究において，劣位個体は優位個体から距離をとることで攻撃を回避することを記述しているが，劣位個体がどのように優位個体との距離を調節しているのかという動的側面には着目していない。小笠原・大津 (1983) は，ゴールデンハムスター（*Mesocricetus auratus*）5個体を，複数の小部屋から構成されるケージ内で長期飼育し，優劣順位が空間利用に与える影響を調べた。1位個体から他の4個体への攻撃がしばしば生じ，これら4個体は1位から離れた小部屋を利用するようになったが，互いに接近することもなかった。この研究は，個体の空間配置に着目しているものの，1位メスと他1個体という2個体間の相互作用に着目するにとどまっている。最も興味深いのは，扁桃体を実験的に損傷したアカゲザル

（*Macaca mulatto*）を対象とした，実験ケージ内での 2 個体間の社会交渉を調べた研究である（Emery et al., 2001）。Emery らは個体間距離にも着目しており，非損傷個体間に比べ，扁桃体損傷個体は非損傷個体に対して近い距離をとることが報告されている。この研究結果は，ヒトにおける扁桃体損傷者のパーソナルスペースが顕著に狭いことと類似するものである。このような Emery らの興味深い研究も，2 個体間交渉にとどまっており，ヒト以外の動物を対象としたこれまでの研究では，3 個体以上の交渉事態における個体間距離を調節する行動メカニズムは検討されてこなかった。

本研究では，社会性鳥類であるハシブトガラス (*Corvus macrorhynchos*) を対象に，3 個体が同時に交渉する実験課題を設け，個体間の距離を行動指標とし，3 個体間の距離調節に互いの優劣関係が与える影響を検討した。ハシブトガラスは，3 個体交渉の行動メカニズムを調べるのに適した動物モデルである。同種を含めたカラス類は，成員がゆるやかに固定された離合集散型社会と呼ばれる群れ生態をもち，3 個体以上が恒常的に同じ空間を利用する条件を備えている。さらに群れ内では，優劣関係や親和的関係が形成されることも報告されている。個別飼育下のハシブトガラスを用いた 2 個体対戦実験では，対戦した 2 個体間に明瞭かつ安定した優劣関係が形成されることが判明している（Izawa & Watanabe, 2008)。飼育群れを対象とした観察研究では，8～10 個体の間に直線的な優劣順位が形成されることも明らかになっている（Miyazawa et al., 2020）。ミヤマガラス (*C. frugilegus*) の飼育群れにおいては，つがいを形成していない非血縁個体間で，相互羽繕いを介した親和的関係が示唆されている（Emery et al., 2007)。さらに，3 個体による交渉も報告されている。ワタリガラス (*C. corax*) では，親和的関係をもつ 2 個体は，他個体との闘争において協力することが報告されており，3 個体以上による同時交渉事態の例といえる（Fraser & Bugnyar, 2012）。さらに，そのような親和関係をもつ個体間では，一方の個体が第三者個体から攻撃を受けると，直ちに，他方の個体が当該個体へ羽繕いなどの宥和行動を行うことも報告されており，これも 3 個体による交渉への関与とみなすことができる (Fraser & Bugnyar, 2010)。これらカラス類における先行研究は，3 個体以上が恒常的に同じ空間を利用し，優劣順位をもつという社会生態条件を備えている鳥類カラス属にも，3 個体交渉事態における行動調節能力をもつことを示唆しているが，霊長類における先行研究も含め，その行動メカニズムを実験的に検証した研究はない。

本研究では，ハシブトガラスのオスを対象に，3 個体交渉における行動メカニズムを明らかにすることを目的とし，3 個体交渉事態における個体間距離の調節行動に，優劣順位が与える影響を調べた。個別飼育のハシブトガラスを対象に 2 個体対面課題を用いた先行研究において，オス間の個体間距離は，初対面時には互いに直接攻撃行動を行うために瞬間的な接近が生じるが，対面を繰り返すことで優劣関係が形成されるにつれ，次第に離れ，劣位個体は優位個体からの攻撃を避け一定の距離をとるようになることが報告されている（Takeda & Izawa, 2016）。この知見もとに，本研究では，オス間の交渉における優劣関係の影響を調べるための行動指標として，個体間の距離に着目した。優劣順位が形成されたオスを用い，3 個体が同時交渉する実験事態を設け，そこにおける各 2 個体間の距離が，2 個体のみの交渉事態における個体間距離と比べ，どのように異なるのかを比較検討した。さらに，飼育群れの観察研究において，1 位オスの攻撃性が際立って高く，群れ内において，餌だけでなく止まり木などの空間利用の優先権をもつことが報告されている（伊澤，2010）。この知見を踏まえれば，同一空間内に 1 位オスが同居する条件としない条件とで，他の下位オスの空間内での位置取りが異なってくることが予想される。それは他個体との間で調節される距離として反映されるはずである。このような予想にもとづ

き，参加する3個体に，1位オスが含まれる条件と含まれない条件とを設け，1位オスの同居による個体間距離の調節行動への影響について検討した。

本研究では，実験課題として設けた3個体交渉事態における個体間距離の調節行動について，2つの分析を行った。1つは，3個体交渉事態における個体間距離調節の空間利用の側面を検討するものである。具体的には，3個体交渉事態で生起した個体間距離の累積頻度分布に着目し，それらに対して1位オスの同居／非同居が与える影響を比較検討した。もう1つは，3個体交渉事態における個体間距離調節の動的側面を検討するものである。具体的には，3個体交渉事態における各個体の経時的な移動（動き）に着目し，互いの移動がどのように影響し合っているのかを各個体の移動の時系列データを用いて分析し，1位オスの移動が同じ空間内にいる他個体の移動に与える影響を検討した。これら2つの分析を用いて，個体間距離の調節が上述したように1位オスに対して重みづけられるという予想を検証する形で，3個体交渉事態における個体間距離の行動学的な調節メカニズムを検討した。

1．方法

1.1．被験体

ハシブトガラスのオス5個体を本実験に用いた。これらのオスは，メス5個体を合わせた計10個体の群れとして，実験ケージとは異なる屋外飼育ケージにて飼育されていた。実験で用いたオス5個体間の優劣順位（1～5位）は，日常観察データから同定済みであった。性別判定は血液からDNAを抽出し，CHD遺伝子にもとづいて行った(Fridolfsson & Ellegren, 1999)。これらの飼育個体は，関東一円の様々な地域で巣立ち後1年齢にて捕獲され，つくば市に設置された屋外飼育ケージ（5m×10m×高さ3m）内で飼育された。実験実施時の年齢はいずれの個体も3年齢であった。飼育ケージ内には十分な量の餌と水が常に提供され，いずれの個体も自由に摂取することができた。本実験味かかる飼育および実験手続きは，慶應義塾大学動物実験委員会による承認を得て行われた（承認番号#16058）。

1.2．3個体交渉課題による行動実験

装置　実験は，飼育ケージに隣接して設置された屋外ケージ（縦2.5m×横1.6m×高さ2m；図1および図2，以下実験ケージと記す）にて，2017年3月～2017年9月に実施した。実験ケージ内の高さ90cmの位置に，目盛り付きの止まり木が30cm間隔で碁盤目上に設置されており，被験体がこの上を移動することで個体間の距離が2次元平面上で計測できるようにした。実験ケージ内での被験体の行動を記録するために，ケージ外にビデオカメラ(HD-CX535, SONY)2台が設置されていた。実験ケージ内には水が提供された。

条件　本実験では，3個体交渉条件と，それに対する個体間距離の予測値を得るための2個体交渉条件を設けた。3個体交渉条件については，「1位オスを含む群」と「1位オスを含まない群」それぞれ3群ずつ設けた（表1）。2個体交渉条件については，これらの6群に含まれる2個体の組み合わせ計10組を設けた。

手続き　各被験体を実験ケージに馴化させた後，本実験を行った。馴化は，各個体に対して1試行30分間を5日間行なった。これによって，各個体における運動量はほぼ安定し，馴化成立とみなした。本実験では，2個体条件の各組および3個体条件の各群に対して5試行ずつ，1試行30分間，実験ケージ内で個体同士を自由に交渉させた。試行開始は，2個体ないしは3個体の被験体が1分間隔で実験者に

表 1. 実験に使用した個体群

1 位オスを含む群	1 位オスを含まない群
1 位・2 位・3 位	2 位・4 位・5 位
1 位・2 位・5 位	2 位・3 位・5 位
1 位・4 位・5 位	3 位・4 位・5 位

よりケージに順次導入され，最終個体が導入された 1 分後の時点とした。試行中の被験体の行動はビデオによって記録された。被験体は 1 日に 1 試行あるいは 2 試行に参加し，2 試行に参加する場合は試行間間隔を 3 時間以上あけた。ただし，同一の組あるいは群については 1 日 1 試行のみ実施した。各試行におけるケージへの被験体の導入順は，組み合わせ，あるいは群ごとに 5 試行間でカウンターバランスをとった。

個体の位置および個体間距離の計測　1 試行 30 分のうち，開始直後と終了直前の 5 分ずつを除いた 20 分間のデータを分析とした。ビデオ映像から，止まり木平面上の各個体の位置座標を 5 秒ごとに抽出した。したがって 1 試行における各個体の位置データとして 242 フレームの位置座標時系列データが抽出された。抽出した位置座標データから個体間の距離を算出した。

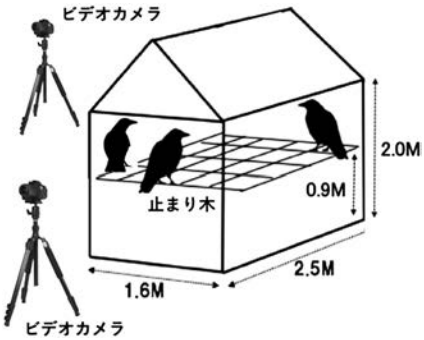

図 1. 実験ケージの模式図.

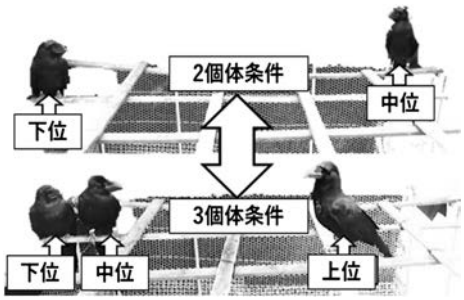

図 2. 行動実験課題の様子.

1.3. 分析

個体間距離の分析

3個体条件における個体間距離の特異性を調べるために，当該3個体群を構成する2個体の（2個体条件下における）実測交渉データを用い，仮想的に3個体交渉をシミュレーションすることで3個体交渉条件の予測データを生成し，実測データとの比較を行った。

3個体交渉のシミュレーションの概略を一例として図3に示した。例えば，個体A, B, Cから構成される3個体群における「BとCの個体間距離の予測値」を算出するために，「A，B」「A，C」2組の2個体交渉における実測データを用いた。「A，B」および「A，C」それぞれの実測データプールから時系列および試行を加味せず無作為に1フレームずつ抽出し，抽出フレームにおける個体BおよびCの座標から個体間距離を算出した。これを5試行分2420フレーム繰り返すことで，A, B,C群におけるB－C個体間の距離の予測値として，同群3個体条件におけるB－C間距離の実測値と比較した。A－B，A－Cについても同様に予測値を算出することで実測値と比較した。一般に，このような経験的統計手法はブートストラップ法と呼ばれる (Efron, 1979)。BとCが共にAと対峙する場合に，BとCがそれぞれ単独でAと対峙する場合と比較して特異な距離調節がみられるのかを調べるためには，同一の相手Aとの距離をBとCが引き継ぐと仮定した場合の距離を予測値とする必要がある。一方，BとCのみで交渉する2個体条件における実測値との比較では，BとCそれぞれとAとの距離が考慮されない。従って，「A，B」「A，C」2組の2個体交渉における実測データを用い，個体A, B, Cから構成される3個体群における「BとCの個体間距離の予測値」を算出し，それを実測値と比較した。

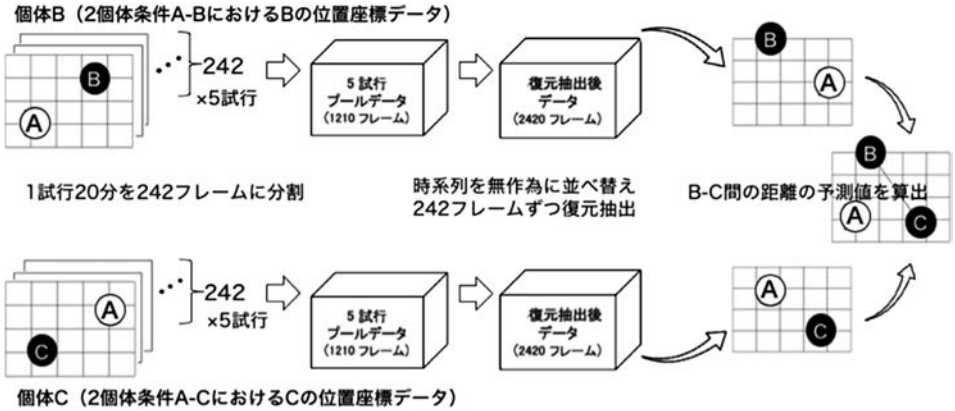

図3. 2個体条件の実測距離データから3個体間の予測距離を算出するシミュレーションの手順（3個体A, B, Cグループにおける BC 間の距離を予測する場合）.

実測データと予測データの比較には，当該2個体間の5試行分のデータを用いた個体間距離の頻度分布についてアンダーソン・ダーリング検定（以下，AD検定）を適用した。AD検定は，分布の裾野に対して高い感度をもつノンパラメトリック検定である (Anderson & Darling, 1952; Stephens, 1974)。解析には統計解析ソフトウェアR ver. 3. 4. 4(R Development Core Team, 2017) の kSamples Ver. 1. 2–8 パッケージを使用した。

個体の移動に関する時系列分析

時間経過に伴う 3 個体それぞれの移動が互いにどの程度影響しているのかを調べるために，多変量の時系列分析に用いられるベクトル自己回帰モデル (Vector Auto Regressive Model；VAR モデル；Sims, 1980) を用いて，上位・中位・下位の各個体の動きの時系列的変化をモデル化し，個体間の相互作用を Granger 因果性検定によって評価した。

VAR モデルは，ある時点での個体の移動を，過去の自身の移動および他個体（2 個体）移動を用いて表現するモデルである。3 個体交渉事態における 2 条件のデータを対象に，1 試行内での各個体の位置座標データ（242 フレーム／試行）を 5 秒ごとに抽出し，フレーム間の移動距離を算出した。これによって得られた各条件における試行内での 3 個体それぞれの移動距離に関する時系列データに対して，下記の VAR モデル分析を適用した。モデルに含まれる系列数は後述するモデル選択によって決定したが，例えば，3 個体を y, x, z の t 期の移動を 1 期のみ遡った $t-1$ 期によって説明する VAR モデルは次式のように表現される。

$$\begin{cases} y_t = c + {}_{11}y_{t-1} + {}_{12}x_{t-1} + {}_{13}z_{t-1} + \varepsilon_{1t} \\ x_t = c + {}_{21}y_{t-1} + {}_{22}x_{t-1} + {}_{23}z_{t-1} + \varepsilon_{2t} \\ z_t = c + {}_{31}y_{t-1} + {}_{32}x_{t-1} + {}_{33}z_{t-1} + \varepsilon_{3t} \end{cases}, \quad \begin{pmatrix} \varepsilon_{1t} \\ \varepsilon_{2t} \\ \varepsilon_{3t} \end{pmatrix} \sim W.N.(\Sigma)$$

（c は定数，ε は誤差項，W.N. はホワイトノイズの略）

$$\Sigma = \begin{pmatrix} \sigma_1^2 & \rho\sigma_1\sigma_2 & \rho\sigma_1\sigma_3 \\ \rho\sigma_1\sigma_2 & \sigma_2^2 & p\rho\sigma_3 \\ \rho\sigma_1\sigma_3 & \rho\sigma_2\sigma_3 & \sigma_3^2 \end{pmatrix} \qquad \rho = Corr(\varepsilon_{1t}, \varepsilon_{2t}, \varepsilon_{3t}) \qquad (\sigma \text{ は分散})$$

本解析では，ある時点の移動距離を 100 期遡って（t-100）を説明するモデルから，期数を減少させたモデルを逐次作成し，赤池情報量基準（AIC）が最小となるモデルを最適モデルとして採用した。

VAR モデル解析によって得られたモデルを用い，個体間の相互作用を評価するために Granger 因果性検定による分析を行った。さらに，その時間変動を評価するためにインパルス応答関数による分析を行った。以上の分析は統計解析ソフトウェア R ver. 3. 4. 4(R Development Core Team, 2017) を用いた。VAR モデルの構築には vars パッケージ ver. 1. 5-3 の VARselect 関数を使用し, Granger 因果性検定には同パッケージの causality 関数，および，インパルス応答関数の導出には irf 関数を使用した。

2. 結果

個体間距離の調節

3 個体交渉条件における個体間距離の実測値と，2 個体交渉条件から推定した予測値を図 4 に示した。各群の交渉に参加した 3 個体を，飼育群れ内における優劣順位をもとに，相対順位として「上位・中位・下位」と表記した。3 個体条件における「上位と中位」および「上位と下位」の個体間距離は，上位が 1 位オスか否かによらず，実測値と予測値との間に有意差はなかった（AD 検定，n.s.）。しかし，上位が 1 位オスの群では，「中位と下位」の個体間距離の実測値が予測値よりも有意に短かった（$AD = 2.96$, $df = 4$, $p < .01$）。一方，上位が 1 位オスではない群では，中位と下位の個体間距離に実測値と予測値との差はなかった（AD 検定，n.s.）。これらの結果は，1 位オスの同居下では中位と下位の距離が縮み，中位と下位の接近が生じたことを示す。

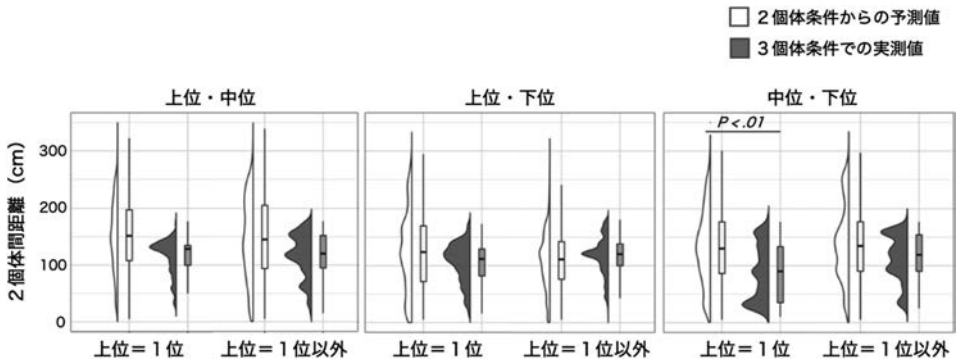

図 4.　各２個体間距離の確率密度分布と箱ひげ図．優劣組み合わせ，および上位個体の順位ごとにデータをまとめて図示した．箱，箱内の黒線，ひげ部分はそれぞれ，四分位範囲，各群の中央値，95%分位範囲を示す．すべての３個体条件において，中位・下位個体は各々，上位との距離を２個体条件と同様に保った．一方，１位オスがいる３個体条件では，中位・下位間で保たれる距離が顕著に短縮した．

個体の移動に関する時系列分析

各群５試行のデータをもとに，１位を含む群と含まない群それぞれについて，３個体の移動距離を説明する３変量 VAR モデルについて，AIC によるモデル選択の結果，７時点まで遡るモデル（以下 VAR(7) と記す）が最適モデルとして採択された。

VAR(7) モデルに基づいて行った Granger 因果性検定の結果を，１位を含む群と含まない群に分けて図５にまとめ，統計値を表２と表３に示した。１位を含む群における個体の移動は，１位から中位，中位から下位の方向のみに有意な影響が見られた（図５，表２）。しかし，１位オスを含まない群では，個体の移動はいずれの方向においても影響が見られなかった（図６，表３）。これらの結果は，１位は中位の移動に影響を与え，１位の同居下においてのみ中位は下位の移動に影響を与えることを示唆する。しかし，１位がいない状況では，３個体の移動は互いに影響しないことを示唆する。

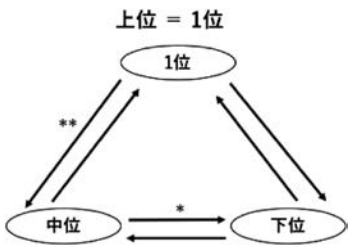

図 5.　３個体グループにおける Granger 因果性の関係（上位＝１位のグループ）．１位は中位の移動に影響を与え，１位が同居する条件下でのみ中位は下位の移動に影響する．有意な差がみられた個体間およびその方向性にのみアスタリスクを付した．詳細は表２を参照のこと．

表 2.　上位が１位の３個体グループに対する Granger 因果性検定の結果

方向性	F	p	p 調整後
上位 → 中位	3.22	0.00	0.00**
中位 → 上位	1.52	0.11	0.33
上位 → 下位	1.07	0.30	0.91
下位 → 上位	4.70	0.03	0.09
中位 → 下位	3.68	0.01	0.04**
下位 → 中位	2.33	0.07	0.22

$^{*}p < .05$, $^{**}p < .01$

得られた VAR(7) モデルを用いたインパルス応答関数による分析を行った。上位・中位・下位の３個体それぞれの回帰式の誤差項に当該個体の移動距離１標準偏差分の正の変化を与えたときの当該個体お

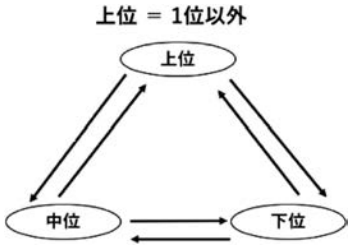

図 6. 3 個体グループにおける Granger 因果性の関係（上位＝ 1 位以外のグループ）．1 位が同居しない条件下では，3 個体の移動は互いに影響しない．有意な差がみられた個体間およびその方向性にのみアスタリスクを付した．詳細は表 3 を参照のこと．

表 3. 上位が 1 位以外の 3 個体グループに対する Granger 因果性検定の結果

方向性	F	p	p 調整後
上位 → 中位	1.21	0.27	0.80**
中位 → 上位	0.86	0.60	1.80
上位 → 下位	2.10	0.04	0.12
下位 → 上位	0.83	0.56	1.69
中位 → 下位	1.96	0.06	0.17**
下位 → 中位	0.70	0.67	2.01

$^{*}p < .05$, $^{**}p < .01$

よび他の 2 個体への影響を，インパルス応答関数として評価した（図 7，8）。1 位を含む群では，1 位の回帰式の誤差項に変化を与えると，中位のインパルス応答値が 10〜20 秒後に増加したが（図 6a 中段），下位の応答値には変化が生じなかった（図 7a 下段）。同じモデルにおいて，中位の回帰式の誤差項に変化を与えると，下位のインパルス応答値が 10〜30 秒後に増加したが（図 7b 下段），1 位の応答値には変化が生じなかった（図 7b 上段）。同様に下位に変化を与えても，1 位および中位の応答値に変化は生じなかった（図 7c 上段，中段）。

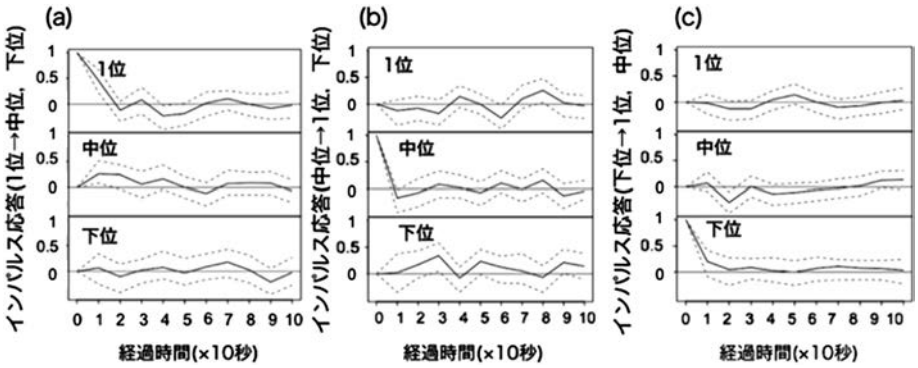

図 7. 各個体の移動距離を仮想的に上昇させたときの他個体の移動距離の動向（上位＝ 1 位のグループ）．横軸は時間経過を，縦軸はインパルス応答を示す．実線は推定されたインパルス応答を，点線はブートストラップによる 95%信頼区間を示す．

1 位を含まない群においても，各個体の回帰式の誤差項に同様の変化を与えたが，他個体の応答値に変化は生じなかった（図 8a, b, c）。

これらの結果は，1 位は中位の移動に影響を与え，1 位の同居下においてのみ中位は下位の移動に影響を与えることを示唆する。さらに，これらの影響は 10〜30 秒程度で生じることを示唆する。一方，1 位が同居しない状況下では，3 個体の移動は互いに影響しないことを示唆する。

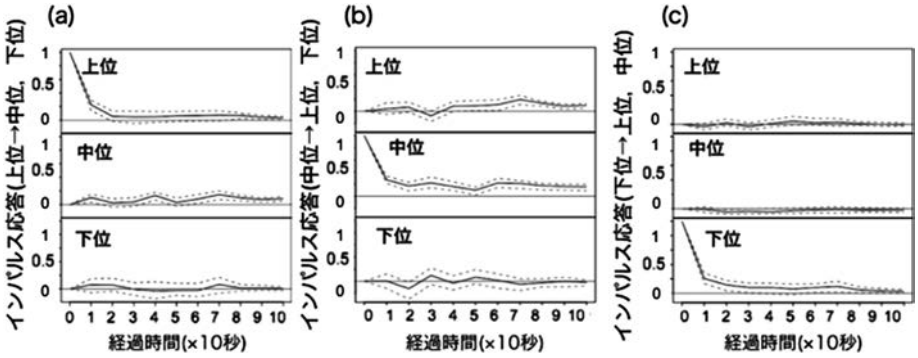

図 8. 各個体の移動距離を仮想的に上昇させたときの他個体の移動距離の動向（上位＝1位以外のグループ）．横軸は時間経過を，縦軸はインパルス応答を示す．実線は推定されたインパルス応答を，点線はブートストラップによる 95%信頼区間を示す．

3. 考察

本研究では，優劣順位をもつハシブトガラスのオスを対象に，3個体交渉における個体間距離の調節に優劣順位が与える影響を調べた。あらかじめ順位関係が決定されたオス3個体を1つの実験ケージ内に同居させ，個体間距離の頻度分布およびその時系列的変化を計測し，同居個体に1位オスが含まれる条件と含まれない条件の間で比較した。解析の結果，1位が同居することで，中位と下位の2個体間の距離が，当該2個体のみの条件から予想される距離に比べ，有意に短縮した。つまり，1位の同居が，他の2個体を接近させる要因となっていることを示唆する。時系列を加味して個体の移動を解析した結果，3個体交渉事態における1位個体の動きは，同居する他の2個体の動きに10〜30秒の範囲で連鎖的に影響を与えていることが示唆された。

個体間距離の頻度分布を用いた分析において，1位同居条件下で生じた中位・下位2個体の接近は，偶発的な現象とは考えにくい。なぜなら，中位・下位の2個体のみの条件において観察された個体間距離を3個体交渉下でも保つことは，1位個体も含む3個体を頂点とする三角形の位置取りをとれば，物理的に可能であったからである。それにも関わらず，中位・下位個体はそれぞれ1位との距離を保ちながら，お互いの距離を縮め接近したことは，中位・下位個体は能動的に互いに接近したと考えられる。

この結果は，本研究で用いた中位・下位個体の行動学的な特異性で説明できるものとは考えにくい。Takeda & Izawa (2016) は，カラスのオス2個体を自由交渉させてこれを繰り返す2個体対面課題を用い，繰り返し対面を経て優劣関係が形成されるとともに，劣位個体が優位個体から一定程度離れた距離をとるようになり，優劣個体間には空間的な排他性・反発性が生じることを示唆している。本研究で用いた中位個体と下位個体は，相対的な2者の関係としてはそれぞれ優位と劣位と定義されるが，2個体条件において互いに一定の距離を保つという Takeda & Izawa (2016) らの結果が再現されている。このことからも，本研究における中位個体と下位個体は，そもそも互いに接近し合うような特異な関係を持っていたわけではなく，Takeda & Izawa (2016) らの指摘するような空間的な排他性・反発性が生じていたと考えらえる。したがって，本研究において見出された1位同居条件における中位・低位個体の接近は，1位の同居によってもたらされた影響であると考えられる。

個体の移動についての時系列分析の結果，1位の移動は中位の移動に影響を与えたが，下位の移動に

強くは影響していなかった。一方，下位の移動には中位の移動が影響していた。これらの結果は，1 位の接近に対して下位が中位のいる場所に近づいたのではなく，1 位の接近によって中位が下位のいる場所に近づいたことを反映している可能性が高い。しかし，本研究の VAR モデル解析に組み込んだ変数は，個体の移動量のみであり移動方向ではなかったため，それぞれの個体がどの位置に移動したのかということまでは明らかにできていない。今後の課題として，移動方向を変数として組み込んだ VAR モデル分析を行い，この点を明らかにする必要がある。

本研究で用いた時系列分析の手法には問題点やそれに伴う限界もある。特に Granger 因果性検定は，しばしば時系列的に生じた事象間の因果関係の評価に用いられるが，本研究が対象とした行動や実験設定に照らせば，3 者間の時系列的関係として解釈することの問題に注意する必要がある。そもそも同検定は二変量間の関係を評価するための検定である。対象を 3 変量以上に拡張させると，各 2 変量間の関係を個々に評価できるものの，2 変量の関係に第 3 の変量がどの程度媒介しているのかについては評価することができない。それゆえ，本研究で 3 個体に対して適用した検定結果は，各 2 個体間の影響を評価してはいるものの，3 個体間に生じているであろう連鎖的な因果関係までは評価できない。したがって，本分析によって得られた「1 位から中位」「中位から下位」への影響（図 6）を，「1 位の移動に対して中位が移動し，中位の移動に応じて下位が移動した」という時系列として解釈することはできない。

しかしながらこの問題は，インパルス応答分析を用いることである程度は克服されている。インパルス応答分析は，VAR モデル分析から得られたモデルを用いたシミュレーションにすぎないが，1 個体が移動（応答）した場合の，他の 2 個体の移動への継時的な影響を評価している。図 7 の結果にある通り，1 位個体の移動はまず中位の移動をもたらし，それに続いて下位の移動が生じている。同条件で中位を移動（応答）させた場合でも，下位の移動が生じる。一方で，1 位が同居しない条件では（図 8）このような影響はみられない。これらの VAR モデル解析による個体間の時系列的な相互作用の結果は，Granger 因果検定の結果と符合していることから，「1 位の移動に対して中位が移動し，中位の移動に応じて下位が移動した」という解釈が最も整合すると考えられる。ただし，VAR モデル分析の回帰行列式に導入する行動データの時間単位は任意であり，本研究における VAR モデルから得られた結果は，5 秒単位で 3 個体の移動を並べたとき検出された相互作用である。本研究で用いた 5 秒の時間単位は，事前分析において，個体が動かず静止しているために同じ座標データが繰り返し抽出されるノイズデータを避けるために採用した単位である。しかし，5 秒よりさらに短い時間単位を用いて時系列分析を行うことで，個体間相互作用のパターンは同じ結果が得られても，1 位の移動に対する他個体の反応潜時をより詳細に評価できるかもしれない。この点は，行動調節をより詳細なメカニズムを調べる上で，今後さらなる検討が必要である。

本研究で見出された 1 位同居条件における中位・下位 2 個体の接近は，上位・中位・下位という順位差で構成されながらも 1 位を含まない条件では生じなかった。この結果は，本研究における当初の予想を支持するものであり，3 個体交渉において，中位・下位個体による個体間距離の調節行動は 1 位オスに対して重みづけられて行われることを示唆する。中位や下位個体の距離調節行動が 1 位オスに対して特異的に向けられる要因は何か，すなわち，1 位オスのいかなる行動特異性が要因になっているのかは明らかではない。要因の 1 つとして，攻撃性の高さを挙げることができる。集団飼育下のハシブトガラスでは 1 位オスの攻撃頻度が最も高い（Izawa & Watanabe, 2008; 伊澤, 2010）。しかしながら，本研究で用いた個体間順位の決定方法では（de Vries, 1998），個体の攻撃性の程度を定量化した相対尺度を構

成できていない。今後は，近年広がりつつある個体の勝敗履歴を加味したElo法（Albers & de Vries, 2001）などを用いて，群れ内の個体の攻撃性を相対尺度化し，1位オスと他のオスとの攻撃性を定量比較することで，1位オスの行動学的な特異性を明らかにする必要がある。

本研究における「1位の同居」という設定条件では，1位を含む3個体が同じ空間に同時に存在していた。しかし，自然状況下の群れでは，1位とその他の個体は常に傍にいるとは限らない。1位は直接的あるいは直ちに接近し触れることが出来ない距離にいる場合もあり，他個体にとっては視覚的に確認できる程度の状況や，あるいは，1位が他個体から見えない場所にいる状況では，他個体は音声情報のみで1位の存在を確認する場合もありうる。本研究でみられた1位の同居による中位・下位個体間の接近が，1位が視覚的に確認できるが中位・下位と接触できない条件，あるいは，1位の音声のみ提示される条件において，本研究結果と同様に生じるのか否かを比較検討することは今後の課題である。このような更なる比較検討を行うことで，3個体交渉事態における機能・操作的な傍身体空間の大きさや，文脈や感覚情報に応じた傍身体空間の動的変化を明らかにすることができる。

本研究は3個体交渉における1位オスのもつ影響を明らかにしただけでなく，そのような交渉を介して中位・下位のオス2個体間の接近が生じるという興味深い現象を見出した。2個体間の親和的関係（あるいは社会的絆）が何を契機にどのような過程を経て形成，維持されるのかについては，母子や雌雄つがい関係を対象として行動および生理メカニズムの解明が進んでいるものの（Kikusui et al., 2006; 菊水，2018），同性間の親和的関係についての解明は進んでいない。本研究において1位オスを介した中位・下位オス2個体間の接近現象は，親和的関係あるいはその基盤要素としての接近が，必ずしも当該2個体の交渉のみによって形成されていくものとは限らず，短期的な現象としては，第3者個体を介した交渉によって生じることを例示している。このような3個体交渉がもたらす2個体間の短期的な接近は，これが長期に繰り返されることで接近状態が安定的に維持され，親和的関係に発展していくという仮説を立てることができる。しかし，現時点でこの仮説を支持する根拠はなく，今後，実験的な検討が必要である。

この仮説を検討する具体的な行動実験としては，例えば，1位オスの同居条件の3個体交渉を繰り返し，中位・下位の短期的な接近を繰り返し生起させることで，中位・下位のみの2個体状況下において接近が見られるか，または個体間距離が短縮するか調べることである。第3者個体を介して2個体の接近が促進され，親和的関係へと発展する例は，マカクザルで報告されている (Dunbar, 1984; Kuester & Paul, 2000; Paul et al., 2000; Kalbitz et al., 2017)。オス-仔-オス交渉 (male-infant-male interaction; MIMIs) と呼ばれる3個体間の交渉では，劣位オスが仔ザルを連れて優位オスに接近することで，本来は優劣による反発的・排他的な作用が伴う2個体においても毛繕い交渉が生起しやすくなる。仔の存在によって優位オスの攻撃性が減弱され，仔が離れた後も優位からの攻撃が生じにくくなるため毛繕いへと至りやすいと考えられている。さらに，この交渉を長期的に繰り返したオス個体間では，親和的関係が形成されやすいことも判明している。本研究において中位と下位の接近を促進したのは，仔ではなく1位オスである点でMIMIsとは質的に異なるものの，第3者を介した2個体間の接近である点で共通しており，その繰り返しによって親和的関係へと発展する可能性は十分考えられる。

霊長類や鯨類などの社会性動物では，同性間の親和的関係があることが知られているが（de Waal & Tyack, 2003），どのような要因によって促進され，どのような行動過程や生理メカニズムを介してそれが形成されるのかは解明されていない。個体間の親和的関係あるいは社会的絆に関する従来の多くの研

究は，母子個体間やつがい個体間の絆形成を検討したものである。同性間の親和的関係に関する研究は，霊長類などの特定の動物種を対象として，個体間の交渉パターンなどの行動学的記述にとどまっている。本研究でみられた 1 位個体を介した中位と下位の接近が，親和的関係に発展することが明らかになれば，同性間（オス間）の親和的関係は，従来的な 2 個体間の交渉という視点を超えて，群れ内で同じ空間や資源を利用する複数の個体間の攻撃や宥和交渉を契機としてうみだされる，いわば，群れ内における個体間の関係形成の動態に迫ることができるかもしれない。同性間の親和的関係が，母子やつがいと同様のストレス緩衝機能をもつのか (Kikusui et al., 2006; 菊水，2018)，あるいは，その生理基盤としてのオキシトシンやバソプレッシンなどが介在するのか（Beery, 2019) など，同性間の親和的関係は個体レベルにおいても解明すべき課題が山積している。本研究は，3 個体同時交渉における個体間の距離調節の行動メカニズムを明らかにしただけでなく，この課題を中位・下位 2 個体間における長期的な関係形成の仮説へと発展させる糸口を見出した。本研究での 3 個体交渉課題を応用することで，社会性動物における親和的関係の行動や生理メカニズム，さらには，群れ内において様々な関係が形成される巨視的動態にまで迫ることができるかもしれない。

謝辞

本研究は，科学研究費補助金 16H06324，20H01787，19J22654，慶應義塾大学次世代研究プロジェクトの支援を受けた。また，本研究で用いた VAR モデル解析は，研究室のメンバーである盛田一孝さんの紹介によって知ることができました。この場をお借りして御礼申し上げます。

引用文献

Aureli, F., & de Waal, F. B. M. (2000). *Natural conflict resolution*. Berkeley: University of California Press.

Albers, P. C. H., & de Vries, H. (2001). Elo-rating as a tool in the sequential estimation of dominance strengths. *Animal Behaviour*, *61*, 489–495.

Anderson, T., & Darling, D. (1952). Asymptonic theory of certain “goodness of fit” criteria based on dtochastic processes. *The Annals of Mathematical Statistics*, *23*, 193–212.

Beery, A. K. (2019). Neuroendocrinology of group living. *Hormones and Behavior*, *107*, 67–75.

Bercovitch, F. B. (1988). Coalitions, cooperation and reproductive tactics among adult male baboons. *Animal Behaviour*, *36*, 1198–1209.

Cannon, W. B. (1915). *Bodily changes in pain, hunger, fear, and rage*. New York: Appleton-Century-Crofts.

Cartaud, A., Ott, L., Iachini, T., Honoré, J., & Coello, Y. (2020). The influence of facial expression at perceptual threshold on electrodermal activity and social comfort distance. *Psychophysiology*, *57*, 1–13.

Chapais, B. (1995). Alliances as a means of competition in primates: evolutionary, developmental, and cognitive aspects. *Yearbook of Physical Anthropology*, *38*, 115–136.

Clutton-Brock, T. H., & Paker, G. A. (1995). Punishment in animal societies. *Nature*, *373*, 209–215.

Conner, R. C., Smolker, R. A., & Richards, A. F. (1992). Dolphin alliances and coalitions. In: Harcourt, A. H., & de Waal F. B. M.(eds.) Coalitions and alliances in humans and other animals. Oxford: Oxford University Press, pp. 415–443.

Conner, R. C., Heithaus, R, M., & Barre, L. M. (1999). Superalliance of bottlenose dolphins. *Nature*, *371*, 571–572.

Cords, M. (1997). Friendships, alliances, reciprocity and repair. In: Whiten, A. & Byrne, R. W. (eds.), Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 24–49.

de Waal, F. B. M., & Tyack, P. L. (2003). *Animal social complexity*. Cambridge: Harvard University Press.

de Vries, H. (1988). Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review.

Animal Behaviour, *55*, 827–843.

Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour*, *125*, 3–4.

Dunbar, R. I. M. (1984). Infant-use by male gelada in agonistic contexts: agonistic buffering, progeny protection or soliciting support? *Primates*, *25*, 28–35.

Emery, N. J., Capitanio, J. P., Mason, W. A., Machado, C. J., Mendoza, S. P., & Amaral, D. G. (2001). The effects of bilateral lesions of the amygdala on dyadic social interactions in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behavioral Neuroscience, 115*, 515–544.

Emery, N. J., Seed, A. M., von Bayern, A. M., & Clayton, N. S. (2007). Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *362*, 489–505.

Efron, B. (1979). Bootstrap Methods: Another look at the Jackknife. *The Annals of Statistics*, *7*, 1–26.

Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2010). Do ravens show consolation? Response to distresses others. *PLoS ONE*, *5*, e10605.

Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2012). Reciprocity of agonistic support in ravens. *Animal Behaviour*, 83, 171–177.

Fridolfsson, A. K., & Ellegren, H. (1999). A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite bieds. *Journal of Avian Biology*, *30*, 116–121.

Furuichi, T. (1983). Interidividual distance and influence of dominance feeding in a natural Japanese macaque troop. *Primates*, *24*, 445–455.

Hall, E. T. (1966). *The hidden dimension*. Garden City: Doubleday.

Hayduk, L. A. (1983). Personal space: Where we now stand. *Psychological Bulletin*, *94*, 293–335.

Harcourt, A. H. (1992). Coalitions and alliances: are primates more complex than non-primates. In: Harcourt, A. H., & de Waal F. B. M.(eds.) *Coalitions and alliances in humans and other animals*. Oxford: Oxford University Press, pp 445–471.

Harcourt, A. H., & de Waal, F. B. M. (1992). Coalitions and alliances in humans and other animals. Oxford: Oxford University Press, pp. 357–389.

Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships, and social structure. *Man*, *11*, 1–17.

Hinde, R. A. (eds.). (1983). A conceptual framework. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Oxford: Blackwell Scientific.

Huntingford, F., & Turner, A. (1987). *Animal Conflict*. London: Chapman & Hall.

Holekamp, E., Sakai, S. T., & Lundrigan, B. L. (2007). Social intelligence in the spotted hyena (Crocuta crocuta). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *362*, 523–538.

伊澤栄一 (2010). ハシブトガラスの群れにおける個体間関係とその行動・認知メカニズム（第 12 章）. カラスの自然史（樋口広芳，黒沢令子 編）札幌：北海道大学出版会，pp. 185–199.

Izawa, E.-I., & Watanabe, S. (2008). Formation of linear dominance relationship in captive jungle crows (*Corvus macrorhynchos*): Implications for individual recognition. *Behavioural Processes*, *78*, 44–52.

Kalbitz, J., Schülke, O., & Ostner, J. (2017). Triadic male-infant-male interaction serves in bond maintenance in male Assamese macaques. *PLoS ONE*, *12*, e0183981.

Kennedy, D.P., Glascher, J., Tyszka, J. M., & Adolphs, R. (2009). Personal space regulation by the human amygdala. *Nature Neuroscience*, *12*, 1226–1227.

菊水健史 (2018). 群れの機能と「安心」の神経内分泌学. *動物心理学研究*, *68*, 1–9.

Kikusui, T., Winslow, J. T., & Mori, Y. (2006). Social buffering: relief from stress and anxiety. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biology Sciences*, *361*, 2215–2228.

Krause, J., & Ruxton, G. D. (2000), Living in Groups. Oxford: Oxford university Press.

Kuester, J., & Paul, A. (2000). The use of infants to buffer male aggression. In: Aureli, F., & de Waal, F. B. M. (eds.) *Natural conflict resolution*. Berkeley: University of California Press.

Miyazawa, E., Seguchi, A., Takahashi, N., Motai, A., & Izawa, E.-I. (2020). Different patterns of allopreening in the same-sex and opposite-sex interactions of juvenile large-billed crows (*Corvus macrorhynchos*). *Ethology*, *126*, 195–206.

小笠原信一郎・大津起夫（1983）. ゴールデンハムスターにおける社会的優劣関係と個体間距離. *動物心理学年報*, *33*, 85–95.

Packer, C. (1977). Reciprocal altruism in *Papio Anubis*. *Nature*, *265*, 441–443.

Paul. A., Preuschoft, S., & van Schaik, C. P. (2000). The other side of the coin: infanticide and the evolution of affiliative male-infant interactions in Old World primates. In: van Schaik, C. P., & Janson, C. H. (eds.) *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press., pp. 269–292.

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ruggiero, G., Frassinetti, F., Coello, Y., Rapuao, M., Cola, A. S., & Iachini, T. (2017). The effect of facial expressions on peripersonal and interpersonal spaces. *Psychological Research*, *81*, 1232–1240.

Sherratt, T. N., & Gibbons, M. M. (2013). Models of group or multi-party contests. In: Hardy, I. C. W., & Briffa, M. (eds.) *Animal Contests*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 33–46.

Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*, *302*, 1231–1234.

Sims, C. A. (1980). Macroeconomics and reality. *Econometrica*, *48*, 1–48.

Sommer, R. (1969). Personal Space: The Behavioural Basis of Design. Englewood Cliffs: Prentice Hall.

Stephens, M. (1974). EDF statistics for goodness of fit and some comparisons. *Journal of the American Statistical Association*, *69*, 730–737.

Strayer, F. F., & Noel, J. M. (1986). The prosocial and antisocial functions of preschool aggression: an ethological study of triadic conflict among young children. In: Waxler, C. Z., Cummings, E. M., & Iannotti, R. (eds.) *Altruism and aggression: Biological and social origins*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 107–131.

Streck, F. H. M., Watts, D., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*, 291–309.

Takeda, K., & Izawa, E.-I. (2016) Learning of inter-individual space in social dominance formation of crows. *The 39th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society*, *Abstract*, 156.

Yamamoto, C., Ishibashi, T., Kashiwagi, N., & Amano, M. (2020). Functions of post-conflict bystander affiliations toward aggressors and victims in bottlenose dolphins. *Scientific Reports*, *10*, 3776.

Zabel, C. J., Glickman, S. E., Frank, L. G., Woodmansee, K. B., & Keppel, G. (1992). Coalition formation in a colony of prepubertal spotted hyenas. In: Harcourt, A. H., & de Waal, F. B. M. (eds.) Coalitions and alliances in human and other animals. Oxford: Oxford University Press, pp. 1–19.