ハト集団における社会的順位の尺度化¹

大阪市立大学 山口哲生²・伊藤正人・佐伯大輔・大西佑佳

Scaling social order in pigeons

TETSUO YAMAGUCHI, MASATO ITO, DAISUKE SAEKI and YUKA ONISHI
Osaka City University

Abstract The present study investigated a dominance hierarchy and its stability in a group of pigeons under a food competing situation. When a trial started, a feeder lamp was lit and one food pellet was delivered into a cone-shaped tray where a pair of pigeons (dyad) competed against each other. A pigeon that ate the food pellet was a winner of that trial. Each pair of pigeons competed in 30 trials. Thirty-five weeks after the first determination of the social ranking, it was re-determined to assess its stability. The results showed that in the first determination, except one pair of pigeons, a linear hierarchy was formed among the group of pigeons. In the second determination, the highest- and lowest-ranking subjects were the same as the first determination, however, the subjects whose social orders were moderate changed their ranking. Nevertheless, the correlation between the first and the second determination was relatively high. In conclusion, the social ranking of the group of pigeons was stable over the period of time. Moreover, the social ranking predicted by the BBS (Batchelder, Bershad, & Simpson) method highly correlated with actual dominance observations. Overall, the BBS method was a suitable procedure to identify an appropriate ranking of a group of pigeons.

Keywords : dominance hierarchy, pigeon, BBS method, ranking, social order

同種個体の集団（群れ）内には、通常、個体間の優劣を示す社会的順位（social order）が存在する。動物が群れで生活することの利点は、敵への防御力の向上や採餌効率の上昇などが挙げられる。また、群れの中に順位が存在することの利点は、集団内の

不要な闘争を減少させることであると考えられる（Wilson, 1975）。

一般に、社会的順位は、直線的、または直線的に近いことが想定される（de Vries, 1998）。直線的順位とは、最上位の個体が他のすべての個体に対して優位であり、第2位の個体は、最上位以外のすべての個体に対して優位であり、第3位以降の個体もこれに従う場合をいう。例えば、Schjelderup-Ebbe（1922）は、ニワトリ（*Gallus domesticus*）の群れを2～3週間観察することによって、個体Aは個体Bと個体Cをつつき、個体Bは、個体Cをつつき、個体Cはどの個体もつつかないという直線的順位を見出した。

囚人のジレンマゲームに代表されるようなゲーム理論に基づく社会的相互作用の研究では、社会的順位が個体の選択行動（例えば、協力行動や裏切り行動）に大きく影響することを示唆しているものもあ

1. 本実験は、大阪市立大学動物実験委員会の承認（承認番号8）を得た上で実施された。
本研究は、平成17-19年度文部科学省科学研究費補助金基盤研究（C）課題番号17530530（研究代表者：伊藤正人）による研究成果の一部である。
2. Correspondence: Tetsuo Yamaguchi, Department of Psychology, Osaka City University, 3-3-138 Sugimoto, Sumiyoshi, Osaka City, 558-8585, Japan
(email: yamaguc@lit.osaka-cu.ac.jp)

Published online in J-STAGE: July 25, 2008
doi: 10.2502/janip.58.2.1

る（伊藤・佐伯・仲道・山口，2006）が，他の研究（Clements & Stephens, 1995；Stephens, McLinn, & Stevens, 2006；Stevens & Stephens, 2003）ではこの要因を必ずしも考慮していない。しかし，社会的順位が動物の行動へ影響を及ぼすことは多くの研究（e.g., Giraldeau & Caraco, 2000）で示されているので，今後，社会的相互作用の研究を進めていくうえでは，個体間の社会的関係を定量的に求める方法を検討しておく必要があると考えられる。

一般に，順位は，2個体が対戦したときの勝敗に基づき決定される（Drews, 1993）。心理学では，個体間の優劣関係から集団内の順位を尺度化する場合，サーストンの一対比較法（Thurstone, 1927）がよく用いられる。しかし，一対比較法では，データに欠損値がある場合や，個体間の勝敗がつかない場合は尺度化をおこなえないという欠点がある。一方，生物学の分野で頻繁に用いられるBBS（Batchelder, Bershad, & Simpson）法（Jameson, Appleby, & Freeman, 1999）では，データに欠損値がある場合や個体間の勝敗がつかない場合でも，集団内の順位を間隔尺度として定量化できる。BBS法で求められた尺度値は，1）すべての対戦における勝ち数の割合（勝率），2）すべての対戦における負け数の割合（負率），3）他の個体の尺度値により決定されるものである。こうして求められた尺度値のより大きい個体がその集団内で優位であることを示す。

BBS法では，以下の式を用いて順位の尺度化をおこなう。まず，各個体の総対戦数と勝ち数の合計から，各個体の尺度値を求める。

$$s(a_i) = \alpha (2W_i - N_i) / 2N_i \quad (1)$$

ただし， $s(a_i)$ は各個体の尺度値， $\alpha (= \sqrt{2\pi})$ は定数， W_i は個体 a_i の合計勝ち数， N_i は対戦回数の合計である。次に，(2)式を用いて，個体 a_i が対戦した各個体の尺度値の平均を用いて最終的な尺度値， $s'(a_i)$ を求める³。

$$s'(a_i) = [2(W_i - L_i) / N_i] + Q_i \quad (2)$$

ただし， L_i は個体 a_i の合計負け数， Q_i は(1)式より求められた個体 a_i が対戦した各個体の平均尺度値である。

Appleby (1983) は，雄のアカシカ (*Cervus elaphus* L.) 68頭からなる集団を3ヶ月半観察して順位の尺

度化をおこなった。68頭すべてが総当たりした場合は，2278対戦が行われるが，実際に観察された対戦数は646対戦であった。観察された対戦データに，BBS法を適用した結果，得られた尺度値の大小関係と観察された個体間の優劣関係はおおむね一致しており，BBS法により算出された尺度値を用いて個体間の優劣関係を尺度化できることが示された。このように，自然観察場面では，集団に属するすべての個体が対戦するわけではなく，集団に属する個体のうち，実際に対戦が観察された個体対のデータからこれらの個体の順位を求めることが一般的である。

個体対の勝敗をもとに順位を求める際は，以下の点を考慮する必要がある。まず，観察データを用いる場合は，個体ごとの対戦回数（観察回数）が異なり，通常，順位が低い個体は，順位が高い個体に比べて対戦数が少なくなる傾向にある（Masare & Allee, 1934）。また，観察データからでは，集団を形成するすべての個体対の対戦データを得ることは不可能である。さらに，自然観察場面では，対戦の持続時間や対戦状況（例えば，周りに他個体が存在するか否か）も対戦ごとに異なると考えられる。先に述べたように，BBS法を用いることで，データに欠損値がある場合でも尺度化をおこなうことは可能であるが，集団内の個体の順位をより正確に求めるには，各個体対の対戦数，対戦時間，対戦状況を等しくした総当たり戦をおこない，その勝敗データに基づいて社会的順位の尺度化をおこなう必要がある。

心理学の行動実験に頻繁に用いられるハト (*Columba livia*) の社会的順位を調べた数少ない研究の一つにMasare & Allee (1934) がある。彼らは，集団で飼育された14個体のハト（雄7個体，雌7個体）の順位を，3ヶ月間調べた。最初の1ヶ月は雄雌それぞれ異なるケージで飼育された。次の1ヶ月間は交配期にあたり雄雌同じケージで飼育された。そして最後の1ヶ月は，再び雄雌それぞれ異なるケージで飼育された。個体間の優劣関係は，食事に見られるつつき行動を指標とした。2個体間の対戦において，一方の個体がつつかれることにより後退したならば，その対戦において，その個体は劣位であるとした。その結果，雌集団の順位は，交配期間前は，21対中16対で順位は安定していたが，交配期間中は，6対で順位に逆転が見られた。全期間を通しては，21対中10対で，順位は安定していた。順位に逆転は，特に個体間の勝敗に大きな差がない場合に多く見られたが，交配期間前には最下位だった個体が，交配期間後は最上位となることもあった。一方，雄集団における順位は，交配期間前は，21対中17対で順位は安定していたが，交配期間中は，5対で順位に逆転が見られた。全期間を通しては，21

3. 原著では，(1)式，(2)式ともに，左辺に $s(a_i)$ を用いているが，本論文では，区別を明確化するために，それぞれ， $s(a_i)$ ， $s'(a_i)$ とする。

対中15対で順位は安定していた。

Masure & Allee (1934) の研究から、まず、ハト集団に比較的直線的な順位が存在することが示された。しかし、ここで示された順位は時間の経過とともに逆転する場合があります、必ずしも安定的なものであるとはいえない。また、彼らも指摘しているように、順位の低い個体は対戦数が少ない傾向にあった。自然に発生する個体間の相互作用を観察するだけでは、個体間の対戦回数や対戦時間などを統制することが不可能なため、集団内の順位を正確に求められるか否かに関しては疑問が残る。さらに、彼らは、個体対の勝敗のみを測定することに留まり、順位の尺度化をおこなっていない。

本研究は、餌を取り合う実験場面を用いて、雄のハト集団における社会的順位の尺度化とその安定性を検討する。具体的には、実験で使用するすべての個体が総当たりする実験場面を用いて、各対戦における対戦時間や対戦状況を統制したうえで、雄のハト集団の順位を尺度化することを試みた。また、順位の安定性を調べるために、最初に順位測定をおこなってから、35週間後に再び順位測定をおこなった。

方 法

被験体 キー一つつき反応を用いた様々な実験経験のある雄のハト (*Columba livia*) 7 個体を用いた (Table 1)。被験体の体重は、1 回目の順位測定から 2 回目の順位測定が終了するまで、実験外給餌により自由摂食時の80%に維持した。実験中は Bio Serve 社の20mgハト用餌ペレットを、また、ホームケージでは配合飼料を与えた。

Table 1. Age (year) and weight (g) of each subject.

Subject	Age (year)	Weight (g)
9463	11	341
9212	13	443
0399	2	367
9467	11	382
9607	9	408
9636	9	331
9681	9	401

被験体は、実験時間以外は、巣箱が設置されたホームケージ (2.5m×2.5m×2.2m) で他の実験に用いられた雄ハト 8 個体と一緒に飼育され、自由に水、塩土、ボレー粉を摂取することができた。実験室の照明は、朝 7 時から夜 19 時まで点灯していた。被験体には、個体識別のため、緑、赤、黄、青、茶、ピ

ンク、黒の着色をした。動物の飼育は米国国立衛生研究所 (NIH) のガイドラインに基づきおこなった。

本実験では、15個体で集団飼育された個体のうち、7 個体のみの順位を調べた。自然場面では、実際に相互作用があった個体対のみの勝敗から順位づけを行うことが一般的である (Appleby, 1983)。本実験においても、ある特定の実験に用いた 7 個体のみの総当たり対戦の成績からこれらの 7 個体の順位の尺度化をおこなった。

装置 正八角形 (W500mm) を 8 分割した小部屋 (H320mm×W230mm) からなる実験箱を用いた。実験箱中央上部には給餌装置 (Coulbourn 社製 H14-22M-20) が設置されており、8 つの小部屋の中央に位置するすり鉢状の餌場へ餌ペレットを呈示した。また、餌場上部にはランプが取り付けられていて、餌呈示時には点灯した。各小部屋には餌場へ通じる開口部 (H120mm, W45mm) が設けてあり、被験体はそこから頭部を出すことで餌場に呈示された餌ペレットを摂取することができた。

餌場上部に設置された小型カメラ (Sony 製 CCD-MC100) で被験体が餌を摂取する様子を録画した。実験の制御には、Microsoft Visual Basic 6.0 によるプログラムを用いた。

手続き すべての個体対が一度ずつ対戦する総当たり戦をおこなった。2 個体のハトを実験装置に入れ、試行が開始されると、報酬期となり、餌場のフィードランプが点灯した。フィードランプが点灯してから 3 秒経つと餌ペレット 1 個が餌場に呈示された。呈示された餌を摂取した被験体をその試行での勝者とした。報酬期中に被験体が餌ペレットを食べなかった場合は、その試行における対戦は引き分けとした。1 セッションは 30 試行であった。1 試行は 10 秒間の報酬期と 10 秒の試行間隔の計 20 秒であった。各個体につき、1 日 1 対戦おこなった。

このような総当たり戦を 35 週間後に再び行い、順位の安定性を調べた。なお、2 回の順位測定の間には、7 個体を対象にゲーム理論に基づく社会的相互作用の実験がおこなわれた。順位の尺度化には BBS 法を用いた。(1)式、(2)式を用いて、引き分けを除く対戦回数、勝ち数、負け数の合計をもとに尺度値を算出した。

結 果

Table 2 に 1 回目の順位測定における各個体対の勝数と BBS 法より求められた尺度値 (s) を示した。表中の数値は 30 回の対戦中、行の個体が列の個体に勝った回数を示す。また、括弧内の数値は引き分けの数を示す。1 回目の対戦結果を見ると、まず、

9463はすべての個体に勝ち越した。また、9607は9463を除くすべての個体に、9467は9607と9463を除くすべての個体に対して勝ち越していることがわかる。9681が9636に、9636が0399に勝ち越したことを除けば、ほぼ直線的な順位が示されたといえる。

Table 3に2回目の順位測定における各個体対の勝敗数とBBS法より求められた尺度値(s)を示した。2回目の対戦結果を見ると、まず、9681は、1回目の対戦結果で勝ち越していた9636を含むすべての個

Table 2. Number of wins and scale scores estimated by the BBS method for each pigeon in the first determination of the social order. Numbers of ties are shown in parentheses.

	9463	9607	9467	0399	9636	9212	9681	s
9463		26(4)	22(8)	30(0)	25(5)	27(3)	30(0)	1.816
9607	0(4)		7(18)	26(3)	29(0)	23(4)	28(2)	0.950
9467	0(8)	5(18)		12(8)	28(2)	16(6)	28(2)	0.578
0399	0(0)	1(3)	10(8)		1(5)	22(5)	27(3)	-0.383
9636	0(5)	1(0)	0(2)	24(5)		27(3)	2(0)	-0.594
9212	0(3)	3(4)	8(6)	5(3)	0(3)		26(4)	-0.808
9681	0(0)	0(2)	0(2)	0(3)	28(0)	0(4)		-1.173

Table 3. Number of wins and scale scores estimated by the BBS method for each pigeon in the second determination of the social order. Numbers of ties are shown in parentheses.

	9463	9212	0399	9467	9607	9636	9681	s
9463		21(9)	26(3)	7(17)	15(8)	23(7)	26(4)	0.590
9212	0(9)		6(17)	20(10)	16(11)	21(9)	18(4)	-0.085
0399	1(3)	7(17)		7(17)	21(7)	20(4)	25(4)	-0.183
9467	6(17)	0(10)	6(17)		5(19)	23(6)	25(5)	-0.308
9607	7(8)	3(11)	2(7)	6(19)		27(3)	29(1)	-0.373
9636	0(7)	0(9)	6(4)	1(6)	0(3)		26(4)	-1.352
9681	0(4)	8(4)	1(4)	0(5)	0(1)	0(4)		-1.848

Determination of social order

Figure 1. Dominance scale scores of the first and second determination estimated by the BBS method.

体に負け越していることがわかる。9463は、9467を除くすべての個体に大きく勝ち越した。9636は、すべての個体に負け越している9681にのみ勝ち越した。2回目の対戦結果でも、直線的な順位が見られた。

Figure 1にBBS法で求められた各個体の尺度値を1次元尺度上で示した。Figure 1からも明らかに、1回目の順位測定では、すべての個体に勝ち越している9463は、もっとも高い尺度値(1.816)となり、最上位であることが示された。また、合計勝ち数がもっとも少なく、9636にのみ勝ち越した9681はもっとも低い尺度値(-1.173)となり、最下位であることが示された。2回目の尺度化では、最上位と最下位の個体は1回目と同じであった。また、他の5個体(9212, 0399, 9467, 9607, 9636)も順位に若干の変動は見られたが、この5個体は、合計勝ち数に大きな差はなく、1次元尺度上でもその差が小さいことがわかる。9212の順位は、1回目の尺度化から2回目にかけて大きく上昇した。

次に、1回目の尺度化で得られた各個体の尺度値と2回目の尺度化で得られた尺度値の相関を求めたところ、相関係数は0.72となり、高い相関が見られた。また、個体の体重や年齢と順位の間には相関関係は見られなかった。

考 察

本研究は、自然観察場面では統制することが出来ない、対戦時間や対戦状況を統制し、個体が総当り

する実験場面を用いて、雄のハト集団の社会的順位を測定した。その結果、まず、1回目の尺度化では9681が9636に勝ち越していることを除いて直線的な順位が見られた。この関係は、BBS法により間隔尺度で記述することができた。また、尺度値に大きな差がない個体対を除いて、BBS法で得られた尺度値の大小関係と対戦成績に基づく個体間の優劣関係は一致していた。

次に、この順位が安定したものであるかを調べるために、最初の順位測定から35週間後に再び順位測定を行った。その結果、順位が中程度の個体では、順位に変動が見られたが、最上位と最下位個体の順位に変動は見られなかった。また、1回目の尺度値と2回目の尺度値間に高い相関が見られた。このことから、先行研究(Masure & Allee, 1934)と同様に、雄のハト集団の順位は比較的安定したものであると言える。

先に述べたように、本研究で用いたBBS法の利点は、データに欠損値がある場合や本実験のように、個体間の勝敗がつかない場合(引き分けの場合)でも、個体間の順位を尺度化できる点である。本実験では、総当たり戦をおこなったので、データに欠損値は見られなかったが、得られたデータから無作為に各個体1対戦分のデータを取り除いてみたところ、BBS法により得られた尺度値の順位関係は保たれていた。このように、BBS法は、すべての対戦を観察することが困難な場合でも、個体間の順位を測定することができるので、実験室で得られたデータから欠損値がある自然場面で得られたデータまで、様々なデータに適用可能である。

本研究は、社会的相互作用の実験(伊藤・佐伯・仲道・山口, 2006)に用いた7個体の順位関係を明らかにすることを目的とした。本研究で用いた7個体の順位は、同じ集団ケージで飼育されていた他の8個体を含む全15個体の文脈の中で形成されたことは事実である。しかし、本研究の結果からも明らかのように、同じ15個体によって形成されている集団であれば、その中の7個体の順位関係は一定時間が経過しても大きく変わらないことが示された。

本実験は、餌を取り合う実験的な競争場面という新しい順位測定法を用いて雄のハト集団の順位を調べたが、ニワトリや他の鳥類を用いて順位を調べた研究では、通常、個体間に見られる攻撃行動(つつき行動)を指標として順位を求めている。本実験で用いた“どちらの個体が餌を獲得するか”という勝敗の基準によって求められた順位が、一般的な順位の基準である“つつきの順位”と同じ順位制を表しているかを比較検討することは今後の研究課題である。しかし、対戦回数や対戦時間などを厳密に統制

した上で順位測定を行った本実験は、これまで自然観察法などでおこなわれてきた順位測定の研究に新しい手法を提言することができるといえる。

本実験で用いたBBS法は、間隔尺度として順位の尺度化ができるので、単純な個体間の優劣関係だけでなく、個体間の強さの程度を明らかにできる。このため、本実験で求められた尺度値は、動物集団の社会的相互作用研究における個体間の競争能力を示す指標として用いることが可能である。動物集団が複数の餌場間でどのように分布するかを記述する理想自由分布理論(Fretwell & Lucas, 1970)では、各個体の競争力の違いが個体の餌場間選択に影響を及ぼすことを、理論的(Parker & Sutherland, 1986)にも実験的(Sutherland, Townsend, & Patmore, 1988)にも示している。本研究で求められた尺度値を各個体の競争力を示す指標とすることにより採餌場面における個体の餌場選択の問題を新しい視点から検討することができる。

引用文献

- Appleby, M. C. 1983 The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, **31**, 600-608.
- Clements, K. C., & Stephens, D. W. 1995 Testing models of non-kin cooperation: mutualism and the prisoner's dilemma. *Animal Behaviour*, **50**, 527-535.
- de Vries, H. 1998 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**, 283-331.
- Fretwell, S. D., & Lucas, H. L. Jr. 1970 On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16-36.
- Giraldeau, L. A., & Caraco, T. 2000 *Social foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- 伊藤正人・佐伯大輔・仲道紗也香・山口哲生 2006 ハトにおける餌の共有と独占を巡る社会的相互作用の分析：他個体との対戦。日本動物行動学会第25回大会 岡山大学。
- Jameson, K. A., Appleby, M. C., & Freeman, L. C. 1999 Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic

- dominance. *Animal Behaviour*, **57**, 991-998.
- Masure, R. H., & Allee, W. C. 1934 The social order in flocks of the common chicken and the pigeon. *Auk*, **1**, 306-327.
- Parker, G. A. & Sutherland, W. J. 1986 Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour*, **34**, 1222-1242.
- Schjelderup-Ebbe, T. 1922 Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, **88**, 225-252.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M., & Stevens, J. R. 2006 Effects of temporal clumping and payoff accumulation on impulsiveness and cooperation. *Behavioural Processes*, **71**, 29-40.
- Stevens, J. R., & Stephens, D. W. 2003 The economic basis of cooperation: tradeoffs between selfishness and generosity. *Behavioral Ecology*, **15**, 255-261.
- Sutherland, W. J., Townsend, C. R., & Patmore, J. M. 1988 A test of the ideal free distribution with unequal competitors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **23**, 51-53.
- Thurstone, L. L. 1927 A law of comparative judgment. *Psychological Review*, **34**, 273-286.
- Wilson, E. O. 1975 *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press.
(2007. 6. 12 受稿, 2008. 5. 15 受理)