霊長類における毛づくろいの互惠性に関する研究の展開

上野将敬¹⁾

Development of studies on grooming reciprocity in primates

MASATAKA UENO¹⁾

Abstract Many researchers have investigated why and how animals benefit from each other in a group. Grooming is considered as prosocial behavior in animal societies; the groomer expends time and energy costs, while the groomee receives hygienic and physiological benefits. Based on the reciprocal altruism hypothesis (Trivers, 1971), many researchers have investigated grooming behaviors in primate species. In primates, individuals exchange grooming for grooming or other social benefits (e.g., tolerance for food, agonistic support, or infant handling). Researchers have also established and modified models of grooming reciprocity. In future researches, it would be valuable to investigate the effects of affiliative relationships, soliciting behaviors, self-rewarding, inequity aversion, and partner choice and partner switching on prosocial behaviors.

Key words : primate, grooming, reciprocity

1. 霊長類の向社会行動

多くの動物は社会集団を形成して生活する (Clutton-Brock & Lukas, 2012)。彼らは集団内の他個体と協力し、互いに利益を得る (Dugatkin, 1997)。例えば霊長類は、お互いに毛づくろいを行ったり (Schino & Aureli, 2008)、捕食者や他個体から仲間が攻撃を受けた時には駆けつけて加勢したりする (Micheletta, Waller, Panggur, et al., 2012; Schino, Polizzi di Sorrentino, & Tiddi, 2007)。また、気温が低くなると、お互いの胴体を接触させハドルを形成して暖を取る (Hanya, Kiyono, & Hayaishi, 2007)。本論文では、このように相手の利益となる行動は、行為者に生じる利益やコストの有無にかかわらず向社会行動と定義する (瀧本, 2015)。行為者にコストを伴う一方で被行為者に利益がある利他行動 (altruism) や、行為者と被行為者の両方が同時に利益を得られる相利行動 (mutualism) は、

向社会行動の一部である。

生物学的研究では、動物の利他行動がなぜ進化してきたのか、つまり究極要因について考えられてきた。動物が行う利他行動の究極要因を説明する代表的な2つの仮説が、血縁選択仮説 (Hamilton, 1964) と互惠的利他行動仮説 (Trivers, 1971) である。血縁選択仮説では、血縁関係にある個体に利他行動を行うことで、相手と共有している遺伝子を持つ個体の生存率を高められるのだと考えられた。他方、非血縁個体間の利他行動を説明するために用いられてきたのが、Trivers (1971) の提唱した互惠的利他行動仮説である。互惠的利他行動仮説とは、利他行動の行為者にコストが生じたとしても、後に相手と役割を交代したときに、失ったコスト以上の利益を相手から得ることができるという仮説である。

互惠的利他行動仮説は、なぜ利他行動が進化してきたのか (Why) という究極要因を説明する仮説で

1) 大阪大学
〒565-0871 大阪府吹田市山丘1-2
連絡先: 上野将敬
E-mail: ueno@hus.osaka-u.ac.jp

1) Osaka University
Corresponding author: MASATAKA UENO

J-STAGE Advance Published Date: October 14, 2016.
doi: 10.2502/janip.66.2.3

あるが、動物がどのようにしてお互いに利他行動を行いあっているのか (How) という至近要因に関する心理学的な研究も行われている。Trivers (1971) によると、互惠的利他行動が生じる状況は、2者間で繰り返される四人のジレンマゲームに類似しているという。四人のジレンマゲームでは、共同で犯罪を行ったとされる2人の四人に、黙秘をするか自白をするかという2つの選択肢が与えられる。もし2人とも黙秘をすれば、両者に懲役2年が課される。2人のうちどちらかが自白をし、もう一方が黙秘をした場合には、自白をした方の罪が免除され、黙秘をした四人には懲役10年が課される。しかし、どちらの四人も自白した場合には、両者に懲役5年が課される。このとき2人の四人は、自分の懲役年数を少なくするために、相手と協調してお互いに黙秘するか、相手を裏切って自白をするか、いずれかの選択をすることとなる。2人のプレイヤーが四人となり、黙秘と自白のいずれかの選択を同じ相手と繰り返すゲームを、繰り返しのある四人のジレンマゲームと呼ぶ。1回限りのゲームだと、1人のプレイヤーが最も利益を得られるのは、黙秘をする相手を裏切る場合である。しかし、相手が裏切る選択をすると、プレイヤーがどの選択をしても損失が大きくなるため、繰り返しのあるゲームの場合には相互に裏切りを続けるよりもお互いに協力しあったほうが利益が大きくなる。Axelrod and Hamilton (1981) は、四人のジレンマゲームにおける安定した行動戦略として、しっぺ返し (tit-for-tat) 戦略を提案した。しっぺ返し戦略とは、相手が協力した場合には協力し、相手が協力しない場合には協力するのをやめるという行動戦略である。

しかし、しっぺ返し戦略を行うには、過去の交渉を記憶したり、将来の利益を計算したりするような高い認知能力が必要だと指摘されている (Stevens, Cushman, & Hauser, 2005)。このような認知能力の制約から、ヒト (*Homo sapiens*) 以外の動物のほとんどは、しっぺ返し戦略に基づいて利他行動を行うことが難しいと主張する研究者もいる (Clutton-Brock, 2009; Stevens et al., 2005; Stevens & Hauser, 2004)。そこで、動物がしっぺ返し戦略に従って利他行動を行っているのかどうか、行っていないのだとすれば、どのような方法によってお互いに利他行動を行っているのかという議論が行われるようになった (Noë, 2006; Trivers, 2006; Schino & Aureli, 2009)。このような関心から行われた研究は、自身にも利益をもたらす相利行動を含むものも多い。また、動物の利他行動だとみなされる行動が、実際には行為者のコストとなっていない可能性も指摘されることがある (e.g., Russel &

Phelps, 2013)。仮に、行為者がコストを負うことなく他者に利益を与える場合であっても、相手からも同様の行動を受けて利益を得られるほうが、最終的に行為者が得る利益は大きくなる。結果として動物は、互惠的利他行動仮説に従い、利益を与え合うと考えられる (Schino & Aureli, 2009)。以上の理由から、以後は利他行動に限らず、向社会行動という用語を論文中で用いる。

多くの霊長類は寿命が長く、性別によっては生涯集団に残ることがあるので、同じ相手と社会的な交渉を行う機会が多い。そのような特徴を持つ霊長類は、動物がどのようにしてお互いに向社会行動を行いあっているのかを調べるための理想的な研究対象である (Trivers, 1971)。実際に、動物がどのような状況で向社会行動を行うかを調べるためにヒト以外の霊長類を対象とした研究が行われてきた。

多くの実験研究では、報酬として食物が得られる実験装置を用いて、霊長類がしっぺ返し戦略に基づいて向社会行動を行えるのか研究された。しかし、このような研究は否定的な結果を示すものが多く、霊長類が向社会行動を行っても、その後相手からお返しに向社会行動を受けられるわけではなかった (Brosnan & Beran, 2009; Brosnan, Silk, Henrich et al., 2009; Pelé, Dufour, Thierry, & Call, 2009; Pelé, Thierry, Call, & Dufour, 2010; Yamamoto & Tanaka, 2009; ただし, Melis, Hare, & Tomasello (2008) や Suchak & de Waal (2012) も参照のこと)。例えば, Brosnan et al. (2009) はチンパンジー (*Pan troglodytes*) を対象として、ロープを引っ張ることで自身にのみ、あるいは自身と隣のケージにいる個体の両者に食物を与えることができる装置を用いて実験を行った。その実験では、2頭の個体間で紐を引く役割が交代する場合、チンパンジーが、先に相手が向社会的な選択を行った後、その相手にも返報として向社会的な選択を行うのが検討された。チンパンジーが、相手から向社会行動を受けた直後の試行で自らも相手に向社会行動を行ったのは、対象となった11ペアのうちわずかに1ペアだけだった。

野外観察では、毛づくろいを対象に多くの研究が行われてきた。本論文では、毛づくろいを行った相手からも向社会行動を受けることで、時間をおいてお互いが利益を得ることを毛づくろいの互惠性と呼ぶ。毛づくろいの互惠性に関する研究では、食物を用いた実験研究とは異なる結果が報告されている。例えば、カニクイザル (*Macaca fascicularis*) が他個体に毛づくろいを行った場合には、その後相手から攻撃交渉時に支援を受けられる (Hemelrijk, 1994)。このような結果は、しっぺ返し戦略のように、

毛づくろいを行った個体が、後に相手から向社会行動を受けて利益を得ていることを示している。野外での毛づくろい研究も実験室での研究も、動物が他個体とお互いに向社会行動を行いあうための仕組みについて調べているが、毛づくろい研究で得られた知見が実験研究で引用されることは少ない。毛づくろい研究の知見を踏まえた実験研究や観察研究が行われやすくなることを目指し、本論文では、互惠的利他行動仮説に基づいて行われた毛づくろいの互惠性に関する研究の展開をまとめ、今後の研究の展望を述べる。なお、互惠的利他行動仮説は、非血縁個体間の向社会行動を説明する仮説であり、本論文で紹介する知見の多くも、母系血縁度を統制したり、血縁個体と非血縁個体を区別したりして分析した結果得られたものである。

2. 毛づくろいに伴う利益とコスト

毛づくろいには、他個体に行う社会的毛づくろいと、自分自身に行う自己毛づくろいがある。本論文において毛づくろいは、特に断りがない限り社会的毛づくろいを示す。まず、毛づくろいには衛生的な機能があり、毛づくろいを受けるとシラミやダニといった外部寄生虫が除去される（キイロヒヒ（*Papio cynocephalus*）：Akinyi, Tung, Jeneby, et al., 2013；ニホンザル（*Macaca fuscata*）：Tanaka & Takefushi, 1993；Zamma, 2002）。体表に外部寄生虫が増えると、寄生された個体の健康が損なわれ（ケープアラゲジリス（*Xerus inauris*）：Scantlebury, Waterman, Hillegass, et al., 2007；キイロヒヒ：Akinyi et al., 2013）、時には死に至ることもある（チャクマヒヒ（*Papio ursinus*）：Brain, 1992；Brain & Bohrmann, 1992）。そのため、毛づくろいは体の衛生状態を保ち、個体の生存率を高める行動であると言える。

さらに、毛づくろいを受けると、モルヒネのように多幸感をもたらすβエンドルフィンが多く分泌される（タラポアン（*Miopithecus talapoin*）：Keverne, Martensz, & Tuite, 1989）。また、毛づくろいを受けると個体の心拍数が減少すること（プタオザル（*Macaca nemestrina*）：Boccia, Reite, & Laudenslager, 1989；アカゲザル（*Macaca mulatta*）：Aureli, Preston, & de Waal, 1999）、スクラッチ（四肢を用いて自分の体を掻く行動）などの自己指向性行動が少なくなることが報告されており（カニクイザル：Schino, Scucchi, Maestripiieri, & Turillazzi, 1988）、これらの結果から、毛づくろいを受けると、個体のストレス（distress）が減少することが示唆されている。長期的にあるいは過度にストレスを受けた場合、個体の健康が損なわれるため（Capioppo,

Ernst, Burleson, et al., 2000）、ストレスを軽減することによって、動物の生存率が高められると考えられる。

その一方、毛づくろいを行った個体には時間やエネルギー消費のコストが生じると考えられている。毛づくろい中は、採食や休息などの活動をしている場合に比べて、周囲を警戒するビジランスの頻度が減少する（アカゲザル：Maestripiieri, 1993；ブルーモンキー（*Cercopithecus mitis*）：Cords, 1995；ニホンザル：Onishi & Nakamichi, 2011）。ビジランスの頻度が減少すると、その個体やその個体の子が捕食者や他個体に襲われる危険性が高まると考えられる（Cords, 1995；Maestripiieri, 1993）。

以上のことから、毛づくろいは、相手に利益を与える向社会行動であると言える。霊長類は、お互いに毛づくろいを行いあっていることに加え、毛づくろいを行った相手から毛づくろい以外の向社会行動を受けて利益を得ていることが多くの研究から報告されている。次節より、互惠的利他行動仮説をきっかけに毛づくろい研究がどのように進展してきたのかを述べる。

3. 毛づくろいの互惠性に関する3つの仮説

互惠的利他行動仮説に基づき、血縁関係にない霊長類の個体間において、一方が毛づくろいを行った後、もう一方から向社会行動を受けることで利益を得ているのだと考えられた。本節では、毛づくろいの互惠性に関する研究の中で理論構築に大きな役割を果たした3つのモデルについてまとめる。

3.1 Seyfarth モデル

Seyfarth (1977) は、互惠的利他行動仮説をもとに霊長類の毛づくろいモデルを提唱した。彼は、旧世界ザル4種6集団（アカゲザル、パニガオザル（*Macaca arctoides*）、チャクマヒヒ、ゲラダヒヒ（*Theropithecus gelada*））に共通して、劣位な個体（自分よりも順位の低い個体）よりも優位な個体（自分よりも順位の高い個体）へ多く毛づくろいが行われる傾向があることを発見した。そして彼は、霊長類が優位個体へ毛づくろいをすることで攻撃交渉の際に相手から支援を受けているのではないかと考えた。

多くの研究者がこの仮説の妥当性を検討した。まず、霊長類が優位個体と劣位個体のどちらにより多く毛づくろいを行っているのかが調べられた。Seyfarth の仮説通り、多くの霊長類集団において、優位個体が劣位個体に毛づくろいをするよりも、劣位個体が優位個体へ毛づくろいを多く行う傾向にある（表1）。しかしながら、アッサムモンキー（*Macaca*

Table 1. Grooming according to dominant-subordinate relationships in primates.

species name	direction [#]	reference
<i>apes</i>		
chimpanzee (<i>Pan troglodytes</i>)	UP	Watts (2000)
bonobo (<i>Pan paniscus</i>)	UP	Franz (1999)
<i>old world monkeys</i>		
vervet monkey (<i>Cercopithecus aethiops</i>)	UP	Fruteau et al. (2009)
blue monkey (<i>Cercopithecus mitis</i>)	—	Cords (2002)
assamese macaque (<i>Macaca assamensis</i>)	—	Bernstein & Cooper (1999)
long-tailed macaque (<i>Macaca fascicularis</i>)	UP	Gumert (2010)
Japanese macaque (<i>Macaca fuscata</i>)	UP	Oki & Maeda (1973)
rhesus macaque (<i>Macaca mulatta</i>)	UP	Kapsalis & Berman (1996)
lion-tailed macaque (<i>Macaca silenus</i>)	UP	Singh et al. (2006)
Barbary macaque (<i>Macaca sylvanus</i>)	UP	Roubová et al. (2015)
Tibetan macaque (<i>Macaca thibetana</i>)	UP	Xia et al. (2012)
Tonkean macaque (<i>Macaca tonkeana</i>)	—	Thierry et al. (1990)
olive baboon (<i>Papio anubis</i>)	UP	Sambrook et al. (1995)
hamadryas baboon (<i>Papio hamadryas</i>)	—	Leinfelder et al. (2001)
<i>new world monkeys</i>		
brown howler monkey (<i>Alouatta guariba</i>)	DOWN	Jones (1979)
common marmoset (<i>Callithrix jacchus</i>)	DOWN	Lazaro-Perea et al. (2004)
white-fronted capuchin (<i>Cebus albifrons</i>)	UP	Perry (1996)
tufted capuchin (<i>Cebus apella</i>)	DOWN	Parr et al.(1997)
wedge-capped capuchin (<i>Cebus olivaceus</i>)	DOWN	O'Brien (1993)
moustached tamarin (<i>Saguinus mystax</i>)	DOWN	Heymann (1996)
<i>prosimians</i>		
redfronted lemur (<i>Eulemur fulvus rufus</i>)	UP	Port et al. (2009)
Verreaux's sifaka (<i>Propithecus verreauxi</i>)	UP	Richard & Heimbuch (1975)
ring-tailed lemur (<i>Lemur catta</i>)	UP	Nakamichi & Koyama (1997)

[#]「UP」: subordinates groom dominants more often than vice versa.

「DOWN」: dominants groom subordinates more often than vice versa.

「—」: no discernable trends

assamensis) のように毛づくろいに順位との関連がみられないという報告もいくつかある (Bernstein & Cooper, 1999 ; Cords, 2002 ; Leinfelder et al., 2001 ; Thierry et al., 1990)。さらに新世界ザルでは、劣位個体へ多く毛づくろいをする傾向があるという報告のほうが多い (Heymann, 1996 ; Jones, 1979 ; Lazaro-Perea et al., 2004 ; O'Brien, 1993 ; Parr et al., 1997 ; ただし, Perry 1996)。また、全体の傾向としては優位個体へ毛づくろいをよく行う傾向があるニホンザル集団の中にも、劣位個体へ多く毛づくろいを行う個体がいる (Nakamichi & Shizawa, 2003)。このように、順位の高い個体

へ毛づくろいをする傾向は多くの集団でみられるものの、すべての霊長類集団にあてはまるわけではない。

また、毛づくろいを行うと、後に他個体と攻撃交渉が生じた時に毛づくろい相手から支援を受けられるのかについても検討されている。Hemelrijk (1994) は、カニクイザルの成体メスが相手に毛づくろいをした場合と毛づくろいをしなかった場合の2条件で、他個体との攻撃交渉の際に毛づくろい相手から支援を受けた頻度を比べ、毛づくろいと支援の短期的な関連を調べた。その結果、成体メスが相手に毛づくろいをしていた場合は、毛づくろいをしなかった場

合よりも、相手から攻撃交渉時に支援を受けていることが多かった。長期間にわたる観察研究でも、普段から相手によく毛づくろいを行っている、攻撃交渉が生じた時に毛づくろい相手からよく支援を受けていることが示されている (Schino et al., 2007)。一方で、毛づくろいと攻撃交渉時の支援との間に関連が見られなかった研究もある (アカゲザル: Kapsalis & Berman, 1996; Matheson & Bernstein, 2000; チベットモンキー (*Macaca thibetana*): Balasubramaniam, Berman, Ogawa, & Li, 2011)。そもそも、攻撃交渉の際の支援がほとんど見られない集団もいくつか報告されている (ムーアモンキー (*Macaca maura*): Matsumura, 1998; チャクマヒヒ: Barrett & Henzi, 2002; ブルーモンキー: Cords, 2002; キイロヒヒ: Silk, Alberts, & Altmann, 2004; アッサムモンキー: Macdonald, Schülke, & Ostner, 2013)。したがって、毛づくろいを行った相手から攻撃交渉時に支援を受けられるという結果は、多くの霊長類集団で確認されているわけではない。

3.2 Barrett & Henzi モデル

Seyfarth は後に、優位個体へ毛づくろいを行うことで得られる利益は攻撃交渉時の支援だけでなく、相手から攻撃を受けることが少なくなったり、近くで採食することを許容してもらえたりするといったものも含まれると主張している (Seyfarth, 1991)。それでも、自分より順位の高い優位個体に毛づくろいをする傾向はすべての霊長類集団に見られるわけではない。高順位個体に毛づくろいを行うことで利益を得ているという Seyfarth の仮説では、霊長類が毛づくろいを行うことで得られる利益をすべて説明することはできないようだ。

Barrett と Henzi は biological market theory (Noë & Hammerstein, 1994; 1995) を取り入れ、Seyfarth の仮説を拡張した (Barrett, Henzi, Weingrill, et al., 1999; Henzi & Barrett, 1999)。biological market theory は、動物の向社会行動などのやり取りに市場原理が働いているという理論であり、向社会行動の価値は「市場」における需要や供給の影響を受けると考えられる¹。Barrett と Henzi は、毛づくろいは攻撃交渉時の支援に限らず、毛づくろい同士で交換されるほか、採食時の寛容性やアカンボウへの接触といった様々な利益と交換されると考えた。Seyfarth の仮説では、霊長類は優位個体に毛づくろいを行うことで、攻撃交渉時の支

援など順位に関する利益を得ていると考えられた。他方、biological market theory を取り入れた Barrett と Henzi の仮説では、毛づくろいを行った個体が見られる利益はその利益の供給や需要に応じて変化するため、順位に関する利益だけに限らない。Henzi and Barrett (1999) は、毛づくろいを「貨幣 (currency)」に、様々な向社会行動を「商品 (commodity)」に例え、霊長類がその時の環境下で必要な「商品」を得るために「貨幣」を支払って短期的な「取引 (trade)」を行っているのだと考えた (Henzi, Lusseau, Weingrill et al., 2009)。

動物の生息地域によって、食物をめぐる争い (採食競争) の激しさに違いがある。食物が乏しいと、限られた食物をめぐる争うことが増える。そのように採食競争が激しい場合には、高順位個体が食物を独占できるため、高順位個体に毛づくろいを行うことで得られる利益は大きいだろう。一方、食物が豊富にあると、高順位個体であっても食物を独占できないため、高順位個体へ毛づくろいを行うことで得られる利益は小さいと考えられる。Barrett et al. (1999) は、集団内の採食競争の程度が異なる野生チャクマヒヒ 4 集団を対象として、ヒヒが相手に行った毛づくろい時間とその後すぐに相手から受けたお返し毛づくろい時間の関連を調べた。食物が乏しく採食競争が激しい 2 集団では毛づくろいを行った時間と受けた時間との関連は弱く ($r^2 = 0.16, 0.17$)、お互いが行った毛づくろい時間の差は、2 個体間の順位差と強く関連していた。つまり、個体間の順位差が大きくなるほど、毛づくろいは高順位個体へ偏って行われていた。一方で、食物が豊富で採食競争があまり激しくない集団では、相手に長い時間毛づくろいを行うほど、相手から長い時間毛づくろいを受けているという強い関係があった ($r^2 = 0.59, 0.33$)。この結果から、採食競争が激しい集団では、毛づくろいは食物を得るために高順位個体からの寛容性と交換されるが、採食競争が激しくない集団では、高順位個体に毛づくろいを行って食物への寛容さを得る必要は小さいため、毛づくろいは、相手からの毛づくろいそのものと交換されるのだと考えられた。

また、Barrett, Gaynor, and Henzi (2002) は、同一の集団内での採食競争の激しさの変化に応じて 2 個体間の毛づくろいの時間のバランスが変わることも報告している。Barrett et al. (1999) が対象とした 4 集団のうち採食競争が比較的激しい 1 つの集団では、大雨と洪水のために生息地を移動することがあった。移動した場所は食物が分散していたために集団内の採食競争が以前よりも弱まった。Barrett, Gaynor, and Henzi (2002) はその集団

1 ヒトの市場取引における認知と同様の認知を動物が行っていると主張されているわけではない。

を対象として、短期的に交換された毛づくろい時間のバランスが採食競合の程度に応じて変化するかを検討した。採食競合が激しい時期には、お互いが行った毛づくろい時間の差と順位差には関連がみられ、高順位個体に偏って毛づくろいが行われていた。他方、採食競合があまり激しくない時期には、毛づくろい時間の差と順位差との関連は見られなかった。また、採食競合が激しいときには、相手に毛づくろいを行った時間と受けた時間の関連は弱かったが ($r^2=0.10$)、採食競合が弱まると、以前よりもお互いが行った毛づくろい時間の関連が強くなっていた ($r^2=0.30$)。以上の研究から、ヒヒが採食競合の激しさに応じて柔軟に行動を変化させて利益を得ていることが示された。

実験的手法を取り入れた研究でも、利益の需要と供給に応じて霊長類が毛づくろいの相手や時間を柔軟に変化させて利益を得ていることが示されている。Fruteau, Voelkl, van Damme, and Noë (2009) は、野生ベルベットモンキー2集団で、それぞれ1頭の低順位個体にだけ食物(多くのリンゴ片)の入ったコンテナを開けられるように訓練をした。訓練を行う以前には、どちらの集団においても、相手との順位差が大きくなるほど2個体間の毛づくろいは高順位個体に偏って行われていた。しかし、1頭の低順位個体に訓練をした後で食物の入ったコンテナを置くと、どちらの集団でも以前と比べて、その低順位個体に多く毛づくろいが行われた。その低順位個体に毛づくろいを行った個体は、低順位個体が開けたコンテナの中の食物と一緒に食べることができる。次に、それぞれの集団で、もう1頭の低順位個体にコンテナの開け方を学習させ、1集団につき2頭の個体がコンテナを開けられるようにした。各集団に2つのコンテナを設置すると、計4頭の低順位個体はいずれも、他個体に毛づくろいを行うよりも他個体から毛づくろいを受けることが多くなった。しかし、1頭に毛づくろいが集中して行われる傾向は以前よりも弱まり、1頭だけがコンテナを開けられる場合の半分程度になった。つまり、食物を供給する個体が増えると、低順位個体1頭あたりに毛づくろいをする傾向は弱くなった。この結果は、相手に行う毛づくろい量が利益の供給量に応じて変化したことを示している。

需要と供給に応じた、毛づくろい時間や毛づくろい相手の選択に関する変化は、食物以外の利益に関しても報告されている。生まれたばかりのアカンボウは、特にアカンボウを持たない霊長類のメスにとって魅力的であり、アカンボウをもつ母親は、他のメスから接近や毛づくろいといった社会交渉を多く受ける (Ehardt, 1987; Matsumura, 1997)。しかし、

他のメスがアカンボウに危害をくわえることがあるため (Schino, Speranza, Ventura, & Troisi, 2003)、アカンボウの母親は、あまりアカンボウを他のメスに接触させようとはしない (Henzi & Barrett, 2002; Nicolson, 1987)。このとき、霊長類のメスがアカンボウの母親に毛づくろいをした場合は、その直後にアカンボウと関わるができる可能性が高まる (Muroyama, 1994)。集団内にいるアカンボウの数とアカンボウの母親に行われた毛づくろい時間には負の相関があることが報告されている (Henzi & Barrett, 2002; Fruteau, van de Waal, van Damme, & Noë, 2011; Gumert, 2007; Wei, Qi, Garber, et al., 2013)。集団内のアカンボウの数が少ないと、アカンボウ1頭あたりの価値が高くなる。そのため、アカンボウを持たないメスは、アカンボウの母親に毛づくろいを長い時間行うようになるのだと考えられる。

新世界ザルにおいて劣位個体に毛づくろいが行われる傾向は Seyfarth モデルでは説明できなかったが、biological market theory に基づく向社会行動の交換によって説明できる可能性がある。コモンマーモセットは共同繁殖性を示し、繁殖ペア以外の個体も繁殖ペアの子に対して養育行動を行う。Lazaro-Perea et al. (2004) は、野生マーモセット集団における毛づくろい交渉を調べた。優位個体である繁殖ペアの個体から劣位である繁殖ペア以外の個体への毛づくろいの方が、その逆方向の毛づくろいよりも多く行われていた。このような結果から、コモンマーモセットの繁殖個体は劣位個体に毛づくろいを行うことで劣位個体を集団にとどまらせ、子を養育してもらうことによって利益を得ているのではないかと著者は考えた。ただし、共同繁殖性による説明は、全ての新世界ザルにあてはまるわけではない。なぜ新世界ザルの毛づくろいが劣位個体に向けて行われる傾向があるのか、共同繁殖性とは異なる新たな仮説が必要となるかもしれない。

以上のように、毛づくろいを行うことで得られる利益は様々であり、霊長類は利益の供給や需要に応じて、毛づくろいの相手や毛づくろいをする時間を変化させている。さらに、Barrett や Henzi が考えたように、毛づくろいによる利益の交換は毛づくろいを行った直後に短期間で行われることがあるようだ。ただし、彼女たちは、より長期的な交渉が毛づくろいの互恵性に影響しているのかどうかを実際に検討したわけではなかった。

3.3 Schino モデル

霊長類は集団内に複数いる個体の中で全ての個体とまんべんなく毛づくろい交渉を行うわけではなく、

限られた特定の相手と頻繁に毛づくろいを行う (Nakamichi & Shizawa, 2003; Silk, Seyfarth, & Cheney, 1999)。そのような相手とは、長期間にわたってお互いに毛づくろいを行いあっていることが多い (Massen & Sterck, 2013; Mitani, 2009; Silk, Alberts, & Altmann, 2006)。数年間にも及ぶ長期的な毛づくろいの互惠性は, Barrett と Henzi の主張するような「貨幣」と「商品」の短期的な「取引」だけでは説明できないかもしれない。Schino は一連の研究から、霊長類は必ずしもその時に必要な「商品」を得るために毛づくろいをしているわけではなく、毛づくろいを行った相手と親密な関係 (social bonding) を形成することによって、長期間にわたって繰り返し、お互いに毛づくろいを行いあっているのだと主張している。Schino は、霊長類の毛づくろいの仕方が需要と供給によって変化することがあるという点に関しては Barrett 及び Henzi と同様の立場であるが、毛づくろいを行った個体が、必ずしも毛づくろい後すぐに利益を得ているとは考えていない²。

Schino, Ventura, and Troisi (2003) は、動物園のニホンザル集団を8か月間観察し、ニホンザルが毛づくろいを短期的に交換をしているかどうかを検討した。Barrett et al. (1999) と同様の手法を用いて分析しても、相手に行った毛づくろい時間は、その後すぐに相手から受けた毛づくろい時間と関連しているわけではなかった。しかしながら、8か月間で観察された全ての毛づくろい時間を合算すると、2個体間で行われた毛づくろい時間には関連がみられ、相手に多く毛づくろいを行うほど相手から多く毛づくろいを受けていた。

Frank and Silk (2009) は、野生アヌビスヒヒ集団における毛づくろい交渉を18か月間にわたって調べ Schino et al. (2003) と同様の結果を示している。この集団では、一方の個体が毛づくろいを行った後、もう一方の個体からすぐにお返し毛づくろいを受けていたのは全体の毛づくろい交渉の34%程度であった。短期的に交換された34%の毛づくろい交渉の中では、相手に行った毛づくろい時間は、相

手から受けた毛づくろい時間と強く関連していたが ($r^2=0.09$)、全観察期間で記録した毛づくろい時間を分析すると、お互いに行った毛づくろい時間の関連が強くなっていった ($r^2=0.68$)。Schino et al. (2003) や Frank and Silk (2009) の研究は、霊長類が1回の毛づくろい交渉の中だけではなく、繰り返される毛づくろい交渉の中で、お互いに同程度の時間毛づくろいを行っていることを示している。なお、長期的に分析したほうが、2者間で行われた毛づくろい時間がより拮抗するという傾向はチンパンジーでも確認されている (Gomes, Mundry, & Boesch, 2009)。

毛づくろいと攻撃交渉時の支援との関連においても同様の傾向が示されている。Schino et al. (2007) は、動物園のニホンザル集団を13か月間観察し、毛づくろいが攻撃交渉時の支援と関連しているのかを検討した。まず Schino et al. (2007) は、攻撃交渉が行われる30分前までに、その個体間で毛づくろいが行われていたかどうかを調べた。すると、攻撃交渉時の支援があった場合でも、支援がなかった場合と比べて、毛づくろいが行われていることが多いわけではなかった。しかし、13か月間に記録した全ての毛づくろい交渉と攻撃交渉時の支援を分析すると、相手が攻撃交渉に関わった時に支援を行う頻度は相手から受けた毛づくろいの総量と関連があった。以上のように、ニホンザルは、毛づくろいを多くしてくれた相手に多く支援を行うが、直前に毛づくろいが行われたかどうかは攻撃交渉時の支援にあまり影響していなかった。

以上の結果は、毛づくろいを行った後すぐに相手から向社会行動を十分に受けているわけではなく、長期間にわたってお互いに向社会行動を行っていることを示している。これまでに述べた3つのモデルと、そこから予測される結果は表2の通りである。さらに Schino and Aureli (2009) は、毛づくろいの互惠性に必要となる心理特性について言及している。利益の計算に基づく互惠性のメカニズムは *calculated reciprocity* と呼ばれる (Brosnan & de Waal, 2002)。これまで述べたように、毛づくろいは様々な向社会行動と交換される。そのように複雑なやり取りを長期的に記憶することは、認知的な負荷が大きい (Sánchez-Amaro & Amici, 2015)。そのため、霊長類が利益を計算して互惠的な交換を行っているのだとすれば、利益の交換がすぐに行われているのだと考えられた。他方で Schino and Aureli (2009) は、向社会行動を受けることで、被行為者が、行為者に対して好意的な情動 (positive emotion) を抱き、その好意的な情動が動機となって、その後先の被行為者から行為者に対しても向社

2 他者との親密な社会関係を「市場」における「商品」の1つと考えることもできる。例えば、ニホンザルなどの霊長類は他者と喧嘩をした際には、相手に毛づくろいを行い、社会関係を修復しようとする。このとき、毛づくろいを行うことで、親密な社会関係という「商品」を得ているとみなすことも可能である。Schino and Aureli (2009) は、親密な社会関係が長期的な向社会行動の交換を媒介する役割を持つと考えているため、本論文では「商品」としては扱わなかった。

Table 2. Predictions based on three grooming models.

model	grooming toward dominants	time frame in which the exchange occurs
Seyfarth	support	unmentioned
Barrett & Henzi	depends on biological market theory	short term
Schino	depends on biological market theory ^a	long term

^aSchino (2001) reported that grooming was directed toward dominants by a meta-analysis of 14 primate species.

会行動を行えると考えた。この場合、相手から受けた利益の量を情動によって大まかに評定するため、利益の計算がなくても互恵性が成立し、calculated reciprocityのように、利益の交換を短い時間間隔に限定する必要はない。

毛づくろいが、その直後の相手の向社会行動に影響するという結果は、相手の直前の行動に応じて協力するかどうかを決めるというしっぺ返し戦略に近い行動傾向である。しっぺ返し戦略は、相手のズルを防ぐために効果的であるが、毛づくろいを行うことで生じるコストは小さく、集団内の個体とは繰り返し交渉を行う機会がある。Schino and Aureli (2009) は、そのような状況においては、動物は1回のズルを防ぐよりも長期的な利益を最大にするために、直前に相手から受けた1回の向社会行動だけでなく、さらに過去にわたって、相手から受けた向社会行動の総量に応じて、自らも向社会行動を行っているのではないかと考えた。ただし現在のところは、Schino が提唱するこのメカニズムは、実証研究が不足しているため、実証性が乏しいと言わざるを得ない。今後、毛づくろいの互恵性を形成するために発揮される認知能力を研究し、Schino の仮説を検証する必要があるだろう。

4. 毛づくろいの互恵性に関わる至近要因

第3節で述べたように、毛づくろいを行った個体は、お返しに毛づくろいを受けたり、攻撃交渉時に相手から支援を受けたりするなど、様々な形で向社会行動を受けている。相手からどのような向社会行動を受けるのかは、霊長類が生活する環境下での利益の需要や供給に応じて変化することがある。しかし、毛づくろいを行った個体が、相手からいつ向社会行動を受けているのかについては研究によって違いがあり、即座に見返りとなる向社会行動を受けているかどうかに関して、現在も研究が行われている。どのような条件で即時的な交換が行われ、どのような条件では、見返りとなる向社会行動を即座に受けることがなくても、相手に毛づくろいを行えるのだろうか。本節では、毛づくろいに関わる心理特性を

明らかにするために、今後の研究で考慮する必要がある、あるいは新たに検討する価値のある5つの至近的な要因を提案する。

4.1 親密な社会関係

Schino and Aureli (2009) は、相手と親密な関係を築き、お互いに好意的な感情を抱くことで、霊長類は長期的に毛づくろいなどの向社会行動を行いあうことができるのだと考えた。霊長類では、近くにいることが多く、毛づくろいを頻繁に行う個体同士は親密であると考えられている (Cords, 1997; Dunbar & Shultz, 2010; Massen, Sterck, & de Vos, 2010; Silk, 2002)。ボンネットモンキーのオスでは、親密な相手とも親密でない相手とも繰り返し毛づくろい交渉を行う機会があるが、2か月間に観察された毛づくろい時間を合わせると、親密な個体間のほうが、親密でない個体間よりも、お互いが行った毛づくろい時間はより均等に近くなっていた (Adiseshan, Adiseshan, & Isbell, 2011)。同様の傾向は、アカゲザルのメスにおいても確認されている (Massen & Sterck, 2013)。これらの研究は、長期間にわたる毛づくろいの交換には、相手との親密な社会関係が影響していることを示唆している。

他方で、あまり親密でない個体間では、親密な個体間に比べて毛づくろい交渉の機会が少ないため、1回の毛づくろいが相手の向社会行動に強く影響すると考えられた (Schino & Aureli, 2009)。de Waal (1997) がコロニーで集団飼育されているチンパンジーを対象に行った研究では、相手にあらかじめ毛づくろいをしていると、毛づくろいをしなかった場合よりも、その後相手も持っている食物と一緒に食べられることが多くなっていた。そして、毛づくろいが食物分配に及ぼす効果は、普段あまり毛づくろいを行わない個体間のほうが、普段毛づくろいを頻繁に行う個体間よりも強かった。しかし、向社会行動の交換の仕方が親密さによって異なるのかどうかを検討している研究は少ない (Jaeggi, de Groot, Stevens, & van Schaik, 2012)。向社会行動の交換が行われる時間間隔を分析する際、向社会行動を

行った個体が、いつ相手から向社会行動を受けているのかは、相手との親密さによって違うのかもしれない。親密さの要因に関しては、毛づくろい研究でも食物を用いた実験研究でも、その効果が示されているため、向社会行動の分析において最も考慮すべき要因の1つであると考えられる。

4.2 向社会行動の行為者に生じる報酬

いくつかの研究では、毛づくろいを行うこと自体にも利益があると指摘されている (Pérez & Veà, 1998; Russel & Phelps, 2013)。例えば、ボンネットモンキー (*Macaca radiata*) では、毛づくろいをよく行う個体ほど、ストレスの生理的指標となる糞中のコルチゾール濃度が低くなる (Shutt, MacLarnon, Heistermann, & Semple, 2007)。クロザル (*Macaca nigra*) では、毛づくろいを行った個体は、毛づくろいの直後、スクラッチや他個体への攻撃といったストレス指標が普段よりも少なくなる (Aureli & Yates, 2010)。さらに、ニホンザルでは、毛づくろい中にシラミの卵をつまみとり、それを食べていることから、毛づくろいによって栄養的な利益を得ている可能性が指摘されている (Onishi, Yamada, & Nakamichi, 2013; Tanaka & Takefushi, 1993)。これらの研究は、毛づくろいを行う個体にも、ストレス減少や栄養の摂取という利益があることを示唆している。

ヒトでは、他者に利益を与えると、脳の報酬系が活発になること、また、他者に利益を与えたときに報酬系がより活発になるヒトほど、より多く他者に利益を与えることが報告されている (Harbaugh, Mayr, & Burghart, 2007)。向社会行動の行為者に生じる利益が近年注目されているが、互惠性との関連についてはあまり検討されていない。相手に毛

づくろいを行うこと自体に報酬が生じているならば、相手からすぐに向社会行動を受けて利益を得なくても、相手に毛づくろいを行うよう動機づけられ、長期間にわたって、お互いに毛づくろいを行えるかもしれない。毛づくろいに生じる利益が大きいほど、即時的な返報となる向社会行動を受けることがなくても相手に毛づくろいを行いやすいことが示されれば、その仮説を支持する結果となるだろう。さらに、相手から多く向社会行動を受ければ受けるほど、その相手に毛づくろいを行うときに行為者に生じる報酬が大きくなることがわかれば、行為者に生じる報酬と長期的な互惠性との関連を指摘することができる。

4.3 催促行動

霊長類の毛づくろい交渉では、相手に毛づくろいを要求する催促行動が行われる。例えば、ジェフロイクロザル (*Ateles geoffroyi*) では腕を上げる行動 (arm-raising) は催促行動として機能しており、この行動を行うと相手から毛づくろいを受けられることが多く、また受ける毛づくろい時間も長い (Scheel & Edwards, 2012)。また、チンパンジーは、毛づくろいを受けている個体が、毛づくろいの途中で自分の体をスクラッチすることがある。Pika and Mitani (2006) は、スクラッチの前後で、毛づくろいを受ける部位が変化するかどうかを調べた。すると、64%のスクラッチの後で、毛づくろいを行っていた個体は、毛づくろいを中断し、相手がスクラッチをした部位へと毛づくろいを行う部位を変えた。スクラッチをした部位へと毛づくろい部位が変わった割合は、相手がスクラッチに反応せずに他の部位を毛づくろいを行い続けていた割合よりも高くなっていた。これらの結果から Pika and Mitani (2006)

Figure 1. Soliciting behavior for grooming in Japanese macaques. a: A female was lying down in front of her partner. b: The partner was observed to have immediately started grooming the female.

は、チンパンジーがスクラッチによって特定の部位への毛づくろいを要求し、相手はその要求に応じていたのだと主張している。

ニホンザルの毛づくろい交渉では、毛づくろいの役割交代が即座に行われる際に、相手の前に座ったり横たわったりする行動が見られ、催促行動と呼ばれている (Muroyama, 1991, 図1)。相手に毛づくろいを行った直後に、このような行動を行ったときには、それを行わない時に比べて高い割合で、相手から毛づくろいを受けている (Ueno, Yamada, & Nakamichi, 2014)。このように、霊長類の毛づくろい交渉において、種に特有の身体動作がジェスチャーとなり、毛づくろいを必要としているタイミングを相手に伝えているのかもしれない。催促行動は、以前から研究の対象となってきた行動であるが、相手に毛づくろい等の向社会行動を求める行動であるため、向社会行動のやり取りに関する心理特性を明らかにするために非常に有用である。例えば、他者向社会行動を行ったにもかかわらず返報が得られない時に行う催促行動の有無が、返報を期待していたかどうかを調べる1つの指標となるだろう。

4.4 不公平忌避

食物を用いた実験研究から、霊長類は自分の利益が他者よりも相対的に小さい状況を忌避する性質(不公平忌避: inequity aversion)を持つことが報告されている。Brosnan and de Waal (2003) は、2頭のフサオマキザルを対象に、一方の個体にはトークンと引き換えに価値の高い食物(ブドウ)を与え、もう一方の個体には価値の低い食物(キュウリ)を与えた。2頭の対象個体は、隣にいる相手がどの食物を得たかを見ることができた。価値が低い食物であっても、受け取ることで利益を得られるにも関わらず、後者の個体は利益の低い食物を受け取ることを拒否した。2個体の両方に価値の低い食物が与えられた場合には、その食物を受け取っていたため、対象のフサオマキザルは、自分が相対的に不利な状況を忌避したのだと考えられた。

霊長類の毛づくろい研究や食物を用いた実験研究においても、彼らが他者に利益を与えるよう行動する傾向を持っていることが報告されている。しかし、やみくもに他者向社会行動を行ってはいは、相手にばかり利益が与えられ、自身は十分な利益を得ることができない。不公平を忌避する性質があることによって、相手から返報のない状況を防げるかもしれない(瀧本, 2015)。他方で、Schino 仮説のように好意的な情動が媒介することで互惠性が形成されているのであれば、不公平忌避がなくても互惠性が確認できるかもしれない。これまで、霊長類の毛づく

ろい交渉において不公平忌避が働いているかどうかを検討した研究はなく、不公平忌避と毛づくろいの互惠性に関連があるのかわかっていない。霊長類の毛づくろい交渉で不公平忌避が働いているのであれば、不公平を忌避する個体は、自分だけが相手に毛づくろいを行い相手からの返報がない状況では、ストレス指標であるスクラッチや自己毛づくろいといった行動を多く行うと予測される。さらに、もしも毛づくろい交渉に不公平忌避が働いていた場合、その忌避が強く見られた個体や個体間関係においては、毛づくろいの交換が即座に行われやすいだろう。これらの点に関しては、毛づくろい交渉を行った個体を対象として個体追跡観察を行うことで分析することができると考えられる。

4.5 交渉相手の選択と切り替え

しつぺ返し戦略においては、相手の直前の行動に応じて協力するかどうかの意思決定が行われる。ここでは、2者間に限定した交渉を想定している。他方で、biological market theory では、複数の交渉相手の中から最も自分に利益をもたらす相手と交渉を行うこと(partner choice)が想定されており、霊長類における毛づくろいの互惠性にも、そのような仕組みの意思決定が行われていると考えられている(Schino & Aureli, 2009)。例えば、ある個体Xは個体Aと個体Bの2個体と毛づくろい交渉を行った経験があるとする。これまでに個体Xは、個体Aから累計60分間、個体Bから累計30分間毛づくろいを受けたとすると、個体Xは個体Bよりも個体Aを相手として選択し、個体Xから個体Aに対してもよく毛づくろいを行うことになる。biological market theory においては、相手から受けた毛づくろいの量が2倍になり、個体Aから累計で120分、個体Bから60分毛づくろいを受けたとしても、相手の選択は相対的に行われるため、相手に行う毛づくろい時間は変化しない。他方で、しつぺ返しのような2者間に限定したモデルでは、相手から受けた毛づくろい時間が2倍になれば、相手に毛づくろいを行う時間も2倍になると考えられる。これら2つのメカニズムは互いに背反ではないが、毛づくろいの互惠性においてどちらのメカニズムがより重要かが議論されている。

最も利益を与えてくれる相手を選択するのであれば、より利益をもたらしてくれる相手が見つかった場合には、交渉相手を切り替えることがありとえられる(Tiddi, Aureli, Polizzi di Sorrentino, et al., 2011)。これまでの研究では、需要と供給の変化に応じて、毛づくろいの相手や毛づくろい量が変動することが示されてきた。しかし、毛づくろいを

行った個体が、返報となる向社会行動を行わない相手との交渉をやめるのかどうか、また、どのような条件で毛づくろい相手を切り替えているのかを明らかにする研究は行われていない。相手に毛づくろいをした後で返報となる毛づくろいを受けられなかった場合の行動を個体追跡法により観察すれば、返報を行わない相手への対処行動を検討することができる。例えば、そのとき他に毛づくろい可能な相手が近くにいれば、毛づくろいをしてくれない相手との交渉を継続するよりも、近くにいる他の交渉相手に切り替えるかもしれない。また、霊長類が、より多く利益をもたらす相手を選択するのであれば、これまであまり毛づくろいを受けたことがない相手が近くにいるときよりも、これまで多く毛づくろいを受けてきた相手が近くにいるときの方が交渉相手の切り替えが生じやすくなると予測される。

5. 最後に

本論文では、毛づくろいの互惠性に関する研究がどのように展開してきたかを概観し、今後の検討課題を挙げた。しかし、霊長類の毛づくろいのすべてを互惠性で説明できるとは限らない。例えば、霊長類が集団内の個体と攻撃交渉を行った直後には、その相手と毛づくろいを行うことで「仲直り」をすることがある (Kutsukake & Castles, 2001)。また、毛づくろいには社会関係を形成する機能があり、血縁個体を失ったヒヒのメスは、以前よりも多くの個体に毛づくろいを行うようになる (Engh, Beehner, Bergman, et al., 2006)。そのような場面で行われる毛づくろいは、個体間の互惠性とは必ずしも結びつかないかもしれない。霊長類において、毛づくろいの互惠性は広く報告されているものの、互惠性という点ばかりから毛づくろいをとらえる際には注意が必要である。実験研究に毛づくろい研究の知見があまり引用されないのも、以上のことが原因の1つかもしれない。

食物を報酬とする向社会行動と霊長類が普段の生活の中で行う毛づくろいには、他にも様々な違いは存在するが、同時に共通点もある。ニホンザルでは毛づくろいの催促行動が行われる。普段一緒にいることの多い相手から催促された場合、事前に相手から毛づくろいを受けていたかどうかにかかわらず催促によく応じていた。しかし、普段一緒にいることの少ない相手の場合、事前に毛づくろいを受けていた場合に比べて、事前の毛づくろいなく催促された場合には催促に応じにくい傾向があった (Ueno et al., 2014)。食物を用いた実験的研究では、フサオマキザルは、相手が他集団の個体である場合に比べて、同集団の個体、特に血縁関係にある個体の場合に、

相手に食物を与える選択を多く行う (de Waal, Leimgruber, & Greenberg, 2008)。つまり、相手と親密であるほど、その相手向社会行動を行う傾向があることが、毛づくろいと食物を用いた実験研究の両方で確認されている。また、霊長類は身体動作によって毛づくろいを要求することがあるが (第4節)、道具の受け渡しや食物の分配に関しても、向社会行動を相手から受けるためには相手に要求を行うことが重要であると指摘されている (Yamamoto, Humle, & Tanaka, 2009)。毛づくろいと実験室で見られる向社会行動の間に共通する心理特性が存在しているかもしれない。

実験と観察の2つのアプローチは、お互いに補い合うのであり、対立するものではない。観察研究では、生態学的妥当性の高い場面で動物が行う多様な行動を研究対象とすることができる。他方で実験的研究では、動物の行動の因果関係を解明しやすい。観察研究によって、ある行動を引き出す重要な要因を抽出し、実験的研究によって、その要因の効果を実験的に検討することができる。例えば、本論文第4節で指摘したように、親密な社会関係や、向社会行動の行為者に生じる報酬、催促行動、相手との選択と切り替えといった要因を向社会行動の実験的研究においても検討することは有用であるだろう。また、不公平忌避のように、主に実験室で得られた知見がより自然な条件で発揮されているのかを検討することも可能である。今後、向社会行動の種類の違いに留意しつつ、毛づくろいなどの観察研究と実験的研究とが互いに交流し、影響を与え合うことで、向社会行動の研究に新たな展開をもたらすことが期待される。

謝辞

本論文は、著者の博士論文の一部を改変したものである。中道正之先生 (大阪大学大学院人間科学研究科教授)、山田一憲先生 (大阪大学大学院人間科学研究科講師) から頂いたご指導に心から感謝申し上げます。本研究は、科研費 (23・2887) の助成を受けた。

引用文献

- Adiseshan, A., Adiseshan, T., & Isbell, L. A. 2011 Affiliative relationships and reciprocity among adult male bonnet macaques (*Macaca radiata*) at Arunachala Hill, India. *American Journal of Primatology*, **73**, 1107-1113.
- Akinyi, M. Y., Tung, J., Jeneby, M., Patel, N.

- B., Altmann, J., & Alberts, S. C. 2013 Role of grooming in reducing tick load in wild baboons (*Papio cynocephalus*). *Animal Behaviour*, **85**, 559-568.
- Aureli, F., Preston, S. D., & de Waal, F. B. M. 1999 Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (*Macaca mulatta*): a pilot study. *Journal of Comparative Psychology*, **113**, 59-65.
- Aureli, F., & Yates, K. 2010 Distress prevention by grooming others in crested black macaques. *Biology Letters*, **6**, 27-29.
- Axelrod, R., & Hamilton, W. D. 1981 The evolution of cooperation. *Science*, **211**, 1390-1396.
- Balasubramaniam, K. N., Berman, C. M., Ogawa, H., & Li, J. 2011 Using biological market principles to examine patterns of grooming exchange in *Macaca thibetana*. *American Journal of Primatology*, **73**, 1269-1279.
- Barrett, L., Gaynor, D., & Henzi, S. P. 2002 A dynamic interaction between aggression and grooming reciprocity among female chacma baboons. *Animal Behaviour*, **63**, 1047-1053.
- Barrett, L., & Henzi, S. P. 2002 Constraints on relationship formation among female primates. *Behaviour*, **139**, 263-289.
- Barrett, L., Henzi, S. P., Weingrill, T., Lycett, J. E., & Hill, R. A. 1999 Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **266**, 665-667.
- Bernstein, I. S., & Cooper, M. A. 1999 Dominance in assamese macaques (*Macaca assamensis*). *American Journal of Primatology*, **48**, 283-289.
- Boccia, M. L., Reite, M., & Laudenslager, M. 1989 On the physiology of grooming in a pigtail macaque. *Physiology and Behavior*, **45**, 667-670.
- Brain, C. 1992 Death in a desert baboon troop. *International Journal of Primatology*, **13**, 593-599.
- Brain, C., & Bohrmann, R. 1992 Tick infestation of baboons (*Papio ursinus*) in the Namib Desert. *Journal of Wildlife Diseases*, **28**, 188-191.
- Brosnan, S. F., & Beran, M. J. 2009 Trading behavior between conspecifics in chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Journal of Comparative Psychology*, **123**, 181-194.
- Brosnan, S. F., Silk, J. B., Henrich, J., Mareno, M. C., Lambeth, S. P., & Schapiro, S. J. 2009 Chimpanzees (*Pan troglodytes*) do not develop contingent reciprocity in an experimental task. *Animal Cognition*, **12**, 587-597.
- Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. M. 2002 A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature*, **13**, 129-152.
- Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. M. 2003 Monkeys reject unequal pay. *Nature*, **425**, 297-299.
- Capioppo, J. T., Ernst, J. M., Burleson, M. H., McClintock, M. K., Malarkey, W. B., Hawkley, L. C., Kowalewski, R. B., Paulsen, A., Hobson, J. A., Hugdahl, K., Spiegel, D., & Berntson, G. G. 2000 Lonely traits and concomitant physiological processes: the MacArthur social neuroscience studies. *International Journal of Psychophysiology*, **35**, 143-154.
- Clutton-Brock, T. H. 2009 Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, **462**, 51-57.
- Clutton-Brock, T. H., & Lukas, D. 2012 The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. *Molecular Ecology*, **21**, 472-492.
- Cords, M. 1995 Predator vigilance costs of allogrooming in wild blue monkeys. *Behaviour*, **132**, 559-569.
- Cords, M. 1997 Friendship, alliances, reciprocity and repair. In A. Whiten, R. W. Byrne (Eds.), *Machiavellian Intelligence II*. Cambridge: Cambridge University Press. Pp.24-49.
- Cords, M. 2002 Friendship among adult female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Behaviour*, **139**, 291-314.
- Dugatkin, L. A. 1997 Cooperation Among Animals: A Modern Perspective. Oxford: Oxford University Press.
- Dunbar, R. I. M., & Shultz, S. 2010 Bondedness and sociality. *Behaviour*, **147**, 775-

803.

- Ehardt, 1987 Birth-season interactions of adult female Japanese macaques (*Macaca fuscata*) without newborn infants. *International Journal of Primatology*, **8**, 245-259.
- Engh, A. L., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Whitten, P. L., Hoffmeier, R. R., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. 2006 Behavioural and hormonal responses to predation in female chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 707-712.
- Frank, R., & Silk, J. B. 2009 Impatient traders or contingent reciprocators? Evidence for the extended time course of grooming exchanges in baboons. *Behaviour*, **136**, 1123-1135.
- Franz, C. 1999 Allogrooming behavior and grooming site preferences in captive bonobos (*Pan paniscus*): association with female dominance. *International Journal of Primatology*, **20**, 525-546.
- Fruteau, C., Voelkl, B., van Damme, E., & Noë, R. 2009 Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 12007-12012.
- Fruteau, C., van de Waal, E., van Damme, E., & Noë, R. 2011 Infant access and handling in sooty mangabeys and vervet monkeys. *Animal Behaviour*, **81**, 153-161.
- Gomes, C. M., Mundry, R., & Boesch, C. 2009 Long term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 699-706.
- Gumert, M. D. 2007 Grooming and infant handling interchange in *Macaca fascicularis*: the relationship between infant supply and grooming payment. *International Journal of Primatology*, **28**, 1059-1074.
- Gumert, M. D. 2010 Dominance and reciprocity in the grooming relationships of female long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in Indonesia. In S. Gursky, J. Supriatna (Eds.), *Indonesian Primates*. New York: Springer New York. Pp.309-341.
- Hamilton, W. D. 1964 The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-51.
- Hanya, G., Kiyono, M., & Hayaishi, S. 2007 Behavioral thermoregulation of wild Japanese macaques: comparisons between two subpopulations. *American Journal of Primatology*, **69**, 802-815.
- Harbaugh, W. T., Mayr, U., & Burghart, D. R. 2007 Neural responses to taxation and voluntary giving reveal motives for charitable donation. *Science*, **316**, 1622-1625.
- Hemelrijk, C. K. 1994 Support for being groomed in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, **48**, 479-481.
- Henzi, S. P., & Barrett, L. 1999 The value of grooming to female primates. *Primates*, **40**, 47-59.
- Henzi, S. P., & Barrett, L. 2002 Infants as a commodity in a baboon market. *Animal Behaviour*, **63**, 915-921.
- Henzi, S. P., Lusseau, D., Weingrill, T., van Schaik, C. P., & Barrett, L. 2009 Cyclicity in the structure of female baboon social networks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1015-1021.
- Heymann, E. W. 1996 Social behavior of wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*, at the Estación Biológica Quebrada Blanco, Peruvian Amazonia. *American Journal of Primatology*, **38**, 101-113.
- Jaeggi, A. V., de Groot, E., Stevens, J. M. G., & van Schaik, C. P. 2012 Mechanisms of reciprocity in primates: testing for short-term contingency of grooming and food sharing in bonobos and chimpanzees. *Evolution and Human Behavior*, **34**, 69-77.
- Jones, C. B. 1979 Grooming in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* GRAY. *Primates*, **20**, 289-292.
- Kapsalis, E., & Berman, C. M. 1996 Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*macaca mulatta*) II. Testing predictions for three hypothesized organizing principles. *Behaviour*, **133**, 1235-1263.

- Keverne, E. B., Martensz, N. D., & Tuite, B. 1989 Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology*, **14**, 155-161.
- Kutsukake, N., & Castles, L. D. 2001 Reconciliation and variation in post-conflict stress in Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*): testing the integrated hypothesis. *Animal Cognition*, **4**, 259-268.
- Lazaro-Perea, C., de Arruda, M. F., & Snowdon, C. T. 2004 Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour*, **67**, 627-636.
- Leinfelder, I., de Vries, H., Deleu, R., & Nelissen, M. 2001 Rank and grooming reciprocity among females in a mixed-sex group of captive hamadryas baboons. *American Journal of Primatology*, **55**, 25-42.
- Macdonald, S., Schülke, O., & Ostner, J. 2013 The absence of grooming for rank-related benefits in female Assamese macaques (*Macaca assamensis*). *International Journal of Primatology*, **34**, 571-584.
- Maestripieri, D. 1993 Vigilance costs of allogrooming in macaque mothers. *The American Naturalist*, **141**, 744-753.
- Massen, J. J. M., & Sterck, E. H. M. 2013 Stability and durability of intra- and inter sex social bonds of captive rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology*, **34**, 770-791.
- Massen, J. J. M., Sterck, E. H. M., & de Vos, H. 2010 Close social associations in animals and humans: functions and mechanisms of friendship. *Behaviour*, **147**, 1379-1412.
- Matheson, M. D., & Bernstein, I. S. 2000 Grooming, social bonding, and agonistic aiding in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, **51**, 177-186.
- Matsumura, S. 1997 Mothers in a wild group of moor macaques (*Macaca maurus*) are more attractive to other group members when holding their infants. *Folia Primatologica*, **68**, 77-85.
- Matsumura, S. 1998 Relaxed dominance relations among female moor macaques (*Macaca maurus*) in their natural habitat, south Sulawesi, Indonesia. *Folia Primatologica*, **69**, 346-356.
- Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. 2008 Do chimpanzees reciprocate received favours? *Animal Behaviour*, **76**, 951-962.
- Micheletta, J., Waller, B. M., Panggur, M. R., Neumann, C., Duboscq, J., Agil, M., & Engelhardt, A. 2012 Social bonds affect anti-predator behaviour in a tolerant species of macaque, *Macaca nigra*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 4042-4050.
- Mitani, J. C. 2009 Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*, **77**, 633-640.
- Muroyama, Y. 1991 Mutual reciprocity of grooming in female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behaviour*, **119**, 161-170.
- Muroyama, Y. 1994 Exchange of grooming for allomothering in female patas monkeys. *Behaviour*, **128**, 103-119.
- Nakamichi, M., & Koyama, N. 1997 Social relationships among ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) in two free-ranging troops at Berenty Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology*, **18**, 73-93.
- Nakamichi, M., & Shizawa, Y. 2003 Distribution of grooming among adult females in a large, free-ranging group of Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, **24**, 607-625.
- Nicolson, N. A. 1987 Infants, mothers, and other females. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press, Pp.330-342.
- Noë, R. 2006 Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, **71**, 1-18.
- Noë, R., & Hammerstein, P. 1994 Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 1-11.
- Noë, R., & Hammerstein, P. 1995 Biological

- markets. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 336-339.
- O'Brien, T. G. 1993 Allogrooming behaviour among adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, **46**, 499-510.
- Oki, J., & Maeda, Y. 1973 Grooming as a regulator of behavior in Japanese macaques. In C. R. Carpenter (Ed.), *Behavioral Regulators of Behavior in Primates*. Lewisburg: Bucknell University Press, Pp.149-163.
- Onishi, K., & Nakamichi, M. 2011 Maternal infant monitoring in a free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*, **32**, 209-222.
- 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.
- Parr, L. A., Matheson, M. D., Bernstein, I. S., & de Waal, F. B. M. 1997 Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, **54**, 361-367.
- Pelé, M., Dufour, V., Thierry, B., & Call, J. 2009 Token transfers among great apes (*Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*, *Pan paniscus*, and *Pan troglodytes*): species differences, gestural requests, and reciprocal exchange. *Journal of Comparative Psychology*, **123**, 375-384.
- Pelé, M., Thierry, B., Call, J., & Dufour, V. 2010 Monkeys fail to reciprocate in an exchange task. *Animal Cognition*, **13**, 745-751.
- Pérez, A., & Veà, J. J. 1998 Cost-benefit analysis of allogrooming behaviour in primates II. *Primate Report*, **50**, 15-37.
- Perry, S. 1996 Female-female social relationships in wild white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*, **40**, 167-182.
- Pika, S., & Mitani, J. 2006 Referential gestural communication in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Current Biology*, **16**, R191-192.
- Port, M., Clough, D., & Kappeler, P. M. 2009 Market effects offset the reciprocation of grooming in free-ranging redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*. *Animal Behaviour*, **77**, 29-36.
- Richard, A. F., & Heimbuch, R. 1975 An analysis of the social behavior of three groups of *Propithecus verreauxi*. In I. Tattersall, R. W. Sussman (Eds.), *Lemur Biology*, New York: Plenum Press, Pp.313-333.
- Roubová, V., Konečná, M., Šmilauer, P., & Wallner, B. 2015 Whom to groom and for what? Patterns of grooming in female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *PLoS ONE*, **10**, e0117298.
- Russel, Y. I., & Phelps, S. 2013 How do you measure pleasure? A discussion about intrinsic costs and benefits in primate allogrooming. *Biology and Philosophy*, **28**, 1005-1020.
- Sambrook, T. D., Whiten, A., & Strum, S. C. 1995 Priority of access and grooming patterns of females in a large and a small group of olive baboons. *Animal Behaviour*, **50**, 1667-1682.
- Sánchez-Amaro, A., & Amici, F. Are primates out of the market? *Animal Behaviour*, **110**, 51-60.
- Scantlebury, M., Waterman, J. M., Hillegass, M., Speakman, J. R., & Bennett, N. C. 2007 Energetic costs of parasitism in the cape ground squirrel *Xerus inauris*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 2169-2177.
- Scheel, M. H., & Edwards, D. 2012 Captive spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) arm-raise to solicit allo-grooming. *Behavioural Processes*, **89**, 311-313.
- Schino, G. 2001 Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, **62**, 265-271.
- Schino, G., & Aureli, F. 2008 Grooming reciprocation among female primates: a meta-analysis. *Biology Letters*, **4**, 9-11.
- Schino, G., & Aureli, F. 2009 Reciprocal altruism in primates: partner choice, cognition and emotions. *Advances in the*

- Study of Behavior*, **39**, 45-69.
- Schino, G., Polizzi di Sorrentino, E., & Tiddi, B. 2007 Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): partner choice and the time frame of reciprocity. *Journal of Comparative Psychology*, **121**, 181-188.
- Schino, G., Scucchi, S., Maestripieri, D., & Turillazzi, P. G. 1988 Allogrooming as a tension-reduction mechanism: a behavioral approach. *American Journal of Primatology*, **16**, 43-50.
- Schino, G., Speranza, L., Ventura, R., & Troisi, A. 2003 Infant handling and maternal response in Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, **24**, 627-638.
- Schino, G., Ventura, R., & Troisi, A. 2003 Grooming among female Japanese macaques: distinguishing between reciprocity and interchange. *Behavioral Ecology*, **14**, 887-891.
- Seyfarth, R. M. 1977 A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, **65**, 671-698.
- Seyfarth, R. M. 1991 Reciprocal altruism and the limits of correlational analysis. *Journal of Theoretical Biology*, **153**, 141-144.
- Shutt, K., MacLarnon, A., Heistermann, M., & Semple, S. 2007 Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology Letters*, **3**, 231-233.
- Silk, J. B. 2002 Using the 'F' word in primatology. *Behaviour*, **139**, 421-446.
- Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. 2004 Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour*, **67**, 573-582.
- Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. 2006 Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) II: sources of variation in the quality and stability of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 183-195.
- Silk, J. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. 1999 The structure of social relationships among female savanna baboons in moremi reserve, Botswana. *Behaviour*, **136**, 679-703.
- Singh, M., Krishna, B. A., & Singh, M. 2006 Dominance hierarchy and social grooming in female lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in the Western Ghats, India. *Journal of Biosciences*, **31**, 369-377.
- Stevens, J. R., Cushman, F. A., & Hauser, M. D. 2005 Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 499-518.
- Stevens, J. R., Hauser, M. D. 2004 Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, **8**, 60-65.
- Suchak, M., & de Waal, F. B. M. 2012 Monkeys benefit from reciprocity without the cognitive burden. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 15191-15196.
- 瀧本彩加 2015 向社会行動の進化の道筋をめぐる議論の整理 動物心理学研究, **65**, 1-9.
- Tanaka, I., & Takefushi, H. 1993 Elimination of external parasites (lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques. *Anthropological Science*, **101**, 187-193.
- Thierry, B., Gauthier, C., & Peignot, P. 1990 Social grooming in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *International Journal of Primatology*, **11**, 357-375.
- Tiddi, B., Aureli, F., Polizzi di Sorrentino, E., Janson, C. H., & Schino, G. 2011 Grooming for tolerance? Two mechanisms of exchange in wild tufted capuchin monkeys. *Behavioral Ecology*, **22**, 663-669.
- Trivers, R. L. 1971 The Evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, **46**, 35-57.
- Trivers, R. L. 2006 Reciprocal altruism: 30 years later. In C. P. van Schaik, P. M. Kappeler (Eds.), *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin: Springer-Verlag, Pp.67-83.
- Ueno, M., Yamada, K., & Nakamichi, M. 2014 The effect of solicitations on grooming exchanges among female Japanese macaques at Katsuyama. *Primates*, **55**, 81-87.
- de Waal, F. B. M. 1997 The chimpanzee's

- service economy: food for grooming. *Evolution and Human Behavior*, **18**, 375-389.
- de Waal, F. B. M., Leimgruber, K., & Greenberg, A. R. 2008 Giving is self-rewarding for monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 13685-13689.
- Watts, D. 2000 Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. II. Influence of male rank and possible competition for partners. *International Journal of Primatology*, **21**, 211-238.
- Wei, W., Qi, X. G., Garber, P. A., Guo, S. T., Zhang, P., & Li, B. G. 2013 Supply and demand determine the market value of access to infants in the golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). *PLoS ONE*, **8**, e65962.
- Xia, D., Li, J., Garber, P. A., Sun, L., Zhu, Y., & Sun, B. 2012 Grooming reciprocity in female tibetan macaques *Macaca thibetana*. *American Journal of Primatology*, **74**, 569-579.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. 2009 Chimpanzees help each other upon request. *PLoS ONE*, **4**, e7416.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. 2009 Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) spontaneously take turns in a reciprocal cooperation task? *Journal of Comparative Psychology*, **123**, 242-249.
- Zamma, K. 2002 Grooming site preferences determined by lice infection among Japanese macaques in Arashiyama. *Primates*, **43**, 41-49.

(2016. 1. 16 受稿, 2016. 6. 7 受理)