

京都大学	博士（文学）	氏名	BUCHER Benoit, Cyril, Albert
論文題目	Underlying mechanisms and evolutionary roots of prosocial behaviors in non-human animals (ヒト以外の動物における向社会行動の基盤と進化)		
<p>(論文内容の要旨)</p> <p>ヒトは他者と共に働き資源を分け合うだけでなく、自身に不利益があっても、見ず知らずの人にまでコストを支払うことがある。このような行動は「向社会行動」と呼ばれ、「分配行動」・「援助行動」・「慰め行動」に分類される。向社会行動はヒトの協力的社会を支える行動特性であるが、この行動の基礎的メカニズムと進化的起源はまだ十分に理解されていない。</p> <p>第1章では、ヒト以外の種の向社会行動についての先行研究がまとめられ、霊長類以外の研究の必要性を示し、本研究の目的とその意義を示す。比較認知科学では、主にヒト以外の霊長類が、どのような向社会行動を、どのような状況下で生起させるのかについて広く検討されてきた。例えば、チンパンジー (<i>Pan troglodytes</i>) は、他個体と食物を分配し (McGrew 1975; Nishida & Turner 1996)、集団間の闘争において仲間と同盟を結んで援助し (Harcourt & de Waal 1992)、他個体を慰めること (de Waal & van Roosmalen 1979) などが報告されている。しかし、ヒト以外の霊長類において向社会行動の頻度は少なく (de Waal 2008; Jensen et al. 2014; Tomasello 2009)、見知らぬ個体に対しては、ほぼ生起しない (Jaeggi et al. 2010)。そのため、自然環境下で向社会行動の生起要因を特定することは極めて困難である。そこで、広範な霊長類種を対象にした向社会行動の研究は、より統制された実験環境下において行われてきた。これらの研究には、主に「向社会的選択課題 (PCT: Prosocial choice test)」、「援助行動実験 (helping paradigm)」、「食物分配実験 (food sharing paradigm)」の3パラダイムが用いられてきた。しかしながら現在までのところ、同一種であっても実験パラダイムの違いによって結果に相違が生じ、向社会行動の生起要因は明らかにされていない。</p> <p>向社会行動を維持するためのメカニズムには「不公平嫌悪」 (inequity aversion) と「感情的な記帳」 (emotional bookkeeping) の2つが挙げられる。「不公平嫌悪」とは、自身と他者の労働量と報酬量の関係と比較して、他者の報酬量の方が多い場合に生じる嫌悪感であり、集団内での協力行動の維持に機能的に働くことから、協力行動と共に進化したことが示唆されている。また「感情的な記帳」は、他個体との社会的交渉の中で生じた感情を長期的に記帳し、記憶できるメカニズムとして考えられており、比較的少ない認知能力で向社会的に振舞うべき相手 (パートナー) を選択することを可能にする。これら2つのメカニズムは、向社会場面や協力場面におけるパートナー選択に優れた機能を持つことが予測される。ただし、近年の研究では、不公平嫌悪を示さないオランウータン (<i>Pongo</i>) が相互的利他行動を示すことや (Dufour et</p>			

al. 2009, Pelé et al. 2009)、同じく不公平嫌悪を示さないコモンスザル (*Saimiri sciureus*) が他個体と協力するなど (Vale et al. 2019)、仮説と異なる報告もある。

多くの先行研究で対象とされている種を概観すると、ヒト以外の霊長類種に関するものが主であり、しかも集団内での協力行動が生起する種が中心になっている。向社会行動の基盤となるメカニズムとその進化的起源を比較認知科学的に探るためには、集団内で協力行動が生起しない、比較的協力的ではない霊長類や霊長類以外の種も対象にする必要がある。そこで本研究では、新世界ザルに属するフサオマキザル (*Sapajus apella*) とコモンスザルの2種に加え、ヒトの伴侶動物であるイエネコ (*Felis catus*) を対象として、向社会行動の進化的起源とその基盤となるメカニズムの解明を目的とした一連の研究を進めた。

第2章では、比較的他個体に対して寛容であり、共同で養育することも報告されているフサオマキザルを対象にして、向社会行動の中でも、自身の利益にはならないが他者のためにコストを払う「利他行動」が生起するかを検討した(実験1)。フサオマキザルは、「向社会的選択課題」において他個体にも利益が渡る選択をすることは報告されているが (Takimoto, et al. 2010, 2011)、他者の利益のためだけに積極的にコストを支払う「利他行動」に関しては、これまでのところほぼ報告がない。実験では、フサオマキザルオス3個体(分配者)を対象に、自身のケージに置かれた報酬(餌)を隣ケージのメス個体(受取者)に分配するために、ケージの扉を開けて受取者を自身のケージに呼び込み、報酬を分け与えるかを調べた(実験1-1)。結果、自身の報酬をメス個体に分け与えた分配者はいなかった。そこで、自身の報酬を受取者に直接分け与えるのではなく、自身の餌は確保した状態で、受取者の餌が入った餌箱の鍵を開けて、受取者に報酬を分配するかを調べた(実験1-2)。結果、分配者は積極的に受取者に自身の餌を分け与えることはしないが、受取者が自分では開けることができない餌箱に触れながら、しきりに分配者に視線を送り、強く援助要求する個体に対しては、分配者は餌箱の鍵を開けることが分かった。被験体数が少ないことから本研究結果を一般化することは難しいが、援助場面において、チンパンジーだけでなくフサオマキザルでも、受取者による援助要求行動が、分配者の援助行動を引き出す重要な要因であることが示された。

第3章では、フサオマキザルと同じ新世界ザルに属すが、集団内での協力行動が見られないコモンスザルを対象にして、向社会行動の生起要因の一つと考えられる「不公平嫌悪」に関する一連の実験を行った(実験2)。リスザルは、実験者にトークンを渡し、代わりに報酬を与えられる「トークン交換課題」(token exchange task)において、隣の個体が自身よりも高価値の報酬を受け取る場面を観察しても「不公平嫌悪」を示さないことが報告されている。このことは、リスザルが野生下で日常的に協力行動をせず、向社会行動を行わないのは、その根底に「不公平嫌悪」の欠如があ

ることを示唆している。しかし、トークン交換課題の結果は、課題の認知的負荷が影響した可能性もあることから、よりリスザルに適した実験課題での検討が必要である。そこで本実験では、トレイを引き寄せることによって、トレイの上に置かれた報酬を得ることができる「トレイ課題」を用いてコモンリスザルの「不公平嫌悪」を検討した。被験体であるサル（操作者）は、自身の報酬と隣個体（受取者）の報酬が置かれたトレイを引き寄せ、自身の報酬を手に入れることができた。実験では、受取者を操作者の集団内・集団外メンバーとすることで、操作者との社会的関係を操作し、操作者と受取者の報酬配分が同じである「公平条件」、受取者の方に価値の高い報酬が渡る「質的不公平条件」、受取者のみに報酬が渡り操作者である被験体は報酬を得ることができない「量的不公平条件」の3条件において、操作者がトレイを引く頻度を分析した。結果、オスの操作者は、受取者の在・不在（単独条件）、受取者との社会的関係、報酬配分（実験条件）の違いに関わらず、トレイを引く頻度を調節することはなかった。しかし、メスの操作者は、集団外メンバーが受取者の場合、「質的不公平条件」において、トレイを引く頻度が単独条件と比較して有意に少なくなった。これらの結果から、リスザルのメスに限り、集団外メンバーに対して「不公平嫌悪」を示すことが観察された。

第4章では、霊長類以外の種に対象の範囲を広げ、同種他個体との協力的行動が少ないイエネコを対象にした研究を行った。霊長類や、イエネコと同じ伴侶動物であるイヌ (*Canis lupus familiaris*) を対象とした研究では、オペラント条件づけにより様々な課題を訓練し、テストすることは可能だが、イエネコに関しては、動機づけの観点から、オペラント条件づけによって向社会行動を調べることは難しい。そこで本研究では、向社会行動において重要な役割を担うと考えられる二次感情の存在を調べることによって、この制約に対処した。最近の実証研究では、イヌは飼い主がかわいがったイヌのぬいぐるみに対して攻撃的に振舞ったり、飼い主とぬいぐるみの間に割って入ったりするなど、嫉妬関連行動を示すことが報告されている (Harris & Prouvost, 2014)。本実験では同じ実験パラダイムを用い、家庭やネコカフェで飼育されているネコも嫉妬関連行動を示すかを調べた。実験において、ネコは飼い主と見知らぬ実験者が“社会的”物体（潜在的なライバル：毛足の長いネコのぬいぐるみ）と非社会的物体（毛足の長いクッション）にやさしく触れ、かわいがる場面を観察した後、それらの物体を探索する時間が与えられた。結果、特に家庭で飼育されているネコは、飼い主がかわいがったネコのぬいぐるみを長く注視したが、イヌのような嫉妬関連行動は見られなかった。これらの結果は、ネコが嫉妬の感情を持つとまでは言えないものの、嫉妬の前提条件の認知メカニズムとして「刺激強調」 (stimulus enhancement) があることを示唆するものであり、より生態学的に妥当な手続きを用いることによって、このテーマに関する理解がさらに深まる可能性がある。また、オペラント条件づけによる課題の導入が難しい動物種においては、「共感」 (empathy) などの向社会

行動に関連する二次感情の検討が有用であることも主張される。

最終の第5章では、まず各章で得られた実験結果を概観し、問題点を整理する。実験1（第2章）では、フサオマキザルは他個体に対して積極的に利他行動を示すことはなかった。また、実験3（第4章）では、ネコは飼い主がかわいがったぬいぐるみに対して嫉妬関連行動とされる攻撃行動や介入行動は示さなかった。これらの結果から、本研究で用いた実験パラダイムの生態学的妥当性を問題点として議論している。さらに「トレイ課題」を用いた実験2（第3章）では、メスのコモンリスザルが、同性の集団外メンバーに対して「不公平嫌悪」を示すことを明らかにした。リスザルは「トークン交換課題」を用いた先行研究において、「不公平嫌悪」を示さないことが報告されていることから、本研究結果は、ヒト以外の広範の動物種の「不公平嫌悪」の解明に用いられる「トークン交換」パラダイムの妥当性に疑問を投げかけるものである。得られた結果の種間での公平な比較と同様に、被験体が実験場面や課題の内容について十分に理解していることや、向社会行動の適切な同定を可能にする課題の開発が、今後の研究では必要とされる。

実験2（第3章）と実験3（第4章）では、協力的ではないとされている2種（コモンリスザルとイエネコ）を対象に、向社会行動の基盤となる「不公平嫌悪」と「二次感情」を検討した。結果、メスのリスザルは同性の集団外メンバーに対して「不公平嫌悪」を示すことがわかった。またネコは飼い主がぬいぐるみをかわいがっている時の方が、非社会的物体であるクッションをかわいがっているときよりも注視時間が長くなることがわかった。この結果は、「刺激強調」と捉えることができることから、嫉妬の前提条件の認知メカニズムとして「刺激強調」を考慮する必要性が示唆された。これまでのリスザルやネコの研究では、向社会行動の証拠は全く報告されていない。しかし本研究の結果は、これらの種でも適切な社会的関係の操作や実験条件の設定によって、向社会行動が見られる可能性を示しており、これらの種が他個体と協力するための能力は、過少評価されてきた可能性がある。今後の研究では、種特有の社会的関係や課題負荷を考慮した適切な実験設定の開発を行い、これらの種の向社会的能力や、向社会行動に関与する他の認知メカニズムを検討することが必要である。

以上まとめると、本研究は、フサオマキザルによる向社会行動の実証的証拠と、コモンリスザルによる「不公平嫌悪」の存在、イエネコによる向社会行動の基盤となる二次感情に関わる認知メカニズムの存在を示し、向社会行動の基礎的メカニズムの検討に関する重要な資料を提供するものである。今後、向社会行動の基盤となるメカニズムのさらなる解明に向けて、生態学的妥当性に準じた実験場面の設定、食物分配や援助行動以外の向社会行動の検討、向社会行動の基盤となる二次感情の検討により、向社会行動の基礎的メカニズムとその進化的起源に関する全体的な理解へとつながるだろう。

(論文審査の結果の要旨)

ヒトは、他者と協働し、獲得した資源を分配して生きる社会的動物であり、時に意識のない他人の利益のためにコストを支払うことさえある。ヒト以外の動物にも、養育や狩りの協力、獲物の分配を行う種は存在するが、その頻度と範囲はヒトにおいて際立っている。分配・援助・慰めに代表されるこれらの行動は「向社会行動」と呼ばれ、比較認知科学分野においても多くの研究が行われてきた。ヒト特有の大規模な協力的社会を支える基盤となる心的メカニズムとその進化的起源を探ることは、ヒトを理解するための重要な課題となる。本論文は、比較認知的科学的アプローチによって、向社会行動の認知的基盤と進化的起源を解明することを目的としている。

本論文は5章からなる。第1章では、「向社会行動」を定義し、ヒト以外の霊長類を対象に行われた数多くの実証研究を、代表的な3つの課題（向社会的選択課題、援助課題、食物分配課題）に分類し、種ごとに結果を整理することによって、同一種でありながらも課題によって異なる結果が導き出されている事実を指摘している。また論者は、向社会行動の認知的基盤として、「不公平嫌悪」(inequality aversion)と「感情的な記帳」(emotional bookkeeping)の2つを挙げ、前者は協力行動の維持に役立ち、後者は協力場面におけるパートナー選択に有用に機能することを、先行研究を踏まえながら論じている。しかし、近年の研究成果から、協力行動の維持と不公平嫌悪の間には、必ずしも一貫した関係がないことに触れ、霊長類種だけでなく、自然下で協力行動が見られない、より広範な種を対象にした比較研究が必要であると主張する。Brosnan & de Waal (2003年)によって、サルが不公平感を示すことが報告されて以降、霊長類における向社会行動や協力行動に関する数多くの研究成果が蓄積されてきた。それらを動物種や課題ごとに分類し、結果を丁寧に整理した第1章は、この分野の総説となっており、高く評価できる。

第2章から第4章は実験報告である。第2章では、協力する種であるフサオマキザルを対象に「利他行動」の生起を検討している。オス3個体を分配者とし、自身の餌を隣ケージのメス個体(受取者)に与えるか、また、受取者のために餌箱の蓋を開けるかを調べた。結果、分配者は自身の餌を与えることも、積極的に餌箱を開けることもなかったが、受取者が餌箱に触れながら、執拗に分配者に視線を送るといった「援助要求行動」を行った場合には、餌箱の蓋を開けることがわかった。被験体数の少なから本結果を一般化することは難しいが、「援助要求行動」によって援助行動が引き起こされることは、チンパンジーの知見とも一致する。ヒトは他者からの要求がなくとも援助することができる。ヒトとヒト以外の霊長類の「援助行動」の生起要因の違いを詳細な分析から浮き彫りにした本研究成果は、大変価値の高いものである。

第3章では、協力行動が見られないコモンリスザルを対象に、論者が向社会行動の基礎的メカニズムと考える「不公平嫌悪」に関する実験を行った(実験2)。リスザルでの不公平嫌悪の存在に否定的な先行研究の報告に対し、論者は課題の認知的負荷の影響を指摘し、より負荷の低い「トレイ課題」を導入した。この課題では、被験体

であるサル（操作者）が、自身の餌と隣個体（受取者）の餌が置かれたトレイを引き寄せることによって、両者に餌が渡る仕組みとなっている。両者の社会的関係や両者に渡る餌の価値の平等性を操作した実験を行った結果、メスに限っては、同性の集団外メンバーに対して不公平嫌悪を示すことが観察された。これまでの知見を覆す、重要な新事実の提示といえる。

第4章では、霊長類以外の種を対象を広げ、同種他個体との協力行動がほぼみられないイエネコを対象とし、不公平感に関連すると考えられる二次感情である嫉妬について検討している。飼い主と見知らぬ実験者がネコのぬいぐるみか、クッションをやさしく撫でる場面を観察させたところ、ネコは飼い主が撫でたぬいぐるみをより長く注視した。しかし、ぬいぐるみに対する攻撃性などの嫉妬関連行動は観察されなかった。この結果から論者は、嫉妬の前提条件となる「刺激強調」（stimulus enhancement）の存在を主張している。また、オペラント条件づけによる課題訓練が困難な種には、向社会行動に関連する二次感情の検討が有用であることも提案している。今後の動物の感情研究において重要な提案であり、さらなる展開が期待される。

最終の第5章では、各章で得られた結果をまとめると共に、研究の問題点として、実験課題の設定を挙げ、生態学的妥当性を吟味することの重要性、種特有の社会的関係や認知負荷を考慮した適切な実験設定の必要性を論じている。種間で得られた結果の公平な比較は、比較認知科学分野のあらゆる研究において重要な指摘である。最後に、二次感情のさらなる検討によって、向社会行動の認知的基盤とその進化的起源の全体的理解に達すると論を結んでいる。

本論文は、フサオマキザルが援助要求に応じて利他行動を起こすこと、メスのリスザルが同性の集団外メンバーに対して不公平嫌悪を示すこと、ネコが嫉妬の原初的な形態を示すことを発見した点において、本研究分野における大きな貢献が認められる。特に、協力をしない種を対象にした点は、向社会行動の起源を探るうえで重要な資料になることに疑いの余地はない。難点を挙げるとすれば、向社会行動の認知的基盤の解明に向けた理論的考察が不十分な点と、実験手続きの独自性が欠如している点が挙げられる。しかしながら、比較認知科学において、同一の課題を複数種に適用し、結果を比較することは一般的な手続きであり、それ自体が重要な資料となる。また、種に応じた課題設定の必要性も、本研究を行ったからこそ示された問題点でもある。よってこれらの問題は今後の課題であり、本論文の価値を減じるものではない。

以上、審査したところにより、本論文は博士（文学）の学位論文として価値あるものと認められる。2020年6月4日、調査委員3名が論文内容とそれに関連した事柄について口頭試問を行った結果、合格と認めた。

なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、当分の間、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。