

京都大学	博士(文学)	氏名	堤 清 香
論文題目	動物の知性とその進化の生態学的基礎		
(論文内容の要旨) あらゆる知性は、系統発生に沿った一般的な情報処理能力の拡大とともに進化したと考えることもできる。しかし、身体構造と同様、知性が多様な生活形態への適応と考えるならば、その進化をもたらした要因としてそれぞれの動物種の生活形態を無視することはできない。近年、知性の進化における社会的側面の重要性を唱えた「マキャベリの知性仮説」が注目されているが、知性の進化の舞台である生態系は多面的であり、それには物理的側面も社会的側面も含まれることを考えると、より包括的に知性の進化過程を解明するためには、物理的知性と社会的知性の双方についてそれぞれ進化の道筋を多元的に考察することが不可欠であろう。 本研究では、操作的に、生態系内にある事物を大きく、1) 物理的法則に従い、不確実性なくこれにあてはまるものと、2) 物理的法則のように確実な法則ではなく、他者との関係において文脈的に変化する社会的法則に従うもの、に分けて、それぞれに関する知性を物理的知性、社会的知性とよび、これらの知性の進化過程において、採食様式と、異種間の社会生態学的関係という、2つの異なる生態学的要因が重要な影響を及ぼしたという仮説をたてた。そして、物理的知性と社会的知性からそれぞれひとつずつ、生態学的妥当性が高いと思われるものを取り出して、それを系統発生の横軸と生態学的要因の縦軸からなるマトリックスモデルに当てはめることで、知性の進化過程をより多角的に考察することを試みた。 第1章では、本博士論文の主題である知性とはなにか、進化とは、生態学的基礎とはどういうことかについて、土台となる理論を概観して一般的な知見を紹介し、本論文が明らかにしようとする問題の科学的枠組みを記した。 第2章では、物理的知性のうち、物理的な表象操作がかかわる演算認知をとりあげ、4種の霊長類についてそれぞれ引き算実験を行い種比較した。実験1では、野生ベルベットモンキーを対象に採食場面を模した野外実験を行い、原初的な引き算のような推理が必要とされるエサの動きを呈示することにより、サルが対応する表象の操作の結果に基づいて的確に行動を変えるかどうかを調べた。一段階の引き算(例:「2－1」)においては、テストしたオトナ3個体すべてにおいて、なんらかの数量レベルまたは物体レベルの表象操作がみられたのに対して、二段階の引き算の前段階(例:「2－1－1」)では4個体中1個体で数量レベルの表象操作がみられた。また、この1個体では、階層構造をもつ二段階の引き算(例:「(2－1)－1」)もみられた。このことは、ベルベットモンキーの集団全体において、物理的表象操作能力は均一に存在するのでな			

く、個体によって異なるレベルの表象操作能力が存在していることを示唆する。また、同じ個体でも、採食戦略として自発的に発現する表象操作能力は場面によって異なることを示唆している。また実験2、3、4では、他の3種の霊長類(オランウータン、フサオマキザル、クロレムール)について、ベルベットモンキーの一段階の引き算と同様の実験を行い、物理的知性の進化と系統発生、食性の関係について考察した。

第3章では、社会的知性のうち、社会的な表象操作がかかわる注意認知をとりあげ、系統分類レベルで綱をまたいだ4種の動物において種比較を行った。実験1では、引き算実験と同じ野外実験場で、野生ベルベットモンキーがヒトの民家から食べ物を「盗む」ときの注意認知を詳細に調べた。サルは、ヒトがサルを見ているときにはエサ取り行動を抑制したが、ヒトが他のことに熱中していたり、ぼうっと空(くう)を見ていたりエサをみていたときにはエサを取った。これは、ヒトの注意の状態に応じた自己の「盗み」行動の調節を示唆する。また、実験2において、同様の実験を都会のカラス(ハシボソガラス)において調べたところ、カラスは、ヒトがカラスをみているときだけでなく、ヒトがエサをみているときにもエサ取り行動を抑制した。このことは、カラスは「自己—他者」の直接的な注意の関係だけでなく、「自己—他者—自分の欲しいもの」、という間接的な注意の関係にも敏感であることを示す。またカラスは、ヒトの顔の向きや体の向き、眼が遮蔽物で覆われているか、ヒトがカラスの動きと随伴して動くかどうか、といった複数の注意の手がかりに応じて柔軟に自己の行動を調節した。このことは、カラスは、ある手がかりと自己の行動との自動的な一対一対応のメカニズムでの注意を認知しているわけではなく、複数の要素を総合的に判断してヒトの注意の状態を表象していることを示唆している。さらに、実験3では、「カラス(=agent A)は、ヒト(=agent B)がエサ(object X)をみていることを理解している」という一段階の注意の理解だけでなく、「カラス(=agent A)は、別のカラス(=agent B)が、ヒト(=agent C)がエサ(object X)をみていることを理解していることを、理解している」という、入れ子の構造をもつ二段階の注意の状態にも敏感に反応していることが示された。また、実験4で、同じ調査地にいるカラスとハト(ドバト)とを同時に比較したところ、ヒトと競合的な社会生態学的関係をもつカラスはヒトの注意の状態に敏感に反応して自己のエサ取り行動を調節していたが、ヒトと中立的な社会生態学的関係をもつハトはとくにヒトの注意の状態に敏感ではなく、同じ鳥綱の中でもヒトとの関係によって社会的知性の表出に差があることが示された。実験5では、ノラネコにおいて、同じ種内でヒトと競合的な関係にあるときと協力的な関係にあるときとで、同じ注意の手がかりにどのように反応するかを調べたところ、「ネコをみる」「エサをみる」といった同じ行動でも、エサをねだるような協力的な関係のときと、エサを盗むような競合的な関係のときとでは生起する行動が逆になることが示された。これらの結果について、社会的知性の進化と系統発生、生態学的種間関係との関連性について考察した。

第4章では、そうした知見を領域固有性の観点から論じた。物理的知性と社会的知性がそれぞれ領域固有的に存在するかどうかを調べるひとつの手段として、生後すぐの認知を調べるという方法がある。遺伝子を通して直接次世代に受け渡すことのできる情報は限られているので、多くの場合、認知の基本的な初期値のみが生得的に組み込まれ、そのテンプレートにそってそれぞれの認知が発達すると考えられる。物理的知性と社会的知性でこの初期値が異なれば、少なくとも発達初期の段階では、これらは領域的に異なる知性であるといえるかもしれない。この点に着目し、本章ではとくに生後1ヶ月と3ヶ月のニホンザル乳児において、動物の物理的特徴としてのテクスチャ（ふわふわした「毛」の属性）と、動物の社会的・心理的特徴としての「眼」の属性それぞれに対する注視反応を調べた。その結果、1ヶ月児では、「毛」の属性も「眼」の属性も、どちらもとくに顕著な注視反応の変化を引き起こさなかったのに対して、3ヶ月児では「毛」の属性が注視反応の顕著な変化を引き起こした。一方、「眼」の属性は、とくに顕著な注視反応の変化を引き起こさなかった。このことは、動物の物理的特徴と社会的・心理的特徴とを比較した場合、発達の初期に敏感性が表れるのは物理的特徴のほうが先であることを示唆する。この結果をそのまま物理的知性と社会的知性の初期値の違いにあてはめるのは困難であるにせよ、発達初期の段階で、すでに動物の物理的特徴と社会的・心理的特徴とに対する敏感性に違いがあることは、第2章及び第3章で概観した物理的知性及び社会的知性が領域固有的に存在する可能性を棄却するものではない。

最後に、第5章において、物理的知性と社会的知性それぞれの進化について、社会生態学的要因の果たした役割と知性の平行進化について考察した。物理的知性については、オランウータン、ベルベットモンキー、フサオマキザル、クロレムールの4種の比較により、数量の演算能力は、動物食を含む食性をもつ霊長類の中で、系統発生にそってその複雑さが異なることが示された。これは、生活形態のうち食性の要素を一定にして系統発生の要素を操作した種比較である。採食場面における一段階の引き算の認知において、数量が介在する表象操作が見られたのはベルベットモンキーであったので、動物食を含む食性をもつ霊長類において数量表象の心的操作能力が適応放散しはじめた時期は、少なくともヒトが旧世界ザルとの共通祖先から分かれた頃まで遡る可能性が示された。一方、数量の概念を介さない、物体表象の心的操作までのレベルであれば、新世界ザルとの共通祖先までその起源を遡ることのできる可能性が示唆された。また、社会的知性については、綱のレベルで異なるベルベットモンキー、カラス、ハト、ノラネコにおいて、生活形態のうちヒトとの社会生態学的関わりを一定にして系統発生の要素を操作した比較と、系統発生の要素を一定にしてヒトとの社会生態学的関わりの要素を操作した比較の両方を行った結果、綱のレベルで異なっている、ヒトとの社会生態学的関わりが深ければ、ヒトの注意の状態に応じて自己の盗み行動が調節されることが示された。一方、同じ鳥綱であってもヒトとの関わりが中

立であれば、ヒトの注意の状態に敏感でないケースがみられることも示され、異種間の社会的知性の進化において社会生態学的要素がひとつの進化圧となった可能性が示唆された。

(論文審査の結果の要旨)

知性は、環境からもたらされる難題を、紋切り型の応答ではなく、文脈に即した多様かつ柔軟な対応によって巧妙に切り抜けるために動物が進化させた重要な特性である。知性はヒトにおいて最高度に発達したが、その適応的価値を考えれば、それが他の多様な動物にも備わっていることが次々に明らかにされてきたのは当然であろう。細目によっては、ヒトよりも優れた能力が示されることもまれではない。

この事実は「下等な」とさげすまれる動物から、ヒトに向けて知性が向上進化したという伝統的知性観には合致しない。ではそうした多様な知性はいかに進化したのか。系統発生に沿った向上という単純な図式を、多様に進化した知性という姿に変えた要因は何なのか。それは「生き方」である。いかに生きるかにより、要求される知性は変化する。知性が適応的形質の1つである限り、環境からの要求に沿って知性は進化する。そこには上下や優劣はなく、違いがあるだけだ。本論文を貫く論者の基本的な視座はここにある。

論文は5章から成る。第1章では知性の進化を考察するための具体的問いが提示される。近年、他者を欺いたり出し抜いたりする権謀術数が、知性を進化させる要因として注目されているが、論者はより基本的要因として採食活動を挙げる。採食活動の重要性自体はこれまでも論じられてきた。手に入る時期や場所が限定される果実などの獲得には、地理や季節に関する高度な知識が必要なことや、地下にある、下処理が必要である、道具が必要であるなどの理由で入手困難な食物の利用などが、その要因として考察されてきた。しかし、論者の着眼点はこれとは一線を画したものである。すなわち、動物が虫や小動物などの小さな獲物を手に入れようとするとき、獲物や第3者の物理的状態や社会的状態の的確な認識が、採食の成否を分かち、具体的には獲物の数や動きに加え、その場にいる他者の注意の状態を正しく知らねばならず、それが種々の動物において知性を進化させる選択圧の1つとして作用したのではないかとする。これまでに類を見ない斬新な着眼点と言えよう。

第2章では物理的知性を取り上げ、数量に関する心的表象操作能力を、野生ベルベットモンキー、飼育下フサオマキザル及びクロレムール、及び半野生オランウータンという4種の霊長類で比較している。具体的には、最初に見せられた複数の報酬が、実験者によって減らされていく場面を見せ、その結果を推理させる実験である。その結果、原猿のクロレムールを除けば簡単な演算が可能であり、中でもベルベットモンキーでは $2-1-1$ といった2段階の演算も個体によってはできる可能性が示されている。全くの野生のサルがこうした能力を持つことは驚きであるとともに、それは採食に要求される物理的課題解決の必要性が、知性の進化に果たした役割を実感させるものであった。天災でオランウータンの実験が完遂できなかったのが惜しまれるが、巧妙に自然な採食場面を模した厳密な実験場面を構成して野生動物に適用し、彼らの能力を見事なまでに発揮させることに成功したこの研究には、論者の独創性がいかんなく発

揮されている。大きな拍手を送りたい。

第3章は社会的知性を取り上げ、採食時に存在する第3者の注意の状態をどの程度読み取れるかを、ベルベットモンキー、ハシボソガラス、ドバト、ノラネコで比較している。動物と食物と実験者の3者が存在する環境で、実験者の演技から動物がどのように危険度を判断して食物を盗みにくるかを分析する手法である。実験の結果、ドバトを除いた3種において肯定的な行動が示された。中でも野生カラスは、別のカラス集団の存在する4者場面で、4者すべてを考慮に入れて行動することが示唆された。これは比較認知研究における極めて重要な新事実である。他者の知識や信念を理解する「心の理論」能力の基礎にある視線や注意の認識は、多くの動物に備わった基本的機能であり、種によっては高度に発達していることが明確に示された。

第4章では上記2領域における知性の関連性が論じられた。両領域に適用される法則は異なるため、主体は当該対象物が動物か否かをまず判定しなければならない。論者は無生物の自発的な動きに対する驚きを指標に、ニホンザル乳児がふわふわした外観から「動物」を認識することを示した。サル乳児が早期から一定の「動物」概念を持つこと、それが外面の性質で決定されるというのは大きな発見であり、この初期的領域分化は、両領域の固有性を示すものである。他方両領域における知性は、表象操作の階層性という視点からは共通に捉えることも可能で、組織的な比較論的分析が必要であることも論じられている。重要な指摘であり、知性の進化を明らかにする上で、今後の指針となる方向性を提示したものと言える。

第5章は総合考察であり、本論で扱われた知性が進化系統樹をどこまで遡るかが論じられるとともに、その進化を促した要因としての採食活動の意義が再確認される。そしてそれが権謀術数といった社会的技術の要請と相携えて、知性が進化したのではないかと結論される。この結論自体は取り立てて新鮮なものではないにせよ、実証的データに基づく論者の考察には説得力がある。

全体を俯瞰したとき、これだけ多様な種における多様な実験を、野外環境でよく実行したものだと思服させられる。実験心理学と動物行動学の利点を巧みに融合した手法で、比較認知研究の新たな地平を拓いたものとして、高く評価できる。

他方、望むべきこともある。例えば、実験で得られた種差をもたらす要因に関する考察がやや不十分に思えること、知性を進化させた社会的要因として、近年注目されている助け合いや思いやりといった向社会的機能がほとんど無視されていることなどは、問題視されるべきであろう。しかし、これらの欠点も、壮大なスケールでおこなわれた一連の研究の価値に比べれば小さなものでしかない。

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。2011年10月18日、調査委員3名が本論文とそれに関連したことがらについて口頭試問をおこなった結果、合格と認めた。