

(論文内容の要旨)

動物界の中で、ヒトの利他性は際だっていて、募金や献血に見られるように、今後会うことが期待されない非血縁者にも、利他的な振る舞いをする。本研究は、そうしたヒトの利他性のなかでも、特に「自身の利益がコストに見合わないにもかかわらず他者に利益を与えたいという動機から起こる行動」と定義した「思いやり」を支える認知能力に着目し、その進化的起源を探ることを目的としている。

第1章では「思いやり」をめぐる「ティンバーゲンの4つのなぜ」について、先行研究をもとに考察し、「思いやり」の進化がほとんど明らかにされていない点を指摘する。具体的にいえば、至近要因に関しては、利他性には認知能力と同様に感情も重要な役割を果たしていることが、近年の神経科学的研究から指摘されている (Rilling, Gutman, Zeh, Pagnoni, Berns & Kilts, 2002; Singer, Seymour, O'Doherty, Kaube, Dolan, & Frith, 2004)。究極要因では、社会生物学などの分野で研究されてきた利他行動や協利行動の理論的枠組みについて概観し、そこでの問題点も指摘する。例えば、Hamilton の血縁選択理論は、血縁性を中心に利他行動が進化的に適応的な戦略となりうることを示している。また、Trivers の相互的利他主義理論は、ある利他的行為によって、行為者へ最初のコストを上回る利益が利他的行為の受容者からもたらされる場合に、その利他的行動は適応的な戦略となることを示している。しかしながら、ヒトはこれらの理論では説明のつかない利他的行為を行う。例えば、ヒトは一期一会の非血縁者にも援助を向けることが知られており、「思いやり」の究極要因の解明のためにはこうした行動の適応性を明らかにする必要があるだろう。

「思いやり」の発達に関しては、周囲の人が泣いていれば自分も泣いてしまう、といった感情の「伝染」が乳児期に見られ、その後他者の苦痛を見ることにより「伝染」される自分の苦痛を取り除こうとする行動が見られると報告されている (Hay, Nash, & Pedersen, 1981; Zahn-Waxler, Radke-Yarrow, Wagner, & Chapman,

1992)。やがて2歳程度になると、自分ではなく他者の苦痛を取り除く行動が見られ、年齢とともにその方法も多様になると報告されている (Radke-Yarrow, Zahn-Waxler, & Chapman, 1983)。一方で「思いやり」の進化に関しては、これまでほとんど研究が行われてこなかった。その理由の1つは、動物における認知研究が擬人主義を極端に嫌ったため、「思いやり」などの、至近要因として感情も含まれる行動は、研究対象として避けられていたことが挙げられる (de Waal, 1999)。もう1つは、Huxley (1984)の考えに代表されるように、「思いやり」などの道徳性は血塗られた競争に満ちた自然界で作られるものではなく、ヒトが理性によって作り出し教育することで初めて身につけられる、という考えが受け入れられていたことが挙げられる。そこで本研究では、比較認知科学の立場から「思いやり」の進化を明らかにするために実験的検討を行った。「思いやり」を調べるためには、他者への利他的行動を支える認知能力や感情を明らかにする必要がある。そのためにはヒト以外の霊長類を用いて協力行動や利他行動を実験的に分析することが有効であるだろう。

そこで第2章では、ヒトおよびヒト以外の霊長類における「思いやり」に関する先行研究について、実験的研究を中心に概観した。先行研究は主にチンパンジーとフサオマキザルを対象に行われており、例えば2個体が行動を同期させてレバーもしくは紐を引くと、両者が報酬を手に入れられる課題を行わせると、両種とも同種他個体と協力して餌を手に入れることができることが報告されている (Crawford, 1937; Mendres & de Waal, 2000)。「思いやり」の進化を探るためには、まずヒト以外の霊長類が協力場面や利他的場面をどのように理解しているのかといった、「思いやり」の認知的側面を探ることが重要であると考えられる。そのためには、協力場面や利他的行動を行う場面の中で見られる行動傾向や、個体間のコミュニケーションを分析するのが有効な手段であると思われる。

そこで第3章では、先行研究よりさらに複雑な課題を用いて、フサオマキザルを対象に、まず同種他個体と協力して課題を解決できるのかどうか調べた。具体的には、2個体が異なる行動を継時的に行うことによって、初めて2個体とも報酬を手

に入れられる課題を用いて、学習した2つの行動系列を自発的に2個体に振り分けることができるのかを実験的に調べた（第1節）。3組で実験を行った結果、3組とも自発的に協力して課題を解決することができた。第2節では、他者の協力が必要な時と自力で課題を解決できる時を作り、両条件でコミュニケーションの違いを分析した。その結果、相手個体への注視時間は協力が必要な時の方が長かったものの、身振りや発声といった他のコミュニケーション行動は見られなかった。第3節では、課題を解決するためには2個体の協力が必要だが報酬を手に入れられるのは1個体のみ、という不公平な状況を作り、役割を交代させることによって相互的に利他行動をする場面を用いた。そしてさらに、相手の可視性を操作することによって、相手との視覚的接触が協力の成功や個体間のコミュニケーションにおよぼす影響について調べた。その結果、協力の成功は視覚的接触の影響を受けなかった。また、相手の可視性の程度にかかわらず、全体を通して、協力が失敗した時は、成功した時と比べて、協力を要請された個体は要請した個体からの視線を避ける傾向が見られた。このことから、視線は他者との協力の際に重要なコミュニケーションなのかもしれないといえる。しかしながら、相手が見えにくい場合でも協力の成功率が下がらなかったことから、視線が使えない場合にはそれを補償するコミュニケーションツールを持っていると考えられる。また、本実験で視線以外のコミュニケーションが顕著に見られなかった原因として、身振りや発声が必要なほど課題が困難ではなかった可能性が考えられる。

そこで第4章では、ヒト実験者に餌を要求する場面を用いて、彼らが生成する要求の身振りおよび他者の注意状態の認識を調べた。第1節では、これまで行われてきたヒト以外の霊長類における注意状態の認識についての先行研究を概観した。第2節ではフサオマキザルを対象に、指さしの身振り和他者の視線認識について実験を行った。実験では、まずテーブルを挟んで被験体と実験者が向かい合った。テーブルの上には透明なカップが2つ左右に置かれており、餌の入っているカップを指差せば、実験者から餌がもらえることをサルにあらかじめ学習させた。その後、プロブテストとして顔の向きおよび視線の異なる状態を20秒間被験体の行動に反応

せず提示し続け、その間の被験体の指さしの回数および実験者の顔への注視時間を調べた。その結果、実験者の顔の向きと視線が「こちらを向いている」時のほうが、「逸れている」時に比べて実験者の顔への注視時間が長かった。しかし指さしの回数には差は見られなかった。このことから、フサオマキザルは他者の顔の向きや細かな視線への感受性は持っているものの、それが指さしに反映されることはないことがわかった。しかしながら、指さしはオペラント条件づけにより実験的に訓練された行動であり、自然な状況で獲得した身振りではない。そのため、指さしがコミュニケーション手段として用いられなかった可能性がある。そこで第3節では同じフサオマキザルを対象に、実験状況を、彼らが普段生活しているホームケージに移し、実験者に手を伸ばして餌をねだるという彼らが本来持っている行動を指標に、他者の注意の状態を理解しているのかを再度調べた。その結果、実験者が餌を持っている時には細かな視線も考慮した柔軟な身振りの変化が見られたが、餌がテーブルの上に置かれている時には、身振りの頻度に違いが見られなくなった。このことから、フサオマキザルは他者に何かを要求する際、相手の注意を自分に引きつける要求の身振りは持っているものの、別の場所に置かれた対象物に相手の注意を引きつける要求の身振りを生成するのが困難であると考えられ、そうしたコミュニケーションの限界のため、餌がテーブルの上に置かれている時には、他者の注意状態の理解が身振りに反映されなかったと思われる。第4節ではヒトに系統発生的に近いチンパンジーを用いて、第3節と同様の手続きを用いて実験を行った。その結果、やはり実験者が餌を持っている時のみ、身振りの生成頻度は条件間で変化した。つまり他者の注意を自分以外の対象物に引きつける身振りは、チンパンジーでも要求の身振りとして機能していないことが示唆される。

第5章では、フサオマキザルを対象に、相互的利他行動の性質について調べた。第1節では、第3章第3節と同様、課題を解決させるためには2個体の協力が必要だが報酬を手に入れることができるのは1個体のみという状況をつくり、毎試行役割を交代することで相互的に利他行動を維持することができるのか調べた。その結果、3組すべて相互的に利他行動を維持することが明らかになった。第2節では、

同じ手続きを用いて役割交代までの試行数を3試行に延ばし、相互的利他行動が維持されるのか調べた。その結果、3組中1組はお互いに対する利他行動を止めてしまったものの、残りの2組は維持した。第3節では同じ手続きを用いて役割交代までの試行数をさらに6試行に延ばし、相互的利他行動が維持されるのか調べた。途中お互いの利他行動が止まる試行も見られたが、すくなくとも2組では全体的に協力が維持された。これらの結果から、フサオマキザルは同一セッション内においてお互いの役割が交代される場合、比較的長い遅延がおかれても、相互的に利他行動を維持することが示唆される。

第4節、第5節では相互的利他行動場面を被験体がどのように認識しているのかを探るため、協力に参加したパートナーや協力の必要性を操作した。第4節では、「誰が協力したか」を認識しているか調べるために、パートナーが協力して餌を手に入れた場合と、ヒト実験者が協力して餌を手に入れた場合を設定し、その後のパートナーへの「お返し」の頻度が異なるか調べた。その結果、前の試行でパートナーが協力して被験体が餌を手に入れた場合の方が、その後の「お返し」の試行でより多くパートナーに対して協力したことがわかった。第5節では、同じパートナーが装置を操作しても、被験体が餌を手に入れる際、パートナーの協力が必要な場合と自力で手に入れる場合を設定し、その後の「お返し」に違いがみられるか調べた。その結果、条件間の「お返し」の回数には違いは見られなかったが、1個体のみ反応時間に有意な差が見られた。この個体は前の試行で餌を手に入れる際に、パートナーの協力が必要だった場合には、そうでなかった場合に比べて「お返し」をするまでの時間が有意に短かった。このことから、フサオマキザルは「お返し」をする前に、餌を手に入れた際相手がどのように関わっているかについての感受性を持つ可能性がある。

第6章では被験体にとってより自然な状況である食物分配場面を用いて、食物分配行動が相手の餌への欲求を認識したうで行われているのかについて調べた。具体的にはフサオマキザルを対象に、相手の餌への欲求を推測させる状況を観察することが、その後のその相手への食物分配行動に影響するのかどうかについて調べた。

その結果、事前に相手が餌を食べた場面を目撃した場合には、そうでなかった場合に比べて、有意に食物分配の頻度が低くなることがわかった。

第7章では各章で得られた実験結果を整理し、先行研究で示されたヒトを含めた霊長類の利他行動や協力行動に関する先行研究と比較することで、ヒトに見られる「思いやり」を支える認知能力の進化的起源について考察した。本研究における実験結果より、他者と協力する際の相手の役割認識、視線によるコミュニケーション、他者の注意の状態の理解、相互的利他行動における相手個体の行動の認識、他個体の餌への欲求の認識といった「思いやり」を支える認知能力のいくつかは、新世界ザルであるフサオマキザルにも共通して見られることが示唆された。しかしながらその反面、他者との協力時に身振りや発声といった、積極的なコミュニケーションがあまり見られなかったことや、オマキザルだけでなくチンパンジーも指示的な身振りは要求の身振りとして機能していないことが示唆された。このことから、Tomasello et al. (2005)が提唱する個別の社会的認知技術(individualistic social cognitive skills)のいくつかは、チンパンジーだけでなく、フサオマキザルにもヒトと共有して見られるものの、他者と意図や目的を共有するための社会的認知技術(shared social cognitive skills)は弱いと考えられる。今後、野外であまり協力行動の報告がされていない旧世界ザルのマカクザルや、ヒトと系統発生的に近いチンパンジーなどと詳細に比較することにより、「思いやり」を支える認知能力の進化がより明らかになるであろうと思われる。さらに、「思いやり」を支える感情に関しても実験を重ねることにより、「思いやり」の進化をさらに明らかにしていくことが課題である。

氏 名	はっ 服 とり 部 ゆう 裕 こ 子
-----	-----------------------------

(論文審査の結果の要旨)

「思いやり」はヒトの顕著な特徴の1つであるが、こうした協力的で利他的な行動は進化の謎である。現代の進化理論では、選択圧は種ではなく個体に作用すると考えられている。これによれば仲間のために自身を犠牲にするといった美德は淘汰されていき、利己主義を貫くものが生き残る。

この謎を説明するために、自身と同じ遺伝子を共有する個体を援助する行動が選択されるとする血縁選択説や、小さなコストで互いに大きな利益を与え合うといった相互的利他主義説が提案されてきた。これらの理論は動物界に見られる種々の利他行動をうまく説明することに成功したが、ヒトの利他行動をこれらから説明することはなお難しい。ヒトは血縁もなければ見返りも期待できない一期一会の他者を援助することもあるし、そのために自らの命を賭することすらある。これらの奇妙な行動は、いったいなぜどのように進化したのだろうか。

本論文は、この問いに対して、進化理論ではなく、そうした行動を支える多様な認知的基盤をヒト以外の霊長類を対象として分析し、その発生過程を明らかにすることから答えようとした、斬新で意欲的な試みである。

論文は7章から構成されている。第1章および第2章で論者は、「思いやり」を「自身の利益がコストに見合わないにもかかわらず他者に利益を与えたいという動機から起こる行動」と定義した上で、これまでの関連研究を通覧し、この行動を支える認知基盤の発生過程を明らかにすることが焦眉の課題であることを指摘する。従来、擬人主義のタブーを恐れるあまり、「思いやり」がヒト以外の動物を用いた実証的研究の俎上に載せられることは希であった。現代比較認知科学の発展に鑑みたと、論者のこの方向性はある意味必然であったかも知れない。しかし、困難な問題を直視し、その障壁に挑もうとする論者の挑戦的姿勢は喝采に値する。

第3章以降、第6章までは、独創性あふれる多彩な実験の成果を述べている。まず第3章では、独自の課題を用いて、2頭のフサオマキザル間の協力行動を分析し

た。その結果このサルは自発的に分業による協力を達成することを示した。動物を用いた従来の協力行動の分析では、そのほとんどが同じ行動を同期させるタイプの行動を用いている。本実験の結果は、より複雑な共同作業が3500万年前にヒトと分岐したこの南米のサルには可能であることを示すものであり、こうした高次な行動の進化史を塗り替える重要な資料である。

第4章では、フサオマキザルとチンパンジーがヒトの注意状態をいかに認識し、操作するかを検討した。その結果、両種とも、目の状態で示されるヒトの微細な注意状態の違いを認識できることを、これまでにない手法で初めて示した。しかし、ヒトの注意を他方に誘導することは両種ともに難しく、限界もあることを示した。これらの成果は、巧妙な手法とともに高く評価するに値する。

第5章では、第3章の協力課題を利用して、相互的利他行動がフサオマキザルに可能であるかを分析した。その結果、協力者のうち一方の個体しか報酬を得られない場合でもサルは将来の役割交代を見越して協力し合うことを示した。またこれは条件づけられた単純な行動ではなく、コストを払って協力してくれた相手に、次の機会ではより多く協力することから、高次の判断が含まれたものである可能性をも示している。これらも従来のサル観をくつがえす極めて重要な発見である。

第6章では、フサオマキザルの食物の分配が、他者の餌への欲求の強さを認識した上でおこなわれているのかどうかを分析した。その結果、事前に餌を食べているのを目撃した相手に対しては、食物の分配を減らすことがわかった。これは他者の過去の行動から現在の他者の欲求の強さを推測しておこなわれる行動である。このサルの高度な知性と判断力を示す先端的な成果といえる。

第7章では、実験結果を整理し、ヒト以外の霊長類の「思いやり」を支える認知機能の諸特徴を論じている。最も重要な論点は、フサオマキザルもチンパンジーも「思いやり」を支える多彩な社会的認知を示すが、それはあくまで個体レベルの社会的認知技能であり、他者と意図や目的を共有するための社会的認知技能は弱い、とする点であろう。ヒトは他者に協力を要請し、共通の目標物に注意を誘導する。「思いやり」を社会制度にまで高めたヒトの特徴は、ここにあったのかもしれない。

本論文で述べられている実験は、そのいずれもが、簡明でありながら、極めて巧妙に組まれたもので、この難しい研究テーマにおいて、擬人主義の呪縛から逃れ、客観性を確保することに成功している。これは、研究者としての論者の豊かな創造性と優れた分析力を如実に示すものである。得られた研究成果は、そのいずれもが従来の霊長類観をくつがえすもので、比較認知研究における大きな前進である。また、ヒト以外の霊長類の社会的認知技能の高さのみならず、その限界をも示唆したことは、将来の研究への指針を提供するものともなろう。

もちろん不十分な点もある。第1に、「思いやり」がどのような認知過程から構成されているのかという理論的な考察が不十分である。第2に、社会的認知技能の見積もりはどのような行動を指標にするかによって異なったものになると考えられるが、その点に関する注意が十分に払われていない。第3に、個体レベルの社会的認知技能と意図共有のための社会的認知技能の切り分けは必ずしも明確ではない。しかしながら、本論文で提示された多彩な実験事実は、こうした欠点を補ってなお十分に余りあるものといえる。何よりも、独自の視点から、これまで等閑に付されてきた観のある困難な課題に取り組み、客観性ある科学的事実を積み上げた成果に対し、賞賛を惜しむべきではないであろう。

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。2008年4月25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。