慶應義塾大学学術情報リポジトリ
Keio Associated Repository of Academic resouces

Title	共感性の系統発生
Sub Title	Phylogeny of the empathetic systems
Author	渡辺, 茂(Watanabe, Shigeru) 藤田, 和生(Fujita, Kazuo) 伊澤, 栄一(Izawa, Eiichi)
Publisher	
Publication year	2018
Jtitle	科学研究費補助金研究成果報告書 (2017.)
JaLC DOI	
Abstract	本研究では3つの項目を検討した。1つは, 共感性の動物モデルの確立であった。共感性を2個体間の情動とその一致性によって4分類し, マウスを対象にそれらの可否を検討した。2つめは, 共感性の機能と生態因の検討であった。鳥類および霊長類の比較検討によって, 協同繁殖と一夫一妻が, 共感性進化の生態因であることを示唆した。3つめは, 共感性の認知基盤の検討であった。高次共感を霊長類および食肉類で比較検討し, サルおよびイヌの第三者に対する情動評価能力を見出した。これら3項目の研究によって, 共感性がヒト以外の動物においても協力性と随伴進化し, 高次認知はそれとは独立に進化する可能性を示唆した。 This research investigated phylogeny of the empathetic systems from three aspects. First, we classified empathy into four cases based on the self-other correspondence of emotional state and tested them in mice. We found that mice showed all cases of empathy. Second, socio-ecological factors relevant to prosociality was examined in birds and primates. We found two factors : cooperative breeding and pair-bond. Third, cognitive basis for empathy was investigated. We found that primates and dogs were able to evaluate a third-party by observing his/her cooperative interaction. These results suggest (1) that empathy is evolved in non-human animals and (2) that some component could be driven by socio-ecological factors such as cooperative breeding but (3) that cognitive component could be independent of cooperative behavior.
Notes	研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型) 研究期間：2013～2017 課題番号：25118002 研究分野：比較認知科学
Genre	Research Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=KAKEN_25118002seika

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９－１、Ｚ－１９　（共通）

科学研究費助成事業　　研究成果報告書

平成 ３０ 年　 ６ 月　 ４ 日現在

機関番号：３２６１２
研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）
研究期間：2013～2017
課題番号：２５１１８００２

研究課題名（和文）共感性の系統発生

研究課題名（英文）Phylogeny of the Empathetic Systems

研究代表者
渡辺　茂（WATANABE, Shigeru）

慶應義塾大学・文学部（三田）・名誉教授

研究者番号：３００５１９０７

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）　　91,900,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では３つの項目を検討した。１つは、共感性の動物モデルの確立であった。共感性を２個体間の情動とその一致性によって４分類し，マウスを対象にそれらの可否を検討した。２つめは、共感性の機能と生態因の検討であった。鳥類および霊長類の比較検討によって、協同繁殖と一夫一妻が、共感性進化の生態因であることを示唆した。３つめは、共感性の認知基盤の検討であった。高次共感を霊長類および食肉類で比較検討し、サルおよびイヌの第三者に対する情動評価能力を見出した。これら３項目の研究によって、共感性がヒト以外の動物においても協力性と随伴進化し、高次認知はそれとは独立に進化する可能性を示唆した。

研究成果の概要（英文）：This research investigated phylogeny of the empathetic systems from three aspects. First, we classified empathy into four cases based on the self-other correspondence of emotional state and tested them in mice. We found that mice showed all cases of empathy. Second, socio-ecological factors relevant to prosociality was examined in birds and primates. We found two factors: cooperative breeding and pair-bond. Third, cognitive basis for empathy was investigated. We found that primates and dogs were able to evaluate a third-party by observing his/her cooperative interaction. These results suggest (1)that empathy is evolved in non-human animals and (2) that some component could be driven by socio-ecological factors such as cooperative breeding but(3) that cognitive component could be independent of cooperative behavior.

研究分野：比較認知科学

キーワード：共感　情動　シャーレンフロイデ　協力　第三者評価

１．研究開始当初の背景

ヒトおよび動物の社会行動においては他者が誰であるかの認知（個体認知）とともにその個体の状態を認知すること（情動認知）が重要になる。それにより動物は他者を介した危険回避が可能となる。さらに、高次社会行動では、他者と情動を共有し（情動伝染）、共通の問題を解決すること（協力行動）もできる。それらの共感システムによって長期持続的な社会が形成されると考えられる。これらの機能には発達した認知能力が必要と考えられる。共感システムの理解のためには、どのような種でそれが発達したのかを解明し、その進化的な理解が重要である。しかし、動物の共感性は逸話的な知見が多く、実証研究が行われてこなかった。

本研究者らは，過去、動物の共感に関する重要な研究を報告してきた。ハトの負の情動伝染における共通経験の意義や、ラットにおける他個体の悲鳴の嫌悪効果、マウスにおける薬物強化効果の社会的修飾などがある。これらの研究は個々には新しい知見だったが、共感システム進化の全体像を明らかにするには至っていなかった。

２．研究の目的

共感性はヒトにおいて特に発達した能力であるが、ヒトだけに見られるものではない。本班は動物との比較研究によってヒト特有の共感性を、以下の３つのアプローチによって明らかにすることを目的とした。

（１）　共感性の動物モデルの確立

自他の情動の正・負状態と一致・不一致による４種の共感について、社会・環境要因を解明し、共感性の動物モデルを確立する。

		他　者	
		不　快	快
自己	不快	負の情動伝染	共　感 （逆共感）
	快	共　感 (Schadenfreude)	正の情動伝染

（２）　援助行動の成り立ちの検討

共感性の機能としての援助行動について、それが生じる環境・社会要因（共通経験、既知性、社会関係）を同定し、種間比較によってその系統発生を明らかにする。食物分配および慰め行動についても同様の検討を行い、ヒト研究と比較し向社会性に関する系統発生の理解を図る。

（３）共感性に関わる高次認知の検討

共感性に関連する高次認知基盤として、第三者の存在による向社会行動の促進・抑制調整やその評価について、イヌ、ネコ、サル、カラスを対象に検討し、ヒトの成果も含めて種間比較する。

３．研究の方法

（１）共感性の動物モデルの確立

本項目では、マウス（C57BL/J）を被験体とした４つの実験を行なった。

①正の共感は動物では確認しにくいが、メタンフェタミン強化効果の社会的促進を指標とし、用量依存性、個体数依存性を条件場所選好(CPP)により明らかにする。

②負の共感はストレス誘発性高体温(SIH)を指標とし、拘束ストレスの社会的修飾を明らかにする。

③不公平嫌悪は餌の配分の公平／不公平による SIH の変化、拘束ストレスの不公平による SIH の変化を明らかにする。

④不公平選好も動物では確認しにくいが、低濃度ホルマリンの下肢注射により痛覚反応を惹起せしめている個体への選好により、その存在を明らかにする。

（２）　援助行動の成り立ちの検討

本項目では、援助行動として、餌分配と宥め・慰め行動を対象に検討した。

①餌分配：オマキザルおよびカラスを対象に餌分配の有無の検討と、その影響因子の同定を行った。特に、カラスについては、援助行動の生態随伴因として協同繁殖仮説をたて、サル類での種間比較研究で用いられたグループサービス課題を鳥用に改変した課題を用い、カラス類での種間比較を行った。

②宥め・慰め：霊長類の絆形成個体間で報告されている闘争後個体に対する第三者の宥和行動（慰め・宥め）について、鳥類では一夫一妻を社会関係要因と仮説をたて、カラスおよびセキセイインコで検討した。

（３）　共感性に関わる高次認知の検討

①第三者評価：２つの実験を行った。１つは、リスザルにおける他者の公平性の理解であった。リスザルに、2 人の演技者が公平にボールを交換する「公平条件」と、一方の演技者が全てのボールを独占する「不公平条件」を観察させた後、被験体がどちらの演技者から餌をもらうかを調べた。２つめは、イヌにおける他者の寛容性（協力）の理解であった。イヌにとって無価値な物体を箱から取り出そうとする飼い主を助ける演技者と、援助を拒否する演技者を、それぞれ何も関与しない中立者と同時に登場させ、被験体がどちらの演技者から餌をもらうかを調べた。

②信頼性評価：イヌを対象とした実験を行った。イヌが演技者の指差しに従い、2 つの容器のうち報酬入りの容器を選ぶことを確認したのち、イヌに報酬を隠す場面を見せ、敢えて演技者が空の容器に指差しする場面を 2 回連続で行う。その後、演技者を代え、演技者の指示に従うかどうかを調べた。

③投影能力：イヌを対象に行った。見かけは同じだが重さの異なる２つの扉の向こうに報酬を配置し、演技者が「重そうに」扉を押す場面と、「軽そうに」扉を押す場面をイヌに見せ、どちらの扉を開け報酬を獲得するかを調べた。

４．研究成果

（1）共感性の動物モデルの確立

①迅速に用量-反応関係を得る為、同一個体が複数の用量でテストされる累進投与法を開発し、1、2、3個体条件で、メタンフェタミン CPP を比較したところ、社会的促進は最大効量を変えず、Potency を変化させることがわかった。また、その効果は個体数依存的であった。

②拘束ストレスを他個体と一緒に受けると SIH は減少することがわかった(図1)。これは嫌悪記憶増強作用、コルチコステロンを指標としても同様であった。「辛苦を共にすれば耐えられる」ということを動物実験で初めて明らかにした。

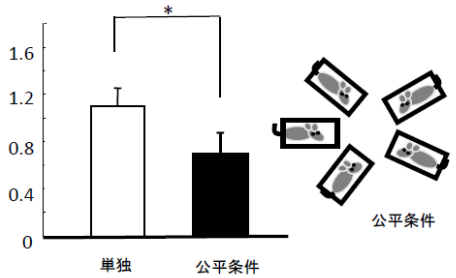

図1．拘束の公平はストレス軽減効果がある。縦軸は SIH

③不公平嫌悪は拘束ストレスでも餌の配分でも認められた（図2）。げっ歯類での不公平嫌悪の初めての報告になる。また、自分が他者より不公平に利得がある場合の嫌悪（ヒトではある程度認められる）は認められなかった。餌の配分の場合、事前に被験体に十分餌を与えておけば、自分だけ餌が配分されない場合でも不公平嫌悪は見られなかった。また、SIH が完全非侵襲であることを利用し、行動選択と体温の同時測定も行い、両者が乖離する場合があることを認めた。いわゆる「怖いもの見たさ」に相当する現象が動物でも認められたことになる。

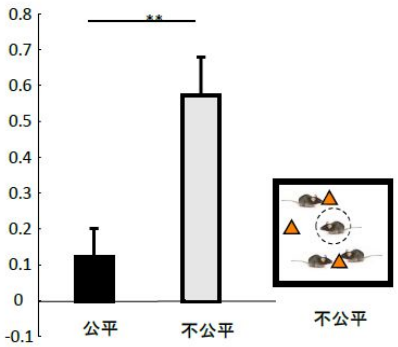

図2．餌の不公平配分は嫌悪を惹起する。縦軸は SIH

④劣位個体は優位個体の痛覚への選好を示し、かつ序列距離との逆相関が見られた。これは順位が近いと順位逆転の可能性があるためだと考えられる。

（2）援助行動の成り立ちの検討

①サル類の餌分配を検討するために、2 頭のフサオマキザルを隣接するケージにいれ、一方のサル（ドナー）がペアのサルのために自身の餌を分け与えるか、また、ペアのサルに餌が渡るように餌箱を開けてあげるかを調べた。しかし、相手に餌を与えることはなかった。ただし、自分の餌が確保されている場合、相手からの要請に応じて、相手に餌が渡るよう餌箱を開ける個体がいた。他者からの要請に応じた協力行動が示された。

カラスに対しては、シーソー式のレバーに個体が乗ると、離れた位置に餌が転がり出てくる装置を用いた。餌獲得にはいずれかの個体がレバーに乗る必要があるが、餌は当該個体自身からは届かず、他個体が得る状況であった。ゆえに、他個体への餌分配の性質がなければこの行動は消去されるはずである。協同繁殖種のオナガを含め、繁殖協力の程度が異なるカラス類 7 種を対象に、同課題の餌獲得成功率を比較した。その結果、オナガが 81%超と特に高く、次いで、環境依存的な協同繁殖種であるハシボソガラスが 57%であった。非協同繁殖である他種では 35%以下であった。このことは、他者への餌分配という援助行動は、協同繁殖が生態因の１つとなって進化した可能性を示唆する。

②闘争後の個体に対して第三者個体が宥和行動を行うか検討した。この行動は、霊長類では絆（bond）形成個体間で報告されており、鳥類ではつがい（pairbond）形成の有無によってその有無が異なると予想した。つがい未形成のカラス若鳥飼育集団で、闘争直後の宥和行動の生起率を検討したが、有意な生起は見いだされなかった（図 3）。

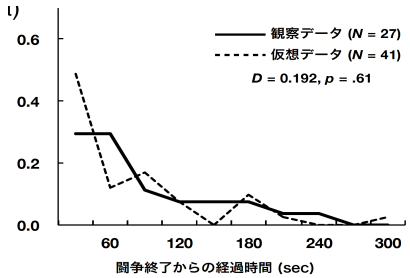

図3．非つがいカラス集団内での闘争後宥和の生起率

セキセイインコの飼育集団におけるつがい個体で同様の解析を行った結果、つがい個体に対してペア個体が宥和行動をする率が、闘争後では有意に高くなることが見いだされた。これは、セキセイインコのつがいが“宥め”行動を行うことを示唆する（図 4）。

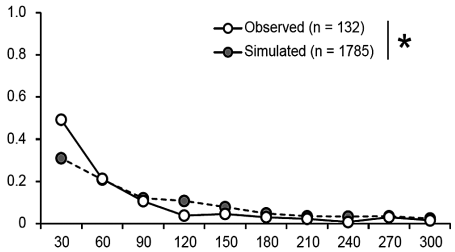

図4．セキセイインコつがいの闘争後宥和の生起率

（3）共感性に関わる高次認知の検討

①リスザルは不公平な演者を忌避し中立者に選好し、公平な演者を最も選好した。公平な演者に対する選好は、直前の演者間のやり取りが影響した可能性があるものの、野生下では協力行動が確認されていないリスザルにも、第三者の公平性に関する感受性があることが示された。イヌは、飼い主に対して協力を拒む演者を忌避し、中立者から餌を受け取ることを選択した。サル、イヌいずれも非協力的な第三者を嫌悪的に評価する能力があることが示唆された。
②わずか2回の欺瞞的行為から、イヌは当該の演者の指差しに従わなくなったが、新奇な演者の指差しには従った。つまり欺瞞的行為をした人物に対する“信頼性”のような性質を評価したことが示唆された。
③事前に経験を通して、扉の重さに違いがあることを知っていたイヌは、演技者の行動を手がかりに有意に「軽い扉」を選択したが、事前の経験による知識がないイヌは、ランダムに2つの扉を選択した。この結果は、自身の経験を他者の行為に「投影」したことを示唆している。

以上の研究成果は次の3点にまとめることができる。
（１）共感性の動物モデルの確立に成功した。さらに、共感性に影響する因子として、共通経験、他者の既知性、優劣関係を同定した。
（２）援助行動の進化における社会生態因として、協同繁殖および一夫一妻（あるいは絆）があることを示唆した。
（３）高次共感の認知基盤として第三者評価能力は、野生下での協力・援助の有無とは必ずしも対応せず、それらの要因とは独立に進化する可能性が示唆された。

５．主な発表論文等
（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計７１件）

(1) Watanabe S. Rapid assessment of dose-response relationship of methamphetamine by using progressive-dosing procedure. *Behav Pharmacol.*(2018) 査読あり
(2) Watanabe S. Social inequality aversion in mice: Analysis with stress-induced hyperthermia and behavioral preference. *Learn Motiv.* (2017) 59:38-46. (doi: 10.1016/j.lmot.2017.08.002) 査読あり
(3) Arahori M, Kuroshima H, Hori Y, Takagi S, Chijiiwa H, Fujita K. Owners' view of their pets' emotions, intellect, and mutual relationship: Cats and dogs compared. *Behav Processes* (2017) 141:316-321. (doi:10.1016/j.beproc.2017.02.007) 査読あり
(4) KosakiY, Watanabe S. Conditioned social preference, but not place preference, produced by intranasal oxytocin in female mice. *Behav Neurosci.* (2016) 130:182-195. (doi: 10.1037/bne0000139) 査読あり
(5) Yuko I, Watanabe S, Izawa E-I. Reconciliation and third-party affiliation in pair-bond budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Behaviour* (2016) 153:1173-1193. (doi:10.1163/1568539X-00003388.) 査読あり
(6) Chijiiwa H, Kuroshima H, Hori Y, Anderson JR, Fujita K. Dogs avoid people who behave negatively to their owner: third-party affective evaluation. *Anim Behav.* (2015) 106:123-127. 査読あり (doi:10.1016/j.anbehav.2015.05.018)
(7) Watanabe S. Common experience modifies the reinforcing properties of methamphetamine-injected cage mates but not morphine-injected cage mates in C57 mice. *Behav Pharmacol.* (2015) 26:636-641. (doi: 10.1097/FBP.0000000000000137) 査読あり
(8) Ode M, Asaba A, Miyazawa E, Mogi K, Kikusui T, Izawa E-I. Sex-reversed correlation between stress levels and dominance rank in a captive non-breeder flock of crows. *Horm Behav.* (2015) 73: 131-134. (doi:10.1016/j.yhbeh.2015.07.012.) 査読あり
(9) Watanabe S. The dominant/subordinate relation between mice modifies the approach behavior toward a cage mate experiencing pain. *Behav Processes* (2014) 103:1-4. (doi: 10.1016/j.beproc.2013.10.005) 査読あり

〔学会発表〕（計６５件）

(1) 渡辺茂 （2017） 博士の異常な愛情と反省. 日本心理学会第81回大会（国際賞受賞講演）
(2) 伊澤栄一 (2016) カラスのコミュニケーション：見る・聞く・触れる. 日本動物心理学会第76回大会公開シンポジウム 身近な動物たちのコミュニケーション研究最前線
(3) Izawa, E-I. (2016) Physiological and psychological mechanisms for the inter-individual social relationships in crows. 第39回日本神経科学学会シンポジウム「Exploring evolutionary roots of social brain with a comparative point of view」
(4) 渡辺茂(2016)生物心理学から見る世界.

国立市公民館講座
(5) Watanabe S. (2015) Social Modification of Reinforcing Property of Drugs. Association for Behavioral Analysis of Behavior.
(6) Fujita, K. (2014) Empathy-related behaviors in monkeys and dogs. 第37回日本神経科学学会．シンポジウム「共感性の神経基盤」
(7) Watanabe S. (2013) Evolutionary Origin of Empathy. International Symposium on Natural Cognition, Logic and Evolution.
(8) 藤田和生（2013）感情の進化－新世界ザルの感情機能．第３回日本情動学会シンポジウム「感情を探る」

〔図書〕（計１２件）
(1) Watanabe S, Hofman M, Shimizu T. (Eds) *Evolution of the Brain, Cognition, and Emotion in Vertebrates* (2017) Springer, Tokyo: 299pp.
(2) 伊澤栄一　カラスのこころ（第12章）In:（藤田和生 編）*比較認知科学*.（2017）放送大学教育振興会: p192-208.
(3) Watanabe S. Evolutionary Origins of Empathy. In: Watt DJ & Panksepp J (Eds) *Neurobiology and Psychology of Empathy*. (2016) Nova Publishing. Hauppauge, NY: p37-62.
(4) 渡辺茂・菊水健史（編著）*情動の進化*（2015）中山書店: 182pp.
(5) 藤田和生（編著）日本動物心理学会（監修）*動物たちは何を考えている？ －動物心理学の挑戦－*（2015）技術評論社 知りたいサイエンスシリーズ: 303pp.

〔その他〕
ホームページ等
(1) BBC-Earth “Dogs can tell if you’re untrustworthy” http://www.bbc.com/earth/story/20150220-dogs-know-if-youre-untrustworthy
(2) “オスのマウスはポルノを見たがる” https://www.keio.ac.jp/ja/press_release/2015/osa3qr000001e2k0-att/160223_1.pdf

６．研究組織
(1)研究代表者
渡辺　茂（WATANABE, Shigeru）
慶應義塾大学・文学部・名誉教授
研究者番号：３００５１９０７

(2)研究分担者
藤田　和生（FUJITA, Kazuo）
京都大学・文学研究科・教授
研究者番号：８０１８３１０１

伊澤　栄一（IZAWA, Ei-Ichi）
慶應義塾大学・文学部・准教授
研究者番号：１０４３３７３１

(3)連携研究者
なし

(4)研究協力者
なし