学位請求論文審査の要旨

報告番号　　甲　第　　号

氏名　　瀬口　瑛子

論文題目　　鳥類を用いた親和関係の行動・生理基盤に関する検証

[審査担当者]

主査　　慶應義塾大学文学部教授・大学院社会学研究科委員

博士（農学）　　伊澤　栄一

副査　　慶應義塾大学文学部教授・大学院社会学研究科委員

博士（心理学）　　梅田　聡

副査　　自治医科大学医学部・教授

博士（医学）　　尾仲　達史

論文要旨

１．本論文の構成

本博士論文は，鳥類カラスをモデルとし，オス間の親和関係が反発作用の抑制と親和行動の促進という２つの要素を介した行動現象であるという仮説を立て，その形成を促進する環境要因，および，その行動・生理基盤を明らかにすることを目的としたものである。本論文の構成は以下の通りである。

第１章 序論

　社会性動物における親和関係

　優劣関係と親和関係の定義および機能

　親和関係

　親和関係の行動学的基盤

　親和関係の生理学的基盤

　本論文の目的と仮説

第２章　研究１ 群れにおける親和関係の形成過程

第３章　研究２ オス間親和関係の促進要因としての三者間交渉

第４章　研究３ オス間親和関係の形成に伴うメソトシン変化

研究３Ａ　尿中メソトシン計測法の確立
研究３Ｂ　オス間親和関係の形成に伴う尿中メソトシン濃度の変化
第５章　研究４　オス間親和関係の維持におけるバソトシン受容体の機能
第６章 総合考察
オス間親和関係の行動学的基盤
オス間親和関係の形成過程
オス間親和関係形成の促進要因としての三者間交渉
オス間の社会的羽繕いの機能
オス間の親和関係の機能
オス間親和関係の生理基盤
オス間の反発的作用の抑制に関わる生理基盤
オス間の親和行動の促進に関わる生理基盤
今後の展望：親和関係とその生理基盤の進化の理解に向けて

２．論文の概要

ヒトを含む社会性動物の群れでは，食物や配偶者などの資源をめぐる個体間の利害対立が存在する。資源を巡る個体同士には攻撃交渉を介した闘争が生じるが，闘争の不要な繰り返しを回避する解決策として資源の優先権を決する優劣関係が形成される。一方で，優劣関係による資源獲得の不均衡を克服するための戦略として，特定個体間に親和交渉を介した親和関係が形成され互いに協力することで資源を獲得する。このように成員が固定された群れ社会では，優劣関係や親和関係が社会戦略として形成されることが，霊長類をはじめとする社会性動物において明らかにされてきた。

従来，動物心理学や動物行動学など，動物の社会行動を分析する研究において，個体間の親和関係は，母子（仔）や一夫一妻つがいを中心とした繁殖における個体間の関係を対象として，行動レベルおよび生理レベルの研究が進められてきた。しかし，繁殖に直結しない同性間の親和関係は，霊長類にみられるオス間の連合・同盟に代表される社会戦略的な役割が示唆されながらも，進化・生態学的には競合関係にあり反発的作用を内包するオス同士に親和関係が成立するためには，いかなる行動や環境が要因になっており，いかなる生理学的基盤が関与しているのかは全く解明が進んでいなかった。

オス間に親和関係が形成される行動学的な要素について，本論文では二つの要素が仮説として提唱されている。１つは優位個体と劣位個体間の反発的作用の抑制である。個体間で親和交渉が

成立するためには，接近状態を維持しなければならない。そのためには接近を妨げる個体間の反発的作用を抑制する必要がある。優位オスは劣位オスに対する攻撃行動を抑制し，劣位オスは優位オスの接近に対して逃避などの服従行動を抑制する必要がある。もう１つは，個体間に引力的作用をもたらす親和行動が促進されることである。 本論文ではこれら２つの要素を仮説として挙げている。

さらに，そのようなオス間の親和関係をもたらす環境要因として３個体以上の交渉場面に着目している。その根拠として，霊長類などの野生下の社会生態を調べた先行研究において，オス間の親和関係は優劣順位を持つ３個体以上の交渉場面で観察されていたことが挙げられている。

本論文では，オス間親和関係の生理基盤の実験的検討がなされており，その候補分子として母子（仔）や一夫一妻つがいの絆形成に関与することが明らかになっているオキシトシン（Oxytocin）とバソプレッシン（Vasopressin）／バソトシン（Vasotocin）とよばれる神経ペプチドに着目している。オス間の親和関係へのこれらの分子の関与を，末梢中の濃度計測と，受容体阻害薬の末梢投与の２つのアプローチで検討している。

研究１は，群れにおけるオス間の親和関係の形成過程を行動学的に明らかにすることを目的とするものである。群れ導入直後から４カ月間，オス間に生じた接近行動の生起頻度と維持時間の長期的変化を調べている。明瞭な優劣関係のあるオス間では，接近行動を開始する頻度と接近状態の維持されやすさに優位と劣位との差があるという予想をたて，オス-メス間におけるそれらの行動と比較することで検証している。導入初期において，接近状態の維持時間には開始個体の優劣による差がみられ，オス-メス間に比べ維持時間が短く，優位個体から開始される接近が次第に長時間維持されるようになることを見出し，群れにおけるオス間親和関係の形成過程を行動学的に描出している。

研究２では，優劣順位を既に形成し，親和関係が未形成のオス３個体を同居させる行動実験を行うことで，上位オスの存在が中位と下位の親和関係形成を促進するかを検討している。３個体同居場面を２週間継続すると，３個体のうち特定の２個体が接近状態を保つようになり，かつ，社会的羽繕いを交換する回数も増加することが見出された。この結果は，優劣関係しか形成していないオス間には反発的作用が生じるが，３個体同居という不安定な条件下におかれることで，特定の２個体間の反発的作用が，他の個体間のそれに比べて次第に減弱するという現象が生じ，当該２個体が接近を維持し，親和行動を交換する親和関係が形成されることが示唆された。

研究３および４では，オス間の親和関係形成の生理基盤の検討がなされている。研究３では，個体間の親和行動に関連する神経ペプチドであるメソトシン（Mesotocin, MT; 哺乳類オキシトシンの鳥類ホモログ）の濃度を尿中から計測する技術を確立した。この技術を用いて，オス間親和

関係の形成に伴う末梢メソトシン濃度の変化を調べた。尿中メソトシン濃度は，３個体同居による親和関係の形成に伴って優位オスと劣位オスの双方で上昇した。この結果から，メソトシンが親和関係の形成に関与することが示唆された。

研究４では，バソトシン４受容体（以下 VT4 受容体と略す）を標的として，個体間の反発的作用の抑制および親和行動の促進に対する，同受容体の関与が行動薬理実験によって検討されている。VT4 受容体阻害薬の末梢投与によって，親和関係を形成した個体間にみられる社会的羽繕いの回数激減，優位から劣位への攻撃回数の増加，劣位による服従回数の増加が生じた。VT4 受容体阻害が，優位オスの攻撃と劣位オスの服従の双方を促進させたこれらの結果は，VT4 受容体が，親和行動を促進する役割を担っているのではなく，優位オスによる攻撃と劣位オスによる服従を共に抑制する役割を担っていることが示唆された。

研究１と２によって，ハシブトガラスのオス間親和関係は，個体間の反発的作用の抑制，親和行動の促進という２つの要素が両立することで成り立っていることが，行動学レベルで強く示唆された。これらの２つの行動学的要素に対して，研究３および４では，完全にはその生理基盤を明らかにしていないものの，MT と VT4 受容体が関与することを示唆するものであった。今後，異なる脳部位へ受容体阻害薬を投与しその影響を比較するなど，中枢における MT，ならびに VT と VT4 受容体の特異的機能に関するさらなる検証を行うことで，従来検討されてこなかった，オス間の戦略的な親和関係の生理基盤を明らかにすることができる。

本博士論文研究は，霊長類をはじめとする社会性動物において，これまで行動学的な記述にとどまっていたオス間の戦略的な親和関係について，それが成立するための行動学的基盤を明らかにした。さらに，オス間の親和関係にはオキシトシン・バソトシンが関与することが示唆され，母子（仔）や一夫一妻つがいという繁殖生態的に強く結びついた親和関係と共通の生理基盤をもつ可能性を明らかにした。本博士論文研究は，鳥類を対象にした母子，つがい，同性間という異なる親和関係をもたらす行動・生理基盤の共通性と相違性があることの一端を明らかにした。本論文は，今後，哺乳類や他の動物との比較研究として発展させることで，生物としてのヒトまでも視野に入れた社会性動物における親和関係の行動・生理基盤とその進化の理解に貢献するものである。

３。審査要旨

2022 年 8 月 1 日(月)に三田キャンパスにて公開審査会が開催され，動物心理学，認知神経科学，行動神経科学を専門とする審査員 3 名と学生・研究員などの参加者，計 10 名が出席し，瀬口君による説明の後，質疑応答が行われた。本博士論文の評価ならびに質疑応答の概要は以下の通

りである。

本論文の評価できる点として，まず，３個体が同時交渉する行動実験課題を独自に立ち上げた点をあげることができる。従来、動物心理学をはじめとする動物を対象とした心理・行動研究分野において，3 個体を対象とした研究は少なく，また，それに該当する研究であっても，3 個体を，分析対象となる被験体，被験体に直接作用する環境要因としての刺激個体，間接的な環境要因としての第 3 者個体というように，実験操作上の役割を与えた解析がなされてきた。これは環境変数の操作よって，個体の行動の変化やその内的過程を明らかにするという実験心理学の基本的なアプローチであるが，反面，個体の自然な行動の背後にあるメカニズムを見過ごしてしまう弱点でもある。瀬口君は，研究 1 の集団飼育下の個体群の解析結果に着想を得て，3 個体の同時交渉場面を導入し，そこで生じた時系列行動データを網羅的に記録し，攻撃行動と親和行動および個体間の距離を行動指標として分析することで，そのダイナミクスを説明する主要因として 3 個体間の優劣順位があることを見出していた。その成果を博士論文の土台となる行動実験課題へと発展させた着実な取り組みも評価できる点である。

独自に確立した 3 個体同時交渉課題の環境を数週間維持することで，３個体のうち 2 個体間に親和関係が形成されることを見出し，オス間親和関係の形成促進要因を示唆した点も評価できる。論文中にも記されている通り，従来の動物行動に関する研究において，オス間の親和関係については戦略的協力として社会生態上の機能的側面は明らかにされていたものの，そのような親和関係の形成がどのような環境要因によって促進されるのかは未解明であった。本論文の研究 2 は，優劣順位をもつ 3 個体を同居状態におくことで，2 個体間の親和関係が形成されることが示されている。この結果は，反発的作用にある 3 者の同居という不安定な状態が，安定状態としての 2 個体間の親和関係をもたらすという，個体間相互作用の状態遷移モデルとみなすこともでき，動物行動に力学モデルを応用する可能性を示唆する点でも興味深い研究である。この結果について，審査員からは，親和関係を形成した 2 個体間の優劣順位が必ずしも一定ではないことから，個体の攻撃性の高さや他個体の接近に対する鋭敏さなど，個体レベルの行動特性と親和関係の形成しやすいさとの関係も検討すべきという意見が出された。瀬口君も，そのの点の重要性を認めており，今後の課題として引き続き解析を進めるという回答があった。さらに，審査員の意見として，研究 2 の結果はあくまで実験環境下であって実際の社会生態との結びつけることには慎重な議論が必要であるとの指摘がなされた。結果が示唆することの限界についても総合考察でも触れられており，質疑応答においても瀬口君は実験環境下から得られた知見の限界に自覚的であった。さらに，3 個体同居が 2 個体の親和関係形成を促進することを主張するためには，2 個体同居を継続ではそれが形成されないことを示すデータが必要という指摘もなされた。瀬口君はそ

の必要性は認識しており，研究２の予備実験で少数ペアを用いた検討を行い，親和関係が形成されなかったことを確認したが，実験施設全体で使用可能な個体数に限りがあり，３個体同居実験を優先させたため，２個体条件の実験検討には及ばなかった旨の回答があった。いずれも問題点も研究２による示唆が根幹から覆されるものではなく，その解決によって示唆を強めるものである。瀬口君はいずれの問題も今後の課題として認識しており，実験飼育環境の制約の中で予備実験と本実験の使用個体数を適切に計画しつつ結果を導いたことは評価でき，研究２の意義を損なうものではない。

カラスというユニークな動物モデルを対象にし，オス間の親和関係を生理心理学的・神経科学的に検討し，オキシトシンおよびバソトシンの関与を示唆した研究３，４の結果は，それらのホルモンの関与が知られている母子やつがいという生物学的に非常に強い個体間の親和関係と，共通の生理基盤をもつことを初めて示唆した興味深い結果であり，高く評価できる点である。しかし一方で，それらのホルモンが，親和関係にかかわる行動のいかなる側面に関与しているのかまでは明らかにできていない。審査者からは，親和関係を形成した個体へのバソトシン受容体阻害薬の末梢投与によって，優位オスの攻撃亢進と劣位オスの服従亢進が生じた研究４の結果は，親和関係のいかなる生理基盤を反映しているのかが十分には追い込めていないという指摘があった。瀬口君はこの指摘に同意し，バソトシン阻害による攻撃・服従の亢進が，それらの行動そのものへの影響を反映しているのか，他者の接近に対して行動を表出する距離の閾値の影響を反映しているのかを区別する必要があり，かつ，阻害剤を脳へ直接投与する実験も行うことで，脳におけるバソトシンの機能まで今後検討する必要があるとの回答があった。さらに審査員からの指摘として，研究３における親和関係形成と優劣順位との関係も含め，研究４におけるバソトシン阻害による行動への影響を理解するためには，ストレスに対する応答閾値など，行動や生理レベルでの個体差を独立した実験で調べ，それらを研究２，３，４の結果を比較対応させることで，親和関係を形成する行動・生理基盤をさらに明らかにすることができたのではないかという指摘がなされた。実際に本論文は，研究１を除き，すべて同じ環境下で個体の行動・生理レベルの検証を行っており，異なる環境下での個体の行動・生理特性が，３個体交渉場面および親和関係形成とどのような関係にあるのかに対する検討は，本論文の残された大きな課題の１つでもあり，瀬口君自身も今後の検討課題としてこの指摘に強く同意していた。

以上に挙げられた指摘や問題点は，今後の研究において克服可能なものである。本論文を構成する個々の研究の水準は高く，むしろそこから得られた問題点に取り組むことでさらなる発展が期待される一連の研究として評価することができる。以上の点を鑑み，審査員一同は本論文が博士（心理学）学位を授与するに値するものと判断する。