博士論文　令和 4（2022）年度

鳥類を用いた親和関係の行動・生理基盤に関する検証

慶應義塾大学大学院社会学研究科
瀬口 瑛子

要旨

本博士論文では，鳥類ハシブトガラスをモデルとした４つの研究を通して，オス間の親和関係が，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という仮説を行動学レベルと生理学レベルで検証することで，オス間親和関係の行動・生理基盤を明らかにすることを目的とした．

進化生物学的には，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，本来的には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いるのか，その背後にいかなる生理学的基盤があるのかについては全く解明されてこなかった．

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を仮説として提唱した．第一に，優位個体と劣位個体間の反発的作用が抑制されることである．個体間で親和交渉が成立するためには，まず接近状態を保つ必要があり，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．具体的には，優位個体は劣位個体に対する攻撃行動を抑制し，劣位個体は優位個体に対する逃避などの服従行動を抑制しなければならない．第二に，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．

さらに本論文では，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焦点を当てた．霊長類など，オス間の親和関係を報告した先行研究の大部分が，優劣順位を持つ３個体以上の交渉場面においてであったことから，オス間親和関係の形成を促す

社会環境要因として，優劣順位が形成された 3 個体以上が同じ空間を利用する環境が重要であると考えた．

個体間の親和関係の生理基盤として，母子（仔）や一夫一妻つがいにおける個体間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）に着目した．オス同士が，優劣関係にともなう攻撃や服従などの反発的作用をもたらす行動を抑制し，互いに接近を維持して社会的羽繕いなどの親和的行動を促進する，という 2 つの要素の生理基盤としてこれらの神経ペプチドに焦点を当てた．

研究 1 では，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した．群れ導入直後から 4 カ月間の社会行動・交渉データをもとに，オス間に生じた接近行動に着目し，その生起頻度と維持時間の長期的変化を調べた．明瞭な優劣関係のあるオス間では，接近行動の頻度とその後の接近状態の維持されやすさに優劣による非対称性が見られるという予測を，オス-メス間の接近交渉と比較しながら検証した．導入初期において，接近の維持時間には開始個体の優劣による非対称性がみられ，オス-メス間のそれよりも維持されにくく，優位個体からの接近が次第に長時間維持されるようになることが，親和関係の成立過程で生起していることを示した．

研究 2 では，優劣順位が既に形成され，親和関係は形成されていないオス 3 個体を同居させることで，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要因となるかを検証した．3 個体同居によって，グループ内の特定の 2 個体組み合わせのみで接近状態の維持時間，および社会的羽繕いの回数が増加した．この結果は，研究 2 で示されたように，いかなる優位個体と劣位個体にも反発的作用はあるものの，優位個体と劣位個体の関係がその場に複数生じることで，一部の個体間の反発的作用が他の個体間と比較して相対的に減弱することで，距離が近まり，親和関係へと発展する可能性を示唆する．

研究 3 および 4 では，オス間の親和関係形成の生理基盤について検証した．研究 3 では，個体間の親和行動に関連する代表的な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）について，非侵襲的に尿中から MT 濃度を計測する技術を新たに確立した．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 MT 濃度は，3 個体同居による親和関係の形成に伴って優位個体と劣位個体の双方で上昇した．この結果から，MT 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（VT4 受容体，哺乳類 V1a 受容体の鳥類ホモログ）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，同受容体の関与を行動薬理実験によって検証した．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特異的に社会的羽繕いの回数が激減し，優位から劣位への攻撃回数が増加し，劣位が発する服従音声の回数も増加した．VT4 受容体阻害によって，優位個体による攻撃と，劣位個体による服従，両者が促進的に生じたというこれらの結果は，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，優位個体による攻撃と劣位個体による服従を共に抑制する役割を担っていることを示唆する．

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ど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，その生理基盤として母子（仔）や一夫一妻つがいと共通の MT/VT が関与することを初めて明らかにしたものである．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の間にある行動・生理基盤の共通性と相違性を明らかにし，さらには哺乳類や他の動物との比較研究へと発展させることで，ヒトを含む社会性動物における個体間親和関係の行動・生理基盤と社会生態との進化的な関係の理解へとつながることが期待される．

目次

第1章　　序論

1-1　社会性動物における親和関係

異性間や同性間には，進化生物学的に，繁殖をめぐる利害対立が存在する．そのような利害対立は，繁殖相手をめぐるオス間の攻撃と逃避や，異性間の求愛にみられる親和行動とその受容などの行動として顕在化する．これらの行動は，個体同士が反発する，あるいは引き合う力学系として捉えることもできる．このような個体間相互作用は，動物行動学や行動生態学において，社会交渉（Social interaction）と呼ばれる．攻撃や逃避など個体間に反発作用をもたらす交渉を攻撃交渉（Aggressive / Agonistic interaction），毛繕いや給餌など個体間に引き合う作用をもたらす交渉を親和交渉（Affiliative interaction）と呼ぶ.

多くの動物種において，攻撃交渉や親和交渉は，遭遇した個体間において単発的かつ短期的に生じ，餌の競合や配偶者の選択は決着する．しかし，同じ個体同士が繰り返し遭遇するような社会生態をもつ動物種においては, 社会交渉は長期的な役割をもつようになる．同じ個体が長期に渡って集団を形成する動物種では，資源をめぐる闘争が日常的に続くことはなく，個体間に形成された優劣関係（Dominance relationship）に従って激しい闘争に発展することなく決着する．優劣関係は，２個体が攻撃や儀式的ディスプレイを介して互いの競合力を確認し，その差に応じた特異的な行動を安定して示すことで特徴づけられる関係である．2 個体間において競合力が相対的に高い個体が優位, 低い個体が劣位となり，劣位個体は優位個体に対して服従ディスプレイや逃避行動を示す．優劣関係は，個体間に内在する対立がもたらす闘争を，長期的な集団内において減弱させる機能を担っている．

そのような同一個体が長期に集団を形成する社会において，個体間に形成されるのは攻撃交渉を介した優劣関係だけではない．同一個体同士が互いに接近した状態を保ち，毛繕いなどの非攻撃的な親和交渉を繰り返すことで特徴づけられる親和関係（Affiliative relationship）や社会的絆（Social bond）が形成される．ヒト（*Homo sapiens*)をはじめとする社会性動物には，血縁で結びついた家族や非血縁個体による小集団まで，様々な属性をもつ個体から構成される複数の集団を行き来する社会生態をもつものがいる．そのような流動的，重層的な社会生態の基礎として，同性間に親和関係が形成されることが，ヒトを含む霊長類（*Primates*)，鯨類（*Cetacea*）やゾウ（*Elephantidae*）などの社会性動物において確認されている.

母子（仔）やつがいなど，繁殖に関わる親和関係については，実験動物をモデルとした研究も含め，行動学的および生理学的基盤の理解は進んでいるものの，繁殖文脈以外にお

ける同性間の親和関係に関する研究は極めて少ない（Mattson et al., 2001; Tang-Martinez, 2003; Goodson et al, 2006; Anacker & Beery, 2013; Resendez et al., 2016）．先述したように，同性個体間は資源を巡る利害対立を内包しており，多くの動物においては，非血縁のオス間には資源やメスをめぐる反発的作用がはたらいている．

親和関係の形成に影響する要因は，個体間の属性や社会生態文脈など様々である．このことは，社会集団を営む動物種において，親和関係がもつ社会的機能が単一ではなく，当該動物の社会がどのような淘汰圧あるいは生態学的要因によってもたらされ，どのような個体から構成されているのかなどと関係しながら，動物種間において多様性と類似性をもつ進化の産物であることを反映している．集団サイズや集団内での性比，それらに伴う資源獲得の個体差などの社会生態学的要因は，個体レベルにおいて，いかなる相手といかなる場面で親和関係を形成し，それをどの程度の期間や強度で維持するかを決定する行動戦略を進化させる淘汰圧となりうる．一方で，動物における神経やそれを構成する分子・遺伝子などの物質基盤は有限であり，系統発生学的に，その動作機序を大きく変えることはできないという制約がある．社会生態や進化起源が異なる社会性動物にみられる親和関係は，どの程度共通した，あるいは異なった生理学的基盤をもっているのだろうか．個体レベルで形成される親和関係を，社会生態や生理学的基盤などの異なるレベルの知見と結びつけて理解することは，ひいては，私たちヒトの親和関係やそれによる協力性・利他性，さらにはそれを支える心理・生理基盤の進化を理解することにつながる．

その理解に向けては２つの比較研究アプローチがある．１つは近縁種間の比較である．ヒトの進化を理解するために，系統発生学的にヒトと最も近縁な大型類人猿との比較研究を行うことがこれに当たる．現生の近縁種が共通祖先からどのように分岐し，それぞれの生態や形質を獲得したかを比較することで，その要因の理解につながる．もう１つは，系統発生学的に離れながらも類似の生態や形質をもつ動物種を比較することで，類似性をもたらした要因を理解しようとするものである．

本博士論文研究は後者のアプローチに属する．ヒトとは系統発生学的に離れた鳥類カラスを対象に，非血縁オス間の親和関係に焦点をあて，その心理・行動・生理基盤を，動物行動学と実験心理学，および行動内分泌学の融合的アプローチによって明らかにすることを目指す．以降では，序論として，親和関係の機能，行動学的基盤，および生理基盤を，繁殖文脈および非繁殖文脈，オス間およびメス間で対比させながら解説し，関連する研究を取り上げることで本論文の背景を概説する．

1-2 優劣関係と親和関係の定義および機能

進化生物学的には，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．この対立の解決策として，個体間では，攻撃交渉を介した闘争や，親和交渉を介した協力が生じる(Aureli & de Waal, 2000; Krause & Ruxton, 2000)．成員が固定された群れ社会では，2 個体間における攻撃や親和交渉にみられる量的あるいは質的な特異性にもとづく「関係性（Relationship)」という概念が用いられ(Hinde, 1976; 1983)，様々な文脈における各成員の社会行動の調節要因として検討されてきた．優劣関係や親和関係または社会的絆は，群れを形成する動物の行動調節に強く影響する関係性として，ヒトを含む様々な動物で検討されてきた．

優劣関係とは，2 個体の繰り返しの闘争に対して，勝敗が一方の個体に偏る場合に定義される(Drews, 1993)．闘争では，攻撃ディスプレイを示した個体に対して，服従ディスプレイを示した個体が敗者と定義され，他方の個体が勝者となる．同一 2 個体間における繰り返しの闘争において勝ちあるいは負けが一方の個体に偏る場合，優劣関係が形成されたと判断される．優劣関係が形成されると，当該 2 個体間に激しい攻撃交渉が生じることなく闘争が決着する．ゆえに，優劣関係は，優位個体と劣位個体の双方にとって，不要な闘争を回避し，闘争に伴うコストや怪我のリスクを下げる機能がある(Enquist & Leimar, 1990; Huntingford & Turner, 1987; Clutton-Brock & Packer, 1995; Sherratt & Gibbons, 2013)．2 個体以上が空間的に同所に集まる群れでは，優劣関係が個体間に順次成立することで，優劣順位構造が形成される．

親和関係は，2 個体間に非攻撃的な親和交渉が繰り返される場合に定義される．親和交渉に用いられる親和行動としては，他個体を毛繕いする「社会的毛繕い(Allogrooming; 鳥類では社会的羽繕い Allopreening）や，他個体との接近状態を維持する「接近状態の維持(Contact sitting, Spatial proximity）」, 食物を他個体へ提供する「食物分配(Food sharing)」あるいは「給餌（Allofeeding)」などの利他行動がある（Jasso & Nekaris, 2019)．

社会的絆は，特定他個体との分離によりストレス応答が観察されること，あるいはその特定他個体との再会によりストレス応答が消失することと定義されている（DeVries et al., 2003)．そのような定義を満たす典型例として，つがいや母仔間がある．

1-3　親和関係

1-3-1 繁殖文脈における親和関係・社会的絆：母仔間とつがい間

母仔間の絆は，脊椎動物に広くみられる親和関係である．特に哺乳類において，母親は，捕食からの保護だけでなく栄養学的な観点においても，仔の生存に不可欠な存在として，両者のあいだには強い親和関係が形成される．仔は生後速やかに母個体と結びつく感覚情報を学習，認知することができ，それによって母乳を探り当てることができる．ヒトにおいても，生まれたばかりの新生児を母親の腹部に乗せると，目が開いていないにもかかわらず自力で這い上がって乳頭に吸い付くことから（Makin & Porter, 1989），哺乳類全般において，仔からの吸乳が母仔の親和関係形成のはじまりと考えられる．このような仔からの接近行動は母親の母性を誘起する（Okabe, et al., 2012）．一方，母親から仔への親和行動は養育行動として機能し，仔の身体的な成長や社会性の発達を促す．このように，母仔間では，双方向的な親和交渉がごく初期の段階で成立し，絆へと発展していくと考えられている（Okabe, et al., 2012）．

つがいは，性成熟した個体が個体間特異的に結びつき，少なくとも 1 回の繁殖サイクルを繁殖相手として過ごす親和関係である（Black, 1966; Kleiman, 1977; Nowicki et al., 2020; Bales et al., 2021）．なかでも一夫一妻の繁殖システムは，オスとメスが子育てにおいて協力する強固な親和関係である．一夫一妻の種は，哺乳類ではプレーリーハタネズミ（*Microtus ochrogaster*）やテナガザル属（*Hylobatidae*）を挙げることができるが，哺乳類全体でみると 3〜9%（Kleiman, 1977; Lucas & Clutton-Brock, 2013）程度である．一方で，鳥類においては，一夫一妻は約 80%の種にみられる繁殖システムである（Cockburn, 2006）．一夫一妻の繁殖システムでは，オスとメスがともに子育てに参加する．繁殖におけるオスとメスの役割は種によって様々であるが，営巣，天敵や同種他個体からの縄張り防衛，仔への給餌などがある．

1-3-2 繁殖文脈外の親和関係：同性間

親和関係は，生存や繁殖に直結する母仔間や異性（つがい）間だけでなく，同性個体間においても社会戦略上の行動として形成されることが，霊長類を中心に報告されてきた（Harcourt & de Waal, 1992; Aureli et al., 2002; de Waal & Tyack, 2003; Mann, 2017）．

同性間の親和関係は，それを形成する 2 個体の交渉場面ではなく，三者以上が参加する交渉場面において顕在化することが示唆されている．三者以上の複数個体が資源を巡っ

て競合する場面で顕在化する社会戦略的な関係であり，「連合(Coalition）・同盟(Alliance）」と呼ばれる（Harcourt & de Waal, 1992）．連合・同盟は，攻撃交渉場面において，同性の２個体以上が連携して第三者に対抗する戦略的な関係である．連合を形成している個体間では，攻撃交渉以外の場面において，親和交渉が生起する．連合が長期にわたって維持される場合，それは同盟と呼ばれる（Harcourt & de Waal, 1992）．

連合・同盟は，マカクザル（*Macaca*），ヒヒ（*Papio*），オマキザル（*Cebus*），チンパンジー（*Pan troglodytes*）などの多くの霊長類（Harcourt & de Waal 1992），ブチハイエナ（*Crocuta Crocuta*: Harcourt & de Waal 1992），オオカミ（*Canis lupus*, Fentress & Ryon, 1986），ライオン（*Panthera leo*: Packer & Pusey, 1982），チーター（*Acinonyx jubatus*: Caro, 1994），イルカ（*Tursiops trucatus*: Harcourt & de Waal, 1992; Connor et al., 1992, 1999），ヒト（Macfarlan et al., 2014）などで報告されている．オス，メスいずれの性で連合・同盟が形成されるかは種によって異なる．

一般に，同性間の連合・同盟形成は以下の３つのうちいずれかの説で説明される．（１）血縁選択（Kin selection）：個体は血縁個体を援助することで，間接的に適応度を高める．（２）互恵的利他性（Reciprocal altruism;）：個体は非血縁個体を援助することで将来，返礼を受ける．（３）協力（Cooperation）：個体は，非血縁個体を援助することで，即時的な利益を得る．

血縁選択理論は，血縁個体を援助する個体が受け手個体と遺伝子を共有するため，間接的に自らの適応度を高めることを予測する（Hamilton, 1964; Maynard Smith, 1964）．血縁関係が近いほど援助個体のコストが低くなり，受け手個体の利益が大きくなる（Hamilton, 1964）．霊長類では，オスの分散によって血縁個体との遭遇確率が低いにもかかわらず，ニホンザル（*M. fuscata*: Kurland, 1977），ボンネットマカク（*M. radiata*: Silk,1982），キイロヒヒ（*P. cynocephalus*: Walters, 1980）などで血縁個体を連合・同盟相手として選好することが報告されている．

互恵的利他性では，利他行動にはコストがかかり，援助個体には目先の利益はないが，受け手個体から将来的に利他行動を受ける（Trivers,1971; Axelrod & Hamilton, 1981）．利他行動を受けることで受け手個体が得る利益が，援助個体が利他行動を行うことで払うコストよりも大きいならば，血縁関係がなくとも，両者のやり取りは相互に利益をもたらすため，長期にわたって直接適応度を向上させることができる．この理論的な枠組みにおいて，当事者間における利他行動の交換は，同じ行動（例：援助に対する援

助）の場合もあるが，異なる行動（例：援助に対する毛繕い）の場合でも成立すると考えられている（Nöe & Hammerstein, 1995）．Packer (1977)は，非血縁のオスのヒヒの2個体が，発情期のメスと交尾中の連合相手から，そのメスを奪い合うことを報告した．それに続く研究から，これらの連合・同盟が互恵性によって維持されているかは疑問視されている（Harcourt & de Waal, 1992）．なぜなら，連合・同盟の相手は，どちらもメスに接近し交尾できる可能性が高いからである．

援助個体が非血縁個体への援助から即時的利益を得る場合には，その援助個体の援助は利他行動ではない（Wrangham, 1982）．チンパンジーのオスでは，特定の敵対する個体と対峙する場面で非血縁個体を援助するとき，その援助は自らの優劣順位を高めるように作用する（de Waal, 1982）．このように個体が利己的であり，かつ単独で行動するよりも援助する方が，より効率的に即時的利益を達成できる場合，協力行動が進化する（Brown, 1983）．ただし，協力しない場合に比べ，双方が直ちに利益を得るが，その利益は当該2個体間で非対称的に配分されることがある（Axelrod & Hamilton, 1981）．非対称の度合いが大きくなった場合，相対的に不利な個体はその連合・同盟を離脱し，異なる相手と連合を形成する．

これら３つの説にもとづき，様々な種において，連合・同盟を形成する個体間の属性や，その機能が検証されてきた．

メス間の連合・同盟・親和関係

血縁のメス間

ブチハイエナでも，性成熟したメス間の連合・同盟関係が見出される（Holekamp et al., 1997）．ブチハイエナのメスは，血縁関係のないメスよりも，血縁のあるメスを同盟相手として選ぶ．また，この同盟は，低順位や非血縁の個体間よりも高順位の血縁個体間で生じる（Smale et al., 1995）．子は，母親の優劣順位の影響を強く受け，母親の順位は子へと引き継がれていく．ブチハイエナの成体メスが血縁者間で親和関係を築くことで利益を得る文脈として浮かぶのは子育て場面であるが，この種では共同育児（Communal breeding）はみられない．子育て中のメス同士の協力がみられる他の社会性肉食動物（ネコ科，*Felidae*: Pusey & Packer, 1994；イヌ科，*Canidae*: Malcolm & Marten, 1982; Moehlman, 1979；ビーバー科，*Castoridae*: Creel & Creel, 1991; Rood, 1983）とは異なり，ブチハイエナのメスは自らの子以外への養育行動は示さない（Holekamp & Smale,

1990; Mills, 1985)．かれらは，血縁個体同士で連携することで，餌資源を防衛し獲得するという利益を得ている．血縁関係にあるメスは共に採餌し，血縁関係にないメスよりも血縁のメスの方が採餌場面において排除されることが少なく，競合が生じた場合には非血縁のメスに対して連携して攻撃を行う（Mills, 1985, 1990)．優位メスと同盟を形成する劣位メスには，以下の３つの利益がもたらされる可能性が示唆されている．優位メスからの攻撃を受けにくくなる嫌がらせ回避（Harassment avoidance)，闘争の際に優位メスから援助を受ける闘争援助の確率の増加，狩りで獲得した大きな餌資源への接近において優位メスから排除されにくい許容性（Tolerance）の上昇である．

非血縁のメス間

チンパンジーでは，オス間の同盟関係がよく報告されているが，チンパンジー同様にヒトに最も近縁なボノボ（*P. paniscus*）では，非血縁のメス間に同盟関係がよくみられる（Furuichi, 2011; Tokuyama & Furuichi, 2016)．チンパンジーもボノボも，メスは性成熟すると出自集団から分散して他の集団に移入するため，集団内の成体メス同士には血縁関係はない．メスは子育てによる制約もあり，生涯を通して産むことのできる子の数は限られている．順位の高低によらずオスとの繁殖機会はあるため，高い順位の獲得が繁殖機会の上昇に結びつくとは限らない．ボノボのメスにおける同盟の機能は未だ議論がなされているが，高順位のメスは，子の数ではなく，孫の数を増やす戦略をとっているという説が提唱されている（Furuichi, 2011)．ボノボでは，オスの順位に母親の影響力が強い．高順位のメスの息子は高い順位につくことができ，メスとの交尾機会を獲得することで子の数を増やす．つまり，母親にとっては孫の数が増える．この高い地位を獲得することにおいて，メス間の同盟関係が重要であると考えられている．

同盟は，ブチハイエナのメスでは血縁個体間で形成され，ボノボのメスでは非血縁個体間で形成されるという違いはあるものの，これら２種の例から推察できるように，メス間の同盟関係は，自らの子あるいは孫の順位を上昇させる機能を持ち，母子間の社会的絆の延長線上にあるように思われる．繁殖可能なメスを巡って競合するオス間とは異なり，メス間にはそのような競合がない．従って，オス間と比べると，メス間が親和関係や同盟を形成するために減弱させるべき反発的作用はそもそも小さいと考えられる．

オス間の連合・同盟・親和関係

血縁のオス間

血縁オス間における連合, 同盟あるいは親和関係が最も多く報告されているのはチンパンジーである．チンパンジーの１位オスは，２位オスへの優位性を強めるために，３位オスと連携する．しかし，加齢や健康上の要因などによって１位オスの優位性が弱まると，３位オスは１位オスから離れ, ２位オスと連携することで１位オスを転落させる. 飼育下, 野生下を問わず，このように親和関係が社会戦略として形成される例はチンパンジーで多数報告されている（de Waal, 1982）. チンパンジーにおいて，オスが連携し優位な順位を確保することは，メスとの交尾機会の増加につながる．従って，繁殖成功度を高める上で, 高い順位を獲得することは重要と考えられる．先述の例では，１位オスは２位オスがメスと交尾するのを阻止するが, ３位オスの交尾を阻止する頻度は少ない. ３位オスにとって, １位オスと親和関係を形成することは, 繁殖機会増加という利益があると考えられている. このような異なる順位の個体によって形成される連合・同盟は，霊長類やハイエナなどに広く共通している（Holekamp et al., 1997）.

非血縁のオス間

非血縁のオス間に連合・同盟などの親和関係が形成される動物種は少ない．限られた例として，ハンドウイルカ（*T. aduncus*）を挙げることができる．Connorら（1992; 1999）は，ハンドウイルカのオス２個体あるいは３個体の同盟を長期にわたって観察した結果，オスイルカは，最小単位となる１次同盟と，複数の１次同盟が連携した超同盟（Super-alliance）と呼ばれる２次同盟を形成することを発見した．どちらの同盟も，その機能は繁殖期のメスを集めることであった．１次同盟は，繁殖相手であるメスを近傍に維持するために連携する２個体または３個体で構成される．１次同盟を組むオスは互いに親和交渉を行う親和関係にあり，その関係は何年間も安定的に維持される．メスが泳ぎ去ろうとすると，オスは連携して攻撃的に振る舞うことでメスが他のオスと出会うのを阻止する（Connor et al., 1992）．１次同盟の連携よる超同盟においては，超同盟間ではメスを奪い合うことがある．ある同盟がメスの群れを防衛する際に，他の同盟から援助を受けることで超同盟が形成され，メスの群れを奪おうとする他の超同盟との闘争へと拡張することもある.

イルカにおけるオス間の親和関係は若年期から生じ，成熟とともに強まることから

（Wells, 1991; Connor et al., 2000），血縁の影響を強く受けている可能性が示唆されていた（Wells, 1991）．しかし，オスは母方の血縁者や遺伝的に近縁な個体と優先的に親和関係や同盟を形成しないことが明らかになった．これは出会う機会がなかったからではない．イルカにおいては血縁個体と同盟を形成することは闘争において不利だからである．母方の兄弟間の最低年齢差は２～３年であり（Wells et al., 1987），若年期のオスが他のオスと同盟を形成する時期ではまだ，兄弟間で身体的な成熟度にかなりの差が生じる．イルカのオスの体サイズは，性成熟が始まってから10～13年後の約20～25歳でようやく漸近する(Read et al., 1993)．飼育下のオス間の優劣関係には体格が影響し，若いオスが同程度の体格になるまでは，通常，年長の体重の重いオスが攻撃交渉において勝利する（Samuels & Gifford, 1997)．そのため，年下の体の小さな兄弟は同盟相手として好ましくないのであろう．

ヒトの男性においても，非血縁個体間での連合・同盟形成がみられる．例えばアマゾンに住むヤノマミ族の男性は，連合・同盟を組んで他の男性を殺すことがある．かれらは，非血縁，かつ，他の村や家系を出自とする年齢の近い男性間で連合・同盟を組む．この連合・同盟は，他者，複数の家系，複数の村を結びつけ，新しい集団形成の機会をもたらし，それらの間で様々な資源が行き交うための社会構造基盤となっていると考えられている．その資源には配偶者である女性が含まれる．ヤノマミ族の連合・同盟関係にある男性は，獲得した女性を交換する（Marriage exchange）．血縁関係にない男性間での配偶者の交換は，遠縁の複数の女性との子を持つことにつながり，遺伝的多様性を高める．この点から，非血縁の男性間での連合・同盟形成の社会生態学的な機能は説明できる．

オス間の親和関係の例として挙げられるのは鳥類カラスであるが，これについては後述する．

1-4　親和関係の行動学的基盤：反発的作用の抑制と親和行動の促進

ここまで概説したように，個体間の親和関係は，その当事者個体の属性，交渉様式，およびその社会生態学的機能について,哺乳類や鳥類などを対象に広く研究がなされてきた．しかし，親和関係がいかなる交渉を介して形成されるのかを実験的に調べた研究は，つがい個体間を対象としたごく少数を除けば，これまで報告がない．

Ikebuchi & Okanoya (2006)は，キンカチョウ（*Taeniopygia guttata*）のつがい形成に伴うさえずり行動の頻度変化を検証した．キンカチョウのオス２個体，メス２個体を一つの

ケージを同居させ，つがいが形成されるまでの 10 日間，メスに対するオスのさえずり行動が継続的に観察された．優位オスのメスへのさえずりは，4 個体がケージに導入された初日に最も高頻度で生じ，かつ，さえずりは最終的につがい相手となるメスに対して選択的に生じた．つがいが形成される導入 10 日後に近づくにつれて，メスへのさえずりは次第に減少した．これらの結果は，さえずりがつがい関係の形成の促進に寄与しており，形成後のつがい関係の維持には関与しないことを示唆する．

一方井・伊澤（2012）は，セキセイインコ（*Melopsittacus undulatus*）のオス 5 個体，メス 5 個体を，群れとして集団ケージに新規に導入した後，社会交渉の頻度変化を継続的に調べた．つがいのオス-メス間の親和交渉頻度と非つがいのオス-メス間のそれとを比較し，かつ，攻撃交渉についても同様の比較を行なった．その結果，つがいオス-メスのみで，新規群れ導入から 2 週間後に親和交渉と攻撃交渉の頻度が最大となった．その後，親和交渉は減少しながらも一定頻度で維持され，攻撃交渉は消失した．

これらの結果は，セキセイインコのつがい関係形成には，形成初期と形成後の維持期とで，個体間に異なる作用がはたらいていることを示唆している．形成初期にみられた攻撃交渉と親和交渉の同期した増加は，個体間の反発的作用を反映する攻撃交渉とそれを減弱させる行動を反映した親和交渉として解釈することができる．さらにその後，攻撃交渉が消失し親和交渉が維持されたことは，オス-メス間で引き合う作用が安定的に生じたつがい関係と解釈することができる．Brockway (1964) も，セキセイインコのつがい形成初期において，メスはオスからの親和行動を必ずしも受け入れず，ときに攻撃行動によって拒否することを報告している．これらの 2 つの研究を踏まえると，つがい関係の形成は，オス-メス間において，反発的作用の減弱と，引力的作用の強化という 2 つの行動学的な基盤が含まれていることを推察することができる．

一夫一妻という繁殖の社会単位として，オスとメスを強固に結びつける生物学的基盤に支えられたつがい関係であっても，その形成初期には個体間の反発的作用がみられる．このことを踏まえると，進化・生態学的には配偶者をめぐって対立するオス個体同士には，強い反発的作用が存在しているはずである．そのような反発的作用が闘争に発展しないための戦略として，先述したように，オス間にはしばしば優劣関係が形成される．優劣関係が形成されると，優位個体に対し，劣位個体は攻撃行動をすることなく直ちに服従行動を表出するようになるため激しい闘争に発展することはない．しかし，優劣関係による闘争激化の回避は，当該個体間の反発的作用を回避するものに過ぎず，それによって個体同士

が互いに接近できるものではない. そのような優劣関係は様々な社会性動物にみられるが, チンパンジーなどの一部の動物では，優劣関係や順位を形成したオス間において，先述したような親和関係が形成されている.

反発的作用が強く優劣関係が形成されるオス間に, 親和関係が形成されるためにはいかなる行動学的な要素が必要なのであろうか.

本論文では二つの要素を仮説として提唱する．第一に，優位個体と劣位個体間の反発的作用が抑制されることである．個体間で親和交渉が成立するためには，まず接近状態を保つ必要があり，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．具体的には，優位個体は，劣位個体の接近に対する攻撃行動を抑制しなければならない．劣位個体は，優位個体の接近に対する逃避などの服従行動を抑制しなければならない．オス同士が接近状態を保つためには，相対的な優劣に応じて攻撃および服従を抑制することが必要である．第二に，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．オス間の親和関係の行動学的基盤は，反発的作用としての攻撃・服従の抑制と，個体間の引力的作用をもたらす親和行動の促進という２つの要素の両立という仮説を立てることができる.

本論文では, オス間の親和関係をもたらす環境要因にも焦点を当てたい. オス間の連合・同盟に関する先行研究によると，オス間の親和関係が報告されているのは，優劣順位を持つ３個体以上の交渉場面においてである．つまり，オス間親和関係の形成を促す社会生態学上の要因として，優劣順位が形成されている３個体以上が同じ空間を利用するという条件があることが推察される．反発的作用は優位と劣位という２個体間で生じるものの，３者以上の個体が同じ空間を利用することで，２個体間反発が同時複数的に作用する事態が生じる．そのような事態では，各個体はいずれの他個体に対する反発的作用を優先するかという選択に迫られる．その結果，優先した相手との反発的作用は維持され，優先しなかった個体との反発的作用が減弱する．前者では個体間の接近は生じないが，後者では個体間の接近が生じるため親和関係へと発展する素地となる.

実際，ハシブトガラスのオス３個体が同時に交渉する実験課題を構築し，３個体間の距離調節に互いの優劣関係が与える影響を検討した本論文著者の研究において，この仮説を支持する結果が得られている（瀬口・伊澤，2021）. 同じ空間内に上位個体がいることで, 中位と下位の２個体が接近することが明らかになった. つまり, ２個体が接近する要因は, 必ずしも当該２個体内にあるのではなく，近傍に上位個体が存在するという外的要因が寄

与していることが示唆された．瀬口・伊澤（2021)における上位オスを介した中位・下位オス２個体間の接近現象は，親和関係あるいはその基盤要素としての接近が，必ずしも当該２個体の交渉のみによって形成されていくものとは限らず，短期的な現象としては，第三者個体を介した交渉によって生じたことを示唆している．このような３個体交渉がもたらす２個体間の接近という現象が，長期に繰り返されることで，安定的に接近状態が維持され親和関係に発展していくという仮説を立てることができる．チスイコウモリ（*Desmodus rotundus*）のメスにおいて，３個体で１週間同居させることで個体間の接近現象を強制的に生じさせると，同居の経験前に比べ経験後に，大規模なソーシャルネットワーク内における各２個体間の社会的毛繕いの頻度が，同居を経験した個体間において上昇することが示されている（Razik et al., 2022）．しかし，Razik ら（2022)の研究では，３個体同居中の個体間交渉を記録していないため，いずれの個体間で接近現象が生じ，それが維持されたのかは不明である．したがって，優劣順位を持つ３個体交渉によって２個体間の短期的な接近現象が生じ，これが長期に繰り返されることで接近状態が安定的に維持され，親和関係に発展していくという仮説を支持する報告はなされておらず，実験的な検討が必要である．

1-5　親和関係の生理学的基盤

哺乳類脳に存在する約 100 種類の神経ペプチドのうち，そのほとんどは視床下部から合成・放出され，内分泌ホルモンとして中枢や末梢に作用する．最も古い神経ペプチドファミリーの１つである下垂体後葉ホルモンは，それぞれが９個のアミノ酸を持ち，ニューロフィジン（Neurophysin）と呼ばれる大きな前駆体タンパク質を含む遺伝子構造を持っている．下垂体後葉ホルモンの系統は無脊椎動物から始まり，脊椎動物のほぼすべての分類群に存在する．バソプレッシン（Vasopressin: VP，鳥類ではバソトシン Vasotocin: VT）とオキシトシン様ペプチド（Oxytocin-like peptide: OT，両生類・爬虫類・鳥類ではメソトシン Mesotocin: MT，魚類ではイソトシン Isotocin，有胎盤哺乳類ではオキシトシン Oxytocin）である．これらの多様な種において，以下の３つの点が保存されている．（１）これら下垂体後葉ホルモンは，脳に選択的に発現する．（２）下垂体後葉ホルモン，およびその受容体は性腺ステロイド，季節，性別の影響を受ける．（３）下垂体後葉ホルモンは社会行動に重要で，しばしば非常に種特異的な様式で機能を持つ．

OT と VP は，脳の視床下部室傍核（Paraventricular hypothalamic nucleus: PVN）と視

索上核（Supraoptic nucleus: SON）で合成され，VP は視交叉上核でも合成される．両者とも大きな産生細胞を介して下垂体後葉に輸送され，血中へと放出されるため，下垂体後葉ホルモンと呼ばれる．OT は，性的刺激，子宮拡張，授乳，および場合によってはストレッサーに応答して下垂体後葉から放出される．子宮筋上皮細胞および乳腺筋上皮細胞に存在する OT 受容体は，子宮収縮および乳汁分泌を引き起こす．これらの末梢性 OT 受容体の発現は，妊娠後期の性腺ステロイドに誘発されて増加する．VP は，体液浸透圧の増加，ストレッサーに反応して放出される．腎臓の V2 受容体（Vasopressin 2 receptor）は VP と結合すると抗利尿作用をもち，V1a（Vasopressin 1a）および V1b 受容体（Vasopressin 1b receptor）は，血管，副腎，子宮などに発現し，VP の多様な末梢作用を仲介している．

視床下部の OT および VP 発現ニューロンは中枢においても投射し，OT，V1a および V1b 受容体は脳内に見出される．OT の出産と授乳に際する末梢での上昇に伴い，中枢での OT 分泌も上昇すると報告されている（Insel, 1997; Kendrick, 2004）．同様に，VP は，他の多くの行動の中でも，記憶と攻撃性に主な作用を有することが報告されている（Keverne & Curley, 2004）．哺乳類以外と同様に，哺乳類でも，多くの作用は種特異的であり，一部は性特異的であり，ほぼすべてが性腺ステロイドに依存している（例えば Choleris et al., 2003）．

OT，VP の社会行動における機能は，進化的にかなり保存されている．軟体動物であるモノアライガイ（*Lymnaea stagnalis*）では，OT・VP の祖先系であるリジン・コノプレッシン（Lys-conopressin）が神経細胞および生殖腺細胞に選択的に発現しており，G タンパク共役型受容体（G-protein coupled receptor: GPCR）に結合してオスの交尾行動を制御している（van Kesteren et al., 1992, 1995, 1996）．鳥類は，VP および OT のホモログとして，バソトシン（VT）とメソトシン（MT）を持つ．フィンチ（*Fingillidae*）の異なる種間で比較すると，中隔の MT 受容体の分布は群れサイズと相関しており，MT を投与すると群れへ接近するなどの社会行動が増加し，MT 受容体阻害薬を投与すると減少する（Goodson et al., 2009）．硬骨魚類では，バソトシンとイソトシンが広く研究されている．また，交尾行動の際に音声表出をする魚は，イソトシンではなくバソトシンがオスの音声表出を制御する一方で，イソトシンがメスの音声表出を制御するというような性差もある（Goodson & Bass, 2000）．大脳皮質下の解剖学的構造は，OT および VP 産生ニューロンを含む視床下部などの部位も含め，脊椎動物の進化において保存されている（Moreno et al., 2009; O'Connell & Hofmann, 2011）．

以下では，親和関係における OT・VP の関わりについての研究を概説する．

1-5-1 繁殖文脈における親和関係の生理基盤

母仔間の社会的絆

養育行動の発現に重要な脳領域として内側視策前野（Medial preoptic area: MPOA）が知られている．MPOA を破壊された母ラットや母マウスは養育行動を示さなくなる（Numan & Stolzenberg, 2009; Numan, 2012）．母親行動は分娩後にはじめて開始されることから（Numan, 1988），分娩後の神経内分泌学的変化と MPOA を中心とした養育行動を司る神経回路については多くの研究が蓄積されている．特に，母親行動を促進するホルモンとして，視床下部の PVN と SON で合成される OT の重要性が示されてきた．例えばメスのラットは，妊娠中に PVN の損傷を受けることや（Insel & Harbaugh, 1989），分娩直後に OT 拮抗薬を投与されることによって，母親行動が阻害される（van Leengoed et al., 1987）．ラットの処女メスの脳室内あるいは MPOA への OT 投与によって，営巣行動や授乳姿勢などの母親行動が速やかに表出される（Pedersen & Prange Jr, 1979; Pedersen et al., 1994）．OT 受容体は，分娩時のメスラットの MPOA，視床下部腹内側核（Ventromedial hypothalamus: VMH）や分界条床核（Bed nucleus of the stria terminalis: BST）などで増加することが分かっており，分娩によるこれらの OT 受容体発現の変化も，母性行動促進の一因として考えられる．げっ歯類において，分娩後に促進された母親行動は，仔からの刺激によって維持されることが分かっている．特に，身体接触が重要な役割を占めており，例えば分娩直後の母親から仔を隔離し身体接触の機会を奪うと，母親行動は分娩後 1 週間で減少する（Orpen & Fleming, 1987）．この仔からの刺激を介した母親行動の維持にも，OT が関与するとされる．仔による乳首の吸引刺激は，射乳のために血中への OT 分泌を上昇させるが，同時に脳内でも OT が放出されることが示唆されている（Neumann et al., 1993）．

鳥類では，母親の抱卵行動の制御において MT が重要な役割を持つ．シチメンチョウ（*Melagris gallopavo*）のメスでは，PVN と SON 腹側部の MT 産生ニューロンが抱卵行動中に増加する．ヒナが孵化すると，それら MT 産生ニューロンに c-fos 活動が見られるようになるが，脳室内に OT 受容体阻害薬を投与すると，ヒナを抱く行動が減少する（Thayananuphat et al., 2011）．ニワトリ（*Gallus domesticus*）のメスでは，POA と

PVN の MT 産生ニューロンが抱卵からヒナの孵化に移行する時点で増加し，その神経細胞数は，子育て中に最も多くなる（Chokchaloemwong et al., 2013）．キンカチョウでは，OT 受容体阻害薬の投与によって営巣行動がメスで減少する（Klatt & Goodson, 2013b）．一方，オスの営巣行動には OT 受容体阻害薬による変化はみられない．このように，POA，PVN，PVN を中心とする OT 系が，哺乳類のみならず鳥類においても母仔間の社会的絆の形成に関与している．

つがい間の社会的絆

北アメリカに生息する齧歯類であるハタネズミは，近縁種間で社会構造や社会行動に大きな違いがあることから，社会神経科学において有用なモデルとなっている（Aragona & Wang, 2004; Carter et al., 1995; Lim et al., 2005; McGraw & Young, 2010）．プレーリーハタネズミとマツハタネズミ（*Microtus pinetorum*）は一夫一妻制であり，家族で巣穴に住む一方で，ヤマハタネズミ（*M. montanus*）とアメリカハタネズミ（*M. pennsylvanicus*）は乱婚型でしばしば単独生活を営む種である（Shapiro & Insel, 1990）．

プレーリーハタネズミのオスは，交尾後，つがい相手のメス個体に特異的な選好を示し，親和行動を増加させるとともに，他のオスへの攻撃性を亢進させ，父親行動を増加させるなど，顕著な行動変化を示す（Carter et al., 1995; Wang et al., 1994）．これらの変化はヤマハタネズミやアメリカハタネズミでは交尾後に見られないことから，交尾による変化はつがい間の絆を反映し，プレーリーハタネズミにおける一夫一妻制の基礎であることが示唆された．

VP を交尾未経験のプレーリーハタネズミのオスの中枢に投与すると，つがい形成が誘発される（Wang et al., 1994; Winslow et al., 1993）．V1a 受容体阻害薬を中枢に投与すると，交尾行動そのものは減少しないものの，その他の親和行動やつがい相手の防衛行動，父親行動が阻害される（Wang et al., 1994; Winslow et al., 1993）．OT はオスのプレーリーハタネズミのつがい形成を誘導しないが，メスにおいては，つがい相手への選好と親和行動を増加させ，この効果は阻害薬投与によって減弱する（Insel & Hulihan,1995; Cushing et al., 2001; Ross et al., 2009）．VP あるいは V1a 受容体阻害薬をヤマハタネズミに投与しても，自己毛繕いは増加するが，社会行動には影響がない（Insel et al., 1993; Young et al., 1999）．

いかなる生理学的基盤によって，同一のペプチドの近縁種間における異なる効果がもたらされているのだろうか．V1a 受容体と OT 受容体の脳内での局在は，ハタネズミの種間

で著しく異なっている(Insel & Shapiro, 1992; Young et al.,1997)．交尾後もつがい関係を維持するプレーリーハタネズミでは, V1a 受容体は腹側淡蒼球（Ventral pallidum: VP）に, OT 受容体は側坐核（Nucleus accumbens: NAcc）に最も多く発現しており，いずれも報酬や強化に関連する領域である. ヤマハタネズミやアメリカハタネズミでは, V1a および OT 受容体は外側中隔（Lateral septum: LS）および扁桃体（Amygdala）に多く発現している. このことは，両種とも交尾によって OT および VP が放出されるが，一夫一妻のプレーリーハタネズミでは，つがい相手との交尾は，腹側淡蒼球や側坐核の活性化を伴うことで強化され，強い絆形成をもたらす．これに対して，乱婚型のヤマハタネズミなどでは，報酬や強化に関わる領域が活性化しないため，交尾相手との関係が持続しない（Young et al., 2005）．この可能性は，オスのプレーリーハタネズミにおけるいくつかの研究により裏付けられている. ウイルスベクターによる遺伝子導入によって V1a 受容体を腹側淡蒼球に過剰発現させると，交尾がなくともつがい形成が促進される（Pitkow et al., 2001）．V1a 受容体阻害薬を腹側淡蒼球に局所投与すると, つがい形成が阻害される (Lim & Young, 2004).

鳥類においても, つがい間の社会的絆に VT 系および MT 系が関与することが示されてきた. 歌鳥であるキンカチョウは, つがい形成に伴って聴覚野の V1a 受容体数が増加する. ただし，同領域での MT 受容体は変化しない（Thomaszycki & Atchley, 2017）．キンカチョウのつがいを対象にした OT 阻害薬投与の実験においては，オス，メスいずれに対する OT 阻害薬投与によっても，つがいの絆形成が阻害された（Klatt & Goodson, 2013a; Pedersen & Tomaszycki, 2012）．MT 遺伝子のノックダウンは，つがいの絆形成を阻害するが，バソトシン（VT）遺伝子のノックダウンはつがいの絆形成を阻害しないことが報告されている（Kelly & Goodson, 2014）．同じくキンカチョウにおいて，つがい形成後のオスとメスに OT 受容体阻害薬を連続投与すると，オスではつがいメスへの歌行動が減少し，メスではつがいオスへの社会的羽繕い行動が減少した（Kelly, 2019）．一連の先行研究は，OT/VP 系が，哺乳類のみならず鳥類においてもつがいの社会的絆において重要な役割をもつことを示唆する.

1-5-2 同性間親和関係の生理基盤

親和関係の生理基盤は母仔間やつがい間を対象とした研究が大部分を占め, 同性間の親和関係に関する生理基盤の研究は皆無に近い．近年，乱婚型のアメリカハタネズミのメスが同性の未知個体よりも既知個体に選好を示し，個体間が身を寄せ合うハドリング

（Huddling）などの親和交渉を行うことが着目され，これを同性間親和関係のモデルとする研究展開への機運が高まっている（Beery, 2019）.

しかし注意すべきは，何のために群れているのかという社会生態学的な点である．アメリカハタネズミのメスは，夏には縄張りを形成するため，メス間は非常に排他的である．メス間で群れるのは冬のみである．このことは，アメリカハタネズミのメスにおける親和関係の機能は体温維持であり，チンパンジーなどにおいて社会戦略として形成される同性個体間の親和関係に相当するとは考えにくい.

鳥類は，一夫一妻制，両親による養育行動（Biparental care），共同繁殖など，多岐にわたる親和関係に基づく社会構造を示す（Reinard & Christophe, 2003; Cockburn, 2006）．また，鳥類の社会的認知や道具使用に関する研究においては（Emery et al., 2007; Emery & Clayton, 2009a; 2009b），マツカケス（*Gymnorhinus cyanocephalus*）における優劣順位の推論など（Paz-y-Minõ et al., 2004），霊長類に匹敵する認知能力も報告されてきた．鳥類は，社会集団のサイズにおいても多様性を示す.

歌鳥であるキンカチョウは，歌研究のみならず，群れ行動（Gregariousness）の生理基盤を調べるための研究対象とされてきた．キンカチョウの群れは凝集性が高く，同性間でも頻繁に接近状態の維持や社会的羽繕いがみられる．キンカチョウを対象とした研究で明らかになったのは，より多くの同性個体と群れる行動が，Septum と BST における VT と Vasotocin 4 受容体（VT4 受容体，哺乳類 V1a 受容体の鳥類ホモログ）を介して促進され，この行動が阻害薬投与によって阻害されることである（Goodson & Kingsbury, 2011）．C57BL/6J のオスマウスにおいても，BST の VP ニューロンでは，交尾に伴って最初期遺伝子 c-fos の発現がみられ，非攻撃的な同性間交渉では c-fos 発現が低く，攻撃交渉では c-fos 発現がみられないことが分かった（Ho et al., 2010）．これらの結果は，鳥類における知見の妥当性を示すものであり，かつ，鳥類の研究は下垂体後葉ホルモン系の機能の解明を推し進める可能性があることを示唆している．ただし，キンカチョウのような小型の鳥類では，群れることの機能はそもそも天敵に対する防衛であるため，ヒトを含む霊長類にみられる連合・同盟のような社会戦略として形成される関係とは考えにくい.

1-6　本論文の目的と仮説：

1-6-1 カラスの社会生態と親和関係

カラス属（*Corvus*）は，成員がゆるやかに固定された離合集散型社会（Fission-fusion

society）と呼ばれる社会生態をもつ．生後３～５年で性成熟するが，性成熟前あるいは配偶相手を獲得していない若鳥や非つがい個体は，縄張りをもたず群れを形成し生活する．性成熟後，配偶相手を獲得した個体は，一夫一妻のつがいとして，縄張りをもって繁殖する．春～夏の繁殖期以外ではつがい個体も若鳥の群れと採餌やねぐらを共有する．このような社会生態は，3 個体以上が恒常的に同じ空間を利用する生態条件を備えている．

カラス属の一夫一妻つがい関係は，生涯にわたって維持される（Goodwin, 1986）．つがいは周年を共に過ごし，採餌，縄張り防衛，養育を互いに協力して行う．つがいはカラス属の社会生態における基本単位として，つがい vs つがい，つがい vs 非つがい個体など，３個体以上による同時交渉の機会をもたらす社会生態学的な下地として，第三者間関係の認知能力の進化との関わりも議論されている（Emery et al., 2007）．実際にミヤマガラス（*C. frugilegus*）において，第三者のつがい関係の認知が示唆されている．ミヤマガラスのつがい間の闘争場面において，一方のオスが攻撃を受けたとき，そのつがい相手のメスは，攻撃したオスではなく，攻撃したオスのつがい相手メスに対して攻撃を向けるという闘争援助が報告されている（Emery et al., 2007）．

このような生涯的一夫一妻においては，関係解消することなく生涯にわたって関係を維持する配偶者の選択は，その後の繁殖成功を大きく左右する．従って，強い性選択がかかることが予想される．そこには，質の良い協力相手を評価する能力，および，それを獲得するために群れ内における同性間対立を戦略的に解決する能力，これら２つが含まれると考えられる．性成熟までの３～５年間を過ごす若鳥の群れの中では，同性間・異性間の葛藤があり，様々な交渉を介して解決しながら，ゆくゆくは，つがい相手として，かつ，親鳥として，非攻撃的かつ親和的に振る舞うための練習が行われている可能性がある．

カラス属の若鳥には，血縁個体間，非血縁個体による優劣関係や親和関係が形成される．個別飼育下のハシブトガラスを用いた２個体対戦実験では，対戦した２個体間に明瞭かつ安定した優劣関係が形成されることが判明している（Izawa & Watanabe, 2008b）．飼育群れを対象とした観察研究では，8～10 個体の間に直線的な優劣順位が形成されることも明らかになっている（Miyazawa et al., 2020）．ミヤマガラスの飼育群れにおいては，つがいを形成していない非血縁個体間で，社会的羽繕いを介した親和関係が報告されている（Emery et al., 2007）．さらに，３個体による交渉も報告されている．ワタリガラス（*C. corax*）では，親和関係をもつ２個体が連合を形成し，他個体との闘争において連携することが報告されており，３個体以上による同時交渉の例といえる（Fraser & Bugnyar, 2012）．

また，そのような親和関係をもつ個体間では，一方の個体が第三者個体から攻撃を受けると，直ちに，他方の個体が当該個体へ社会的羽繕いなどの親和行動を行う，闘争後第三者親和行動（Post-conflict affiliation）も報告されており，これも 3 個体による交渉への関与とみなすことができる(Fraser & Bugnyar, 2010)．

集団飼育下のハシブトガラスの若鳥においても，非血縁のオス間は，メス間よりも高頻度で社会的羽繕いを行う（Miyazawa et al., 2020）．ハシブトガラスにおける社会的羽繕いは，もっぱら優位個体から劣位個体に生じ，優位個体による優位性の誇示行動であることが示唆されている（Miyazawa et al., 2020）．そのような社会的羽繕いを行うハシブトガラスのオス間において，闘争後親和行動や闘争援助などはまだ確認されておらず，そのような非血縁のオス間の親和関係がいかなる社会生態学的な機能をもっているのかは明らかではない．

その社会生態学的な機能は明らかでないものの，ここで述べたカラスの社会生態は，オス間の親和関係の形成をもたらす条件を備えており，それがいかなる行動学的・生理学的な基盤によって成立しているのかを明らかにするのに優れた研究対象である．オス間の親和関係の行動・生理基盤を明らかにするためには，それが形成される過程を観察することによる行動の定量記述に加え，その形成促進要因を条件操作が可能な行動実験系によって検証し，そこで形成された親和関係に随伴する行動学的・生理学的な変化を明らかにすることが有効である．

1-6-2 カラスのオス間親和関係の行動学的基盤

カラスのオス同士の交渉は，初期は優位個体が攻撃を，劣位個体が服従を示し，非常に反発的である．しかし，次第に接近状態を維持し，社会的羽繕いをはじめとする非攻撃的な交渉を行う．オス間に親和関係が形成されるためには，優位個体と劣位個体間の反発的作用が抑制されることが不可欠である．個体間に接近状態が安定維持されてはじめて，当該個体間に親和交渉が生じうる．しかし，オス間の親和関係の形成がいかなる行動学的な変化が伴うのかを明らかにした報告はこれまでにない．優劣関係をもつオス間において，親和関係が形成されるのに伴い，反発的作用の抑制および親和関係の促進という 2 つの行動学的要素を反映するような行動学的な変化がみられるのかを検証する必要がある．

そこで本論文の研究 1 では，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した（図 1；研究 1）．集団飼育下ハシブトガラス若鳥の一群を対

象に，群れ導入直後から 4 ヶ月間，日常的に生じた社会行動を観察，記録した．これら 4 カ月間の社会行動・交渉データをもとに，オス間に生じた接近行動に着目し，その生起頻度と維持時間の長期的変化を調べた．明瞭な優劣関係のあるオス間には，接近行動の頻度とその後の接近状態の維持されやすさに優劣による非対称性が見られると予測される．初期には，相手への接近行動は劣位から優位に生じにくいであろう．いずれかの個体による接近から始まる接近状態は，劣位が逃避しやすいために，優位個体からの接近では短時間しか維持されないであろう．群れ導入後から次第に接近状態が生じ，それが安定維持されていく過程におけるオス間の行動学的な特異性を検証するために，オス-メス間でも同様の検討を実施することで，オス間とオス-メス間の比較を行った．

研究 2 では，実験以前に親和関係を形成していないオス 3 個体を同居させ，その中の 2 個体が親和関係を形成するか調べた（図 1；研究 2）．研究 2 には 3 つの目的があった．第一に，反発的作用の抑制および親和関係の促進という行動学的要素を，研究 1 よりも，より詳細に行動を記述し解析することで検証することであった．第二に，3 個体同居を行うことで，親和関係の形成を促進する要因を明らかにすることであった。第三に，実験前に上位・中位・下位という 3 個体間の順位を決定することで，いずれの順位の個体間において親和関係が形成されるのかを調べた。順位形成したオス 3 個体を同居させた狙いは，チンパンジーなどのオス間の親和関係が優劣順位をもつ 3 個体以上が恒常的に同じ空間を利用するという生態条件で報告されていることに着目し，それを実験的に導入した点にある．実際に，ハシブトガラスのオス 3 個体が同時に交渉する実験課題を構築し， 3 個体間の距離調節に互いの優劣関係が与える影響を検討した先行研究（瀬口・伊澤, 2021）において，同じ空間内に上位個体がいることで，中位と下位の 2 個体が接近することが判明している．このような 3 個体交渉がもたらす 2 個体間の短期的な接近現象から，これが長期に繰り返されることで接近状態が安定的に維持され，親和関係に発展していくという仮説を立てた．この仮説を検証するために，研究 2 では，実験以前に親和関係を形成していない上位・中位・下位のオス 3 個体を，2 週間同居させることで，中位と下位オスの親和関係が形成されるかを調べた．

1-6-3 カラスのオス間親和関係の生理基盤：反発的作用の抑制と親和行動の促進

オス間の反発的作用の抑制に関わる生理基盤

研究 3 および 4 では，オス間の親和関係形成の生理基盤について，反発的作用の抑制と親和関係の促進という 2 つの行動学的要素の観点から検証を行った．

個体間の反発的作用の抑制に関わる神経内分泌基盤については，哺乳類と鳥類において，分界条床核内側部（Bed nucleus of the stria terminalis: BSTm）および LS の VP/VT 産生ニューロンと V1a/VT4 受容体の関与が示唆されてきた．BSTm の VP/VT 産生ニューロンの主要な投射先は LS，MPOA，手綱核（Habenula）である（De Vries et al., 1983; Absil et al., 2002）．かつ，メスに比してオスの方が多数の VT 産生ニューロンを持ち，高い密度で投射していることが示されてきた（De Vries & Panzica, 2006）．この性差は季節性繁殖種においては性ステロイドによって制御されており，繁殖期外には消失する（De Vries & Panzica, 2006）．一方，決まった繁殖期を持たず，天候依存で繁殖を行うキンカチョウでは，このような性差は見られない．

BSTm の VP/VT 産生ニューロンは，社会刺激における報酬と罰の価値情報（Valence）に対する感受性を持つ．これら細胞群は，非攻撃的な交渉においては最初期遺伝子産物である c-fos タンパク質を発現させる一方で，攻撃交渉ではほとんど反応を示さない（Goodson & Wang, 2006; Goodson et al., 2009b）．オス同士をワイヤーメッシュ越しに対面させると，凝集性の高いキンカチョウでは VT 産生ニューロンの c-fos 発現が増加する一方で，オス同士が攻撃と服従を示す縄張り性の種では対面後に c-fos 発現が減少する．加えて，縄張り性の種であっても，つがい相手との対面後は c-fos 発現が増加する（Goodson & Wang, 2006）．同様に，オスマウスにおいても，BSTm の VP 産生ニューロンは交尾に際して顕著な c-fos 発現を示し，非攻撃的なオス間の交渉では穏やかな反応を示す一方で，攻撃交渉では c-fos 発現を示さないという報告がある（Ho et al., 2010）．

鳥類における凝集性の高い種において見られた c-fos/VT 産生ニューロンの高い比率が，もし実際の VT 分泌と正の相関を示すならば，BSTm の VT 産生ニューロンは，自身の領域へ，あるいは同じく VT4 受容体を多数発現している LS に対し持続的な修飾を行なっている可能性がある．その根拠として，いくつかの研究が挙げられる．カエデチョウ（*Spizella pusilla*; Goodson, 1998a）とトキワスズメ（*Uraeginthus granatina*; Goodson, 1998b）では，先住者-侵入者テスト（Resident-intruder test）において，先住者である優位個体に対し侵入者である劣位個体が行う攻撃行動が，LS への VT 投与によって抑制され，VT4 受容体の阻害によって脱抑制し，攻撃行動が復活することが示されている．凝集性の高いキンカチョウでは，縄張り性で個体間が反発的なトキワスズメよりも，VT4 受容体の発現数が多い（Kelly et al., 2011）．メスと交尾経験のあるオスのキンカチョウでは，交尾に失敗したオスに比べ，BSTm の VT 産生ニューロン数が顕著に増加する（Goodson et al., 2009）．キ

ンカチョウにおいて，より多くの同性個体と群れる行動が，LS，および BSTm の VT4 受容体の阻害によって減少する（Goodson & Kingsbury, 2011）．同じくキンカチョウにおいて，BSTm の VT 産生ニューロンのノックアウトはオス，メスともに非社会的な新奇刺激に対する接近行動を減少させる（Kelly et al., 2011; Kelly & Goodson, 2013）．彼らはこの結果から，BSTm の VT 産生ニューロンは不安様行動の抑制に寄与すると主張している．

オス間の反発的作用の抑制と BST および LS との関連について，ハシブトガラスのオスを対象とした先行研究が，優劣カテゴリーも含めた示唆を提供してくれる．Nishizawa et al.（2011）は，2 個体対戦で優劣関係を形成したハシブトガラスの若鳥オスを用い，既知の優位個体，既知の劣位個体，未知個体と対戦させた 3 群に対し，大脳全域における最初期遺伝子の産生タンパクである ZENK の発現量に対する，個体の優劣カテゴリーと表出した攻撃・服従行動の頻度との相関解析を行なった．その結果，優位個体の攻撃と LS の外側および背側領域，劣位個体の服従と BSTm の ZENK 発現量との正の相関が見られた．かつ，BST は，優位と劣位個体ともに，対面相手の既知性と負の相関を示した．攻撃行動と LS との関連は，オスのウタスズメ（*Melospiza melodia*）の縄張り防衛に際する攻撃行動や（Goodson & Evans, 2004; Goodson et al., 2005），ホシムクドリ（*Stumus vulgaris*）の繁殖期外の歌行動（Heimovics & Riters, 2007）における ZENK 発現量の増加とも一致する．ハシブトガラスの研究で示された劣位個体の服従行動と BSTm との正の相関，および群居性鳥類の同領域に関する知見を踏まえると，劣位個体が示す服従行動は，優位個体と非攻撃的な関係性に至るまでの必要条件であり，服従表出を経て，当該領域内での VT 産生ニューロンの発現の増加および VT 分泌が開始する可能性が考えられる．BST の内側部および外側部の ZENK 発現量と，優位個体と劣位個体における対面相手の既知性との負の相関は，対面経験に伴いこれら領域全体の細胞の活動自体は減弱することを示唆する．BSTm に関しては，先行研究において，c-fos/VT 産生ニューロン数と領域全体の細胞の c-fos 発現量との増減が，必ずしも一致しないことが示されている．縄張り性の鳥において，攻撃交渉後に c-fos /VT 産生ニューロン数は減少する一方で，BSTm 全体の c-fos 発現量は攻撃交渉前よりも増加する（Goodson & Wang, 2006）． ハシブトガラスの初回の攻撃交渉後には，縄張り性の種と同様に c-fos/VT 産生ニューロン数は減少し全体の活動は亢進するが，対戦を繰り返すにつれて，その活動量の比率が逆転していく可能性がある．ハシブトガラスのオスの攻撃交渉では，対戦を経て優位個体による攻撃頻度が低下する（Nishizawa et al., 2011）．少なくとも優位個体においては．BSTm の VT 産生ニューロン由来の攻撃の

抑制が，初回対戦以降，比較的すぐに生じているのかもしれない．

優位個体の攻撃行動の抑制機構

Kruk et al.（1990）はラットに可動式電極による電気刺激を行い，攻撃やその他の行動を誘発する視床下部内領域を詳細にマッピングし，攻撃誘発領域を”Hypothalamic attack area (HAA)”と命名した．攻撃対象となる社会的刺激がない条件では，HAA を刺激しても攻撃が生起しないことから，電気刺激は直接運動を起こすのではなく，ラットの社会的刺激に対する認知を変容させることによって攻撃行動を誘発したと考えられる．後続研究（Lammers et al., 1987; 1988）では，攻撃行動を高頻度かつ低閾値で引き起こす脳部位 HAA が，VMH から前側方に拡張された視床下部の領域に特定された．視床下部腹内側核は，Newman（1999）が命名した社会行動を制御する”Social brain network”を構成する 6 つの核のうちの一つである．先述の外側中隔，分界条床核と扁桃体中心部（Central amygdala: CeA）を含めた扁桃体延長部（Extended amygdala），および POA，視床下部前部 (Anterior hypothalamus: AH)，VMH，中脳水道周囲灰白質 (Periaqueductal gray: PAG) の以上 6 つの核は，双方向に投射し合い，社会行動を制御していることが判明している（Risold & Swanson, 1997; Coolen & Wood, 1998; Dong & Swanson, 2004a; 2004b; Lo et al., 2019）．このうち POA 以外が，オスの攻撃行動に際して活動する（Newman, 1999）．興味深いことに，カラスやキンカチョウと同じスズメ目のノドジロシトド（*Zonotrichia albicollis*）において，VMH に VT4 受容体が発現している（Grozhik et al., 2014）．優位個体の攻撃行動は，扁桃体延長部，AH，VMH の相互連絡を介して最終的に中脳水道周囲灰白質を経由し出力されている可能性が高い．このサーキットの中で，BSTm の VT 産生ニューロンが，扁桃体延長部のみならず VMH にも投射し，VT4 受容体を介して攻撃行動生起の閾値を上昇させているかもしれない．

劣位個体の服従行動の抑制機構

劣位個体の服従行動に着目した研究は，優位個体の攻撃行動に関する研究に比べ少ない．Motta et al.（2009）は，ラットを対象に，行動実験と最初期遺伝子計測，および脳局所破壊によって，優位個体との攻撃交渉における，劣位個体の防御反応に関わる脳領域を明らかにした．先住者-侵入者テストにおいて，優位個体に対し劣位個体が示した防御反応に，扁桃体内側部（Medial amygdala: MeA），POA，VMH の腹外側領域，前乳頭核

（Premammillary nucleus: PM）の背側部（PM dorsal part: PMD）の c-fos 発現が確認された．これらの 4 領域は，天敵に対する防御反応のサーキットとは異なることも明らかになっている（Motta et al., 2009）．MeA は，社会的刺激の学習や記憶に寄与する（Bolhuis et al., 1984; Vochteloo & Koolhaas, 1987）．PMD を除去すると劣位個体の防御反応が完全に消失することから，最終的な出力領域である PAG と視床下部を結ぶ領域であると推測される．ただし Motta et al.（2009）の研究における防御反応とは，すくみ行動（Freezing）であり，ハシブトガラスが表出する服従音声を発しながら逃避する服従ディスプレイと同一視することはできない．しかしながら，マウスを対象に，劣位個体が優位個体との対面で示すすくみ行動以外の行動である服従姿勢（Defeat posture）に関わる脳領域を調べた研究（Nasanbuyan et al., 2018）を踏まえると，少なくとも VMH の腹外側領域と PAG は服従姿勢にも関わる．従って，服従姿勢とすくみ行動のサーキットが部分的に一致している可能性は充分に考えられる．鳥類において，MeA，POA，VMH の腹外側領域に VT4 受容体の発現が確認されている（Grozhik et al., 2014）. 劣位個体の服従行動の抑制機構として，BSTm の VT 産生ニューロンが，これら 3 つの領域に投射し，VT4 受容体を介して服従行動生起の閾値を上昇させているかもしれない．

オス間の親和行動の促進に関わる生理基盤

個体間の親和行動に関連する代表的な神経ペプチドであるOT/MTのPVNとSOM以外の産生ニューロンの発現領域は，”Social brain network”に限ればBSTm，AHである（Sofroniew, 1983）．OT受容体は，”Social brain network”内では，BST，CeA，LS，VMH，PAG，および報酬系のNAccにおいて発現している（Barberis & Tribollet, 1996; Smith et al., 2019）．キンカチョウのつがいを対象にしたOT阻害薬投与の実験においては，オス，メスいずれに対するOT阻害薬投与によっても，つがいの親和関係が阻害された（Klatt & Goodson, 2013;Pedersen & Tomaszycki, 2012）．同じくキンカチョウを対象とした脳内MT受容体の発現量計測およびOT拮抗薬投与を用いた研究によって，MTは同種他個体に対する非攻撃的な接近行動を促進する機能を担っていることが示唆されており（Goodson et al., 2009），繁殖以外の文脈においても，MTが個体間の親和関係の形成・維持に寄与する可能性が推察される．

親和行動は，非攻撃的な身体接触を伴う社会行動であるが，近年はこの行動特徴に焦点を当てた神経科学研究が進んでいる．Okabe et al.（2015）は，ラットへの撫で刺激によ

って，PVN内側部のc-fos/OT産生ニューロン数が増加することを見出している．撫で刺激の受容と，他個体への親和行動の出力の神経内分泌基盤を繋ぐ研究も存在する．Yu et al. (2022)の研究では，マウスに撫で刺激を加えると，PAGのタキキニン1 (Tachykinin 1: Tac1）産生ニューロンがPVNに投射し，OT産生ニューロンを活性化させること，および，このTac1産生ニューロンを刺激すると他個体との親和行動が促進されることを示した．OTの関与は明らかでないものの，Wu et al.（2021）による研究では，マウスを対象に，他個体への毛繕い中の脳活動をカルシウムイメージングによって調べた．結果，CeAから，養育行動の責任部位でもあるMPOAにTac1を発現するGABA性の神経細胞が投射し，毛繕い行動を促進していることを明らかにした．Tac1は，サブスタンスP（Substance P）とニューロキニンA（Neurokinin A）の前駆体ペプチドである（Nawa et al., 1983）．鳥類においてもPAGにおいてサブスタンスP産生ニューロンが確認されており（引用），マウスで見出されたようなPAGへの投射による親和行動の促進が生じているかもしれない．

オス間の親和関係には，反発的作用の抑制をもたらす神経機構だけでなく，親和行動である羽繕いを促進する神経機構も存在しているはずである．その候補として３つのメカニズムが考えられる．１つは，PVN の OT 産生細胞から分泌された OT が，近接する第三脳室に至り，脳脊髄液（Cerebrospinal fluid: CSF）を経由して LS や Extended Amygdala に対し，不安を抑制するシステムを増強する可能性である．２つめは，実際に羽繕いを受ける刺激, および他個体の羽に触れ羽繕いを行う際の刺激によって, Yu et al. (2022)や Okabe et al. (2015)の研究で示された撫で刺激に伴う PVN と PAG の OT 産生ニューロンを含む神経回路を介して，羽繕い行動が維持される可能性である．３つめは，一夫一妻のプレーリーハタネズミにおける親和交渉（Insel & Shapiro, 1992; Young et al.,1997）に関与していた強化･報酬系の側坐核や腹側淡蒼球の OT 産生ニューロンおよび受容体のシステムが，カラスにおいてもオス間の羽繕い行動を促進する可能性である．

そこで，研究３および４では，オス間の親和関係形成の生理基盤について，反発的作用の抑制における VT４受容体の関与，および，親和関係の促進における MT の関与という２つの検証を行った．

研究３では，ハシブトガラスのオス間の親和関係においても，親和関係の形成に伴い末梢 MT 濃度が上昇するかを検証した（図１；研究 3）．この検証を行うために，まず研究 3a として，非侵襲的に尿中から MT 濃度を計測する技術を新たに立ち上げた．排せつ物

を遠心分離することで採取した尿を用いて，酵素免疫測定法（Enzyme-linked immunosorbent assay; ELISA)による MT 濃度計測を行った．尿から計測される MT 濃度が, 血中 MT 濃度と整合することを確認するために, ハシブトガラスに一定濃度の MT を静脈投与することで血中 MT 濃度を上昇させ, それに伴って尿中 MT 濃度が上昇することを確認するための実験を行った．研究 4b では，研究 4a で確立した計測系を用いて，3 個体同居実験を介したオス間の親和関係の形成に伴って末梢 MT が変化するかを検討した．研究 4 では，ハシブトガラスのオス間の親和関係の維持に VT4 受容体が関与しているか，かつ，優劣関係に依存した攻撃・服従行動の抑制あるいは親和行動の促進のいずれに関与するのかを行動薬理実験で検証することを目的とした．社会的羽繕いを安定して表出するようになった「親和組み合わせ」を用い，実験ケージ内で自由な交渉場面を設け，交渉前に V1a 受容体阻害薬を末梢投与した．相手個体への羽繕い行動の回数，優位個体による攻撃行動，劣位個体による服従行動について，優位個体への投与と劣位個体への投与の 2 条件を設け, それぞれに対する生理食塩水のみを投与する統制条件を含めて比較した. かつ，親和組み合わせの特異性の有無を調べるために，同様の検討を，親和関係を形成していない「非親和組み合わせ」に対しても行った.

1-7　本研究の目的のまとめ

研究 1 では, 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した（図 1；研究 1）．群れ導入直後から 4 カ月間の社会行動・交渉データをもとに，オス間に生じた接近行動に着目し，その生起頻度と維持時間の長期的変化を調べた．明瞭な優劣関係のあるオス間では，接近行動の頻度とその後の接近状態の維持されやすさに優劣による非対称性が見られるという予測を, オス-メス間の接近交渉と比較しながら検証した.

研究 2 では，優劣順位が既に形成され，親和関係は形成されていないオス 3 個体を同居させることで，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要因となるかを検証した（図 1 ；研究 2）.

研究 3 では, 非侵襲的に尿中から MT 濃度を計測する技術を新規に確立した上で, オス間親和関係の形成に伴い末梢 MT 濃度が上昇するかを検討した（図 1 ；研究 3）.

研究 4 では，ハシブトガラスのオス間の親和関係の維持に VT4 受容体が関与しているという予測を行動薬理実験によって検証した（図 1 ；研究 4）．かつ，優劣関係に依存し

た攻撃・服従行動の抑制あるいは親和行動の促進のいずれに関与するのかを検証した.

本論文の目的は，カラスをモデルとしたこれら 4 つの研究を通して，オス間の親和関係が，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という仮説を行動学レベルと生理学レベルで検証し，その行動・生理基盤を明らかにすることである.

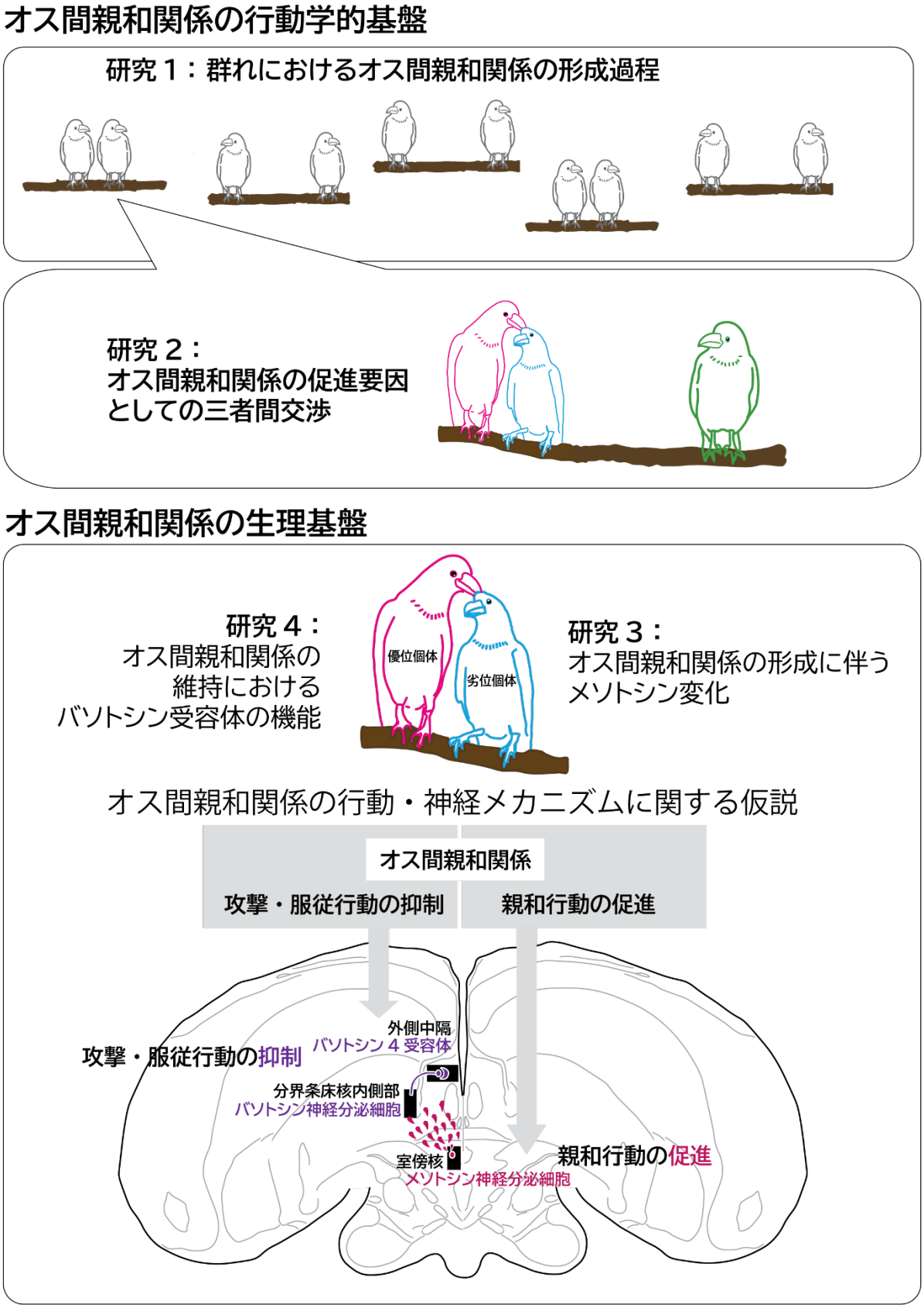

図 1. 本博士論文の構成スキーム.

第2章　　研究１　群れにおける親和関係の形成過程

2-1　目的：親和関係形成の基礎となる接近交渉に開始個体の優劣による非対称性がみられるか？

個体間に親和交渉が生じるためには，当該個体間に身体的な接近状態が維持されなければならない．社会生態学な理論の枠組みに立つと，親和交渉はオス間では生じにくい．なぜなら，オス個体同士は本来，資源を巡って競合・反発する関係にあるからである．それを示す典型例として，オス間では，攻撃行動と逃避行動を用いたごく短時間の攻撃交渉がしばしば生じる．同じオス同士が攻撃交渉を繰り返すと，次第に，攻撃せずとも勝敗が決する優劣関係が形成される．優劣関係にみられるオス個体間の交渉は，親和関係の形成に必要な個体間の接近を妨げる要因でもある．このように，生態学的には本来，競合・反発的な作用をもつオス間において，オス間の親和交渉成立の基礎となる接近状態が安定維持されていく過程を行動レベルで詳述した研究は，哺乳類，鳥類を問わず過去にない．

カラスのオス同士の交渉は，初期は優位個体が攻撃を，劣位個体が服従を示し，非常に反発的である．しかし，次第に接近状態を維持し，社会的羽繕いをはじめとする非攻撃的な直接交渉を行う．オス同士に親和関係が形成されるためには，優位個体と劣位個体間の反発的作用が抑制されることが不可欠である．個体間に接近状態が安定維持されてはじめて，当該個体間に親和交渉が生じうる．しかし，オス間の親和関係がいかなる交渉を介して形成されるのかを実験的に調べた報告は未だなく，オス間の接近状態の形成過程を継続的な観察によって調べる必要がある．

そこで研究１では，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した．集団飼育下ハシブトガラス若鳥の一群を対象に，群れ導入直後から４ヶ月間，日常的に生じた社会行動を観察，記録した．これら４カ月間の社会行動・交渉データをもとに，オス間に生じた接近行動に着目し，その生起頻度と維持時間の長期的変化を調べた．明瞭な優劣関係のあるオス間には，接近行動の頻度とその後の接近状態の維持されやすさに優劣による非対称性が見られると予測される．初期には，相手への接近行動は劣位から優位に生じにくいであろう．いずれかの個体による接近から始まる接近状態は，劣位が逃避しやすいために，優位個体からの接近では短時間しか維持されないであろう．群れ導入後から次第に接近状態が生じ，それが安定維持されていく過程におけるオス間の行動学的な特異性を検証するために，オス-メス間でも同様の検討を実施することで，オス間とオス-メス間の比較を行った．

2-2 方法

2-2-1 被験体および飼育環境

ハシブトガラス若鳥10個体を使用した．うち5個体がオス，5個体がメスであった．性別は，各個体の血液からDNAを抽出し，CHD遺伝子に基づいて判定した(Fridolfsson & Ellegren, 1999)．これらの被験体は，関東一円の様々な地域において2014年秋に学術捕獲許可を得た上で野生捕獲された．個体の年齢は舌と口腔の色素沈着から当該年春に巣立った 1 年齢と判定した（北川, 1980)．個体間の血縁関係は不明であった．被験体は捕獲後，茨城県つくば市に設置された屋外集団飼育ケージ（5m×10m×高さ3m）内で継続的に飼育された．飼育ケージ内には，十分な数のとまり木が設置されており，全個体が同時にとまり木を利用できる環境であった．ケージ内では餌と水は常時提供されていた．集団飼育下のハシブトガラスは線形的な順位が形成されることが報告されており(Izawa & Watanabe, 2008b)，本研究で用いた個体にも同様の線形順位が確認された．順位は日常観察データをもとに算出した．なお，観察期間中，群れの全個体は 1 年齢であり，つがいは形成されていなかった．本研究1における実験手続きは，慶應義塾大学動物実験委員会による承認を得て実施された（第08005号)．

2-2-2 観察方法

4ヶ月の期間中，個体間において接近状態が生じる過程を調べるために，当該群れにおいて生じた社会行動を，ビデオカメラによって日常的に録画観察したデータを使用した．本研究 1 では，2014年11月から2015年2月までのビデオ録画による観察データを使用した．社会行動のデータは，ケージ外の異なる位置に設置された 2 〜 4 台のビデオカメラ（SONY, HDR-CX480, HDR-CX535）による録画によって取得された．複数のカメラによってケージ内を異なる画角から撮像できるこの観察方法よって，録画時間中，ケージ内の全てのとまり木における個体の行動データがすべて取得された．録画は30分を単位として1日から2から10セッション行った．なお，本研究 1 で用いた観察データは，本実験者と研究協力者を含めた計 4 名によって取得したものであり，承諾の上で使用した．

2-3 解析

接近の定義

個体間で生じた接近の頻度および維持時間について，導入後からの経時的な変化を調べるために，導入後からの4か月間を「1〜2日」「3〜10日」「20〜50日」「60〜100日」4つの期間に分割し，データを集計した．各期間の総観察時間は540分に統一した．接近の定義は，2個体の被験体が同じとまり木において20cm以内に近づいた状態とし，それが確認された時点を接近開始の時点とした．接近の開始後，2個体が20cmよりも離れた時点をもって接近終了とした．接近開始から終了までを１つのイベントとして１回と数え，あわせて，その時間長を維持時間として計測した．さらに，接近はある個体が他の個体に近づく現象であるため，前者を接近の開始個体，後者を接近の受け手個体として記録した．以上の定義をもとに，分析対象とした４つの期間の録画データにおいて確認された接近イベントを全て抽出し，接近が生じた組み合わせとその回数および維持時間を1秒単位で計測した．

攻撃・服従行動と優劣関係の定義

個体間の接近に対する優劣関係の影響を調べるために，社会行動データをもとに群れ内の各2個体間の優劣関係を決定した．群れ内で生起した攻撃交渉を抽出し，攻撃を開始した個体と受けた個体（個体組み合わせ）および攻撃行動と服従行動を集計した．攻撃行動および服従行動の定義は先行研究に従った（Izawa & Watanabe, 2008a）．攻撃行動には「つつき（開始個体の嘴が受け手個体に触れていない場合も含む）」，「蹴り」，および「追い回し」を用いた．これらの攻撃行動に対する服従行動には「服従音声（Submissive begging call）」，および「逃避」を用いた．4ヶ月間の社会行動データを集計し，群れ内の全ての2個体組み合わせにおける勝率を算出し，各組において一方の個体の勝率が66%を上回った場合に，その個体を優位，他方の個体を劣位と定義した．

統計解析

４つの期間それぞれにおいて計数された接近イベントのデータを用い，導入後の経過日数に伴う，接近維持時間の変化を調べた．具体的には，接近維持時間が，性別，接近の開始個体と受け手個体との優劣関係，および導入後からの経過日数によって変化するかを，一般化線形混合モデルによって調べた．接近の維持時間を応答変数とし，性別組み合

わせ（オス間，オス-メス間），接近開始個体の優劣（優位，劣位），導入後からの経過日数（４つの期間），およびこれらの交互作用を説明変数とし，個体名を変量効果とした．応答変数の誤差分布にはガンマ分布，リンク関数には対数関数を用いた．モデル選択には赤池情報量基準(Akaike's information criterion: AIC)を用いた．全ての変数とその交互作用を含むモデル（Full model）から変数を逐次減少させ，AICが最小となるモデルを最適モデルとした．最適モデルに含まれる変数のうち，データの変動に有意に寄与する変数を同定するため，尤度比検定を行った．全ての解析は，解析ソフトR ver. 3. 4. 4 (R Development Core Team, 2017)上で実行した．一般化線形混合モデル分析にはlme4 Ver.1.1 (Bates et al., 2015)パッケージを，尤度比検定にはcarパッケージ(Fox & Weisberg, 2011)を使用した．有意水準は0.05とした．

2-4 結果

接近維持時間は，オス-メス組み合わせに比べ，オス-オス組み合わせにおいて短く，接近開始個体が劣位個体の場合に長かった（図2, 図3）．モデル分析の結果，最適モデルとして，性別組み合わせ，接近開始個体の優劣，導入後からの経過日数，性別組み合わせと経過日数との交互作用，接近開始個体の優劣と経過日数との交互作用を含むモデルが選択された（表1）． 尤度比検定の結果，性別組み合せ（$\chi^2 = 11.567, p < .001$; 表1），接近開始個体の優劣（$\chi^2 = 143.910, p < .001$; 表1），経過日数（$\chi^2 = 5.712, p < .05$; 表1），性別組み合わせと経過日数との交互作用（$\chi^2 = 76.485, p < .001$; 表1），接近開始個体の優劣と経過日数との交互作用（$\chi^2 = 163.570, p < .001$; 表1）に有意性がみられた．

性別組み合わせと経過日数に有意な交互作用があったため，オス-オス組み合わせとオス-メス組み合わせのデータを分割し，オス-オス組み合わせに対してガンマ回帰によるモデル分析を行った．その結果，経過日数に正の係数をもつ有意な効果がみられた（$\chi^2 = 12.041, p < .001$; 表2）．

接近開始個体の優劣と経過日数に有意な交互作用があったため，接近開始個体が優位と劣位のデータを分割し，開始個体が優位のデータに対してガンマ回帰によるモデル分析を行った．その結果，経過日数に正の係数をもつ有意な効果がみられた（$\chi^2 = 4.794, p < .05$; 表3）．以上の結果は，オス-オス組み合わせにおける接近の維持時間は，経過日数によらずオス-メス組み合わせに比べて短く，劣位個体から開始される場合に長いとい

うことを示唆する．一方で，オス-オス組み合わせにおいては，優位個体から開始された接近状態の維持時間が日数の経過とともに増加することを意味する．

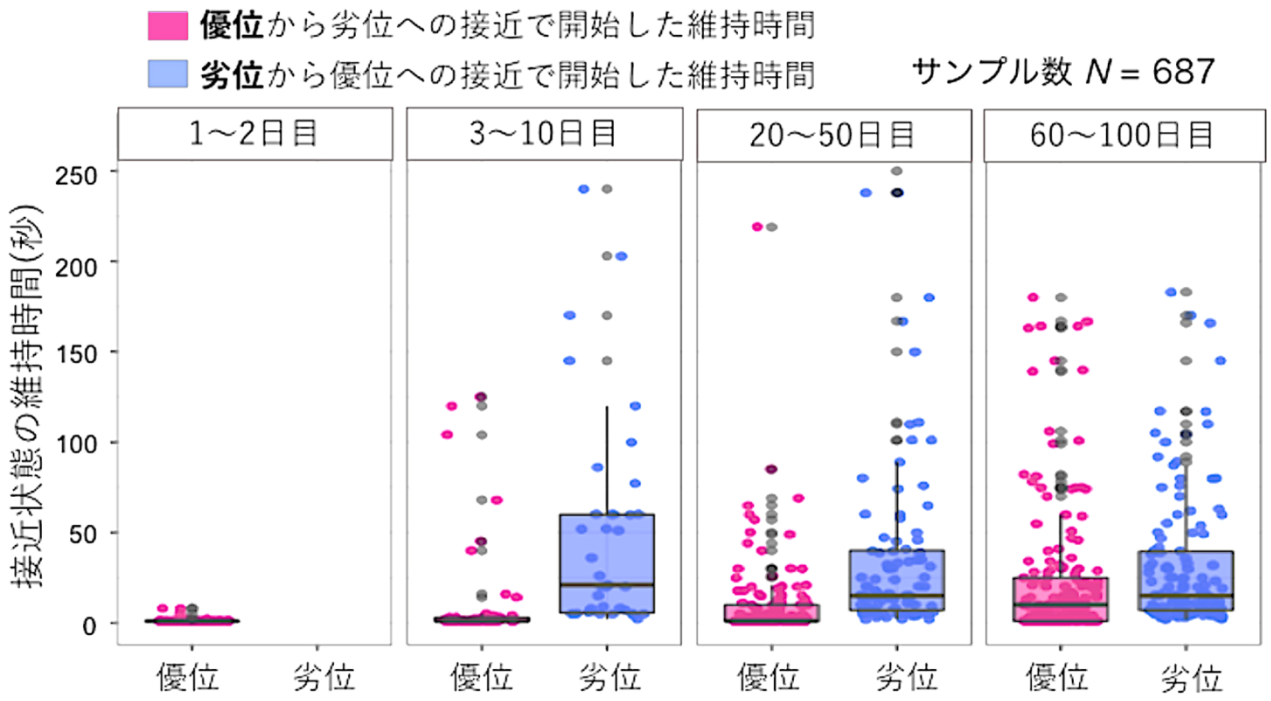

図2. 群れのオス-オス組み合わせにおける接近状態の維持時間の推移．導入後からの経過日数，接近開始個体の優劣ごとにデータをまとめて示した．各点は各接近イベントを示し，縦軸はその接近状態の維持時間（秒）を示す．箱，箱内の黒線，ひげ部分はそれぞれ，四分位範囲，各群の中央値，95%分位範囲を示す．

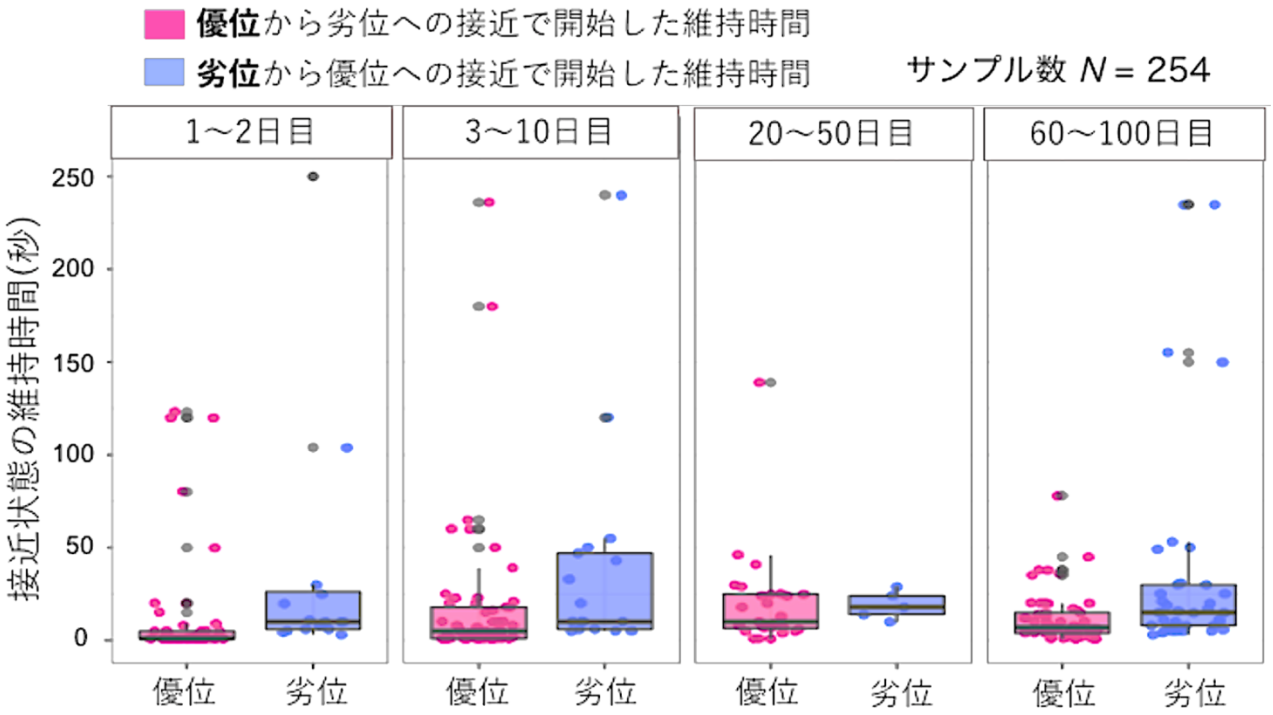

図3. 群れのオス-メス組み合わせにおける接近状態の維持時間の推移．導入後からの経過日数，接近開始個体の優劣ごとにデータをまとめて示した．各点は各接近イベントを示し，縦軸はその接近状態の維持時間（秒）を示す．箱，箱内の黒線，ひげ部分はそれぞれ，四分位範囲，各群の中央値，95%分位範囲を示す．

表1. 接近状態の維持時間についてのモデル分析の結果.

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
接近状態の維持時間	切片	0.619	0.571		
	性別組み合わせ[a]（オス-オス組み合わせ）1	-2.170	0.293	11.567	<.001
	接近開始個体の優劣[b]（劣位個体）1	1.864	0.309	143.910	<.001
	経過日数	0.340	0.176	5.712	<.05
	性別組み合わせ[a] × 経過日数	0.548	0.093	76.485	<.001
	接近開始個体の優劣[b] × 経過日数	-0.274	0.094	163.570	<.001

AIC_{best} = 7156.9 (AIC_{null} = 7369.5)

a オス-メス組み合わせを0に設定した。b 接近開始個体が優位個体の場合を0に設定した。

表2. オス-オス組み合わせにおける接近状態の維持時間についてのモデル分析の結果.

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
接近状態の維持時間	切片	1.187	0.408		
	経過日数	0.453	0.124	12.041	<.001
AIC_{best} = 5229.9 (AIC_{null} = 5239.9)					

表3. 優位個体から開始された接近状態の維持時間についてのモデル分析の結果.

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
接近状態の維持時間	切片	1.259	0.418		
	経過日数	0.287	0.129	4.794	<.05
AIC_{best} = 4074.0 (AIC_{null} = 4076.8)					

2-5 考察

研究1では，集団飼育下における若鳥群れの導入後4か月間を対象に，オス間の接近状態の維持時間の変化を，接近開始個体の優劣に着目し，縦断的に比較した．長期的な変化のオス間特異性を調べるために，オス-メス間についても同様の検討を行った．オス間における接近維持時間の長期的変化には，開始個体の優劣による非対称性がみられた．優位個体から開始される接近は群れ導入直後から生じるが，その維持時間は短く，導入後の経過日数とともに増加した．対照的に，劣位個体から開始される接近は導入1〜2日目には全く生じることなく，3〜10日目に長時間の接近維持が急に生起し，経過日数とともに減少した．60〜100日目では，優位および劣位から開始される接近維持時間に差がなかった．これらの結果は，群れ導入初期には優位個体から劣位個体への接近は維持されにくいが，2〜4か月を経て，双方から接近しそれが長時間維持されるようになることを反映している．

オス間とオス-メス間で比較すると，接近の生起頻度は3〜10日目以降はオス間の方が高く，接近1回あたりの持続時間はオス-メス間の方が長いという性差がみられた（図2, 図3）．これは，先行研究（Izawa & Watanabe, 2010）の結果と一致するとともに，オス間には，オス-メス間に比べ，接近の生起とその維持を妨げる要因が強く作用しているという予想とも一致する．そのような要因として，オス間に内在する競合・反発的な作用，あるいはその行動形質としての高い攻撃性と明瞭な優劣関係をあげることができる．ハシ

ブトガラスの先行研究において，攻撃交渉はオス-メス間よりもオス間で高頻度に生起することが報告されている（Izawa & Watanabe, 2008b; 伊澤, 2010）．カラス属の他種においても，オス間の高い攻撃交渉頻度や，それを反映した厳格な優劣関係が報告されている(Wechsler, 1988; Marzluff & Heinrich, 1991; Heinrich, 1994)．同様に，霊長類においても，アヌビスヒヒやニホンザルでは，オス-オス間で攻撃交渉が多く，明瞭かつ安定した優劣関係が形成されることが知られている（Packer, 1979; Cowlishaw & Dunbar, 1991)．本研究１において，1～２日目および3～10日目のオス間で，優位個体からの接近がごく短時間しか維持されなかったのは，優位個体の接近に対して劣位個体が逃避するという，当該オス間の反発的作用が強く表れていたものと考えられる．実際に映像データにおいてもそのようなケースが確認されたが，本研究の解析では，接近時，優位個体が攻撃行動を伴っていたのか，劣位個体はそれに対して服従行動を含めてどのような反応を示したのかという，接近に随伴していた他の行動については勘案していない．オス間において接近時間が次第に長くなる過程において，優位個体の攻撃や劣位個体の服従行動が減少していくことが予想されるため，今後検証が必要である．

オス間おける優位個体からの接近維持時間は，導入初期にはごく短時間であったものが，次第に長時間に変化した（図2）．劣位個体から開始される接近は，１～2日目には皆無だったが，3～10日目の期間において生起し，かつ長時間維持され，その後の期間においては顕著な増加はみられなかった．これらのことは，オス間における接近維持時間の増加をもたらす要因として，初期には劣位個体から開始される接近，その後は，優位個体から開始される接近がどの程度長い時間維持されるようになるかという２つの要因があると考えられる．オス個体同士は反発的作用をもつことを踏まえると，接近維持時間の増加を説明する上で重要なのは，受け手である劣位個体の逃避が生じやすい優位個体から開始される接近である．優位個体から開始される劣位個体への接近は，現時点で行動の詳細は記述していないものの，ビデオデータで確認した範囲では，しばしば攻撃行動も伴っていることがあった．あるオス2個体間において接近が長時間維持されるようになるには，優位個体から劣位個体への攻撃が減弱あるいは消失していくことが予想される．先行研究における集団飼育下のハシブトガラスにおいて，オス間の攻撃交渉は，群れ導入後の初期では高頻度で生じるが，２～4カ月後には減少し，社会的羽繕いなどの親和行動に置き換わっていくことが確認されており（宮澤ら, 2016），本研究１においても，この予想が支持される可能性は高いと考えられる．ハシブトガラスにおいて，優位個体が逃避する劣位個

体を追いかけて持続的に攻撃を行うことは少ないため，本研究 1 でみられた長い接近維持では，攻撃交渉よりは社会的羽繕いなどの親和行動が生じていた可能性が高い．今後は，この予想を検討するための行動データ解析が求められる．

本研究の発見の意義は，群れ導入直後からのオス間における接近維持時間の変化を縦断的に比較検討することによって，親和関係が成立していく過程を描出したことである．特に，導入初期において，接近の維持時間には開始個体の優劣による非対称性がみられ，優位個体からの接近が長時間維持されるようになることが，親和関係の成立過程で生起していることを示唆した研究は，鳥類だけでなく哺乳類においても過去になく，本研究1による新たな発見である．

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

3-1　目的：オス間親和関係の形成は三者間交渉によって促進されるか？

研究 2 の目的は, オス間親和関係形成が優劣順位を持つ 3 個体による交渉によって促進されるかを検証することである．霊長類の群れにおける闘争場面では，連合・同盟と呼ばれる複数の同性個体の連携が知られている（Packer, 1977; Harcourt & de Waal, 1992）．これらの個体間関係性に共通するのは，3 個体以上のオスが恒常的に同じ空間を利用するという点に加え, 構成個体間に優劣順位が形成されるという点である. これら 2 つの条件が, 3 個体以上の交渉に親和と排除の構造をもたらし，その生態学的な背景となっていることが推察される.

オス間の連合・同盟や親和関係に関する過去の知見から，オス間の親和関係は，3 個体以上が恒常的に同じ空間を利用するという条件に加え，構成個体間に優劣順位が形成されるという条件によって促進されると推察できる．我々は本研究以前に，ハシブトガラスのオス 3 個体が同時に交渉する実験課題を設け，個体間の距離を行動指標とし，3 個体間の距離調節に互いの優劣関係が与える影響を検討した（瀬口・伊澤，2021）．その結果，上位個体が同居することで，中位と下位の 2 個体間の距離が，当該 2 個体のみの条件から予想される距離に比べ，有意に短縮した．つまり，上位の同居が，他の 2 個体を接近させる要因となっていることを示唆している．瀬口・伊澤(2021)における 1 位オスを介した中位と下位オスの接近は，親和関係あるいはその基盤要素としての接近が，必ずしも当該 2 個体の交渉のみによって形成されていくものとは限らず，短期的な現象としては，第三者個体を介した交渉によって生じることを例示している．このような 3 個体交渉がもたらす 2 個体間の短期的な接近は，これが長期に繰り返されることで接近状態が安定的に維持され，親和関係に発展していくという仮説を立てることができる．しかし，これまでこの仮説を支持する根拠はなく，実験的な検討が必要であった.

本仮説を検討する具体的な行動実験としては，上位オスとの 3 個体交渉を繰り返し，中位・下位の短期的な接近を繰り返し生起させることで，中位・下位間のみで接近状態が安定的に維持され，社会的羽繕い交渉が生じるようになるかを調べることである.

そこで研究 2 では，　実験以前に親和関係のなかったオス 3 個体を同居させ，3 個体同居を経験する前と後に，各 2 個体×3 組を，それぞれ 3 日間ずつ同居させた．その上で，3 個体同居経験前と経験後の接近状態の維持時間，および社会的羽繕い交渉を計測，比較し，中位と下位個体間に親和関係が形成されるかを検証した.

3-2　方法

3-2-1 被験体および飼育環境

ハシブトガラスのオス11個体を使用した．本実験時の年齢は3歳齢～5歳齢，体重は650～810gであった．いずれの個体も，慶應義塾大学文学部心理学専攻動物実験棟の飼育室内で，個別ケージ（幅57cm×奥行き93cm×高さ63cm）にて飼育された．ケージ内では餌と水は常時提供されていた．飼育室の温度は21±2度に維持され，明暗は8:00点灯，20:00消灯の12時間サイクルで制御されていた．本研究2における実験手続きは，慶應義塾大学動物実験委員会による承認を得て実施された（第20036号）．その他の点は，研究１と同じであった．

3-2-2 実験手続き

３個体同居によって，中位と下位に親和関係が形成されるかを調べるために，オス３個体を約２週間同居させ，行動計測を行った．

実験は，屋内大型実験ケージ（幅200cm×奥行き200cm×高さ200cm; 図4，以下実験ケージと記す）にて，2019年12月～2021年4月に実施した．実験ケージ内の高さ80 cmの位置に，止まり木が30cm間隔で3本設置されており，被験体がこの上を自由に移動することができた（図4）．ケージ内では餌，水，および水浴び用の桶が常時提供されていた．実験ケージ内での被験体の行動を記録するために，ケージ天井部にビデオカメラ(EX-ZR4100, CASIO)1台が設置されていた．

オス３個体からなるグループを４グループ設けた．いずれのグループにおいても，３個体間には本実験以前に優劣順位（上位，中位，下位と記す）が形成されていたが，親和関係は形成されていなかった．本実験は３つの期間で構成され，実験開始から順に「事前２個体同居」,「３個体同居」，および「事後２個体同居」であった（図5）．事前２個体同居では，各グループの２個体組み合わせ計３組に対し，実験ケージ内でそれぞれ終日３日間，同居飼育された．上位，中位，下位のいずれの組み合わせの順に同居を行うかはランダムに決定した．事前２個体同居の終了翌日から，３個体同居が実施された．３個体同居の期間は15日間とし，３個体が実験ケージで終日同居飼育された．３個体同居の終了翌日から，事後２個体同居を行った．事後２個体同居は，事前２個体同居と同じ手続きで３日間行った（図5）．事前および事後２個体同居中，グループ内の残りの１個体は，個別

ケージにて飼育された．なお，本実験は各被験体を実験ケージに馴化させた上で実施した．

各期間中における実験ケージ内の個体間の社会交渉を，ケージ天井部に設置されたビデオカメラを用いて，毎日，記録を行った．ビデオ記録はいずれの期間中も 35 分間を単位（以下 1 試行とする）として行った．事前および事後 2 個体同居期間では各日 3 または 4 試行，3 個体同居期間では各日最大 5 試行のビデオ記録を実施した．ビデオ記録は午前 9 時から午後 5 時の間に実施した．ビデオ記録試行中，実験ケージ内の餌，水，および水浴び用の桶は撤去され，試行終了後にケージ内に戻された．

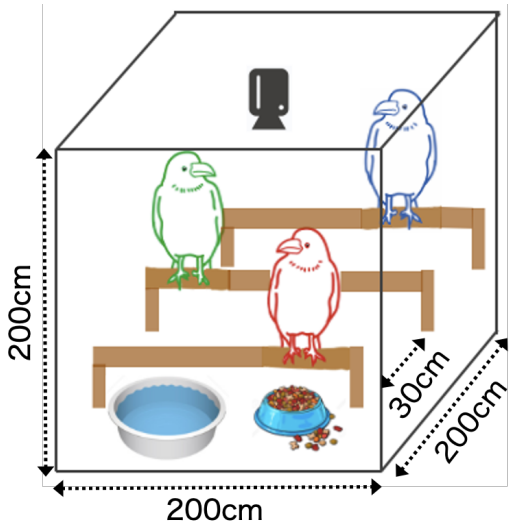

図 4. 実験ケージの模式図.

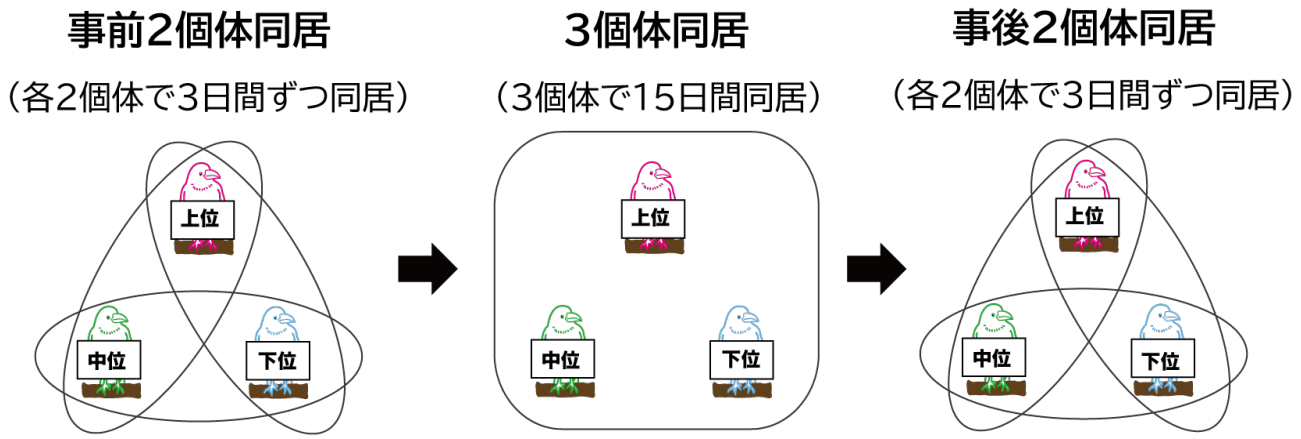

図 5.　3 個体同居，およびその前後の各 2 個体同居のスケジュール．3 個体間（上位，中位，下位）の順位は実験前に確認されていた．

3-3 解析

各試行 35 分間のビデオ録画データのうち，実験者がケージ内に入った影響が残存する可能性のある開始直後の 5 分間は除外し，残りの 30 分間を解析対象とした．各試行のビデオ録画データから，下記に詳述する 2 種の親和的行動を抽出，計測し，解析に用いた．

接近の定義

ビデオ録画データを用いて，研究 1 と同じ定義に従って，各 2 個体間に接近状態が生じた場合，その維持時間を 1 秒単位で計測した．研究 1 では接近の開始個体と受け手個体の優劣を区別して解析を行ったが，本研究 2 ではそれらの区別を行わず，各組み合わせ内で生じた接近維持時間のみを解析対象とした．

社会的羽繕い行動の定義

録画データから，各組み合せ個体間において生起した社会的羽繕いの回数を記録した．社会的羽繕いの定義は Miyazawa et al.（2020）および高橋ら(2021)に従い，開始個体の嘴が相手の羽毛に触れる行動とした．開始個体の嘴が相手の羽毛から離れるまでの時間も計測し，開始個体の嘴が相手の羽毛から離れて 2 秒以内に再び同じ個体から相手への羽繕いが始まった場合は，一連の行動イベントとして 1 バウトと数えた．2 秒以上の間隔が空いた羽繕いは，独立の行動イベントとして扱った．2 秒以内に開始された羽繕いであっても，開始個体が異なった場合は独立の行動イベントとして扱った．1 試行 30 分あたりの羽繕いの回数（バウト／30 分）を算出した．なお，本研究 2 においては，羽繕いの開始個体と受け手個体および優劣は区別せず，同一組み合わせにおいて開始個体の異なった羽繕いであっても同じ 1 バウトとして数えた．

親和関係の定義

事後 2 個体同居の録画データをもとに，グループ内の各2個体間に親和関係が形成されるかを調べた．グループ内で生起した社会的羽繕い行動を抽出し，各組において各日の社会的羽繕いの回数の合計が20回を上回った場合に，その 2 個体を親和関係にあると定義した．

統計解析

事前および事後 2 個体同居の各 3 日間において算出された接近状態の維持時間，および羽繕い回数データを用い，これらの行動指標が 3 個体同居の前後で変化するかを一般化線形混合モデルによって調べた．具体的には，各行動指標を応答変数とし，3 個体同居の前後（事前 2 個体同居，事後 2 個体同居），2 個体同居開始からの経過日数（1 日目，2 日目，3 日目），およびこれらの交互作用を説明変数とし，個体間の組み合わせを変量効果とした．応答変数の誤差分布にはポアソン分布，リンク関数には対数関数を用いた．最適モデルの選択と有意性評価の方法は研究 1 と同じであった．

3-4 結果

全 6 グループにおいて，3 個体同居を経ることで，グループ内の 1 組が接近状態を長時間維持し（図 6，7），かつ高頻度に羽繕い交渉（図 8，9）を行うようになった．このようなグループ内の特定の 2 個体間に生じた親和交渉の増加は，上位と中位（3 グループ），あるいは中位と下位（1 グループ）の組み合わせのみで生じ，上位と下位の組み合わせでは生じなかった．親和交渉の増加が 2 パターンの順位組み合わせでのみ生起した結果を踏まえ，モデル分析は，上位と中位で親和交渉が増加した 3 グループと，中位と下位で親和交渉が増加した 1 グループとを分けて行った．

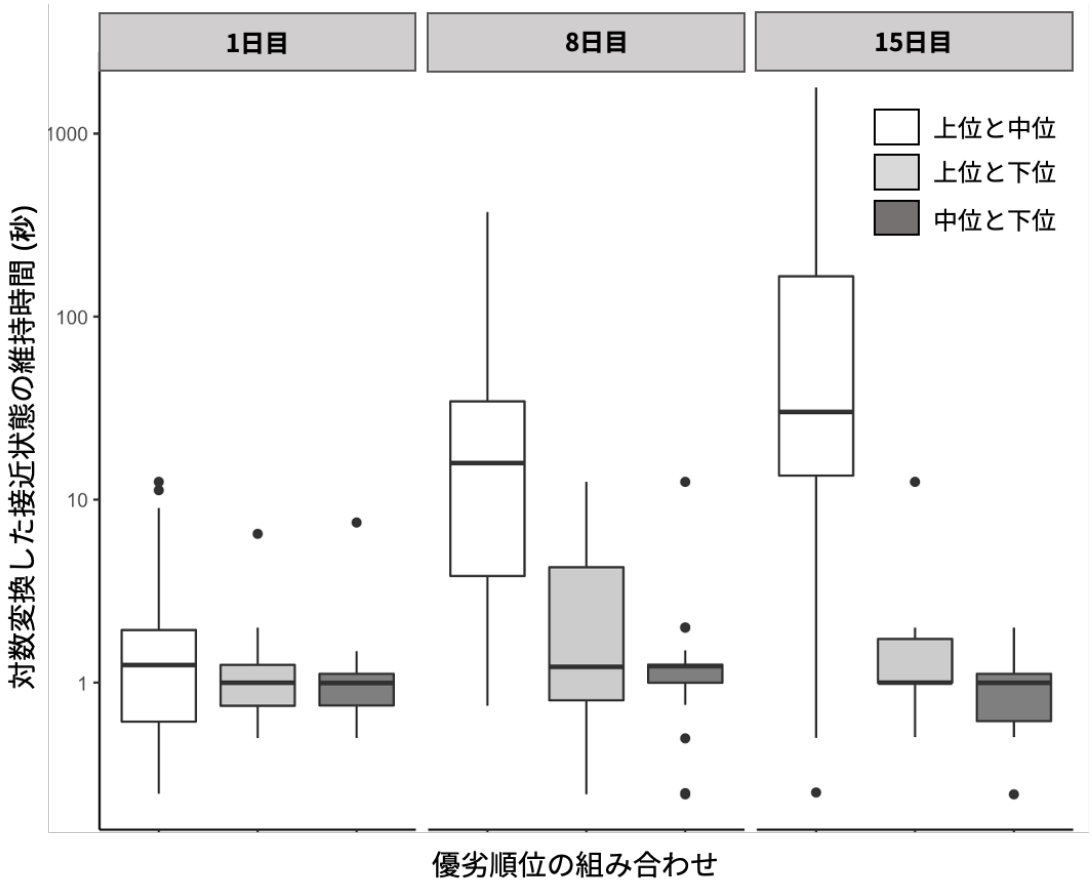

図 6. 3 個体同居期間における接近状態の維持時間の経時変化．親和交渉の増加が上位と中位の組み合わせのみにおいて生じた 3 グループを集計し，期間中の 1 日目，8 日目，および 15 日目を抜粋して示した．箱ひげの色はグループ内の優劣順位にもとづく組み合わせを表す．縦軸は対数変換した接近状態の維持時間（秒）を示す．箱の上下短辺，箱内の黒線，ひげは，それぞれ四分位，中央値，95%分位を示す．

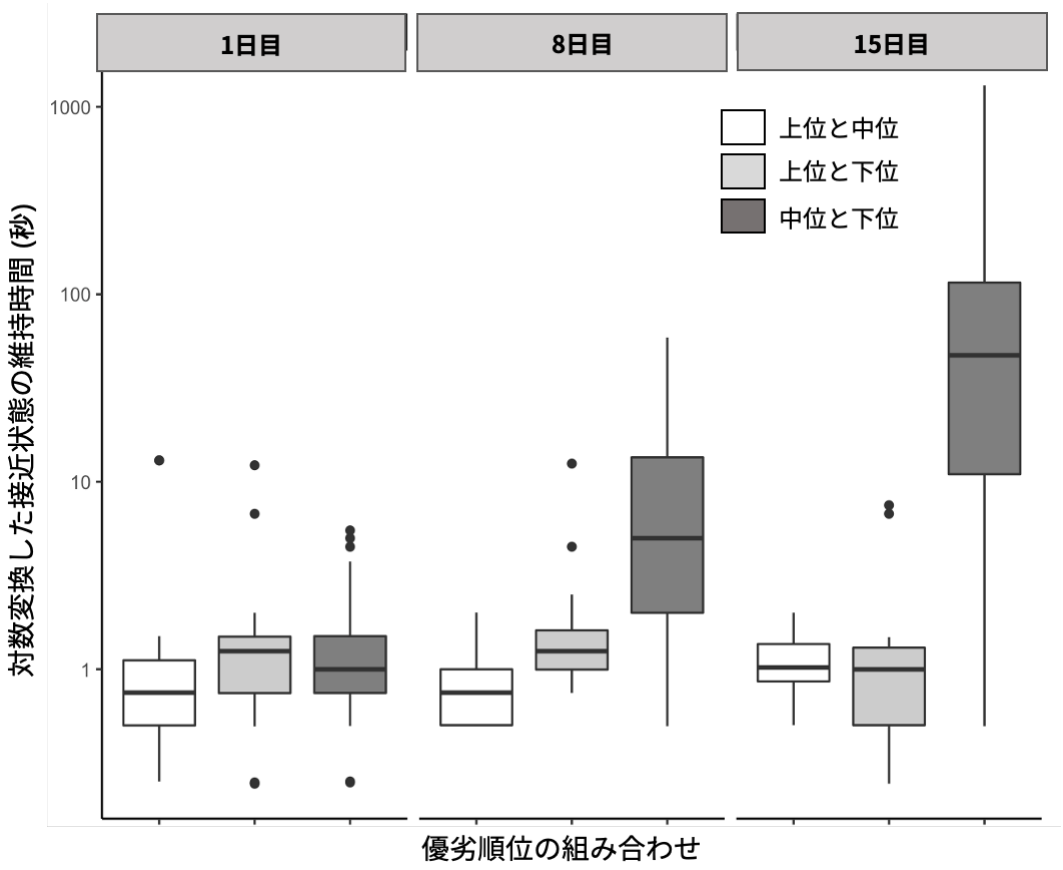

図 7.　3 個体同居期間における接近状態の維持時間の経時変化．親和交渉の増加が中位と下位の組み合わせのみにおいて生じた 1 グループを集計し，期間中の 1 日目，8 日目，および 15 日目を抜粋して示した．箱ひげの色はグループ内の優劣順位にもとづく組み合わせを表す．縦軸は対数変換した接近状態の維持時間（秒）を示す．箱の上下短辺，箱内の黒線，ひげは，それぞれ四分位，中央値，95%分位を示す．

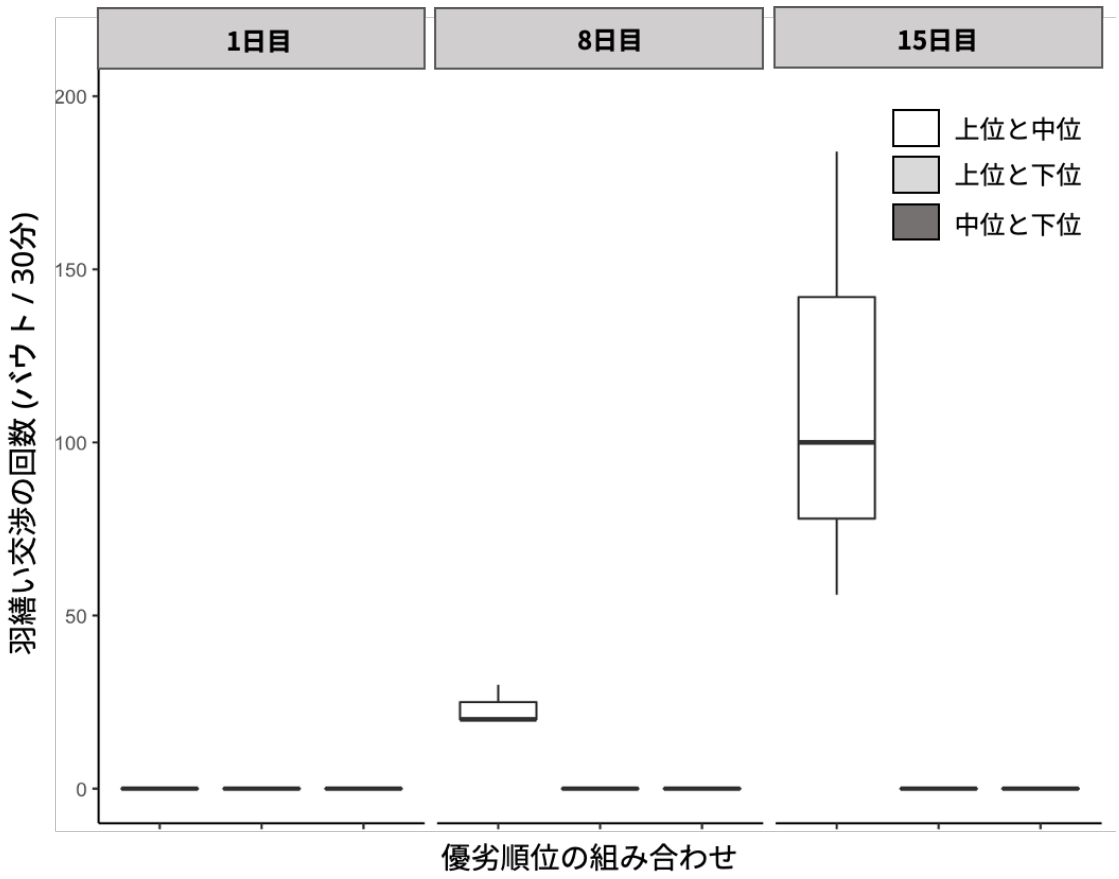

図 8.　3 個体同居期間における社会的羽繕いの経時変化．親和交渉の増加が上位と中位の組み合わせのみにおいて生じた 3 グループを集計し，期間中の 1 日目，8 日目，および 15 日目を抜粋して示した. 箱ひげの色はグループ内の優劣順位にもとづく組み合わせを表す. 縦軸は社会的羽繕いの回数（バウト／30 分）を示す. 箱の上下短辺，箱内の黒線，ひげは，それぞれ四分位，中央値，95%分位を示す.

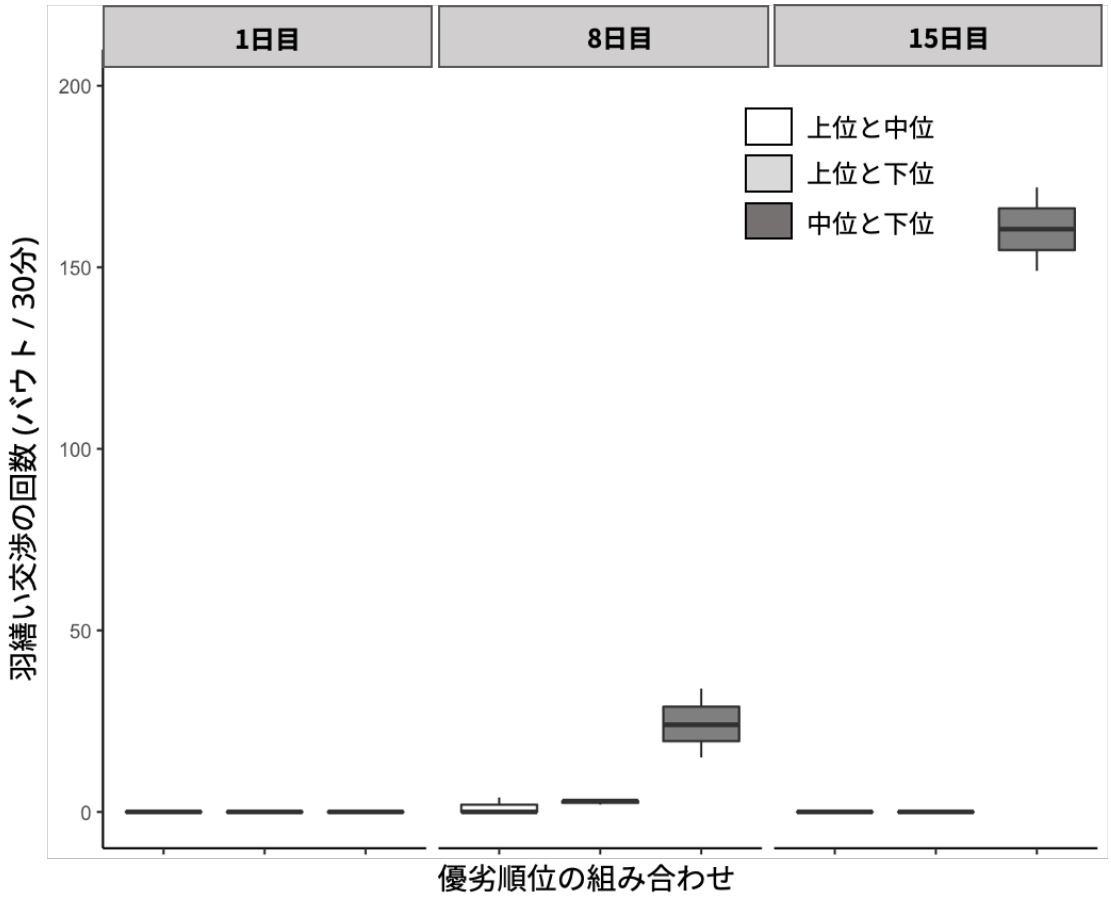

図 9. 3 個体同居期間における社会的羽繕い回数の経時変化．親和交渉の増加が中位と下位の組み合わせのみにおいて生じた 1 グループを集計し，期間中の 1 日目，8 日目，および 15 日目を抜粋して示した．箱ひげの色はグループ内の優劣順位にもとづく組み合わせを表す．縦軸は社会的羽繕いの回数（バウト／30 分）を示す．箱の上下短辺，箱内の黒線，ひげは，それぞれ四分位，中央値，95%分位を示す．

上位と中位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループ

上位と中位の組み合わせにおける接近状態の維持時間は，事前 2 個体同居に比べ，事後 2 個体同居において長かった（図10）．モデル分析の結果，最適モデルとして 3 個体同居の前後のみを含むモデルが選択された（表4）．尤度比検定の結果，3 個体同居の前後（$\chi^2 = 170.870, p < .001$; 表 4 ）に有意性がみられ，その係数は負値であった．このモデルでは事後が 0 に設定されていることから，負の係数は，事後の接近状態の維持時間が事前に比べて長くなったことを示唆する．上位と下位，中位と下位の個体間に対するモデル分析の結果，最適モデルとして定数項のみを含むモデルが選択されたことから，いずれの組み合わせにおいても接近状態の維持時間は変化しなかったことが示唆された．

上位と中位の組み合わせにおける社会的羽繕いの回数は，事前 2 個体同居に比べ，事後 2 個体同居において多かった（図11）．モデル分析の結果，最適モデルとして 3 個体同居の前後のみを含むモデルが選択された（表5）．尤度比検定の結果，3 個体同居の前後（$\chi^2 = 1285.100, p < .001$; 表1）に有意性がみられ，その係数は負値であった．このモデルでは事後が 0 に設定されていることから，負の係数は，事後の社会的羽繕いの回数が事前に比べて増えたことを示唆する．上位と下位，中位と下位の個体間に対するモデル分析の結果，最適モデルとして定数項のみを含むモデルが選択されたことから，いずれの組み合わせにおいても社会的羽繕いの回数は変化しなかったことが示唆された．

以上の結果は，本解析で対象とした 3 グループにおいては，上位と中位の個体間において接近状態の維持時間および社会的羽繕いの回数が増加し，グループ内の他の組み合わせにおいては，これら親和交渉が全期間を通して低頻度でしか生じず，変化しなかったことを示唆する．

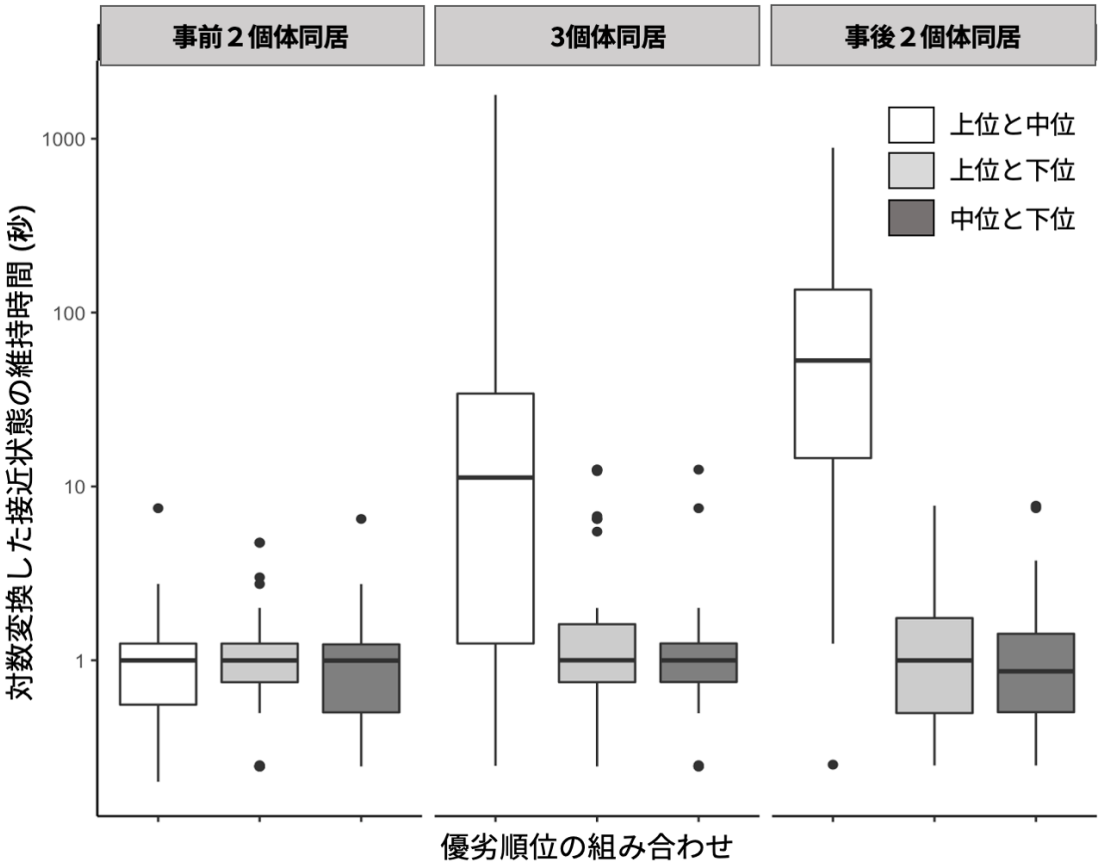

図 10.　上位と中位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループにおける 3 個体同居前後の接近状態の維持時間．3 個体同居中のグラフは，1 日目，8 日目，15 日目のデータをあわせて図示した．

表 4.　上位と中位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループにおける接近状態の維持時間についてのモデル分析の結果．

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
接近状態の維持時間	切片	4.819	0.166		
	3個体同居の前後[a]（事前）1	-4.761	0.223	170.870	<.001
AIC_{best} = 896.0 (AIC_{null} = 1064.8)					
a 事後２個体同居を0に設定した。					

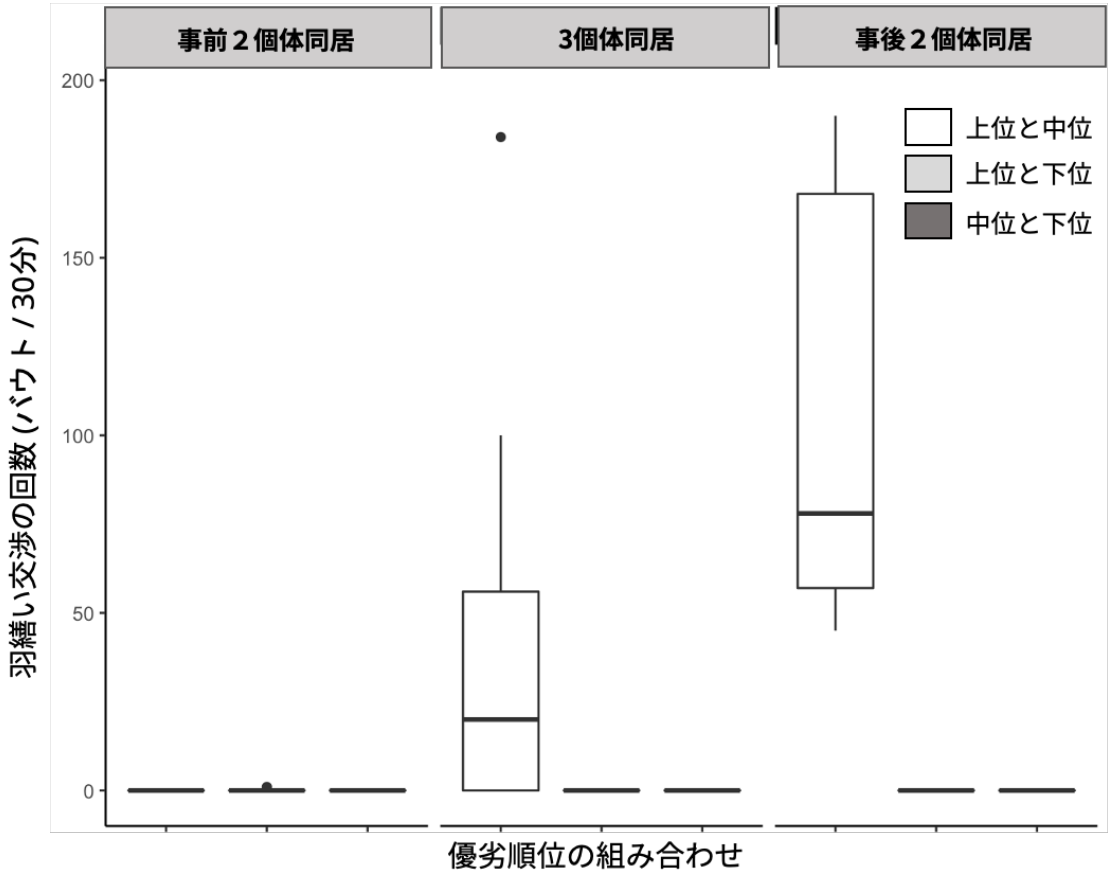

図11.　上位と中位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループにおける３個体同居前後の社会的羽繕い回数．３個体同居中のグラフは，１日目，８日目，15日目のデータをあわせて図示した．

表 5．上位と中位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループにおける社会的羽繕い回数についてのモデル分析の結果．

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
羽繕いの回数	切片	-21.300	14794.140		
	３個体同居の前後[a]（事前）１	26.330	14794.140	1285.100	<.001
AIC_{best} = 85.9 (AIC_{null} = 1369.0)					

a 事後２個体同居を0に設定した．

中位と下位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループ

中位と下位の組み合わせにおける接近状態の維持時間は，事前２個体同居に比べ，事後２個体同居において長かった（図12）．モデル分析の結果，最適モデルとして，3個体

同居の前後のみを含むモデルが選択された（表6）．尤度比検定の結果，3個体同居の前後（$\chi^2 = 74.695, p < .001$; 表1）に有意性がみられ，その係数は負値であった．このモデルでは事後が 0 に設定されていることから，負の係数は，事後の接近状態の維持時間が事前に比べて長くなったことを示唆する．上位と中位，上位と下位の個体間に対するモデル分析の結果，最適モデルとして定数項のみを含むモデルが選択されたことから，いずれの組み合わせにおいても接近状態の維持時間は変化しなかったことが示唆された．

中位と下位の組み合わせにおける社会的羽繕いの回数は，事前 2 個体同居に比べ，事後 2 個体同居において多かった（図13）．モデル分析の結果，最適モデルとして，3個体同居の前後のみを含むモデルが選択された（表7）．尤度比検定の結果，3個体同居の前後（$\chi^2 = 636.310, p < .001$; 表7）に有意性がみられ，その係数は負値であった．このモデルでは経験後が 0 に設定されていることから，負の係数は，事後の社会的羽繕いの回数が事前に比べて長くなったことを示唆する．上位と中位，上位と下位の個体間に対するモデル分析の結果，最適モデルとして定数項のみを含むモデルが選択されたことから，いずれの組み合わせにおいても接近状態の維持時間は変化しなかったことが示唆された．

以上の結果は，本解析で対象とした 1 グループにおいては，中位と下位の個体間において接近状態の維持時間および社会的羽繕いの回数が増加し，グループ内の他の組み合わせにおいては，これら親和交渉が全期間を通して低頻度でしか生じず，変化しなかったことを示唆する．

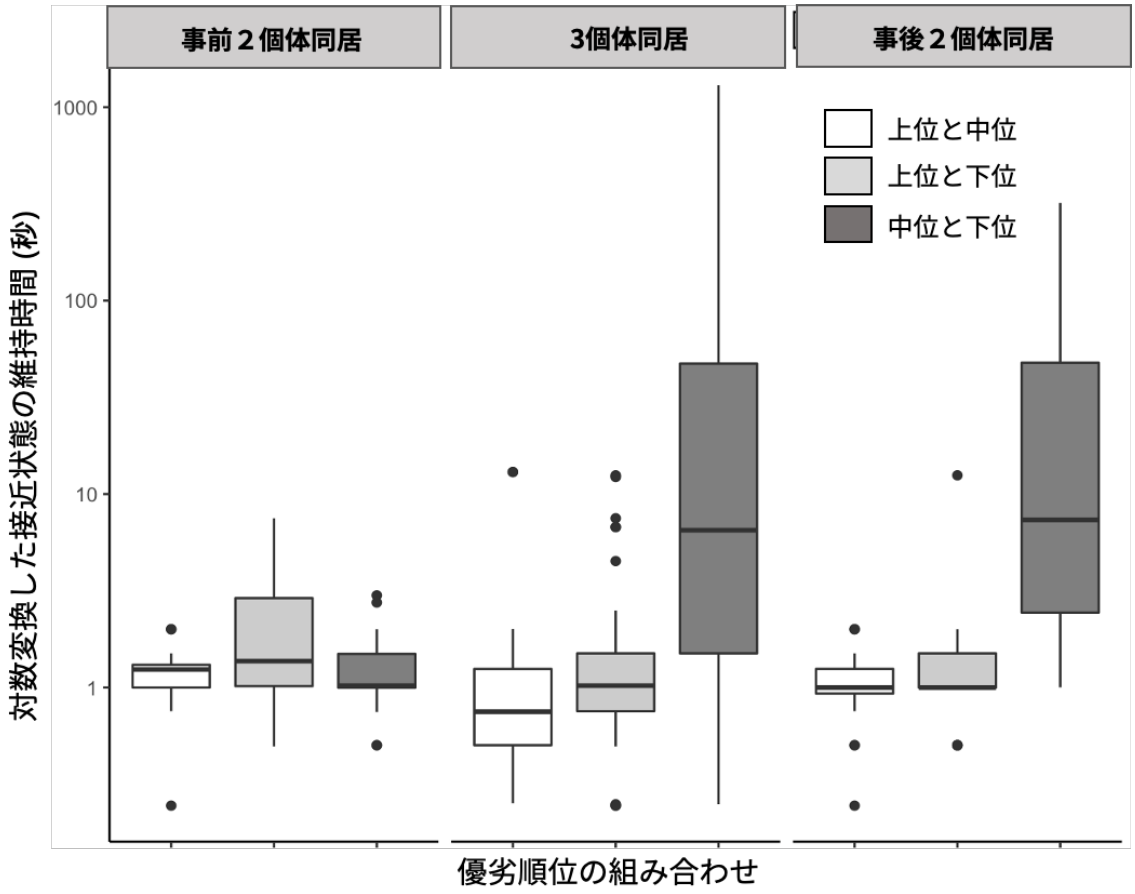

図 12. 中位と下位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループにおける 3 個体同居前後の接近状態の維持時間. 3 個体同居中のグラフは，1 日目，8 日目，15 日目のデータをあわせて図示した.

表 6. 中位と下位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループにおける接近状態の維持時間についてのモデル分析の結果.

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
接近状態の維持時間	切片	2.723	0.584		
	3個体同居の前後[a]（事前）1	-3.088	0.293	74.695	<.001
AIC_{best} = 623.9 (AIC_{null} = 696.6)					
a 事後２個体同居を0に設定した。					

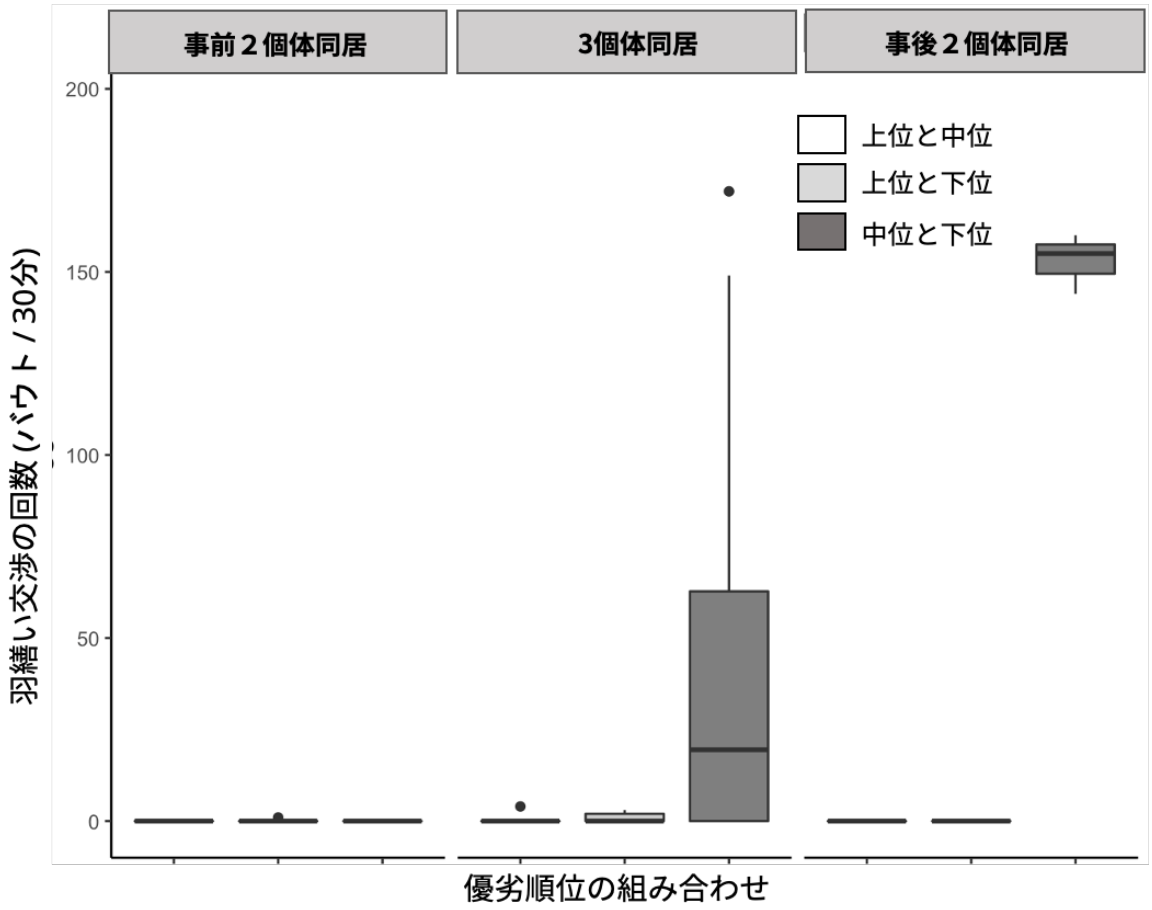

図 13. 中位と下位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループにおける 3 個体同居前後の社会的羽繕いの回数．3 個体同居中のグラフは，1 日目，8 日目，15 日目のデータをあわせて図示した．

表 7. 中位と下位の組み合わせのみで親和交渉が増加したグループにおける社会的羽繕いの回数についてのモデル分析の結果．

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
羽繕いの回数	切片	-20.420	1448.150		
	3個体同居の前後[a]（事前）1	24.920	1448.150	636.310	<.001
AIC_{best} = 25.5 (AIC_{null} = 659.8)					

a 事後２個体同居を0に設定した．

3-5 考察

研究２では，オスの３個体交渉によって中位と下位の２個体間に生じる接近が，３個体交渉の長期的繰り返しによって，中位と下位の親和関係に発展していくという仮説を，３個体を約２週間同居させる実験を行うことで検証した．その上で，３個体同居の前後に

おける，グループ内の 2 個体間の接近状態の維持時間と社会的羽繕い回数を比較し，中位と下位が親和関係を形成するか検証した．

3 個体同居によって，グループ内の特定の 2 個体組み合わせのみで接近状態の維持時間，および社会的羽繕いの回数が増加した．このような 2 個体の親和交渉の増加は，上位と中位，中位と下位の組み合わせのみで生じ，上位と下位では生じなかった．中位と下位の親和関係が形成されるという仮説は支持された．しかし，予想していなかった上位と中位の組み合わせにおける親和関係の形成も生じた．いずれの組み合わせにも共通することは，中位オスが含まれることであった．中位オスが含まれる要因は明らかではないが，上位と中位の親和関係は，霊長類の群れにおける連合・同盟においても報告のない新たな発見である(Packer, 1977; Harcourt & de Waal, 1992)．

ビデオデータを見る限り，親和関係が形成された組み合わせと形成されなかった組み合わせの行動学的な違いは，2 個体間において逃避が生じやすいか否かという点で特徴づけられる可能性が高い．例えば，上位と中位のみが親和関係を形成したグループでは，上位および中位からの接近に対して下位個体が逃避しやすい傾向があるように見えた．そのような下位オスの逃避行動の生じやすさが，上位と中位の接近をもたらす要因となったのかもしれない．これとは異なる要因が推察されるのは，中位と下位のみが親和関係を形成したグループである．このグループのビデオデータでは，上位オスの攻撃行動が頻繁に生じ，それに対して中位と下位オスが逃避している場面が見られた．このグループでは，上位オスと他のオスとの間には反発的な作用が強くはたらくことで接近が生じず，その逃避の結果として中位と下位の接近が促進された可能性がある．

しかし現時点においてこれらの可能性は推察にすぎない．本研究 2 の現段階では，3 個体同居期間中，各個体が示した行動とその相手に関する情報は記録していない．それゆえ，どのような交渉が生じた個体間において接近状態が維持されやすく，あるいは維持されにくいのかという，親和関係形成の要因を個体の行動レベルから明らかにすることはできていない．それゆえ，中位オスが親和関係に必ず含まれる要因や，上位と下位に親和関係が形成されなかった要因も明らかではない．今後の課題として，個々の接近イベントの生起時，開始個体が攻撃行動を伴っていたのか否か，それに対して受け手個体がどのような反応を示したのかという，より詳細な行動の検証が必要である．

本研究 2 の発見の意義は，オス 3 個体を長期的に同居させることによって，オス間であっても親和関係が形成されることを実証したことである．本研究 2 で確立した 3 個体同居

による親和関係の形成パラダイムは，オス間の親和関係を再現性良く形成させることができる行動実験課題を新たに確立した点で，内分泌信号の測定や薬理操作などへの適用可能性が広がった．後述する研究 3 と研究 4 では，本研究 2 によって形成されたオス間親和関係の内分泌基盤を明らかにすることを目指した．

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

4-1　目的：オス間親和関係の形成に伴い尿中メソトシン濃度が上昇するか？

研究３の目的は，親和関係の形成に伴う末梢メソトシン（MT）濃度の変化を検証することである．本論文における研究２において，オス３個体同居実験によって形成された２個体間の親和関係は，当該２個体間においては親和交渉が生起する特徴をもつ一方で，他個体に対しては接近せず距離を保つ排他性という特徴も併せ持つことが示された．このような行動上の特徴は，オス-メス間に形成されるつがい個体間の特徴と類似している．

キンカチョウのつがいを対象にしたOT拮抗薬投与の実験においては，オス，メスいずれに対するOT拮抗薬投与によっても，つがいの親和関係が阻害された（Klatt & Goodson, 2013; Pedersen & Tomaszycki, 2012）．MT遺伝子のノックダウンは，つがいの親和関係を阻害するが，VT 遺伝子のノックダウンはつがいの親和関係を阻害しないことが報告されている（Kelly & Goodson, 2014）．同じくキンカチョウを対象とした脳内MT受容体の発現量計測およびMT拮抗薬投与を用いた研究によって，MTは同種他個体との群れ形成を促進する機能を担っていることが示唆されており（Goodson et al., 2009b），繁殖以外の文脈においても，MTは個体間の親和関係の形成に寄与する可能性が示唆されている．
社会的毛繕いや羽繕いなどの親和行動は，非攻撃的な身体接触を伴う社会行動である．Okabe et al. (2015）は，ラットへの撫で刺激によって，PVN内側部のFos/OT産生ニューロン数が増加することを見出している．Yu et al. (2022）は，マウスに撫で刺激を加えると，PAGのTac1産生ニューロンがPVNに投射し，OT産生ニューロンを活性化させること，および，このTac1産生ニューロンを刺激すると他個体との親和行動が促進されることを示した．チンパンジーやボノボにおいても，同性個体間の親和交渉に伴って尿中OT代謝物濃度が上昇することが報告されている（Crockford et al., 2013; Moscovice et al., 2019）．

これら先行研究の知見を踏まえ，ハシブトガラスのオス間においても親和関係の形成に伴いMTが上昇している可能性を予測し，親和関係の形成に伴う末梢のMT濃度の変化を検討した．

この検討を行うために，まず研究３aとして，非侵襲的に尿中からMT濃度を計測する技術を新たに立ち上げた．これまで，鳥類を対象とした生物学や畜産学，獣医学をはじめとする生理学的研究において，末梢MT濃度の計測は血液を用いて行われていた．イヌやサルをはじめとする哺乳類の先行研究では，排せつ物（尿）を用いた非侵襲的測定法が確

立されており，採血のために被験体を捕獲・保定する必要もなく，野生や飼育などの非拘束環境下における個体の社会行動と末梢内分泌信号の関係を調べる上で，動物の倫理・福祉および研究の自由度の両面において利点のある計測技術として積極的に用いられている(Nagasawa et al., 2015; Murata et al., 2021)．近年，ワタリガラスを対象とした研究において，唾液を用いた末梢 MT の計測が報告された(Stocker et al., 2021)．しかし，哺乳類の研究によると，唾液中の OT 濃度は，血中の OT 濃度との整合性が低く，末梢 OT の代替指標として適さないことが指摘されている(Quintana et al., 2018; Martins et al., 2020)．それゆえ，非侵襲的な方法であっても，唾液による MT 計測は，鳥類においても慎重になる必要があり，末梢 MT を反映する他の計測系を確立する必要がある．哺乳類で広く用いられている尿を用いた OT 計測系を，鳥類においても確立することができれば，本研究にとどまらず，今後の鳥類研究に新たな技術を提供することができる．

鳥類の排せつ物は糞と尿が混ざっており，哺乳類のように，尿のみを採取するのは容易ではない．そこで，排せつ物を遠心分離し，分離後のサンプルの液体成分のみを採取する方法（Rounsevell, 1970)を用いた．この方法を用いることで，哺乳類で既に確立されている方法と同様に，鳥類でも尿中の MT 濃度を計測できると考えた(Nagasawa et al., 2015; Murata et al., 2021)．排せつ物の遠心分離から採取した尿を用いて，酵素免疫測定法(Enzyme-linked immunosorbent assay; ELISA)による MT 濃度計測を行った．尿から計測される MT 濃度が，血中 MT 濃度と整合することを確認するために，ハシブトガラスに一定濃度の MT を静脈投与することで血中 MT 濃度を上昇させ，それに伴って尿中 MT 濃度が上昇することを確認するための実験を行った．

研究 3 b では，研究 3 a で確立した計測系を用いて，3 個体同居実験を介したオス間の親和関係の形成に伴って末梢 MT が上昇するかを検証した．

4-2　研究 3 a 尿中メソトシン計測法の確立

4-3　研究 3 a 方法

4-3-1 被験体および飼育環境

ハシブトガラスのオス 6 個体を使用した．本実験時の年齢は 3 歳齢～ 5 歳齢，体重は640～790gであった．本研究 3 aにおける実験手続きは，慶應義塾大学動物実験委員会による承認を得て実施された（第20036号)．その他の点は，研究 2 および 3 と同じであった．

4-3-2 実験手続き

被験体に MT あるいは生理食塩水を静脈投与し，投与後，被験体が飼育ケージ内で排せつした糞尿混合物を採取し，尿に含まれる MT 濃度を計測した．MT を投与する条件と生理食塩水を投与する条件の 2 つの条件を設けた．いずれの条件も 1 日の実験で終了し，全 6 個体の被験体に対して 2 条件を実施した．被験体を 3 個体 2 群に分け，2 条件の実施順について 2 群間でカウンターバランスをとった．同一個体に対する 2 条件の実施には 1 週間の間隔を設けた．実験開始は，午前 7 時 30 分前後に，被験体が個別飼育ケージ内で排せつ物を出した時点とした．実験開始時点となる排せつ物を採取した後，直ちに，実験者が手動で 0.3 ml の MT（50 pg/ml 生理食塩水；H-2505, Bachem 社, Torrance, CA）あるいは生理食塩水を，約 3 分間かけて翼静脈に注入した．実験開始時点を投与後 0 分とし，投与後 15 分，30 分，60 分，90 分後の計 5 つの時点で，飼育ケージ内の排せつ物を採取した．これらの時点で排せつ物がない場合を避けるため，各時点の前後 5 分間の範囲を設定し採取を行った．採取予定時点に排せつ物を採取できなかった場合は欠測値とした．糞尿サンプルの採取は, 採取予定の各時点で, 飼育ケージの床にプラスチック板を敷き入れ, 設定時間内に被験体が自然に排せつした糞尿混合物を採取することで行った．

排せつ物は，採取後すみやかに，14000 回転／分で 15 分間以上遠心分離し，尿と糞の成分とに分離した（図 14）．遠心分離後，尿成分である上澄み液を採取し，採取後 60 分以内に-70℃で保存した．

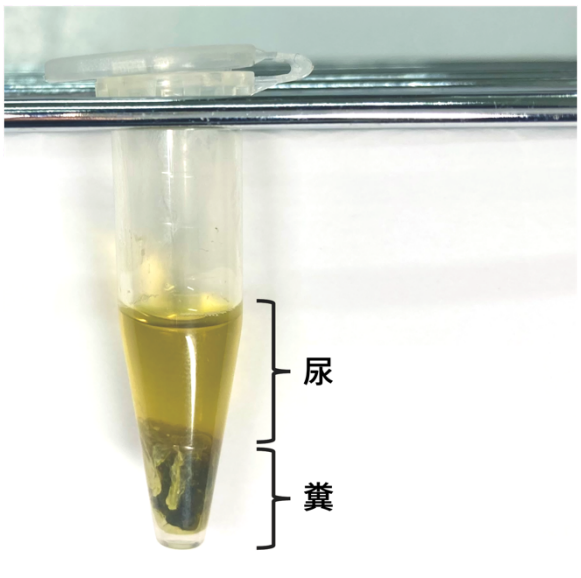

図 14. 遠心分離後のサンプル．糞尿が混ざった排せつ物を遠心分離し，上澄み成分のみを回収することで尿を採取した．

4-3-3 ホルモン計測

尿中の MT 濃度の測定には，酵素免疫測定法（ELISA）を用いた．ELISA とは，タンパク質の濃度計測に広く用いられ，標的物質に特異的に結合する抗体や酵素の生化学反応を利用した方法である．標的物質（ここでは MT/OT）特異的な抗体および酵素の反応系にサンプルを添加すると，当該サンプルに含まれる標的物質の濃度が抗体・酵素結合量として反映される．それゆえ，反応液に一定光量の特定波長を透過させてその吸光量を測定すれば，当該結合量を推定することができ，当該標的物質の濃度が算出されるという方法である．

本研究 3 a では，MT と 100%交差反応することが確認されている OT 計測用の ELISA キット（#500440, Cayman Chemicals 社，MI，USA）を用いた．尿サンプルは，キットの検出範囲（最小値＝23.5 pg/ml，最大値＝750 pg/ml）に収まるように，サンプル希釈率を１～30 倍まで個体ごとに適宜調整した．したがって，各サンプルのＭＴ濃度は，計測値を希釈率で補正することで算出した．キットを用いた計測は，希釈した尿サンプル 10 μl と Assay Buffer 90 μl からなる 100 μl の混合液を各ウェルに添加し，4℃で 18 時間インキュベートし, マイクロプレートリーダー (BIO-RAD 社, CA, USA) を用いて濃度を計測した．１つの尿サンプルは３つのウェルで独立に三重計測（トリプリケート）することで，その平均値を計測値とした．プレート内およびプレート間における計測値のばらつきを表す変動係数（Coefficient of Variation; CV）は，一般的に 10～15%以下であることが推奨されているが，本計測ではそれぞれ 8.9%および 9.6%であり，計測値の比較解析を問題なく行うことができる値であった．

随時尿間の尿量誤差を補正するため, MT 濃度をクレアチニンに対する MT の比率で表し，個体間での MT 濃度の比較を可能にした(Scope et al., 2013; Gasthuys et al., 2019)．各尿サンプルのクレアチニン濃度は，Jaffe 反応法に基づく市販のキット（#500701，Cayman Chemicals 社）を用いて測定した．クレアチニン計測では，全てのサンプルを 5 倍希釈した．マイクロプレートリーダーを用いて，490 nm の波長で吸光度を読み取った．尿中クレアチニン濃度は，0.9～13.34（中央値 6.84）mg/dl の範囲であった．クレアチニンのプレート内およびプレート間の CV は，それぞれ 6.8%と 1.0%であった（デュプリケート，r＝

0.99, $p < 0.001$).

4-4 研究 3 a 解析

MT 投与による尿中の MT 濃度の変化を,「投与条件 (MT, 生理食塩水)」と「時点 (0, 15, 30, 60, 90 分)」の 2 要因を含む対応のあるノンパラメトリック分散分析 (Friedman 検定) を用いて解析した. 採取予定時点に排せつ物がなく欠損値となった部分については, 当該条件・時点における個体間平均値を割り当てることで検定を行った. 有意な交互作用がみられた場合, 各時点における 2 条件間の比較を, Wilcoxon 検定を用いて行った. 欠損値を含む時点の条件間比較は, Mann-Whitney の U 検定を用いた. これらの統計解析は, ソフトウェア R ver. 3.6.0 (R Core Team, 2018)を用い, 有意水準は 0.05 とした.

4-5 研究 3 a 結果

尿中の MT 濃度は, MT 静脈投与後, 15〜30 分で有意に上昇した (図 15). Friedman 検定によって有意な交互作用がみられたため (条件×時点, $\chi^2 = 53.190$, $p < .001$), 時点ごとに条件間比較を行った. その結果, 尿中 MT 濃度は, 投与後 15 分 ($W = 33.000$, $p < .05$) と 30 分 ($W = 33.000$, $p < .05$) の 2 つの時点で, 生理食塩水条件よりも MT 条件の方が有意に高かった. それら以外の時点においては, 尿中 MT 濃度に条件間の有意な差はみられなかった (時点 0, $W = 27.000$, *n.s.*; 60 分後, $U = 6.000$, *n.s.*; 90 分後, $U = -2.000$, *n.s.*). これらの結果は, MT 静脈投与によって尿中 MT 濃度が上昇したことを示す. すなわち, ハシブトガラスにおける尿中 MT 濃度の変化は, 血中 MT 濃度の変化を反映した代替指標となることを示唆する.

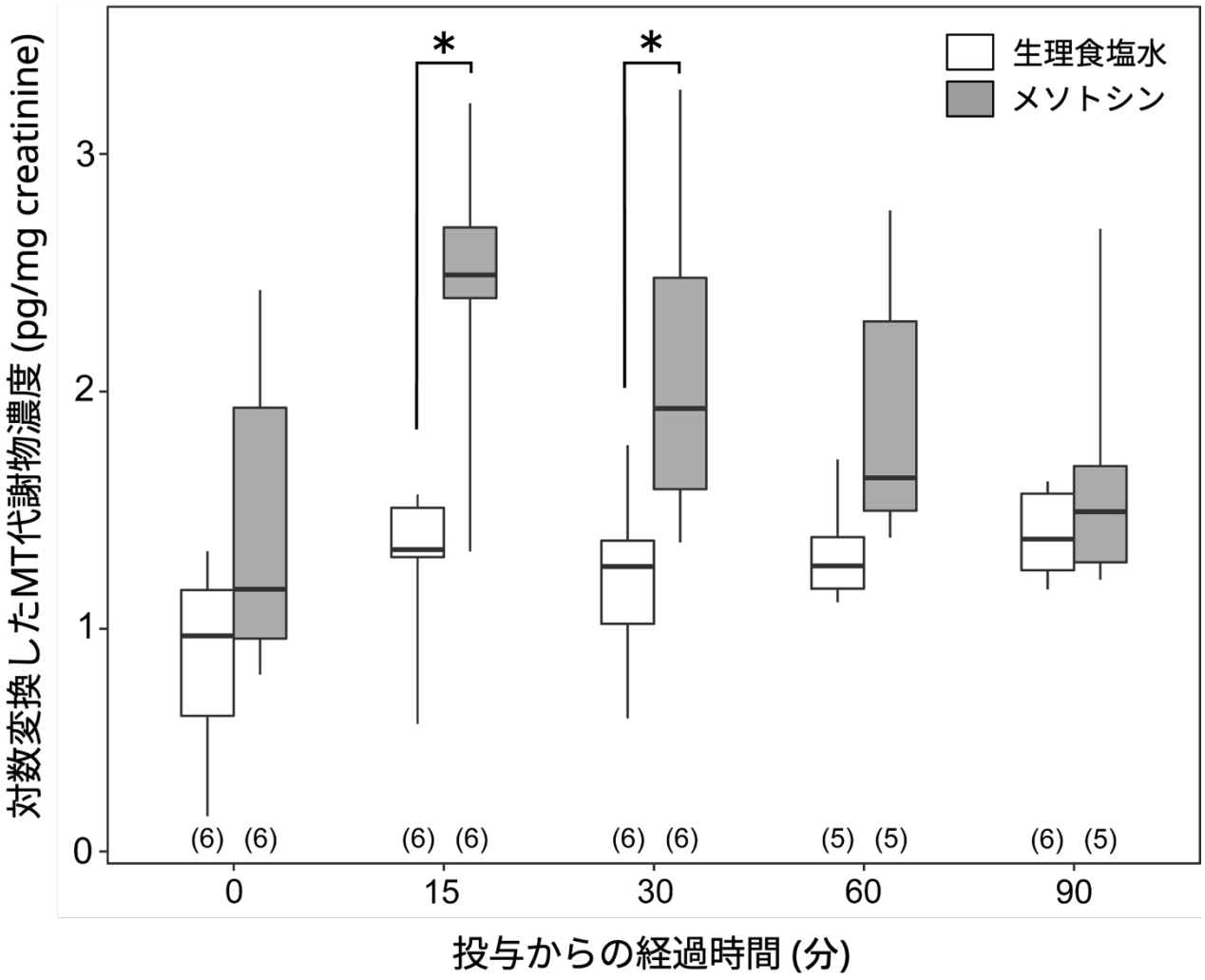

図 15. メソトシン（グレー）および生理食塩水（白）投与後の尿中 MT 濃度の経時変化. アスタリスクは条件間の有意差を示す（p <.05）. 箱の上下短辺，箱内の黒線，ひげは，それぞれ四分位，中央値，95%分位を示す. 括弧内の数字はサンプル数を表す. なお，60 分と 90 分の時点に欠損値があったため全時点のサンプル数は一致していない.

4-6 研究 3 a 考察

本研究 3 a では，ハシブトガラスの尿中 MT 濃度の変化は，血中 MT 濃度の変化を反映しており，末梢（血中）MT 濃度の代替指標となることを示唆した. これによって，市販 OT 計測キットを用いたハシブトガラスの末梢 MT 濃度を評価する計測系を確立した.

尿中 MT 濃度が最も高かったのは, MT を静脈内に投与してから 15〜30 分後であった. この経時変化が意味するのは，外界からの刺激に対するカラスの末梢（血中）MT 分泌の変化は，当該刺激の提示後 15〜30 分における尿中 MT 濃度を計測するのが適しているということである. OT 静脈投与後，尿中 OT 濃度が最大に達するまでの時間は，哺乳類で

は 30〜90 分前後である（ヒト，Amico et al., 1987; コモンマーモセット，*Callithrix jacchus*: Seltzer & Ziegler, 2007; イヌ，Mitsui et al., 2011）．それらに比べ，カラスでは，短時間で血中 MT 濃度が尿中 MT 濃度に反映されている．その理由として，鳥類では動脈圧が高いため，糸球体毛細血管の血圧（糸球体内圧）が哺乳類に比べて高く，血中のタンパク動態が尿に速やかに反映されるのかもしれない（Finlayson & Symons, 1961; Schulte et al., 2015）．ただし，カラスの糸球体濾過量や血漿中の MT 濃度の基礎値についての報告はこれまでなく，本研究 3 a でも検討できていない．従って，血中に投与した MT のうち，どの程度が濾過されたのち再吸収され，尿として排出された割合がどの程度なのかは不明である．今後，血漿中の MT の基礎値を計測し，静脈への MT 投与量と尿中代謝物濃度との関係をより詳細に調べる必要がある．

抗体や酵素など標的物質に選択的に結合する生化学反応を利用したタンパク濃度の計測においては，その結合反応を阻害，干渉するような標的物質以外のタンパク質がサンプル溶液中に含まれることがある．そのような干渉物質が含まれる場合，標的タンパクの正確な濃度は測定できない．その対策として，サンプル溶液から干渉物質を予め除去する精製抽出を経てタンパク計測を行うことが推奨されている（Lefevre et al., 2017）．しかし，本研究 3 a では精製抽出は行っていないため，本研究における尿中 MT 濃度が，血中 MT 濃度と強い相関があるのかについては慎重になる必要がある．それでもなお，従来全く行われていなかった尿サンプルからホルモンを計測し，外因性刺激に対する MT 濃度の変化を検出するには十分に有効な計測系である．さらに本研究 3 a で確立した非侵襲的計測は，実験室に限らず野外研究においても適用可能性が広く，動物を長時間保定する必要がないため個体の行動や内分泌状態への影響を抑えつつ，同一個体から繰り返し採取できるという点で，研究実施上でも倫理・福祉上でも利益をもたらす意義のある計測系であると考える．

4-7　研究 3 b 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

4-8　研究 3 b 方法

4-8-1 被験体および飼育環境

ハシブトガラスのオス10個体を使用した．実験時の年齢は3歳齢〜5歳齢，体重は640〜790gであった．その他の飼育環境は研究4aと同様であった．

4-8-2 実験手続き

本研究３b は研究 2 の 3 個体同居実験と並行して実施し，研究 2 で用いた 6 グループのうち，排せつ物を採取した 4 グループを対象とした．3 個体同居の前後に設けた事前および事後 2 個体同居期間において，毎日 9:00～11:30 の間に，同居している 2 個体の排せつ物を採取した．同居に用いた実験ケージは，構造上，床面で排せつ物を採取するのに適さなかったため，30 分間の採取時間を設け，同居 2 個体を他の屋外ケージ（幅 145cm×奥行き 270cm×高さ 150cm）に移動させて採取を実施した．屋外ケージ内には，十分な数のとまり木が設置されており，2 個体が同時にとまり木を利用できる環境であった．屋外ケージの床面に糞尿を受けるためのプラスチック製板を敷き，そこに落下した排せつ物を採取した．同居による尿中メソトシン濃度への影響を検出し，屋外ケージやその移動に対するストレス等の影響が尿に反映されるのを避けるために，排せつ物の採取は当該 2 個体を屋外ケージに移動させた後 30 分間のみとした．排せつ物は採取後すみやかに-70℃で保存された．ELISA による計測時に解凍を行い，溶解した排せつ物を 14000 回転／分で 15 分間以上遠心分離し，尿と糞とに分離した上で尿成分のみを採取した．

4-8-3 ホルモン計測

研究３a と同様であった．

4-9　研究３b 解析

尿中MT濃度が，3個体同居経験の前後，親和形成の有無，２個体同居開始からの経過日数，親和関係形成した２個体の順位の組み合わせ，組み合わせ内における優劣によって異なるかを，一般化線形混合モデルによって調べた．尿中MT濃度を応答変数とし，3個体同居経験の前後，親和形成の有無，2個体同居開始からの経過日数，親和形成した順位の組み合わせ，組み合わせ内における優劣，およびこれらの２次までの交互作用を説明変数，個体を変量効果とした．応答変数の分布としてガンマ分布を仮定し，リンク関数には対数関数を用いた．最適モデルの選択および有意性の評価は研究1，２，3と同じであった．

4-10　研究３b 結果

尿中MT濃度は，親和組み合わせにおいて，3個体同居の事後に上昇した（図16）．非

親和組み合わせではそのような変化はみられなかった．モデル分析の結果，最適モデルとして，親和形成の有無，3個体同居の前後，およびそれらの交互作用を含むモデルが選択された（表8）．尤度比検定の結果，親和形成の有無（$\chi^2 = 50.334, p < .001$; 表8），3個体同居の前後（$\chi^2 = 126.86, p < .001$; 表8），およびそれらの交互作用（$\chi^2 = 76.524, p < .001$; 表8），全てに有意性がみられた．

親和形成の有無と3個体同居の前後の交互作用が有意であったため，親和組み合わせと非親和組み合わせを分け，再度，３個体同居の前後のみを説明変数とするモデル分析を行った．その結果，親和組み合わせにおいて，３個体同居の前後に有意な効果がみられた（$\chi^2 = 64.957$, *n.s.*; 表9）．その係数が，事後を 0 と設定した場合，負の値であったことから，親和組み合わせにおける尿中MT濃度は，事前２個体同居に比べ，事後に高くなっていることが示唆された．非親和組み合わせでは，３個体同居の前後に有意な効果はみられなかった（$\chi^2 = 0.016, p < .001$; 表9）．以上の結果は，３個体同居後に親和関係が形成された組み合わせの尿中MT濃度は，優位か劣位かをとわず，親和関係の形成後に上昇したことを示唆する．そのような尿中MT濃度の上昇は，3個体同居を経ても親和関係が形成されなかった組み合わせでは生じないことが示唆された．

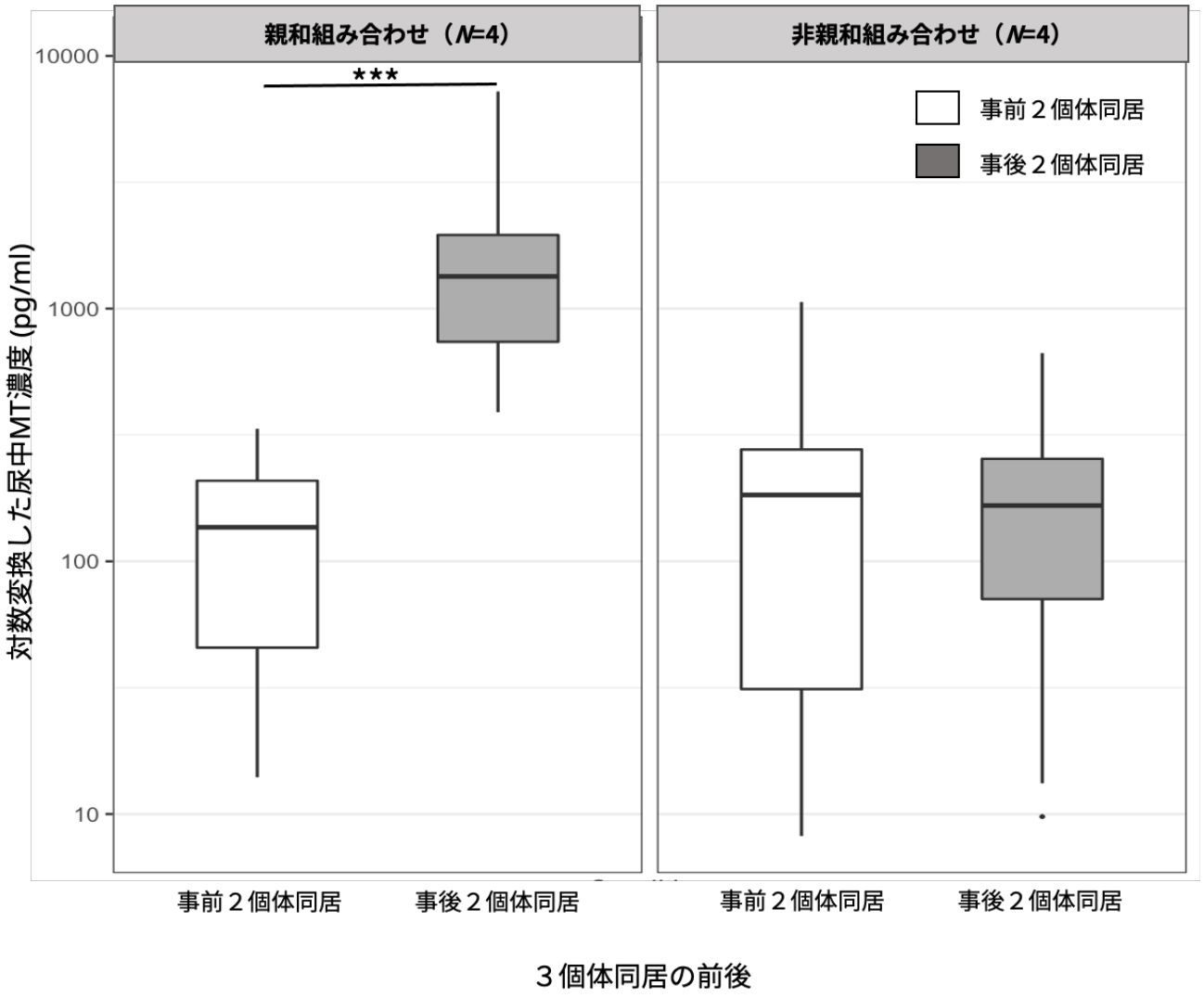

図 16. 親和組み合わせ（左）と非親和組み合わせ（右）における尿中 MT 濃度の 3 個体同居経験前後の比較．アスタリスクは有意差（p ＜.001），箱の色は 3 個体同居の前後を表す．箱の上下短辺，箱内の黒線，ひげは，それぞれ四分位，中央値，95%分位を示す．

表 8. 尿中 MT 濃度についてのモデル分析の結果.

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
尿中MT濃度	切片	7.474	0.184		
	親和関係形成の有無[a]（親和関係無し）1	-2.212	0.226	50.334	<.001
	3個体同居の前後[b]（事前）1	-2.545	0.263	126.86	<.001
	親和関係の有無[a] × 3個体同居の前後[b]	2.563	0.321	76.524	<.001
AIC_{best} = 1882.9 (AIC_{null} = 2003.7)					
a 親和関係有りを0に設定した。b 事後２個体同居を0に設定した。					

表 9. 親和および非親和組み合わせにおける尿中 MT 濃度に対するモデル分析の結果.

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
	親和組み合わせ				
尿中MT濃度	切片	7.293	0.215		
	3個体同居の前後[a]（事前）1	-2.407	0.213	64.957	<.001
	AIC_{best} = 678.4 (AIC_{null} = 741.4)				
	非親和組み合わせ				
	切片	5.254	0.147		
	3個体同居の前後[a]（事前）1	0.025	0.197	0.016	0.9
	AIC_{best} = 1202.0 (AIC_{null} = 1200.1)				

a 事後２個体同居を0に設定した。
太字は尤度比検定による有意性を示す。

4-11 研究３b 考察

研究３b では，研究 2 で実施した 3 個体同居経験の前後に設けた事前および事後の 2 個体同居期間において，各個体の排せつ物を採取した．3 個体同居を経て親和関係が形成された組み合わせ，および形成されなかった組み合わせの尿中 MT 濃度を計測することで，親和関係の形成に伴って末梢 MT 濃度が上昇するかを検証した．

尿中MT濃度は，３個体同居による親和関係の形成に伴って上昇した．この上昇は，優位個体と劣位個体の双方で生じ，両者の濃度上昇には差がなかった．３個体同居を介して親和関係が形成されなかった組み合わせでは，尿中MT濃度の変化はみられなかった．これらの結果は，オス間の親和関係の形成は，優位個体と劣位個体の双方で末梢MT濃度の上昇を伴うことを示唆する．ただし現時点では，オス間親和関係形成に伴う尿中MT濃度の上昇が，３個体以上による同居が必要条件であると断定できない．研究２および３では，２個体のみで15日間同居させる条件を実施していない．それゆえ，２個体だけでも親和関係が形成されるか，あるいはMT上昇が生じるかという，３個体以上を必要としないオス間親和関係形成の可能性を検討できていない．今後の課題として，２個体であっても，15日間，あるいはそれ以上の期間同居すれば親和関係が形成されうるかを調べる必要がある．

OTは，様々な動物種において，親和行動の制御に重要な役割を果たしていることが示唆されている．哺乳類では，母仔間（Da Costa et al., 1996; Nagasawa et al., 2012; Rilling & Young, 2014），つがい間（Insel & Young, 2001），さらにはヒトとイヌ（Nagasawa et

al., 2015; Nagasawa et al., 2017)などにおいて，OTが親和行動を促進し，その行動の受け手個体のOT放出も促進されるという正のフィードバックループ作用が生じることを示唆する知見が蓄積されている．

これまで同性個体間における親和関係へのOTの関与は全く解明されていなかったが，近年，ごく少数ながらもそれを支持する報告がなされ始めた．Crockford et al. (2013) は，野生チンパンジーの尿中OT濃度が，血縁や性別組み合わせを問わず，毛繕い交渉の後に上昇し，親和関係の強度と尿中OT濃度とが正の相関を示すことを見出し，チンパンジーにおける性や血縁によらない親和関係の形成や維持においてもOTによる正のフィードバックループが進化している可能性を論じている．Moscovice et al. (2019) は，野生ボノボのメスの尿中OT濃度が，メス間の親和交渉と考えられている性器擦過の後に上昇することを報告している．

これらの先行研究を踏まえると，本研究３bの結果は，ハシブトガラスのオス間親和関係にもMTによる正のフィードバックループ作用がはたらいている可能性を示唆する．ただし，MTがオス間の親和交渉に直接的な役割を果たしているかどうかは未だ不明である．オス間の親和交渉におけるMTの直接的役割を検証するためには，例えば，中枢あるいは末梢へのMT投与によって親和交渉が増加するかなどを検証する必要がある．カラスのオス間における社会的羽繕いや接近状態の維持など，いかなる親和行動にMTが特異的に関与するのか，あるいは非特異的に関与するのかについても現時点では明らかではない．これらの点については，研究２の３個体同居実験において，３個体同居および事前・事後２個体同居で生じた社会行動の詳細なデータと，尿中MT濃度データをさらに蓄積した上で，社会的羽繕い，接近維持時間，あるいは攻撃・服従行動などの生起頻度や割合などと尿中MT濃度との相関関係をモデル分析によって調べることで検証可能である．

本研究の発見の意義は，鳥類において，親和関係を形成したオス間特異的に尿中 MT 濃度が上昇することを示したことにある．特に，親和組み合わせでは，優位個体と劣位個体の双方で尿中 MT 濃度が上昇することが明らかになった．本研究のように，優位個体と劣位個体それぞれに着目し，オス間の親和関係の神経内分泌メカニズムの一端を明らかにした例は，鳥類だけでなく哺乳類においても報告されておらず，カラスや鳥類にとどまらない社会性動物における同性間の親和関係の神経内分泌メカニズムにおける新たな発見として意義がある．

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

5-1　目的：オス間親和関係における反発的作用の抑制にバソトシン受容体が関与するか？

親和関係の形成・維持には，当該個体間における攻撃・服従行動が抑制され，かつ，親和行動が促進されることが不可欠である．これまでの多くの研究から，雌雄間や母仔間の親和関係に OT･VP 系が関わることが示されている. しかし, オス間の親和関係において，これらのシステムが，優劣関係に依存した攻撃・服従行動の抑制あるいは親和行動の促進のいずれに関与するのかは未解明である.

個体間の反発的作用の抑制に関わる神経内分泌基盤については，哺乳類と鳥類において BSTm および LS の VP/VT 産生ニューロンと V1a/VT4 受容体の関与が示唆されてきた. BSTm の VP/VT 産生ニューロンの主要な投射先は LS，MPOA，手綱核である（De Vries et al., 1983; Absil et al., 2002）.

カエデチョウ（Goodson, 1998a）とトキワスズメ（Goodson, 1998b）では，先住者-侵入者テストにおいて，先住者である優位個体に対し侵入者である劣位個体が行う攻撃行動が，LS への VT 投与によって抑制され，VT4 受容体の阻害によって脱抑制し，攻撃行動が復活することが示されている．凝集性の高いキンカチョウでは，縄張り性で個体間が反発的なトキワスズメよりも，VT4 受容体の発現数が多い（Kelly et al., 2011）．メスと交尾経験のあるオスのキンカチョウでは，交尾に失敗したオスに比べ，BSTm の VT 発現神経細胞数が顕著に増加する（Goodson et al., 2009a）．キンカチョウにおいて，より多くの同性個体と群れる行動が, LS, および BSTm の VT4 受容体の阻害によって減少する（Goodson & Kingsbury, 2011）.

オス間の反発的作用の抑制と BST および LS との関連について，ハシブトガラスのオスを対象とした先行研究が, 優劣カテゴリーも含めた示唆を提供してくれる. Nishizawa et al.（2011）は，2 個体対戦で優劣関係を形成したハシブトガラスの若鳥オスを用い，既知の優位個体，既知の劣位個体，未知個体と対戦させた 3 群に対し，大脳全域における最初期遺伝子の産生タンパクである ZENK の発現量に対する, 個体の優劣カテゴリーと表出した攻撃・服従行動の頻度との相関解析を行なった．その結果，優位個体の攻撃と LS の外側および背側領域，劣位個体の服従と BSTm の ZENK 反応との正の相関が見られた．攻撃行動と LS との関連は，オスのウタスズメの縄張り防衛に際する攻撃行動や（Goodson & Evans, 2004; Goodson et al., 2005），ホシムクドリの繁殖期外の歌行動（Heimovics &

Riters, 2007）における ZENK 反応の増加とも一致する．

これら先行研究の知見を踏まえると，繁殖以外の文脈においても，VT4 受容体が個体間の反発的な作用を抑制する機能を担っている可能性が推測される．

研究 4 の目的は，ハシブトガラスのオス間における親和関係の維持に VT4 受容体が関与するのか，もし関与するのであれば，反発的作用をもたらす優位個体の攻撃および劣位個体の服従のいずれの抑制に関与するのかを，あるいは，親和行動の促進に関与するのかを行動薬理学的に検証することである．研究 2 で確立した 3 個体同居実験を用い，親和関係が安定して形成されたオス 2 個体間にみられる親和交渉が，V1a 受容体阻害薬の末梢投与によっていかなる影響をうけるか検証した．VT4 受容体が親和行動の促進に関与しているのであれば，V1a 受容体阻害薬の投与は，社会的羽繕いの回数を減少させることが予想される．VT4 受容体が優位個体の攻撃および劣位個体の服従を抑制することに関与しているのであれば，V1a 受容体阻害薬の投与は，両方あるいは一方の行動回数を増加させることが予想される．これらの予想を検証するために，V1a 受容体阻害薬を優位個体への投与と劣位個体への投与の 2 つの実験条件を設けて別々に実施し，優位および劣位に生理食塩水のみを投与する 2 つの統制条件と比較した．

5-2　方法

5-2-1 被験体および飼育環境

ハシブトガラスのオス11個体を使用した．本実験時の年齢は3歳齢～5歳齢，体重は650～810gであった．本実験では，研究 2 の同居実験を経て，社会的羽繕いを安定して行い親和関係が形成された組み合わせ（親和組み合わせ）6 組と，親和関係が形成されなかった組み合わせ（非親和組みあわせ）6 組を対象とした．本研究 4 における実験手続きは，慶應義塾大学動物実験委員会による承認を得て実施された（第20036号）．飼育に関するその他の点は研究 2 と同じであった．

5-2-2 実験手続き

オス間の親和関係の維持に VT4 受容体が関与しているかを調べるために，哺乳類 V1a 受容体阻害薬を用いた行動薬理実験を行った．この阻害薬は，鳥類の VT4 受容体においても最も効果的な阻害薬であることが確認されている（Kuenzel et al., 2016）．実験は 2019 年 12月～2021 年 2月に実施した．

各組合せにおける優位，劣位のいずれかの個体に，V1a受容体阻害薬（投与量0.3mL，濃度 1 mg/ml生理食塩水；SR 49059, Sigma-Aldrich, MO, USA）あるいは生理食塩水を，胸部筋肉への注射によって投与し，投与60分後，当該 2 個体を実験ケージ内で自由に交渉させた．自由交渉 1 試行は35分とした．すべての組み合せに対して，V1a受容体阻害薬を投与した阻害条件を 3 試行ずつ，生理食塩水を投与した統制条件を 2 試行ずつ実施した．投与後から試行開始までの60分間，被験体は他個体から視覚的に遮断された個別ケージに置かれた．この間，個別ケージ内には水が提供された．投与から60分経過後， 2 個体の被験体が 1 分間隔で実験者によってケージに順次導入された． 2 個体目が導入された 1 分後の時点を試行開始とした．各組み合せにおける被験体のケージ導入順は，試行間でカウンターバランスをとった．試行中の被験体の行動はケージ天井部に設置されたビデオカメラによって記録された．各被験体は 1 日に 1 試行のみ参加した．全ての試行は8:30～12:00に実施した．

5-3 解析

各試行 35 分間のビデオ録画データのうち，実験者がケージ内に入った影響が残存する可能性のある開始直後の 5 分間は除外し，残りの 30 分間を解析対象とした．各試行のビデオ録画データから，後述する行動を抽出，計測し，解析に用いた．

社会的羽繕い行動の定義

研究 2 と同じであった．ただし，本研究 4 では，社会的羽繕いの開始個体が優位か劣位かについても記録し，解析に用いた．

攻撃・服従行動と優劣関係の定義

研究 1，2 と同じであった．

統計解析

親和行動の指標として社会的羽繕いの回数を用いた．攻撃行動の指標として優位個体による攻撃行動の回数を，服従行動の指標として劣位個体による服従音声の回数を用いた．これら 3 つの行動指標それぞれについて，投薬条件（阻害条件，統制条件），2 個体の順位の組み合わせ（上位と中位，中位と下位）によって異なるかを，一般化線形混合モ

デルによって調べた．なお，モデル分析は親和組み合わせと非親和組み合わせに分けて行った．それぞれの行動指標の回数を応答変数とし，投薬条件，2 個体の順位組み合わせ，およびこれらの交互作用を説明変数とし，個体を変量効果とした．応答変数の誤差分布にはポアソン分布，リンク関数には対数関数を用いた．最適モデルの選択および有意性の評価は研究 1，2 と同じであった．

5-4 結果

社会的羽繕い行動の回数

非親和組み合わせでは，条件によらず全試行において社会的羽繕いが全く生起しなかったため，親和行動に対するモデル分析は行わなかった．

親和組み合わせにおける優位から劣位への社会的羽繕いは，統制条件に比べ，阻害条件で少なく，3 個体グループにおける順位組み合わせが，優位個体が上位，劣位個体が中位の場合に少なかった（図17）．モデル分析の結果，最適モデルとして，投薬条件，2 個体の順位組み合わせを含むモデルが選択された（表10）．尤度比検定の結果，投薬条件（$\chi^2 = 187.350, p < .001$; 表10），2 個体の順位の組み合わせ（$\chi^2 = 10.836, p < .001$; 表10）に有意性がみられた．投薬条件の係数は統制条件を 0 に設定した場合に負値であったことから，統制条件に比べ，阻害条件における社会的羽繕いが少ないことが示唆された．2 個体の順位組み合わせは，中位と下位を 0 に設定した場合に負値であったことから，中位と下位の組み合わせに比べ，上位と中位の社会的羽繕いが少ないことが示唆された．

以上の結果は，親和組み合わせにおける優位から劣位への社会的羽繕いの回数が，V1a受容体阻害薬の投与によって減少することを示唆する．さらに，社会的羽繕いの回数は，3個体グループ内における順位の組み合わせが，中位と下位に比べ，上位と中位の組み合わせにおいて少ないことを示唆する．

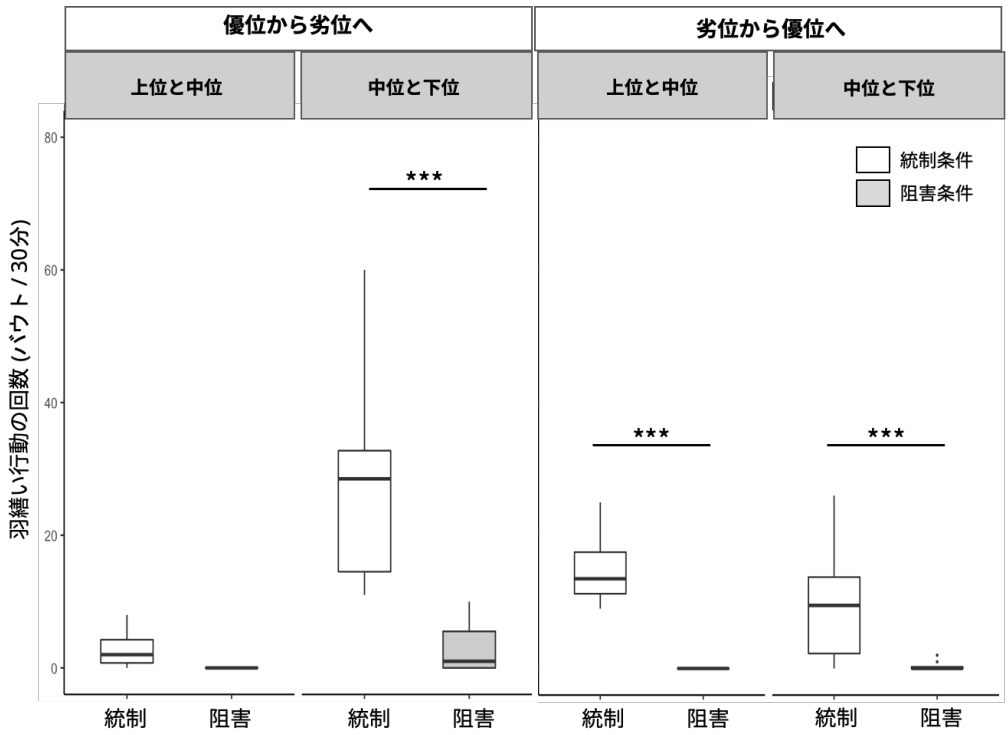

図 17. 優位および劣位から開始された社会的羽繕い回数に対する投薬条件間の比較. 縦軸は社会的羽繕いの回数 (バウト／30 分) を示す. 箱の色は投薬条件を表す. 箱の上下短辺, 箱内の黒線, ひげは, それぞれ四分位, 中央値, 95%分位を示す. *は投薬条件間における有意差を示す.

表 10. 親和組み合わせにおける優位から劣位への社会的羽繕い回数に対するモデル分析の結果.

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
	切片	3.364	0.079		
羽繕い回数	**投薬条件[a]（阻害条件）1**	-2.330	0.217	187.350	<.001
	2個体の順位の組み合わせ[b]（上位・中位）1	-2.402	0.299	10.836	<.001
AIC_{best} = 170.0 (AIC_{null} = 367.9)					

a 統制条件を0に設定した。b 中位・下位を0に設定した。

親和組み合わせにおける劣位から優位への社会的羽繕い回数は，統制条件に比べ，阻害条件において少なかった（図17）．モデル分析の結果，最適モデルとして，投薬条件，2個体の順位組み合わせを含むモデルが選択された（表11）．尤度比検定の結果，投薬条件に有意性がみられたが（$\chi^2 = 185.380, p < .001$; 表11），2個体の順位組み合わせ

には有意性がみられなかった（$\chi^2 = 1.075$, *n.s.*; 表11）．投薬条件の係数は，統制条件を0と設定した場合に負値であったことから，優位から劣位への社会的羽繕い回数は，統制条件に比べ，阻害条件で少ないことが示唆された．

以上の結果は，親和組み合わせにおける劣位から優位への社会的羽繕いが，3個体グループにおける順位組み合わせによらず，V1a受容体阻害薬の投与によって減少することを示唆する．

表 11. 親和組み合わせにおける劣位から優位への社会的羽繕い回数についてのモデル分析の結果.

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
	切片	2.187	0.295		
羽繕い回数	**投薬条件[a]（阻害条件）1**	-4.031	0.581	185.380	<.001
	2個体の順位の組み合わせ[b]（上位・中位）1	0.265	0.235	1.075	0.300
$AIC_{best} = 117.3$ ($AIC_{null} = 299.9$)					

a 統制条件を0に設定した。b 中位・下位を0に設定した。

V1a受容体阻害薬を投与された優位から劣位への攻撃行動の回数

親和組み合わせにおける優位から劣位への攻撃回数は，統制条件に比べ，阻害条件において多かった（図18）．モデル分析の結果，最適モデルとして，投薬条件，2個体の順位組み合わせを含むモデルが選択された（表12）．尤度比検定の結果，投薬条件にのみ有意性がみられ（$\chi^2 = 35.336$, $p < .001$; 表12），2個体の順位の組み合わせには有意性がみられなかった（$\chi^2 = 3.112$, *n.s.*; 表12）．投薬条件の係数は，統制条件を0と設定した場合，正の値であったことから，優位から劣位への攻撃回数は，統制条件に比べ，阻害条件で多いことが示唆された．

非親和組み合わせに対するモデル分析の結果，最適モデルとして，定数項のみを含むモデルが選択された. この結果は, 非親和組み合わせにおける優位から劣位への攻撃回数は, 投薬条件や2個体の順位組み合わせによって差がなく，一定頻度で生起することを示唆する．

以上の結果は，親和関係を形成したオス間においては，V1a受容体阻害薬の投与によって優位から劣位への攻撃回数が増加するが，親和関係を形成していないオス間においては阻害薬投与によって攻撃回数が増減しないことを示唆する．

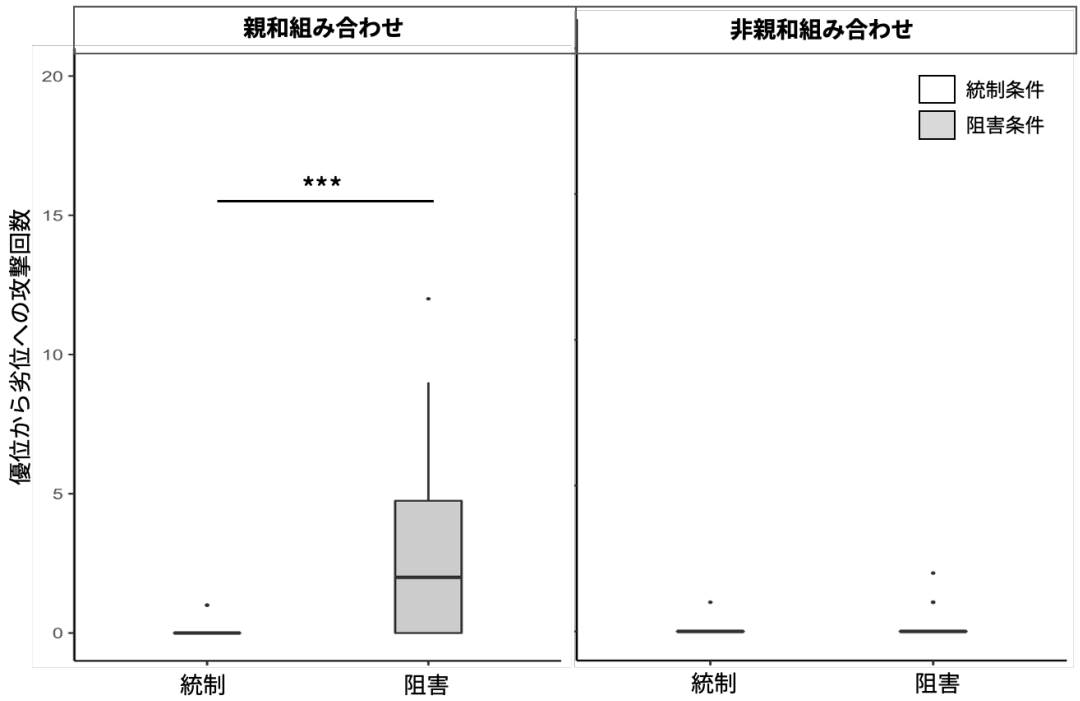

図 18. 優位から劣位への攻撃回数に対する投薬条件間の比較．親和関係を形成した組み合わせ（左）と形成していない組み合わせ（右）に分けて示した．縦軸は優位から劣位への攻撃回数を表す．箱の色は投薬条件を表す．箱の上下短辺，箱内の黒線，ひげは，それぞれ四分位，中央値，95%分位を示す．*は投薬条件間における有意差を示す．

表 12. 親和組み合わせにおける優位から劣位への攻撃回数についてのモデル分析の結果．

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
	切片	-1.356	0.720		
攻撃回数	**投薬条件[a]（阻害条件）1**	2.794	0.722	35.336	<.001
	2個体の順位の組み合わせ[b]（上位・中位）1	-0.897	0.392	3.112	0.078
AIC_{best} = 170.0 (AIC_{null} = 367.9)					

a 統制条件を0に設定した。b 中位・下位を0に設定した。

V1a受容体阻害薬を投与された劣位による服従音声の回数

親和組み合わせの劣位個体が発する服従音声の回数は，統制条件に比べ，阻害条件において多かった（図19）．さらに，劣位の服従音声の回数は，３個体グループにおける順位組み合わせが，上位と中位の場合に少なかった（図19）．モデル分析の結果，最適モデルとして，投薬条件，2個体の順位組み合わせを含むモデルが選択された（表13）．

尤度比検定の結果，投薬条件（$\chi^2 = 135.480, p < .001$; 表13），2個体の順位組み合わせ（$\chi^2 = 5.991, p < .05$; 表13）に有意性がみられた．投薬条件の係数は，統制条件を 0 と設定した場合に正の値であったことから，劣位が服従音声を発した回数は，統制条件に比べ，阻害条件で多かったことが示唆された．２個体の順位組み合わせの係数は，中位と下位を 0 に設定した場合に負の値であったことから，劣位が服従音声を発した回数は，中位と下位の組み合わせに比べ，上位と中位の組み合わせにおいて少なかったことが示唆された．

以上の結果は，親和関係を形成した組み合わせにおいて，劣位が発する服従音声の回数は，V1a受容体阻害薬の投与によって増加することを示唆する．さらに，劣位が発する服従音声の回数は，投薬条件によらず，中位と下位の組み合わせに比べ，上位と中位の組み合わせにおいて少ないことを示唆する．

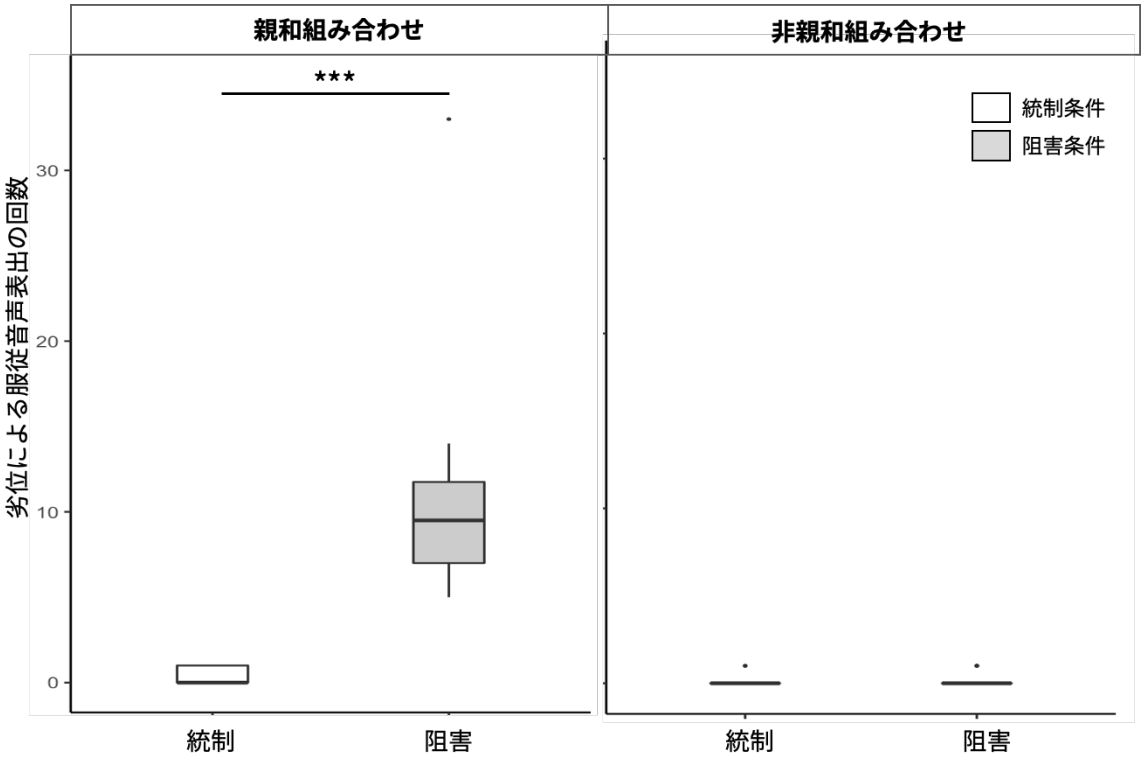

図 19．劣位個体が発する服従音声回数の投薬条件間の比較．優位個体による攻撃を受けた結果として発された服従音声は除外した．親和関係を形成した組み合わせ（左）と形成していない組み合わせ（右）に分けて示した．縦軸は劣位が発した服従音声回数を表す．箱の色は投薬条件を表す．箱の上下短辺，箱内の黒線，ひげは，それぞれ四分位，中央値，95%分位を示す．アスタリスクは投薬条件間における有意差（$p < .001$）を示す．

表 13. 親和組み合わせにおける劣位個体が発する服従音声回数についてのモデル分析の結果.

応答変数	説明変数	推定値	SE	χ^2	p
	切片	-0.748	0.511		
服従音声表出の回数	**投薬条件[a]（阻害条件）1**	3.326	0.506	135.480	<.001
	2個体の順位の組み合わせ[b]（上位・中位）1	-0.503	0.203	5.991	<.05
AIC_{best} = 170.0 (AIC_{null} = 367.9)					

a 統制条件を0に設定した。b 中位・下位を0に設定した。

5-5 考察

研究 4 の目的は，ハシブトガラスのオス間における親和関係の維持に VT4 受容体が関与するのか，もし関与するのであれば，親和行動の促進に関与するのか，優位の攻撃および劣位の服従の抑制に関与するのかを受容体阻害薬の投与によって検証することであった.

親和関係を形成した組み合わせにおいて，統制条件では優位と劣位の双方からの社会的羽繕いが生起していたが，阻害条件ではそれらの回数が激減した．それだけでなく，同じ組み合わせにおける阻害条件では，優位から劣位への攻撃回数が増加し，劣位が発する服従音声の回数も増加した．しかし，そのような阻害条件における攻撃と服従の増加は，親和関係を形成していない組み合わせにおいては生じなかった．これらの結果は，VT4受容体の阻害は，親和関係を形成した個体間選択的に影響を与えることを示す．その影響は，親和行動の生起のみを阻害するものではなかったことから，VT4受容体が親和行動の生起を促進する役割を担っている可能性は低い．VT4受容体の阻害が優位による攻撃と劣位による服従の両方を促進したことから，むしろ，優位の攻撃と劣位の服従をいずれも抑制する役割を担っている可能性が高い.

VT4 受容体の阻害が，優位から劣位への社会的羽繕いを減少させ，攻撃を増加させたことは，先行研究の結果とも一致する．同受容体のリガンドである VT は，鳥類の脳において攻撃性の抑制機能を担っていることが報告されている．キンカチョウの BSTm における VT 産生をアンチセンスノックアウトすると，攻撃性が劇的に促進されることから（Kelly & Goodson, 2013），VT は攻撃の抑制に関与することが示唆されている．哺乳類も含めた他の先行研究においても，BSTm の VT・VP ニューロンは攻撃性を促進するのではなく，抑制することが示唆されている（Compaan et al., 1993；Goodson & Wang, 2006；Goodson

et al., 2012)．集団飼育下のハシブトガラスのオスにおける社会的羽繕いは，優位個体から劣位個体へ生じ，攻撃行動それ自体を抑制しながら，優劣関係を維持するための攻撃代替機能をもつ可能性が示唆されている（宮澤・伊澤, 2015; Miyazawa et al., 2020)．BSTm とその近傍のニューロンから分泌される VT が，VT4 受容体を介して優位個体の攻撃行動を抑制し，社会的羽繕いを促進することに関与しているのかもしれない．

VT4 受容体の阻害によって劣位個体の服従音声が増加したことは，優位個体に対する服従反応の閾値が低下していた可能性がある．キンカチョウにおいて，同性他個体と群れをつくる行動が，LS や BSTm の VT4 受容体阻害によって減少することが報告されている (Goodson & Kingsbury, 2011)．この先行研究において，社会的羽繕いの計測は行われていないため，VT4 受容体阻害による群れ形成阻害が，社会的羽繕いの減少によるものか否かは不明だが，一般的に群れ形成には必ずしも社会的羽繕いが生じるわけではないことを勘案すると，VT4 受容体阻害は個体の逃避反応を促進した可能性が高い．先行研究から推察される VT4 受容体阻害による逃避の促進は，本研究における劣位個体の逃避反応とも一致する．先行研究との一致を踏まえると，劣位個体の服従音声の増加は，優位個体に対する逃避が促進されたことを反映しており, VT 4 受容体が服従行動の抑制に関与している可能性が支持される．

ただし，VP/VT と V1a/VT4 受容体を介した機構については，反発的作用の抑制機能のみが報告されているのではなく，脳部位間でその機能が異なる点に注意が必要である．ラットを対象に，先住者-侵入者テストにおける攻撃交渉と，VP および V1a 受容体との関係をマイクロダイアリシスによって調べた研究では，攻撃行動の表出によって LS の VP 放出が増加し，V1a 受容体阻害によって攻撃行動が減少する一方で，BST への VP の投与では攻撃行動が減少することが報告されている（Veenema et al., 2010)．本研究 4 では VT 投与の濃度条件を 1 条件しか実施しておらず，投与方法も末梢投与であった．濃度条件を低〜高濃度まで振った場合や，中枢の脳部位別に投与した場合は，今回のような攻撃抑制機能ではなく促進機能が生じる可能性もある．今後は，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 VP/VT と V1a/VT4 受容体の特異的機能に関するさらなる検証が必要である．

本研究 4 で用いた V1a 受容体阻害薬 SR49059 が，VT4 受容体のみを阻害したのか，あるいは MT 受容体など他の受容体も阻害したのかを特定することはできない．ヒトとラットにおいて，SR49059 は V1a 受容体に選択的であり，V2 受容体や OT 受容体との交叉性

は非常に低いことが示されている（Serradeil-Le Gal et al., 1993）．ただし，この阻害薬は鳥類の VT4 受容体においても最も効果的な阻害薬であることが確認されているものの（Kuenzel et al., 2016），MT 受容体など他の受容体への交叉性の程度は明らかになっていない. それゆえ, 本研究 4 での V1a 受容体阻害薬は VT4 受容体のみならず MT 受容体を」阻害した可能性も考えられる．今後の検証課題として，MT 受容体阻害薬投与によっても今回と類似の行動変化が生じるかを精査する必要がある．

従来行われてきた集団飼育下のハシブトガラスの観察研究では，オス間における社会的羽繕いは優位個体から劣位個体へ一方向的に生じることが報告されていた（宮澤・伊澤, 2015; Miyazawa et al., 2020）．しかし，本研究 4 の統制条件では，劣位個体から優位個体への社会的羽繕いも高頻度で生じていた．これは，オス間の社会的羽繕いが双方向的に生じる組み合わせがあることを示す新たな発見である．さらに，優位から劣位への社会的羽繕いは，上位から中位に生じた回数よりも，中位から下位に生じた回数の方が多く，一方で，劣位から優位への社会的羽繕いの回数は順位組み合わせによる差はなかった．これらのように上位の優位個体による社会的羽繕いと，中位の優位個体による社会的羽繕いの生起回数に差があることは，両者の社会的機能の差異を反映しているのかもしれない．例えば，上位個体が下位個体に行う社会的羽繕いは，中位個体が下位個体に行うそれよりも，攻撃の代替機能として強い優劣維持効果をもっているのかもしれない．

本研究におけるオス間の親和関係の形成は，相手選択的に親和交渉を行い，それ以外の個体に対しては攻撃や逃避などの排他的行動を示す点で，一夫一妻のつがい関係にみられる行動と類似している．一夫一妻のプレーリーハタネズミのオスでは，腹側淡蒼球における V1a 受容体の活性によって，つがいメスへの親和行動が増加することが示されている (Pitkow et al., 2001)．同じくプレーリーハタネズミのオスでは，LS への VP 投与が OT 受容体と V1a 受容体を共に活性化し，つがいメスとの絆形成を促進することが報告されている（Liu et al., 2001）．本研究において見出されたハシブトガラスのオス間親和関係に関与する VT4 受容体が，プレーリーハタネズミの OT 受容体や V1a 受容体のようなつがい形成の神経機能の一部に対応するのであれば, VT 4 受容体はハシブトガラスにおける一夫一妻つがい形成にも関与しているかもしれない．

本研究における発見の意義は，これまで同性個体による群れ形成やその促進要因としての攻撃抑制に関与すると考えられていた VT4 受容体が，優位個体の攻撃と劣位個体の服従を共に抑制することで親和関係を促進させる機能をもつ可能性を示したことにある．

VT4 受容体阻害による攻撃や服従の増加は，いかなるオスにおいても非特異的に生じるものではなく，親和関係を形成した優位と劣位において特異的に生じた事実は興味深い．この事実は，親和関係の形成に伴い VT4 受容体の発現数が増加するなどの，神経回路レベルの可塑的変化が生じている可能性をも示唆する．このような報告は鳥類だけでなく哺乳類においてもなされておらず，オス間親和関係における神経内分泌メカニズムの理解にとどまらず，親和関係形成における神経内分泌メカニズムの新たな理解にもつながる．

第6章　　総合考察

本博士論文の目的は，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つという仮説に対し，行動学レベルと生理学レベルで明らかにすることであった．

そのために，行動学的基盤について，「オス間親和関係形成の基礎となる接近交渉に開始個体の優劣による非対称性が見られるか？（研究１）」，「オス間親和関係の形成は三者間交渉によって促進されるか？（研究２）」という２つの問いを検証した．その上で，生理基盤について，「オス間親和関係の形成に伴い尿中メソトシン濃度が上昇するか？（研究３）」，「オス間親和関係における個体間の反発的作用の抑制にバソトシン受容体が関与するか？（研究４）」という２つの問いを検証した．

研究１では，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した（図１；研究１）．群れ導入直後から４カ月間の社会行動・交渉データをもとに，オス間に生じた接近交渉に着目し，その生起頻度と維持時間の長期的変化を調べた．明瞭な優劣関係のあるオス間では，接近行動の頻度とその後の接近状態の維持されやすさに優劣による非対称性が見られるという予測を，オス-メス間の接近交渉と比較しながら検証した．オス間の接近頻度はオス-メス間のそれよりも高く，持続時間はオス-メス間の方が長いという性差が見出された．この結果は，オス-メス間に比べ，オス同士は互いに高頻度で接近しながらもその維持を妨げる反発的作用が強いことを示唆している．オス間における接近を，開始個体の優劣に分け，その維持時間の経時変化を調べた結果，導入初期において，接近の維持時間には開始個体の優劣による非対称性がみられ，優位個体からの接近が次第に長時間維持されるようになることが，親和関係の成立過程で生起していることを示した．

研究２では，実験以前に親和関係のなかったオス３個体を同居させ，上位個体の存在が中位と下位個体間に親和関係が形成される促進要因となるかを検証した（図１；研究２）．３個体同居によって，グループ内の特定の 2 個体組み合わせのみで接近状態の維持時間，および社会的羽繕いの回数が増加した．この結果は，研究２で示されたように，いかなる優位個体と劣位個体にも反発的作用はあるものの，優位個体と劣位個体の関係がその場に複数生じることで，一部の個体間の反発的作用が他の個体間と比較して相対的に減弱することで，距離が近まり，親和関係へと発展する可能性を示唆する．

研究３では，非侵襲的に尿中からMT 濃度を計測する技術を新規に確立した上で，オス間親和関係の形成に伴い末梢MT濃度が上昇するかを検証した（図１；研究３）．尿中MT濃度は，３個体同居による親和関係の形成に伴って上昇した．この上昇は，優位個体と劣位個体の双方で生じ，両者の濃度上昇には差がなかった．３個体同居を介して親和関係が形成されなかった組み合わせでは，尿中MT濃度の変化はみられなかった．これらの結果は，オス間の親和関係の形成は，優位個体と劣位個体の双方で末梢MT濃度の上昇を伴うことを示唆する．現時点では，MTが親和行動の促進のみに関わるのか，あるいは攻撃・服従行動の抑制においても役割を果たしているのかを限定することはできないが，本結果は仮説に矛盾しなかった．

研究4では，ハシブトガラスのオス間の親和関係の維持にVT4受容体が関与しているという予測を行動薬理実験によって検証した（図１；研究４）．かつ，優劣関係に依存した攻撃・服従行動の抑制あるいは親和行動の促進のいずれに関与するのかを検証した．VT4受容体の阻害によって，親和関係を形成した個体間特異的に社会的羽繕いの回数が激減しただけでなく，優位から劣位への攻撃回数が増加し，劣位が発する服従音声の回数も増加した．この結果は， VT4受容体の阻害が優位による攻撃と劣位による服従の両方を促進したことから，VT4受容体が親和行動の生起を促進する役割を担っている可能性は低く，むしろ優位の攻撃と劣位の服従をいずれも抑制する役割を担っている可能性が高いことを示唆する．VT4受容体の阻害によって，親和関係を形成した個体間特異的に社会的羽繕いの回数が激減しただけでなく，優位から劣位への攻撃回数が増加し，劣位が発する服従音声の回数も増加した．この結果は， VT4受容体の阻害が優位による攻撃と劣位による服従の両方を促進したことから，VT4受容体が親和行動の生起を促進する役割を担っている可能性は低く，むしろ優位の攻撃と劣位の服従をいずれも抑制する役割を担っている可能性が高いことを示唆する．

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．研究３および４では，それぞれの要素に対し，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 受容体が間接的に関与することを示し，仮説に矛盾しない．

6-1　オス間親和関係の行動学的基盤

6-1-1 オス間親和関係の形成過程

研究 1 では，飼育下の集団内においてオス 2 個体間に生じた接近状態の維持時間，および群れ導入後からの経時変化を，オス-メス間におけるそれらと比較した．オス間の接近頻度はオス-メス間のそれよりも高く，持続時間はオス-メス間の方が長いという性差が見出された．この結果は先行研究（Izawa & Watanabe, 2010）の結果と一致するとともに，オス-メス間に比べ, オス同士は互いに高頻度で接近しながらもその維持を妨げる反発的作用が強いことを示唆している．

オス間における接近を, 開始個体の優劣に分け, その維持時間の経時変化を調べた結果, 接近状態の維持時間が長くなる過程において，開始個体の優劣による差異が見出された．優位個体から開始される接近は，群れ導入の直後から生じるが，その維持時間は短く，およそ 100 日間かけて徐々に長くなった．対照的に，劣位個体から開始される接近は導入直後には全く生起せず，3〜10 日目に急増し，その維持時間は，同時期の優位から開始される接近の維持時間に比べると, 顕著に長かった. 60〜100 日目では, 優劣双方から接近し, 接近状態が長時間維持されるようになった．

群れ導入初期において, 優位個体から開始される接近がごく短時間しか維持されなかった要因として，優位個体による接近には攻撃行動が伴っていた可能性がある．優位個体から開始される接近は，60〜100 日目になると長時間維持されたことは，攻撃行動を伴わなくなったか，あるいは社会的羽繕いを伴っていた可能性がある．宮澤ら（2016）は，集団飼育下のハシブトガラスのオス間の攻撃交渉は, 群れ導入後の初期では高頻度で生じるが, ２〜4 カ月後には減少し，それと入れ替わるように社会的羽繕いの頻度が高くなっていくことを報告している．研究 1 におけるオス間においても，日数を経ながら攻撃交渉の減少と社会的羽繕いの増加が起きていた可能性が考えられる．

しかし，研究 1 の検証だけでは，オス間の親和関係が，優位個体と劣位個体のいずれが主導することで形成されるのかは明らかにできていない．これを明らかにするためには, 優劣いずれからの接近回数が多いのか, あるいは差がないのかを調べる必要がある. 今後, 各個体の接近行動の回数，接近に伴う攻撃，社会的羽繕い，および服従音声を行動指標として追加し，それらの経時変化を検証する必要がある．その上で，100 日を経たのちに相手選択的な親和関係を形成したオス間と，それ以外のオス間の形成過程のデータを比較することで，親和関係形成の成否要因を検討することができる．

6-1-2 オス間親和関係形成の促進要因としての三者間交渉

研究 2 では，3 個体同居によって，グループ内の特定の 2 個体組み合わせのみで接近状態の維持時間，および社会的羽繕いの回数が増加することを示した．このような 2 個体の親和交渉の増加は，上位と中位，中位と下位の組み合わせのみで生じ，上位と下位では生じなかった．中位と下位の親和関係が形成されるという仮説は支持された．しかし，予想していなかった上位と中位の組み合わせにおける親和関係の形成も生じた． いずれの組み合わせにも共通することは，中位オスが含まれることであった．中位オスが含まれる要因は明らかではないが，上位と中位の親和関係は，霊長類の群れにおける連合・同盟においても報告のない新たな発見である(Packer, 1977; Harcourt & de Waal, 1992)．ビデオデータを見る限り，親和関係が形成された組み合わせと形成されなかった組み合わせの行動学的な違いは，2 個体間において逃避が生じやすいか否かという点で特徴づけられる可能性が高い．例えば，上位と中位のみが親和関係を形成したグループでは，上位および中位からの接近に対して下位個体が逃避しやすい傾向があるように見えた．そのような下位個体の逃避行動の生じやすさが, 上位と中位の接近をもたらす要因となったのかもしれない．これとは異なる要因が推察されるのは，中位と下位のみが親和関係を形成したグループである．このグループのビデオデータでは，上位の攻撃行動が頻繁に生じ，それに対して中位と下位が逃避している場面が見られた．このグループでは，上位と他のオスとの間には反発的な作用が強くはたらくことで接近が生じず，その逃避の結果として中位と下位の接近が促進された可能性がある．

しかし現時点においてこれらの可能性は推察にすぎない．本研究 2 の現段階では，3 個体同居期間中, 各個体が示した行動とその相手に関する情報は記録していない. それゆえ，どのような交渉が生じた個体間において接近状態が維持されやすく，あるいは維持されにくいのかという，親和関係形成の要因を個体の行動レベルから明らかにすることはできていない．それゆえ，中位オスが親和関係に必ず含まれる要因や，上位と下位に親和関係が形成されなかった要因も明らかではない．今後，個々の接近イベントの生起時，開始個体が攻撃行動を伴っていたのか否か，それに対して受け手個体がどのような反応を示したのかという，より詳細な行動の検証が必要である．

6-1-3 オス間の社会的羽繕いの機能

集団飼育下のハシブトガラスの観察研究では，オス間の社会的羽繕いは，もっぱら優位個体から劣位個体へと行われており，劣位個体から優位個体への羽繕いは殆ど生じない（宮澤・伊澤, 2015; Miyazawa et al., 2020）．つまり，霊長類やつがい間によくみられる双方向性とは異なり，優位個体から劣位個体へ一方向的に生じるのだ．このことと，集団飼育下では初期には多い攻撃交渉が次第に親和交渉に置き換わることから（宮澤ら，2016），優位個体から劣位個体への羽繕いは優位性誇示（Zahavi, 1975; Grafen, 1990）として機能していると考えられている．これは，劣位個体が優位個体から羽繕いを受けることで相手の優位性を評価し，相手の優位性に応じて服従・逃避行動を保つことで，互いの優劣関係が維持されている可能性である．考えられるもう 1 つの要因は，第三者であるメスがオス間の羽繕いを観察し，将来の配偶者を評価する間接的なシグナルとして利用している可能性である．生涯的一夫一妻つがいを形成するカラスのメスにとっては，質の良い配偶者とは，オス間の攻撃交渉では優位でありながらも場合によっては攻撃性を抑制し協力できるオスであるかもしれない．後者の仮説は，オス間の羽繕いの頻度が，メスが近傍に存在しない条件よりも存在する条件において増加するか，オスの羽繕いをメスが積極的に観察するかを実験的に確かめることで検証可能であろう．

前者の羽繕いの優位性誇示機能仮説は，本研究 1 の結果からも補強される．実際にビデオデータで確認した範囲でも，60〜100 日目でも優位個体からの攻撃は完全に消失したわけではなく，一定程度維持され，それに伴う劣位個体の逃避行動もみられた．このことは，羽繕いが優劣関係の維持に寄与しているという仮説と矛盾しない．もし羽繕いが攻撃の代替機能を持つならば，考えられる適応的要因の 1 つは，繰り返しの攻撃交渉による怪我などのリスクの低減である．リスクの高い攻撃交渉を繰り返しながら優劣関係を維持するよりも，非攻撃的な羽繕いに置き換えることで，優位個体と劣位個体のどちらにとっても有益であると考えられる．

ところが，本研究 2 において，ハシブトガラスのオス間の羽繕いについて，新事実が明らかになった．親和組み合わせでは，先行研究と同様に優位個体から劣位個体への羽繕いが確認された一方で，劣位個体から優位個体への羽繕いも高頻度で生じた．これは，研究 3 の親和組み合わせの統制条件においても一貫して認められた．集団飼育下のハシブトガラスの観察研究では，オス間の社会的羽繕いは，もっぱら優位個体から劣位個体へと生じるが，劣位個体から優位個体への羽繕いも，その頻度は非常に低いながらも，生起するこ

とが確認されていた（Miyazawa et al., 2020）．本研究 2 で生じた劣位個体から優位個体への羽繕いは，群れ環境下では生起しない特異な行動ではなく，むしろ，3 個体同居という実験環境によってその生起が促進されたと考えられる．したがって本研究 2 の結果は，優位個体と劣位個体の双方向的な羽繕いの交換によって特徴づけられる親和関係について，その形成促進要因を実験環境下で明らかにしたものである．

3 個体グループにおける順位の組み合わせが上位と中位の場合，中位と下位の組み合わせに比べ，優位個体から劣位個体への羽繕いは少なく，劣位個体から優位個体への羽繕いは高頻度で生じていた．現段階では解析に至っていないものの，研究 2 の 3 個体同居，および事後 2 個体同居においても，その傾向があるように見えた．これらの点から，上位と中位，中位と下位とで，羽繕い交渉の機能が異なる可能性を推察できる．かつ，羽繕いの機能は，優位個体と劣位個体とで異なる可能性もある．主に霊長類研究では，劣位個体から優位個体への毛繕いの機能は，のちに優位個体から闘争援助などの返礼を受ける互恵的利他行動や，緊張状態の緩和（Harrison, 1965; Sterck et al., 1997）として説明されてきた．では，優位個体に羽繕いを行った劣位個体は，優位個体から何らかの返礼，あるいは利益を得ているのだろうか．今回の結果からは省いているが，この問題に取り組む上で重要だと思われるデータが研究 2 および 4 から得られている．親和組み合わせにおいて，羽繕いの催促行動（Solicitation of preening, Preening invitation; Harrison, 1965）がみられた．羽繕いの催促とは，一方の個体が羽毛を膨らませ，低くしゃがむ姿勢をとることで，もう一方の個体からの羽繕いを要求する行動である（Harrison, 1965）．霊長類でも催促行動は報告されており，相手の前に座る，あるいは寝転んで体を露出することで，相手に毛繕いを要求する．

本研究の親和組み合わせでは，催促個体は低い姿勢をとるだけでなく，頭部を下げ相手に向けていた．この場合，相手から羽繕いを受ける部位は，殆ど頭部であった．手のない鳥類にとって，頭部は自己羽繕い不可能な部位であり，羽繕いを催促し，それが成功した個体は，外部寄生虫を除去される利益を得ている可能性がある（Barton, 1985；Hart et al., 1992）．ただし，Harrison (1965)は，羽繕いの機能の中心に寄生虫除去を据えることには慎重な態度をとっている．多くの種では，嘴を羽毛の中に一瞬通す，羽毛を数枚つかむなど，寄生虫除去の観点からは効率的といえない羽繕いを行うからだ．ハシブトガラスでみられた催促に後続する頭部の羽繕いも，羽毛の中に嘴を入れたまま動かさないなど，寄生虫を除去しているようには見受けられない場合も多かった．従って，羽繕いが寄生虫除去

以外の儀式的な機能を持っている可能性は十分にある．

優位個体，劣位個体どちらも催促を行なっていたが，優位個体の方が高い頻度で劣位個体に対し催促していた．羽繕いの催促の機能は，開始個体の優劣によって異なりうる．劣位個体が催促する場合，それは，優位個体から逃避せず，攻撃もせずその場にとどまるという服従の直接的なシグナルかもしれない．あるいは，優位個体の攻撃性を緩和する機能をもつとも考えられる（Harrison, 1965）．一方，優位個体による羽繕いの催促は，劣位個体がそれに応えるか否かによって，劣位個体の従順性を評価する機能を持つかもしれない．あるいは，劣位個体の緊張を緩和し，逃走を防ぐ機能を持つ可能性も考えられる（Harrison, 1965）．これらはまだ仮説にすぎないが，今後，優位個体と劣位個体のそれぞれにおいて，催促の成功確率や，催促を伴う羽繕いと伴わない羽繕いの比率を算出することで，具体的な議論が可能となる．さらには，羽繕いに催促が伴う割合が多い組み合わせでは，攻撃交渉頻度が低いかを調べることで，その機能に迫ることができる．もし，初期の羽繕いが集団飼育下と同じく優位から劣位に一方向的に生じ，それが安定化したのちに催促を伴う羽繕い交渉が生起し始めるならば，社会的羽繕いの機能が段階的に変化するという仮説が支持される．実際に，過去の集団飼育下の観察において，相手選択的に親和交渉を行なっていたオス間では，優位個体による劣位個体への催促行動がみられた（Seguchi, personal observation）．催促を伴う羽繕い交渉には，攻撃交渉を抑制しながら互いを傍にとどめ置き，親和関係を維持する機能があるのかもしれない．

もし第三者であるメスが，協力的であるだけでなく優劣順位の高いオスを選ぶならば，研究 2 の親和組み合わせの近傍にメスを提示した場合，優位個体による羽繕いの催促は消失し，集団飼育下でみられる優位個体から劣位個体への一方向的な羽繕いに転じるかもしれない．この可能性も実験的に検証可能である．

6-1-4 オス間の親和関係の機能

ハシブトガラスの若鳥オス間ではなぜ親和関係が形成されるのであろうか．若鳥オスが親和関係を形成することの生態学的機能は，本論文において全く検討できておらず，未解決である．現時点では 3 つの仮説を提案したい．

1 つは，オス間親和関係にみられる社会的羽繕いが，性成熟後のつがい形成と繁殖を成功させるための協力行動を練習する機会として機能している可能性である．序論で述べたように，チンパンジー，イルカ，およびヒトは，オス間で親和関係を形成し，闘争場面で

は互いに連携することで，交尾機会の増加や遺伝的多様性の確保などの利益を得ている．ハシブトガラスにおいても，親和関係を形成していないオスよりも形成しているオスの方が，配偶者獲得および繁殖成功の確率が高くなる可能性は考えられる．強固な親和関係である一夫一妻つがいであっても，つがい内におけるオスからメスへの攻撃とそれに対するメスの逃避が生じることが，様々な鳥類において報告されている（Harrison, 1965）．カラスのように，縄張りを所有し，一夫一妻のつがい関係を生涯的に維持する種では，つがい相手以外の個体に対しては縄張り防衛のために攻撃行動を示す一方で，つがい相手には攻撃行動を抑制する行動調整能力が重要となる．さらには，つがい相手には，攻撃を抑制するだけでなく，社会的羽繕いを行うことで外部寄生虫を除去することができれば，つがい個体間内だけでなく雛鳥にとっても，健康上の利益が増大する．

２つ目は，若鳥オス同士で連携することで，メスを誘引できる可能性である．ハシブトガラスの社会は離合集散型であり，時間的，空間的に個体が流動する．このような社会形態では，イルカのように，性成熟前からメスを近傍に維持しておくことは，将来の配偶者選択あるいは交尾機会において有利である．先述したように，第三者であるメスがオス間の社会的羽繕いを観察し，将来の配偶者を評価する間接的なシグナルとして利用している可能性もある．この仮説を飼育下で検証するためには，若鳥期に同性間と親和関係を形成したオスは，そうでないオスに比べ，メスからの接近を受けやすく，性成熟後につがいを形成しやすいかを調べる必要がある．

もう１つは，オス間の親和関係が，母仔やつがいと同様に社会的ストレスを低減する機能を持つ可能性である．親和的な他個体の存在によるストレス応答の軽減効果は社会的ストレス緩衝作用と呼ばれる（Kikusui et al., 2006; 菊水，2018）．長期的にグルココルチコイド（Glucocorticoid; GC）が高濃度で維持されると，当該個体に生理学的な不利益が生じる．例えば，免疫系の抑制（Cain & Cidlowski, 2017），オスにおいては精子形成異常（Whirledge & Cidlowski, 2010），海馬の神経新生の阻害（Gould & Tanapat, 1999）などが主に哺乳類において広く報告されており，鳥類でも類似の影響があると推察される．野生チンパンジーでは，親和関係にある個体と共にいるときに尿中GC代謝物の濃度が低く，集団間闘争の場面であっても親和関係にある個体が近傍にいる場合にはGCが上昇しない（Wittig et al., 2016）．ただしWittig et al. (2016)の研究では，血縁関係や性別組み合わせに関する詳細な議論がなされておらず，いずれの属性でも親和関係にあれば濃度低下が生じたと結論づけている．従って，親和関係を形成したオス間であって

も，優位個体と劣位個体とでGCの軽減効果に差があるかなど，さらなる検討の余地がある．一方で，生理機能を考える際には，表出されている行動を並行して記述する必要があることを忘れてはならない．集団飼育下ハシブトガラスのオス間では，チンパンジーでみられる闘争後親和交渉や，闘争援助が確認されていない．そのため，他の可能性を考える必要がある．例えば，第三者個体からの被攻撃頻度の低下である．この点は，集団飼育群の観察データや，本研究２の３個体同居中のデータから検証可能であろう．ただし，ハシブトガラスのオス間に闘争後親和交渉や闘争援助が生じる可能性も棄却できない．野生下の若鳥が群れを形成することには，餌資源の発見効率化に加え．資源獲得能力で勝る成鳥つがいへの対抗機能があるといわれている（宮澤・伊澤，2015）．例えば，研究２の親和組み合わせを新奇な成鳥個体やつがいと対峙させると，連携して攻撃交渉を行い，その後に親和交渉が増加するような現象がみられるかもしれない．

ハシブトガラスのオス間親和関係の機能については，取り組むべき課題が山積しているものの，以上に挙げた仮説は相互に排他的でなく，これらを丁寧に検証していくことはとても有効であり，ひいては同性間親和関係の進化を考察する上で重要な知見をもたらすと期待できる．

6-2　オス間親和関係の生理基盤

研究３では，親和関係を形成したオス間特異的に尿中 MT 濃度が上昇することを示した．特に，親和組み合わせでは，優位個体と劣位個体の双方で尿中 MT 濃度が上昇することが明らかになった．

研究４では，親和関係を形成した組み合わせにおいて，統制条件では優位と劣位の双方からの社会的羽繕いが生起していたが，阻害条件ではそれらの回数が激減した．それだけでなく，同じ組み合わせにおける阻害条件では，優位から劣位への攻撃回数が増加し，劣位が発する服従音声の回数も増加した．しかし，そのような阻害条件における攻撃と服従の増加は，親和関係を形成していない組み合わせにおいては生じなかった．これらの結果は，VT4受容体の阻害は，親和関係を形成した個体間特異的に影響を与えることを示す．その影響は，親和行動の生起のみを阻害するものではなかったことから，VT4受容体は親和行動の生起を促進する役割を担っている可能性は低い．VT4受容体の阻害が優位による攻撃と劣位による服従の両方を促進したことから，むしろ，優位の攻撃と劣位の服従をいずれも抑制する役割を担っている可能性が高い．研究４の結果は，これまで同性個体

による群れ形成やその促進要因としての攻撃抑制に関与すると考えられていたVT4受容体が（Goodson & Kingsbury, 2011），優位個体の攻撃と劣位個体の服従を共に抑制することで親和関係を促進させる機能をもつ可能性を示した．VT4受容体阻害による攻撃や服従の増加は，いかなるオスにおいても非特異的に生じるものではなく，親和関係を形成したオス間特異的に生じた事実は興味深い．この事実は，親和関係の形成に伴いVT4受容体の発現数が増加するなどの，神経回路レベルの可塑的変化が生じている可能性をも示唆する．

研究 3 および 4 は，親和関係の形成後の段階の生理基盤を一部明らかにしたが，現段階では形成過程の生理基盤は検証できていない．形成過程の生理基盤においても，MT および VT4 受容体の関与は想定されるが，それとは別のシステムが存在する可能性もある．

ここで再び研究 1 および 2 でみられた接近交渉や羽繕いの個体の優劣による非対称性，宮澤ら（2016）が報告した攻撃交渉の減少と社会的羽繕いの増加が交差的に生じるという先行知見に立ち返って考察する．これらの結果は，生理学的側面においても，優位個体の攻撃抑制と劣位個体の逃避抑制と，相手に接近し親和交渉を促進するという 2 つの要素が両立する可能性を示唆する．実際に，研究 3 および 4 の結果は，MT が親和行動の生起の促進の役割を持っており，VT4 受容体は優位の攻撃と劣位の服従をいずれも抑制する役割を担っていることを示唆し，先述の仮説を補強する．

6-2-1 オス間の反発的作用の抑制に関わる生理基盤

研究 4 において，VT4受容体が優位の攻撃と劣位の服従をいずれも抑制する役割を担っていることが示唆された．かつ，VT4受容体阻害による攻撃や服従の増加は，いかなるオスにおいても非特異的に生じるものではなく，親和関係を形成したオス間特異的に生じた．この事実は，親和関係の形成に伴いVT4受容体の発現数が増加するなどの，神経回路レベルの可塑的変化が生じている可能性を示唆する．

個体間の反発的作用を抑制する神経内分泌基盤として，哺乳類と鳥類において，BSTm および LS の VP/VT 産生ニューロンと V1a/VT4 受容体の関与が示唆されてきた．カエデチョウ（Goodson, 1998a）とトキワスズメ（Goodson, 1998b）では，先住者-侵入者テストにおいて，先住者である優位個体に対し侵入者である劣位個体が行う攻撃行動が，LS への VT 投与によって抑制され，VT4 受容体の阻害によって脱抑制し，攻撃行動が復活することが示されている．凝集性の高いキンカチョウでは，縄張り性で個体間が反発的なトキワ

スズメよりも，VT4 受容体の発現数が多い（Kelly et al., 2011）．メスと交尾経験のあるオスのキンカチョウでは，交尾に失敗したオスに比べ，BSTm の VT 発現神経細胞数が顕著に増加するという可塑性も報告されている（Goodson et al., 2009a）．同じくキンカチョウにおいて，より多くの同性個体と群れる行動が，LS，および BSTm の VT4 受容体の阻害によって減少する（Goodson & Kingsbury, 2011）．これら先行研究の知見と，研究 4 の結果は一致する．

研究 4 の結果の興味深い点は，VT4 受容体の阻害によって，攻撃行動あるいは服従行動のどちらか一方が個体の優劣にかかわらず増加したのではなく，個体の優劣に従ってその特徴的な行動がそれぞれ抑制されたことである．この結果と，ハシブトガラスの若鳥オスを対象に 2 個体対戦において免疫組織化学的検討を行なった研究の知見（Nishizawa et al., 2011）を踏まえると，反発的作用の抑制の機構を，優位個体と劣位個体それぞれに関して，ある程度予測可能である．Nishizawa et al.（2011）は，2 個体対戦で優劣関係を形成したハシブトガラスの若鳥オスを用い，既知の優位個体，既知の劣位個体，未知個体と対戦させた 3 群に対し，大脳全域における最初期遺伝子の産生タンパクである ZENK の発現量に対する，個体の優劣カテゴリーと表出した攻撃・服従行動の頻度との相関解析を行なった．その結果，優位個体の攻撃と LS の外側および背側領域，劣位個体の服従と BSTm の ZENK 反応との正の相関が見られた．対面を長期に繰り返すことによって，VT 産生ニューロンと VT 受容体を介した攻撃・服従行動の抑制機構が，優位個体では LS，劣位個体では BSTm において駆動するのかもしれない．この予測の検証には，VT4 受容体の阻害薬および作動薬の局所投与の効果を調べることが有効であろう．一つは，攻撃交渉の頻度が減弱しているオス 2 個体を対象に，優位個体の LS，劣位個体の BSTm に VT4 受容体阻害薬を局所投与し，優位個体の攻撃と劣位個体の服従が増加するかを調べる．もう一つは，攻撃交渉が高頻度で生起する過程にあるオス 2 個体を対象に，同様の領域に対し VT4 受容体作動薬を投与することで，優位個体の攻撃と劣位個体の服従の減少が促進されるかを調べる．これら 2 つの局所投与実験によって，Nishizawa et al.（2011）が示した，オス間交渉における反発的作用の強い初期の段階の神経基盤と，次第に反発的作用が弱まる段階のそれとを，関与するペプチドを明らかにしながら結ぶことができる．

6-2-2 オス間の親和行動の促進に関わる生理基盤

研究 3 において，尿中MT濃度は，3 個体同居による親和関係の形成に伴って上昇し

た．この上昇は，優位個体と劣位個体の双方で生じ，両者の濃度上昇には差がなかった．３個体同居を介して親和関係が形成されなかった組み合わせでは，尿中MT濃度の変化はみられなかった．これらの結果は，オス間の親和関係の形成は，優位個体と劣位個体の双方で末梢MT濃度の上昇を伴うことを示唆する．

キンカチョウを対象とした脳内MT受容体の発現量計測およびOT拮抗薬投与を用いた研究によって，MTは同種他個体に対する非攻撃的な接近行動を促進する機能を担っていることが示唆されていたが（Goodson et al., 2009b），本研究３によって，繁殖以外の文脈においても，MTが個体間の親和関係の形成に寄与する可能性がさらに補強された．

親和行動は，非攻撃的な身体接触を伴う社会行動である．Okabe et al. (2015）は，ラットへの撫で刺激によって，PVN内側部のFos/OT産生ニューロン数が増加することを見出している．Yu et al. (2022）は，マウスに撫で刺激を加えると，PAGのTac1産生ニューロンがPVNに投射し，OT産生ニューロンを活性化させること，および，このTac1産生ニューロンを刺激すると他個体との親和行動が促進されることを示した．

研究３は，ハシブトガラスのオス間において，親和関係が安定的に形成された段階でMT濃度が上昇していることを示したが，形成過程のMTにまつわる生理基盤は明らかにできていない．今後，採取済みの３個体同居中の尿を用い，MT濃度が形成過程のいずれの段階で上昇するのかを調べることが有効である．しかし，末梢のMT代謝物の検討のみでは，中枢における作用機序を精査することができない．PVNのMT産生細胞から分泌されたMTは，近接する第三脳室に至り，CSFを経由してLSやBSTmに対し，攻撃や服従を抑制するシステムを増強している可能性がある．この予測の検証には，MT受容体の阻害薬および作動薬の局所投与の効果を調べることが有効であろう．一つは，攻撃交渉の頻度が減弱しているオス２個体を対象に，優位個体のLS，劣位個体のBSTmにMT受容体作動薬を局所投与し，社会的羽繕いが増加するかを調べる．もう一つは，社会的羽繕いを安定的に表出するようになっているオス２個体を対象に，同様の領域に対しMT受容体阻害薬を投与することで，社会的羽繕いが減少するかを調べる．この２つの局所投与実験によって，中枢におけるMTの機能を精査することができる．

6-3　今後の検証課題と展望

本節では，本博士論文研究を通して残された課題あるいは新たに浮上した課題，および，それらの解決に向けたアプローチを考察する．その上で，カラスをモデルとしたオス間親

和関係研究の今後の展開が，ヒトを含めた動物の心理・行動とその生理基盤の理解にどのように貢献するかについて展望する．

6-3-1　今後の検証課題

研究１では，オス間の親和関係の形成が，優位個体と劣位個体のいずれが主導的な役割を果たしているのかまでは明らかにできなかった．これを明らかにするためには，群れ内の個体の行動を常時正確に記録する必要がある．全方位型カメラによる記録などを導入することによって，飼育ケージ内の個体の行動を漏らすことなく記録することで，接近行動の回数，接近に伴う攻撃，社会的羽繕い，および服従音声などのオス間社会交渉に関する縦断的データを取得することができる．それらのデータをもとに縦断比較解析を行うことで，オス間親和関係の形成に優位と劣位のどのような行動変化が伴っているのかを明らかにすることができる．

研究２においては，オス間親和関係の形成に伴う，攻撃交渉の消失や社会的羽繕いの増加など，研究１に比べ，より詳細な行動のレベルで検証を行った．しかし，上位と中位にも親和関係が形成されたという予想外の事実，そして，中位と下位には形成されなかったという事実は，オス間親和関係の促進要因が３個体同居それだけでは説明できないことを意味しており，その要因は未解明のまま残った．オス間親和関係の促進要因をさらに明らかにするためには，３個体同居期間中，いずれの個体間でいかなる社会行動が生じながら，接近状態が維持されやすい，あるいは維持されにくい関係が構築されていくのかという，時間分解能を高めた縦断的な分析が必要である．さらに言えば，研究２は，３個体同居という実験環境によってオス間の親和関係が形成されることを示したものであるが，飼育個体数の制約ゆえに，２個体同居によって親和関係が生じないのか否かという比較検証まではできていない．同居期間を通した個体間の行動の変化を縦断的に分析し，２個体と３個体で比較することで，オス間の親和関係の形成における促進および阻害要因をより詳細な行動レベルで明らかにすることが今後必要である．

社会生態研究と実験研究をつなぐためには，研究１と研究２を接続する展開も必要である．本研究１では，群れ内の２個体間で生じた行動を対象としたデータ記録を行ってきたが，本研究２の結果を踏まえると，それを３個体以上に拡張する必要がある．研究１において，記録対象となっていた２個体間の交渉が，近傍にいる第３者個体の存在や行動が影響していた可能性や，逆に，当該２個体の交渉が，近傍の個体の行動に影響を与えていた

可能性がある．全方位型カメラによる記録を導入することで，広範囲にいる複数個体の行動を同時に記録することができる．それによって，群れ内における個体の順位構造を同定しながら，局所空間的に生じる 3 個体以上の交渉を記録し，親和関係形成に至ったオス 2 個体とその近傍個体の有無など，社会行動とそれが生起した状況も含めた，縦断的な分析が可能になる．このようなアプローチによって，3 個体同居という実験環境で生じた現象が，群れという社会生態環境で生じることを確認することで，群れ内においてオス同士が親和関係を形成することの社会戦略的機能の解明など，進化生態学的な研究へと接続することができる．

研究 3 および研究 4 では，末梢投与を用いたため，MT や VT の生理的機能に関する検証課題が残った．研究 3 では，親和関係を形成したオス間組み合わせにおいて MT 濃度が上昇していることを示したが，親和関係の形成過程において MT がどのように変化するのかという経時的過程については明らかにできていない．この点は，3 個体同居中の異なる期間の尿をサンプリングし，MT 濃度の変化を調べることで明らかにすることでできる．しかし，末梢の MT 代謝を用いた検証だけでは，中枢における MT の生理機能を理解するには限界がある．PVN から放出された MT は，LS や BSTm へと作用することで攻撃や服従を抑制し，親和関係形成に関与している可能性がある．これを検証するためには，MT 受容体の阻害薬および作動薬の脳内局所投与の効果を調べることが有効である．これらの部位への MT 受容体作動薬の局所投与がオス 2 個体間の社会的羽繕いの増加を引き起こすか，さらには，MT 受容体阻害薬の局所投与が社会的羽繕いを減少させるかを調べることで，中枢における MT の生理機能の理解に迫ることができる．研究 4 では，VT4 受容体が優位個体の攻撃と劣位個体の服従を抑制する機能を担っている可能性を示したが，研究 3 と同様に，中枢における生理機能を明らかにしたとは言えない．LS および BSTm を対象として，VT4 受容体作動薬の局所投与が，優位個体の攻撃や劣位個体の服従を減少させ，逆に，VT4 受容体阻害薬の局所投与が，優位個体の攻撃や劣位個体の服従を増加させるかを調べることが有効であろう．このようなさらなる検証によって，オス間交渉において，反発的作用の強い初期段階とそれが減弱していく段階での VT4 の中枢生理機能を明らかにすることができる．

研究 1 ～ 4 の結果は，反発的作用が内在するオス同士が，攻撃や服従を抑制し，互いの接近を維持するという，本論文冒頭で提示した親和関係の行動・生理基盤の仮説をいずれも支持する，あるいは棄却しないものであった．上述した社会行動の詳細な分析や VT／

MT の中枢機能のさらなる検証が必要ではあるものの，この仮説を軸としてオス間の親和関係の形成メカニズムを調べていくことは，攻撃や服従の抑制と親和行動の促進という行動の頻度増減という視点のみで記述されてきたオス間の親和関係を，個体間距離という視点から理解する新たな切り口となるかもしれない．

それを支持する事実として，研究 4 において VT4 受容体阻害が攻撃および服従を生起させた影響が親和関係を形成したオス間のみに生じたことがある．親和関係は，本来であれば攻撃や服従が強く表出される接近距離を互いに維持することによってはじめて成立する．そのような関係を形成した，すなわち互いに接近状態を維持しているオス同士では，VT4 受容体阻害が攻撃と服従を生起させ，互いに接近していない非親和関係にあるオス同士ではそのような影響はみられなかった．このことは，VT4 受容体が，単に攻撃や服従を抑制しているのではなく，個体間距離が接近することで惹起される攻撃や服従への距離特異的な作用を担っていると解釈することができる．

複数個体が恒常的に同じ空間を利用し，個体間に優劣順位などの様々な関係が形成されている動物種では，個体の移動に伴って個体間距離が動的に伸縮変化するため，各個体は，接近する相手との関係に応じて，その空間に留まるか移動するかの意思決定にしばしば迫られる．このような他個体との距離に基づく行動調節は，例えば，生理学者 Cannon(1915)が“fight-or-flight”と表現し，天敵などの恐怖刺激の接近に対する個体の反応が生起しやすい空間範囲（Range）としてその重要性が指摘されている．ヒトには，他者が近づくことで不快情動が惹起される一定の傍身体空間の範囲(Personal space)があり，個体間の距離が動的な個体間相互作用の重要な要因になっていることが，古くから指摘されている(Hall, 1966; Sommer, 1969; Hayduk, 1983)．近年では，他者の接近に対する反応が，Amygdala などの脳領域を基盤としていることも明らかになっている(Kennedy et al., 2009)．さらに，画像技術を用いた近年の実験研究では，接近してくる相手の表情が怒り顔の場合には，同じ相手が笑顔やニュートラル顔で接近してくる場合に比べ，被験者のパーソナルスペースが広がることが判明している（Cartaud et al., 2020; Ruggiero et al., 2017）．パーソナルスペースが相手の表情によって変化するということは，個体同士が動的に相互作用する事態において，個体間距離は固定されたものではなく，同一の相手であっても文脈によって柔軟に変化することや，相手との関係性によって変化することを示している．Amygdala を実験的に損傷したアカゲザル（*M. mulatto*)を対象とした，実験ケージ内での 2 個体間の社会交渉を調べた研究もある(Emery et al., 2001)．Emery らは個体間距離にも着目してお

り，非損傷個体間に比べ，Amygdala 損傷個体は非損傷個体に対して近い距離をとることが報告されている．この研究結果は，ヒトにおける Amygdala 損傷者のパーソナルスペースが顕著に狭いことと類似するものである．ヒトの足元にタランチュラを段階的に近づけると，Amygdala，BNST，PAG が賦活する（Mobbs et al., 2010）．

このような生理心理学あるいは社会心理学を土台として展開されてきた研究知見を鑑みると，個体間距離という視点それ自体はもちろん新しいものではない．しかしながら，従来，攻撃や服従の増減という視点で記述されてきた親和関係に，個体間距離という視点を導入することは，行動学的な記述のレベルだけでなく，生理基盤のレベルでも，その理解を深める可能性を秘めている．そのような新たな視点に立って，VT および MT の中枢生理作用を理解することで，攻撃や服従そのものの亢進や抑制の生理基盤と，親和関係形成にともなうそれらの生理基盤との共通性や相違性の解明へと発展していくことが期待される．

6-3-2　社会生態学的な視点からみた親和関係におけるカラスと他種との比較

本博士論文研究では，オス間の戦略的な親和関係の行動・生理基盤を調べるモデルとして，鳥類カラスを対象とした．オス間において優劣関係と戦略的な親和関係が形成されることが明らかになっているのはチンパンジーはじめとする霊長類である．ただし，カラスとチンパンジーにおける戦略的なオス間親和関係を単なるアナロジーとして捉えるべきではない．カラスの社会生態には霊長類とは異なる点がいくつかある．

カラスは，成員がゆるやかに固定された離合集散型社会と呼ばれる社会生態をもつ．生後３～５年で性成熟するが，性成熟前あるいは配偶相手を獲得していない若鳥や非つがい個体は，縄張りをもたず群れを形成し生活する．性成熟後，配偶相手を獲得した個体は，一夫一妻のつがいとして，縄張りをもって繁殖する．春～夏の繁殖期以外ではつがい個体も若鳥の群れと採餌やねぐらを共有する．

第１章でも概説したように，カラスの非繁殖若鳥が形成する離合集散型社会は，広域的には固定した成員が局所的に集散を繰り返す流動性の高い社会形態である．霊長類の多くの種の社会形態も離合集散型であるが，その成員の流動性はそれほど高くない．例えばチンパンジーは，１位オスを中心とした複雄複雌の凝集性の高い群れを形成し，他の群れ個体に対する排他性は非常に強いため，個体の流出入は恒常的に生じるものではなく，群れの流動性はカラス類に比べるとそれほど高くないように思われる．

カラスは性成熟後，生涯的一夫一妻の繁殖システムをもち，ヒヒやマカク，チンパンジーにみられる複雄複雌の繁殖システムとは異なる．群れ社会の流動性の高さの違いも踏まえると，オス間親和関係を形成するという共通性があるにせよ，カラスの社会生態は，ヒヒやマカク，チンパンジーとは大きく異なるとみなすべきであろう．生涯的一夫一妻や高い流動性をもつ社会などは，むしろ私たちヒトとの共通性の方が高いようにすら思われる．そのような社会生態学的な共通性に着目すれば，カラスは，独身オスによる親和関係の社会戦略が長期的な一夫一妻つがいの形成の成否に与える影響や，強い親和関係にあるつがい個体同士の子育てをはじめとする協力性など，他の霊長類あるいは哺乳類では代替できない側面を検証することができ，私たちヒトの親和関係の行動・生理基盤の解明に貢献する可能性を秘めている．

もちろん，カラス研究で得られた知見を，ヒトに当てはめることには慎重であるべきであろう．社会生態学的な要素をみても，カラスとヒトには様々な差異がある．ヒトでは血縁個体間の親和関係が生涯的に強固に維持されるが（Rodseth et al., 1991），カラスにおいて血縁個体間の結びつきを示す報告はなされていない．さらには，カラスではメス間の交渉頻度が少ないが，対照的に，ヒトでは男性同士のみならず女性同士でも親和関係を形成するという点も大きな違いである．このような血縁個体間やメス同士の結びつきは，カラスを対象とした研究モデルでは検証できない．これらのヒトの社会形態上の特徴は，カラスよりはむしろ，重層的な血縁関係の形成・維持や，非繁殖メス間や非繁殖オスと非繁殖メスの複数個体間交渉の存在が報告されているハイイロガン（*Anser anser*, Scheiber et al., 2013）などをモデルとすることが有用であろう．

ここまで述べたように，カラスは，非繁殖期の非血縁オス間の親和関係，その後の生涯的一夫一妻の行動・生理基盤を生活史の枠組みで理解するための有用なモデルである．一方で，ヒトとカラスの社会との相違点もあり，一部の社会生態学的特徴については，他種をモデルとした研究が求められる．これらの研究を推進することで，私たちヒト社会における個体間関係の行動・生理基盤の普遍性，およびユニークな点の理解へとつながることが期待される．

6-4　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

最後に，本博士論文が明らかにした鳥類カラスにおけるオス間の親和関係の形成と，その生理基盤としての OT/VP 系の進化について考察することで，今後の展望を提示したい．

オス間の戦略的な親和関係が進化する社会生態学的な要因は，血縁や年齢，性別などが異なる個体から構成される社会であると考えられる．そのような社会生態では，個体は自身と相手との関係性だけでなく，第三者間の関係までも踏まえた行動調節が求められる．時に応じて親和関係の形成と解消を繰り返すオス間の連合・同盟は，そのような社会環境下における資源獲得のための戦略として，それを支える認知機能と共に進化してきたと考えられている（マキャベリ的知性仮説; Byrne & Whiten, 1988; Whiten & Byrne, 1997; de Waal & Tyack, 2003）．霊長類研究を端緒として見出されたオス間の戦略的な親和関係は，イルカなどの他の哺乳類でも見出されているだけではなく，本研究のように，哺乳類とは系統発生の異なる鳥類カラスにおいても見出されている（Emery & Clayton, 2004; 伊澤, 2008）．このことは，オス間の親和関係が，上述のような社会生態要因によって，系統発生を超えて独立に進化することを強く示唆する．

その一方で，OT/VP 系が，オス間の親和関係，あるいは上述のような複雑な社会生態と結びついて最初に進化したとは考えにくい．なぜなら，OT/VP 系は，哺乳類や鳥類の先行研究によって，母子や一夫一妻つがいという親和関係の生理基盤であることが示されており，さらには，それらの先行研究が対象としているプレーリーハタネズミなどの動物種は上述のような社会生態を必ずしももっていないからである．OT/VP 系の個体間親和機能は，オス間の親和関係ではなく，母仔関係や一夫一妻つがい関係という繁殖と結びついた社会生態要因によって最初に進化したと考えられる．では，母仔関係と一夫一妻つがい関係のいずれの要因が OT/VP 系の親和機能を進化させたのだろうか．

哺乳類を対象に考えると，OT/VP 系による個体間親和機能の進化的起源は，おそらく母仔関係であろう．哺乳類における一夫一妻の種は 3 〜 9 %（Kleiman, 1977; Lucas & Clutton-Brock, 2013）と，ごく少数である．それゆえ，哺乳類においては，OT/VP 系は，先ず，母仔関係と結びついて進化した可能性が高い．プレーリーハタネズミやテナガザル属のように一夫一妻が進化した種においては, 母仔関係を下地とした OT/VP 系の機能が, オスとメスのつがい関係にも機能するようになったのかもしれない．この可能性は，チンパンジーやヒヒの社会生態からも部分的に裏付けられる．チンパンジーやヒヒは，オス間の戦略的な親和関係である連合・同盟を形成するが，一夫一妻ではない．チンパンジーやヒヒの連合・同盟に OT/VP 系が関与しているかは不明であるが, 本研究と同様に OT/VP 系が関与しているならば，OT/VP 系によるオス間親和関係は，一夫一妻という生態学的な要因がなくとも進化する可能性を支持する．したがって，哺乳類に対象を絞るならば，

OT/VP 系の個体間親和機能は，母仔関係という生態要因と結びついて進化した可能性が高いように思われる．

鳥類では，哺乳類とは対照的に，一夫一妻の繁殖システムをとる種が全体の約 80%を占める（Cockburn, 2006）．このことは，上述の哺乳類についての考察とは異なり，鳥類における OT/VP 系の個体間親和機能が一夫一妻の社会生態と結びついて進化した可能性がある．しかし，一夫一妻は子育てを中核とする繁殖形態であるため，母あるいは父と子の絆形成，すなわち母子関係という生態要因が介在している可能性を考える必要がある．それゆえ，鳥類においては，OT/VP 系の個体間親和機能が，一夫一妻と母子関係のいずれと結びついて進化したかを推察することは現時点では困難である．

推察を困難にしている理由の 1 つとして，鳥類の母子関係における絆形成とその生理学的基盤に関する研究が進んでいないことがある. 哺乳類の母仔間にみられるような, OT 系を介した愛着行動のポジティブ・ループによる絆形成がなされているかは不明である．これまでのごく限られた鳥類の母子関係の研究は，早成性（Precocity）鳥類の母親個体のみを対象としてきたため，ヒナから母親への愛着行動とその生理基盤の知見は，刷り込み学習における記憶形成とその神経基盤に関するものしかなく，未開拓の研究領域である．母子関係における絆形成の行動・生理基盤を理解する上で重要となる早成性と晩成性（Altricity）の種間比較も行われていない（Scheiber et al., 2017）．ヒナが未熟な状態で出生する晩成性と，比較的発達した状態で出生する早成性とでは，ヒナを保護する必要性の程度や，絆形成を主導するのが母か，子かという点で異なる可能性がある．

この点に関しては，哺乳類にも同じことが言える．哺乳類では，げっ歯類を対象に母仔関係とその生理基盤の知見が膨大に蓄積されてきたが，げっ歯類の多くは晩成性であるため，特に生理基盤に関しては母仔関係の理解が偏っているとも言える（Scheiber et al., 2017）. 興味深いのは，生活空間と出生時の状態に並行進化現象がみられることである. 海棲哺乳類は全て早成性であり，例外がない．淡水棲の種も早成性の傾向が高い．これは，体の濡れた母親個体が仔に授乳するときに仔の体温が低下しないための適応かもしれない. 鳥類においても，早成性の多くは水鳥で，晩成性の多くは陸鳥であり樹上で繁殖するものが多い．水生の種においては浸透圧調節を担う VP 系などの制御システムが重要であることから（Ortiz, 2001），OT と VP の機能分化の進化プロセスを考える上でも，生活空間で比較する視点は重要な意味を持つであろう．ゆえに，今後は哺乳類においても特にその生理基盤に関して，海棲哺乳類や，淡水棲の例えばヌートリア（*Myocastor coypus*）のよう

な早成性の種を対象とした研究が今後必要であろう．

以上で考察してきたように，OT/VP 系の個体間親和機能の進化には，哺乳類においては母仔関係，鳥類においては一夫一妻のつがい関係，異なる生態学的要因が駆動力となった可能性が考えられる．母仔もつがいも，特定の相手個体と強い親和的な結びつきを形成する点で共通している．オス間の連合・同盟も，群れにおいて，個体が特定の相手と結びつきを形成する点で類似している．母仔やつがいの生理学的基盤としての OT/VP 系は，複雑な社会生態におけるオス間の親和関係にも有効であり，副次的に機能したというシナリオは十分に考えられる．ただし，ここで注意が必要なのは，連合・同盟が，行動レベルで，母仔やつがいと大きく異なる点があるということである．それは，母仔やつがいは長期に解消されないのに対して，戦略的な親和関係であるオス間の連合・同盟は形成と解消を繰り返す点である．時に応じて解消し，他個体と親和関係を新たに形成するという柔軟性が求められることを踏まえると，母仔やつがいのように親和交渉が当該個体にとって強い強化効果を持つことは，むしろ柔軟性を阻害する．それゆえ，オス間の連合・同盟の生理学的基盤は，OT/VP 系を含む点で母仔や一夫一妻と共通しているかもしれないが，一夫一妻のプレーリーハタネズミで報告されているような報酬系のはたらきは低いなどの点で異なる可能性がある．この可能性は，プレーリーハタネズミにおける季節依存性のメス間親和関係に報酬系が関与しないという近年の報告からも支持される (Lee & Beery, 2021)．

本研究を端緒として，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の間にある行動・生理基盤の共通性と相違性を明らかにし，哺乳類との比較研究へと発展させることで，ヒトを含む動物の社会における個体間親和関係の行動・生理基盤と社会生態との進化的な関係の理解へとつながることが期待される．ひいては，私たちヒト社会の基礎である同性間の親和関係の心理・生物学的な理解へと接続する研究へと発展させていきたい．

第7章　　引用文献

Absil, P., Papello, M., Viglietti-Panzica, C., Balthazart, J., & Panzica, G. (2002). The medial preoptic nucleus receives vasotocinergic inputs in male quail: a tract-tracing and immunocytochemical study. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, *24*, 27-39.

Amico, J. A., Ulbrecht, J. S., & Robinson, A. G. (1987). Clearance studies of oxytocin in humans using radioimmunoassay measurements of the hormone in plasma and urine. *The Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, *64*, 340-345.

Anacker, A. M. J., & Beery, A. K. (2013). Life in groups: the roles of oxytocin in mammalian sociality. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *7*, 185.

Aragona, B. J., & Wang, Z. (2004). The prairie vole (*Microtus ochrogaster*): an animal model for behavioral neuroendocrine research on pair bonding. *ILAR Journal*, *45*, 35-45.

Aureli, F., Cords, M., & van Schaik, C. P. (2002). Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. *Animal Behaviour*, *64*, 325-343.

Aureli, F., & de Waal, F. B. M. (2000). *Natural conflict resolution*. Berkeley, CA: University of California Press.

Axelrod, R., & Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *Science*, *211*, 1390-1396.

Bales, K. L., Ardekani, C. S., Baxter, A., Karaskiewicz, C. L., Kuske, J. X., Lau, A. R., Savidge, L. E., Sayler, K. R., & Witczak, L. R. (2021). What is pair bond? *Hormones and Behavior*, *136*, 165062.

Barberis, C., & Tribollet, E. (1996). Vasopressin and oxytocin receptors in the central

nervous system. *Critical Reviews in Neurobiology*, *10*, 119-154.

Barton, R. (1985). Grooming site preferences in primates and their functional implications. *International Journal of Primatology*, *6*, 519-532.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*, 1-48.

Beery, A. K. (2019). Frank Beach award winner: Neuroendocrinology of group living. *Hormones and Behavior*, *107*, 67-75.

Black, J. M. (1996). *Partnerships in birds: the study of monogamy: the study of monogamy*. London: Oxford University Press.

Bolhuis, J. J., Fitzgerald, R. E., Dijk, D. J., & Koolhaas, J. M. (1984). The corticomedial amygdala and learning in an agonistic situation in the rat. *Physiology & Behavior*, *32*, 575-579.

Brockway, B. F. (1964). Ethological studies of the budgerigar: Reproductive behavior. *Behaviour*, *23*, 294-324.

Brown, J. L. (1983). Cooperation: a biologist's dilemma. *Advances in the Study of Behavior*, *13*, 1-37.

Byrne, R. W., & Whiten, A. (Eds.). (1988). *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. London: Oxford University Press.

Cain, D. W., & Cidlowski, J. A. (2017). Immune regulation by glucocorticoids. *Nature*

Reviews Immunology, *17*, 233-247.

Cannon, W. B. (1915). *Bodily changes in pain, hunger, fear, and rage*. New York: Appleton-Century-Crofts.

Caro, T. (1994). *Cheetahs of the Serengeti plains*. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Cartaud, A., Ott, L., Iachini, T., Honoré, J., & Coello, Y. (2020). The influence of facial expression at perceptual threshold on electrodermal activity and social comfort distance. *Psychophysiology*, *57*, 1-13.

Carter, C. S., DeVries, A. C., & Getz, L. L. (1995). Physiological substrates of mammalian monogamy: the prairie vole model. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *19*, 303-314.

Chagnon, N. A. (1988). Life histories, blood revenge, and warfare in a tribal population. *Science*, *239*, 985–992.

Chokchaloemwong, D., Prakobsaeng, N., Sartsoongnoen, N., Kosonsiriluk, S., El Halawani, M., & Chaiseha, Y. (2013). Mesotocin and maternal care of chicks in native Thai hens (*Gallus domesticus*). *Hormones and Behavior*, *64*, 53-69.

Choleris, E., Gustafsson, J. A., Korach, K. S., Muglia, L. J., Pfaff, D. W., & Ogawa, S. (2003). An estrogen-dependent four-gene micronet regulating social recognition: a study with oxytocin and estrogen receptor-alpha and-beta knockout mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *100*, 6192-6197.

Clutton-Brock, T. H., & Paker, G. A. (1995). Punishment in animal societies. *Nature*, *373*, 209-215.

Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*, 1375-1383.

Connor, R. C., Heithaus, R. M., & Barre, L. M. (1999). Superalliance of bottlenose dolphins. *Nature*, *391*, 571-572.

Connor, R. C., Smolker, R. A., & Richards, A. F. (1992). Two levels of alliance formation among male bottleneck dolphins (*Tursiops sp.*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *89*, 987-990.

Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., & Read, A. J. (2000). The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society. In Mann, J., Connor, R. C., Tyack, P. L., and Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales* (pp. 91-126). Chicago, IL: University of Chicago Press.

Compaan, J. C., Bujis, R. M., Pool, C. W., De Ruiter, A. J., & Koolhaas, J. M. (1993). Differential lateral septal vasopressin innervation in aggressive and nonaggressive male mice. *Brain Research Bulletin*, *30*, 1-6.

Coolen, L. M., & Wood, R. I. (1998). Bidirectional connections of the medial amygdaloid nucleus in the Syrian hamster brain: simultaneous anterograde and retrograde tract tracing. *The Journal of Comparative Neurology*, *399*, 189-209.

Cowlishaw, G., & Dunbar, R. I. (1991). Dominance rank and mating success in male primates. *Animal Behaviour*, *41*, 1045-1056.

Creel, S. R., & Creel, N. M. (1991). Energetics, reproductive suppression, and obligate communal breeding in carnivores. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *28*, 263-270.

Crisp, R. J., Brent, L. J. N., & Carter, G. G. (2021). Social dominance and cooperation in female vampire bats. *Royal Society open science*, *8*, 210266.

Crockford, C., Wittig, R. M., Langergraber, K., Ziegler, T. E., Zuberbühler, K., & Deschner, T. (2013). Urinary oxytocin and social bonding in related and unrelated wild chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*, 20122765.

Cushing, B. S., Martin, J. O., Young, L.J., & Carter, C. S. (2001). The effects of peptides on partner preference formation are predicted by habitat in prairie voles. *Hormones and Behavior*, *39*, 48-58.

Da, Costa, A. P. C., Guevara-Guzman, R. G., Ohkura, S., Goode, J.A., & Kendrick, K. M. (1996). The role of oxytocin release in the paraventricular nucleus in the control of maternal behaviour in the sheep. *Journal of Neuroendocrinology*, *8*, 163-177.

DeVries, A. C., Glasper, E. R., & Detillion, C. E. (2003). Social modulation of stress responses. *Physiology & Behavior*, *79*, 399-407.

De Vries, G. J., & Buijs, R. M. (1983). The origin of the vasopressinergic and oxytocinergic innervation of the rat brain with special reference to the lateral septum. *Brain Research*, *273*, 307-317.

De Vries, G. J., & Panzica, G. C. (2006). Sexual differentiation of central vasopressin and vasotocin systems in vertebrates: different mechanisms, similar endpoints. *Neuroscience*, *138*, 947-955.

de Waal, F. B. M. (1982). *Chimpanzee Politics: Power and sex among apes*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

de Waal, F. B. M., & Tyack, P. L. (Eds.). (2003). *Animal social complexity*. Cambridge, CA: Harvard University Press.

Dong, H. W., & Swanson, L. W. (2004a). Organization of axonal projections from the anterolateral area of the bed nuclei of the stria terminalis. *The Journal of Comparative Neurology*, *468*, 277-298.

Dong, H. W., & Swanson, L. W. (2004b). Projections from bed nuclei of the stria terminalis, posterior division: implications for cerebral hemisphere regulation of defensive and reproductive behaviors. *The Journal of Comparative Neurology*, *471*, 396-433.

Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour*, *125*, 3-4.

Emery, N. J., Capitanio, J. P., Mason, W. A., Machado, C. J., Mendoza, S. P., & Amaral, D. G. (2001). The effects of bilateral lesions of the amygdala on dyadic social interactions in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behavioral Neuroscience*, *115*, 515-544.

Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004). The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, *306*, 1903–1907.

Emery, N. J. & Clayton, N. S. (2009a). Comparative social cognition. *Annual Review of Psychology*, *60*, 87-113.

Emery, N. J. & Clayton, N. S. (2009b). Tool use and physical cognition in birds and mammals. *Current Opinion in Neurobiology*, *19*, 27-33.

Emery, N. J., Seed, A. M., von Bayern, A. M. P., & Clayton, N. S. (2007). Cognitive

adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transaction of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*, 489-505.

Enquist, M., & Leimar, O. (1990). The evolution of fatal fighting. *Animal Behaviour, 39*, 1-9.

Fentress, J. C., & Ryon, J. (1987). *A multidimensional approach to agonistic behavior in wolves*. In Frank, H. (Ed.) *Man and wolf: advances, issues and problems in captive wolf research* (pp. 253–273), Dordrecht: Dr W. Junk Publisher.

Finlayson, R., & Symons, C. (1961). Arteriosclerosis in wild animals in captivity. *Proceedings of the Royal Society of Medicine*, *54*, 973.

Fox, J., & Weisberg, S. (2011). *An {R} Companion to Applied Regression, 2nd ed*. Thousand Oaks: Sage.

Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2010). Do ravens show consolation? Response to distresses others. *PLoS ONE*, *5*, e10605.

Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2012). Reciprocity of agonistic support in ravens. *Animal Behaviour*, *83*, 171-177.

Fridolfsson, A. K., & Ellegren, H. (1999). A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology*, *30*, 116-121.

Furuichi, T. (2011). Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. *Evolutionary Anthropology*, *20*, 131-142.

Gasthuys, E., Montesinos, A., Caekebeke, N., Devreese, M., De Baere, S. D., Ardiaca, M., Paepe, D., Croubels, S., & Antonissen, G. (2019). Comparative physiology of glomerular filtration rate by plasma clearance of exogenous creatinine and exo-iohexol in six different avian species. *Scientific Reports*, *9*, 19699.

Goodson, J. L. (1998a). Territorial aggression and dawn song are modulated by septal vasotocin and vasoactive intestinal polypeptide in male field sparrows (*Spizella pusilla*). *Hormones and Behavior*, *34*, 67-77.

Goodson, J. L. (1998b). Vasotocin and vasoactive intestinal polypeptide modulate aggression in a territorial songbird, the violet-eared waxbill (*Estrilididae: Uraeginthus granatina*). *General and Comparative Endocrinology*, *111*, 233-244.

Goodson, J. L., & Bass, A. H. (2000). Forebrain peptides modulate sexually polymorphic vocal circuitry. *Nature*, *403*, 769-72.

Goodson, J. L., & Evans, A. K. (2004). Neural responses to territorial challenge and nonsocial stress in male song sparrows: segregation, integration, and modulation by a vasopressin V1 antagonist. *Hormones and Behavior*, *46*, 371-381.

Goodson, J. L., Evans, A. K., & Soma, K. K. (2005). Neural responses to aggressive challenge correlate with behavior in nonbreeding sparrows. *Neuroreport*, *16*, 1719-1723.

Goodson, J. L., Evans, A. K., & Wang, Y., (2006). Neuropeptide binding reflects convergent and divergent evolution in species-typical group sizes. *Hormones and Behavior*, *50*, 223-236.

Goodson, J. L., Kelly, A. M., & Kingsbury, M. A. (2012). Evolving nonapeptide mechanisms f gregariousness and social diversity in birds. *Hormones and Behavior, 61*, 239-250.

Goodson, J. L., & Kingsbury, M. A. (2011). Nonapeptides and he evolution of social group sizes in birds. *Frontiers in Neuroanatomy*, *5*, 13.

Goodson, J. L., Kabelik, D., & Schrock, S. E. (2009a). Dynamic neuromodulation of aggression by vasotocin: influence of social context and social phenotype in territorial songbirds. *Biology Letters*, *5*, 554-556.

Goodson, J. L., Schrock, S. E., Klatt, J. D., Kabelik, D., & Kingsbury, M. A. (2009b). Mesotocin and nonapeptide receptors promote estrildid flocking behavior. *Science, 325*, 862–866.

Goodson, J. L., & Wang, Y. (2006). Valence-sensitive neurons exhibit divergent functional profiles in gregarious and asocial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 103, 17013-17017.*

Goodwin, D. (1986). *Crows of the World*. (2nd ed.) London: British Museum (Natural History).

Gould, E., & Tanapat, P. (1999). Stress and hippocampal neurogenesis. *Biological Psychiatry*, *46*, 1472–1479.

Grafen, A. (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, *144*, 517-546.

Grozhik, A. V., Horoszko, C. P., Horton, B. M., Hu, Y., Voisin, D. A., & Maney, D. L. (2014). Hormonal regulation of vasotocin receptor mRNA in a seasonally breeding

songbird. *Hormones and Behavior*, *65*, 254–263.

Hall, E. T. (1966). *The hidden dimension*. Garden City: Doubleday.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. i/ii. *Journal of Theoretical Biology*, *7*, 1–52.

Harcourt, A., & de Waal, F. B. M. (1992). *Coalitions and alliances in humans and other animals*. Oxford: Oxford Science Publications.

Harrison, C. J. O. (1965). Allopreening as agonistic behaviour. *Behaviour*, *24*, 161- 207.

Hart, B. L., Hart, L. A., Mooring, M. S., & Olubayo, R. (1992). Biological basis of grooming behaviour in antelope: the body size, vigilance and habitat principles. *Animal Behaviour*, *44*, 615-631.

Hayduk, L. A. (1983). Personal space: Where we now stand. *Psychological Bulletin*, *94*, 293-335.

Heimovics, S. A., & Riters, L. V. (2007). ZENK labeling within social behavior brain regions reveals breeding context-dependent patterns of neural activity associated with song in male European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behavioural Brain Research*, *176*, 333-343.

Heinrich, B. (1994). Dominance and weight changes in the common raven, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, *48*, 1463–1465.

Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships, and social structure. *Man*, *11*, 1-17.

Hinde, R. A. (1983). A conceptual framework. In Hinde, R. A. (Ed.), *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Oxford: Blackwell Scientific.

Ho, J. M., Murray, J. H., Demas, G. E., & Goodson, J. L. (2010). Vasopressin cell groups exhibit strongly divergent responses to copulation and male-male interactions in mice. *Hormones and Behavior*, *58*, 368-377.

Holekamp, K. E., Cooper, S. M., Katona, C. I., Berry, N. A., Frank, L. G., & Smale, L. (1997). Patterns of Association among Female Spotted Hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy*, *78*, 55-64.

Holekamp, K. E., & Smale. L. (1990). Provisioning and food sharing by lactating spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Ethology*, *86*, 191-202.

Huntingford, F., & Turner, A. (1987). *Animal Conflict*. London: Chapman & Hall.

Ikebuchi, M., & Okanoya, K. (2006). Growth of pair bonding in zebra finches: Physical and social factors. *Ornithological Science*, *5*, 65-75.

Insel, T. R. (1997). A neurobiological basis of social attachment. *American Journal of Psychiatry*, *154*, 726–735.

Insel, T. R., & Harbaugh, C. R. (1989). Lesions of the hypothalamic paraventricular nucleus disrupt the initiation of maternal behavior. *Physiology & Behavior*, *45*, 1033-1041.

Insel, T. R., & Hulihan, T. J. (1995). A gender-specific mechanism for pair bonding: oxytocin and partner preference formation in monogamous voles. *Behavioral Neuroscience*, *109*, 782-789.

Insel, T. R., & Shapiro, L. E. (1992). Oxytocin receptor distribution reflects social

organization in monogamous and polygamous voles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 89*, 5981-5985.

Insel, T. R., Winslow, J. T., Williams, J. R., Hastings, N., Shapiro, L. E., & Carter, C. S. (1993). The role of neurohypophyseal peptides in the central mediation of complex social processes -evidence from comparative studies. *Regulatory Peptides*, *45*, 127-131.

Insel, T. R., & Young, L. J. (2001). The neurobiology of attachment. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*, 129-136.

伊澤栄一（2008）. 鳥類における大型脳について. *認知神経科学, 10*, 248-254.

伊澤栄一（2010）. ハシブトガラスの群に置ける個体間関係とその行動・認知メカニズム. 樋口広芳・黒沢令子（編）, *カラスの自然史：系統から遊び行動まで, 北海道大学出版会*, pp 185-199.

Izawa, E.-I., & Watanabe, S. (2008a). Formation of linear dominance relationship in captive jungle crows (*Corvus macrorhynchos*)*: Implications for individual recognition. Behavioural Processes, 78*, 44–52.

Izawa, E.-I., & Watanabe, S. (2008b). Neuroanatomical and behavioural studies on dominance linearity in the crow. *CARLS Series of Advanced Study of Logic and Sensibility*, *2*, 49-58.

Izawa, E.-I., & Watanabe, S. (2010). Social function of allopreening to maintain dominance hierarchy in large-billed crows (*Corvus macrorhynchos*). *CARLS Series of Advanced Study of Logic and Sensibility*, *4*, 51–58.

一方井祐子・伊澤栄一（2012）. セキセイインコのつがい形成に伴う社会交渉の変化. *慶應義塾大学社会学研究科紀要: 社会学心理学教育学: 人間と社会の探求, 73*, 49-55.

del Toro, C. J., & Nekaris, K. A-I. (2019). Affiliative Behaviors. In Vonk, J., and Shackelford, T. (Eds). *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*, Springer.

Kelly E. M. (2019). Committed for the long haul: Do nonapeptides regulate long-term pair maintenance in zebra finches? *General and Comparative Endocrinology*, *276*, 86–92.

Kelly, A. M., Kingsbury, M. A., Hoffbuhr, K., Schrock, S. E., Waxman, B., Kabelik, D., Thompson, R. R., & Goodson, J. L. (2011). Vasotocin neurons and septal V1a-like receptors potently modulate songbird flocking and responses to novelty. *Hormones and Behavior*, *60*, 12-21.

Kelly, A. M., & Goodson, J. L. (2013). Functional significance of a phylogenetically widespread sexual dimorphism in vasotocin/vasopressin production. *Hormones and Behavior*, *64*, 437-446.

Kendrick, K. M. (2004). The neurobiology of social bonds. *Journal of Neuroendocrinology*, *16*, 1007-1008.

Kennedy, D.P., Glascher, J., Tyszka, J. M., & Adolphs, R. (2009). Personal space regulation by the human amygdala. *Nature Neuroscience*, *12*, 1226-1227.

Keverne, E. B., & Curley, J. P. (2004). Vasopressin, oxytocin and social behaviour. *Current Opinion in Neurobiology*, *14*, 777-783.

菊水健史（2018）. 群れの機能と「安心」の神経内分泌学. *動物心理学研究*, *68*, 1–9.

Kikusui, T., Winslow, J. T., & Mori, Y. (2006). Social buffering: relief from stress and anxiety. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biology Sciences*, *361*, 2215-2228.

北川珠樹（1980）. ハシブトガラスの四季. *野鳥*, *45*, pp 416-421.

Klatt, J. D., & Goodson, J. L. (2013a). Oxytocin-like receptors mediate pair bonding in a socially monogamous songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280,* 20122396.

Klatt, J. D., & Goodson, J. L. (2013b). Sex-specific activity and function of hypothalamic nonapeptide neurons during nest-building in zebra finches. *Hormones and Behavior*, *64*, 818-824.

Kleiman, D. G. (1977). Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, *52*, 39-69.

Krause, J., & Ruxton, G. D. (2000), *Living in Groups*. Oxford: Oxford university Press.

Kruck, M. R., van der Laan, C. E., & van der Poel. (1990). Strain differences in attack patterns elicited by electrical stimulation in the hypothalamus of male CPBWEzob and CPBWI rats. *Aggressive Behavior*, *16*, 177-190.

Kurland, JA. (1977). Kin selection in Japanese monkeys. *Contributions to Primatology*, *12*. Basel: Krager.

Kuenzel, W. J., Hancock, M., Nagarajan, G., & Aman, N. A. (2016). Central effect of vasotocin 4 receptor (VT4R/V1aR) antagonists on the stress response and food intake in chicks given neuropeptide Y (NPY). *Neuroscience Letters*, *620*, 57-61.

Lammers, J. H., Kruk, M. R., Meelis, W., & van der Poel, A. M. (1988). Hypothalamic substrates for brain stimulation-induced attack, teeth-chattering and social grooming in the rat. *Brain Research*, *449*, 311-327.

Lammers, J. H., Meelis, W., Kruk, M. R., & van der Poel, A. M. (1987). Hypothalamic substrates for brain stimulation-induced grooming, digging and circling in the rat. *Brain Research*, *418*, 1-19.

Lee, N. S., & Beery, A. K. (2021). The role of dopamine signaling in prairie vole peer relationships. *Hormones and Behavior*, *127*, 104876.

Lefevre, A., Mottolese, R., Dirheimer, M., Mottolese, C., Duhamel, J. R., & Sirigu, A. (2017). A comparison of methods to measure central and peripheral oxytocin concentrations in human and non-human primates. *Scientific Reports*, *7*, 17222.

Lim, M. M., Bielsky, I. F., & Young, L. J. (2005). Neuropeptides and the social brain: potential rodent models of autism. *International Journal of Developmental Neuroscience*, *23*, 235-243.

Lim, M. M., & Young, L. J. (2004). Vasopressin-dependent neural circuits underlying pair bond formation in the monogamous prairie vole. *Neuroscience*, *125*, 35-45.

Liu, Y., Curtis, J. T., & Wang, Z. (2001). Vasopressin in the lateral septum regulates pair bond formation in male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Behavioral Neuroscience*, *115*, 910-919.

Lo, L., Yao, S., Kim, D. W., Cetin, A., Harris, J., Zeng, H., Anderson, D. J., & Weissbourd, B. (2019). Connectional architecture of a mouse hypothalamic circuit node

controlling social behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 116*, 7503-7512.

Lucas, D., & Clutton-Brock, T. H. (2013). The evolution of social monogamy in mammals. *Science*, *341*, 526-530.

Macfarlan, H. J., Walker, R. S., Flinn, M. V., & Chagnon, N. A. (2014). Lethal coalitionary aggression and long-term alliance formation among Yanomamö men. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*, 16662-16669.

Makin, J. W., & Porter, R. H. (1989). Attractiveness of lactating females' breast odors to neonates. *Child Development*, *60,* 803-810.

Malcolm, J. R., & Marten, K. (1982). Natural selection and the communal rearing of pups in African wild dogs (*Lycaan pictus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *10*, 1-13.

Mann, J. (2017). *Deep thinkers. Inside the minds of Whales, Dolphins, and porpoises*. Chicago: The University of Chicago Press.

Martins, D., Gabay, A. S., Mehta, M., & Paloyelis, Y. (2020). Salivary and plasmatic oxytocin are not reliable trait markers of the physiology of the oxytocin system in humans. *eLife*, *9*, e62456.

Marzlufi, J. M., & Heinrich, B. (1991). Foraging by common ravens in the presence and absence of territory holders: an experimental analysis of social foraging. *Animal Behaviour*, *42*, 755-770.

Mattson, B. J., Williams, S., Rosenblatt, J. S., & Morrell, J. L. (2001). Comparison of two positive reinforcing stimuli: pups and cocaine throughout the postpartrum period.

Behavioral Neuroscience, *115*, 683-694.

Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature*, *201*, 1145-1147.

McGraw, L. A., & Young, L. J. (2010). The prairie vole: an emerging model organism for understanding the social brain. *Trends in Neuroscience*, *33*, 103-109.

Mills, M. O. L. (1990). *Kalahari hyaenas*. London: Unwin Hyman Academic.

Mills, M. O. L. (1985). Related spotted hyaenas forage together but do not cooperate in rearing young. *Nature*, *316*, 61-62.

Mitsui, S., Yamamoto, M., Nagasawa, M., Mogi, K., Kikusui, T., Ohtani, N., & Ohta, M. (2011). Urinary oxytocin as a noninvasive biomarker of positive emotion in dogs. *Hormones and Behavior*, *60*, 239-243.

宮澤絵里・伊澤栄一 (2015). 鳥類の共感性進化の生態因としての一夫一妻システム：カラスのつがいにおける協力関係の維持と形成. *心理学評論*, *58*, 299-312.

宮澤絵里・茂田井あゆみ・伊澤栄一 (2016). 飼育下ハシブトガラス若鳥オス間における攻撃交渉と羽繕いの比率変化. *日本動物行動学会第35回大会要旨集*, 51.

Miyazawa, E., Seguchi, A., Takahashi, N., Motai, A., & Izawa, E.-I. (2020). Different patterns of allopreening in the same-sex and opposite-sex interactions of juvenile large-billed crows (*Corvus macrorhynchos). Ethology, 126, 195-206.*

Mobbs, D., Yu, R., Rowe, J. B., Eich, H., FeldmanHall, O., & Dalgleish, T. (2010). Neural activity associated with monitoring the oscillating threat value of a tarantula. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *107*, 20582-20586.

Moehlman, P. D. (1979). Jackal helpers and pup survival. *Nature*, *277*, 382-383.

Moreno, N., González, A., & Rétaux, S. (2009). Development and evolution of the subpallium. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, *20*, 735-743.

Moscovice, L. R., Surbeck, M., Fruth, B., Hohmann, G., Jaeggi, A.V., & Deschner, T. (2019). The cooperative sex: Sexual interactions among female bonobos are linked to increases in oxytocin, proximity and coalitions. *Hormones and Behavior*, *116*, 104581.

Motta, S. C., Goto, M., Gouveia, F. V., Baldo, M. V. C., Canteras, N. S., & Swanson, L. W. (2009). Dissecting the brain's fear system reveals the hypothalamus is critical for responding in subordinate conspecific intruders. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *106*, 4879-4875.

Murata, K., Nagasawa, M., Onaka, T., Takeyama, K. I., & Kikusui, T. (2021). Validation of a newly generated oxytocin antibody for enzyme-linked immunosorbent assays. *The Journal of Veterinary Medical Science*, *83*, 478-481.

Nagasawa, M., Mitsui, S., En, S., Ohtani, N., Ohta, M., Sakuma, Y., Onaka, T., Mogi, K., & Kikusui, T. (2015). Social evolution. Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds. *Science, 348*, 333-336.

Nagasawa, M., Okabe, S., Mogi, K., & Kikusui, T. (2012). Oxytocin and mutual communication in mother-infant bonding. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*, 31.

Nagasawa, M., Ogawa, M., Mogi, K., & Kikusui, T. (2017). Intranasal oxytocin treatment increases eye-gaze behavior toward the owner in ancient Japanese dog breeds. *Frontiers in Psychology*, *8*, 1624.

Nasanbuyan, N., Yoshida, M., Takayanagi, Y., Inutsuka, A., Nishimori, K., Yamanaka, A., & Onaka, T. (2018). Oxytocin-oxytocin receptor systems facilitate social defeat posture in male mice. *Endocrinology*, *159*, 763-775.

Nawa, H., Hirose, T., Takashima, H., Inayama, S., & Nakanishi, S. (1983). Nucleotide sequences of cloned cDNAs for two types of bovine brain substance P precursor. *Nature*, *306*, 32-36.

Neumann, I. D., Russell, J. A., & Landgraf, R. (1993). Oxytocin and vasopressin release within the supraoptic and paraventricular nuclei of pregnant, parturient and lactating rats: A microdialysis study. *Neuroscience*, *53*, 65-75.

Newman S. W. (1999). The medial extended amygdala in male reproductive behavior. A node in the mammalian social behavior network. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *877*, 242-257.

Nishizawa, K., Izawa, E.-I., & Watanabe, S. (2011). Neural-activity mapping of memory-based dominance in the crow: neural networks integrating individual discrimination and social behaviour control. *Neuroscience*, *197*, 307-319.

Nöe, R., & Hammerstein, P. (1995). Biological Markets. *Trends in Ecology & Evolution*, *10*, 336-339.

Nowicki, J. P., Pratchett, M. S., Walker, S. P. W., Coker, D. J., & O'Connell, L. A. (2020). Gene expression correlates of social evolution in coral reef butterflyfishes: butterflyfish social evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *287*,

20200239.

Numan, M. (2012). Maternal behavior: neural circuits, stimulus valence, and motivational processes. *Parenting: Science and Practice*, *12*, 105-114.

Numan, M., & Stolzenberg, D. S. (2009). Medial preoptic area interactions with dopamine neural systems in the control of the onset and maintenance of maternal behavior in rats. *Frontiers in Neuroendocrinology*, *30*, 46-64.

O'Connell, L. A., & Hofmann, H. A. (2011). Genes, hormones, and circuits: an integrative approach to study the evolution of social behavior. *Frontiers in neuroendocrinology*, *32*, 320-335.

Okabe, S., Nagasawa, M., Mogi, K., & Kikusui, T. (2012). The importance of mother-infant communication for social bond formation in mammals. *Animal Science Journal*, *83*, 446-452.

Okabe, S., Yoshida, M., Takayanagi, Y., & Onaka, T. (2015). Activation of hypothalamic oxytocin neurons following tactile stimuli in rats. *Neuroscience Letters*, *600*, 22-27.

Ortiz R. M. (2001). Osmoregulation in marine mammals. *The Journal of Experimental Biology*, *204*, 1831-1844.

Orpen, B. G., & Fleming, A. S. (1987). Experience with pups sustains maternal responding in postpartum rats. *Physiology & Behavior*, *40*, 47-54.

Packer, C. (1977). Reciprocal altruism in *Papio anubis*. *Nature*, *265*, 441-443.

Packer, C. (1979). Male dominance and reproductive activity in Papio anubis. *Animal Behaviour*, *27*, 37-45.

Packer, C., & Pusey, A. E. (1982). Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory? *Nature*, *296*, 740-742.

Paz-y-Minõ, C. G., Bond, A. B., Kamil, A. C., & Balda, R. P. (2004). Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. *Nature*, *430*, 778-781.

Pedersen, C. A., Caldwell, J. D., Walker, C., Ayers, G., & Mason, G. A. (1994). Oxytocin activates the postpartum onset of rat maternal behavior in the ventral tegmental and medial preoptic areas. *Behavioral Neuroscience, 108*, 1163-1171.

Pedersen, C. A., & Prange Jr, A. J. (1979). Induction of maternal behavior in virgin rats after intracerebroventricular administration of oxytocin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *76*, 6661-6665.

Pedersen, A., & Tomaszycki, M. L. (2012). Oxytocin antagonist treatments alter the formation of pair relationships in zebra finches of both sexes. *Hormones and Behavior*, *62*, 113-119.

Pitkow, L. J., Sharer, C. A., Ren, X., Insel, T. R., Terwilliger, E. F., & Young, L. J. (2001). Facilitation of affiliation and pair-bond formation by vasopressin receptor gene transfer into the ventral forebrain of a monogamous vole. *Journal of Neuroscience*, *21*, 7392-7396.

Pusey, A. E., & Packer, C. (1994). Non-offspring nursing in social carnivores. *Behavioral Ecology*, *4*, 362-374.

Quintana, D. S., Westlye, L. T., Smerud, K. T., Mahmoud, R. A., Andreassen, O. A., & Djupesland, P. G. (2018). Saliva oxytocin measures do not reflect peripheral plasma

concentrations after intranasal oxytocin administration in men. *Hormones and Behavior*, *102*, 85–92.

Razik, I., Brown, B. K. G., & Carter, G. G. (2022). Forced proximity promotes the formation of enduring cooperative relationships in vampire bats. *Biology Letters*, *18*, 20220056.

R Core Team. (2018). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.

Read, A. J., Wells, R. S., Hohn, A. A., & Scott, M. D. (1993). Patterns of growth in wild bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, *231*, 107-123.

Reinard, U. H., & Christophe, B. (2003). *Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals*. Cambridge: Cambridge University Press.

Resendez, S. L., Dome, M., Gormley, G., Franco, D., Nevarez, N., Hamid, A. A., & Aragona, B. J. (2013). μ -Opioid receptors within subregions of the striatum mediate pair bond formation through parallel yet distinct reward mechanisms. *Journal of Neuroscience*, *33*, 9140-9149.

Risold, P. Y., & Swanson, L. W. (1997). Connections of the rat lateral septal complex. Brain research. *Brain Research Reviews*, *24*, 115-95.

Rilling, J. K., & Young, L. J. (2014). The biology of mammalian parenting and its effect on offspring social development. *Science*, *345*, 771–776.

Rodseth, L., Wrangham, R. W., Harrigan, A. M., & Smuts, B. B. (1991). The human community as a primate society. *Current Anthropology, 32*, 221–254.

Rood, J. P. (1983). The social system of the dwarf mongoose., In Eisenberg, J. E. and KJeiman, D. G. (Eds.), *Advances in the study of mammalian behavior* (pp. 454-488). Lawrence, KA: The American Society of Mammalogists.

Ross, H. E., Cole, C. D., Smith, Y., Neumann, I. D., Landgraf, R., Murphy, A. Z., & Young, L. J. (2009). Characterization of the oxytocin system regulating affiliative behavior in female prairie voles. *Neuroscience, 162*, 892-903.

Rounsevell, D. (1970). Salt excretion in the Australian pipit, Anthus novaeseelandiae (*Aves: Motacillidae*). *Australian Journal of Zoology, 18*, 373-377.

Ruggiero, G., Frassinetti, F., Coello, Y., Rapuao, M., Cola, A. S., & Iachini, T. (2017). The effect of facial expressions on peripersonal and interpersonal spaces. *Psychological Research, 81*, 1232-1240.

Samuels, A., & Gifford, T. (1997). A quantitative assessment of dominance relations among bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science, 13*, 70-99.

Scheiber, I., Weiß, B. M., Hemetsberger, J., & Kotrschal, K. (2013). The social life of greaylag geese. Patterns, mechanisms and evolutionary function in an avian model system. Cambridge: Cambridge University Press.

Scheiber, I., Weiß, B. M., Kingma, S. A., & Komdeur, J. (2017). The importance of the altricial - precocial spectrum for social complexity in mammals and birds - a review. *Frontiers in Zoology, 14*, 3.

Schulte, K., Kunter, U., & Moeller, M. J. (2015). The evolution of blood pressure and the rise of mankind. *Nephrology Dialysis Transplantation, 30*, 713-723.

Scope, A., Schwendenwein, I., & Schauberger, G. (2013). Plasma exogenous creatinine excretion for the assessment of renal function in avian medicine – Pharmacokinetic modeling in racing pigeons (*Columba livia*). *Journal of Avian Medicine and Surgery, 27*, 173-179.

瀬口瑛子・伊澤栄一 (2021). ハシブトガラスの 3 者同時交渉における個体間距離に優劣関係が与える影響. *慶應義塾大学大学院社会学研究科紀要：社会学・心理学・教育学：人間と社会の探究, 90*, 47-62.

Seltzer, L. J., & Ziegler, T. E. (2007). Non-invasive measurement of small peptides in the common marmoset (*Callithrix jacchus*): A radiolabeled clearance study and endogenous excretion under varying social conditions. *Hormones and Behavior, 51*, 436-442.

Serradeil-Le Gal, C., Wagnon, J., Garcia, C., Lacour, C., Guiraudou, P., Christophe, B., Villanova, G., Nisato, D., Maffrand, J. P., & Le Fur, G. (1993). Biochemical and pharmacological properties of SR 49059, a new, potent, nonpeptide antagonist of rat and human vasopressin V1a receptors. *The Journal of Clinical Investigation, 92*, 224-231.

Shapiro, L. E., & Insel, T. R. (1990). Infant's response to social separation reflects adult differences in affiliative behavior: a comparative developmental study in prairie and montane voles. *Developmental Psychobiology, 23*, 375-393.

Sherratt, T. N., & Gibbons, M. M. (2013). Models of group or multi-party contests. In Hardy, I. C. W. and Briffa, M. (Eds.), *Animal Contests* (pp. 33-46). Cambridge:

Cambridge University Press.

Silk, J.B. (1982). Altruism among female *Macaca radiata*: explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation. *Behaviour*, *79*, 162-188.

Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*, *302*, 1231-1234.

Smale, L., Holekamp, K. E., Weldele, M., Frank, L. G., & Glickman, S. E. (1995). Competition and cooperation bctween litter-mates in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour*, *50*, 671-682.

Smith, C., DiBenedictis, B. T., & Veenema, A. H. (2019). Comparing vasopressin and oxytocin fiber and receptor density patterns in the social behavior neural network: Implications for cross-system signaling. *Frontiers in Neuroendocrinology*, *53*, 100737.

Sofroniew M. V. (1983). Morphology of vasopressin and oxytocin neurones and their central and vascular projections. *Progress in Brain Research*, *60*, 101-114.

Sommer, R. (1969). *Personal Space: The Behavioural Basis of Design*. Englewood Cliffs: Prentice Hall.

Stocker, M., Prosl, J., Vanhooland, L. C., Horn, L., Bugnyar, T., Canoine, V., & Massen, J. J. M. (2021). Measuring salivary mesotocin in birds - Seasonal differences in ravens' peripheral mesotocin levels. *Hormones and Behavior*, *134*, 105015.

Sterck, E. H. M., Watts, D., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology Sociobiology*, *41*, 291-309.

高橋奈々・瀬口瑛子・伊澤栄一（2021）. ハシブトガラスつがい内の利他行動にみられる非対称性はペアごとに異なる. *動物心理学研究*, *71*, 1-2.

Tang-Martinez, Z. (2003). Emerging themes and future challenges: forgotten rodents, neglected questions. *Journal of Mammalogy*, *84*, 1212-1227.

Thayananuphat, A., Youngren, O. M., Kang, S. W., Bakken, T., Kosonsiriluk, S., Chaiseha, Y., & El Halawani, M. E. (2011). Dopamine and mesotocin neurotransmission during the transition from incubation to brooding in the turkey. *Hormones and Behavior*, *60*, 327-335.

Tokuyama, N., & Furuichi, T. (2016). Do friends help each other? Patterns of female coalition formation in wild bonobos at Wamba. *Animal Behaviour*, *119*, 27-35.

Tomaszycki, M. L., & Atchley, D. (2017). Pairing Increases Activation of V1aR, but not OTR, in Auditory Regions of Zebra Finches: The Importance of Signal Modality in Nonapeptide-Social Behavior Relationships. *Integrative and Comparative Biology*, *57*, 878–890.

Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, *46*, 35-57.

van Kesteren, R. E., Smit, A. B., Dirks, R. W., de With, N. D., Geraerts, W. P., & Joosse, J. (1992). Evolution of the vasopressin/oxytocin superfamily: charac-terization of a cDNA encoding a vasopressin-related precursor, preprocono-pressin, from the mollusc Lymnaea stagnalis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *89*, 4593-4597.

van Kesteren, R. E., Smit, A. B., de Lange, R. P., Kits, K. S., van Golen, F. A., van der Schors, R. C., de With, N. D., Burke, J. F., & Geraerts, W. P. (1995). Structural and functional

evolution of the vasopressin/oxytocin superfamily: vasopressin-related conopressin is the only member present in Lymnaea and is involved in the control of sexual behavior. *Journal of Neuroscience*, *15*, 5989-5998.

van Kesteren, R. E., Tensen, C. P., Smit, A. B., van Minnen, J., Kolakowski, L. F., Meyerhof, W., Richter, D., van Heerikhuizen, H., Vreugdenhil, E., & Geraerts, W. P. (1996). Co-evolution of ligand-receptor pairs in the vasopressin/oxytocin superfamily of bioactive peptides. *Journal of Biological Chemistry*, *271*, 3619-3626.

van Leengoed, E., Kerker, E., & Swanson, H. H. (1987). Inhibition of post-partum maternal behaviour in the rat by injecting an oxytocin antagonist into the cerebral ventricles. *The Journal of Endocrinology*, *112*, 275-282.

Veenema, A. H., Beiderbeck, D. I., Lukas, M., & Neumann, I. D. (2010). Distinct correlations of vasopressin release within the lateral septum and the bed nucleus of the stria terminalis with the display of intermale aggression. *Hormones and Behavior*, *58*, 273-281.

Vochteloo, J. D., & Koolhaas, J. M. (1987). Medial amygdala lesions in male rats reduce aggressive behavior: interference with experience. *Physiology & Behavior*, *41*, 99-102.

Walters, J. (1980). Interventions and the development of dominance relationships in female baboons. *Folia Primatologica*, *34*, 61-89.

Wang, Z., Ferris, C. F., & De Vries, G. J. (1994). Role of septal vasopressin innervation in paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *91*, 400-404.

Wechsler, B. (1988). Dominance relationships in jackdaws (*Corvus monedula*). *Behaviour*, *106*, 252-264.

Wells, R. S., Scott, M. D., & Irvine, A. B. (1987). The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. *Current Mammalogy*, *2*, 247-305.

Wells, R. S. (1991). The role of long-term study in understanding the social structure of a bottlenose dolphin community. In Pryor, K. and Norris, K. S. (Eds.), *Dolphin societies, discoveries and puzzles* (pp. 199-226). Berkeley, CA: University of California Press.

Whirledge, S., & Cidlowski, J. A. (2010). Glucocorticoids, stress, and fertility. *Minerva Endocrinology*, *35*, 109-125.

Whiten, A., & Byrne, R. W. (Eds.). (1997). *Machiavellian intelligence II. Extensions and evaluation*. Cambridge: Cambridge University Press.

Winslow, J. T., Hastings, N., Carter, C. S., Harbaugh, C. R., & Insel, T. R. (1993). A role for central vasopressin in pair bonding in monogamous prairie voles. *Nature*, *365*, 545-548.

Wittig, R., Crockford, C., Weltring, A., Langergraber, K. E., Descher, T., & Zuberbühler, K. (2016). Social support reduces stress hormone levels in wild chimpanzees across stressful events and everyday affiliations. *Nature Communications*, *7*, 13361.

Wrangham, R. W. (1982). Mutualism, kinship and social evolution. In King's College Sociobiology Group (Ed.), *Current problems in sociobiology* (pp. 269–289). Cambridge: Cambridge University Press.

Wu, Y. E., Dang, J., Kingsbury, L., Zhang, M., Sun, F., Hu, R. K., & Hong, W. (2021). Neural control of affiliative touch in prosocial interaction. *Nature, 599*, 262-267.

Young, L. J., Murphy Young, A. Z., & Hammock, E.A. (2005). Anatomy and neurochemistry of the pair bond. *Journal of Comparative Neurology*, *493*, 51–57.

Young, L. J., Waymire, K. G., Nilsen, R., Macgregor, G. R., Wang, Z., & Insel, T. R. (1997). The 50 flanking region of the monogamous prairie vole oxytocin receptor gene directs tissue-specific expression in transgenic mice. *Annals of the New York Academy of Science*, *807*, 514–517.

Yu, H., Miao, W., Ji, E., Huang, S., Jin, S., Zhu, X., Liu, M. Z., Sun, Y. G., Xu, F., & Yu, X. (2022). Social touch-like tactile stimulation activates a tachykinin 1-oxytocin pathway to promote social interactions. *Neuron*, *110*, 1051-1067.e7.

Zahavi, A. (1975). Mate selection: a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, *53*, 205-214.

第8章　　関連業績

8-1　学位論文

瀬口瑛子. (2019). ２個体間の距離接近のメカニズムに関する行動学的研究. 慶應義塾大学大学院 社会学研究科 修士論文（未公刊）.

瀬口瑛子. (2017). ハシブトガラスの非つがいオス間の交渉に第三者個体が与える影響. 慶應義塾大学 文学部 人文社会学科 卒業論文（未公刊）.

8-2　投稿論文（査読あり）

Seguchi, A., Izawa, E-I., Mogi, K. (2022). Measurement of urinary mesotocin in large-billed crows by enzyme-linked immunosorbent assay. *Journal of Veterinary Medical Science*, *84*, 520-524.

Miller, R., Lambert, M. L., Frohnwieser, A., Brecht, K. F., Bugnyar, T., Crampton, I., Garcia-Pelegrin, E., Gould, K., Greggor, A. L., Izawa, E-I., Kelly, D. M., Li, Z., Luo, Y., Luong, L. B., Massen., Nieder, A., Reber, S. A., Schiestl, M., Seguchi, A., Sepehri, P., Stevens, J. R., Taylor, A. H., Wang, L., Wolff, L. M., Zhang, Y., & Clayton, N. S. (2022). Socio-ecological correlates of neophobia in corvids. *Current Biology*, *32*, 74-85.

瀬口瑛子・伊澤栄一（2021）. ハシブトガラスの 3 者同時交渉における個体間距離に優劣関係が与える影響. *慶應義塾大学大学院社会学研究科紀要：社会学・心理学・教育学：人間と社会の探究*, *90*, 47-62.

高橋奈々・瀬口瑛子・伊澤栄一. (2021). ハシブトガラスつがい内の利他行動にみられる非対称性はペアごとに異なる. *動物心理学研究*, *71*, 1-2.

Miyazawa, E., Seguchi, A., Takahashi, N., Motai, A., & Izawa, E.-I. (2020). Different patterns of allopreening in the same-sex and opposite-sex interactions of juvenile large-billed crows (*Corvus macrorhynchos). Ethology*, *126*, *195-206.*

8-3 国際学会における発表

8-3-1 口頭発表（査読なし）

Seguchi A., Izawa E-I. The involvement of VT4R in male-male affiliative relationship in crows (*Corvus macrorhynchos*). Biopsychology Research Colloquim, September 28, Ruhr University Bochum (On-line).

Seguchi A., Izawa E-I. "Social-behavioral adjustment in triadic interactions of crows. "Brain & Evolution 2018" German-Japanese Summer School. September 5-11, Sapporo.

8-3-2 ポスター発表（査読あり）

Seguchi A., Izawa E-I. The 1st dominant male causes subordinates to shorten their distance in triadic interaction of crows. Behaviour 2019, July 24-26, Chicago(USA).

8-4 国内学会における発表

8-4-1 口頭発表（査読なし）

瀬口瑛子・茂木一孝・菊水健史・伊澤栄一. ハシブトガラスのオス間親和関係形成に伴い尿中メソトシン濃度が増加する. 第 45 回鳥類内分泌研究会（オンライン）, 2021 年 12 月.

瀬口瑛子・伊澤栄一. バソプレッシン 1a 受容体阻害がハシブトガラスのオス間の社会的絆を障害する. 第 44 回鳥類内分泌研究会（オンライン）, 2020 年 12 月.

瀬口瑛子・伊澤栄一. The involvement of V1a-like receptors in male-male bonds in crows (*Corvus macrorhynchos*). 第 80 回日本動物心理学会（オンライン）, 2020 年 11 月.

瀬口瑛子・伊澤栄一. バソトシン 1a 受容体阻害がハシブトガラスのオス間の近接維持と宥和交渉に与える影響"第 43 回鳥類内分泌研究会, 麻布大学・横浜, 2019 年 12 月.

8-4-2　ポスター発表（査読なし）

瀬口瑛子・茂木一孝・菊水健史・伊澤栄一. Urinary mesotocin concentration and male-male affiliative relationships in large-billed crows (*Corvus macrorhynchos*). 第 81 回日本動物心理学会（オンライン）, 2021 年 10 月.

瀬口瑛子・伊澤栄一. バソトシン 4 受容体阻害がハシブトガラスのオス間の近接維持と宥和交渉に与える影響. 第 72 回日本動物学会関東支部大会, 慶應義塾大学・横浜, 2020 年 3 月.

瀬口瑛子・伊澤栄一. ハシブトガラス若鳥群れのオス間における接近状態の形成過程” 日本動物行動学会, 大阪市立大学・大阪, 2019 年 11 月.

8-5　受賞

2021 年度 第 45 回鳥類内分泌研究会大会 若手研究奨励賞. ハシブトガラスのオス間親和関係形成に伴い尿中メソトシン濃度が増加する.

2020 年度 第 80 回動物心理学会大会 最優秀発表奨励賞. The involvement of V1a-like receptors in male-male bonds in crows (*Corvus macrorhynchos*).

謝辞

本研究を実施し学位論文にまとめるにあたり，多くの方々のご指導とご支援を賜りましたこと，厚く御礼申し上げます．

慶應義塾大学　伊澤栄一先生に深く感謝を申し上げます．学部３年生のときから，伊澤先生はとても器用とはいえない私に真正面から向き合い，辛抱強く育ててくださいました．伊澤先生は，助け舟を出しながら，私が何かを捻り出すのを常に待ち，どんな実験結果や考察も共に楽しんでくださいました．カラスを対象に社会を研究するために慶應に入り，晴れて伊澤先生の研究室に入室が叶った時からずっと，カラス研究に情熱を注ぎ，自由な発想で研究を続けてこられたのは，伊澤先生のご思慮深さとご忍耐，そして量り知れない沢山のご指導のおかげです．伊澤先生のもとで研究させていただける時間は，そう長くはありませんが，今後も先生の教えを目一杯吸収し，次に出発したいと思います．

副査を引き受けていただいた慶應義塾大学　梅田聡先生に，多くのご助言とご支援を賜りました．梅田先生には，ヒト研究のご視点から多くのご指導をいただきました．いずれも自分では気づけなかった視点ばかりで，動物研究とヒト研究とを接続するための考え方を教えていただきました．大学院のご講義でもその訓練をしていただいたことや，梅田先生や先生の研究室の皆様から様々なお話を聞けたことは，私にとって貴重な財産となっています．今後も梅田先生の教えを胸に精進してまいります．

自治医科大学　尾仲達史先生には，副査を引き受けていただき，多くのご助言を賜るとともに，本論文の細部にわたりご指導をいただきましたこと厚く御礼申し上げます．尾仲先生には，以前から学会研究会や慶應での集中講義のたびに熱心に私の研究の話に耳を傾け，私の考察が不足している点を見つけ，丁寧な議論とともに気づかせてくださいました．尾仲先生に副査を引き受けていただけたことで，この博士論文の考察が最後の半月で生まれ変わりました．尾仲先生が与えてくださったヒントをもっと考え，次の研究へと発展させていきたいです．本当にありがとうございました．

本博士論文の研究３の実験では，麻布大学　茂木一孝先生，麻布大学　菊水健史先生に計測系の立ち上げに際して多くのお時間を割いてご助言をいただきました．お二人には，学会や研究会においても長らく見守っていただきました．心より感謝申し上げます．

東京大学　亀田達也先生には，学会や研究会のたびに，熱心な議論をしていただき，多くのご助言を賜りました．京都大学　山本真也先生には，学部生の頃から学会発表のたびに多くのご助言を賜りました．総合研究大学院大学　木下充代先生には，慶應大でのご

講義に参加させていただいた折から，何かと気にかけていただき，励ましていただきました．心より感謝申し上げたいです．

慶應義塾大学　渡辺茂先生には，動物棟で楽しくお話をしていただき，いつも元気づけられていました．ご退職後も毎朝早くから実験をなさる先生の姿を通じて，研究を継続することの大切さと喜びを教えていただきました．ありがとうございました．

慶應義塾大学　兎田幸司先生には，動物棟で研究に関するご助言や，ふだん自分ではなかなかアクセスしない研究について教えていただきました．ありがとうございました．

伊澤研究室で先輩として私を育ててくださった，宮澤絵里氏，松井大氏，高橋奈々氏，茂田井あゆみ氏，竹田和朗氏に，深く感謝申し上げます．先輩方の辛抱強いご指導があったからこそ，ここまで続けることができました．先輩方と汗水垂らして楽しく過ごした筑波の実験ケージや動物棟での思い出に，先輩方がご卒業なさったあとも支えられました．また，伊澤研究室のメンバー，大学院生，学部生の皆様には，いつも楽しいディスカッションや動物のお世話を通して，研究や運営の仕方も含め，数えきれないほどの新しい視点に気づかせていただきました．悩みも喜びも共有することで，ともに成長する幸せを教えていただきました．

三田心理図書室の飛永祐美子氏には，私の研究活動を学部の頃からご支援いただき，いつも明るい笑顔で励ましていただきました．

動物棟の清掃をしてくださっている箱石氏，斎藤氏には，朝早くの実験にご協力いただいたとともに，いつも応援していただきました．

つくば市の中根ブルーベリー園のご家族と犬の福助には，いつも一緒に遊んでいただきました．皆様のおかげで，時には苦しい野外研究の疲れも吹き飛びました．

最後に，私が研究の道を志すことに対し，常に暖かく見守り，私の我儘で無鉄砲な振る舞いに辛抱強く耐え，支援してくださった父，母，亡き祖父母と，そして夫に，深い感謝の意を評して謝辞とさせていただきます．