

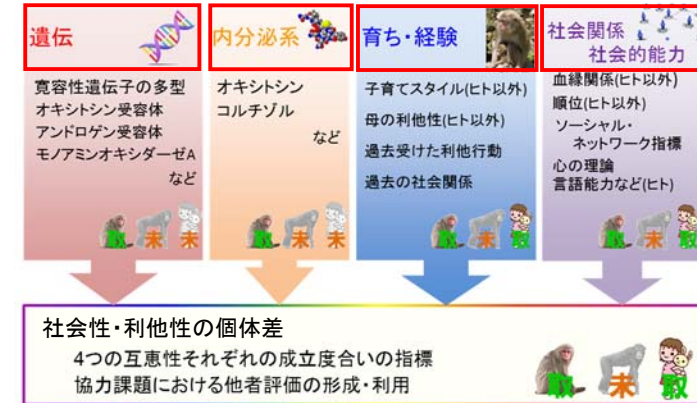
霊長類の社会的知性： 仲間関係、利他関係の維持基盤



大西賢治

東京大学 総文, JSPS

社会性・利他性の個体差を生み出す基盤の包括的説明モデル



※図中の「取」は絵柄の種のデータが既に取得中もしくは取得済であることを示し、
「未」は本研究中に取得を開始する事を示す。

ヒト幼児における評価型間接互恵性の研究



幼児は、ある幼児が他児に親切にしているのを観察した直後に、
他児に親切にしていた幼児に対して選択的に親切にしていた

幼児期から日常生活において評価型間接互恵性を発揮

Shimizu-Kato et al., 2013 PLoS ONE 共同第一著者

社会性 (Sociality) の定義

- ・他個体と親和的もしくは敵対的に関わる際の
行動傾向

環境中に存在する問題に対処するために
進化してきた「戦略」とみなす

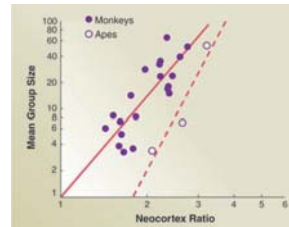


社会性、特に親和的な関係についての社会性は、
適応度と関連しているだろう

社会的知性 (Byrne & Whiten, 1988)

他個体との関わりの中で生じる社会的問題に
対処する上で発揮される知性

霊長類において、
平均して大きな群れで暮ら
す種ほど脳全体に占める
新皮質の相対比率が高い



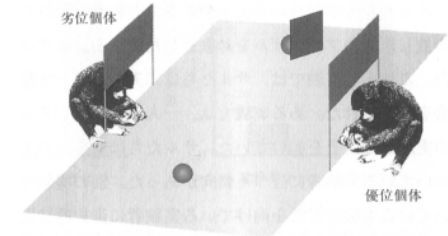
(Dunbar & Shultz, 2007)

霊長類の高度な知性は、
他個体との駆け引きにうまく対処するために進化？

欺きに注目した霊長類の高度な社会的知性の例



ヒヒの戦術的な欺き



類人猿の餌獲得実験

母子間に生じる葛藤 (Trivers, 1974)

親子間には養育への投資量を巡る葛藤が生じる

母ザル

最適な量の世話で自立してほしい

VS

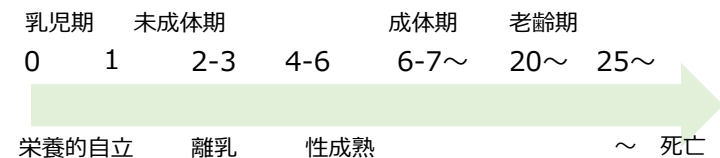
子ザル

できるだけたくさん世話してほしい



母子間の葛藤の中でも駆け引き？

ニホンザルの発達



他個体との関わり
非血縁の成体との交渉
徐々に成体の社会へ

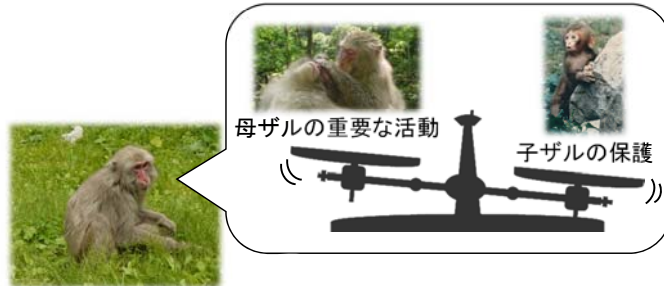
オス

出自集団を出る
→競争力が低い間は、
オス集団やヒトリザル
→他集団に加入

メス

初産→数年ごとに出産
血縁個体や親しい非血縁個体と親密な関係を維持
→最終出産・おばあちゃん

研究1 母ザルによる子ザルの保護への投資配分： 子育てと生活のトレード・オフ



トレード・オフの関係が存在
高い社会的認知能力で効率的な投資配分

母ザルが警戒している個体

- 成体オス
子ザルがよく不安や恐怖を訴える
- 非血縁成体メス
子ザルがよく不安や恐怖を訴える
子ザルに対して激しいハラスメントが多い
✓ 子ザルにダメージを与え、繁殖競争において
優位に立つ戦略

母ザルは子ザルの周囲の危険な個体を把握して
子ザルの保護への労力を調整している

血縁未成体による子の保護への貢献

■ 血縁未成体

子ザルの不安や恐怖が軽減していた

✓ 子ザルの保護へ貢献

危険な非血縁成体メスが子ザルの近くにいても、
血縁未成体がいれば、
母ザルはモニタリングを減らしていた

✓ 母ザルも子ザルを血縁未成体に任せている

繁殖年齢に達する前の年長のきょうだいの子守り
➡ 母ザルの子育ての負担を軽減

研究2 同種他個体の存在が 母ザルによる子ザルの保護に与える影響： 子守をする「年長のきょうだい」といじわるな「よそのおばさん」



母ザルは子ザルの周囲の個体によって投資量を調整
年長のきょうだいの子守りをして母ザルの負担を軽減
➡ 共同保育の進化条件の解明に寄与

研究3 子ザルのシグナルに対する母ザルの反応性



ニホンザルの母が子の保護に費やす労力の配分

適切な信号
モニタリングを引き出す
判断は母ザルに任せる

第三者個体の存在という
社会的な情報を手がかりに、
投資量を最適に調整

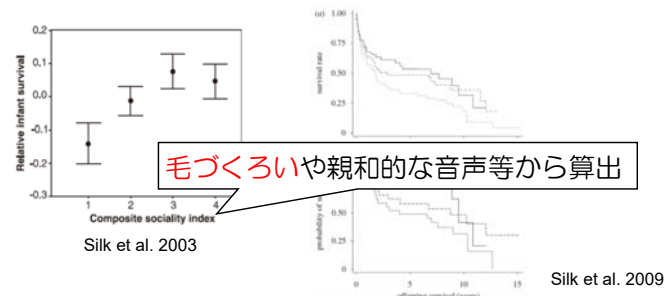


駆け引きは激しくなく、むしろ協調的

母ザルの高度な社会的知性

Silk et al. による一連の研究(2003, 2006, 2007, 2009)

キイロヒヒ(*P. c. cynocephalus*)の長期研究



複雑な社会性を持つ種で初めてSocialityが
適応度を上げることが証明した

社会的知性 (Byrne & Whiten, 1988)

→近年、全ての集団内他個体を欺くというよりも
協力関係・利他関係の形成・維持の方が重要という視点

ヒトにできて類人猿やサルにない可能性があるものとして、
利他、協力、共感分野が注目されてきた

- ・知らない個体との協力
- ・発達初期からみられる自発的利他性
- ・高度な共感能力
- ・間接互惠的な性質
- ・他個体への福祉
- ・道徳や規範

霊長類の社会的知性は、親和的な関係、
利他関係・協力関係の形成・維持のための知性から
より強い淘汰圧を受けた？

ニホンザルの社会性関連候補遺伝子

ヒトやアカゲザルの先行研究が特定している
脳内神経伝達物質に関連する遺伝子領域をニホンザルで調べ、
多型があるのかを検討

利他性・社会性関連 候補遺伝子	多型の有無	利他性・社会性との関連
ドーパミン受容体遺伝子	なし	-
セロトニントランスポーター遺伝子	なし	-
オキシトシン受容体遺伝子	SNP(e), SNP(i1-i2)を発見	毛づくろいの交換と関連
アンドロゲン受容体遺伝子	勝山集団には多型なし	-
Mu-オピオイド遺伝子	なし	-
モノアミンオキシダーゼA	重複領域(short, long)を発見	集団間の寛容性の違いと関連

本発表では、
オキシトシン受容体遺伝子とオキシトシンホルモンが
利他性・社会性の個体差に与える影響について報告
バソプレシン？

オキシトシンの働き

親子関係

- ・出産時の子宮収縮、乳汁の分泌促進
- ・血漿中濃度が高いアカゲザルの母ほど、より「あたたかな」子育てスタイルを示す (Maestripietri et al., 2009)
- ・オキシトシンを投与されたマーモセットの父は、餌をとろうとする子に寛容な態度を示す (Saito & Nakamura, 2011)

社会関係

- ・他者への信頼・信用が増加 (Kosfeld et al., 2005)
- ・他個体に視線を向けたり、向社会的な選択をするようになる (アカゲザル: Chang et al., 2012)
- ・仲の良い個体と毛づくろいをした後は、仲の悪い個体とした後や毛づくろいをしなかった後よりも尿中に代謝されるオキシトシンが増加 (チンパンジー: Crockford et al., 2013)

ヒトのオキシトシン受容体遺伝子 (OXTR) の SNP (rs53576)

養育行動や社会行動との関連

子育てに於ける敏感さ

(Bakermans-Kranenburg & van Ijzendoorn, 2008)

共感性とストレス反応性

(Rodrigues et al. 2009)

向社会的傾向 (Kogan et al. 2011)

他者への信頼 (Krueger et al. 2012)

男性における他者への信頼 (Nishina et al. 2015)

などに関連

(特定アリルを保持→上記の傾向高)

「遺伝率 (h^2)」、「OXTRの多型」と利他性・社会性の各行動指標

利他性・社会性の指標	遺伝率 (h^2)	OXTR SNP(e)		OXTR SNP(i1-i2)	
		AA vs. AG vs. GG	p	CC-TT vs. CT-TC	p
毛づくろい量	影響あり	なし	-	CC-TT < CT-TC	< 0.05
被毛づくろい量	なし	なし	-	なし	-
毛づくろい相手数	影響あり	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
被毛づくろい相手数	なし	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
回数中心性(重みあり)	影響あり	なし	-	CC-TT < CT-TC	< 0.05
回数中心性(重みなし)	影響あり	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
固有ベクトル中心性(重みあり)	影響あり	なし	-	CC-TT < CT-TC	< 0.05
固有ベクトル中心性(重みなし)	影響あり	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
媒介中心性	なし	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
互惠関係の形成	なし	なし	-	なし	-

SNP(e)の多型 → 毛づくろいの交換を行う相手数

「遺伝率 (h^2)」、「OXTRの多型」と利他性・社会性の各行動指標

利他性・社会性の指標	遺伝率 (h^2)	OXTR SNP(e)		OXTR SNP(i1-i2)	
	効果	AA vs. AG vs. GG	p	CC-TT < CT-TC	p
毛づくろい量	影響あり	なし	-	CC-TT < CT-TC	< 0.05
被毛づくろい量	なし	なし	-	なし	-
毛づくろい相手数	影響あり	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
被毛づくろい相手数	なし	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
回数中心性(重みあり)	影響あり	なし	-	CC-TT < CT-TC	< 0.05
回数中心性(重みなし)	影響あり	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
固有ベクトル中心性(重みあり)	影響あり	なし	-	CC-TT < CT-TC	< 0.05
固有ベクトル中心性(重みなし)	影響あり	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
媒介中心性	なし	AA, AG < GG	< 0.05	なし	-
互惠関係の形成	なし	なし	-	なし	-

SNP(i1-i2)の多型 → 毛づくろいの交換量

ニホンザルの利他性・社会性の遺伝的基盤

◆OXTRというニホンザルの利他性に影響を持つ遺伝子領域を発見した

SNP(e)の多型→「つきあいの範囲」や「ハブになる度合い」
SNP(i1-i2)の多型→「利他行動の量」

※社会的な要因を可能な限り統制
※全般的な遺伝的類似性を統制しても効果は残った
※非血縁個体間の交換ネットワークのみに絞っても同傾向

◆OXTRが利他性・社会性に与える効果は、体内のオキシトシンの濃度変化を介するものではなく、**オキシトシン濃度の影響と独立である可能性がある**

オキシトシン濃度とオキシトシン受容体における変化の両方が親和的な社会性に影響する可能性

ニホンザルの利他性・社会性の遺伝的基盤

◆現在、Dr. Youngの研究チームがマウスにおいて、**OXTR領域の単一SNPが脳内のオキシトシン受容体の数を変化させることを発見し、論文投稿中らしい**

※ただし、SNP自体は多数発見されており、その内、super sensitiveな領域にあるSNPのみが発言に影響しているらしい

→ブラックボックスだった遺伝子と行動のつながりのメカニズムがわかってくる可能性

◆様々な研究から、オキシトシンの働きは単に社会性や利他性を向上させるのではなく、もともとあった他個体との関係を、より強調する可能性(内集団びいき、もともと親和的な関係の個体との交渉がオキシトシンをリリース)

→OXTRとともに、大きな行動データセットを用いて検討する必要がある

ニホンザルの直接互惠性と遺伝子

◆ニホンザルの直接互惠性に対して、OXTRの多型は限定的な影響しか示さなかった
ペアごとの分析でのみ

劣位個体のSNP(e)の型がGGのとき、他の型よりも互惠性指標が高かった
個体ごとに値を平均すると、効果は消えた ※慎重な解釈が必要

◆ペアごと、個体ごとの両方で、参加個体が毛づくろいをする個体の数が多いと互惠性が高かった
↑SNP(e)の多型は、個体が毛づくろいを行う相手の量に影響している

OXTRの多型は、個体が毛づくろいを行う相手数を介して、直接互惠性に影響を与えている可能性

ニホンザルの集団間の違いと遺伝

- ◆淡路島集団が示す特異的な寛容性は、次世代にも伝達されている
- ◆淡路島集団が示す特異的な寛容性には *MAOA-LPR1* や *AR*、*OXTR* といった性格関連遺伝子が影響している可能性が示された
 - MAOA-LPR1*、*AR* → 攻撃性や衝動性が低いタイプが多い
 - OXTR* → 社会性が高いタイプが多い※集団間の血縁構造の違いは現在分析中
- ◆Kaigaishi et al. (in prep.)の実験により、
淡路島集団では、紐引き協力実験にパスする個体がいることが明らかになった
一方、勝山集団では、成功する個体はほぼいなかった

協力・利他関係の形成に本当に重要な要因は、
阻害要因(攻撃性等)をいかに抑制するかなのでは？