

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 25 日現在

機関番号：14501

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24700259

研究課題名(和文) 利他・協力行動の進化にかんする、野外観察と実験によるボノボ・チンパンジー比較研究

研究課題名(英文) The evolution of cooperation: comparative studies with wild and captive bonobos and chimpanzees

研究代表者

山本 真也 (Yamamoto, Shinya)

神戸大学・国際文化科学研究科・准教授

研究者番号：40585767

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：チンパンジーとボノボを対象に、利他・協力行動の進化について多角的な分析をおこなった。野生個体の観察と飼育個体での実験をこれら2種でおこなうという、世界でも他に類をみない2×2の研究パラダイムを構築することにより、個体・個体間・社会といった様々なレベルからの考察が可能となった。チンパンジーに比べボノボは高い頻度で食物分配をみせる。一方、危険な道渡り時にみられる集団レベルでの協力行動はボノボよりもチンパンジーでより顕著にみられた。これらの研究により、利他・協力行動の進化には多様な社会的要因がかかわっていることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：I investigated the evolution of altruism and cooperation by comparatively studies with chimpanzees and bonobos. I established a very unique 2-by-2 research paradigm, i.e. studying chimpanzees and bonobos both in the wild and captivities, which enables us to discuss species differences from various viewpoints of individual- and group-levels. I found that food sharing is observed more frequently in bonobos than in chimpanzees. Meanwhile, group cooperation observed when the animals cross dangerous roads were more conspicuous in chimpanzees than in bonobos. These studies show that various social factors influence the evolution of altruism and cooperation.

研究分野：比較認知科学

キーワード：協力行動 利他行動 比較認知科学 チンパンジー ボノボ 社会的知性 向社会性 進化

1. 研究開始当初の背景

申請者は、社会行動を分析する社会心理学、環境とのかかわりを中心に行動を適応論的に解釈する行動生態学、行動の背景にある認知メカニズムの解明を目指す比較認知科学を融合させ、ボノボとチンパンジー、フィールドと実験室という 2×2 の研究パラダイムの確立を目指している。これまでは主にチンパンジーでの実験研究を通じて利他・協力行動のメカニズムについて詳細に検討してきた。これらの研究背景を踏まえ、これまでに得られた認知科学的知見に対して社会的・生態的側面から新たな解釈を加える必要性が高まっていた。そこで、野生本来の生活を観察するフィールド研究に重点を置きつつ、日本初のボノボ実験にも着手し、野外観察と実験研究の双方から利他・協力行動の進化的基盤を明らかにする研究が求められた。

2. 研究の目的

ボノボ・チンパンジーというヒトに最も近縁な 2 種での比較研究を通じて、利他・協力行動の進化について多角的に検討した。本計画の特色・独創的な点は以下の 3 点にまとめられる。

(1) ボノボとチンパンジー、近縁 2 種の利他・協力行動を比較した点。チンパンジーもボノボも、DNA 塩基配列の約 99% を共有するヒトに最も近縁な種である。チンパンジー・ボノボとヒトは今から約 700 万年前に共通祖先から分かれ、チンパンジーとボノボは約 100 万年前に別々の道を歩み始めたと考えられている。しかし、進化的には非常に近縁にもかかわらず、チンパンジーとボノボにはさまざまな種差がみられる。これら 2 つの社会での利他・協力行動を比較することにより、ヒトがなぜこれほどまでに協力的な社会を築くよう進化してきたのかを社会学的に理解することが可能になる。

(2) 野生本来の環境で発揮される利他・協力行動を社会・生態環境と関連付けて解釈した点。研究代表者自身の先行研究から、利他・協力行動の背景にある認知メカニズムについて重要な知見を得ることができたが、実際の生活においてこの知性がどのように発揮されるのか、とくに社会・生態環境との関連をみる視点に欠けていた。個々の利他・協力行動を、要素還元的ではなく、社会全体や生態環境の中に適切に位置づけて解釈する必要があった。本研究では、利他・協力行動にテーマを絞って相補的な研究を野外と飼育下でおこなうことにより、両手法をとり入れた研究の有用性・包括的理解の可能性を提示した。

(3) 社会心理学・行動生態学・比較認知科学を融合させ、ヒトの本質を包括的に理解することを目指した。ヒトの本質・進化にかんする統一的な全体像の把握を進めるため、関連学問分野の融合を目指した。とくに心理・認知的視点をもった野外研究、生態的妥当性

を念頭においた実験研究をおこない、それぞれの長所を兼ね備えた研究分野を創出した。ボノボとチンパンジー、フィールドと実験室という 2×2 の研究パラダイムを確立し、世界で唯一の極めてユニークな研究を推進した。

3. 研究の方法

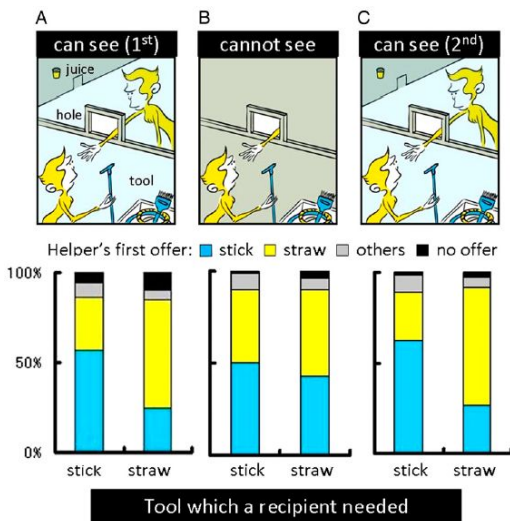
ヒトに際立ってみられる利他・協力行動の進化を社会・生態的妥当性をもって検討するため、コンゴ民主共和国ワンバ村の野生ボノボ・ギニア共和国ボツソウ村の野生チンパンジーを対象に、食物分配・集団協力行動の観察・分析をおこなった。ワンバのボノボ・ボツソウのチンパンジーともに大きな果実を個体間で分配することが知られており、食物分配方略の詳細、分配ペアの個体間関係、互惠性の有無、などを比較・検討することができる。集団協力にかんしては、生息域を分断する村道を横切るときの行動に着目した。ワンバにもボツソウにも、道渡り時の集団協力行動が観察できる極めて貴重な研究環境が整っている。また、これらフィールドから得た知見を認知科学的視点から補うため、生態的妥当性を念頭においた実験研究を京都大学野生動物研究センター熊本サンクチュアリに飼育チンパンジーを対象におこなった。ボノボにかんしては、2013 年秋に熊本サンクチュアリに導入することに成功し、日本初のボノボ実験研究にも着手した。

4. 研究成果

チンパンジーとボノボを対象に、野生個体の観察と飼育個体の実験をおこない、ヒトとの比較を通して協力社会の進化的基盤について明らかにした。大きく以下の 10 点にまとめられる。

(1) チンパンジーの利他行動における認知メカニズム：要求に応えるチンパンジー、自発的に助けるヒト。統制条件下における 2 個体間の道具のやり取りを観察し、チンパンジーの利他的手助け行動が相手の要求行動に応じる形で生起することを実証的に示した。さらに、利他行動の文脈におけるチンパンジーの他者理解についてより詳細に検討した結果、チンパンジーは相手が何を必要としているかを理解し、それにあわせて利他行動を柔軟に変化させることがわかった。これまでに知られている新世界ザルなどでの(向社会的選択課題における)向社会行動は、自分の欲求を他者に投影させるという単純なメカニズムで説明できる。それに対し、チンパンジーでは、他者の置かれている状況に応じて利他行動を柔軟に変化させるという、より認知的に高度な利他行動をみせる。ただし、ここに他者の心を読む能力(心の理論)は必要とされず、状況の理解と要求の理解が別々に相補的に働いており、相手とのコミュニケーションが重要となる。チンパンジーは、他者

の置かれた状況を見て、他者が何を必要としているのかは理解できるようだ。しかし、相手から直接要求がない限り自発的には手助けしない。また、相手が何を必要としているか理解できていなくても、要求されれば、たとえ適切な行動で応えられなくても何らかの手助けをしようとするのがわかった。ヒト以外の動物で利他行動が稀なのは不完全な他者理解のせいだとするこれまでの説は再考する必要があるだろう。PNAS 誌他に論文を発表した。



(2) 野生チンパンジー・ボノボの道渡り時の協力行動。ギニア共和国ボソウ村の野生チンパンジーとコンゴ民主共和国ワンバ村の野生ボノボは、生息域を分断する形で走る村道を横切って2つの森を行き来することが知られている。この道渡り時にみられる集団での協力行動を分析した。チンパンジーでは、最初に道に現れるのはおとなのオスであることが多い。オスが立ち止まって「見張り役」をしている間に、メスや若い個体が渡っていく。そして、しんがりを務めるのもおとなオスであることが多い。それに対してボノボでは、このような協力行動が明確には確認できなかった。チンパンジー社会とボノボ社会の大きな違いに集団間関係が挙げられる。チンパンジー集団間との関係は非常に敵対的であり、遭遇時には殺し合いの戦争になることもある。対照的にボノボの集団間関係は平和的で、異群個体間でグルーミングや食物分配も確認された。集団協力行動は、外集団脅威の大きいチンパンジーでより進化した可能性が考えられる。現在継続して分析中であり、まとめ次第論文として発表する予定である。

(3) 野生ボノボの食物分配行動。食物分配は、利他・協力の進化において重要な役割を果たし、ヒトをヒトたらしめた行動要因のひとつと考えられている。これまで、分配の主だった進化仮説は、チンパンジーによる狩猟で獲得した肉の分配を基に提唱されてきた。しかし、チンパンジー同様ヒトに最も近縁な

ボノボでは食物分配の様態が異なることが示唆されている。本研究では、野生ボノボにおける果実分配を178事例観察し、分配様式・分配個体間関係・授受収支の詳細を分析した。結果、ボノボの果実分配の特徴として、要求に応じた平和的な分配、オトナメスを中心とした分配、優位なメスから劣位なメスへの一方的な非互恵的分配が挙げられた。これらの結果は、食物分配の機能に関するこれまでの主だった仮説(互恵・圧力下での分配)では説明できない。また、狩猟によって分配が進化したとする仮説に対しても否定的である。また、集団間遭遇時には異集団個体とも分配されることも確認された。さらに興味深いのは、同じものが周囲に豊富にある果実でさえも分配されることである。このような分配は、食物の栄養価値だけに着目したこれまでの経済学的な説明、つまり栄養獲得のために食物分配が必要であるという説明だけでは解釈しきれない。ボノボは儀礼的な食物分配を介して社会関係を構築している可能性がある。Behaviour 誌に論文を発表した。



(4) 飼育ボノボの食物分配行動。上記ボノボの「儀礼的な食物分配」仮説を検証すべく、統制のとれた飼育環境下でのボノボ食物分配実験を実施している。飼育環境下では、ボノボの群れ構成をコントロールできるため、「久しぶりに出会う個体」を人為的に作り出すことができる。「儀礼的な食物分配」がみられるとすると、このような久しぶりに出会った個体間、つまり関係性を構築あるいは確認しないと見えない個体間での食物分配が通常より多くなると予測される。これまでに得られた結果はこの予測を支持するものである。現在データを増やすべく、実験を継続している。

(5) 霊長類多種間での食物分配行動比較。食物分配は動物界でみられる協力行動の典型例として考えられており、ヒトの協力社会の進化を解明するうえでも非常に重要な研究対象である。これまで、チンパンジーやボノボなど、野生でよく食物分配をする種が研究の対象とされてきた。しかし、食物分配の進化を明らかにするためには、「なぜ食物分配するのか」だけでなく、「なぜ食物分配しないのか」という視点からの要因分析が欠かせない。食物分配をみせないと言われている種も対象とした比較研究が必要である。日本モンキーセンターの霊長類種17種(原猿・

新世界ザル・旧世界ザル・類人猿を含む)を対象に同じ手続きで実験したところ、分配行動・要求行動・他者への寛容性などに種差がみられた。現在データを増やすべく、実験を継続している。

(6) 共感性の進化についての考察。近年、共感是最も注目を集める研究トピックの1つとなってきた。しかし、その定義は、関連する他の専門用語の定義と混同していたり、研究分野間で意見の一致が見られていなかったりする。そこで、共感関連現象を整理するために、共感を成立要因を「他者との同一化」・「他者理解」・「向社会性」の3つに分けて分類し、これら3要因の組み合わせによって多様な共感関連現象を説明するモデルを提唱した。このモデルでは、これら3つの要因はもともと独立したものだが、互いに密接に関連・相互作用して、さまざまな共感関連現象を生み出していると考えている。このモデルにより、霊長類において報告されている事例も適切な文脈に分類・整理することができる。今後は、共感システムがどのように機能し、進化してきたのかを探るために、より幅広い種を対象に各分類に含まれる共感関連現象の詳細を調べるとともに、要因間の関連性についても検討していくべきだろう。この組み合わせモデルは共感の進化を探る比較研究にとって力強い理論的基礎となっていくはずである。英文学術誌に論文を投稿中である。

(7) 共感と不公平感の共進化についての考察。他者理解の能力向上に伴って適切な利他行動がより可能となることは間違いない。しかし、同時に、フリーライダーに搾取されないようにするためには、共感によって自動的に利他性が発揮されるのを抑制する機構も必要となる。それが不公平感ではないだろうか。なんらかの利他性・向社会性を示す種は、自分が損をすることを嫌う不公平感をみせることが知られている(引用3)。利他・向社会性を車に例えるなら、共感はアクセルの働きをし、不公平感はブレーキの役割を果たす。ともに、車を走らせるには必要不可欠な機構である。共感と不公平感が共進化した可能性について議論した。Social Justice Research誌に論文を発表した。

(8) 道具使用テクニックの社会学習。チンパンジーが道具使用「テクニック(技法)」を観察によって学習し、他者が見せる効率の良いテクニックへと方略を改善させることを明らかにした。京都大学霊長類研究所のチンパンジーを対象におこなった実験で観察された道具使用は、ストローでのジュース「吸い」と「浸し釣り」の2つである。どちらも同じ道具(シリコンチューブ)を使い、同じ場所(壁にあいた直径1cmの穴)で同じ対象(ジュース)に対しておこなわれる「テ

クニック」だが、効率が大きく異なる。9個体を個別にテストしたところ、4個



体は「吸う」テクニックを、残る5個体は「浸し釣る」テクニックをみせた。そこで、この「浸し釣る」5個体を「吸う」モデルとペアにしたところ、最終的にすべての個体がより効率の良い「吸う」テクニックを観察して学習することがわかった。この研究のポイントは、単純な模倣戦略(刺激強調)では説明できないテクニックの社会学習、効率の良いテクニックへの改善、の2つが挙げられる。社会学習によるテクニックの改善は、ヒトに特有であると考えられている累積文化進化の基盤として重要な役割を果たすと考えられている。テクノロジーの発展にみられるように、ヒトでは、ベースとなる行動からよりよい技法が編み出され、それが個体間に広まって文化が発展していく。このような累積文化進化の認知的基盤をチンパンジーが持っていることが示唆された。PLoS ONE誌他に論文を発表した。

(9) 飼育チンパンジーにおける道具の加工・運搬。上で述べた通り、チンパンジーが道具使用技法を社会学習によって習得し、より効率のよいほうへと技法を改良させ得ることが示された。しかし同時に、より良い手本が身近に存在するにもかかわらず、チンパンジーが他者の技法を学習しない場合があることも報告されている。このことから、チンパンジーが社会学習する際には、copy-if-better(他者の技法がより良い時に社会学習する)戦略よりもcopy-if-dissatisfied(自分の技法に満足していないときに社会学習する)戦略が取られていることが示唆される。この戦略は、道具使用に個体差が生まれる基盤となるだろう。京都大学熊本サンクチュアリのチンパンジー34個体を対象に実験をおこなったところ、チンパンジーの道具加工に個体差がみられることがわかった。さらに、道具の加工がうまい個体ほど、道具を持ち運び長く利用することがわかった。道具加工の個体差は、道具を持ち運ぶという行動特性の獲得によって拡大し、ひいては個体間に「交換」を生み出す基盤となるかもしれない。「交換」を介した協力社会の起源を探る考察を試みている。現在継続して分析中であり、まとめ次第論文として発表する予定である。

(10) ボノボ・チンパンジー比較。ボノボとチンパンジーを野外と実験室で研究するという方法は、世界的にきわめてユニークな

ものである。このような先進性が認められ、Behaviour 誌における「Bonogo Cognition and Behaviour」という特集号の編者に選ばれた（米国 Duke 大学の Brian Hare 博士との共同編集）。この特集号では、上記野生ボノボの食物分配論文をはじめ、世界最先端のボノボ研究を 13 編収録している。野外観察研究と実験研究の両方を収録したのがひとつの特徴である。これらの研究成果から、ヒトに特有と考えられ、かつチンパンジーにみられない性質（外集団個体との分配行動など）の多くがボノボにみられることが明らかになった。同時に、チンパンジーでみられてボノボにはない「ヒトらしい」特徴（野生での道具使用など）も明確に示された。今後は、これらの違いがどのようにして生まれたのかを、個体・社会・環境という様々なレベルから解明していく必要がある。この成果は、特集号の Introduction としても、総説論文が Behaviour 誌に掲載されている。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕(計 9 件)

1. Yamamoto, S. (2015) Non-reciprocal but peaceful fruit sharing in the wild bonobos of Wamba. Behaviour, 152, 335-357. DOI: 10.1163/1568539X-00003257 査読あり

2. Hare, B., & Yamamoto, S. (2015) Moving bonobos off the scientifically endangered list. Behaviour, 152, 247-258. DOI: 10.1163/1568539X-00003263 査読あり

3. Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2013) Basis for cumulative cultural evolution in chimpanzees: social learning of a more efficient tool-use technique. PLoS ONE, 8(1): e55768. doi:10.1371/journal.pone.0055768 査読あり

4. 山本真也 (2013) ちびっこチンパンジーとその仲間たち (第 136 回) 技を盗むチンパンジー . 科学 83(4): 410-411. 査読なし

5. 山本真也 (2013) 文化の発展につながるチンパンジーの模倣能力を発見. JSPS 科研費 NEWS 2013 年度 Vol. 1: 4. 査読なし

6. ダシヨー・カルマウラ、内田由紀子、山本真也、福島慎太郎 (2013) 国民総幸福 (GNH) の思想: 王立ブータン研究所代表ダシヨー・カルマウラ氏インタビュー. こころの未来 10: 28-33 査読なし

7. Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M.

(2012) Chimpanzees' flexible targeted helping based on an understanding of conspecifics' goals. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 109 (9), 3588-3592. (doi: 10.1073/pnas.1108517109) 査読あり

8. Yamamoto, S., & Takimoto, A. (2012) Empathy and fairness: psychological mechanisms for eliciting and maintaining prosociality and cooperation in primates. Social Justice Research, 25(3), 233-255. DOI 10.1007/s11211-012-0160-0 査読あり

9. 山本真也 (2012) ちびっこチンパンジーとその仲間たち (第 127 回) 果実を分け合うボノボ . 科学 82(7): 722-723. 査読なし

〔学会発表〕(計 35 件)

1. 山本真也 野生ボノボにおける「儀礼的食物分配」の検討. 第 7 回日本人間行動進化学会大会 (2014 年 11 月 29 日、神戸大学 (兵庫県))

2. Yamamoto S. When to learn from others: chimpanzees' social learning of tool-use techniques. The 25th Congress of the International Primatological Society. (12 August 2014, Hanoi (Vietnam))

3. Yamamoto S. Chimpanzee skillful tool-makers transport their processed tools longer. The 74th Annual Meeting of the Japanese Society for Animal Psychology. (21 July 2014, Inuyama (Japan))

4. 山本真也. チンパンジーにおける道具使用の個体差 ~加工と運搬、交換の起源にかんする考察~. 第 6 回日本人間行動進化学会大会 (2013 年 12 月 8 日、広島修道大学 (広島県))

5. 山本真也. 文化と協力行動 ~人間性の起源を類人猿に探る~. 第 77 回日本心理学会大会 シンポジウム「つながるこころの学際的前端研究」(2013 年 9 月 20 日、札幌コンベンションセンター (北海道))

6. 山本真也. 野生ボノボの非互恵的食物分配. 第 5 回日本人間行動進化学会大会 (2012 年 12 月 2 日、東京大学 (東京都))

7. 山本真也. チンパンジー・ボノボからみた利他性の進化. 第 76 回日本心理学会大会 企画シンポジウム「利他性の進化はなぜ問題なのか」(2012 年 9 月 13 日、専修大学 (神奈川県))

8. Yamamoto S., Matsuzawa T. Group

cooperation in wild chimpanzees and bonobos. The 24th Congress of the International Primatological Society. Symposium "Bonobos: the newly discovered ape". (15 August 2012, Cancun (Mexico))

9. Yamamoto S., Humle T., Tanaka M. Flexible helping with understanding of conspecifics' goals in chimpanzees. The 24th Congress of the International Primatological Society. (15 August 2012, Cancun (Mexico))

10. Yamamoto S. Plant food sharing in wild bonobos in Wamba. The 24th Congress of the International Primatological Society. Symposium "Food sharing in humans and non-human primates". (13 August 2012, Cancun (Mexico))

〔図書〕(計 5 件)

1. Hare, B., & Yamamoto, S. Eds. (2015) "Bonobo Cognition and Behaviour": The special issue in Behaviour, Brill. 316 ページ.

2. 瀧本彩加、山本真也 (2014) 霊長類の利他行動 協力社会を生み出すところの進化. 山岸俊男、亀田達也 (編): 岩波講座コミュニケーションの認知科学 4 「社会のなかの共存」. 岩波書店. pp. 59-95.

3. 山本真也 (2013) ヒトはなぜ助け合うのか. 五百部裕、小田亮 (編): 心と行動の進化を探る ~ 人間行動進化学入門 ~. 朝倉書店. pp. 36-68.

4. Yamamoto, S. (2013) Invention and modification of new tool-use behavior. In E. G. Carayannis (ed.), Encyclopedia of Creativity, Invention, Innovation, and Entrepreneurship, New York / Heidelberg: Springer, pp. 1131-1139.

5. 山本真也 (2012) ボノボとチンパンジーに協力社会の起源を探る. 中川尚史、友永雅己、山極壽一 (編): WAKUWAKU ときめきサイエンスシリーズ 3 「日本のサル学 若手研究者の最前線」. 京都通信社. pp. 186-191.

〔その他〕

〔報道・取材関連〕

1. 神戸新聞 (2015 年 3 月 14 日) 朝日新聞、産経新聞 (2015 年 3 月 17 日) 野生ボノボの食物分配にかんする Behaviour 論文公表の紹介 (取材対応: 山本真也)

2. KBS 京都「京都幸福会議」2013 年 4 月 7 日放送 (ブータンについての写真資料提供)

3. the Test of English as a Foreign Language (TOEFL). (2013.6.11. Mr. Shawn Steinhart, PLoS ONE 2009 論文の資料提供)

4. New Scientist 誌 (Mars et al. 2013 PNAS 論文への比較認知科学からのコメント)

5. フジテレビ × NHK エデュケーショナル『ヒューマン・コード~想定外のワタシと出会うための3つの暗号~』2012 年 4 月 5 日 24:35-25:00 放送 (利他性の進化・チンパンジー実験についてコメント・資料提供)

6. 日本科学未来館 常設展の企画協力、「協力」解説展示案へのコメント・資料提供 (2012 年 12 月より展示)

7. NHK、朝日新聞、読売新聞、毎日新聞、日本経済新聞、産経新聞、東京新聞、中日新聞、Live Science、その他多数 (2013 年 1 月 31 日など) (PloS ONE 論文公表の紹介)

〔アウトリーチ活動 (一般向け講演)〕

1. 山本真也. 協力する“心”にせまる - ヒト・チンパンジー・ボノボの比較から -. 日本科学未来館「人間」常設展示 1 周年記念サイエンティストトーク (2014 年 1 月 11 日、東京都港区)

2. 山本真也. 進化の隣人、チンパンジーとボノボ ~ 人間性の起源を求めて ~ 奈良女子大学附属中学・高等学校スーパーサイエンスハイスクール講演 (世界脳週間関連行事) (2014 年 2 月 1 日、奈良市)

3. 山本真也. 人はなぜ集団で働くことができるのか? ~ 「人の本性」を科学的に考察することで「人と組織の本質」を探る. The 32nd International HRD Conference & Expo: HRD JAPAN 2012 JMA70 周年特別企画パネル討議 (2012 年 9 月 14 日、品川プリンスホテル (東京都港区))

〔ホームページ等〕

1. 神戸大学の個人ページ:
<http://web.cla.kobe-u.ac.jp/teacher/%E5%B1%B1%E6%9C%AC%E7%9C%9F%E4%B9%9F>

2. 京都大学の個人ページ:
<http://www.wrc.kyoto-u.ac.jp/kumasan/ja/members/shinya-yamamoto.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山本 真也 (YAMAMOTO SHINYA)
神戸大学・大学院国際文化科学研究科・准教授
研究者番号: 59469422