

令和 2 年 6 月 19 日現在

機関番号：32612

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H02653

研究課題名(和文) 情動をうみだす脳と身体の協働システムの比較認知神経科学研究

研究課題名(英文) Comparative study of the function of brain-body system in social behaviour in birds

研究代表者

伊澤 栄一 (Izawa, Ei-Ichi)

慶應義塾大学・文学部(三田)・教授

研究者番号：10433731

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,880,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、複雑な社会行動が進化している鳥類カラスを対象に、情動が介在する社会行動機能と生理機構の解明を行った。カラスの飼育群れ内および2個体間で生じる競合・宥和行動について、(1)行動機能、(2)行動調節機構、(3)自律神経系の関与を調べた。(1)では、飼育群れの社会行動の長期データから、同性個体間の利他的羽繕いが、優位性誇示の機能を持つことを発見した。(2)では、3個体同時交渉における個体間距離を解析し、1位個体の存在が、他の2個体間の距離を近づけることを見出した。(3)では、交渉中のカラスの心拍を計測し、優位個体との対面によって、劣位個体は副交感神経優位な活動になることを見出した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

哺乳類とは異なる進化を遂げた鳥類カラスは、社会行動の心理・生理メカニズムを進化の視点で理解する上でユニークで重要なモデルである。本研究では、カラスの社会行動について、群れ生態における役割、行動調節機構、神経調節機構、これら3つの側面から調べた。その結果、カラスが同性個体同士で行う羽繕い(毛繕い)は行為者の優位性誇示の役割があること、群れ内では最優位(1位)オスが近づくとそれ以外の個体間の距離が接近すること、優位オスと対峙中の劣位オスの心拍は低下し、副交感神経の作用があることを発見した。社会行動はその機能が独自に進化しながらも、身体と脳という共通の生物基盤をもつことの一端が明らかになった。

研究成果の概要(英文)：This research project aimed to examine the social function and physiological mechanisms of social behaviour of crows. We found primarily three findings. First, analysis of long-term behavioural data from group-housed crows suggested that allopreening within same-sex individuals functions as a dominance signal function. Second, analysis of inter-individual distance in a social interaction involving three individuals revealed that the presence of the 1st dominant male caused the distance between the other two individuals to be close. Third, based on EEG data recorded from freely interacting crows, heart-rate variability analysis uncovered that subordinate crows showed the lower heart rate and higher rMSSD during the interaction with dominant birds than during being alone, indicating the involvement of the parasympathetic autonomic nervous system in social interaction of subordinate birds.

研究分野：動物心理学

キーワード：情動 進化 利他性 脳 自律神経系

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

情動(emotion)は外的刺激によって生じる短期的な身体生理反応またはそれに伴う行動表出である。ダーウィンが150年前に着目した動物の情動は、個体間の競合や協力、母子の絆形成など、コミュニケーションの心的基盤として、哺乳類、鳥類、魚類にまで研究が及んでいる。さらに、近年の研究によって、その共通神経基盤が明らかになり、脊椎動物で進化保存された視床下部とその末梢標的器官の副腎皮質(HPA軸と呼ぶ)を含む皮質下辺縁系であることが示唆されている。一方、ヒトの情動・感情の神経基盤は、内受容感覚を用いた脳と身体(末梢)の協働システムとして理解されている。外部刺激によって末梢では、自律神経を介した心拍増加などの身体反応が生じ、この身体反応が内受容感覚信号として脳で検出され、ボトムアップ的に情動が生じる。この刺激と身体反応は海馬で記憶され、同じ刺激に遭遇すると、その想起に伴って脳が自律神経を介し身体反応を誘発させ、トップダウン的に情動が生じる。このようなヒトの内受容感覚回路と高次社会認知との関係は、動物の情動・感情の進化を理解する上で、HPA軸だけでなく、脳-身体協働システムの視点からもアプローチする必要性を示している。ヒト以外の動物におけるこのシステムの機能は、げっ歯類における痛みに関する研究が主流であり、社会行動・コミュニケーションにおける機能の理解は非常に乏しいのが現状である。

2. 研究の目的

本研究の目的は、個体間の競合や協力をはじめとする複雑な社会行動が進化している鳥類カラスをモデルとして、情動が介在する個体間の社会交渉における行動の機能とその調節メカニズム、さらにそれらにおける「脳-身体システム」の機能を解明することである。哺乳類と系統発生的に離れた鳥類を用いてこれらを解明することで、社会行動の進化における情動と脳-身体システムの関係という従来にない視点から“こころ(行動)”の進化を理解することができる。これらの解明に向け、本研究課題では、飼育下のカラスを対象とし、群れおよび2個体状況下において個体間に生じる競合行動と宥和行動について(1)行動機能、(2)行動調節メカニズム、(3)自律神経系の関与の検討を行った。

3. 研究の方法

(1) 若鳥の群れにおける社会行動の機能の検討

群れ内における社会行動の機能を明らかにするために、屋外大型ケージにて、雌雄混成の8~10羽の群れを3群導入し、群れ内で自発的に生じる個体間の攻撃行動および宥和行動を、約2年間かけてデータ収集した。攻撃行動をもとに個体間の優劣関係を同定し、宥和行動である他個体への羽繕い(個体間の方向性と頻度)との関係をモデル分析によって調べた。

(2) 3個体間交渉における行動調節メカニズムの検討

従来の動物の社会行動の研究は、上記(1)のような群れを対象にしたものか、あるいは、2個体間の交渉を対象にしたものしかなかった。自然状況下の個体間交渉では、3個体以上が同時に参加することが多いものの、3個体同時交渉場面において、いかなる行動調節が行われているのかは検討されていない。そこで、カラスオス3個体を1つの実験ケージに同時に導入し、そこで生じた行動をビデオデータとして記録し、2個体交渉場面における行動とどのように異なるか調べた。行動指標として個体間距離に着目し、2個体交渉場面において生じる個体間距離の(確率密度)分布と、同じ個体で構成される3個体交渉場面における個体間距離分布とをブートストラップ法を用いて比較した。さらに、3個体交渉場面における個体間距離の時系列データをもとに、3個体の移動の相互作用を調べるために、ベクトル自己回帰モデルに基づくGranger因果性分析を用い、3個体のうちに他個体の動きに最も影響を与えている個体がいるか否かを調べた。

(3) 2個体間の競合的交渉場面における自律神経活動の解析

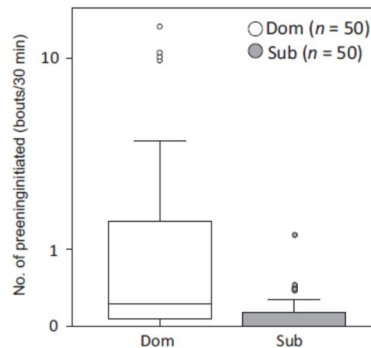
着脱式の無線式小型心電計を用い、自由行動下のカラスの心電図を計測するシステムを世界で初めて立ち上げた。このシステムを用い、優劣関係を形成したオス2個体の交渉中の心電図を計測した。心拍データを心拍変動分析することで、交渉中の優位個体および劣位個体の自律神経活動を解析した。

4. 研究成果

(1) 若鳥の群れにおける社会行動の機能の検討

他個体への羽繕い行動の頻度および継続時間が、攻撃行動の頻度、羽繕いを行う個体とそれを受ける個体の優劣関係、および、羽繕いを行う個体と受ける個体の性別組み合わせなどの諸要因との相関を、回帰モデル分析を用いて調べた。その結果、カラスの他個体への羽繕いは、性別に応じた2つの異なる機能をもっていることを見出した。同性個体間(オス同士、メス同士)で生じる羽繕いは、優位個体から劣位個体へ一方的に生じ、逆方向には生じないことが判明した。この結果は、同性個体間における羽繕いが、羽繕いを行う個体の(受ける個体への)優位性の誇示シ

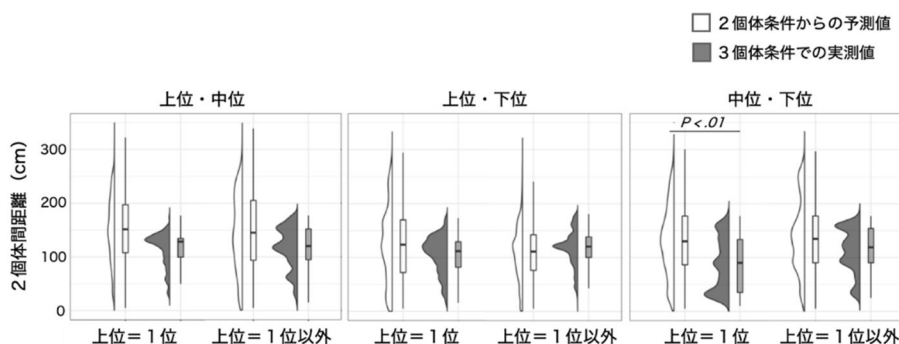
グナルとして機能していることが示唆された(右図)。一方、異性個体間(オス-メス間)で生じる羽繕いは、羽繕いを行う側と受ける側の役割交代がみられる互恵性があることが判明した。この結果は、異性個体間の羽繕いは、当該個体間の宥和関係の形成と維持の機能を持つことが示唆された。哺乳類や鳥類における羽繕い行動の研究では、互恵性パターンばかりが確認されており、毛繕い/羽繕い行動の機能は、個体間の宥和関係の形成と維持であると考えられてきた。これに対して、優位性誇示シグナルの機能は、理論的に指摘され、観察記述による定性的な示唆にとどまっていたが、本研究によってこれが初めて明確な行動として実証された。この発見は、他個体を羽繕いするという利他行動が、互恵的な協力関係の枠組みだけでなく、一方向的な競合的關係を背景として進化する「競争による利他性進化説」を支持する大きな発見となった。この成果は、動物行動学の国際専門誌 Ethology における協力行動の特集号での招待論文として掲載された。



同性個体間の羽繕いの頻度を表したグラフ。左が優位個体から劣位個体へ、右が劣位個体から優位個体へ生じた頻度を表す。

(2) 3個体間交渉における行動調節メカニズムの検討

順位関係が同定されたオス3個体を1つの実験ケージに同時に導入し、個体間距離をビデオデータとして取得した。ビデオデータから、個体間距離の頻度分布を計測し、同居個体に1位オスが含まれる条件と含まれない条件の間で比較した。解析の結果、1位が存在すると、それ以外の2個体間の距離が、当該2個体だけの条件に比べて短くなった(下図)。このことは、1位オスの存在が、同時交渉する他の2個体を接近させる要因となっていることを示唆する。さらに、個体間距離の時系列データに対して、3個体の動きの相互作用を調べるために Granger 因果性分析を行った結果、3個体同時交渉では、1位個体の動きが、他の2個体の動きに連鎖的に影響していることが示唆された。なお、この成果は現在投稿中である。

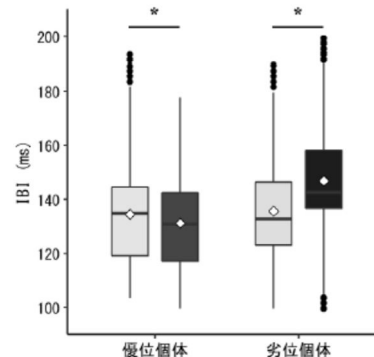


3個体交渉場面における、各2個体間の距離の密度分布。左: 上位と中位, 中: 上位と下位, 右: 中位と下位を示す。ヒストグラムは2個体条件(白)および3個体条件(黒)を表す。

(3) 2個体間の競合的交渉場面における自律神経活動の解析

本課題で立ち上げた無線式の心電計測システムによって、自由行動下のカラスから安定して心電図を計測することに成功した。

この計測システムを用い、優劣関係を形成したオス2個体を実験ケージ内で5分間自由に交渉させ、心電データを記録した。心拍データを抽出し、心拍間隔、副交感神経の優位性指標である rMSSD、および、自律神経活動全体に対する交感神経活動の優位性指標である SDNN:rMSSD について、優位個体および劣位個体それぞれを対象に、対面前と対面中の値を比較検討した。その結果、優位個体と対面中の劣位個体の心拍間隔は、対面前に比べて、有意に長く、すなわち、心拍が遅くなった。劣位個体と対面中の優位個体の心拍間隔は、対面前に比べて、有意に短く、すなわち、心拍が速くなった。rMSSD については、劣位個体においてのみ、対面前に比べて(優位個体と)対面中に高かったが、優位個体ではそのような差はみられなかった。SDNN:rMSSD については、優位個体も劣位個体も、対面前と対面中で差がみられなかった。これらの結果から、劣位個体は、優位個体と対面することで心拍数が低下し、それが副交感神経優位の自律神経活動によるものであることが示唆された。これまで、社会行動中の個体の心拍を計測した研究は、哺乳類、鳥類いずれにおいても非常に少なく、いずれも心拍数の増加が報告されていた。



対面前(白)および対面中(黒)心拍間隔。左が優位個体、右が劣位個体。

本研究で見出された心拍数低下と副交感神経の関与は、ヒト以外の動物研究では初めての知見である。ヒトの生理心理学の知見に基づくと、同様の生理反応は、注意やそれを惹起する（内臓由来の）嫌悪反応であることから、本研究で見出された劣位個体の身体生理反応は、優位個体に対する嫌悪反応あるいは強く注意が惹起された状態を反映している可能性が高く、ヒト以外の動物における情動と社会行動を支える脳-身体システムの関与を強く示唆する発見である。なお本成果は現在投稿中である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Miyazawa, E., Seguchi, A., Takahashi, N., Motai, A., and Izawa, E-I.	4. 巻 126
2. 論文標題 Different patterns of allogrooming between same-sex and opposite-sex in non-breeder groups of wild-caught large-billed crows (<i>Corvus macrorhynchos</i>).	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ethology	6. 最初と最後の頁 195-206
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1111/eth.12992	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Matsui, H., and Izawa, E-I.	4. 巻 30
2. 論文標題 Control of bill-grasping aperture with varying food size in crows.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 NeuroReport	6. 最初と最後の頁 522-525
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1097/WNR.0000000000001240	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Matsui, H., and Izawa, E-I.	4. 巻 222
2. 論文標題 Rapid adjustment of pecking trajectory to prism-induced visual shifts in crows as compared to pigeons	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.182345	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 伊澤栄一	4. 巻 67
2. 論文標題 カラスのコミュニケーション：聞く・見る・触れる	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 動物心理学研究	6. 最初と最後の頁 11-18
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2502/janip.67.1.2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Nomura Tadashi、Izawa Ei-Ichi	4. 巻 59
2. 論文標題 Avian brains: Insights from development, behaviors and evolution	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Development, Growth & Differentiation	6. 最初と最後の頁 244-257
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/dgd.12362	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計27件 (うち招待講演 7件 / うち国際学会 8件)

1. 発表者名 伊澤栄一
2. 発表標題 生物心理学：カラスをモデルとした“こころ”の進化
3. 学会等名 慶應義塾大学 自然科学研究教育センター開所10周年記念シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Seguchi, A., Izawa, E-I.
2. 発表標題 The 1st dominant male causes subordinates to shorten their distance in triadic interactions of crows.
3. 学会等名 36th International Ethological Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takahashi, N., Izawa, E-I.
2. 発表標題 Altruistic behavior within pair-bonds is exchanged but skewed to males in captive large-billed crows.
3. 学会等名 36th International Ethological Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Aota, I., Kurokawa, M., Kikusui, T., Mogi, K., Izawa, E-I.
2. 発表標題 Longitudinal change of social interactions and basal stress across the development of group structure in captive crows.
3. 学会等名 第79回日本動物心理学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takahashi, N., Izawa, E-I.
2. 発表標題 Sexual difference of subordinate response in the formation of dominance relationship in captive juveniles of the large-billed crow (<i>Corvus macrorhynchos</i>).
3. 学会等名 第79回日本動物心理学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Izawa, Ei-Ichi
2. 発表標題 Psychological and neural underpinnings for dominance relationship in crows
3. 学会等名 Bird Perception & Cognition symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊澤栄一
2. 発表標題 ハシブトガラスの群れ内における技術伝播の偏り
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊澤栄一
2. 発表標題 身体がうみだすコミュニケーション空間：カラスの場合
3. 学会等名 公開シンポジウム ” 自己理解と他者理解：脊椎動物において心的表象は共有されているか？ ” (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊澤栄一
2. 発表標題 もう1つの “ こころ ” の進化
3. 学会等名 第2回 慶應ライフサイエンスシンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Izawa, Ei-Ichi
2. 発表標題 Lessons from avian social behavior: the evolution of communication and brain, ...and body.
3. 学会等名 EVOBRAIN2018: Japanese-German Summer School on Comparative Neuroscience and Brain Evolution (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Matsui, H., Izawa, E-I.
2. 発表標題 Neural substrates for sensorimotor plasticity to control pecking with an experimentally extended bill in pigeons
3. 学会等名 13th International Congress of Neuroethology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Morita, K., Izawa, E-I.
2. 発表標題 A functional anatomy of visceral pallium of pigeon
3. 学会等名 日本比較生理生化学会 第40回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 高橋奈々・伊澤栄一
2. 発表標題 若年期ハシトガラスの優劣関係における服従行動はオス間で表出されやすい
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 瀬口瑛子・伊澤栄一
2. 発表標題 ハシトガラスの3者間同時交渉では1位オスの存在が劣位2者間の距離を縮める
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 青田伊莉安・伊澤栄一
2. 発表標題 ハシトガラスの集団採餌場面における優劣順位の影響
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Matsui, H., Izawa, E-I.
2. 発表標題 Neural basis for sensorimotor learning of pecking movement with an experimentally extended bill in pigeons
3. 学会等名 日本動物心理学会第78回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊澤栄一
2. 発表標題 カラスをモデルとした社会的意思決定の心理・神経メカニズム.
3. 学会等名 次世代脳プロジェクト2017冬のシンポジウム 意志創発の進化・脳・心理基盤 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 伊澤栄一
2. 発表標題 カラス集団内における情報伝播の非対称性
3. 学会等名 日本心理学会第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Matsui, Hiroshi, and Izawa, Ei-Ichi
2. 発表標題 Motor adaptation to an experimentally extended bill in birds and its neural basis.
3. 学会等名 35th International Ethological Conference (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Takahashi, Nana, Izawa, Ei-Ichi., and Hasegawa, Toshikazu.
2. 発表標題 Males are more sensitive to dominants than females in captive juvenile crows
3. 学会等名 35th International Ethological Conference (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Horn, Lisa, Bugnyar, Thomas, Scheer, Clara, Suyama, Masaki, Izawa, Ei-Ichi, and Massen, Jorg JM
2. 発表標題 Testing the Cooperative breeding hypothesis in corvids
3. 学会等名 35th International Ethological Conference (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Matsui, Hiroshi, and Izawa, Ei-Ichi
2. 発表標題 Neural correlates with sensorimotor adaptation of pecking to an artificial bill extension in pigeons
3. 学会等名 第40回日本神経科学大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 瀬口瑛子・伊澤栄一
2. 発表標題 ハシブトガラスにおける複数個体間交渉 -個体と3個体の比較-
3. 学会等名 行動2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 高橋奈々・伊澤栄一・長谷川寿一
2. 発表標題 飼育下ハシトガラス若鳥の優劣形成における服従表出の性差
3. 学会等名 行動2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 竹田和朗・伊澤栄一
2. 発表標題 ハシトガラスの優劣関係形成に伴う個体間距離の可塑的变化
3. 学会等名 行動2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Matsui, Hiroshi, and Izawa, Ei-Ichi
2. 発表標題 Effects of the prism-induced visual shift on pecking kinematics in crows and pigeons
3. 学会等名 行動2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Matsui, Hiroshi, and Izawa, Ei-Ichi
2. 発表標題 Online motor adjustment to prism-induced visual shifts in crows, but not in pigeons
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第 39 回大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 上田恵介編 伊澤栄一分担執筆	4. 発行年 2019年
2. 出版社 一色出版	5. 総ページ数 432
3. 書名 遺伝子から解き明かす鳥の不思議な世界	

1. 著者名 村上安則, 滋野修一, 野村真 編 伊澤栄一分担執筆	4. 発行年 2018年
2. 出版社 一色出版	5. 総ページ数 520
3. 書名 遺伝子から解き明かす脳の不思議な世界	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	茂木 一孝 (Mogi Kazutaka) (50347308)	麻布大学・獣医学部・准教授 (32701)	