

令和 5 年 6 月 2 日現在

機関番号：32612

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H01787

研究課題名（和文）個体間の宥和関係形成を支える脳-内臓回路の比較認知神経科学研究

研究課題名（英文）Neural basis of social dominance and affiliation in crows.

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） 15,630,000円

研究成果の概要（和文）：150年前にダーウィンが着目した動物の情動は、個体間の競合や協力を支える心的基盤として、哺乳類や鳥類、魚類にまで見出されている。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モデルとして、個体間の緊張のおよび親和的な関係がどのように生じ、その生理学的基盤について実験検討を行った。その結果、2個体間に緊張作用には内臓感覚情報の関与を示唆する自律神経が介在し、親和的作用には、バゾプレッシン1a受容体による緊張作用の抑制が生じていることを見出した。本研究は、個体間の緊張が親和へと変化する過程に、脳-内臓回路を中心とした内分泌機構の関与が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の成果は、哺乳類とは独立な進化を遂げた鳥類において、初対面の個体同士に生じる緊張作用にどのような身体の反応が起き、次第に構築されていく親和関係にどのようなホルモン分子が関与しているのかを明らかにした。本研究は、私たちヒトとは全く異なる体のつくりをもつ鳥類のコミュニケーションにおいて、脳だけでなく身体の反応が重要な役割をもつことを明らかにした点で意義がある。この研究は、私たちが情動や感情とよんでいる心的機能がどのような社会生態（暮らし）と脳・身体とのメカニズム（仕組み）の相互作用によって進化したのかという、心の進化起源の理解へとつながる研究である。

研究成果の概要（英文）：Emotion, Charles Robert Darwin focused on 150 years ago, has been found in mammals, birds, and even fish as the psychological basis for competition and cooperation of social animals. This study investigated the physiological basis of agonistic and affiliative relationships between individuals in crows, a species that has evolved complex social behavior. We found that the agonistic interactions between two individuals involved the autonomic nervous system, presumably visceral processing. We also found that the affiliative relationships entailed the vasopressin 1a receptor, suppressing the agonism between them. The present study suggests the involvement of endocrine mechanisms, mainly brain-visceral circuits, in forming social affiliation from agonism between individuals.

研究分野：動物心理学

キーワード：情動 カラス 社会 絆形成 優劣関係 自律神経 ホルモン オキシトシン

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、母子の絆形成などのコミュニケーションの心的基盤として、現在、哺乳類や鳥類、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(内臓)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、社会行動やコミュニケーションにおける機能の理解は進んでいなかった。

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、特に、初対面の個体同士に生じる緊張がもたらす反発的な作用と、繰り返し出会うことで次第に構築されていく親和的な作用について、「脳-内臓回路」の役割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を脳-内臓回路というメカニズムの視点から解明することで、従来にない“こころ(行動)”の進化を理解に貢献する。その解明に向け、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緊張作用と親和作用について、脳-内臓回路および内分泌メカニズムの関与について実験的検討を行った。

3. 研究の方法

研究項目1. オス間の優劣関係における自律神経の機能

初対面の個体間に生じる緊張的作用は、カラスにおいてはオス間で顕著である。初対面のオス同士は、攻撃・威嚇や服従・回避による攻撃交渉を通じて互いの強さを確認し、優劣関係を形成する。優劣関係は、同じ個体同士が2、3回対面することで安定的に形成される。一度優劣関係が形成されると、劣位個体が優位個体に対して速やかに服従ディスプレイを示すことで、当該2個体間には激しい攻撃は生じなくなる。そのような2個体間には明示的な緊張(反発)作用が生じないものの、互いに接近することもなく、毛づくろいを交換するような親和関係とは全く異なる。先行研究では、優劣関係の形成したオス2個体の対面事態において、大脳では扁桃体や海馬などの脊椎動物に共通する社会脳回路が活性化することが明らかにされていた。しかし、身体反応については全く検討されていなかった。

そこで、本研究項目1では、着脱無線式の心電位計測システムを開発し、対面中の優位個体および劣位個体の心拍を計測することで、自律神経活動の検討を行った。の優劣

関係を形成したオス2個体間の対面事態において、優位個体および劣位個体の脳-内臓回路の機能を調べた。

研究項目2. 長期的な3個体間交渉事態を通じた親和関係形成とその内分泌メカニズムの検討

これまで、社会性動物における親和関係形成の行動学的および生理学的メカニズムに関する研究は、哺乳類を対象としたオス-メスつがい関係や母仔関係に関する研究が圧倒的に多かった。これらの親和関係は、生物学的に強く規定された本能行動であり、行動や生理に関する膨大な知見が蓄積されている。一方で、社会性動物は同性個体間において戦略的な親和関係を形成することが知られている。その好例は、野生のヒヒやチンパンジーのオスにみられる、同盟や連合とよばれる闘争時の協力関係である。しかし、本来的には緊張作用がはたらくオス同士が、どのような要因によって親和関係を形成し、いかなる生理学的メカニズムが関与するのかに関する研究はない。研究代表者らは、近年、優劣関係を形成したカラスのオス3個体を実験ケージ内で数十分間自由に交渉させると、2個体が接近し、1個体が離れるという現象を見出した。しかし、この現象は数十分間の短期的な現象として確認されたものであり、接近したオス2個体間には毛づくろいの交換なども生じていなかった。それゆえ、当該2個体間に親和関係が形成されたといえるものではなかった。

本研究項目2では、カラスのオス3個体を同居させ、互いに交渉可能な状態に長期におくことで、2個体間の接近が再現され、親和関係へと発展するのかを検討した。さらに、親和関係の内分泌メカニズムとして、哺乳類において母子やつがいの絆形成への関与が判明しているオキシトシン/バズプレッシンに着目し、その薬理的な阻害によって親和関係にどのような影響を与えるかを検討した。

4. 研究成果

研究項目1. オス間の優劣関係における自律神経の機能

対面中の優位個体および劣位個体の心電位を計測するには、無線式的心電位計が必要であるが、市販の機器は埋め込み式が主流でありその装着に手術が必要であるため記録個体への負担も大きく、多数の個体データを収集するのも容易ではない。そこで、研究代表者らは、着脱可能な無線式心電計を開発し、自由行動下のカラスからリアルタイムで心電図を計測することに世界で初めて成功した(図1)。

この計測システムを用い、優劣関係を形成したオス8組を対象に対面行動実験を行った。各2個体を実験室で5分間対面させ、自由な交渉事態を設けることで、その間の行動と心拍を記録し解析を行った。対面前5分間と対面中5分間の心電位データをもとに心拍変動解析を行い、自律神経活動(交感神経、副交感神経)を検討した。その結果、優位オスと対面中の劣位オスには、心拍が低下し、副交感神経の活動が強くなっていることを見出した。一方、劣位オスと対面中の優位オスには、心拍の変化はなく、交感神経の活動が強くなっていることを見出された。

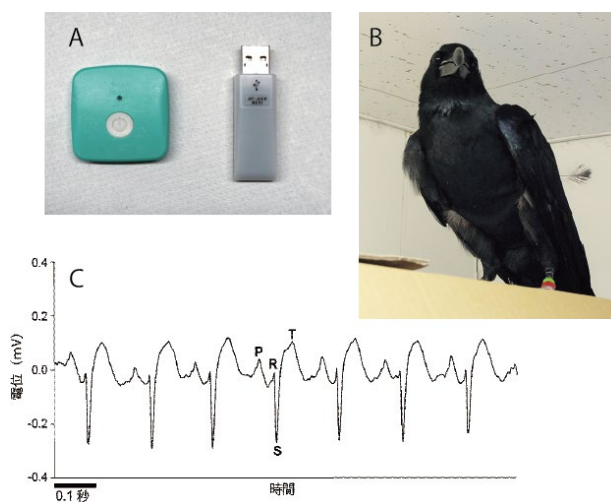


図1. 研究代表者らがカラス用に構築した着脱式無線心電位計測システム。心電計(A)および装着したカラス(B)。自由行動下の個体から記録された心電位(C)。

これらの結果は2つのことを示唆する。1つは、優位・劣位を問わず、緊張作用が生じる他個体との対面は、自律神経の賦活を伴うことである。これは哺乳類の豊富な先行研究や少数しかない鳥類の先行研究とも一致する。もう1つは、劣位オスは、優位オスとの対面によって心拍低下(図2)と副交感神経の賦活を示した点についてである。副交感神経は、内臓の状態知覚と運動を担う、脳と内臓をつなぐ神経回路の中核である。劣位個体に副交感神経の賦活と心拍低下が生じたことは内臓-脳回路の関与を示唆するものである。このような身体反応は、ヒトを含む哺乳類では、恐怖や嫌悪事象(の予測)に対する防御反応として生じることが知られている。これを踏まえると、優位個体と対面している劣位個体には、恐怖や嫌悪(あるいはその予測)に伴う身体反応と同じ現象が生じていると考えられる。

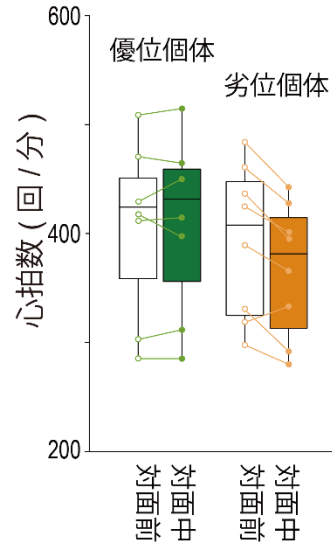


図2. 対面前(白)および対面中(色つき)の心拍数。優位個体は劣位個体との対面によって心拍は変化しなかったが(緑)、劣位個体は心拍数が低下した(オレンジ)。

従来の研究では、哺乳類も含め、2個体間の緊張的な交渉事態における身体反応は、自律神経の賦活(交感神経の賦活)だけが報告されていた。恐怖や嫌悪などの負の情動とそれに伴う身体反応を見出したのは本研究が初めてであり、これまで全く着目されていない鳥類の社会行動における脳-内臓回路の機能解明に向けた重要な発見である。

研究項目2. 長期的な3個体間交渉事態を通じた親和関係形成とその内分泌メカニズムの検討

優劣関係を形成したオス3個体を、飼育ケージにて2週間同居させ、そのうち2個体間に「接近状態を維持」し、「毛づくろいの交換」を行う親和関係が形成されるかを検討した。計17個体を用い3個体組み合わせ8群を対象に実験を行った。各群を構成する2個体ペア3組それぞれに対して、同居前に、2個体間みの対面行動実験を3試行(20分/試行)実施し、優劣関係および個体間の接近、毛づくろいの生起回数を計測した。2週間の同居後、再び、各群の2個体ペア3組それぞれに対して、対面行動実験を3試行(20分/試行)実施し、個体間の接近および毛づくろいの生起回数を計測した。その結果、7群において、3個体の中の2個体が親和関係を形成した。いずれの2個体間も、同居前条件に比べ、同居後において、接近状態と毛づくろいの顕著な増加がみられた(図3)。

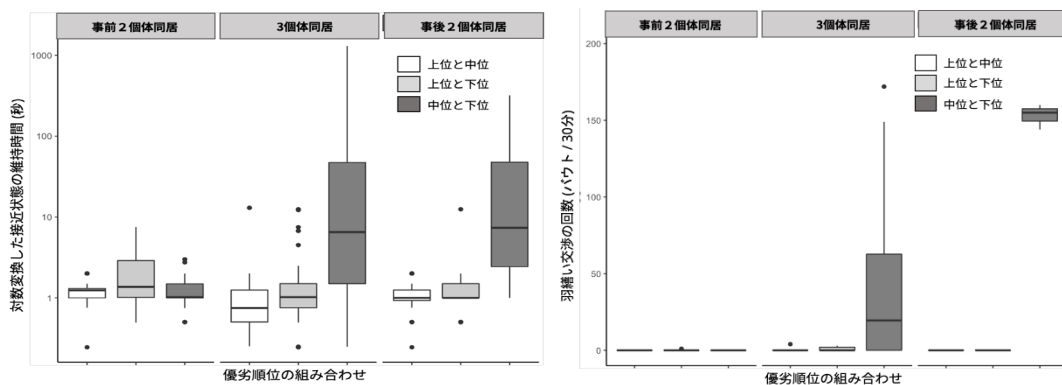


図3. 3個体同居前後および同居中において3組の2個体間で生じた接近状態の維持時間(左図)と毛づくろい(右図)の例。中位オスと下位オス(黒グラフ)において接近維持時間と毛づくろいの顕著な増加が見られた。

3 個体同居を経て親和関係を形成したオス 2 個体と形成しなかったオス 2 個体（非親和）に対し、バゾプレッシン 1a 受容体の阻害薬を末梢投与し、対面行動実験を行うことで、親和関係を特徴づける接近維持や毛づくろいに、いかなる影響が生じるかを調べた。いずれの組み合わせにおいても阻害薬投与は、優位オス、劣位オスそれぞれ異なる試行において実施した。

バゾプレッシン受容体阻害薬の投与は、親和関係を形成した個体が互いに示していた接近状態の維持と毛づくろいが消失した（図 4）。同時に、親和関係を形成していた組み合わせにおける阻害薬の投与は、優位オスの（劣位オスに対する）攻撃を回復させ、劣位オスの（優位オスに対する）服従音声や回避行動も回復させた。非親和のオス間における阻害薬投与では、優位オスの攻撃、劣位オスの服従・回避、いずれも増加しなかったことから、攻撃・服従の回復は親和関係を形成したオスに特異的な影響であることを示す。以上の結果は、オス間の親和関係にバゾプレッシン 1a 受容体が関与しており、互いの優劣関係に応じた攻撃ないしは服従・回避行動の抑制する機能を担っている可能性が強く示唆された。

以上の 2 つの研究項目の成果は、カラスにおいて緊張作用が強い優劣関係には脳-内臓回路が関与することで、とりわけ優位個体に対する劣位個体の行動調節がなされ、バゾプレッシン 1a 受容体を介してその緊張作用が抑制されることで互いに接近状態を保ち、毛づくろいを交換する親和関係が形成されるという仮説を提示することができた。

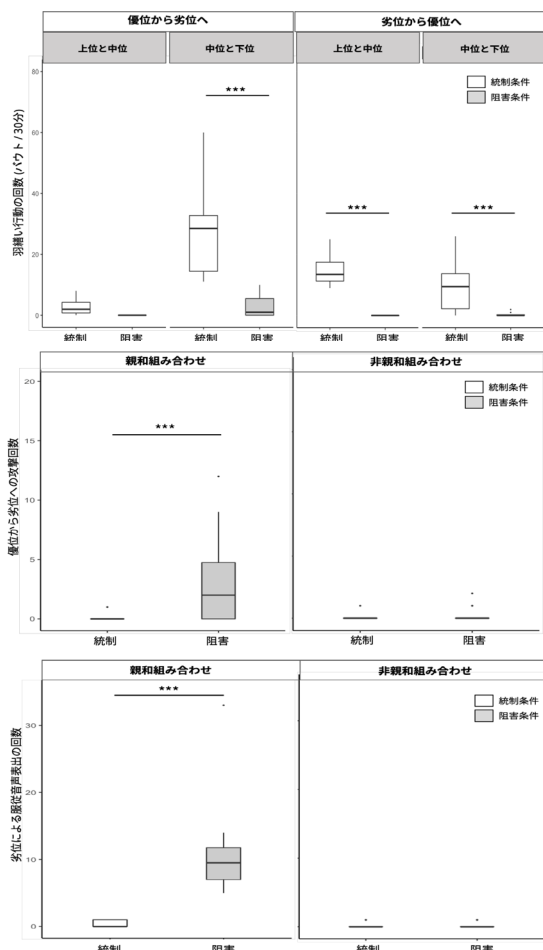


図 4. 親和関係をもつオスへの阻害薬投与は毛づくろいを消失させ(上段図)、優位から劣位への攻撃(中段左)および劣位から優位への服従(下段左)を増加させた。非親和のオスへの阻害薬投与では攻撃(中段右)や服従(下段右)は増加しなかった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 2件 / うちオープンアクセス 8件）

1. 著者名 伊澤 栄一	4. 巻 40
2. 論文標題 進化における身体と“こころ”の関係: カラスの道具使用	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 日本ロボット学会誌	6. 最初と最後の頁 7-9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7210/jrsj.40.7	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 Takeda Kazuaki, Takahashi Nana, Izawa Ei-Ichi	4. 巻 9
2. 論文標題 Social encounters produce different autonomic response between dominants and subordinates in crows	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 220972
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsos.220972	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 瀬口 瑛子、伊澤 栄一	4. 巻 90
2. 論文標題 ハシトガラスの3個体同時交渉における個体間距離に優劣関係が与える影響	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 慶應義塾大学社会学研究科紀要: 人間と社会の探究	6. 最初と最後の頁 47-62
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Takahashi Nana, Seguchi Akiko, Izawa Ei-Ichi	4. 巻 71
2. 論文標題 Asymmetrical occurrence of altruistic behaviour within and between pair-bonds of large-billed crows	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Japanese Journal of Animal Psychology	6. 最初と最後の頁 27-32
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2502/janip.71.1.2	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 Miller Rachael、、、Izawa Ei-Ichi、、、Clayton Nicola (22名中10番目).	4. 巻 32
2. 論文標題 Socio-ecological correlates of neophobia in corvids	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 74-85
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2021.10.045	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 該当する

1. 著者名 Seguchi Akiko, Mogi Kazutaka, Izawa Ei-ichi	4. 巻 84
2. 論文標題 Measurement of urinary mesotocin in large-billed crows by enzyme-linked immunosorbent assay	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Veterinary Medical Science	6. 最初と最後の頁 520-524
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1292/jvms.21-0635	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 Horn Lisa, Bugnyar Thomas, Griesser Michael, Hengl Marietta, Izawa Ei-Ichi, Oortwijn Tim, Russler Christiane, Scheer Clara, Schiestl Martina, Suyama Masaki, Taylor Alex H, Vanhooland Lisa-Claire, von Bayern Auguste MP, Zurcher Yvonne, Massen Jorg JM	4. 巻 9
2. 論文標題 Sex-specific effects of cooperative breeding and colonial nesting on prosociality in corvids	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 e58139
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.58139	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 該当する

1. 著者名 持田 浩治、香田 啓貴、北條 賢、高橋 宏司、須山 巨基、伊澤 栄一、井原 泰雄	4. 巻 70
2. 論文標題 社会学習による行動伝播の生態学における役割	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 日本生態学会誌	6. 最初と最後の頁 177-195
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18960/seitai.70.3_177	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 Shimbo Akihiro, Izawa Ei-Ichi, Fujisawa Shigeyoshi	4. 巻 7
2. 論文標題 Scalable representation of time in the hippocampus	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 eabd7013
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.abd7013	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 瀬口 瑛子、伊澤 栄一	4. 巻 90
2. 論文標題 ハシトガラスの3個体同時交渉における個体間距離に優劣関係が与える影響	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 慶應義塾大学社会学研究科紀要:人間と社会の探究	6. 最初と最後の頁 47-62
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 -

〔学会発表〕 計12件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 伊澤 栄一
2. 発表標題 カラスの社会と身体
3. 学会等名 2022年度 基礎生物学研究所 動物行動学研究会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 伊澤 栄一
2. 発表標題 ラスをモデルとした社会性の神経・行動基盤
3. 学会等名 2022年度 生理学研究所 研究会「心的状態の理解に向けた行動・生理的指標の計測と解析」 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Akiko Seguchi, Ei-Ichi Izawa
2. 発表標題 Increased urinary mesotocin concentrations in male-male social bonds formed by the forced triadic cohabitation in largebilled crows (<i>Corvus macrorhynchos</i>)
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第44回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 谷津田 千理、伊澤 栄一
2. 発表標題 ハシブトガラスにおけるHPA軸の短期的応答性と排便頻度の関係
3. 学会等名 第46回鳥類内分泌研究会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Illia Aota, Ei-Ichi Izawa
2. 発表標題 Effect of bystander on aggressive interactions in crows
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第44回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 伊澤 栄一
2. 発表標題 ガラスにおける集団形成と個体の社会戦略
3. 学会等名 2021年度 遺伝研 行動動遺伝学研究会「家畜化機構の解明」(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 瀬口 瑛子、茂木 一孝、菊水 健史、伊澤 栄一
2. 発表標題 ハシプトガラスのオス間の親和関係形成に伴い尿中メソトシン濃度が増加する
3. 学会等名 第45回鳥類内分泌研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高橋 奈々、伊澤 栄一
2. 発表標題 ハシプトガラスにおける2個体優劣関係形成場面でのコルチコステロンの機能の検証
3. 学会等名 第45回鳥類内分泌研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 青田 伊莉安、高野 茉夕、水野 雄輝、谷津田 千理、茂木 一孝、菊水 健史、伊澤 栄一
2. 発表標題 上位個体の隔離操作が群れの行動および内分泌系に及ぼす影響の検討
3. 学会等名 第45回鳥類内分泌研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高橋 奈々、伊澤 栄一
2. 発表標題 ハシプトガラスにおける敗北記憶形成に対するコルチコステロン阻害の影響
3. 学会等名 第44回鳥類内分泌研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 瀬口 瑛子、伊澤 栄一
2. 発表標題 パソプレッシン1a受容体阻害がハシプトガラスのオス間の社会的絆を障害する
3. 学会等名 第44回鳥類内分泌研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Illia Aota, Ei-Ichi Izawa
2. 発表標題 Experimental removal of the top-ranked individual activates vocalization of the low-ranked individuals in a captive group of crows
3. 学会等名 DARS-SWARM2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔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・教授 (32701)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------