



Title	霊長類における毛づくろいと利他行動
Author(s)	山田, 一憲
Citation	未来共生学. 2015, 2, p. 63-82
Version Type	VoR
URL	<a href="https://doi.org/10.18910/51794">https://doi.org/10.18910/51794</a>
rights	
Note	

*The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA*

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

al. (eds.) *New Frontiers in Artificial Intelligence (JSAI-isAI 2013 Workshops, Kanagawa, Japan, Selected Papers from LENLS10, JURISIN2013, MiMI2013, AAA2013, DDS13)*, Heidelberg: Springer, pp.98-114.

Schaffer, J.

2014 Monism. *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. (Winter 2014 Edition) E. N. Zalta (ed.) <http://plato.stanford.edu/archives/win2014/entries/monism/>

Tomasello, M.

1999 *The Cultural Origins of Human Cognition*. Harvard University Press. (トマセロ、M. 2006『心とことばの起源を探る』大堀嘉夫ほか訳、勁草書房)

# 霊長類における毛づくろいと利他行動

山田 一憲

大阪大学大学院人間科学研究科講師

## 要旨

動物が行う社会行動のなかでも、利他行動は興味深い。利他行動は、行動の受け手には利益が生じるが行為者には損失が生じる行動であり、一見すると進化的に安定しない不適応な行動に思えるにも関わらず、現実の自然界では利他行動がたびたび見つかるからである。利他行動が進化的に成立することは、大きく二つの枠組みから説明できる。利他行動によって血縁者に与えた利益を行為者自身の間接的な適応度とみなす血縁選択モデルと、2個体の間で利他行動を交換することで最終的にはお互いに利益が得られる互恵的利他行動モデルである。霊長類が最も頻繁に行う社会行動は、毛づくろいである。毛づくろいは、体に付着した外部寄生虫を除去する行動であって、受け手は衛生状態の向上という利益が得られる一方で行為者には利益が生じない利他行動である。霊長類は、毛づくろいを血縁個体に向けて頻繁に行うだけでなく（血縁選択）、毛づくろいを含む様々な利他行動を非血縁個体と交換することで（互恵的利他行動）、お互いの適応度を高め安定的な社会を維持している。ヒトの社会に見られる互恵的利他行動は、他の生物では見られない特殊な構造を示すことがあり、ヒトの進化を考える上で興味深い特徴であることを議論した。

## 目次

1. 利他行動とは
2. 血縁選択 (kin selection)
3. 互恵的利他行動 (reciprocal altruism)
4. 利他行動としての霊長類の毛づくろい
5. 血縁選択としての毛づくろい
6. 互恵的利他行動としての毛づくろい
7. 短い時間間隔における互恵的利他行動 (reciprocal altruism over short time frames)
8. 長い時間間隔における互恵的利他行動 (reciprocal altruism over long time frames)
9. ヒト社会の互恵性

## キーワード

利他行動  
進化  
霊長類  
毛づくろい  
互恵性

## 1. 利他行動とは

動物の社会行動は、4種類に分けられる。基準は、その行動が行為者と受け手の生存や繁殖に対してどのような影響を与えるかである(表1)。生存や繁殖に有利に作用する生物の特徴とその特徴を支える遺伝子が時間経過と共に集団中に広がることを適応と呼ぶ。適応度とは適応の程度を意味する。利己行動や相利行動は行為者の生存や繁殖に直接的に有利に働くため、行為者は適応度を高めるためにこれらの行動を積極的に行うことが予測される。一方で、利他行動や嫌がらせ行動は行為者の生存や繁殖には不利になるため、行為者はこれらの行動を抑制することが予測される。事実、利己行動や相利行動は様々な動物において数多く観察されるが、嫌がらせ行動の証拠となる記録は大変少ない(Gardner & West 2006)。

利他行動は、行為者に不利益が生じるにもかかわらず、様々な動物種で観察することができる。たとえば、北アメリカのプレーリーに生息するベルディングジリス(*Spermophilus beldingi*)は、コヨーテ(*Canis latrans*)の様な捕食者を発見すると、警戒音を発して周囲の仲間へ危険を知らせる。発声者には捕食者の注意が向けられて我が身を危険にさらすという不利益が生じるが、警戒音を聞

表1 社会行動の分類

行動の種類	適応度への影響		具体例
	行為者	受け手	
利己行動(selfish behavior)	+	-	優位個体が劣位個体の食料を奪って、自分のものにする。
利他行動(altruistic behavior)	-	+	サルが他個体を毛づくろいをすることで、受け手は体に付着した外部寄生虫が除去される。
相利行動(mutualism)	+	+	複数のペリカンが輪になって魚を捕まえることで、単独で行動するよりもより多くの獲物を得る。
嫌がらせ行動(spice behavior)	-	-	ある細菌( <i>Photobacterium luminescens</i> )はバクテリオシンという抗菌物質を体内から放出し自爆することで、自分の競争相手も殺す。この嫌がらせ行動の進化は血縁選択によって説明できるとされている。

いた仲間は捕食者の接近に備えて身を隠すことができる。なぜ発声者(行為者)は、自らの生存が不利になるにもかかわらず、仲間へ危険を知らせるのだろうか。このような一見すると不適応にみえる利他行動が、進化的に適応的となる可能性を示した二つの大きな枠組みが存在する。

## 2. 血縁選択(kin selection)

血縁選択とは、個体が自ら繁殖する場合の適応度だけでなく、遺伝子を共有する血縁者を通じた間接的な適応度も加算することによって生じる自然選択の枠組みのことである(松浦2012)。この血縁選択の理論は、ハミルトン(Hamilton 1964)によって提案されたが、この論文は非常に難解で、多くの誤解を生んできた(と、ほとんどの教科書に書かれている)。本論文では、血縁選択の正しい数理的解説として辻(2006)の論文を推薦したい。辻(2006)によると、この説を理解するポイントは、進化の単位を個体ではなく、遺伝子として設定することにある。ある遺伝子はその利他的な働きにより、周囲の個体の生存を助けて、その適応度を平均**b**だけ増加させるとする。ここでいう**b**とは、利他行動がもたらす受け手の利益(benefit)と呼ばれる。しかし、自分自身は平均**c**だけ適応度を減らしてしまう。この**c**は利他行動がもたらす行為者のコスト(cost)と呼ばれる。ここで、行為者と受け手の血縁度**r**が

$$br - c > 0 \text{ あるいは } \frac{b}{c} > \frac{1}{r}$$

を満たすほど高ければ、利他行動を導く遺伝子は集団全体に広がる適応値を持つとするものである(この不等式をハミルトン則と呼ぶ)。血縁度とは2個体が共通祖先に由来する同じ遺伝子を共有する確率のことであり、親子や同じ両親から生まれた兄弟姉妹の間は0.5、祖父母と孫の間や叔父叔母と甥姪の間では0.25、いとこの間では0.125、非血縁者間では0となる。

ハミルトン則は、血縁度**r**が大きく血縁関係に近いほど、または、**b**が十分大きく**c**が十分小さいほど、血縁者に向けた利他行動は進化しうることを示している。つまり、利他行動の受け手が得た適応度上の利益は、血縁度で重みをつければ、行為者自身の間接的な適応度とみなせるということを意味する(辻

2006)。先ほどの、ベルディングジリスの警戒音を調べてみると、親や子や孫といった近縁者が近くにいるときは、非血縁者が近くにいるときよりも、頻繁に警戒音を発していることが明らかになっている。これは、警戒音声を発することで行為者が捕食者に見つかるコスト ( $c$ ) が、周囲の血縁者が捕食者から逃れられる利益 ( $br$ ) よりも結果として小さくなっていることを意味している。以上のように、血縁関係にある個体間でなされる利他行動は、血縁選択の仕組みによって、行為者自身の包括的な適応度の上昇として説明できる。

### 3. 互恵的利他行動 (reciprocal altruism)

利他行動が進化的に成立するもう一つの枠組みが互恵的利他行動である。これはトリヴァーズ (Trivers 1971) によって示されたモデルであって、利他行動を行うことによって行為者に一時的に適応度上のコストが生じたとしても、後に行為者と受け手が役割を交代して、先の受け手から先の行為者に対してお返しとなる利他行動を行うことで、最終的には共に利益が得られるとするものである。互恵的利他行動は、行動が起こった時点で行為者と受け手の両者に利益が生じる相利行動 (表1) とは異なり、行為者はその行動を行った時点では不利益が生じ、その不利益の埋め合わせとなるお返しの利益を回収できるまでにはしばらく時間的な遅延が生じる (この時間的な遅延が0の場合が、相利行動となる)。トリヴァーズが示した互恵的利他行動モデルの意義は、①血縁選択では説明できない非血縁個体間で行われる利他行動の進化を説明できること、②受け手からの返報が、時間差をおいて、将来的になされうること、を証明し議論した点にある。

利他行動の返報は時間差をおいて回収される必要があることから、互恵的利他行動を行う動物には以下の特徴が予測された。①同じ2個体が将来に渡って安定的に交渉できるような、メンバーがある程度固定した集団で暮らす動物、②お互いを個体識別しながら過去の間関係を記憶する能力を持つ動物、③適切な返報をしない裏切り者 (cheater) との交渉を避ける能力をもつ動物。これらの条件を満たす動物は少なく、実際、互恵的利他行動の実証的研究は、脊椎動物、とりわけ霊長類に集中している。

### 4. 利他行動としての霊長類の毛づくろい

霊長類はトリヴァーズの互恵的利他行動モデルを検証する上で魅力的な対象となる。それはまず霊長類の生活様式から見て取れる。例えば、ニホンザル (*Macaca fuscata*) は100頭近い集団を形成し、血縁個体だけでなく非血縁個体を含む様々な個体と相互交渉を行いながら暮らしている。オスは性成熟をむかえる頃に生まれ育った集団を離脱する一方で、メスは生まれた集団に一生とどまるため、メス間関係は生涯にわたって安定的である。中道と山田 (Nakamichi & Yamada 2007) が、岡山県真庭市に生息する勝山ニホンザル集団の毛づくろい関係が10年間でどのように変化したのかを調べたところ、10年後に生存していたメスは「10年前に毛づくろい交渉を行った相手」を毛づくろい相手として選択する一方で、お互いに生存しているにもかかわらず10年経って関係性が途絶えるペアもあった。この結果は、ニホンザルが形成する社会関係が長期にわたって維持されながらも一部が変化していくことを示している。霊長類は、他の哺乳類と比較して、相対的に大きな脳 (とりわけ大きな新皮質) を持っており、霊長類の高度な社会的知性 (山田 2009) を支えている。個体は集団のメンバーをお互いに区別しており、優劣関係や親和関係も理解したうえで、日々の複雑な社会交渉を営んでいる。

霊長類において最も頻繁に観察される社会行動は毛づくろいである。霊長類が他個体に行う社会的毛づくろい (以下、毛づくろい) は、利他行動であることが知られている。毛づくろいには、外部寄生虫の除去という機能がある。野生ニホンザルが毛づくろいによって相手個体の体からつまみ上げているものは、99%がサルジラミ (*Pedicinus obtusus*) の卵である (Tanaka & Takefushi 1993)。シラミなどの外部寄生虫は、宿主の体重減少、皮膚炎、体を搔くことによって生じる体表の傷からの細菌感染、吸血による貧血や、チフスなどの感染症をもたらす (座馬 2013)。このように、霊長類が行う毛づくろいは、外部寄生虫の除去を通して毛づくろいの受け手の衛生状態を改善し、適応度上の利益を提供する。

一方、毛づくろいの行為者にはコストが生じる。毛づくろいに時間をかける

ことで行為者は採食や休息といった他の重要な活動に割く時間が減少することや、毛づくろいに集中すると捕食者に対する警戒が低下することが指摘されている(Cords 1995)。アカゲザル(*Macaca mulatta*)の母親が他個体に毛づくろいを行っている時は、毛づくろいを行っていない時と比較して、アカンボウに対して視線を向けて子の安全を見守る回数が少なくなり、アカンボウに危険が生じる回数が増加する(Maestripieri 1993)。ニホンザルを対象とした研究でも同様の結果が得られており(Onishi & Nakamichi 2010)、毛づくろいを行うことが行為者の繁殖成功を低下させる危険性を持つことが指摘されている。以上の理由から、毛づくろいは、行為者にはコスト(c)が、受け手には利益(b)が生じる利他行動であることがわかる。

## 5. 血縁選択としての毛づくろい

毛づくろいは利他行動であり、その進化は血縁選択と互恵的利他行動で説明できる。毛づくろいの多くは、血縁個体に向けられる(図1)。ニホンザルが行った1850回の毛づくろい交渉を分析した沖と前田(Oki & Maeda 1973)によると、



図1. 血縁個体(祖母、母、孫)の間でなされるニホンザルの毛づくろい(岡山県真庭市勝山ニホンザル集団)。

毛づくろいの56.3%は血縁度0.25以上となる母子間もしくは兄弟姉妹間でなされており(ニホンザルの兄弟姉妹の血縁度を考える場合、母親は同一であっても、父親は異なると想定するため、きょうだい間の血縁度は0.25として設定する)、毛づくろいの多くが血縁個体に対して行われていることを示している。毛づくろいが血縁個体に偏って生じることは、様々な霊長類の研究結果をメタ解析した研究(Schino 2001)からも示されており、利他行動としての毛づくろいが血縁選択によって進化してきた証拠となっている。

## 6. 互恵的利他行動としての毛づくろい

毛づくろいは、社会的な交換を導きやすい性質を持っている。毛づくろいが外部寄生虫を除去する衛生的機能を持つことは既に述べた。1頭のニホンザルが一日に生み付けられるシラミの卵の数と、毛づくろいによって一日に除去できるシラミの卵の数を比較した座馬は、それらの数が拮抗していることを明らかにした(Zamma 2002)。もしサルが毛づくろいをせずシラミの卵が除去できなかつたとすると、体表に寄生するシラミは指数関数的に増加し、1週間で2倍に、1ヵ月で30倍に増加することになる。外部寄生虫であるシラミの増加を防ぐために、サルたちは毛づくろいをしなければならないと結論づけている。同時に座馬はニホンザルの体のどの部位に何個のシラミの卵が付着しているかを調べている。その結果、シラミの卵は、頭や背中、腕や脚の外側などに特に数多く付着していることが明らかとなった。サルは、社会的毛づくろいだけでなく、自分で自分の体を毛づくろいする(自己毛づくろい)こともできる。しかし、頭や背中、腕や脚の外側などに付着するシラミの卵は、自分の手が届かず、小さな卵の寄生を目視することもできないため、自己毛づくろいによって除去することは難しい。つまり、自分の手の届かない部位に数多く寄生しているシラミ卵を除去するためには、サルは集団の仲間に毛づくろいをしてもらう必要があることを意味する。サルは仲間と日々毛づくろいを交換して、自分では手の届かない部位をお互いに綺麗にし合うことで、シラミ卵の増加を最低限の数に抑えているようだ(Zamma 2002)。このように毛づくろいの交換は、利他行動の交換を意味するため、互恵的利他行動モデルを支持するよい材料となって

いる。14種類25集団の霊長類の毛づくろい交渉をメタ解析した研究は、毛づくろいの進化には、血縁選択だけでなく、非血縁個体間で交わされる互恵的な交換が大きな役割を果たしていることを証明している (Schino & Aureli 2010b)。

## 7. 短い時間間隔における互恵的利他行動 (reciprocal altruism over short time frames)

トリヴァーズの互恵的利他行動モデルを検証する際に、まず最初に注目されたのは、アクセルロッドとハミルトンが論じた囚人のジレンマゲームであった (Axelrod & Hamilton 1981)。2名のプレイヤーによる協力と非協力 (裏切り) の意思決定シミュレーションゲームが、互恵性の進化を示すモデルとして重要な知見を提供した。とりわけ「しっぺ返し (Tit-for-Tat) 戦略 (基本的には相手に対して友好的な態度を取り、協力してくる相手には協力するが、裏切った相手には即座に裏切り返す)」は、集まった63の戦略の中で最も優れた成績を示し、互恵的利他行動が生物社会において進化しうることの証拠として注目を集めた。霊長類の社会行動においても、この囚人のジレンマゲームの様に、個体Aが個体Bに対して利他行動を行った直後の、個体Bの個体Aに対する返報の有無に注目が集まることになった。つまり、時間的な随伴生 (temporal contingency) に注目して、個体Aと個体Bの間でなされる短い時間間隔での利他行動のやりとりが解析されることになった。バレットらは、野生チャクマヒヒ (*Papio cynocephalus ursin*) を対象に、2個体間で交換される毛づくろいの時間の差を検討した (Barrett et al. 1999)。毛づくろい研究では、より長時間毛づくろいをするのは、より多くの利益を相手に提供していることを意味する。この論文では、2個体間で毛づくろいが即座に交換された時、それぞれの毛づくろいの継続時間に有意な正の相関関係があることが示された。つまり、最初になされた毛づくろいの継続時間と、最初の毛づくろいが終了した直後に (10秒以内に) なされたお返しの毛づくろいの継続時間に対応関係があり、個体Aが個体Bに長時間の毛づくろいをすれば個体Bから個体Aへの返報の毛づくろいも長く、個体Cが個体Dに短時間の毛づくろいをすれば個体Dから個体Cへの返報の毛づくろいも短くなる。即座に交換された毛づくろいが等しい価値を持つことは、ノドジロオマキザル (*Cebus capucinus*)、ボンネットマカク (*Macaca radiata*)、

ホホジロマンガベイ (*Lophocebus albigena*)、マントヒヒ (*Papio hamadryas*)、チンパンジー (*Pan troglodytes*) などでも知られている (Chancellor & Isbell 2009; Leinfelder et al. 2001; Manson et al. 2004; Newton-Fisher & Lee 2011)。

バレットらは、交換された毛づくろいに見られる継続時間の対応関係は集団の優劣関係の激しさと関係することも報告している (Barrett et al. 1999)。食物をめぐる競争が激しく優劣関係が明確な集団では順位の低い個体 (劣位個体) は順位の高い個体 (優位個体) に対してより長い時間毛づくろいをする一方で、食物をめぐる競争が弱く優劣関係が厳格ではない集団では、交換された毛づくろいの時間がより均等に近くなっていた。食物をめぐる競争が激しい集団では、劣位個体が優位個体に対してより長い時間毛づくろいを提供することで、優位個体からの寛容性 (食物への接近を許してもらう) を得ているのだと解釈されている (Barrett et al. 1999)。

バレットらの研究は、霊長類の毛づくろい行動に生物市場理論 (biological market theory) (Noë & Hammerstein 1995) を導入した嚆矢となった。生物市場理論とは、生物が行う社会的な相互交渉は、市場における商品 (commodity) の交換だと考える理論モデルである。毛づくろいは、毛づくろい自身が集団のメンバーの間で交換されるだけでなく、毛づくろい以外の社会的商品とも交換が可能であるようだ。社会的商品の例として、カニクイザル (*Macaca fascicularis*) では、食物へ接近して食べることを毛づくろいの受け手が許すことが知られている (Stammach 1988)。カニクザルやニホンザルやバーバリーマカク (*Macaca sylvanus*) では、毛づくろいの行為者が争いに巻き込まれたときに毛づくろいの受け手が支援することや (Carne et al. 2011; Hemelrijk 1994; Ventura et al. 2006)、チンパンジー、チャクマヒヒ、カニクイザルでは、毛づくろいを提供することで交尾の機会が高まることが知られている (Clarke et al. 2010; Gumert 2007; Koyama et al. 2012)。ヒト以外の霊長類はアカンボウに強い興味を示し、機会があればアカンボウに触れたり抱きしめたりしようとするが、その母親はアカンボウに危害が加えられることを恐れるため、アカンボウを簡単に他個体に預けることはない (図2)。しかしパタスマンキー (*Erythrocebus patas*) では、アカンボウの母親を毛づくろいすることで毛づくろい提供個体はアカンボウに触れる機会を与えてもらえる (Muroyama 1994)。つまり、毛づくろいは、相互



図2. 母ザルに抱かれるアカンボウに興味を示す成体メス(岡山県真庭市勝山ニホンザル集団)。

交渉において「貨幣 (currency)」として利用されており、その貨幣を利用することでその他の商品と交換できることを意味している (Henzi & Barrett 1999)。

生物市場理論では、市場で交換される商品の価値が、需要と供給のバランスによって変化することもモデルに含まれている。例えば「アカンボウの市場」では、集団の中にアカンボウの数が少ない場合はその商品 (アカンボウを触らせてもらうこと) の価値が上昇するため、アカンボウを触るためにはより長い時間母ザルを毛づくろいする必要が生じる。こうした事例は、チャクマヒビ (Henzi & Barrett 2002)、スーティーマンガベイ (*Cercocebus atys*) とベルベットモンキー (*Chlorocebus aethiops*) など知られている (Fruteau et al. 2011)。食物をめぐる競争が激しい場合には、劣位個体が優位個体からの寛容性を得るためにより長い時間毛づくろいを提供する必要があること (Barrett et al. 1999) も、取引される商品の価値が需要と供給のバランスによって決まっていることの証拠であると考えられている。

生物学的市場では、需要と供給のバランスを考慮した上で、最も価値の高い商品を提供する相手を集団の中から選ぶことができる (partner choice)。先に述べた囚人のジレンマゲームでは、そもそもプレイヤーは固定しており相手を選

択することはできず、行動の選択肢も協力と非協力の2種類を選択するのみであった。それに対して生物市場理論は、状況に応じて自分と相手の利他行動の価値が変動することと、交換の相手として誰を選ぶのかという視点を加えることで、トリヴァーズの互恵的利他行動モデルをより幅広く議論する枠組みを提供している。

## 8. 長い時間間隔における互恵的利他行動 (reciprocal altruism over long time frames)

ここまで、2個体の間で短い時間間隔で交換される毛づくろいは、他に交換する商品がない場合、それぞれの提供時間が均等に近づくことを説明した。しかし、実際の毛づくろい交渉場面では、個体Aが個体Bに対して毛づくろいを行ったにもかかわらず、その直後に、個体Bから個体Aへのお返しの毛づくろいが生じないことがある。最初の毛づくろいが終了してから10秒以内にお返しの毛づくろいが生じた割合は、ホホジロマンガベイでは33% (Chancellor & Isbell 2009)、ボンネットマカクとノドジロオマキザルではそれぞれ5-7%と12-27% (Manson et al. 2004)、チャクマヒビでは24% (Barrett et al. 1999)、キンシコウ (*Rhinopithecus roxellana*) では23% (Wei et al. 2012)、オリーブヒビ (*Papio anubis*) で2分以内にお返しの毛づくろいが生じるのは33%であった (Frank & Silk 2009)。お返しの毛づくろいが生じない理由としては、その毛づくろいが血縁個体間でなされていた可能性 (利他行動としての毛づくろいは血縁選択でも説明できる)、最初の毛づくろいが他の商品と交換されている可能性 (生物市場理論)、そして10秒後以降にお返しの利他行動がなされている可能性が考えられる。最後の可能性は、自然場面での動物の互恵的利他行動の研究において解決不可能な問題として大きく横たわっている。ある時点で提供された利他行動が、いつ、どんな形で、お返しされているのかを、研究者が把握することが難しいからである。ケンカに巻きこまれた個体Aを個体Bが助けに行ったのは、個体Aが個体Bに対して昨日行った毛づくろいのお返しなのだろうか。それとも1週間前、1カ月前の毛づくろいのお返しなのだろうか。

霊長類は、直近に受けた利他行動には比較的無関心で、むしろ長期にわたって受けた利他行動の蓄積によって社会交渉の相手を選んでいる可能性が議論さ

れている (Schino & Aureli 2010a)。例えば、ニホンザルでは、30分前に自分に毛づくろいをいしてくれた相手が他個体とのケンカに巻きこまれたとしても助けに行くことはないが、過去1年間に自分に対してもっとも頻繁に毛づくろいをしてくれた相手に対しては(その相手が非血縁個体であっても)ケンカの支援に向かう (Schino et al. 2007)。飼育マンドリル (*Mandrillus sphinx*) 集団の毛づくろい交渉を7ヵ月間にわたって記録した研究では、直前(約5分前)に行った毛づくろい交換の効果を統計的に取り除いた後にも、観察期間を通して自分に対して最も頻繁に毛づくろいを行ってくれた相手を毛づくろい相手として選好していた (Schino & Pellegrini 2009)。同様の傾向は、オリーブヒヒ (Frank & Silk 2009) や、フサオマキザル (*Cebus apella*) においても示されており (Schino et al. 2009)、毛づくろい交換の相手として誰を選択するのかは、直前に受けた毛づくろいではなく、それまでの長期的な関係の中で毛づくろい交渉を積み重ねてきた相手に向けられることが示された。野生チンパンジーを対象に毛づくろい時間の均等性を調べたゴメスらは、即座になされた毛づくろいの交換や、1日の内に同じペアで交換された毛づくろいよりも、同じペアの間で3年間の観察期間を通して交換された毛づくろいの方が、毛づくろい時間がより均等に近づくことを示している (Gomes et al. 2009)。毛づくろい時間の均等性が短期よりも長期のタイムフレームにおいて高まることは様々な霊長類種で示されており、さらに毛づくろい時間の均等性が高いペアほど、その個体間の関係性が強く長く維持されていくこと (Silk et al. 2006)、そのような関係性を築くことのできた個体は生存率が高まることが示されている (Silk et al. 2010)。これまで見てきたように、毛づくろいの様な霊長類の利他行動の価値は、生物市場理論によって説明される短期的な利益の交換だけではない。それらを長期間積み重ねることによって、交渉するに相応しい相手を選び、その相手と強固な社会関係を築いて、個体の適応度を高めていく機能を持っているようだ。

## 9. ヒト社会の互惠性

著者を含む多くの霊長類学者は、ヒトが営む交換や商取引や経済活動の起源は、霊長類が行ってきた毛づくろいにあると考えている。私たち霊長類は、自

分では手に入れられない利益(手の届かない部位の外部寄生虫を除去する)を他者から与えられることによって生きながらえてきた。さらに、そのような利益を他者と適切に交換することで、血のつながりのある家族だけでなく、血のつながらない個体も含んだ社会集団を、長期にわたって安定的に維持してきた。

適応度という観点では、利他行動は行為者に利益をもたらさないが、それを社会の中で交換していくことによって、結果として行為者の(厳密には行為者の遺伝子の)利益として還元されると説明することができる。ヒトや動物が持つ利他性をこのような生物学的視点から説明することには、無機的で冷たい解釈であると感じる向きもあるようだ。霊長類の行動研究によって得られた知見に基づいて、著者が可能な限り正確に、そしてウェットに表現するならば、相手が自分では手に入れられない価値あるものを提供してあげることが霊長類における利他行動であって、それらの利他行動を交換し合うことで、お互いの生活の質が高められてきた、と表現できるだろう。自分が必要としているものは他者から与えられることで初めて手に入れることができる、という毛づくろい行動の本質は、ヒト以外の霊長類だけでなく、私たちヒトの現代の生活においても当てはまるものなのかもしれない。

生物市場理論 (biological market theory) では市場や貨幣や需要や供給という言葉が登場するように、概念としては経済学の枠組みを援用したものである。しかし現実の生物界においては様々な種の様々な場面で生物市場理論に当てはまる事例が数多く発見されている。実際は、原因と結果が逆で、自然界に存在するある機構(それは生物市場理論が上手に説明できる)のなかでヒトの営みに関わる部分が経済学という枠組みで切り取られて、先に理論化していただけないのかもしれない。

本論文で扱った互惠的利他行動は、全て直接互惠性 (direct reciprocity) と呼ばれるものであったが、その他にも間接互惠性 (indirect reciprocity: Nowak & Sigmund 1998) や一般化互惠性 (generalized reciprocity: Pfeiffer et al. 2005) など、利他行動が集団の中で安定的に進化する枠組みが提案され数学的に検証されている (図3)。カニクイザルが行う毛づくろい交換が、これら3つの互惠性のどれに当てはまるのかを検討した研究は、長期・短期いずれの毛づくろい交換においても、直接互惠性が最も当てはまりがよく、間接互惠性や一般化互惠性で

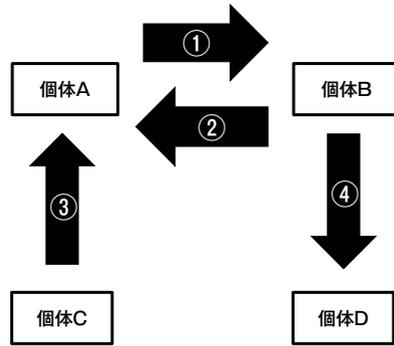


図3. 3種類の互惠性。直接互惠性 (direct reciprocity) : 個体Aが個体Bに対して利他行動をすると (矢印①) その受け手である個体Bから個体Aに対して直接お返し of 利他行動がある (矢印②)。間接互惠性 (順行的互惠性、評判による互惠性、indirect reciprocity、downstream reciprocity、reputation reciprocity) : 個体Bに対して個体Aが利他行動をすることで (矢印①) 個体Aの評判が高くなり、集団の別の個体 (個体C) から個体Aが利他行動を受けることができる (矢印③)。一般化互惠性 (逆行的互惠性、generalized reciprocity、upstream reciprocity) : 個体Bに対して個体Aが利他行動を行った後で (矢印①) 個体Bが集団の別の個体 (個体D) に対して利他行動を行う (矢印④)。

はほとんど説明できないことを示している (Majolo et al. 2012)。ラット (*Rattus norvegicus*) を限られた条件で飼育することで一般化互惠性が確認された研究も存在するが (Rutte & Taborsky 2007)、間接互惠性や一般化互惠性は動物行動研究ではその存在がほとんど確認されていない。一方、ヒトでは様々な場面において、間接互惠性や一般化互惠性が実際に機能しているようだ。ヒトの5-6歳児が保育園で過ごす様子を観察した清水 (加藤) らは、直前に利他行動を行っていた児に対して、利他行動を受けていない第3者の児が利他行動を提供していることを証明した (Kato-Shimizu et al. 2013)。これは評判に基づく間接互惠性がヒトの幼児の社会交渉場面において、日常的に生起していることを検証した初めての論文である。渥美の論文「被災地のリレーから広域のユイへ」(2012)は、「被災地のリレー」と呼ばれる被災地支援の実践を紹介している。1995年に阪神・淡路大震災で被災し全国から支援を受けた兵庫県西宮市の人々が2004年の中越地震で被災した新潟県小千谷市の人々を支援し、小千谷の人々は2007年の中越沖地震で被災した新潟県刈羽村の人々を支援し、刈羽村の人々は2011年の東日本大震災で被災した岩手県野田村の人々を支援し、被災地支援がリレー

のように繋がっていった。この被災地のリレーは、まさに一般化互惠性の構造を示している。ボランティアが帰った後に「支えてもらうばかりでは心苦しい」「何とかしてお返しをしたい」と被災者が語る様子や、被災地のリレーによって他地域の被災者を支援することができたかつての被災者が「やっとボランティアやれたいやあ」とあたかも負債をようやく返したような安堵感を伴いながら語る様子は (渥美 2012: 8)、大変興味深い。このような感謝や心苦しさが、ヒトの世界で一般化互惠性が成立する動機となっている可能性を示唆するからだ。感謝や心苦しさをヒト以外の霊長類はどれくらい感じることができるのだろうか。答えを得るためにはさらなる研究の蓄積が必要になるが、結果はネガティブなものになるだろう。なぜならこれまで示してきたように、ヒト以外の霊長類は直近に受けた利他行動には比較的無関心であり、毛づくろいを受けたとしても直後にお返し of 毛づくろいをするのはそれほど多くないからである (そしてヒト以外の動物には自然条件では一般化互惠性は確認されていない)。

2014年の夏、アメリカフロリダ州のスターバックスでは、商品を購入した客が次の客のコーヒー代を払うという出来事が起こった。すると次の客は、その次の客の代金を払うという形で連鎖が続き、最終的には2日間で750人以上を巻きこんだブームになっていた (CNN.co.jpの記事)。他者から受けた利他行動のお返しとして、別の第3者へ利他行動を提供していったこの出来事は、ヒトが示した一般化互惠性の見事な例であるものの、このブームはたったの2日間で終了してしまっている。ブームに参加し「うれしい驚きだった」と語る客がいた一方で、「ばかばかしい行為だ」と主張しておごり合いの連鎖を止めた客もいた。最後の客にとって、代金を払ってコーヒーを得ることと、コーヒーを得て次の客のために代金を払うことは、損得計算では大きな違いはないはずである。感謝や心苦しさを社会的評判とは異なる何か別の感情が、最後の客の行動に影響を与えたのだと考えられるが、それが何であるかはわからない。ただ、一般化互惠性の仕組みをヒトの社会で安定的に運用していく上では、この最後の客が憤った理由に目を向けて解析していくことは重要であると考えられる。

## 参照文献

## 英語文献

- Axelrod, R. & W. D. Hamilton  
1981 The evolution of cooperation. *Science* 211(4489): 1390-1396.
- Barrett, L., S. P. Henzi, T. Weingrill, J. E. Lycett & R. A. Hill  
1999 Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society B* 266(1420): 665-670.
- Carne, C., S. Wiper & S. Semple  
2011 Reciprocation and interchange of grooming, agonistic support, feeding tolerance, and aggression in semi-free-ranging barbary macaques. *American Journal of Primatology* 73(11): 1127-1133.
- Chancellor, R. L. & L. A. Isbell  
2009 Female grooming markets in a population of gray-checked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Behavioral Ecology* 20(1): 79-86.
- Clarke, P. M. R., J. E. B. Halliday, L. Barrett & S. P. Henzi  
2010 Chacma baboon mating markets: competitor suppression mediates the potential for intersexual exchange. *Behavioral Ecology* 21(6): 1211-1220.
- Cords, M.  
1995 Predator vigilance costs of allogrooming in wild blue monkeys. *Behaviour* 132(7-8): 559-569.
- Frank, R. & J. B. Silk  
2009 Impatient traders or contingent reciprocators? Evidence for the extended time-course of grooming exchanges in baboons. *Behaviour* 146(8): 1123-1135.
- Fruteau, C., E. van de Waal, E. van Damme & R. Noë  
2011 Infant access and handling in sooty mangabeys and vervet monkeys. *Animal Behaviour* 81(1): 153-161.
- Gardner, A. & S. A. West  
2006 Spite. *Current Biology* 16(17): R662-664.
- Gomes, C. M., R. Mundry & C. Boesch  
2009 Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B* 276(1657): 699-706.
- Gumert, M. D.  
2007 Payment for sex in a macaque mating market. *Animal Behaviour* 74(6): 1655-1667.
- Hamilton, W. D.  
1964 The genetical evolution of social behaviour. I & II. *Journal of Theoretical Biology* 7(1): 1-16 & 17-52.
- Hemelrijk, C. K.  
1994 Support for being groomed in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour* 48(2): 479-481.
- Henzi, S. P. & L. Barrett  
2002 Infants as a commodity in a baboon market. *Animal Behaviour* 63(5): 915-921.
- Kato-Shimizu, M., K. Onishi, T. Kanazawa & T. Hinobayashi  
2013 Preschool children's behavioral tendency toward social indirect reciprocity. *PLoS ONE* 8(8): e70915.
- Koyama, N. F., C. Caws & F. Aureli  
2012 Supply and demand predict male grooming of swollen females in captive chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour* 84(6): 1419-1425.
- Leinfelder, I., H. de Vries, R. Deleu & M. Nelissen  
2001 Rank and grooming reciprocity among females in a mixed-sex group of captive hamadryas baboons. *American Journal of Primatology* 55(1): 25-42.
- Maestriperi, D.  
1993 Vigilance costs of allogrooming in macaque mothers. *American Naturalist* 141(5): 744-753.
- Majolo, B., G. Schino & F. Aureli  
2012 The relative prevalence of direct, indirect and generalized reciprocity in macaque grooming exchanges. *Animal Behaviour* 83(3): 763-771.
- Manson, J. H., C. D. Navarrete, J. B. Silk & S. Perry  
2004 Time-matched grooming in female primates? New analyses from two species. *Animal Behaviour* 67(3): 493-500.
- Muroyama, Y.  
1994 Exchange of grooming for allomothering in female patas monkeys. *Behaviour* 128(1-2): 103-119.
- Nakamichi, M. & K. Yamada  
2007 Long-term grooming partnerships between unrelated adult females in a free-ranging group of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology* 69(6): 652-663.
- Newton-Fisher, N. E. & P. C. Lee  
2011 Grooming reciprocity in wild male chimpanzees. *Animal Behaviour* 81(2): 439-446.
- Noë, R. & P. Hammerstein

- 1995 Biological markets. *Trends in Ecology and Evolution* 10(8): 336-339.
- Nowak, M. A. & K. Sigmund  
1998 Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature* 393(6685): 573-577.
- Oki, J. & Y. Maeda  
1973 Grooming as a regulator of behavior in Japanese macaques. In C.R. Carpenter(ed) *Behavioral Regulators of Behavior in Primates*, pp.149-163. Lewisburg: Bucknell University Press.
- Onishi, K. & M. Nakamichi  
2010 Maternal infant monitoring in a free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology* 32(1): 209-222.
- Pfeiffer, T., C. Rutte, T. Killingback, M. Taborsky & S. Bonhoeffer  
2005 Evolution of cooperation by generalized reciprocity. *Proceedings of the Royal Society B* 272(1568): 1115-1120.
- Rutte, C. & M. Taborsky  
2007 Generalized reciprocity in rats. *PLoS Biology* 5(7): e196.
- Schino, G.  
2001 Grooming, competition and social rank among female primates: A meta-analysis. *Animal Behaviour* 62(2): 265-271.
- Schino, G. & F. Aureli  
2010a Primate reciprocity and its cognitive requirements. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 19(4): 130-135.  
2010b The relative roles of kinship and reciprocity in explaining primate altruism *Ecology Letters* 13(1): 45-50.
- Schino, G., F. Di Giuseppe & E. Visalberghi  
2009 The time frame of partner choice in the grooming reciprocation of *Cebus apella*. *Ethology* 115(1): 70-76.
- Schino, G., E. P. Di Sorrentino & B. Tiddi  
2007 Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): Partner choice and the time frame reciprocation. *Journal of Comparative Psychology* 121(2): 181-188.
- Schino, G. & B. Pellegrini  
2009 Grooming in mandrills and the time frame of reciprocal partner choice. *American Journal of Primatology* 71(10): 884-888.
- Silk, J. B., S. C. Alberts & J. Altmann  
2006 Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) II. Variation in the quality and stability of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(2): 197-204.
- Silk, J. B., J. C. Beehner, T. J. Bergman, C. Crockford, A. L. Engh, L. R. Moscovice, R. M. Wittig, R. M. Seyfarth & D. L. Cheney  
2010 Female chacma baboons form strong, equitable, and enduring social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64(11): 1733-1747.
- Stammach, E.  
1988 Group responses to specially skilled individuals in a *Macaca fascicularis* group. *Behaviour* 107(3-4): 241-266.
- Tanaka, I. & H. Takefushi  
1993 Elimination of external parasites (lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques. *Anthropological Science* 101(2): 187-193.
- Trivers, R. L.  
1971 The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46(1): 35-57.
- Ventura, R., B. Majolo, N. F. Koyama, S. Hardie & G. Schino  
2006 Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: Grooming, cofeeding, and agonistic support. *American Journal of Primatology* 68(12): 1138-1149.
- Wei, W., X.-G. Qi, S.-T. Guo, D.-P. Zhao, P. Zhang, K. Huang & B.-G. Li  
2012 Market powers predict reciprocal grooming in golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *PLoS ONE* 7(5): e36802.
- Zamma, K.  
2002 Grooming site preferences determined by lice infection among Japanese Macaques in Arashiyama. *Primates* 43(1): 41-49.
- 日本語文献**
- 渥美公秀  
2012 「被災地のリレーから広域ユイへ」『人間関係研究』 11: 1-12。
- 座馬耕一郎  
2013 「霊長類とシラミの関係」『霊長類研究』 29(2): 87-103。
- CNN.co.jp  
2014 「スタバで他人にコーヒーをおごる2日間で750人」。  
<http://www.cnn.co.jp/fringe/35052724.html> (2014/8/22 アクセス)
- 辻和希  
2006 「血縁淘汰・包括適応度と社会性の進化」石川統・斎藤成也・佐藤矩行・長谷川真理子編『行動・生態の進化』 pp. 55-120、東京：岩波書店。
- 松浦健二  
2012 「社会行動」香掛展之・古賀庸憲編『行動生態学』 pp. 179-208、東京：共立出版。

山田一憲

2009 「旧世界ザルにおける社会的知性:生態学的側面と発達の側面に注目して」『動物心理学研究』59(2): 199-212。

# 向社会的行動に関する 比較発達心理学的検討

清水(加藤) 真由子

大阪大学大学院人間科学研究科助教

## 要旨

私たちは他者を援助し、物を分け与え、悲しんでいる人がいれば慰め、何か目標を達成するために協力し合う。このような向社会的行動はごく身近な人に対してだけでなく、それほど親しくない人に対してもみられる。互いに助け合う社会を大規模な集団で形成するのは、他の動物種と比べて人間社会の大きな特徴だといえる。本稿では「なぜ人は向社会的に振舞えるのか」という問題提起に対して、向社会的行動が発達の中でどのように変化するのか(個体発生)と向社会的行動がどのように人の生存や子孫を残すことに貢献してきたのか(究極メカニズム)という比較発達心理学的な2つの視点から先行研究を概説する。

個体発生に関しては、発達初期から向社会的行動がみられることや、相手の特徴に応じた選択的な向社会的行動が幼児期を通して徐々に発達してくることを検討する。究極メカニズムに関しては、血縁淘汰や直接互惠性、間接互惠性について、また直接互惠性や間接互惠性がいかに発達の中でみられるようになってくるのかを検討する。

## 目次

はじめに

1. 向社会的行動の個体発生
  - 1.1 発達初期の向社会的行動
  - 1.2 選択的な向社会的行動の発達
2. 向社会的行動の究極メカニズム
  - 2.1 血縁淘汰
  - 2.2 直接互惠性
  - 2.3 直接互惠性の発達
  - 2.4 間接互惠性
  - 2.5 間接互惠性の発達

おわりに

## キーワード

向社会的行動  
個体発生  
究極メカニズム  
直接互惠性  
間接互惠性