Kobe University Repository : Kernel

PDF issue: 2025-07-03

# 共感関連現象を説明する組み合わせモデルとヒト以外の霊長類における事例（特集 共感性の進化と発達）

瀧本，彩加
山本，真也

(Citation)
心理学評論,58(3):255-270

(Issue Date)
2016-02-20

(Resource Type)
journal article

(Version)
Version of Record

(Rights)
©心理学評論刊行会

(URL)
https://hdl.handle.net/20.500.14094/90003760

*Japanese Psychological Review*
2015, Vol. 58, No. 3, 255–270

# 共感関連現象を説明する組み合わせモデルとヒト以外の霊長類における事例

瀧 本 彩 加・山 本 真 也†
北海道大学　　神戸大学

# Three-factor combination model for empathy-related phenomena and relevant evidence in nonhuman primates

Ayaka TAKIMOTO and Shinya YAMAMOTO
*Hokkaido University*　　*Kobe University*

Recently, empathy has been one of the hottest research topics. However, there has been some confusion with other related words or a lack of consensus concerning the definition of empathy across various research fields. In this paper, in order to re-organize empathy-related phenomena, we introduce a new combination model (Yamamoto, under review) consisting of three factors for organizing empathy : identification with others, understanding of others, and prosociality. Although these factors might originally be independent, they are closely related and interact with each other to generate various empathy-related phenomena. Indeed, evidence in nonhuman primates suggests that many empathy-related phenomena can be categorized as combinations of these three factors. In the future, we must examine the details of each category and investigate the links among the factors in a wider range of species in order to understand how empathy works and how it has evolved. The three-factor combination model should be a powerful theoretical basis for comparative studies of the evolution of empathy.

**Key words :** empathy, identification with others, understanding of others, prosociality, nonhuman primates, three-factor combination model
キーワード：共感，他者との同一化，他者理解，向社会性，ヒト以外の霊長類，3要因組み合わせモデル

## 1. 共 感 と は

共感（empathy）は社会科学の分野で最も注目を集める研究トピックの1つである。またその進化は比較認知科学の分野において盛んに研究されつつある。しかしながら，これまでの研究では，レベルの異なるさまざまな認知や情動・行動が共感関連現象として未整理のまま混在しており，まだ共感の定義について意見の一致を見ていない。例えば，Batson（2009）によると，社会科学の分野のヒトを対象とした研究では，「共感」という単語は少なくとも8つの異なる定義に基づいて用いられているという。

共感を研究するとき，「他者の考えや情動といった心的状態をどのように理解できるのか」を問う研究者もいれば，「他者の苦しみや喜びといった情動にどれくらい敏感か」と問う研究者もいる。通常，前者は心の理論（theory of mind）の問題を含み，後者は向社会性（prosociality）や利他性（altruism）と密接に関連している。これらはしばしば「共感」という同じ単語を用いて表される。しかし，これらは関連しているかもしれないが決して同じではない。「共感」という単語のこうした混同された使い方を批判しているのがVasconcelos et al.（2012）である。彼らは，ヒト以外の動物における救助行動（rescue behavior）にかんする2つの最近の研究を比較した。

† 責任著者

その2つの研究はよく似た現象を報告していたが，全く異なる解釈がなされていた。1つは，ラット（*Rattus norvegicus*）の救助行動にかんする研究で，ラットが容器に閉じ込められた同居個体を解放することを報告している（Ben-Ami Bartal, Decety & Mason, 2011）。この著者らはラットの救助行動の動機には共感がかかわっていると解釈した。一方，もう1つの研究はアリ（*Cataglyphis cursor*）の救助行動にかんするもので，働きアリが実験的に砂に埋められた個体を救助することを報告している（Nowbahari et al., 2009）。しかし，その行動は情動の共有には言及せずに解釈されていた。Vasconcelos et al.（2012）は後者のような節約的な解釈を支持しており，前者に見られる向社会性と共感の定義の混同を批判的に見ている。こうした混同は「共感」にかんする研究においてそこかしこで見られる。

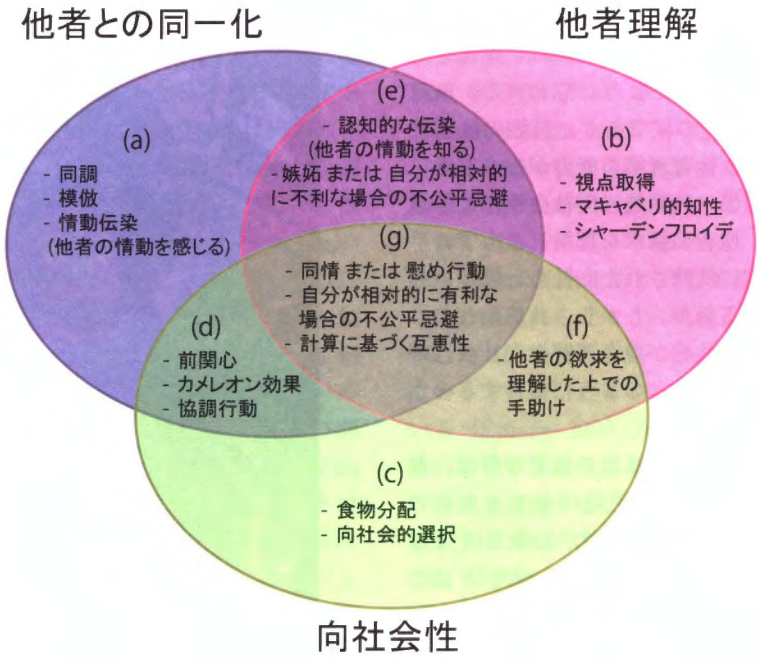
この混同を解決するための方法の1つは，見られた現象が厳しい基準を達成しない限り共感という単語を使わないことであろう。厳しい基準とは，すなわち，行為者が受け手の情動状態の表象を有しており，受け手の福祉を向上させるという心理的な目標によって動機づけられているということである（Vasconcelos et al., 2012）。しかしながら，この厳しい定義を採用すると，ヒト以外の動物については言うまでもなく，たとえヒトにおいてでさえも，共感に該当する現象がかなり限定的にしか見られないということになる。これは比較認知科学の視点から共感の進化を研究するのに建設的で賢明な手法であるとはいえない。

その代わりに，共感をさまざまなレベルの現象の集合体として捉え，そのそれぞれの現象の証拠をヒト以外の動物において探すことで，その進化的萌芽を探ろうとしている比較認知科学者もいる（de Waal, 2008 ; Preston & de Waal, 2002）。本稿では，この考え方に従い，共感の厳密な定義を議論することはあえてしない。より率直に言うと，共感関連現象はそれぞれ，これまで共感以外の名前で呼ばれてきているため，それらの現象をあえて「共感」という単語で言い換える必要性をあまり感じないのである。それゆえ，われわれは，「共感」という単語をある特定の現象をさす言葉ではなく，むしろ幅広い現象を覆う総称として用いることとする。本稿では，共感関連現象を3つの要因とその組み合わせによって説明する新しいモデル（Yamamoto, under review）を紹介し，その進化を比較認知科学の観点から議論する。

## 2. 共感関連現象を説明する3つの要因とその組み合わせ

「共感」という概念は，情動伝染（emotional contagion）や前関心（preconcern），慰め行動（consolation），視点取得（perspective-taking）などの幅広い心理的現象と結びついていると考えられている（de Waal, 2012）。そこで，Yamamoto（under review）は，これらの現象を整理するために，共感を他者との同一化（identification with others）・他者理解（understanding of others）・向社会性（prosociality）という3つの要因とその組み合わせで説明する新しい共感のモデル（以下，組み合わせモデル：図1）を提案した。これらの要因は，これまで共感の定義を説明する際にしばしば用いられた概念である。共感関連現象をこれら3つの要因とその組み合わせによって分類しなおした点がこの組み合わせモデルの特徴だ。

de Waal（2008）によれば，共感は，(1) 他者の情動状態に影響され，他者の情動状態を共有し，(2) 他者の状態の理由を推測し，(3) 自分と他者は異なる心的状態を持つことを認識する能力であるという。彼はこれらの共感的現象を多層的な入れ子構造で捉え，最も基礎的な基盤として，状態一致（state-matching）による情動伝染があるとしている。他者の情動状態を知覚すると，共有された表象が自動的に活性化され，一致した情動状態が生じるという。この核となる部分を支えるのが知覚ー行為メカニズム（perception-action mechanism : PAM : Preston & de Waal, 2002）であるというのだ。第2の展開として，社会感情的基盤となる同情（sympathy）に基づく慰め行動（consolation）があり，最も高次の認知能力を必要とする第3の展開として，視点取得（perspective-taking）に基づく他者の欲求を理解した上での手助け（targeted-helping）が生じるようになるという。しかし，このde Waal（2008）による多層的な共感のロシアンドールモデルでは，Yamamoto（under review）による組み合わせモデルの3つの要因が明確に区別されていない。加




Yamamoto, S. (under review). Primate empathy: three factors and their combinations for empathy-related phenomena. *WIREs cognitive science*. の Figure 2 を日本語に改変した。

図1　共感関連現象を説明する組み合わせモデル

えて，各層間の相互作用や発達にかんする明確な議論がないまま，直線的に配置されている。

Yamamoto (under review) は，そうした混同を回避するため，共感関連現象を上記の3つの要因とその組み合わせによって説明し，整理することを試みている。共感関連現象には，その3つの要因のうちの1つによってのみ説明できるものもあれば，2つあるいは3つの要因の組み合わせによって説明できるものもある。そのため，それらの要因と共感をまず区別して捉える必要がある。3つの要因はときに組み合わされ重複することもあるが，概念的には区別できる。例えば，情動伝染は他者と同一化する方法の1つであるが，それは必ずしも他者理解を必要としない。一方，視点取得は他者理解をするための最も洗練された方法のうちの1つであるが，自他の違いを理解すればよく，他者との同一化なしにも実現されうるものである。よって，3つの要因は区別されたメカニズムとして捉えられるべきであろう。これらの要因1つ1つやその組み合わせの詳細については次節で詳しく述べる。

ここでは，まず，共感の進化にかんする最も有名な de Waal のロシアンドールモデルと Yamamoto の組み合わせモデルの違いをもう少し明確にしたい。その上で，3つの要因を分けて考えることが共感の進化を探る上でより適切で建設的であると考える理由について説明する。

すでに説明したように，ロシアンドールモデルにおいては，共感の基盤として状態一致に基づく情動伝染があり，その外側の層には同情に基づく慰め行動がある。そのさらに外側の層に，視点取得に基づく他者の欲求を理解した上での手助けが続く。このモデルは，ヒトの共感がその発達の頂点に位置することを仮定した線形発達モデルと解釈できる。一方，組み合わせモデルは，3つの要因が水平に並行して配置される組み合わせのモデルで，共感の複雑性は要素の組み合わせとして表現される。

共感の萌芽はとても単純なものであり，ヒト以外の動物にも見つけることができるという de Waal の考えにはわれわれも賛成である。しかし，彼の線形発達モデルには疑問が残る。彼のモデルでは，共感に関連したより低次の認知過程から高次の認知を要する能力への一方向の発達が仮定さ

れている。言い換えると，このモデルは原初的な傾向が徐々にヒトのような共感に向けて進化したという仮定に基づいているように思われる。例えば，PAM は他者理解の核であり，自他の区別がつくようになると，他者理解の能力が視点取得に成長する。その結果，自動的に向社会性がこの認知発達に加わり，他者の欲求を理解した上での手助けのような非常に洗練された向社会行動が生起すると仮定しているのだ。しかし，共感がどのように発達するのか，共感が他者理解や向社会性のようなさまざまな要因をどのように包含するのかは明示していない。

また，視点取得のような高次の他者理解は，他者の欲求を理解した上での手助けをするための必要条件であるかもしれないが十分条件ではない。Yamamoto, Humle and Tanaka（2012）はチンパンジーにおいてその関係性を明示している。チンパンジー（*Pan troglodytes*）は手助け場面（Warneken et al. 2007, Yamamoto et al., 2009；2012）や協調行動場面（Boesch, 1994；Hirata & Fuwa, 2007；Melis, Hare, & Tomasello, 2006），食物分配場面（Feistner & McGrew 1989），その他の多くの文脈において非常に向社会的であることで知られている。しかし，それらの向社会行動の多くは自発的に生じるのではなく，受け手の要求行動に応じる形で生じている（for review see Yamamoto & Tanaka 2009）。Yamamoto et al.（2009）は，チンパンジーが，ジュースを飲むのに道具を必要としている相手個体に対して，その要求行動に応える形で道具を手渡すことを報告した（図 2）。さらに，チンパンジーは相手個体の状況に応じて 7 つの道具の中から適切な道具を選んで手渡すことも確認されている（Yamamoto et al., 2012）。また，相手の状況を見ることで相手の欲求を理解していることもわかった。一連の研究から，チンパンジーは他者の状況に合わせた柔軟な手助けを示すこと，また相手の欲求を理解することはできるが自発的に手助けすることはほとんどないことが明らかになった。

これらの特徴は，少なくとも部分的にはヒトにもあてはまる。ヒトは，他者が助けを必要としているときに，他者を思いやって助ける。一方で，サディスティック（加虐的）であったり，シャーデンフロイデ（Schadenfreude）を感じることもある。他者の苦しみがわかるからこそ，あえて他者を苦しめることもある。これらを考慮すると，特に共感の進化を調べる場合には，組み合わせモデルが線形発達を仮定したロシアンドールモデルよりも適していると考える。

Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M.（2009）. Chimpanzees help each other upon request. *PLoS ONE*, 4, e7416. の Figure 2 より引用した。

図 2　チンパンジーにおける他者の欲求を理解した上での手助け

## 3. 組み合わせモデルで説明できる共感関連現象と霊長類の事例

本節では，図 1 を参照しながら，組み合わせモデルに含まれる 3 つの要因とその組み合わせによって説明される共感関連現象の詳細を紹介する。加えて，そのそれぞれについてヒト以外の霊長類（以下，単に霊長類）を中心とした動物種における証拠を挙げていきたい。

### (a) 他者との同一化

他者との同一化は，自動的に他者の情動や行動が伝染したり，その影響を受けたりすることである。これは他者理解や向社会性という他の要因の基礎となりうる低次のメカニズムとして機能するかもしれない（Preston & de Waal, 2002）。しか

し，他者との同一化はその他の要因と区別すべきだろう。なぜなら，他者との同一化はその他の要因の必要条件では必ずしもないからである。実際，他者との同一化に分類される典型例には，自他を区別した上での他者理解を必要としない同調（synchrony）や模倣（mimicry）・社会的促進（social facilitation）・視線追従（gaze following）・情動伝染（emotional contagion）が挙げられる。

これらの現象は霊長類だけでなくその他の動物にも幅広く見られる（de Waal, 2009）。他個体との同調については，類人のチンパンジーの観察学習場面におけるナッツ割り行動の同調（Fuhrmann et al., 2014）やボノボ（*Pan paniscus*）の発声同期（de Waal, 1988），フクロテナガザル（*Hylobates syndactylus*）のコーラスの同調（Geissmann, 2000），旧世界ザルのニホンザル（*Macaca fuscata*）のボタン押し行動の同調（Nagasaka et al., 2013）などが見られる。また，霊長類以外の動物においても，ミナミハンドウイルカ（*Tursiops aduncus*）における呼吸の同調（Sakai et al., 2010）などが確認されている。

他個体に対する自動的・無意識的反応としての模倣については，大型類人のチンパンジーにおける瞳孔の大きさの模倣（pupil mimicry）（Kret, Tomonaga, & Matsuzawa, 2014）・新生児模倣（neonatal imitation）（Myowa-Yamakoshi et al., 2004）や，オランウータン（ボルネオオランウータン）（*Pongo pygmaeus*）（Davila-Ross, Menzler, & Zimmermann, 2008）と旧世界ザルのゲラダヒヒ（*Theropithecus gelada*）（Mancini, Ferrari, & Palagi, 2013）における遊び場面での高速表情模倣（rapid facial mimicry），アカゲザル（*Macaca Mulatta*）における新生児模倣（Ferrari et al., 2006）が報告されている。特に興味深いことに，ゲラダヒヒでは，母と子のような強い絆で結ばれた個体間でより速く頻繁に反応が見られるという。また新生児模倣は新生児の行動を母親の行動に合わせるために進化し，母子関係の形成を手助けしたと考えられている（Ferrari et al., 2006; Paukner, Ferrari, & Suomi, 2012）。それゆえ，共感関連現象が初期の母子関係において見られることに驚きはない（Decety, 2011; de Waal, 2009）。また，大型類人4種が自分の行動を模倣されているときによりその行動を長く行うこと（Haun & Call, 2008）や，旧世界ザルのブタオザル（*Macaca nemestrina*）（Paukner et al., 2005）と新世界ザルのフサオマキザル（*Cebus apella*）（Paukner et al., 2009）が自分の行動を模倣している人をより長く見るという報告もあり，彼らが模倣されていることを認識している可能性も示唆されている。

自動的・無意識的に起こる視線追従もまたここに分類されるだろう。視線追従は，食物資源を探したり，捕食者を見つけたり，重要な社会的やりとりを目撃したりする際に有効だと考えられている（Emery, 2000; Zuberbühler, 2008）。ヒト以外の動物が視線追従をするかどうかはヒト実験者の視線を追従することができるかを調べることで実証的に検討されてきた。大型類人（Bräuer, Call, & Tomasello, 2005; Itakura, 1996; Kano & Call, 2014; Tomasello, Hare, & Agnetta, 1999; Tomasello, Hare, & Fogleman, 2001）や旧世界ザル（アカゲザル：Tomasello et al., 2001；ベニガオザル（*Macaca arctoides*）：Anderson & Mitchell, 1999；ブタオザル：Ferrari et al., 2000；カニクイザル（*Macaca fascicularis*）：Goossens et al., 2008）はヒト実験者の視線を追従する。また，同種他個体の視線を追従することは，写真刺激を用いても，大型類人や旧世界ザル（Tomasello, Call, & Hare, 1998）と同様，新世界ザルのコモンマーモセット（*Callithrix jacchus*）（Burkart & Heschl, 2007），ワタボウシタマリン（*Saguinus oedipus*）（Neiworth et al., 2002），クモザル（*Ateles geoffroyi*）・フサオマキザル（Amici et al., 2009）や原猿のチャイロキツネザル（*Eulemur fulvus*）・クロキツネザル（*Eulemur macaco*）（Ruiz et al., 2009）で確認されている。また，同様の現象は，タイリクオオカミ（*Canis lupus*）（Range & Virányi, 2011）やヤギ（*Capra hircus*）（Kaminski et al., 2005），イヌ（Met, Miklósi & Lakatos, 2014）といった霊長類以外の哺乳類，爬虫類のアカアシガメ（*Geochelone carbonaria*）（Wilkinson et al., 2010），鳥類のワタリガラス（*Corvus corax*）（Bugynar, Stöwe & Heinrich, 2004）などの非常に幅広い種において確認されている。

情動伝染の一種としてはあくびの伝染（yawn contagion）が挙げられる。あくびの伝染は，大

型類人のチンパンジー（e. g., Anderson, Myowa-Yamakoshi & Matsuzawa, 2004）やボノボ（Demuru & Palagi, 2012），旧世界ザルのブタオザル（Paukner & Anderson, 2006），ゲラダヒヒ（Palagi et al., 2009）などにおいて見られる。霊長類以外では，イヌ（*Canis familiaris*）（e. g., Joly-Mascheroni, Senju & Shepherd, 2008），ヨーロッパオオカミ（*Canis lupus lupus*）（Romero et al., 2014），セキセイインコ（*Melopsittacus undulatus*）（Miller et al., 2012）などで報告がある。なお，他者との同一化に含まれる現象は，社会的親密さと密接に関連しており，親密な相手に対してより速く頻繁に生じることも知られている（e. g., Ferrari, 2014）。

また，他者との同一化は，他者と同じであることを好む性質とも関係しているかもしれない。ヒトは，赤ちゃんのころから自分と似ている他者を好む。Sanefuji, Ohgami and Hashiya.（2006）は，6ヶ月児と9ヶ月児に，6ヶ月児・9ヶ月児・12ヶ月児の動画と写真を見せた。その結果，どちらの月齢でも同じ月齢の赤ちゃん写真を好んで見ることがわかった。ヒトは自分と他者との類似性に対する感受性を生得的に備えていて，似たものを好む傾向があるようだ。他者との類似性への選好はフサオマキザル（*Cebus apella*）でも知られている。彼らは，自分の行動を模倣する実験者を模倣しない実験者よりも長く見て，近接し，食べ物をもらう相手として有意に多く選択した（Paukner et al., 2009）。

### (b) 他者理解

ヒトは自他を区別し，他者の情動・意図・知識・視点などを理解することができる。このような自他を区別したうえでの他者理解について，ヒト以外の動物でも多くの知見が蓄積されてきた。他者の情動理解については，大型類人4種がヒト実験者の情動シグナルを手がかりに食べ物の場所を推測することや（Buttelmann, Call, & Tomasello, 2009），新世界ザルのフサオマキザルが同種他個体の情動表現の意味を理解し，その表現に応じて自分の行動を修正すること（Morimoto & Fujita, 2011, 2012）が報告されている。フサオマキザルはまた，他個体の置かれている状況を見て，その食べ物に対する欲求の強さを認識し，その相手に対する食物分配の程度を調整する（Hattori et al., 2012）。

他者の意図理解については，できない人とできるのにやらない人に対する反応の違いを調べる実験課題がある。この課題において，チンパンジーとフサオマキザルは，自分に餌を与えようとしたのに失敗してしまった人に対してよりも，餌を与えるのを意図的に拒絶した人に対して，より欲求不満を示したり，その人の行動を変えようと注意を引くような行動を取ったり，諦めずに長く待ったりするといった行動を示すということが確認されている（チンパンジー：Call et al., 2004, フサオマキザル：Phillips et al., 2009）。さらに，フサオマキザルは，第三者同士のやりとりにおいて，意図的に協力の要請を拒絶した人を手がふさがっていて協力に応えられない人と区別し，前者と自分がやりとりするのをより頻繁に回避することがわかっている（Anderson et al., 2013）。

また，他者の知識の理解を調べる課題には，見ることと知ることの理解を調べる課題がある。チンパンジーと旧世界ザルのアカゲザル・新世界ザルのフサオマキザルは，食べ物が隠される場面を見ておらず食べ物の隠し場所を知らない人よりも，見ていてその隠し場所を知っている人の指さしをより頻繁に利用して，食べ物の場所を推測し食べ物を獲得することが報告されている（チンパンジー：Povinelli, Nelson, & Boysen, 1990；アカゲザル：Flombaum & Santos, 2005；フサオマキザル：Kuroshima et al., 2002）。

他者理解の中で，自他の明確な区別など最も高次の認知能力を必要とするものが他者の視点の理解［視点取得（perspective-taking）］である。これは長い間ヒト特有に見られると考えられてきたが，実験研究により，チンパンジーにおいてその存在が確認されている（Hare et al., 2000；Hare, Call, & Tomasello, 2001；Yamamoto et al., 2012）。例えば，Hare らの一連の研究から，チンパンジーは，食べ物をめぐる競合場面において，相手から何が見えていて見えていないかを理解し，それに応じて食べ物を得るための戦略を変え，効率的に食べ物を得ることができるということが報告されている。

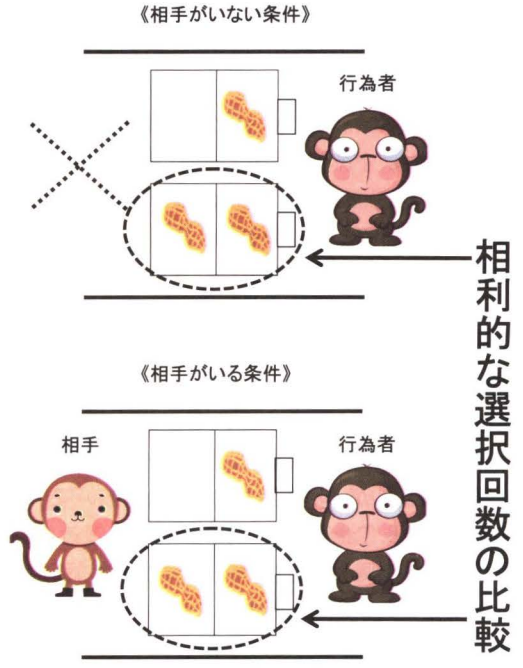
社会的駆け引きの能力であるマキャベリ的知性（Machiavellian intelligence）全般に他者理解の範

囲を広げると，チンパンジー以外の霊長類種，さらには霊長類以外の哺乳類や鳥類にも備わっているということになるだろう（Byrne & Whiten, 1988；Emery & Clayton, 2004）。これらは必ずしも向社会性と結びつかないし，他者との同一化から生じるわけでもない。マキャベリ的知性はしばしば対立場面で用いられる。そのような状況では，動物が自分と他者の状態を一致させずに他者の行動や心的状態を理解するほうが有利であるからだ。なお，このような他者との同一化を伴わない他者理解の例にはシャーデンフロイデ（Schadenfreude）が含まれるだろう。なぜなら，シャーデンフロイデは妬んだ他者に不幸が起きるとうれしくなる情動であるが，このとき，自分の情動は他者の情動と不一致でなければならないからである。他者との同一化が生じると，自分の情動が他者の情動と一致してしまい，シャーデンフロイデのような自他で逆の情動が生じることはない。

### (c) 向社会性

向社会性は自身のコストの有無にかかわらず他者の利益のために行動する性質を指す。向社会性の最も明白な行動の1つに食物分配（food sharing）が挙げられる。食物分配は，霊長類だけでなく，それ以外の動物においても広く見られる現象である。この向社会性は哺乳類や鳥類において広く見られる子育て場面の協力行動から生じたとする考え方もある（Hrdy, 2009）。実際，Jaeggi and van Schaik（2011）は非血縁個体間で食物を分配する霊長類種が必ず親子間でも食物分配をすることを示しており，上記の考え方を支持している。なお，この考え方の詳細も含め，向社会性の進化にかんする諸仮説についてはYamamoto & Tanaka（2009）や瀧本・山本（2014），瀧本（2015）を参照いただきたい。

ヒト以外の動物における向社会性は，近年，向社会的選択課題（prosocial choice task；図3）（e.g., Silk et al., 2005）という実験パラダイムによって盛んに調べられている。この課題では，行為者に，自分と相手の両方に高価値の報酬がわたる相利的な選択肢と，自分にだけ高価値の報酬がわたる利己的な選択肢のどちらかを選択させる。どちらを選択しても，行為者の報酬は同じである。ポイントは，その選択傾向を，相手がいるときといないときで比較することにある。単に相利的な選択肢をよく選ぶというだけでは，その個体が向社会的にふるまっているとは言いきれない。相利的な選択肢には，利己的な選択肢よりも，置かれている報酬の総数が多かったり，報酬の総価値が高かったりするなど，相利的な選択肢の他の属性に選択が影響を受けている可能性もあるからである。一方，相手がいないときよりもいるときに相利的な選択肢を多く選択していれば，「意図的に相手に対して（高価値の）報酬を与えている」ことが示される。なお，この課題では，他者の情動や欲求を認知的に理解することを必要としない。なぜなら，この課題では目の前に報酬が並んでおり，相手が要求行動を示す先にほしい報酬があるので，その要求行動から相手の欲求を直感的に理解できるからである。




行為者が相利的な選択をすると，行為者も相手も同じ高価値の報酬（ピーナッツなど）を得られる。一方，利己的な選択をすると，行為者のみが高価値の報酬を得ることができる。相手がいない条件といる条件で相利的な選択回数を比較する。

図3　向社会的選択課題の模式図

この課題において，類人のチンパンジー（Horner et al., 2011；ただし，否定的な結果も多い：Jensen et al., 2006；Silk et al., 2005；Vonk et

al. 2008；Yamamoto & Tanaka, 2010）とフクロテナガザル（Burkart et al., 2014），旧世界ザルのアカゲザル（Chang, Winecoff, & Platt, 2011）とカニクイザル（Massen et al., 2010, 2011），新世界ザルのフサオマキザル（de Waal, Leimgruber, & Greenberg, 2008；Lakshminarayanan & Santos, 2008；Takimoto & Fujita, 2011；Takimoto, Kuroshima, & Fujita, 2010）とコモンマーモセット（Burkart et al., 2007）・ワタボウシタマリン（Cronin, Schroeder, & Showdon, 2010）・ライオンタマリン（*Leontopithecus chrysomelas*）（Burkart et al., 2014）・シロガオサキ（*Pithecia pithecia*）（Burkart et al., 2014）といった幅広い霊長類種が向社会性を示している（cf. Yamamoto & Takimoto, 2012）。特に，最近では，母親以外の個体による子どもの世話（allo-maternal care）の程度が高い種ほど自発的な向社会性を示すという大規模な比較研究の成果も報告されており，注目されている（Burkart et al., 2014）。前述のラットの援助行動（Ben-Ami Bartal et al., 2011）やアリの援助行動（Nowbahari et al., 2009）もまた，この（他者の情動理解を伴わない）向社会性の分類に入る現象かもしれない（Vasconcelos et al., 2012）。

**（d）他者との同一化と向社会性との組み合わせ**

他者との同一化と向社会性の組み合わせによって説明される現象に前関心（preconcern）が挙げられる。前関心は，ストレスを受けている個体を見つけたら，その個体に何が起こっているのかを理解しないまま盲目的にその個体に注意を引かれたり接近したりする性質である（de Waal, 2009）。そのため，前関心には他者の状況を認知的に理解することは求められない。この前関心により，動物は，痛がっている他者やストレスを受けている他者に近づいたり，その痛みを和らげたりするのを動機づけられる（de Waal, 2012）。今のところ，ヒト以外の動物においてはこの行動を確認する実験報告はほとんどないが，霊長類に広く見られると考えられている（de Waal, 1989, 2012）。

この分類は，カメレオン効果（chameleon effect）と呼ばれる現象とも密接に関連している。例えば，ヒトは社会的なやりとりをする相手の体勢やジェスチャー・癖を自動的に無意識的に模倣することがある。また，そういう現象が親密さや好感を増加させ，さらには模倣された相手に対する向社会行動を促進するという（Chartrand & Bargh, 1999；van Baaren et al., 2004）。他者との同一化の項目でみたように，自分と同じようにふるまう実験者を好むという現象はフサオマキザルでも知られているが（Paukner et al., 2009），そのような相手に向社会性が高まるかどうかについては，今後の検討が待たれる。

加えて，この分類は2個体の協調行動（collaboration）にも関連するかもしれない。自分と他者の共通の目標を達成するために，自分の動作とタイミングを他者のそれらと同調させなければならないからである。ここでは，自他を区別したうえでの他者理解を必要としない。近年の実験研究により，チンパンジー（e. g., Hirata & Fuwa, 2007；Melis et al., 2006）やボノボ（Hare et al., 2007），フサオマキザル（e. g., Brosnan, Freeman & de Waal, 2006；Mendres & de Waal, 2000），ワタボウシタマリン（*Saguinus oedipus*）（Cronin, Kurian, & Snowdon, 2005）といった霊長類種に加え，アジアゾウ（*Elephas maximus*）（Plotnik et al., 2011）やブチハイエナ（*Crocuta crocuta*）（Drea & Carter, 2009），ミヤマガラス（*Corvus frugilegus*）（Seed, Clayton, & Emery, 2008）といったその他の非常に社会的な動物種における協調行動も明らかになってきている。

**（e）他者との同一化と他者理解との組み合わせ**

他者との同一化と他者理解が組み合わさると，認知的伝染（cognitive contagion）という現象が生じる。認知的伝染では，個体に他者の情動が自動的・無意識的に伝染するだけではなく，個体が自他を分離して他者の情動やその他の心的状態を意識的に理解することが可能になる。つまり，この2つの要因の組み合わせは，動物が他者との異同を認識する，つまり自分と他者を比較することをも可能にするのである。上で述べたように，他者との同一化は，他者と同じであることを好む性質にも関連している可能性がある。この性質と自他の区別が組み合わされると，ときに嫉妬（envy）や不公平忌避（inequity aversion）のような情動的・行動的反応が引き出される。

不公平忌避は不公平な結果に対する否定的な反応をさす（Fehr, & Schmidt, 1999）。その中でも特にここに分類される現象が，自分が相対的に不利な場合の不公平忌避（disadvantageous inequity aversion）である。この自分が相対的に不利な場合の不公平忌避は，Brosnan and de Waal（2003）が考案した課題によって幅広い種において実験的に検討されている。彼らは，フサオマキザルを対象に，他個体のみが不当に高価値の食べ物を得る状況に対する不公平忌避を調べた。実験者はサルにトークンを渡し，そのトークンを返したら，サルに報酬として食べ物を与えた。被験体は常に実験者と交換課題を行い，キュウリ（低価値）を得た。一方，他個体は，被験体と同様トークン交換をしてキュウリを得たり（公平条件），ブドウ（高価値）を得たりした（不公平条件）。測定したのは，他個体と実験者のやりとりを見た後の，被験体が実験者とのトークン交換や食べ物の受け取りを拒む行動であった。被験体は，公平条件でよりも不公平条件で有意に多く交換や食べ物の受け取りを拒んだ。つまり，同じ交換課題しかしていないのに，他個体が自分よりも良い食べ物を受け取っているという不公平な状況を許容できなかったのである。この不公平忌避は，同様の課題によって，チンパンジー（Brosnan, Schiff, & deWaal, 2005）やカニクイザル（Massen et al., 2012），アカゲザル（Hopper et al., 2013），フサオマキザル（e.g. Brosnan & de Waal, 2003）といった霊長類種や，その他の非常に社会性の高い種であるイヌ（*Canis familiaris*）（Range et al., 2009）やハシボソガラス（*Corvus corone corone*）・ワタリガラス（Wascher & Bugnyar, 2013）においても確認されている。

### (f) 他者理解と向社会性との組み合わせ

他者理解と向社会性との組み合わせは，特定の状況における他者の欲求を理解した上での手助け（targeted-helping）を可能にする。この手助けを実験的に調べる課題が手助け課題（helping task）である（Warneken et al., 2007 ; Yamamoto et al., 2009 ; 2012）。この課題では，行為者が，自分では解決することができない苦境に陥っている他個体を見て，その個体の手助けをするか否かを調べる。たとえば，テスト条件では，他個体がその手の届かないところにある物体を必要としている状況を設定する。その物体は行為者の手に届くところにあり，行為者は，その物体を手に取って相手に渡すことが可能である。コントロール条件では，行為者に同じ物体が提供されるが，他個体はその物体を必要としていない状況などを設定する。他個体が物体を必要としているときに，必要としていないときよりも，行為者が物体を手渡す行動が多く見られれば，「意図的に他個体が必要とする物体を渡している」ことが示される。このような課題を用いて他者の欲求を理解した上での手助けが実験的に確認されている種は，ヒト以外ではかなり限定されている。前節で述べたように，チンパンジーはこの手助けを行うが（Warneken et al. 2007 ; Yamamoto et al., 2009, 2012），向社会的選択課題において頑健に向社会性を示すフサオマキザルはチンパンジーに比べてずっとまれにしかそうした手助けを示さない（Barnes et al., 2008）。これは彼らにチンパンジーのような視点取得の能力，つまり自他を分離するための認知能力が十分に備わっていない（Hare et al., 2003）ためかもしれない。

### (g) 他者との同一化，他者理解，向社会性の組み合わせ

最後に，他者との同一化・他者理解・向社会性の3つの要因がすべて組み合わさった場合について述べる。この分類には，同情（sympathy）や慰め行動（consolation）が含まれる。このとき，動物は，他者の状況を観察して他者と同じように感じるかもしれないが，その情動は自分自身の状況に対する自分由来の内的反応ではなく他者由来のものであることを理解している。その上で他者に対して向社会的にふるまう。

de Waal（2008）は，共感のロシアンドールモデルにおいて，この分類に含まれる現象を視点取得よりも低次の段階であると評価している。しかし，われわれはそのようには考えていない。なぜなら，本稿では，他者に応じた援助行動を動機づける情動を同情と捉えており，同情は心の理論のような高度な認知能力を必ずしも必要とはしないが，自分とは異なる情動状態にある他者を理解する能力を必要とし，視点取得と切り離せないものだからである。同情と同じく3つの要因の組み合

わせによって説明される慰め行動は，他個体から攻撃された個体に対して第三者が提供する元気づけ（reassurance）として定義される（de Waal & van Roosmalen, 1979）。例えば，攻撃を受けた個体が気落ちしたような様子でいると，傍観していた個体が近寄り，抱擁や毛づくろいをしたりして慰めるのである。こうした慰め行動は大型類人で見られるが，サルでは見られない。de Waal & Aurelli（1996）は飼育下のチンパンジーとアカゲザルを観察したが，慰め行動が見られたのはチンパンジーのみであった。同様の結果は野生下の動物を対象とした研究からも報告されている（e. g., チンパンジー：Kutsukake & Castles, 2004；ニホンザル（*Macaca fuscata*）：Schino et al., 2004）。なお，大型類人では，チンパンジーの他にも，ボノボで慰め行動が見られている（e. g., Palagi, Paoli, & Tarli, 2004）。

この3つの組み合わせは，自分が相対的に有利な場合の不公平忌避（advantageous inequity aversion）（Fehr, & Schmidt, 1999）や計算に基づく互恵性（calculated reciprocity）（Brosnan & de Waal, 2002；de Waal & Luttrell, 1988）のような協力行動に密接に関連する現象にもつながるだろう。自分が相対的に有利な場合の不公平忌避は，自分が相対的に有利な状況に対して否定的に反応することと定義される。この不公平忌避は，自他の状況を区別・比較して理解し，自分の利益を減らしてまでも，他者と同じような（公平な）状態であることを好む傾向と言い換えることもできる。この傾向は，自分より相対的に低い立場にいる他者を助けることになるので，自発的な向社会行動を促進する役割を担っているともいえる（Yamamoto & Takimoto, 2012）。つまり，自他の状況を区別・比較して理解し（他者理解），他者と同様の状態を望み（他者との同一化），それが他者の利益につながる（向社会性）という3つの要素の組み合わせで説明される。計算に基づく互恵性も同様に，自他の状況を区別・比較して理解し（他者理解），その関係性が公平になるようにふるまい（他者との同一化），そうすることで持続的な協力関係が築かれる（向社会性）という点で，3要因の組み合わせと考えられる。これらの存在を示す明確な証拠はヒト以外の動物においては報告されておらず，議論が続いている。

**組み合わせモデルの進化的視点**

組み合わせモデルでは，共感の発達的または系統発生的な線形変化を仮定していない。むしろ，同情や慰め行動といった「発達した」または「ヒトのような」共感を要因の組み合わせとして捉えている。つまり，動物が共感に関連したどの現象を示すのかは，その動物がそれぞれの要因を備えているか否かに依存している。実際，上記のレビューを見ても明らかなように，組み合わせモデルの要因を複数組み合わせて説明される共感関連現象をある動物が示す場合，その組み合わせの一部の要因のみによって説明される共感関連現象をも示す。例えば，分類（a）と（b）の組み合わせで表現される分類（e）の現象を示す動物は，少なくとも基礎的なレベルでは分類（a）と（b）両方の現象をも示す。もちろん，分類（e）はヒトに見られる心の理論のような洗練されたレベルの分類（b）を必ずしも必要としない。同様に，分類（g）の現象を示す動物には，その他のすべての分類（a），（b），（c），（d），（e），（f）の現象がある程度は見られることになるだろう。一方で，分類（d）の現象を示す動物は必ずしも分類（e）や（f）の現象を示す必要はない。なぜなら，分類（d）は他者理解の能力を必要としないからである。

上記のレビューを見てもわかるように，他者との同一化や向社会性は他者理解よりもずっと幅広い動物種において確認されており，より進化的に古い性質であるように見受けられる。他者理解（それと他の要因との組み合わせを含む）はより認知的な能力を必要とするため，それらは大きな脳をもつ動物に限定して見られるのかもしれない。それぞれの進化の道筋については諸説があり，議論は整理されておらず，その道筋はまだ明らかになっていない。今後，どのように研究を進めていくべきかについては次節で述べる。

## 4. 共感にかんする比較認知科学研究の今後の展望

本稿では，ここまで，共感関連現象を組み合わせモデルに基づいて整理し，それぞれの分類に含まれる現象の霊長類における証拠を簡単に紹介してきた。以上のレビューから，ヒト以外の動物を

対象とした研究が共感の進化的起源を探るのに不可欠であることは明らかであろう。

さて，これまではヒト以外の霊長類種において組み合わせモデルのどの要因が備えられているかを1つ1つ確認することに力が注がれてきた。次のステップとしては，2つの戦略が考えられる。1つは，共感がどのように進化してきたのかを探るために，より幅広い種を対象に，各分類に含まれる現象の詳細を検証し，種間の類似性・相違性を明らかにすることである。もう1つは，共感がそれぞれの種においてどのように機能しているかを理解するために，本稿で紹介した3要因間のリンクを調べることである。

1つ目の戦略では，それぞれの分類の中で，どのような現象がどのような動物種でみられるのかをより詳細に検討する。例えば，幅広い種の動物が，他者との同一化の証拠である情動伝染という現象を示す。しかし，伝染する情動の種類（恐怖や悲しみ・喜びなど）は種間で異なるのかもしれない。著者らが知る限り，ヒト以外の動物では，快情動の伝染は不快情動の伝染よりも報告例がずっと少ない。一方，ヒトでは，恐怖や悲しみと同様に笑いも伝染することから，ヒトは両方のタイプの情動に敏感であるといえる。これはヒト特有に見られる自発的な手助け行動や大規模な協力行動を支える心理基盤であるかもしれない。なぜなら，もし快情動が伝染するならば，手助けされた個体の喜びが手助けをした個体に共有され，手助け行動それ自体が手助けする側の個体の心理的報酬となるからだ。これは，単に不快情動が取り除かれた場合よりも報酬価が大幅に大きくなる。そのため，自発性がより促進されると考えられる。とくに不快情動があまり表出されていないような問題解決場面であればなおさらだ。ヒトとは異なり，自発的な手助け行動があまり見られないチンパンジーでは，快情動の伝染が弱いのかもしれない。では，ボノボではどうだろうか。ボノボはチンパンジーと同様，ヒトに最も近縁の種であるが，チンパンジーとの多くの相違点・ヒトとの多くの類似点を備えている（Hare & Yamamoto, 2015）。ボノボは，チンパンジーよりも寛容で協力的であることも知られている（Hare et al., 2007）。また彼らは，各自で簡単に探して食べることもできる果物であっても，あえて他個体にねだり，共有する。彼らのこうした行動は，社会的な絆を強めるために行われているとも考えられている（Yamamoto, 2015）。こうした事実から，ボノボでは他者との同一化がより発達している可能性があり，チンパンジーでは見られない快情動の伝染がヒトと同様に見られるかもしれない。また，前節で述べたように，母親以外の個体による子どもの世話の程度が高い霊長類種は自発的な向社会性を示す割合が高いことが報告されている（Burkart et al., 2014）。今後，母親以外の個体による子どもの世話の程度が高い非霊長類種も含めた快情動の伝染にかんする比較研究を行うことで，自発的な向社会性を支える心理メカニズムを明らかにすることもできるだろう。

その上で，各要因間のリンクを調べる2つ目の戦略も重要である。これまで述べてきたように，チンパンジーでは，他者理解と向社会性の組み合わせで表現される他者の欲求を理解した上での手助けは見られる。しかし，チンパンジーは，他者が置かれている状況を理解しても，即座に自発的な手助けはしない。他者からの明示的な要求行動がなければ，他者が置かれている状況を理解することと手助け行動は結びつかないのである。一方で，ヒトは，他者が困っていることに気づくと，しばしば自発的に手助けをする。したがって，他者理解と向社会性の自動的な結びつきはヒト特有の現象であるのかもしれない。ヒト以外の動物種との比較データがまだ十分にない段階で結論を出すことは時期尚早だが，この結びつきがヒト特有の非常に協力的な社会を実現したという可能性は考えられる。共感がどのように機能するのかを明らかにし，その進化にかんする理解を深めるためにも，こうした種間の相違性を生み出す要因間の結びつきに着目した検討が不可欠である。

なお，3つの要因のそれぞれは特定の脳領域と関連しているかもしれない。ヒトの神経イメージングの先行研究から，情動伝染（他者との同一化の現象例）と視点取得（他者理解の現象例）では活性する脳領域が異なることや，ある社会的文脈ではその両方の脳領域が活性することが明らかになってきており，そのことは他者との同一化と他者理解との相互作用を示唆している（Zaki & Ochsner, 2012; see also Shamay-Tsoory, 2011）。要因の組み合わせには各脳領域間をつなぐ回路が

必要と考えられ，それには進化的な発達が求められるのかもしれない。本稿では，霊長類における共感関連現象に焦点を当ててきたが，特にこうした神経科学的視点からは霊長類以外の動物の研究もまた重視すべきであると考える。現状では，ヒト以外の動物における共感に関連した脳領域の検討の大部分が，情動伝染つまり他者との同一化という要因にかんするものである。しかし，今後は，他の２つの要因（他者理解と向社会性）に関連する脳領域の研究も進められるだろう。

本稿で紹介した組み合わせモデルは，共感の進化にかんする比較認知科学研究を進めていく上で有用な理論的基盤となるはずである。共感の進化的起源を探る研究がこのモデルに基づいてますます発展していくことを期待したい。

謝　辞

本論文は，Yamamoto（under review）Primate Empathy: three factors and their combinations for empathy-related phenomena. *WIREs cognitive science* (invited opinion article). の日本語訳に，霊長類に見られる共感関連現象の報告事例の情報を追加して執筆した。本論文中で展開した議論は，新学術領域研究「共感性の進化・神経基盤」（領域代表：長谷川寿一先生）に関係する研究者との議論から生まれたものである。また，本論文を執筆するにあたり，文部科学省科学研究費補助金新学術領域研究（研究領域提案型）（No. 25118001，長谷川寿一），日本学術振興会科学研究費補助金（No. 248353, 15K20946：瀧本彩加；No. 26118509, 15H05309, 15H01619：山本真也）の助成を受けた。なお，京都大学の James R. Anderson 教授には英文アブストラクトの添削をしていただいた。深く御礼申し上げます。

## 文　献

Amici, F., Aureli, F., Visalberghi, E., & Call, J. (2009). Spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*) follow gaze around barriers: Evidence for perspective taking? *Journal of Comparative Psychology, 123*, 368-374.

Anderson, J. R., Kuroshima, H., Takimoto, A., & Fujita, K. (2013). Third-party social evaluation of humans by monkeys. *Nature Communications, 4*, 1561.

Anderson, J. R., & Mitchell, R. W. (1999). Macaques but not lemurs co-orient visually with humans. *Folia Primatologica, 70*, 17-22.

Anderson, J. R., Myowa-Yamakoshi, M., & Matsuzawa, T. (2004). Contagious yawning in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences, 271*, S468-S470.

Barnes, J. L., Martinez, M., Langer, M., Hill, T., & Santos, L. R. (2008). Helping behavior and regard for others in capuchin monkeys (*Cebus paella*): An evolutionary perspective on altruism. *Biology Letters, 4*, 638-640.

Batson, C. D. (2009). These things called empathy: eight related but distinct phenomena. In J. Decety, & W. Ickes (Eds.), *The social neuroscience of empathy* (pp. 3-15). Cambridge, MA: The MIT Press.

Ben-Ami Bartal, I., Decety, J., & Mason, P. (2011). Empathy and pro-social behavior in rats. *Science, 334*, 1427-1430.

Boesch, C. (1994). Cooperative hunting in wild chimpanzees. *Animal. Behaviour, 48*, 653-667.

Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2005). All great ape species follow gaze to distant locations and around barriers. *Journal of Comparative Psychology, 119*, 145-154.

Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. M. (2002). A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature, 13*, 129-152.

Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. M. (2003). Monkeys reject unequal pay. *Nature, 425*, 297-299.

Brosnan, S. F., Freeman, C., & de Waal, F. B. M. (2006). Partner's behavior, not reward distribution, determines success in an unequal cooperative task in capuchin monkeys. *American Journal of Primatology, 68*, 713-724.

Brosnan, S. F., Schiff, H. C., & de Waal, F. B. M. (2005). Tolerance for inequity may increase with social closeness in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 272*, 253-258.

Bugynar, T., Stöwe, M., & Heinrich, B. (2004). Ravens, *Corvus corax*, follow gaze direction of humans around obstacles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 271*, 1331-1336.

Burkart, J. M., Allon, O., Amici, F., Fichtel, C., Finkenwirth, C., Heschl, A., Huber, J., Isler, K., Kosonen, Z. K., Martins, E., Meulman, E. J., Richiger, R., Rueth, K., Spillmann, B., Wiesendager, S., & van Schaik, C. P. (2014). The evolutionary origin of human hyper-cooperation. *Nature Communications, 5*, 4747.

Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National*

*Academy of Sciences of the United States of America, 104*, 19762-19766.

Burkart, J. M., & Heschl, A. (2007). Understanding visual access in common marmosets, *Callithrix jacchus*: perspective taking or behaviour reading? *Animal Behaviour, 73*, 457-469.

Buttelmann, D., Call, J., & Tomasello, M. (2009). Do great apes use emotional expressions to infer desires? *Developmental Science, 12*, 688-698.

Byrne, R. W., & Whiten, A. (1988). *Machiavellian intelligence: social complexity and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans.* Oxford, UK: Oxford University Press.

Chang, S. W. C., Winecoff, A. A., & Platt, M. L. (2011). Vicarious reinforcement in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Frontiers in Neuroscience, 5*, 27.

Call, J., Hare, B., Carpenter, M., & Tomasello, M. (2004). 'Unwilling' versus 'unable': Chimpanzees' understanding of human intentional action. *Developmental Science, 7*, 488-498.

Chartrand, T. L., & Bargh, J. A. (1999). The chameleon effect: the perception-behavior link and social interaction. *Journal of Personality & Social Psychology, 76*, 893-910.

Cronin, K. A., Kurian, A. V., & Snowdon, C. T. (2005). Cooperative problem solving in a cooperatively breeding primate. *Animal Behaviour, 69*, 133-142.

Cronin, K. A., Schroeder, K. K. E., & Snowdon, C. T. (2010). Prosocial behaviour emerges independent of reciprocity in cottontop tamarins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 277*, 3845-3851.

Davila-Ross, M., Menzler, S., & Zimmermann, E. (2008). Rapid facial mimicry in orangutan play. *Biology. Letters, 4*, 27-30.

Demuru, E., & Palagi, E. (2012). In bonobos yawn contagion is higher among kin and friends. *PLoS ONE. 7*, e49613.

Decety, J. (2011). The neuroevolution of empathy. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1231*, 35-45.

de Waal, F. B. M. (1988). The communicative repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*), compared to that of chimpanzees. *Behaviour, 106*, 183-251.

de Waal, F. B. M. (1989). *Peacemaking among Primates. Cambridge*, MA: Harvard University Press.

de Waal, F. B. M. (2008). Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy. *Annual Review of Psychology, 59*, 279-300.

de Waal, F. B. M. (2009). *The age of empathy: nature's lessons for a kinder society.* New York, NY: Harmony Books.

de Waal, F. B. M. (2012). Empathy in primates and other mammals. In: J. Decety (Ed.) *Empathy: From Bench to Bedside* (pp. 87-106). Cambridge, MA: The MIT Press.

deWaal, F. B. M., & Aureli, F. (1996). Consolation, reconciliation, and a possible cognitive difference between macaque and chimpanzee. In A. E. Russon, K. A. Bard, S. T. Parker (Ed.), *Reaching into Thought: The Minds of the Great Apes* (pp. 80-110). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

de Waal, F. B. M., Leimgruber, K., & Greenberg, A. R. (2008). Giving is self-rewarding for monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105*, 13685-13689.

de Waal, F. B. M., & Luttrell, L. M. (1988). Mechanisms of Social Reciprocity in Three Primate Species: Symmetrical Relationship Characteristics or Cognition? *Ethology and Sociobiology, 9*, 101-118.

de Waal, F. B. M., & van Roosmalen, A. (1979). Reconcilation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 5*, 55-66.

Drea, C. M., & Carter, A. N. (2009). Cooperative problem solving in a social carnivore. *Animal Behaviour, 78*, 967-977.

Emery, N. J. (2000). The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neuroscience & Biobehavioral Review, 24*, 581-604.

Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004). The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science, 306*, 1903-1907.

Fehr, E., & Schmidt, K. M. (1999) A theory of fairness, competition and cooperation. *The Quarterly Journal of Economics, 114*, 817-868.

Feistner, A. T. C., & McGrew, W. C. (1989). Food-sharing in primates: a critical review. In: P. K. Seth & S. Seth (Eds.), *Perspectives in Primate Biology. Vol. 3* (pp. 21-36). New Delhi: Today and Tomorrow's Printers and Publishers.

Ferrari, P. F. (2014). The neuroscience of social relations. A comparative-based approach to empathy and to the capacity of evaluating others' action value. *Behaviour, 151*, 297-314.

Ferrari, P. F., Kohler, E., Fogassi, L., & Gallese, V. (2000). The ability to follow eye gaze and its emergence during development in macaque monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 97*, 13997-14002.

Ferrari, P. F., Visalberghi, E., Paukner, A., Fogassi, L.,

Ruggiero, A., & Suomi, S. J. (2006). Neonatal imitation in rhesus macaques. *PLoS Biology, 4*, 1501-1508.

Flombaum, J. I., & Santos, L. R. (2005). Rhesus monkeys attribute perceptions to others. *Current Biology, 15*, 447-452.

Fuhrmann, D., Ravignani, A., Marshall-Pescini, S., & Whiten, A. (2014). Synchrony and motor mimicking in chimpanzee observational learning. *Scientific Reports, 4*, 5283.

Geissmann, T. (2000). Duet songs of the siamang, *Hylobates syndactylus*: I. Structure and organization. *Primate Report, 56*, 33-60.

Goossens, B. M. A., Dekleva, M., Reader, S. M., Sterck, E. H. M., & Bolhuis, J. J. (2008). Gaze following in monkeys is modulated by observed facial expressions. *Animal Behaviour, 75*, 1673-1681.

Hare, B., Addessi, E., Call, J., Tomasello, M., & Visalberghi, E. (2003). Do capuchin monkeys, *Cebus apella*, know what conspecifics do and do not see? *Animal Behaviour, 65*, 131-142.

Hare, B., Call, J., Agnetta, B., & Tomasello, M. (2000). Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour, 59*, 771-785.

Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2001). Do chimpanzees know what conspecifics know? *Animal Behaviour, 61*, 139-151.

Hare, B., Melis, A., Woods, V., Hastings, S., & Wrangham, R. (2007). Tolerance allows bonobos to outperform chimpanzees on a cooperative task. *Current Biology, 17*, 619-623.

Hare, B., & Yamamoto, S. (2015) Moving bonobos off the scientifically endangered list. *Behaviour, 152*, 247-258.

Hattori, Y., Leimgruber, K., Fujita, K., & de Waal, F. B. M. (2012). Food-related tolerance in capuchin monkeys (*Cebus apella*) varies with knowledge of the partner's previous food-consumption. *Behaviour, 149*, 171-185.

Haun, D. B., & Call, J. (2008). Imitation recognition in great apes. *Current Biology, 18*, R288-R290.

Hirata, S., & Fuwa, K. (2007). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) learn to act with other individuals in a cooperative task. *Primates, 48*, 13-21.

Hopper, L. M., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., Bernacky, B. J., & Brosnan S. F. (2013). The ontogeny of social comparisons in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Primatology, 2*, 1000109.

Horner, V., Carter, J. D., Suchak, M., & de Waal, F. B. M. (2011). Spontaneous prosocial choice by chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108*, 13847-13851.

Hrdy, S. (2009). *Mothers and others: the evolutionary origins of mutual understanding*. Cambridge: Harvard University Press.

Itakura, S. (1996). An exploratory study of gaze-monitoring in nonhuman primates. *Japanese Psychological Research, 38*, 174-180.

Jaeggi, A. V., & van Schaik, C. P. (2011). The evolution of food sharing in primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 65*, 2125-2140.

Jensen, K., Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2006). What's in it for me? Self-regard precludes altruism and spite in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 273*, 1013-1021.

Joly-Mascheroni, R. M., Senju, A., & Shepherd, A. (2008). Dogs catch human yawns. *Biology Letters, 4*, 446-448.

Kaminski, J., Riedel, J., Call, J., & Tomasello, M. (2005). Domestic goats, *Capra hircus*, follow gaze direction and use social cues in an object choice task. *Animal Behaviour, 69*, 11-18.

Kano, F., & Call, J. (2014). Cross-species variation in gaze following and conspecific preference among great apes, human infants and adults. *Animal Behaviour, 91*, 137-150.

Kret, M., Tomonaga, M., & Matsuzawa, T. (2014). Chimpanzees and humans mimic pupil-size of conspecifics. *PLoS ONE, 9*, e104886.

Kuroshima, H., Fujita, K., Fuyuki, A., & Masuda, T. (2002) Understanding of the relationship between seeing and knowing by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition, 5*, 41-48.

Kutsukake, N., & Castles, D. L. (2004). Reconciliation and post-conflict third-party affiliation among wild chimpanzees at the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates, 45*, 157-165.

Lakshminarayanan, V. R., & Santos, L. R. (2008). Capuchin monkeys are sensitive to others' welfare. *Current Biology, 18*, R999-R1000.

Mancini, G., Ferrari, P. F., & Palagi, E. (2013). Rapid facial mimicry in geladas. *Scientific Reports, 3*, 1527.

Massen, J. J. M., Luyten, I. J. A. F., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. M. (2011). Benefiting friends or dominants: prosocial choices mainly depend on rank position in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates, 52*, 237-247.

Massen, J. J. M., van den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. M. (2010). Generous leaders and selfish underdogs: pro-sociality in despotic macaques. *PLoS ONE, 5*, e9734.

Massen, J. J. M., van den Berg, L. M., Spruijt, B. M., &

Sterck, E. H. M. (2012). Inequity aversion in relation to effort and relationship quality in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology, 74*, 145-156.

Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science, 311*, 1297-1300.

Mendres, K. A., & de Waal, F. B. M. (2000). Capuchins do cooperate: the advantages of an intuitive task. *Animal Behaviour, 60*, 523-529.

Met, A., Miklósi, A., & Lakatos, G. (2014). Gaze-following behind barriers in domestic dogs. *Animal Cognition, 17*, 1401-1405.

Miller, M. L., Gallup, G. C., Vogel, A. R., Vicario, S. M., & Clark, A. B. (2012). Evidence for contagious behaviors in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): An observational study of yawning and stretching. *Behavioural Processes, 89*, 264-270.

Morimoto, Y., & Fujita, K. (2011). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) modify their own behaviors according to a conspecific's emotional expressions. *Primates, 52*, 279-286.

Morimoto, Y., & Fujita, K. (2012). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) use conspecifics' emotional expressions to evaluate emotional valence of objects. *Animal Cognition, 15*, 341-347.

Myowa-Yamakoshi, M., Tomonaga, M., Tanaka, M., & Matsuzawa, T. (2004). Imitation in neonatal chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Developmental Science, 7*, 437-442.

Nagasaka, Y., Chao, Z. C., Hasegawa, N., Notoya, T., & Fujii, N. (2013). Spontaneous synchronization of arm motion between Japanese macaques. *Scientific Reports, 3*, 1151.

Neiworth, J. J., Burman, M. A., Basile, B. M., & Lickteig, M. T. (2002). Use of experimenter-given cues in visual co-orienting and in an objectchoice task by a new world monkey species, cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology, 116*, 3-11.

Nowbahari, E., Scohier, A., Durand, J. L., & Hollis, K. L. (2009). Ants, *Cataglyphis cursor*, use precisely directed rescue behavior to free entrapped relatives. *PLoS ONE, 4*, e6573.

Palagi, E., Leone, A., Mancini, G., & Ferrari, P. F. (2009). Contagious yawning in gelada baboons as a possible expression of empathy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106*, 19262-19267.

Palagi, E., Paoli, T., & Tarli, S. B. (2004). Reconciliation and consolation in captive bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Primatology, 62*, 15-30.

Paukner, A., & Anderson, J. R. (2006). Video-induced yawning in stumptail macaques (*Macaca arctoides*). *Biology Letters, 2*, 36-38.

Paukner, A., Anderson, J. R., Borelli, E., Visalberghi, E., & Ferrari, P. F. (2005). Macaques (*Macaca nemestrina*) recognize when they are being imitated. *Biology Letters, 1*, 219-222.

Paukner, A., Ferrari, P. F., & Suomi, S. J. (2012). A comparison of neonatal imitation abilities in human and macaque infants. In: M. R. Banaji, S. A. Gelman, (Eds.), *Navigating the Social World: A Developmental Perspective*. Oxford: Oxford University Press.

Paukner, A., Suomi, S. J., Visalberghi, E., & Ferrari, P. F. (2009). Capuchin monkeys display affiliation toward humans who imitate them. *Science, 325*, 880-883.

Phillips, W., Barnes, J. L., Mahajan, N., Yamaguchi, M., & Santos, L. R. (2009). 'Unwilling' versus 'unable': capuchin monkeys' (*Cebus apella*) understanding of human intentional action. *Developmental Science, 12*, 938-945.

Plotnik, J. M., Lair, R., Suphachoksahakun, W., & de Waal, F. B. M. (2011). Elephants know when they need a helping trunk in a cooperative task. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108*, 5116-5121.

Povinelli, D. J., Nelson, K. E., & Boysen, S. T. (1990). Inferences about guessing and knowing by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology, 104*, 203-210.

Preston, S. D., & de Waal, F. B. M. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and Brain Sciences, 25*, 1-20.

Range, F., Horn, L., Viranyi, Z., & Huber, L. (2009). The absence of reward induces inequity aversion in dogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106*, 340-345.

Range, F., & Virányi, Z. (2011). Development of gaze following abilities in wolves (*Canis lupus*). *PLoS ONE, 6*, e16888.

Romero, T., Ito, M., Saito, A., & Hasegawa, T. (2014). Social Modulation of Contagious Yawning in Wolves. *PLoS ONE, 9*, e105963.

Ruiz, A., Gomez, J. C., Roeder, J. J., & Byrne, R. W. (2009). Gaze following and gaze priming in lemurs. *Animal Cognition, 12*, 427-434

Sanefuji, W., Ohgami, H., & Hashiya, K. (2006) Preference for peers in infancy. *Infant Behavior and Development, 29*, 584-593.

Sakai, M., Morisaka, T., Kogi, T., Hishii, T., & Kohshima, S. (2010). Fine-scale analysis of synchronous

breathing in wild Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Behavioural Processes, 83*, 48-53.

Schino, G., Geminiani, S., Rosati, L., & Aureli, F. (2004). Behavioral and emotional response of Japanese macaque (*Macaca fuscata*) mothers after their offspring receive an aggression. *Journal of Comparative Psychology, 118*, 340-346.

Seed, A. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2008). "Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*)." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 275*, 1421-1429.

Shamay-Tsoory, S. G. (2011). The neural bases for empathy. *Neuroscientist. 17*, 18-24.

Silk, J. B., Brosnan, S. F., Vonk, J., Henrich, J., Povinelli, D. J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Mascaro, J., & Schapiro, S. J. (2005). Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members. *Nature, 437*, 1357-1359.

Takimoto, A., & Fujita, K. (2011). I acknowledge your help: capuchin monkeys' sensitivity to others' labor. *Animal Cognition, 14*, 715-725.

Takimoto, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2010). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) are sensitive to others' reward: an experimental analysis of food-choice for conspecifics. *Animal Cognition, 13*, 249-261.

瀧本彩加 (2015) 向社会行動の進化の道筋をめぐる議論の整理 動物心理学研究, *65*, 1-9.

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こころの進化 ―― 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第4巻 社会のなかの共存. 岩波書店 59-95.

Tomasello, M., Call, J., & Hare, B. (1998). Five primate species follow the visual gaze of conspecifics. *Animal Behaviour, 55*, 1063-1069.

Tomasello, M., Hare, B., & Agnetta, B. (1999). Chimpanzees, *Pan troglodytes*, follow gaze direction geometrically. *Animal Behaviour, 58*, 769-777.

Tomasello, M., Hare, B., & Fogleman, T. (2001). The ontogeny of gaze following in chimpanzees, *Pan troglodytes*, and rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour, 61*, 335-343.

Van Baaren, R. B., Holland, R. W., Kawakami, K., & van Knippenberg, A. (2004). Mimicry and pro-social behavior. *Psychological Science, 15*, 71-74.

Vasconcelos, M., Hollis, K., Nowbahari, E., & Kacelnik, A. (2012). Pro-sociality without empathy. *Biology Letters, 8*, 910-912.

Vonk, J., Brosnan, S. F., Silk, J. B., Henrich, J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Povinelli, D. J. (2008). Chimpanzees do not take advantage of very low cost opportunities to deliver food to unrelated group members. *Animal Behaviour, 75*, 1757-1770.

Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. (2007). Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biolgy, 5*, e184.

Wascher, C., & Bugnyar, T. (2013). Behavioral responses to inequity in reward distribution and working effort in crows and ravens. *PLoS ONE, 8*, e56885.

Wilkinson, A., Mandl, I., Bugnyar, T., & Huber, L. (2010). Gaze following in the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition, 13*, 765-769.

Yamamoto, S. (2015). Non-reciprocal but peaceful fruit sharing in the wild bonobos of Wamba. *Behaviour, 152*, 335-357.

Yamamoto, S. (under review). Primate empathy: three factors and their combinations for empathy-related phenomena. *WIREs cognitive science*.

Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2009). Chimpanzees help each other upon request. *PLoS ONE, 4*, e7416.

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 of the United States of America, 109*, 3588-3592.

Yamamoto, S., & Takimoto, A. (2012). Empathy and fairness: psychological mechanisms for eliciting and maintaining prosociality and cooperation in primates. *Social Justice Research, 25*, 233-255.

Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2009). How did altruistic cooperation evolve in humans? Perspectives from experiments on chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Interaction Studies, 10*, 150-182.

Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2010). The influence of kin relationship and a reciprocal context on chimpanzees' (*Pan troglodytes*) other-regarding preferences. *Animal Behaviour, 79*, 595-602.

Zaki, J., & Ochsner, K. N. (2012). The neuroscience of empathy: Progress, pitfalls and promise. *Nature Neuroscience, 15*, 675-680.

Zuberbühler, K. (2008). Gaze following. *Current Biology, 18*, R453-R455.

―2015. 4. 27 受稿, 2015. 8. 30 受理―