

第3章

アカコロブス対チンパンジー

― 霊長類における食う―食われるの関係

五百部裕

チンパンジーはアカコロブスと呼ばれるサルを好んで食っている。一方アカコロブスはチンパンジーに食べられないように、様々な行動を進化させてきた。チンパンジーとアカコロブスの間に見られる「食う―食われる」の関係は、彼らの社会や行動にどのような影響を与えているのだろうか。

一 霊長類における食う―食われるの関係

まず図3-1を見ていただきたい。中学校のときご覧になった記憶をおもちの方も多いだろう。この図は「生態ピラミッド」と言われるもので、自然界における生物どうしのつながり、とくに生物の食物連鎖の関係を模式的に示したものである。食物連鎖とは、簡単に言えば生物の「食う―食われる」の関係を指している。植物は光合成のはたらきによって生存に必要なエネルギーを自分自身でつくり出すことができる。しかし動物は、生存に必要なエネルギーを自分自身でつくり出すことができない。そこで動物は植物や他の動物を食べることによって、生きていくのに必要なエネルギーを外部から取り入れている。この図はこうした植物と動物、あるいは動物どうしの関係を表している。単純な図ではあるがここからたくさん読むことができる。例えば食う―食われるの関係は、エネルギーを自らつくり出す生産者（植物）、生産者を食べる一次消費者、一次消費者を食べる二次消費者、さらにこれを食べる三次消費者……のように、複数の関係から成り立っていること。動物は植物を食べる草食動物と動物を食べる肉食動物の二つに大別できると。あるいは生産者より一次消費者、一次消費者より二次消費者、そして二次消費者より三次消費者と、階層が上にいくにつれ個体数が少なくなること……などなど。さらにこの図から読み取ることにはできないが、食う―食われるの関係は生物が群れをつくったり警戒音と呼ばれる音を進化させたりすることにも関係しており、生物世界を理解するための重要な鍵の一つとなっている。そしてこの関係は、生物の一員である我々に近縁な霊長類の社会や行動のあり方にも影響を与えている。

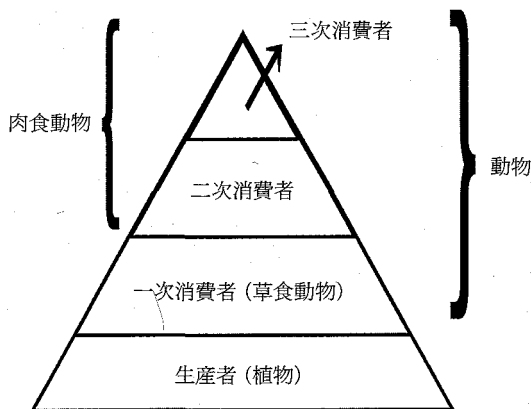


図 3-1 生態ピラミッド。

生物の世界に見られる食物連鎖を模式的に示した図。上下によりあう生物が食う一食われるの関係でつながっている。また、それぞれの段階の幅は個体数を示しており、ピラミッドの上のほうにいくにつれ個体数が少なくなることがわかる。

霊長類も動物である以上「食う」側の側面をもっている。一方、霊長類を食物として利用している動物も存在する。いわゆる「天敵」である。霊長類の天敵として最も有名なのはワシやタカなどの猛禽類であろう。例えば日本にはイヌワシやクマタカなどの大型の猛禽類が生息する。このクマタカのペリット（口から吐き出された不消化物）からニホンザルのコドモの骨が見つかっており、こうした猛禽類がニホンザルを食べているのは間違いない。またアフリカでも、霊長類の生存に最も大きな影響をおよぼしている「天敵は猛禽類である」と考えられている。猛禽類以外の天敵としてはヒョウやライオンなどの肉食獣を挙げることができる。例えば野生チンパンジーの研究が三〇年以上にわたって続けられている

タンザニアのマハレ山塊国立公園では、ライオンの糞からチンパンジーの毛が見つかっている。このようにライオンがチンパンジーを食べることもある。さらに大型のヘビの仲間も霊長類のコドモを襲うことが知られている。

こうした霊長類の天敵のなかに実は霊長類自身も含まれている。霊長類が他の霊長類を襲って食べるのである。霊長類は天敵に食べられる被食者であると同時に、被食者を襲う天敵でもあるのだ。本章では彼らの対捕食者（天敵）戦略を紹介したうえで、霊長類どうしの間に見られるこうした「食う―食われる」という関係が彼らの社会や行動のあり方にどのような影響を与えているかを見

ていきたい。

二 チンパンジーの肉食

① 「サル」の食べ物

読者の皆さんは動物園やテレビなどで霊長類、すなわち「サル」をご覧になったことがありだろう。そこで質問。

「彼らの食べ物は何でしょう?」。たぶん多くの方々が「サル」の食べ物というと、バナナやリンゴなどの果物を思い浮かべられるだろう。また木の葉などを思い浮かべられた方もいるかもしれない。この答えは半分正解。確かに多くの「サル」は果実(果物)を主食としている。そして彼らは木の葉や茎、樹皮などの植物性のもものも食べている。しかし霊長類の食物はこうした植物性のもものだけではない。例えばニホンザルは、果実や木の葉以外に、昆虫、トカゲなどの爬虫類、さらには鳥の卵などの動物性の食物も日常的に食べている。実は多くの霊長類は植物も動物も食べる雑食なのである。そもそも霊長類は昆虫を主食とする食虫類(モグラやトガリネズミの仲間)から進化したと考えられており、身体の小さな霊長類のなかには昆虫を主食としているものも多い。生態ピラミッドになぞらえれば、霊長類は植物を食べる一次消費者でありかつ同時に動物も食べるより高次な消費者であると言える。

さてそれでは第二問。「皆さんは昨日何を食べただろう?」。たぶん米やパン、麺類などを食べられただろう。玉ねぎや大根、ジャガイモなどの野菜も食べられたのではないだろうか。こうした食品はいずれも植物性の食物である。さら

に牛肉や豚肉、あるいは魚を食べられた方も多いだろう。これらはご存知のように動物性の食物である。人間も他の霊長類と同じく、植物も動物も食べる雑食なのである。一方、我々人間は他の霊長類と比べてはるかに多くの動物性の食物、とくに哺乳類の「肉」を食べる。宗教上の理由がある人や菜食主義の人でないかぎり、人間はほぼ毎日のように肉を食べている。これほど頻繁に肉を食べるという性質は人間以外の霊長類には見られないものであり、我々の祖先が他の霊長類から別れて進化してきた過程で獲得した性質だと考えられている。

人間以外の霊長類でも哺乳類の肉を食べることはある。これまでの数多くの霊長類に関する研究から、原猿類から類人猿まで様々な種類の霊長類が哺乳類の肉を食べることが明らかになっている。しかし多くの霊長類は肉を日常的に食べるわけではなく、ごくたまに食べるだけである。こうした人間以外の霊長類のなかにあつて、ずば抜けて高い頻度で肉を食べるのが我々人間に最も近縁だと考えられているチンパンジーなのである。

② チンパンジーの肉の消費量

チンパンジーはアフリカの熱帯林から乾燥した疎開林やサバンナまで非常に広い環境の基に生息している。しかし、彼らの主食はいずれの環境においても果実や木の葉といった植物性のものである。一方、チンパンジーは他の霊長類と同じく雑食であり、こうした植物性の食物だけでなく昆虫などの動物性の食物を食べることも多い。チンパンジーというと彼らの道具使用行動が有名だが、そのなかでもアリやシロアリといった昆虫を細い茎や蔓などの道具を利用して食べる行動は、多くのチンパンジー調査地で観察されている。

さらにチンパンジーは、昆虫だけでなく自らの狩猟によって手に入れた哺乳類の肉も頻繁に食べている。タンザニア

のマハレ山塊国立公園やゴンベ国立公園では、平均すると数日に一回チンパンジーの狩猟を観察することができる。⁽²⁴⁾⁽²⁵⁾ また肉の消費量については、例えばゴンベのチンパンジーは、平均すると一個体当たり一年間に一〇キログラムほどの肉を食べると推定されている。⁽²⁶⁾ そしてゴンベでは、雌に比べて肉を食べることが多いオトナ雄の場合、一個体当たり一年間に五〇キログラムもの肉を食べることがあると考えられている。⁽²⁷⁾ この数字はチンパンジーの肉の消費量としては最大の推定値であるが、狩猟・肉食行動が頻繁に観察されるゴンベ以外の地域のチンパンジーも、一個体当たり一年間に平均数キログラムの肉を消費すると推定されている。仮に一日一〇〇グラムの肉を毎日食べつづけると一年間の消費量は三六・五キログラムになるから、数キログラムという数字は決して少なくないものである。ちなみにゴンベでは、チンパンジーの食物全体に占める肉の割合は三〇五パーセント程度であると考えられている。確かにチンパンジーが肉を食べる頻度や量は現代の日本人と比べて少ないが、無視できるほど少ないわけではないことがわかりただけだろう。

③ チンパンジーの狩猟対象

哺乳類の「肉」と聞いて、皆さんはどんな動物を思い浮かべられるだろう？ 現代の日本社会で野生の肉を食べる機会とはほとんどない。そこで、皆さんがまず思い浮かべられるのは家畜のウシとブタだろう。また野生の哺乳類で思いつくものがあるとすれば、イノシシやシカといったところではないだろうか。一方、現在でも自然に強く依存して生活している狩猟採集民と呼ばれる人たちは、彼らの周りに生存する様々な野生哺乳類を肉として利用している。例えばアフリカのイトウリの森に暮らすムブティの人たちは、彼らの周りに生息するほとんどのすべての哺乳類の肉を食べている。しかし現代日本でもムブティの人たちでも、哺乳類のなかで「有蹄類」(偶蹄目、奇蹄目、長鼻目などの総称)と呼ばれる、

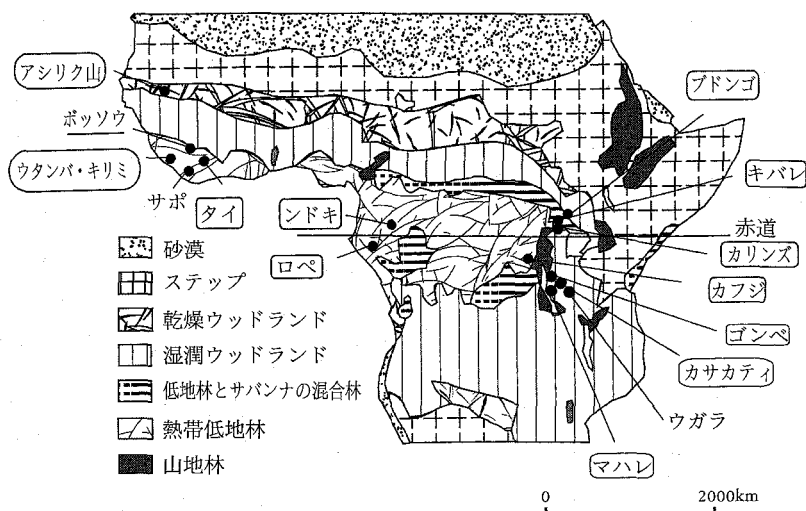


図 3-2 アフリカの植生とチンパンジーの調査地。

チンパンジーの狩猟・肉食の証拠が得られている 15 の調査地を示した。四角で囲った 12 の調査地では、霊長類がチンパンジーの狩猟対象に含まれている。下線を付けた 1 つの調査地では、チンパンジーの狩猟の証拠は得られているが霊長類は狩猟対象に含まれていない。残りの 2 つの調査地では狩猟対象が特定されていない。

蹄をもった動物を肉として最も多く利用しているという点では共通している。ウシやブタ、イノシシ、シカなどはこの有蹄類の仲間なのである。直立二足歩行の獲得によって地上をおもな生活の場所とした人類は、家畜、野生動物を問わず、地上を歩き回る有蹄類を肉として利用することが多いのである。

さてそれではチンパンジーは何の肉を食べているのだろうか？「狩猟・肉食」と聞くと我々はついウシやブタを思い浮かべてしまうが、実は彼らが最もよく食べているのは他の霊長類なのである。これまでに一五のチンパンジー調査地から、彼らの狩猟・肉食の証拠が得られている(図 3-2)。このうち狩猟対象の判明している一三の調査地のうち、一二の調査地では霊長類が狩猟対象に含まれている。様々な環境のもとで暮らすチンパンジーではあるが、その生息環境にかかわらず、彼らの主要な狩猟対象は、同じ場所に住む霊長類な

狩猟対象の調査地間比較

ゴンベ (1982-1991)	ゴンベ (1974-1981)	タイ (1984-1986)
81.6%	64.4%	77.0%
—	—	14.0
—	—	2.5
0.5 ^{a)}	1.6 ^{a)}	—
—	—	—
—	—	4.0
×	×	—
2.1	2.6	—
—	—	1.2
—	—	1.2
—	—	×
5.1	12.4	—
10.3	16.2	×
0.5	2.9	0

が、チンパンジーによる狩猟が観察されていない種。a)：アカオザルとアの狩猟が観察された（文献 166）が、この表に示した調査時期にはチンパン 66, 1981-1990 年のマハレの資料は文献 245, 1982-1991 年のゴンベの資料 15 による。

のである。

表 3-1 は、チンパンジーの狩猟・肉食行動に関する資料が豊富に集められているマハレとゴンベ、それにコートジボアールのタイ国立公園のチンパンジーの狩猟対象の内訳を示したものである。この表を見ていただければすぐにわかるように、彼らが最も肉として利用することが多いのはアカコロブスやアカオザル、あるいはキングコロブスといった霊長類なのである。確かにマハレやゴンベのチンパンジーはブルーダイカーやブツシユバック、ヤブイノシシといった有蹄類も肉として利用しているが、その割合は霊長類に比べてはるかに低い。タイのチンパンジーにいたっては、ブルーダイカーやヤブイノシシが生息するにもかかわらず、こうした哺乳類を肉として利用することはまったくない。このように狩猟・肉食に関して詳細な資料が集められてい

表 3-1 チンパンジーの

獲物の種名	調査地と調査年	
	マハレ (1991-1995)	マハレ (1981-1990)
霊長類		
アカコロボス	83.3%	53.0%
キングコロボス	—	—
オリブコロボス	—	—
アカオザル	1.4	5.2
アオザル	0.3	0.9
ダイアナザル	—	—
ミドリザル	0.3	1.7
ヒヒ ^{b)}	×	×
スーティマンガベイ	—	—
ボト	—	—
有蹄類		
ブルーダイカー	7.5	20.0
ブッシュバック	3.4	7.0
ヤブイノシシ	1.7	7.0
その他	2.0	5.2

—：当該の調査地に生息していない種，×：当該の調査地に生息しているオザルの合計値，b)：マハレでは1997年に初めてチンパンジーによるヒヒジーによる狩猟は観察されなかった。1991-1995年のマハレの資料は文献は文献216，1974-1981年のゴンベの資料は文献54，タイの資料は文献

る調査地における結果を見ると、チンパンジーの主要な狩猟対象は霊長類であることがよりはっきりとする。そしてアカコロボスやキングコロボスといった霊長類にとって、チンパンジーは猛禽類や肉食獣と同じ「天敵」と位置づけられることがおわかりになるだろう。

このなかでも興味深いのは、いずれの地域においてもアカコロボスという霊長類が最もよく食べられているということである。

④ アカコロボス

アカコロボス(写真3-1)は、西アフリカから東アフリカにかけての森林に生息する霊長類である。彼らの分布域はたいへん広く、そのため生息域によって多様な外見を示し、一五〇の亜種に分けられている。また分



写真 3-1 マハレのアカコロボスのオトナ雄。

布域が広いだけにチンパンジーと同じ場所に生息することも多い。アカコロボスは動物園での飼育が難しい霊長類とされており、残念ながら日本の動物園には一頭もない。オトナ雄の体重は八〇〜一〇キログラム、オトナ雌の体重は七〜八キログラムほどの中型の霊長類である。

彼らは、一つの群れに複数のオトナ雄、オトナ雌を含む複雑な群れをつくって暮らしている。マハレやゴンベでは一群れの個体数が三〇頭程度、タイでは八〇頭程度である。⁽¹⁶⁾ またマハレでは一群れの活動域の大きさは三〇ヘクタールほどで、隣接する群れの活動域は大きく重なりあっている。

アカコロボスは木の葉を主食として生活している。アカコロボスの属するコロボス亜科のサルたちは霊長類のなかでは変わった胃袋をもっている。普通霊長類の胃袋は我々と同じように一つの部屋できている。しかしコロボス亜科の霊長類の胃袋はいくつかにくびれており、前のほうの部屋に細菌がいる。いわば有蹄類の反芻動物と同じような胃袋をもっているのだ。

実は植物の葉には、我々のような一つの部屋からなる胃袋をもった霊長類では大量に消化することが難しいセルロースなどの物質が多く含まれている。アカコロボスをはじめとするコロボス亜科の霊長類は胃袋にいる細菌がこのセルロースなどを分解してくれるので、他の霊長類が大量に食べることができない木の葉を主食とすることができるのである。

三 アカコロブスに対するチンパンジー狩猟の影響

① 個体数増加に対する影響

次にチンパンジーによる狩猟が、アカコロブスの社会や行動にどのような影響を与えているかを見ていこう。

そもそもチンパンジーによる狩猟はアカコロブスの個体数の増減にどの程度影響を与えているのだろうか？ この問いに答えるためには二つの方向からアプローチしなければならない。一つ目はいわばアカコロブスの側からのアプローチである。すなわち、ある地域にどの程度の数のアカコロブスが生息しどの程度の割合で増えているのか、あるいは減っているのかを明らかにする必要がある。もう一つの方向はチンパンジーの側からのアプローチである。つまり、どの程度の数のアカコロブスを殺しているのか、あるいはどのような性年齢の個体を殺しているのかといったことを明らかにすることである。

まずはアカコロブスの側の資料である。図3-3は、マハレ、ゴンベとタイのアカコロブスの生息密度の推定値を示している。マハレの森林部の密度とタイの密度がほぼ等しく、一平方キロメートル当たり一〇〇頭を越えている。一方、マハレの疎開林の密度とゴンベの密度は、一平方キロメートル当たり三〇〜四〇頭でほぼ等しくなっている。アカコロブスは森林性の霊長類と考えられているが、この図からもそうした傾向を読み取ることができる。

それではアカコロブスはチンパンジーの狩猟がない場合、一年間にどの程度個体数を増やすのだろうか？ 残念ながら

アカコロブスの値と比較すると、アカコロブスの個体の増加率はニホンザル同様に三〜五パーセント程度と推定

つこの調査地で得られた一年間にチンパンジーが殺すと推定されるアカコロブスの頭数が示してある。マハレでの推計はそれではチンパンジーは一年間にどれくらいの数アカコロブスを殺しているのだろうか？表3-2に、前述した三

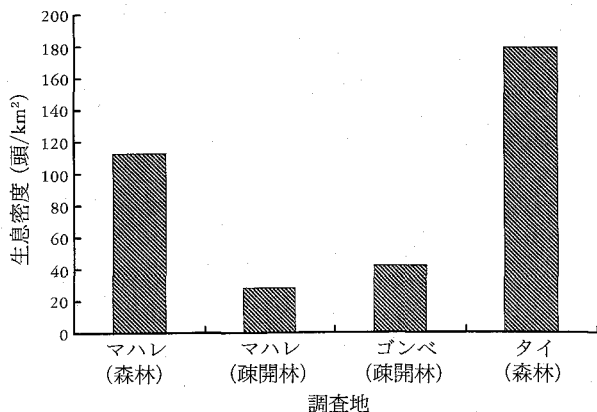


図 3-3 アカコロブスの生息密度

マハレ (文献 244) とゴンベ (文献 214), タイ (文献 176) のアカコロボスの生息密度の推定値。マハレの植生は森林と疎開林に大別できるため、それぞれの値を示した。

ころ報告されていない。そこで、個体数の増減に深く関わっていると考えられる雌の出産率やコードモの死亡率から個体数の増加率を推定してみたい。チンパンジーが生息していないセネガルのアブコでは、アカコロプスのオトナ雌の出産率は二四パーセント、一歳未満での幼児死亡率は二一パーセントと報告されている。また、ウガンダのキバレ森林では、場所によってチンパンジーの狩猟があつたりなかつたりする。このうちチンパンジーの狩猟がほとんどない地域のアカコロプスの雌の出産率は四九パーセント、幼児死亡率は三二パーセントと報告されている。一方、ニホンザルでは餌づけをやめめた自然状態に近い群れで、雌の出産率が三四パーセント、二歳までのコードモの死亡率が二八パーセントであつたとき、一年間の個体の増加率は三〇五パーセントであつた。この値を

表 3-2 チンパンジー狩猟によって殺されているアカゴロブスの割合

調査地	チンパンジー1集団によって1年間に殺されているアカゴロブスの推定値	調査対象チンパンジー集団の遊動域内に生息するアカゴロブスの推定値	1年間にチンパンジーによって殺されているアカゴロブスの割合
マハレ ¹⁾	33.6 頭	1692-2667 頭	1.3-2.0%
マハレ ²⁾	146-153	1692-2667	5.5-9.0
マハレ ³⁾	97.3	1692-2667	3.6-5.8
ゴンベ ⁴⁾	92.5-148	450-550	16.8-32.9
ゴンベ ⁵⁾	133.6	320	41.6
ゴンベ ⁶⁾	42	300-500	8-13
タイ ⁷⁾	56.4	1350	4.2
タイ ⁸⁾	56.4	4442-5002	1.1-1.3

出典：1 文献 245 と文献 244 より算出。

2 文献 66 の 1991 と 1993 年度の資料と文献 244 より算出。

3 文献 66 の 1990-1995 年度の資料と文献 244 より算出。

4 文献 213

5 文献 258

6 文献 19

7 文献 15 を利用して、文献 258 が算出。

8 文献 15 と文献 176 より算出。

一九八〇年代の資料で三〇頭あまり、一九九〇年代の資料では一〇〇頭前後となっている。またゴンベでは狩猟の多い時期で一三〇頭あまり、最も新しい資料によると一〇〇頭前後となっている。さらにタイでは一年間に五〇頭あまりのアカゴロブスがチンパンジーによって殺されていると推定されている。このように調査地や調査年代によって数値に違いは見られるが、いずれの調査地でも数十頭から一〇〇頭あまりのアカゴロブスが毎年チンパンジーによって殺されている。

さてそれではアカゴロブスの個体数の増加率とチンパンジーによる捕食率を比較してみよう(表 3-2)。マハレとタイでは、生息するアカゴロブスの一〇九パーセントがチンパンジーによって殺されていると推定される。一方、ゴンベではこの値ははるかに高く、狩猟が頻繁に行われた時期には四〇パーセントを越えている。チンパンジーの狩猟がない場合のアカゴロブスの個体数の増加率は一年間に三〇五パーセント程度と考えられるから、マハレとタイではチンパンジーによって殺される割合と個

体数の増加率がほぼ等しく、チンパンジーの狩猟によってアカコロプスの数が減るとは考えにくい。一方、ゴンベでは、個体数の増加率をはるかに上回る割合でアカコロプスが殺されている。もしこの結果を素直に信じるならば、ゴンベのアカコロプスは徐々に数を減らしていると考えねばならない。ゴンベでは一九五〇年代の終わりからチンパンジーをはじめとする霊長類の調査が継続されている。しかしこうした調査の過程で、アカコロプスの数が減っているという証拠は見つかっていない。そこでゴンベに関しては、アカコロプスの個体数の推定値、あるいはチンパンジーによって殺されているアカコロプスの数の推定値のいずれかに誤りがあると考えざるをえない。

ただしいずれの地域においても、アカコロプスは「天敵」であるチンパンジーによって個体数の増加を制限されているのは明らかである。

② 社会や行動に対する影響

動物は天敵に食べられないように様々な形でその行動や社会を進化させてきた。例えば動物が群れをつくる理由の一つは、天敵への対抗戦略であると考えられている。群れをつくることによってたくさんの個体が集まることになり、天敵をより早く発見したり天敵からの攻撃を協力して防ぐことができるかもしれない。一方、あまり群れ内の個体が多すぎると天敵によって発見されやすくなる。動物が群れをつくる理由には採食効率や採食競合という側面もあるが、こうした天敵との関係も大きな役割を果たしている。

また動物は天敵に襲われないように様々な行動を進化させてきた。例えば多くの動物は「警戒音」と呼ばれる音声をもっており、危険が迫ってきたときにはこの音声を鳴いて危険を知らせる。アフリカのサバンナに生息するミドリザル

は、彼らの天敵である猛禽類、ヒョウなどの肉食獣、そしてヘビに対してそれぞれ異なった警戒音を発することが明らかになっている。さらに多くの動物が天敵の接近に対して隠れたり反撃して防御したりと、天敵の種類に応じた反応を進化させてきた。

ここで、アカコロボスとチンパンジーの食う―食われるの関係を考える際に一つだけ特殊な条件があることを確認しておかねばならない。それはチンパンジーが霊長類の天敵としては極めて変わった性質、すなわち集団生活をしており、たいへん「うるさい」ということである。霊長類の天敵である多くの肉食獣や猛禽類は単独生活を送るか、小さな集団をつくって生活している。そして「狩り」のときには、彼らは通常静かに忍び寄り獲物の近くから突然襲いかかることが多い。そこで霊長類は天敵から身を守るために、天敵を発見することに注意を集中させる。逆に天敵が非常に近くに接近してしまったあとでは、すでに身を守るには遅すぎるが多いのである。

ところが地域によって違いは見られるものの、チンパンジーは大きな集団をつくって生活しており、狩りの際にも大きな声を上げながら獲物に近寄っていくことが多い。そこで、獲物となる可能性のある動物のほうは容易に天敵（チンパンジー）の接近を知ることができるのだ。このためアカコロボスの対捕食者戦略には他の被食者には見られない行動もある。

③ チンパンジーの接近に対するアカコロボスの反応

チンパンジーが接近してきたときにアカコロボスはどうのように対応するのだろうか。前述の三つの調査地で比較してみよう。

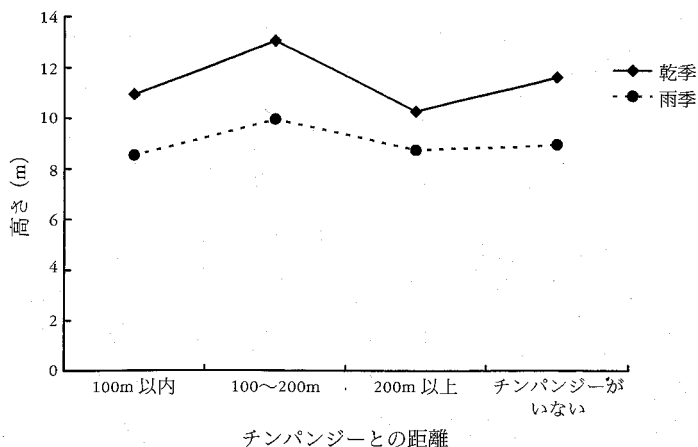


図 3-4 マハレのアカコロボスのチンパンジーとの距離に応じた高さ利用の変化。

乾季 (1995 年 8 月～10 月上旬) と雨季 (1995 年 10 月中旬～12 月) の資料。アカコロボスが利用した高さをチンパンジーとの距離に応じて示した。乾季、雨季ともチンパンジーが 200 メートル以内に近づいてくると、アカコロボスはより高いところを使うようになる。そしてさらにチンパンジーが近づきアカコロボスから 100 メートル以内になると、アカコロボスは高さ 10 メートル前後の蔓が生い茂ったところに移動する。

図 3-4 にマハレで得られたチンパンジーの接近に応じたアカコロボスの高さ利用の変化を乾季と雨季に分けて示した。マハレでは二〇〇メートル以上といった遠くでチンパンジーの声が聞こえても、アカコロボスはチンパンジーがいないうときと比べて利用する高さを変えることはない。広い遊動域をもつチンパンジーは、アカコロボスの群れから二〇〇メートル以上のところを通り過ぎるだけでアカコロボスに近づこうとしないということが普通に観察される。そこでこの段階ではアカコロボスはあまり警戒しないのだろう。しかしさらにチンパンジーが接近しアカコロボスから二〇〇メートル以内に近づいてくると、オトナ雄は高いところに登り警戒音を鳴く。図 3-4 に見られるチンパンジーとの距離が一〇〇～二〇〇メートルのときの高さ利用の変化はこれを表している。そしてチンパン

ジーが一〇〇メートル以内に近づいてくると、オトナ雄、雌、コドモともに蔓が生い茂った高さに移動し身を隠そうとする。マハレでは蔓が生い茂ったところの高さは一〇メートルほどのところで、図3-4の一〇〇メートル以内のときの値はこれに対応している。アカコロブスは一貫して乾季により高いところを使う傾向があるが、チンパンジーとの距離に応じたアカコロブスの高さ利用のパターンに季節差は認められない。

チンパンジーがさらに近づいて狩りを始めると、オトナ雄はチンパンジーの襲撃を防ごうと反撃に出る。一方、雌やコドモは反撃に出たオトナ雄の後ろに隠れたり狩りの行われている木から他の木に飛び移って、チンパンジーから逃げようとする。マハレとゴンベで見られるこのようなアカコロブスの一連の反応は「警戒・防衛戦略 (Stand and Defense Strategy)」と呼ばれている。⁽¹⁰⁾

一方、タイのアカコロブスはチンパンジーの接近に対してマハレやゴンベとは違った行動を取る。タイのアカコロブスは、チンパンジーの声が聞こえてくるとそれと反対方向に逃げようとする。そしていったんチンパンジーが狩りを始めたなら、アカコロブスのオトナ雄は反撃することなく雌やコドモとともに逃げようとするらしい。⁽¹⁰⁾

このような地域差が生じる理由の一つは、チンパンジーとアカコロブスの相対的な身体の大さきの違いにあるらしい。マハレやゴンベに生息するチンパンジーはヒガシチンパンジーと呼ばれ、ニシチンパンジーと呼ばれるタイとは亜種のレベルで区別されている。両者の平均体重には違いが見られ、ニシチンパンジーのほうが若干大きい(オトナ雄の場合、ヒガシチンパンジーが約四〇キログラムなのに対しニシチンパンジーは約四七キログラム)。一方、マハレとゴンベのアカコロブスとタイのアカコロブスも亜種の違いがあるとされている。そしてタイのアカコロブスのほうが身体が小さい(オトナ雄の場合、マハレとゴンベの亜種が一〇・五キログラムなのに対しタイの亜種は八・三キログラム)。そこでチンパンジーとアカコロブスの体格差を見ると、タイのほうがマハレやゴンベより大きくなっている。このようにタイでは両者の体格差

が大きいので、たとえアカコロプスのオトナ雄が反撃に出たとしてもチンパンジーを追ひ払うことは難しいのだろう。一方、マハレやゴンベでは両者の体格差が相対的に小さく、その結果アカコロプスのオトナ雄の反撃が有効な戦略の一つになっていると考えられている。実際この両地域ではアカコロプスの反撃に遭ってチンパンジーが狩りを諦めたことが何度も観察されており、時にはこうした反撃によってチンパンジーが怪我を負うこともある。

またマハレ、ゴンベとタイの植生の違いが、両地域でのアカコロプスの行動の違いとなつて表れている。マハレやゴンベには疎開林と呼ばれる樹冠が閉じていない森林が広がっているのに対し、タイでは熱帯降雨林と呼ばれる樹冠の閉じた森林が広がっている。森林の樹冠部を利用することが多いアカコロプスは、チンパンジーに襲われると樹冠を移動して逃げるが多い。タイでは樹冠が連続しているため、アカコロプスは容易に樹冠を伝つて逃げる事が可能である。一方、マハレやゴンベでは樹冠が不連続なため樹冠を伝つて逃げる事が難しく、アカコロプスは高い木のとつぺんに取り残されてしまうこともある。そこでマハレやゴンベのアカコロプスでは、オトナ雄が反撃に出て雌やコドモを守っている可能性もある。

④ 集団の大きさ

チンパンジー狩猟はアカコロプスの群れ内の個体数に影響をおよぼすことも知られている。ゴンベでは、チンパンジー狩猟が頻繁に起こる場所のアカコロプス一群れの個体数が平均一九頭であったのに対し、チンパンジーの遊動域の周辺部であり狩猟が起らない場所の群れでは個体数の平均は三二頭であった⁽²³⁾。

このような違いが生じる理由の一つは、群れの大きさによって未成熟個体の割合が異なることが挙げられる。ゴンベ

のチンパンジーはアカコロブスの狩猟に際して、アカンボウやコドモといった未成熟個体を好むことが報告されている。そこでゴンベで見られた群れの大きさの変異は、アカコロブスがチンパンジーによる狩猟への対抗戦略として採用しているというよりも、チンパンジーがアカコロブスの未成熟個体を好むという結果によるものと考えられる。実際、個体数が大きな群れと小さな群れを比較すると未成熟個体の割合が大きく違っている。個体数が大きな群れでは未成熟個体の割合が四〇パーセントを越えるのに対して、個体数が小さな群れではその割合は二〇パーセント弱と、個体数が大きな群れの半分以下になっている。⁽²⁾チンパンジーがアカコロブスの未成熟個体を狩猟対象として好むので頻繁に狩猟される群れの未成熟個体が減り、結果として群れ内の個体数も少なくなっていると考えられている。

動物の群れの大きさは、個体の採食効率や個体間の採食をめぐる競争と対捕食者戦略のバランスによって進化的には決まっている。しかしゴンベのアカコロブスの場合、こうした進化的要因よりも、チンパンジーがアカコロブスの未成熟個体を好むという至近的な要因によってアカコロブスの群れ内の個体数が決定されていると考えられる。

⑤ 混群の形成

アフリカの森林では一つの場所に数種類の霊長類が生息していることは珍しくない。そして、なかには異なった種類の霊長類が集まってあたかも一つの群れであるかのように遊動することもある。こうした現象は「混群」と呼ばれている。なぜ混群をつくるのかという問いには大きく二つの理由が考えられている。一つ目は「採食効率仮説」とでも呼べるもので、混群をつくることによって採食の効率を上げているというものである。二つ目は「対捕食者仮説」と言われるもので、天敵から身を守るために混群をつくっているというものである。すなわち、違った種類の動物と混群をつく

ることによって天敵を警戒する「目」を増やしたり、他種の警戒音を利用して自分たちの身を守ったりしていると考えられている。実はアカコロブスも、チンパンジーという天敵から身を守るために混群をつくっているという証拠がタイでの研究から得られている⁽¹⁶⁾。

タイには、チンパンジーとアカコロブス以外にダイアナザル、キャンベルグエノン、オオハナジログエノン、ショウハナジログエノン、キングコロブス、オリーブコロブス、スーティマンガベイといった多彩な昼行性霊長類の生息が知られている。そして、アカコロブスはこのうちのダイアナザルとほとんどつねにいつしよに行動し混群をつくっているのである。

ではなぜアカコロブスはダイアナザルと混群をつくるのだろうか？ その答えは、ダイアナザルが地上から忍び寄ってくる天敵を早期に見出す能力に長けているからだと考えられている。チンパンジーが近づいてきたり実験的にチンパンジーの声を聞かせたりすると、アカコロブスの群れはチンパンジー（およびその声）とは反対の方向に移動することが多い。一方、近くにダイアナザルの群れがいる場合には、たとえチンパンジーに近づくことになってもダイアナザルに近づいて混群を形成することが多い。このようにアカコロブスはダイアナザルが近くにいない場合はチンパンジーから逃げるといふ戦略を取り、近くにいる場合には混群をつくるという戦略を取っているようなのだ。タイのアカコロブスはダイアナザルの天敵発見能力の高さをうまく利用しているらしい。

一方、マハレの研究対象であるチンパンジーM集団の遊動域内には、チンパンジーとアカコロブス以外にアカオザル、アオザル、ミドリザル、キイロヒヒなどの昼行性霊長類が生息している。このうちアカオザルは、アカコロブスと同じくらいの高い密度で生息している⁽¹⁷⁾。実際アカコロブスを観察していると、しばしばアカオザルといっしょのところを見かける。そこでタイと同じように、マハレのアカコロブスはチンパンジー狩猟から身を守るためにアカオザルと混群を

表3-3 マハレのアカコロプスとアカオザルの混群形成に関わる観察値と期待値の比較

季節		出会う割合 (回/12時間)	継続時間 (分)	混群率 (%)
1995年8～10月上旬 (乾季)	期待値	0.65	166	14.9
	観察値	1.27	57	15.8
1995年10月中旬～12月 (雨季)	期待値	0.63	169	14.9
	観察値	1.35	66	19.6
1998年1月～3月	期待値	0.60	177	14.9
	観察値	1.18	71	16.4

マハレでは、季節を乾季(6月～10月上旬)と雨季(10月中旬～5月)に大別できる。また、チンパンジー狩猟には季節性が見られ、狩猟がよく行われる時期(5月～1月)とあまり行われない時期(2月～4月)に分けられる。こうした知見に基づいて調査期間を三つに分けた。期待値は、アカコロプスとアカオザルの生息密度、移動速度、群れの広がりから算出した。期待値と観察値がほぼ等しい場合、両者は「偶然」出会っていると考えられ、観察値が期待値を大きく上回る場合、両者は積極的に混群を作っていると考えられる。

つくっている可能性が考えられる。しかし分析の結果、マハレのアカコロプスはそのためにアカオザルと混群をつくっている、という結論は得られなかった。

そもそも「混群」とはただいっしょにいればよいというものではない。例えば二種の動物の食べ物が似通っているような場合、採食場所でたまたまこの二種が出会うようなことはしばしば観察されるかもしれない。しかし、こうした偶然の出会いだけでは混群とはみなされないのである。何か積極的な理由があつて二種の動物が混群をつくっているという結論を導くためには、まず混群をつくっている可能性のある動物の生息密度や移動速度、群れの広がりといった値を調べ、偶然にこの二種が出会っているのではないということを証明せねばならない。タイではこうした値を調査して検討したところ、アカコロプスとダイアナザルは偶然出会う確率よりもはるかに高い割合でいっしょにすることが明らかになった。だからこそ、前述したようにアカコロプスはチンパンジーから身を守るためにダイアナザルと混群をつくっていると結論づけられたのだ。

ところがマハレでは、アカコロプスとアカオザルの生息密度や移動速度、群れの広がり調べ検討したところ、残念ながらこの二種は偶

然出会う確率以上に会っているとは言えなかった(表3-3)。すなわち、この二種がいつしよにいるところはしばしば観察されるのだが、これはこの二種の生息密度が高かったり群れの広がりが大きかったりするために「偶然」いつしよにすることが多く、何か積極的な理由があつてこの二種がいつしよにいるわけではなかったのだ。

また、もしアカコロボスがチンパンジー狩猟から身を守るためにアカオザルといつしよにしているのであれば、チンパンジー狩猟がよく起こる季節とほとんど起こらない季節でアカオザルといつしよにいる割合が変化するのはと調べてみたが、こうした季節による変化も見られなかった。さらに、チンパンジーの声が聞こえる「チンパンジー狩猟の起こりそうな場面」とチンパンジーの声がまったく聞こえない「狩猟が起こりそうにない場面」で、この二種がいつしよにいる割合を比べてみたが、やはり違いは認められなかった。こうしたことから、マハレのアカコロボスはタイのアカコロボスとは違って、チンパンジー狩猟から身を守るために他の霊長類と混群をつくることはなさそうだ。

ではどうしてマハレとタイでこのような違いが生じるのだろうか？ 一つはマハレとタイでアカコロボスの対チンパンジー戦略が異なることが上げられる。前述したように、マハレとタイではチンパンジーが接近し狩猟する際のアカコロボスの対応に大きな違いが認められる。とくにマハレのアカコロボスはチンパンジーが近づいてくると蔓の茂ったところに隠れようとする。この際、混群をつくって個体数が多くなるとチンパンジーから発見される確率も高くなってしまうだろう。

またアカコロボスの混群相手の候補となる霊長類が両地域で違うこともその理由の一つだろう。タイでアカコロボスの混群相手となっているダイアナザルは、前述したように、天敵の接近を早期に発見する能力に長けていると考えられている。一方、マハレのアカコロボスの混群相手の候補であるアカオザルは、チンパンジーが近づいてくると声を発せずには逃げってしまう傾向があり、アカコロボスにとって混群をつくる利点がないと思われる。またマハレでは、アカオザ

ル以外の混群相手の候補として、アカコロブスと同じ樹上生活を送るアオザルが考えられる。しかしマハレのアオザルの生息密度はたいへん低く、それゆえ混群相手としてはふさわしくないであろう。こうした理由からマハレのアカコロブスは、チンパンジー狩猟から身を守るために積極的に混群をつくることはないと考えられる。

さらにチンパンジーの狩猟方法に違いが見られることも、両地域の違いを生じさせた一因である。タイでは、チンパンジーは声を上げずに静かに獲物に近づいて狩猟することが多い。こうした条件下では、ダイアナザルのように早期に天敵の接近を発見してくれる能力をもつ動物と混群をつくることは対捕食者戦略としては有効なものだろう。一方、マハレでは、狩猟の際チンパンジーが静かに接近してくることはほとんどなく大きな声を上げながら近づいてくることが多い。このような場合チンパンジーの接近はアカコロブスにも容易に確認することができ、さっさと逃げ出してしまいうアカオザルと混群をつくることにさほど利点があるとは考えられない。

四 最後に

ここまで見てきたように、アカコロブスとチンパンジーとともに霊長類の間の食う—食われるの関係は、被食者であるアカコロブスの行動や社会、生態に大きな影響をおよぼしていた。一方、チンパンジーの側もアカコロブスの対チンパンジー戦略の変異に応じて狩猟のやり方を変えている。

生物の間に見られる食う—食われるの関係は、ときに「軍拡競争」と呼ばれることもある。被食者が天敵に食べられないように新たな戦略（行動）を進化させると、天敵はそれに対抗するような新たな戦略を進化させる。すると被食者は

さらにそれに対抗するための新たな戦略を進化させる。すると天敵はまた……という次第である。アカコロボスとチンパンジーにおける食う―食われるの関係も、こうした軍拡競争によって両者の行動や社会、生態の進化に大きな影響を与えてきたのだろう。マハレ、ゴンベとタイとの間に見られた様々な違いはそれぞれの地域の環境条件の違いとともに、それぞれの地域のアカコロボスとチンパンジーがこの軍拡競争によって獲得してきた性質の違いと考えられるだろう。

またチンパンジーに見られる狩猟・肉食行動は、人類進化という観点から面白いへん興味深い現象である。確かに多くの霊長類の仲間も肉食することはある。しかし、霊長類のなかで最も頻繁に哺乳類の肉を食べているのは我々人間である。我々の祖先は他の霊長類と袂を分かつてから頻繁に肉を食べるようになったと考えられている。そこでかつては狩猟・肉食行動が直立二足歩行の獲得の直立二足歩行の獲得の一因と考えられていた。その後様々な証拠が見つかり、狩猟・肉食行動が直立二足歩行の獲得そのものに果たした役割については見直されるようになってきたが、それでもなおこの行動が人類進化を理解するための重要な鍵を握っているのは疑いようがない。

なぜ我々の祖先は肉を頻繁に食べるようになったのか？ 我々の祖先はどのような動物の肉をどのような手段で手に入れていたのか？ 我々に最も近縁なチンパンジーの狩猟・肉食行動の研究は、こうした問いに対して様々な示唆を与えてくれる。その際、チンパンジーの主要な狩猟対象であるアカコロボスの対捕食者戦略、あるいはアカコロボスとチンパンジーの間に見られる食う―食われるの関係についての理解は、アカコロボスの生態・社会を解明するだけでなくチンパンジーの狩猟・肉食行動をよりよく理解し、ひいては人類進化の道筋を明らかにするために大きな役割を果たしてくれると考えられる。