第16章 子殺し行動における自他のアカンボウの識別

森　明雄

ゲラダヒヒは子殺しをしないと考えられてきたが、新しく発見された分布地域で子殺しが見られた。子殺し遺伝子は隠れて存在するものだろうか。今、子殺し遺伝子に対する強い疑問が提出されている。子殺しとはアカンボウを意図して殺すことなのだろうか？

私たちは、一九八九年、エチオピア南部高原でゲラダヒヒの新しい生息地を発見した。[148] このゲラダヒヒ地域個体群は、それまで研究されてきた北部高原のゲラダヒヒとはかなり違った行動的特徴を示した。北部高原ではゲラダヒヒが子殺しするケースはまったく見られなかったが、私たちは南部高原でゲラダヒヒによる子殺しを見つけた。南部高原で発見された子殺しは、ゲラダヒヒという種にとっては例外的な現象と考えられるのかどうかという問題がある。一九九〇年代に入って、子殺し行動は社会構造を進化させる要因として重要な役割を果たすという考えが生れた。[240][241] 私たちの発見した南部高原の子殺し行動[149]が、そのような考え方の変化のなかで意味をもってくるようになった。その点をこの論考のなかで検討してみたい。

社会進化の動因としての子殺し論の出発点となったヴァンシャイックとダンバー[247]の考え方を見てみよう。彼らは、テナガザルのペア社会を進化させたいくつかの可能な要因のうちどれが当てはまるのか検討し、主要な要因として子殺し行動を導入した。社会生物学の立場に立つ彼らにとって、雌雄のペアが基本になっている社会型は奇妙に見えるらしい。雄はなるべく多くの雌を妊娠させるほうがよいから、特定の一頭の雌と結びつく理由がない。雌の側からいえば、雄が食物資源を守るのに役だたないならば、雄と結びつく意味がない。つまり、特定の雄と雌の間の絆といったものは社会成立の出発点にはならないのである。そこで、彼らはペア社会の利得を検討した。テナガザルの雄が自分の行動域内をうろつき回り、発情雌と出会ったとき交尾すると仮定すると、数頭の雌と交尾できる計算になるという。したがって、雄が、特定の雌と一対一の関係を結ぶのは、現在の雌雄の分布条件では、雄にとって不利と考えられた。テナガザルのペアはテリトリーを他種に対して防衛せず、資源防衛に雄が役割を果たしているとしても、それは重要でない。さらに、雌雄を結びつけける要因として、捕食者に対する防衛が考えられるが、樹上性で大型のテナガザルが恐れる捕食者はほとんどいない。このようにペア社会を成立させる有力な三つの要因を否定した後、否定できない要因として、子殺し行

動が挙げられた。つまり、ペア社会は、よそからやってくる雄によってアカンボウが殺されるのを避けるために進化したと考えた。雌雄が協調してテリトリーを構え、仲良くテリトリー・ソングのデュエットを聞かせるのは、未知の雄が侵入して、子殺しするのを防ぐためである。しかし、この考えは、実際にはテナガザルでは子殺しが見られないことを考えると、奇妙に思える。

霊長類における子殺しは[220][221][222]杉山によってハヌマンラングールで発見された。ハヌマンラングールは雄一頭と雌数頭からなる単雄群をつくることが多い。単雄群の場合はその群にいる雄を、アルファ雄と呼ばず、リーダー雄と呼ぶ習慣があるので、以後この呼び方を採用する。ハヌマンラングールの子殺しを説明する前提として、授乳中の雌は妊娠しないことが知られている。リーダー交代をした後、新リーダーは前リーダーが残したと考えられるアカンボウを殺す。熱帯では明確な交尾期がないから、アカンボウを殺された雌は、殺されなかった場合より早く発情するようになる。結果として、子殺ししたリーダー雄は早く子供を残せるようになる。したがって、子殺し遺伝子は拡大すると考えた。フルディ[68]は、「雄が自分の子供でないコドモを殺し」、「その子殺し雄の繁殖の機会を増すような場合、とくに、母親の排卵の時期を早めるような場合」、子殺しは雄にとって適応的な戦略となりうるとした。このように、一方の性（雄）の個体どうしの競合で、他方の性（雌）の繁殖に対する投資（子供）を破壊することを、フルディは、子殺しの性選択説と呼んだ。子殺しがよく見られるのはラングール、ホエザル、チンパンジーであるが、霊長類全体で高い頻度で見られるわけではない。しかし、ヴァンシャイックとダンバー[247]に続いて、現実には頻度の非常に低い子殺しを、霊長類の社会進化の要因として論ずる研究が多くなってきた。このような傾向は妥当なのだろうか。

テナガザルに関する上記の論文が出る六年前、その共著者であるダンバー[39]は、それまで野生のゲラダヒヒでは子殺しが見られていないことから、ゲラダヒヒでは子殺しは起きないという考えを述べた。ゲラダヒヒは、雄一頭と数頭の雌

から成り立つ単雄のユニットを基本ベースにして成り立っているが、彼らはリーダー交代に伴う子殺しを防ぐため二つの戦略をもっているという。(一)ゲラダヒヒでは、ユニットのリーダー雄の交代後雌はすぐ胎児を流産し、すみやかに発情する。[51]これは、雌が出産してからアカンボウを殺されるコストを削減する雌の対抗戦略である。(二)ユニットを乗っ取られた後、前リーダーがセカンド雄として、同じユニットにとどまる。セカンド雄は雌と交尾はできないが、子どもを世話することはでき、子殺しを防ぐのに役立つと考えられるからである。つまり、このときダンバーは、ゲラダヒヒでは、現在子殺しがないのは、これらの対抗戦略が進化したからで、実際に起きないのだと強調した。

北部高原のゲラダヒヒで見られなかった子殺し行動が私たちの観察した南部高原で見られたのは、北部では隠れていたものが、南部では発現したと考えられる。生息条件が違えば、社会構造にも変化があり、子殺し行動がゲラダヒヒ社会で現れることを示したことになる。つまり、子殺し行動は、隠れて潜在しうるものであるという考えに与する結果となっている。ゲラダヒヒ社会はその基底に子殺し行動をもつダイナミックなものであるということになる。このように考えると、(一)今回の子殺しはどのような形で出現したか、(二)子殺しの起きた南部高原のゲラダヒヒの社会生態は、北部高原のものとはどのような異なった特徴があるのか、(三)子殺しはゲラダヒヒ社会の進化にどのような影響を与えているのか、広く検討する必要がある。

一　新しいゲラダヒヒの分布地の発見

一九八〇年代、私はカメルーンの熱帯雨林でサル類の調査を行っていた。森のなかでの直接観察は難しく、落果や食

痕に頼った間接的な証拠から研究せざるをえなかった。次はぜひ、開けた土地で観察をしたいと思っていた。そのような対象として、エチオピアでのアヌビスヒヒとマントヒヒの間の雑種ヒヒの調査をしたいと考えた。

エチオピアは、私たちの目からみれば、非常に変わった地形をしている。国土が高地と低地に二分され、その境界は高さ約二〇〇〇メートルのベルト状の崖によって、仕切られている。この崖の上部は全面にわたって耕作地であり、穀倉地帯である。崖の下側では牧畜を主体にした生業が営まれている。この広大な崖のベルトが動物たちの住処となっている。私たちは雑種ヒヒを求めて、エチオピア南部を流れるワビシェベリ河の両岸、高地の台地の端、河を見下ろす崖際を広く歩いた。アジスアベバ大学のグルジャ・ベライ君と二人で旅行した。半島のように突き出た台地の崖で、奇妙なサルに出会った。妙に黄色い毛色のサルである。「ゲラダヒヒじゃないか」とグルジャ君にいうと、彼は「わからない」と答えた。色はゴールデン、枯れた麦わら色で、北部ショワ州のゲラダヒヒのチョコレート・ブラックの毛色とは、はなはだ違うが、姿はゲラダヒヒである。彼はエチオピア最高の教育機関で生物学を勉強してきたから、そこにはゲラダヒヒはいないことをよく知っていた。広域調査が終わって、国の野生生物管理機構に報告に行ったところ、そんなはずはない、大発見であるということだった。

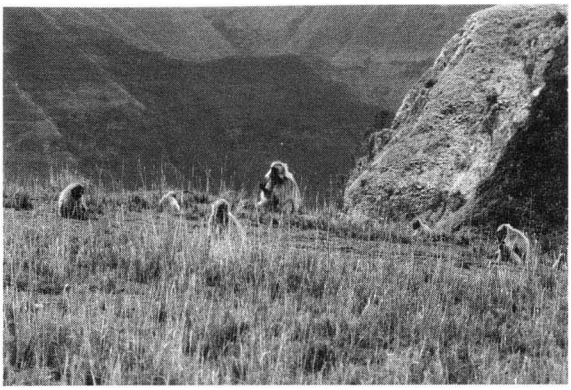

写真 16-1　エチオピア南部高原のゲラダヒヒ.

それまで生息の知られていた北部高原では、ゲラダヒヒは三〇〇〇〜四〇〇〇メートルのエチオピア高地に適応しており、南部高原との間はアフ

リカ大地溝帯の低地で区分されている。だから、高地に適応したゲラダヒヒの北部集団が南部高原に移動するはずはないのである。もし、いるとすれば、地溝帯が分かれる前に移動したか、ゲラダヒヒが、かつて低地にも棲めた時代に移動したことになる。あるいは、かつて地球の気候の変動で、低地も現在の高地と同じ程度に気温が低く、植生も似ていた時代があって、そのとき移動したのかもしれない。

新しく発見されたゲラダヒヒの地域個体群はゲラダヒヒの社会生態の変異の幅と、その適応を調べるうえで貴重な個体群である。

二　観察された子殺しのケース

調査は、宮崎大学の岩本俊孝、私たちの研究所の同僚庄武孝義、それにベライの共同研究で進行した。観察した子殺しは、リーダー雄がヒョウから受けた怪我で弱ったところから始まった。南部高原のゲラダヒヒでは、雄たちがヒョウに対して集団で、ある種のモッビングをする。[105] なき声から判断して、夜中にゲラダヒヒがヒョウに襲われた。翌朝、リーダー雄が上唇に五〜六センチメートル縦に切り裂かれる大きな傷を負っていた。その後、口切れオスと名づけたこのリーダー雄は元気を失った。それから二、三日後、リーダー雄と若いオトナ雄の順位が逆転した。さらに一週間経った一月二三日、問題のユニットは、新しくリーダーとなった若い雄、口切れオスの他に、新たに二頭のオトナ雄が加わった。一頭の外来雄は大柄でマントもよく発達しており、もう一頭の雄は若いオトナ雄だった。

外来雄が侵入して九日経った二月一日、子殺しが起きたのである。その日、昼頃（一二時四五分）、観察点のすぐ東側の

崖際の平原に問題の口切れユニットが上がって来た。崖際でユニットはグルーミングをして休んでいた。口切れユニットの二頭の雄がそれぞれ雌からグルーミングされていた。口切れオスは相手がなく、五メートル横でセルフ・グルーミングしている。そこへアカンボウを抱いた雌が近づき、口切れオスを四、五分グルーミングした。雌はグルーミングをやめると、口切れオスから三メートル移動して座る。雌の反対側の横二メートルには外来年上オスが、誰にも相手にされずに座っていた。二分ほどして、アカンボウを抱いた雌は一段と高い平原の奥のほうへ採食に上がった。すると、横の外来年上オスがすうっとアカンボウを抱いた雌の後ろ二メートルを追随して行き、観察場所からは見えなくなった。他の個体はまだグルーミングをしていて動かない。一分ほどして、他の個体も、先にアカンボウを抱いた雌が行ったのと同じ方向に消えて行く。それから二、三分後、彼らが消えた方向の平原から雄の間の激しい喧嘩の声が聞こえ、雄たちが崖際まで喧嘩をしながら走って来た。口切れオスが、相手の雄に口がぶつかるようにいどみかかり、むしろ攻勢。口切れオスは、ここしばらくの状態からは予想ができないくらい活発だった。喧嘩が終わると口切れオスは、草原からいっしょに崖近くにやって来ていた雌のほうにさっと近づいて座る。四、五分して、雌が平原から崖際に歩きはじめた。両手でアカンボウの肩の辺りを抱いて中腰の二足でよちよちと歩く。アカンボウは、だらっと手足をのばして、棒のように長くなっており、死んだと考えられた。アカンボウの死は突然だった。死児を抱いた雌は崖際に座り、口切れオスもその横二

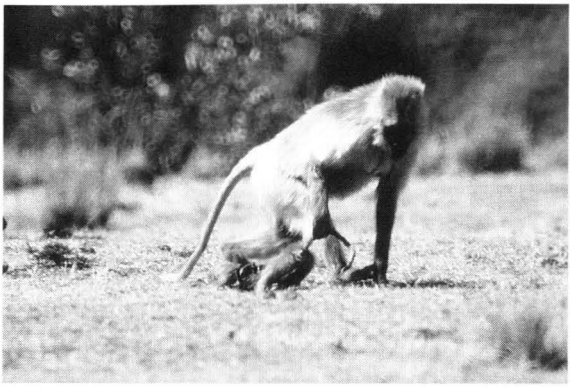

写真 16-2　子殺しの犠牲者.

メートルに座る。しばらくして外来年上オスが雌の横二メートル、口切れオスとは反対側に座る。雌はこの雄に尻をむけ、腹を地面につける伏せのような姿勢。この姿勢は腹の下にアカンボウをかばうものと推測された。これらのことから、子殺しをしたのは、この外来年上オスと考えられた。さらに観察を続けると、アカンボウの片側（腹側）が出血により赤茶色になっており、犬歯によるものと思える丸い穴が一箇所、その横に短い線条の跡（二センチメートルほど）が黒っぽく見えた。傷は、犬歯を使って一咬みした跡と推察された。

子殺しの翌日と翌翌日の観察から、新リーダーと外来年上オスの順位は拮抗し、緊張関係にあった。子殺しをしたと推測される外来年上オスは死児の母親に強い関心を示し、彼女のそばを離れず、数度交尾し、ハーディングしようとした。口切れオスもそこにとどまり、死児の母親を守ろうとした。結局子殺し雄はそれから観察の最後（二〇日後）までリーダー雄にはならなかった。

三　その他の子殺し

私たちは野生のゲラダヒヒで、最初の子殺し行動を観察したわけだがベライが翌九六年二月一二日に、同じく南部高原の集団、私たちの観察場所から五キロメートルほど離れた地点で、また子殺しを観察した。彼から知らせを受けて、私もかけつけ、母親がアカンボウの死体を持ち運ぶのを翌日観察した。また、九六年一月一三日には、同じ口切れユニットで、二度目の子殺しと強く疑われるケースを観察した。これらのことから、南部集団では、比較的高い頻度で、子殺しが生じるといえるようだった。

四　リーダー交代に伴う流産

北部高原では、リーダー交代に伴い、妊娠していた雌が流産している。[151] 雌の側から言えば、胎児を出産まで育ててから子殺しされるコストを下げているし、流産すれば雌の性的受容が早まることになり、雄が子殺しをする必要がなくなる。つまり、流産という雌の対抗戦略でゲラダヒヒでは子殺しの必要性が少なくなるとダンバーは考えた。[39] 私たちの観察した南部高原でも、流産が起きたと考えられるケースがあった。私たちが調査地を一一日間留守にしている間に、シッポ切れと呼んでいるユニットでリーダー交代があった。リーダー交代の起きたそのユニットを再び観察しはじめて四日目、そのユニットの雌の一頭が黒い紐の束のようなものをもっていた。死児の手足が黒い紐の束のように見えたのだった。それは黒い毛で覆われ、まだ柔らかな状態だった。つまり、死亡して間もないものと考えられた。アカンボウにしては細く未熟だった。流産したと考えられた。雌はこれを手でもって運ぶだけでなく、口にくわえても歩く。しかし、翌日には、雌はもう流産した子をもっていなかった。

リーダー交代に伴う流産は子殺しを防ぐというダンバーの予測とは異なり、子殺しもあり流産もあるケースが生じたのである。

五　両集団の社会構造の違い

ゲラダヒヒでは、子殺しの見られない集団と子殺しのある集団がある。この二つの集団は何が違っているのか。それは、生息環境が異なり、それに伴い社会構造も異なっている。それが子殺しが生じるか、否かの違いとなっているのではないか、検討してみる。

ゲラダヒヒ社会は、雄一頭と数頭の雌を含む繁殖集団、ユニットを基本としており、さらに、行動域が重なるいくつかの単雄のユニットが集まり、比較的安定したメンバーシップをもつバンドを形成する。南部の新しい地域個体群は、これまで知られているエチオピア北部の集団と比べて、生息地の高度が低く、より乾燥した環境に生息している。南部集団では個体の生息密度が低く、バンドのサイズが小さく、オトナの雌に対するコドモの比率が低い。[150] 大沢ら[183]の基準によれば、新しい地域個体群は、これまで知られているゲラダヒヒの地域個体群のなかでは一番厳しい環境に生息していることになる。これは、標高が低く、乾季の影響をより強く受けるためと考えられる。

この地域個体群では、これまでの北部高原での調査結果と異なり、ユニットが小さく、そのメンバー構成が不安定であるとことが示唆された。[150] つまり、前年の観察から一年経て、雌を含めてユニット構成がかなり変わっていた。一方、多数の雄を含むユニットが数カ月にわたって構成を変えず継続した。このユニットは、オトナの雌が三頭しかいないのに、内部にサブユニット「オトナ雄一頭＋オトナ雌二頭＋二歳のコドモ二頭」を含んでいて、次年度の調査期間には分割されていた。つまり、この地域では、ユニット内に複数の雄が入り込み、その後、ユニットが雄によって分割される

傾向があることが示唆された。このように、他の雄がユニットに入りやすいことが、この地域のユニット構成が変動しやすいという現象を引き起こしているものと考えられた。雄がユニットに加入し、小さなユニットができるという現象は、二つの要因から説明できる。(一)この地域では平原だけでなく崖斜面がおもな遊動採食域とされ、各ユニットが独立して行動する傾向をもつので、リーダー雄によるユニットの防衛が比較的困難であった。(二)捕食者であるヒョウに対する防衛のために、複数の雄がユニット内に入り込みやすいと推測された。この二つの要因のうち、前者はとくに重要であると考える。実際、ユニットの独立性が高いことは、ユニットの集まりであるバンドのサイズが北部集団と比べて小さく、ユニット間の共存率が著しく低いことに現れている。また、北部集団では前リーダーと思える比較的老齢のセカンド雄がユニットのなかにいる頻度が高かったが、南部集団では少なかった。これは、南部集団ではユニットが不安定であることと関わっていると思える。

六　バンドの役割

平原で複数のユニットが集まっているとき、単独雄がやってきた場合や、若いオトナ雄一頭とサブアダルト二頭の三頭だけの雄グループがやって来た場合、それに対して各ユニットのリーダー雄が集まって、執拗な攻撃を繰り返した。こうした雌をもたない雄たちを攻撃するのは時折観察された。だから、ユニットの集まりは、捕食者に対する防衛の役割も果たすが、単独雄の侵入を防ぐ効果もある。ユニットの独立性の強い南部高原では、斜面ではユニットがかなり分散していることが多く、リーダー雄があまり集まらず、共同防衛の傾向が弱いのである。南部高原では外来の雄の侵入

を受けやすく、外来の雄が子殺しをするとすれば、それだけ子殺しのチャンスは増えていると考えられる。

七　生息環境の違い

岩本俊孝の広域調査によると、南部高原のゲラダヒヒの生息している地域は高地平原の直下ではなく、比較的なだらかな崖斜面の少し下のほうに切り立った崖のある地域に限定されている。これは、現地の人々の発言とよく一致する。同所的に生息するマントヒヒは平原上に出て来て農作物を荒らすが、ゲラダヒヒは平原にはこず、農作物を荒らさないよいヒヒだと農民はいう。

ゲラダヒヒは草を主食にしている、あるいは草だけを食べると言われていた。南部高原では、そのゲラダヒヒの生息している高原そのものが二三〇〇メートル程度で、崖斜面はその下側にある。この高度の現在の植生は耕作地と草原であるが、原植生は森林であった可能性が高い。というのは、墓地のように保護され、伐採が禁じられている場所では、立派な森林が残っているからである。北部高原の生息地は三五〇〇メートルを越え、このような高度ではジャイアント・ロベリアが生え、高地草原化している。ゲラダヒヒはこのような環境で草を専門に食べている。南部高原で三五〇〇メートルを越える高地はチェラロ山に小規模にあり、さらに南方ワビシェベリ河の反対側のバレ地方にもあるが、いずれの場所にもゲラダヒヒは生息していない。それらの場所は草原が小規模であり、さらに三五〇〇メートルを越える高地には広範囲にわたる崖地はないからである。南部高原のゲラダヒヒも現在のおもな食物は禾本科の草である。その点は北部高原のものと変わりない。したがって、ゲラダヒヒは草食に適応したあとで、二つの地域に分かれたことになる。南

部高原のゲラダヒヒの食物となる草地は、人間が木を切り倒す以前は、崖斜面にしかなかったのではないかと考えられる。だから、南部高原では岩本の見た避難場所としての垂直な崖の分布が、ゲラダヒヒの分布を決めていることになるという観察に加えて、採食場所も崖地にしかなかったと考えられるのである。つまり、北部高原のゲラダヒヒは高地平原の草原に適応していたのに対して、南部高原のゲラダヒヒは避難場所だけでなく採食場も含めて、崖斜面に適応してきたのである。ベライら[13]は、血液蛋白の変異性の分析から両集団が分かれたのは三五万年前と推定しているから、両集団は長い期間をかけて高地草原と崖斜面という異なった環境に適応してきたと考えられる。だから、南部高原では、北部高原とは異なった社会構造をもつようになったし、子殺し行動も違って来たことはありうる。

八　子殺し遺伝子

フルディによる子殺しの性選択説[68]には強い疑問が出されている。バートレットら[11]は、これまで見られた霊長類各種における子殺しのケースをレビューしている。彼らは、研究者が実際に子殺しの現場を観察した例のみを分析対象とし、子殺しをした雄が、殺された雌に子供を産ませたと考えうるケースを検討している。つまり、子供を殺された母親がその後妊娠したときに、子殺しをした雄がその群れにとどまっていたかどうかという検討をしたのである。子殺し全体の数に対して、子殺し雄がその後父親になった可能性は驚くほど低い。観察された子殺し四八例のうち、子殺し雄が父親になった可能性があるのは八例だけであった。そのうち二例は自分の子どもを殺した可能性が高く、性選択説に従って子どもを残した可能性のあるのは四八例中六例だけということになった。このことから、子殺し雄が自分の遺伝子を残

す確率は低い。つまり、「子殺し遺伝子」が定着する可能性が低く、子殺し遺伝子というものはないのではないかと考えている。そして、子殺しの起きた状況を検討してみると、雄の一般的攻撃性の高まりと対応しており、とくに雌に対する攻撃に伴って生じることが多いとしている。彼らの主張では、子殺しはラングールとホエザル、それにチンパンジーで高い頻度で見られるが、他の種では非常にまれな出来事であるということである。

九　ヒヒの仲間における子殺し

これまでに報告されたヒヒ類における子殺し例は、飼育下のマントヒヒを除いて頻度は低く、性選択説でいわれるような、「リーダー交代の際に新しいリーダー雄が前リーダーの子供を殺し、自分の子供を早く残す」、といったケースは報告されていない。[27] むしろ、攻撃性の高まりに伴う偶発的子殺しのケースである。マントヒヒがサバンナヒヒと進化の過程で分岐したのはいまから三三万年前といわれており、[28] むしろサバンナヒヒタイプの社会からマントヒヒの社会が成立したと考えられている。サバンナヒヒでは子殺しはまれだから、マントヒヒが子殺し遺伝子をもっているとすれば、マントヒヒのなかで子殺し遺伝子が急速に獲得されたか、共通の祖先がもっていた子殺し遺伝子がサバンナヒヒで消失したことになる。私は、マントヒヒも含めてヒヒでの子殺し遺伝子の存在には否定的な考えをもっている。

しかし、飼育下のマントヒヒで子殺しがよく起きるのは、マントヒヒに子殺し遺伝子があるからだ、という反論が出てくる。私は、マントヒヒの子殺しは、マントヒヒの雄が雌を囲い込むハーディング行動の結果生じたものと考える。マントヒヒの雄は、互いに血縁関係をもたない別々の出自由来の雌をかり集めて単雄ユニットをつくる。このかり集め

る行動がハーディング行動である。雄は雌を強く攻撃する。その攻撃に対して、雌は逃げるのではなく、従順に従うようになる。その典型がネック・バイト（首の後ろを咬む行動）として知られているものである。[118] マントヒヒはこの攻撃行動を獲得したことで、アヌビスヒヒ社会と決別したと考えられている。[218] このハーディング行動は、オトナの雌に対してだけでなく、コドモに対しても行われる。

飼育下の子殺しで、マントヒヒのアカンボウの被る傷は、アカンボウの頭に対する咬み傷である。[53] そのことは、私が観察したサウジアラビアの野生のマントヒヒの群れでも見られた。一つのユニットに三頭のアカンボウがいた。一頭のアカンボウの頭に何度も咬まれたような歯列の形の傷がいくつもついていたが、このアカンボウは元気だった。もう一頭のアカンボウは、耳の少し上の頭蓋骨に犬歯をたてられたらしい跡があり、そこから血が流れ出ていた。母親に抱かれたこのアカンボウは、身体がだらっとしていて、手足がぶら下がっていたが、時に首が動いて、死んではいなかった。もう一頭のアカンボウは傷を受けてはいなかったが、母親が両手で胸にしっかり抱きしめていた。こうした抱きしめ方は異常で、しっかり守っているように見えた。そのユニットのリーダー雄が二頭のアカンボウを襲った、と推察した。最初のアカンボウの頭の傷は、ハーディング行動で、アカンボウに対する折檻によるものと考えられる。クンマーは、よそのマントヒヒのコドモの雌を別の群れに放すという実験をした。[118] このときにも、この雌のコドモの頭に典型的な傷がついたと

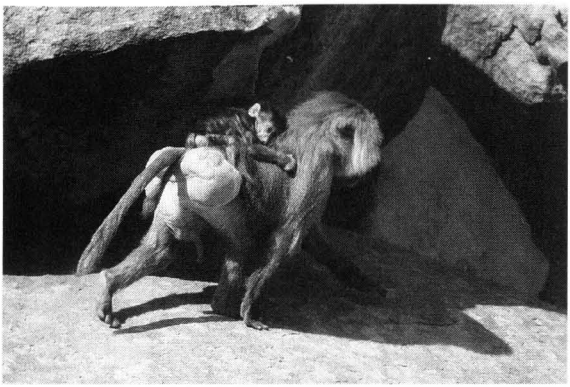

写真 16-3　アカンボウを世話するマントヒヒの雄.

報告している。つまり、マントヒヒの子殺しに見られる傷は、ハーディング行動が、子殺しにいたるほどきつく行われたものとだと考えられる。マントヒヒの雄はアカンボウに強い関心を示し接近、接触をする。そして、アカンボウに対しても強引にハーディングしようとする。アカンボウが逃げようとすると、より攻撃的にハーディングする。これが、場合によってはアカンボウの死に結びつくと考えられる。つまり、マントヒヒでは、強いハーディング行動が進化した。それに伴う副産物として子殺しが起きる。つまり、子殺し遺伝子をマントヒヒがもつと考える必要はないのである。

マントヒヒの子殺しは、彼らの社会構造を考えると、血縁選択という観点から考えても奇妙なものである。マントヒヒは、ゲラダヒヒと同じように、一頭の雄と複数の雌からなる繁殖集団、単雄のユニットをつくる。そのユニットが複数集まってバンドというまとまった集団をつくるところはゲラダヒヒと同じである。ところが、研究の進展に伴い思いがけない集団単位が発見された[206]。バンドと単雄ユニットの間に、クランという社会単位が見つけられたのである。ユニットが三〜四個集まってクランをつくり、クランがいくつか集まってバンドを形成するというのである。雄は自分の生まれたクランに一生とどまり、移出することはない、つまり、クランは父系の社会単位であるという。だから、雄たちの血縁はかなり近いと考えられる。つまり、子殺しの対象となるはずの前リーダーの子供は、殺す雄と遺伝子をかなり共有しているのである。

以上のことから、ヒヒにおける子殺しは、フルディの性選択説でいう「子殺し遺伝子」とは違ったメカニズムを考えたほうがよいと考えられる。

一〇　子殺し遺伝子の異なった解釈

バートレットら[11]の主張に従えば、子殺し遺伝子というものは、遺伝子として定着しがたいものである。それなら、子殺し遺伝子というものを仮定しないで子殺しを説明することができるであろうか。最初の問題は、子殺しとはコドモを殺すことが目的だろうかという疑問である。そもそも、雄がアカンボウを攻撃することは、まれである。私には、通常、雄がアカンボウを攻撃しないのは、オトナの雄のアカンボウに対する攻撃が抑制されているからだと思える。もし、雄が他のオトナ個体に対すると同じようにアカンボウを攻撃すれば、アカンボウは簡単に殺されるだろう。例えば、身体の表面を咬むつもりでも、身体そのものがオトナの腕ほどのサイズもないから、胴体が口のなかに入ってしまう。あるいは、尻に咬みついても、雄の口はアカンボウの腹まで達する。そして、犬歯によるオトナの腕への五センチメートルの裂傷は彼らにとっては何でもないが、アカンボウの腹に対しては致命傷になりうる。アカンボウは、雄の咬む行動に対して適切にかわす行動ができない。だから、もし、雄の攻撃性が高まり、アカンボウに対する攻撃の抑制を越えてしまうなら、あるいは、アカンボウに対する攻撃の抑制が解除されたならば、結果として子殺しは起こりうる。雄の攻撃性がそこまで高まることが、雄間の競合に有利である、あるいは、雄が雌を従わせるのに有利ならば、そのような高い攻撃性は進化しうる。バートレットら[11]は、ハヌマンラングールにおける子殺しは、雄の攻撃性が異常に高まったときに、副産物として生じることを指摘している。つまり、雄は誰に対しても攻撃し、その対象にアカンボウも含まれてしまう。雄の異常な攻撃性が雄間競合、あるいは雌雄の結びつきに有利なら、異常な攻撃性が進化しうるものと考えられる。結

果として、そのアカンボウに対する子殺し行動が進化したように見える。こう考えれば、積極的な「子殺し遺伝子」を獲得する必要はなく、「攻撃の高まりでアカンボウに対する攻撃の抑制が解除された」と呼ぶほうがふさわしいのではないか。これを「誤りによる子殺し」と呼ぼう。

フルディの性選択説でいうような子殺し遺伝子を獲得することは大変な過程だが、このような抑制がきかなくなる「間違い」なら、比較的容易に起こりうる。だから、いろいろな種で、いろいろなケースで散発的に起きうるのである。

「アカンボウに対する攻撃の抑制」は進化しうるのか。常識的な命題だから説明がいらないように思うが、この疑いにも答えなければならないだろう。雄が群れに滞在する場合、大部分の場合は、子供は自分の子供である可能性がある。だから、誰それの子供と区別せずに、子供に対する攻撃を抑制することは有利であり進化しうる。

大部分の子殺しは、攻撃性の高まりから、この抑制が破られた、誤ったケースであると私は考える。しかし、もしこの攻撃の抑制がかなり容易に解ける場合があるとすれば、それは、「これは自分の子供でない」ということがはっきりした場合だけである。外来雄ではアカンボウへの攻撃の抑制が外れうるのである。しかし、外来雄がはっきり子供を残すケースの頻度は低いから、こうした行動は、性選択説でいうほど、遺伝子としてはっきり定着するわけではないだろう。低いチャンスだが、偶然このような遺伝子が定着するかもしれない。自分の子供に対する競争者を減らすという意味では、よそのアカンボウを殺すことは少し有利かもしれない。ただ、よそのアカンボウを殺すという行動を引き起こす遺伝子があったとしても、「子殺し行動の解発」の項で論ずるように、誤って自分のアカンボウを殺す危険をつねに含んでいるし、自分と同じ「アカンボウを殺す」遺伝子をもった、いわば血縁個体に自分のアカンボウを殺される危険性もあり、この遺伝子はそれほど有利な遺伝子ではない。子殺しを引き起こしたとしても、低頻度でしか発現しないような遺伝子と考えられる。「よその群れではアカンボウを攻撃してよい」とすれば、フルディの性選択説[68]のいうような「子殺し

遺伝子」を仮定する必要はないが、これも一種の「子殺し遺伝子」と呼べるのかもしれない。しかし、この遺伝子が定着するチャンスは性選択説でいうよりは、はるかに低いだろう。もし、このような「アカンボウに対する攻撃の抑制の解除」による子殺しならば、これは、子殺しがつねに見られる種だけでなく、状況によって、アカンボウに対する攻撃の抑制は、誤って、あるいは、誤っていなくても低い頻度で解除されるのである。だから、いつでも、どんな種でも、外来雄は子殺しの可能性をもつ存在となる。だから、進化の過程で対抗戦略が発達する可能性がある。最初の問題提起にかえれば、確かに、子殺しは社会進化の要因になりうるのである。

一一　子殺し行動の解発

少し観点を変えて、子殺し行動の発現という観点から考えてみよう。フルディの子殺しの性選択説では、子殺し遺伝子を残すには、まず雄は群れを乗っ取る必要があるが、乗っ取りが完成するまでは、子殺しをしても子殺し遺伝子は子供に残らない。だから、雄間の争いがある間は、子殺しはしないと考えられる。しかし、これは、雄の行動マニュアルから考えると、雄は乗っ取りという社会的事業を完成させて、その後、群れが落ち着いたら子殺しをする。つまり、「乗っ取り行動」と「子殺し行動」を二つの行動の連鎖として考える必要がある。この二つの行動型の連鎖は数日から数週間までの長い期間を要する。この二つの行動型を刺激と反応の連鎖とは考えにくい。私には、乗っ取りと子殺しは別の事象と考えたほうがよいと思える。つまり、子殺しを解発するような刺激を乗っ取りとは別に考えなければならなくなる。

雄にとって、自分の子供である可能性のあるアカンボウを攻撃してはいけない。その際、誰のアカンボウであろうと

「アカンボウを攻撃しない」というのは、雄の行動マニュアルとして実に単純でわかりやすい。次に、「よその群れのアカンボウには攻撃してよい」というのも比較的わかりやすく、行動マニュアルになりうる。しかし、自分の群れにいるアカンボウを、自分の子か、他の雄の子か区別するのは、非常に困難である。母系の群れでは、雄はよその群れに行くから、よそのアカンボウははっきりしている。しかし、長い期間をかけて、よその群れに入る場合は、その入るまでの過程で、群れの雌との交尾の機会はありうる。このような種では、自他のアカンボウの区別は困難だから、子殺しは起きにくい。

霊長類の社会は母系の社会が多いが、類人猿やマントヒヒでは父系の社会がある。その場合、雄はよその群れには行かない。雌のほうがよその群れからやって来る。だから、見知らぬ雌がアカンボウを連れてきたら攻撃してよいということになるだろう。ここでは行動の転換があるし、父系で子殺しをするならば、それは自分の群れでアカンボウへの攻撃をするわけだから、子殺しの時期を間違えれば極めて危険である。例えば移籍して来た雌が産んだ子供を殺すとすれば、前の群れで妊娠した子と自分の群れで妊娠した子を区別することは不可能だろう。だから、原理的には、父系社会では子殺し行動は進化しにくい。マントヒヒの場合は、父系のクランのなかでさらに単雄ユニットがつくられる。したがって、マントヒヒでユニットの乗っ取りが生じたとすれば、同じクラン内でのユニットの乗っ取りとなる。雌もアカンボウもつねに顔見知りの相手である。このリーダー交代でアカンボウを殺すと、クラン内で、しかも、自分と血縁が近い雄の子供を殺すことになる。したがって、「アカンボウへの攻撃の抑制がはずれる」解発の契機が極めて曖昧である。それなら、マントヒヒでは子殺しなどしないほうが安全である。つまり、マントヒヒでは、単なる父系社会よりも、もっと子殺し行動は進化しにくいと考えられる。

一二　ヒヒのオトナ雄による自他のアカンボウの識別

ヒヒの群れのなかで、雄が自他のアカンボウを区別して攻撃の抑制をしているのか議論されてきた。サバンナヒヒの雄二頭の攻撃的交渉にアカンボウが巻き込まれる。これはヒヒ類でよく見られるが、元来はバーバリー・マカクで発見されたもので、「攻撃の緩衝作用」(agonistic buffering) と呼ばれた。[34] この行動の最初の説明と解釈は、雄どうしの喧嘩の際、弱いほうがアカンボウを抱くと、その個体に対する攻撃は終わるというものであった。このとき、雄への攻撃がアカンボウを傷つける可能性があるので、攻撃を続けられなくなる。劣位雄が「アカンボウに対する雄の攻撃抑制」を利用した行動であると解釈されていた。この当時は、雄のアカンボウに対する攻撃は抑制されていると、考えられていた。しかし、社会生物学の霊長類行動への導入をきっかけにして、「誰の子供に対しても攻撃を抑制する」という考え方は単純には認められない。つまり、攻撃の抑制が自分にとって有利である場合のみ抑制される、という考えの流れが生じた。つまり、「自分のアカンボウでない場合は攻撃を抑制しない」はずだ。社会生物学からいって、最もありそうな話は、攻撃者の子供を被攻撃者が抱けば、攻撃者は自分の子供を傷つけたくないから攻撃を止めるだろうとするものであった。しかし、サバンナヒヒでは、新しい移入者のほうが、以前からの定住者より攻撃的で、優位であることが多かった。したがって、抱かれるアカンボウが攻撃者の子である可能性は少なかった。[20] それなら、なぜ攻撃される雄がアカンボウを抱くのかという問題が起きる。そこで持ち出されたのが、「攻撃の混乱から自分のアカンボウを保護するために抱く」という考えである。しかし、危険な交渉のなかにアカンボウを連れ込むことは、決して得策には思えなかった。アカンボ

ウを運ぶ利益の第三の説明は、雄はアカンボウの母親との関係をよくするために抱くという考えもある。[208] つまり、未来の交尾に投資するという考えである。ゲラダヒヒの雄は、よその雄から自分のユニットへの攻撃に際して、自分のアカンボウを胸に抱き寄せる行動がよく起きる。そこでダンバーの提出した仮説は、「アカンボウの母親からの支持を引き出す」行動とされた。

以上のように、群れのなかの雄どうしの攻撃交渉の抑制に、自他のアカンボウの区別が役割を果たしてはいない。アカンボウの母親との結びつきを強めるために、アカンボウが用いられるという結論になった。この結論が間違っているわけではないが、群れのなかでの自他の子どもの識別は誤りの危険を含むため、一番最初の解釈、すなわち、一般的に「アカンボウに対する攻撃の抑制」を利用した行動という説明に戻ってもよいのではないか。

一三　ゲラダヒヒの子殺し

以上のような、子殺し行動に対する考察から見て私たちの見たゲラダヒヒの子殺しは、どのような位置づけをできるだろうか。今回の私たちの見たゲラダヒヒでの子殺しは、ユニットの乗っ取りが起きてすぐ起きたものではない。つまり、リーダー交代が起き、そのユニットに雄が加わり、加入雄による子殺しが起きたが、その雄はリーダーにはならなかった。外から雄が侵入し、雄間の緊張の高まりのなかで外来雄によるアカンボウに対する攻撃で子殺しが起きたものである。すなわち、これまでの私の議論に合致するものである。ゲラダヒヒもマントヒヒのようにバンド内に他のユニットがいる条件でリーダー雄はユニットをまとめる必要があるという点で、攻撃的なハーディングをするというマントヒ

ヒに似た社会的条件があるのだろう。

次に指摘したいのは、ラングールにおける群れの乗っ取りとゲラダヒヒのユニットの乗っ取りの違いである。ラングールの雄グループによる群れの乗っ取りでは、雄グループの雄たちが、単雄群のリーダー雄を攻撃する。元のリーダーを打ち負かした外来の新リーダー雄は、いっしょに戦った仲間の雄たちを追い出す[222]。この点ゲラダヒヒの雄グループによる乗っ取りは非常に違っている。南部高原で、多数の雄を含み少数の雌を含むユニットが長期間にわたって持続しているのを観察した。北部高原でも同じような現象を観察した。一つのユニットに、雄グループが追随するのを観察した。そのリーダーは若いオトナ雄であったが、リーダーを含め雄たちは互いに喧嘩することもなかった。つまり、このような雄グループと単雄ユニットの融合では、雄どうしが互いに喧嘩をせず、かなり長い間共存したのである。ただ、単独雄とユニットのリーダー雄との間の激しい戦いも観察されたので、乗っ取りのケースがまったくないわけではないだろう。このようにユニットの乗っ取りのやり方にゲラダヒヒとラングールでは相違があり、ゲラダヒヒでユニットの乗っ取りが時間をかけて完成してから子殺しをするのでは、それまでの期間にユニットの個体と外来雄とは相互に認知しあっている可能性があり、その場合は「よその群れの個体」とはならない。つまり、「雄のアカンボウへの攻撃の抑制」が、すでに始まっているように思う。とすれば、乗っ取り雄が子殺しをする可能性は低くなると思える。したがって、ゲラダヒヒでは子殺しの遺伝子はなかなか確立しないことになる。

北部高原と南部高原での違いとしてみられたことは、ユニットが不安定であるといった、子殺しの生じやすいような社会的条件がそろえば、子殺しの頻度は上がりえたことである。ゲラダヒヒの社会組織にとって、古い時代に子殺しの起こりやすい社会条件がそろっていたが、それに対する対抗戦略として、雌の流産やセカンド雄が単雄ユニットにとどまるようになるということも起こったのであろう。私たちの観察した南部高原のゲラダヒヒでは子殺しは生じたし、対

抗戦略の流産も生じた。ただ、もう一つの対抗戦略、ユニットに前リーダーがセカンド雄として残る頻度は少なかった。このように考えると、ゲラダヒヒの祖先形は、より高い頻度で子殺しの生じる状況に生息していたことになる。だとすれば、現在のセミエンの高地草原で多数のユニットが集まり採食するという形よりは、南部高原のゲラダヒヒが崖斜面の草に依存したような生活形を基本にもっていたのであろうか。