第14章

ほんとうの父親は誰か——遺伝子から社会を見る

井上（村山）美穂

近年の遺伝子解析技術の進歩は、霊長類の行動生態の研究にも革新をもたらした。遺伝子解析による親子判定で何が明らかにされたか？　霊長類の多様な行動に影響を与える遺伝子とは？　最新の成果を解説する。

霊長類がいかにして現在のような行動生態を獲得するにいたったのかと考えるとき、進化の担い手である遺伝子のはたらきは見過ごすことができない。私が大学院での研究テーマとしてまず霊長類の父子判定に取り組んだのは、行動や社会構造といった複雑で環境要因も関わってくるような事柄を「遺伝子」という物質のレベルで記述することはどこまで可能か、という疑問から出発している。

一　父子判定の方法

「動物の行動はすべて遺伝子を次世代に多く残すという目的から説明できる」という社会生物学の考え方がでてきて以来、動物の行動生態を研究する場合に子ども数を測定することは不可欠になった。動物の多様な行動（繁殖努力）を観察し、子ども数（繁殖成功度）を調べることで、一つ一つの行動に具体的な意味づけがなされていったのである。しかし野生動物では、観察のみから正確な子ども数を知ることはしばしば困難である。そこで遺伝子の登場となる。ＤＮＡを調べて動物個体間の血縁関係を明らかにする研究は、一九八六年にジェフリイがヒトのＤＮＡの個人差（ＢＯＸ１）を報告したことに端を発する。血液や組織から抽出したＤＮＡに特定の処理をするとバーコードのようにたくさんのバンドが検出され、それらは個人に特異的なパターンを示す。この方法は法医学で個人識別や親子鑑定に用いられるようになった。同じ検出方法が魚、鳥などの脊椎動物の範囲内で応用できることがわかり、動物の親子判定が開始された。最初に判定の対象となったのは鳥類であった。スズメやツバメなどの身近な例からもわかるように、営巣から抱卵、給餌と、多くの鳥類にとって子育てに関する投資量は極めて大きい。そのため育てているのが自分の子どもであるか否かの意味

は切実であり、親子判定は行動の研究上たいへん興味深い。また、ＤＮＡは哺乳類の血液では白血球にしか含まれていないのに対し、鳥類では赤血球にも含まれているため少量の血液から大量のＤＮＡを抽出できるので、技術的にも容易であった。多くの鳥類で親子判定が行われた結果、驚くべきことに、親が他個体の子どもに一生懸命に給餌しているという例が数多く見つかったのである。

BOX1

ＤＮＡの個人差

細胞内の核にある物質ＤＮＡが遺伝情報の基となっている。ＤＮＡはアデニン、グアニン、シトシン、チミンという四種類の塩基から構成され、塩基の配列が遺伝情報となる。ヒトＤＮＡの九〇パーセント以上は、特定のタンパク質をつくる情報をもたないいわゆるジャンク配列である。そうした部分では変異が起きても生存に影響しないので、結果として変異が蓄積されやすい。そこには数十個の塩基を単位としたミニサテライトや、より短い数個の塩基を単位としたマイクロサテライトと呼ばれる反復配列が数多く含まれており、それぞれの反復数には個人差（多型）があり親から子へ遺伝することがわかった。ミニサテライトを検出するには、断片化したＤＮＡをゲル電気泳動で長さの順に並べ、ラベルを付けたプローブ（目的の塩基配列を探すための短いＤＮＡ断片）を結合させて反復領域を視覚化すると、バーコードのようにたくさんのバンドが個人に特異的なパターンを示す。子どものバーコードの一つ一つのバンドは父親か母親のいずれかから由来したものであることを利用すると、親子判定が可能になる。複数の父親候補がいる場合、子どもと母親のパターンを比較して母親から受け継いでいない部分、すなわち父親由来の部分を割り出す。ついで、共通する部分をもたない父親候補を次々にはずしてゆき、最終的にひとりにまで絞り込むことで父親を特定する。

一九九〇年代に入り重要な技術革新が起きた。ＰＣＲ法（ＢＯＸ２）の普及である。以前の方法では多量のＤＮＡを必要としたため、採血は不可欠であった。しかし野生動物の採血は捕獲・麻酔などが必要で簡単にはできない。新しい方

法はＤＮＡを増幅することができるため、口内細胞や毛根細胞・糞の表面の腸内細胞から抽出した少量のＤＮＡ分析が可能になり、捕獲・採血の困難な野生霊長類などにも親子判定が応用されるようになった[86]。霊長類研究所の竹中修教授らの工夫により、チンパンジーやボノボに繊維の多いサトウキビを食べさせ、吐き出したカスから口内細胞を回収する方法が定着した。図14-1は親子判定の例を示している。

BOX2

ＰＣＲ法

ＰＣＲ（ポリメラーゼ連鎖反応）とは、ＤＮＡの複製を人工的に行うもので、特定のＤＮＡ領域をポリメラーゼの酵素反応により二～三時間で数億倍に増幅することができる。この技術によりマイクロサテライト反復配列を含む約一〇〇～三〇〇塩基の領域を増幅して、ゲル電気泳動で長さすなわち反復数を比較できるようになった（図14-1参照）。この方法により検出作業は、簡便性・正確性・データ解析速度において飛躍的に改善されることになった。例えば以前のミニサテライト反復配列を用いた調査には多量のＤＮＡを必要としたため、採血は不可欠であった。しかし野生動物の採血は捕獲・麻酔などが必要で簡単にはできない。この方法によって口内細胞や毛根細胞・糞の表面の腸内細胞から抽出した少量のＤＮＡ分析が可能になり、捕獲・採血の困難な野生霊長類などにも親子判定が応用されるようになった。また同様の方法がヒトの病気遺伝子の検索などに幅広く応用されるようになったことから、検出やデータ解析の作業もかなりの部分が機械化・自動化されている。

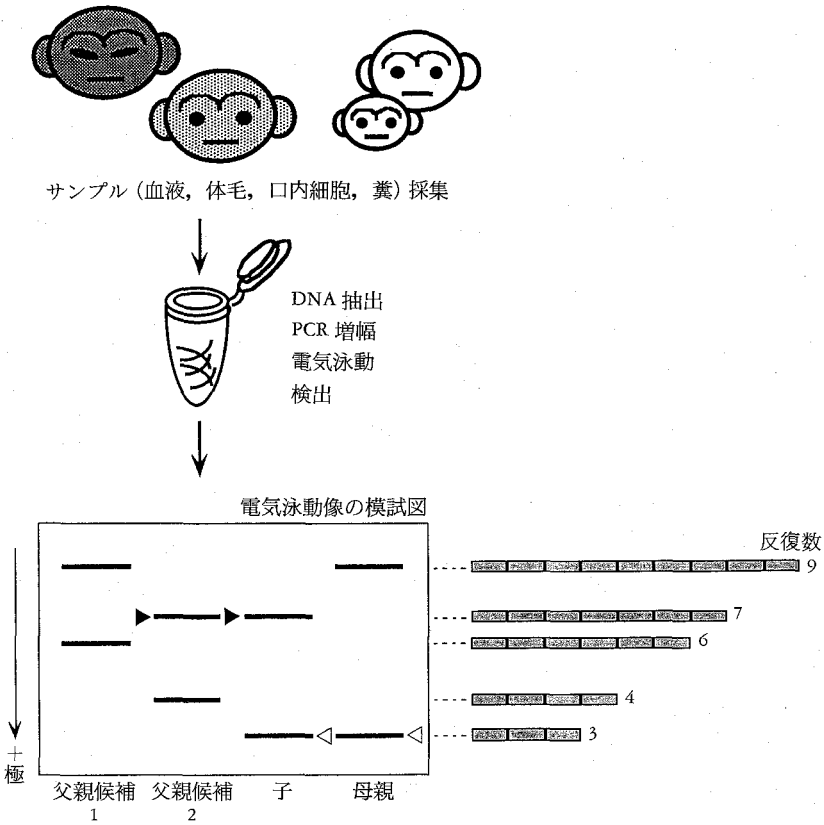

図 14-1　DNA 解析による父子判定の例

マイクロサテライト多型を用いた親子判定の例を示す．細胞から DNA を抽出し，マイクロサテライトの部分を数億倍に増幅し，目に見えるようにする．増幅した DNA を電気泳動という方法で長さによって分離する．電気泳動の模式図で横に並んでいるバンドは同じ長さ，すなわち反復数の DNA である．子どもがもつ 2 本のバンドのうち△印をつけたバンドは母親から受け継いだものとわかる．残る▲印をつけたバンドは父親から受け継いだものである．父親候補 2 は▲印のバンドと同じ位置にバンドをもち父親候補 1 はもっていない．したがって父親候補 2 が父親と判定することができる．

二　ニホンザルの父子判定

霊長類の社会行動の研究は、戦後すぐに日本の研究者らによって開始された。なかでもニホンザルにおける進展は目覚ましく、群内の社会順位の存在など、興味深い事実が次々に明らかにされていった。しかし、まだ解き明かされていない謎があった。それは雄にとっての子ども数である。ニホンザルの場合、雌は子育てをするので子どもの母親は判別が容易である。しかし群れのなかには複数の雄がおり、交尾や子育て行動の観察だけでは子どもの父親を判別することは難しい。そこで、ヒトや鳥類で注目されはじめたＤＮＡの多型を用いることになった。

子どもの父親を知ることには大きく分けて二つの意味がある。その一つは、どのような個体が子どもをたくさん残しているのかを明らかにすることである。ニホンザルの群れのなかには直線的な順位が存在する。食物や交尾相手の雌をめぐって互いに争う場合、高順位の雄が有利な立場を占めることは確かである。それでは、高順位雄は繁殖成功（ここでは子どもの数）においても有利なのだろうか。年齢やその他の特徴も子ども数に影響しているのだろうか。さらに、サルは父系の血縁を認識しているのか、ヒトの家族のような関係を築いているのか、という点である。ニホンザルの群れは母系の血縁を基盤にして成り立っている。野生では、成長した雄は生まれた群れを出てゆき、数年の間隔で群れから群れへ渡り歩くことが観察されている。その滞在の間に、特定の雌や子どもととくに親しく過ごす場合も観察されている。彼らの間に実際に夫婦や親子の関係はあるのだろうか。サルにとっての父親の意義を明らかにすることは、私たちヒトにとっての家族の起源を考えることにもつながるだろう。

私たちは一九九〇年にニホンザルの父子判定結果をはじめて報告した。[87] 同じ頃から霊長類の各種でも親子判定の結果が出はじめた。それ以前に、アカゲザルのコロニーで、血中タンパク質の多型を利用した父子判定が試みられていたが、多型が少ないためすべての子どもの父親を明らかにすることはできなかった。そこで表14-1には、DNA多型が使われ判定の成功率が上昇した一九九〇年以降の論文をまとめた。行動と繁殖の比較を行った報告は三二で、対象となった霊長類は四科六属一一種におよぶ。ここに取り上げた以外に、アカゲザル三例、ハヌマンラングール一例で、DNA多型領域による血縁判定の実用性が検討されている。また、一九九六年には橋本らによって、ミトコンドリアDNA（細胞内小器官のミトコンドリアに存在し、核DNAと異なり母系遺伝する）の塩基配列多型を利用したボノボの母系の血縁解析も行われている。初期の研究では判定に血中タンパク質多型とDNA多型を併用した例が多い。近年、PCR法の開発によって、とくに野生チンパンジーでの報告が増加している。[231] ここでは「雄の順位と繁殖成功」・「他の要因」・「血縁認識」の三つに分けてまとめた。「血縁認識」は近親交配回避・親和的関係・喧嘩の際の連合等の行動が父系の血縁者間で多く見られるかどうかを調べている。「他の要因」は、年齢やアトラクティビティ等の順位とは異なる指標が繁殖成功に影響するかどうかで調べている。また結果に影響すると予想された生息場所や繁殖の季節性の有無についても記した。私たちのニホンザルの研究[84][85]を中心に紹介しながら、他のサルでの結果を見ていこう。

❶ 順位と子ども数

私たちは、霊長類研究所の放飼場で飼育され母子関係が判明しているニホンザルのグループで父子判定を試みた。それぞれの雄の「繁殖努力」とその「結果」を合わせて考察するために、一九八七年の交尾季に「若桜（わかさ）」グループのすべ

各種の父子判定

父親候補数	順　位	他の要因	血縁認識	生息場所	繁殖の季節性
1	0			野生	−
3-6	+			放飼場	−
12-20	0			野生	−
2-3			攻撃性−	放飼場	−
2-4	+			放飼場	−
2-6	+			放飼場	−
11	0			半野生	+
4-18	(+)			放飼場	+
21	(+)			放飼場	+
2-10	+			野生	+
2-11	0	独占的な交尾−		放飼場	+
7			喧嘩の援助−	放飼場	+
8	−	その他の魅力+		放飼場	+
6-14			世話−	野生	+
16-33	(−)		親和性−	半野生	+
5-8		年齢−		半野生	+
5	0		親和性−	放飼場	−
2-7	+			放飼場	−
1-6	0			野生	+
9	+			放飼場	−
2-3	+			野生	−
4-14	0			半野生	+

(マイクロサテライト多型)
かを調査した.
関連して見られるかどうかを調査した.

表 14-1　霊長類

種　名	著　者	年	マーカー	判定された子ども数
チンパンジー	Sugiyama et al.	1993	STR	4
	Takenaka st al.	1993	STR	18
	Morin et al.	1993, 95	STR	4
	Pruelz & Bloomsmith	1995	ML	29
	Houlden et al.	1997	STR	6
	Ely et al.	1998	STR	31
アカゲザル	Berard et al.	1993, 94	ML	11
	Smith et al.	1993, 94	ML	268
	Bercovich & Numberg	1997	ML	72
カニクイザル	de Ruiter et al.	1992, 93, 94	P, ML	40
ニホンザル	Inoue et al.	1990, 91, 92, 93	ML	48
	Machida et al.	1991	ML	14
	Soltis et al.	1997	STR	14
バーバリザル	Menard et al.	1992	P, ML	2
	Paul et al.	1993, 96, 97	ML	75
	Von Segesser et al	1994	P, ML	11
ブタオザル	Gust et al.	1996	ML	13
ベニガオザル	Bauers & Hearn	1994	ML	21
パタスザル	Ohsawa et al.	1993	ML, STR	9
マンドリル	Dixon et al.	1993	ML	33
アカホエザル	Pope	1990	P	12
ワオキツネザル	Pereira & Weiss	1991	ML	14

P：Prorein（タンパク多型），ML：Multi locus（ミニサテライト多型），STR：Short tandem repeat

他の要因：年齢やその他の魅力といった，順位とは異なる指標が繁殖成功に影響するかどう

血縁認識：近親交配回避，親和的関係，喧嘩の際の攻撃や援助といった行動が父系の血縁に

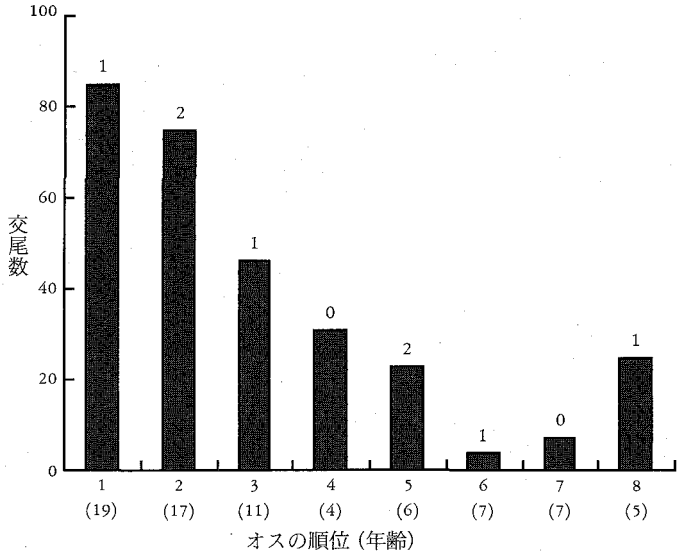

図 14-2　ニホンザル若桜群の交尾数と父子判定結果
棒グラフは射精にいたる交尾数を示す．棒グラフ上の数字は父子判定により明らかにされた各雄の子ども数である．

ての個体の交尾行動を終日観察し、翌年春に生まれた子どもたちの父親を判定した。[88][89] 一〇月から二月までの交尾季の間、夜明けから日没まで延べ一五〇〇時間、七人の研究者が交代しながら交尾行動を観察した。夜間に交尾することはほとんどないので、ほぼ一〇〇パーセントに近い交尾を観察できたと思う。

それぞれの雄が交尾した数は順位を反映するだろうか。図14-2に明らかなように、射精にいたる交尾数は高順位雄ほど多い。しかも高順位雄はしばしば低順位雄の交尾を妨害するので、高順位雄が優先的に交尾していたのは明らかである。ところが父子判定により明らかにされた子どもの数（棒グラフ上の数字で示してある）は順位に無関係で、低順位雄でも子どもを残していたことがわかる。

この傾向は一九八七年にかぎったことではなかった。一九八七年以前の各年においても繁殖可能だった雄の記録は残されている。若桜と、霊長類研究所のもう一つの放飼場で飼育されている「嵐山」の合

わせて二つのグループ約一〇〇頭に応用して、計七〇頭の子どもの父親を判定することができた。若桜群は一九七四年から飼育されているが、はじめの時点では雄二頭、雌八頭だったがしだいに増えて、一九八七年には雄一九頭、雌三〇頭という構成になっていた。このうち一九七五年から一九八八年に生まれ、かつ母親が生存している四八頭の父親を判定することができた。また嵐山群は一九八一年に飼育が開始され、一九八七年には雄二〇頭、雌三三頭の構成である。一九八二年から一九八七年に生まれた二二頭の父親を判定することができた。

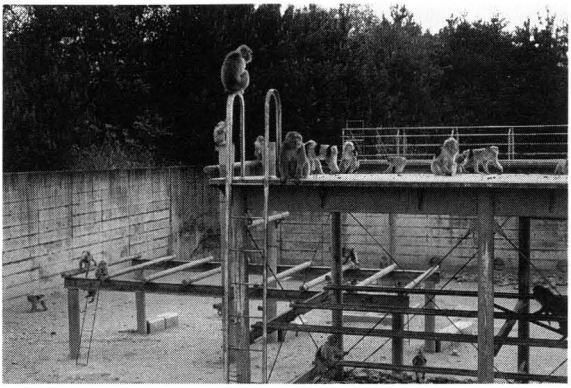

写真 14-1　若桜群.

写真 14-2　交尾中に 1 位雄の様子をうかがう 2 位雄（右）.

それでは、具体的に雄たちが年ごとに何頭の子どもをつくったかをみてみよう。若桜群では一九七五年から一九八八年にかけての一四年間に、繁殖に関わった可能性のある雄は一六頭であった。若桜群でそれぞれの年に生まれた子どもの父親の内訳は、成年雄が二頭しかいなかった一九七五年から七七年にかけては第一位の雄だけが子どもを残していたが、繁殖可能な雄の数が増えるにつれ様々な雄が父親になっている。第三位の雄が繁殖可能な年齢に達した一九八一年以後に生まれた四一頭では、一・二・三位の雄の子どもはそれぞれ八頭・八頭・九頭である。ちなみに彼ら三頭の順位は、一九七五年以降まったく変化していない。年ごとにみても、一〜三位の雄の子どもの数は必ずしも順位を反映していなかった。嵐山群では若桜群と異なって、一〇才以上の雄は一頭のみである。はじめのうちは第一位の成年雄だけが子どもを残していたが、若い雄が繁殖に参加しはじめた一九八四年から一九八七年の間、子どもの数は順位を反映していない。

順位が必ずしも子ども数に反映されていないという結果は、従来の予想を覆すものであった。私たちはさらに、宮崎県幸島の約一〇〇頭の野生ニホンザル群で子どもの父親を判定し、多様な雄が父親になっている傾向を見出した。

これはニホンザルに特有の現象なのだろうか。表14-1によると順位と子ども数には、相関がある（＋で表す）とするカニクイザル・ベニガオザル・マンドリル・アカホエザル、無い（0）または逆相関（－）とするニホンザル・ブタオザル・バーバリザル・パタスザル、ワオキツネザルなど、その関係は種によって様々である。チンパンジー・アカゲザルでは相関があるという結果、無いという結果の両方が報告されている。ただしニホンザルでも、雄を個体ごとではなく高順位・中順位・低順位の三クラスに分けて比較すると、高順位のほうが子ども数が多くなり、相関なしと断定することはできない。しかしどの種でも、高順位の雄が独占的に父親になってはいないということは言えるだろう。

霊長類の群れの構造は種によって大きく異なる。ニホンザルと比較するため私たちが父子判定を行ったもう一つの霊

長類、西アフリカのカメルーンに住むパタスザルを紹介しよう。[186] パタスザルの群れにはただ一頭の成年雄（ハレム雄と呼ばれている）がいるが、交代の頻度は約二年に一度である。交代が起きると多くの群れ外雄が交尾に殺到して、新しいハレム雄の交尾数は全体の半分程度を占めるにすぎない。だが、交代さえ起きなければハレム雄はその年の交尾のほとんどを独占することができる。おそらく、パタスザルはオナガザル科のなかでも複雄群から単雄群への移行的な社会構造をとっているのだろう。

写真 14-3　パタスザル。

さて、三群一二頭の父子判定をした結果、ハレム雄の交代前後の複雄群的な交尾が観察された時期の子ども五頭を判定したところ、四頭は新リーダーが父親だったが、一頭で彼との父子関係が否定された。一方、交代が起きていない単雄群的な年に生まれた子ども四頭では、二頭はハレム雄の子どもだったが、二頭では父子関係が否定された。つまりパタスザルでは大部分の子どもの父親はハレム雄だが、群れ外雄にも子どもを残す機会があるのだ。これは、たとえ単雄群の社会構造でも、繁殖構造は見かけと違って複雄的な場合もあることを示唆している。

優劣順位は繁殖に関係するのか

このようなことが起きている理由は、どう説明すればよいだろうか。まず順位と繁殖における雌雄それぞれの特性について簡単に触れてみたい。

ニホンザルの雄と雌の間では社会的順位の意味は大きく異なる。まず、

雌の順位は雄よりもはるかに安定している。母系社会では雌の順位は母親から受け継がれる。雌は生まれた群れに一生留まり、群れが分裂でもしないかぎり順位が大きく変動することはめったにない。対照的に雄は青年期になると生まれた群れを離脱し、他の群れに移出入をくり返す。例えば三つの群れが餌づけされている高崎山では、雄は一つの群れに数年滞在すると、たとえ高順位個体であってもそこを離れ、他の群れに改めて低順位個体として移入することが観察されている。このように、雄の順位は個体の一生を通じて変化する遺伝的要素が低い形質であり、子どもに受け継がれることもない。むしろ群れに長く滞在するほど順位がしだいに上昇するという、年功序列ともいえるような傾向さえ認められる。

また繁殖成功を子どもの数ではかろうとすれば、性による大きな差があることに気づかざるをえない。順位が繁殖成功度に影響すると仮定したところで、雌はどんなにがんばったとしても一年に一度、しかも一頭の子どもしか産めないという限界がある。したがって個々の雌ザルの順位の差が繁殖成功度の大きな差として表れにくいと考えられる。対照的に、雄は群れの雌のすべてが産んだ子どもの父親になることができるかもしれない。たった一度の繁殖季においても、雄どうしの繁殖成功度の格差は非常に大きなものになってしまう可能性がある。繁殖成功度を高めるためには子どもの数を増やすだけにはとどまらず、少なくとも性成熟するまで生きのびて孫を多く残すような「良質の」形質をもつ子どもを残さなければならない。これまで述べたような雌雄の生活史の違いから、選択すべき遺伝子の基準や重要度は雌雄で異なると考えられる。

雄による雌の選択

【排卵日前後の交尾】 雌がいつ排卵するか雄にわかるなら、排卵日の雌を独占して集中的に交尾するのが効率的だと考

えられる。確かに、雄はよく「インスペクション」と呼ばれる雌の尻のにおいをかぐ行動を示す。しかし現実には、排卵日周辺の雌の交尾についてとくに高順位雄が独占している傾向は認められない。[90] ほとんどの雌が複数の雄と交尾しており、独占的な交尾はむしろ妊娠後に多くみられるのである。したがって、雄が雌の排卵日を認識しているという証拠はない。チンパンジーやサバンナヒヒでは排卵日付近に性皮が腫脹し高順位雄が独占的に交尾するという報告があるが、ニホンザルでは顕著な変化がなく、こうした独占は困難なようだ。

【交尾数を増やす】 雌がいつ排卵するかわからないとすれば、いっそ交尾数を増やすことで授精の確率を高めようとするかもしれない。若桜群での観察では射精を伴った交尾数は順位が高いほど多く、彼らがこの方法を実際に行っていることを示唆している。ところがすでに述べたように、高順位雄は子ども数が必ずしも多くない。したがって少なくとも短期的な観点にたてば（子どもの生存率やその繁殖数までは考慮にいれないとすると）、あまり効果は上がっていないことがわかる。どの雌とどれだけ交尾していたかをさらに詳しく見てみると、おもしろいことに雄は順位によって交尾行動に違いが認められる。高順位の雄は特定の雌に集中的に何回も交尾する傾向が強い。それに対して中～低順位の雄は、交尾回数自体は少ないものの高順位雄の隙を見て様々な雌と交尾する傾向が認められる。このような繁殖戦略の違いが効果をあげているのかも知れない。

【高順位雌を子どもの母親にする】 先にも触れたように、雌の順位は母子（もしくは家系）で受け継がれ、高順位の母親は子ども（娘と群れを出るまでの息子）の強力な保護者になる。それゆえ雄が自分の子どもの生存率を上げるためには、高順位雌は母親として選ぶべき対象とも考えられる。実際には、高順位雌がはたして子どもの数が多いかという設問に対して、やはり繁殖成功度は高いとするもの・相関がないとするもの・厳しい環境条件下では高順位のほうが有利とするものなど、様々な報告がある。若桜群の観察では、一頭の雌にべったりと密着して独占的に交尾する行動が高順位の雄に

よく見られ、相手は高順位の雌であることが多かった。このことは高順位雌が選択される傾向を示すのかもしれない。

他にも、高順位のまま群れに長くとどまる・他の雄の子を殺す・単雄群にするなどの戦略が考えられるが、観察されるかぎりニホンザルの雄はこれらを選択しなかったことがわかる。野生状態では雄の順位は生涯を通じて変動するので、個々の雄の繁殖努力とその成果について結論を出すためには、生涯繁殖を測定することが必要だろう。鹿児島県屋久島では多数の群れが隣り合って生息しており、雄の移籍も頻繁に観察されている。ここでは早川らによって尿を用いた親子判定が試みられており[63]、結果が期待される。

雌による雄の選択

雌にとって、雄が高順位であることが子どもの父親として選ぶべき「よい遺伝子」の指標となるかどうかは、何ともいえない。まず、雄の順位は変動するのでよい遺伝子を反映しているとはかぎらない。また父親は子どもが成長するまで守り育てることはなく、むしろ多くは群れを出ていってしまう。なるほど、ヒトや補食者によって子どもに危害が加えられそうになれば雄は子どもを助けようとする。しかしながら雌が自らの母系的な血縁者を助けようとするのとは裏腹に、後ほど血縁認識の項で述べるように、雄は特定の子どものみを保護することはないのである。

交尾が成立した場合に雌雄どちらが相手を選択した結果なのかを明らかにするのは、しばしば困難である。最初のうち交尾を拒否して逃げ回る雌もいるが、雄の熱心さによって交尾が成立する場合もある。さらに優位の個体がいると、やむなく意中でない相手を誘うことがあるかもしれない。このような困難を克服した一九九七年のソルティスらの雌の行動分析によって、高順位雄が必ずしも好まれていないことが明らかになっている。むしろ年齢や、その雄のもつ何らかの魅力によって雌のほうから近寄っていった場合に交尾が成立することが多く、繁殖にも結びついていることが報告

されている。

繁殖成功を決める要因とは

ポールは一九九六年に多くの種での父子判定結果を比較し、順位と繁殖数の関連の有無を繁殖の季節性に着目して考察している。[10] ニホンザルのように繁殖季が限定されている種では、多くの雌が一度に発情を迎えてしまうため少数の高順位雄で交尾を独占することが難しく、結果として順位と子ども数が相関していないことが多い。バーバリザル・パタスザル・ワオキツネザルもそれにあてはまる。一方繁殖季のないベニガオザル・マンドリル・アカホエザルでは高順位雄が発情雌を独占しやすいので、子ども数も多い。これにあてはまらないカニクイザルでは、繁殖の季節性があるが性皮の腫張など排卵日のシグナルはニホンザルよりも顕著なようだ。

繁殖数と順位の相関の有無は、逆にその種にとっての順位の重要性に影響を与えているようにも思われる。ニホンザルの群れでは少し観察するだけで優劣関係がわかるのだが、例えばバーバリザルでは判然としない。それなのにニホンザルの雄の順位は繁殖数に反映されない。ハレムという繁殖を独占しやすい形態を選択せず複雄群であること、高順位雄でも群に長くとどまらず出て行くこと、雌の排卵日のわかりにくさなどのニホンザルの繁殖の特徴は、多様な雄にとって繁殖の機会があり、低順位雄でも群れにとどまるメリットがあることを示しているようにも思われる。これらの特徴は生態上の必然かどうかはわからないが、ニホンザルの群れが、雌雄の繁殖をめぐる駆け引きのわずかなバランスの上に成り立っていることを表しているのだろう。

❷ 血縁認識

もう一つの目的である血縁認識について考えてみよう。

喧嘩の仲裁・子どもの保護

一九九一年の待田らの嵐山群の解析により、喧嘩の際に助けたり助けられたりする個体の間に父子関係はないことが判明した。[126] ニホンザルに父親の自覚はないらしい。バーバリザルの場合は、特定の雄と子どもがまるで父子のような持続的な親しい関係を築いており、何時間もグルーミングをしたり仲良く並んで食物を採ったりする。この種ではニホンザルほど上下関係が厳しくないため、研究者にとって、こうしたペアの血縁関係を明らかにすることが順位よりも重要な父子判定の動機となっている。ところが判定の結果、血縁関係はなかった。雄による子どもの保護については、子どもを身近においておくことでいわば子どもをだしにして他の雄の攻撃をやわらげる利益がその理由として説明されているが、それならば誰の子でもよく、むしろ攻撃の盾としてなら我が子でないほうがよいわけである。自分の子どもの生存率を高めるために保護するわけではないようだ。

近親交配の回避

図14-3は、若桜群のナミ・カツという雌を中心とした家系図である。ナミは七四、七六、七七、八〇、八一、八三、八四の各年に、一位のゴンタ、二位のサブとの間の子どもを産んでいる。ナミの七四年生まれの娘は八〇、八二、八四、

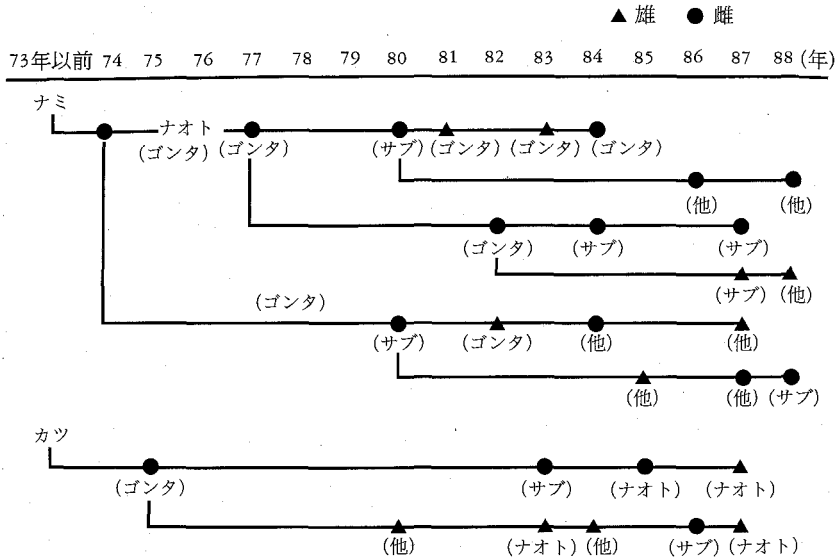

図 14-3　若桜群の母系図　ナミ，カツという雌を中心とした家系図を示す．横線上の▲と●の印または名前は，それぞれの年に同じ母親から生まれた子どもを示す．例えばナミは 74，76，77，80，81，83，84 の各年に子どもを産んでいる．ナミの 74 年生まれの娘は 80，82，84，87 年に子どもを産みというように，この家系図はナミに始まる母系の一族を表している．判定された子どもの父親の名がかっこ内に記されている．

八七年に子どもを産むというように、この家系図はナミに始まる母系の一族を表している。その年に産まれた子どもの父親の名がかっこ内に記されている。子どもの父親は年ごとに変わっており、見かけどおりに乱婚的で安定した夫婦のような関係はないことがわかる。ナミが七六年に産んだ息子が後に三位となるナオトである。ナオトが繁殖年齢に達した八一年以降、ナミ一族の子どもの父親にはなっていない。一方、血縁のないカツの家系では多くの子どもの父親にナオトの名がある。つまり、母系の近親交配が避けられていることがうかがえる。ただし交尾は観察されているため、どのようなメカニズムが働いているのかは不明である。それに対して父娘や異母兄弟など父系の交配は避けられていなかった。

三　父子判定の今後、性格に関与する遺伝子の登場

父子判定は、霊長類の血縁関係が行動の観察のみからは予想できないという知見をもたらした。見かけ上の「群れ」の構造に父子判定から明らかになった実際の「繁殖集団」を重ね合わすことで、多面的な霊長類の社会構造の謎を解く鍵が見つかるかもしれない。霊長類の行動生態の研究に遺伝子を調べるという新たな技術が加わってから約一〇年が経過した。研究開始当初、私は行動生態学者にとって父子判定が対象動物の個体数や活動範囲を把握するのと同様に、ごく当たり前の手法になると予想していたのだが、報告数が一一種三二例というのは意外に少ない。しかもこの数字には同じ実験者による同じ対象群を別の角度から調査した研究が重複している。その理由としては、まず技術上の困難さが挙げられるだろう。現在ヒトの遺伝子の塩基配列をすべて明らかにし遺伝情報を解読することをめざしたヒトゲノム解析計画が世界規模で進行しており、父子判定に用いるような遺伝子解析の作業はほぼ自動化されている。それに対して、霊長類研究の分野では父子判定を道具として扱える研究者はまだ少なく、最新機器の導入も遅れており、判定には多大な労力が必要である。野生霊長類の場合はサンプルの採集も大変である。単独の研究者では困難であり、チームを組んだ共同研究体制を確立する必要がある。次に、父子判定の結果が出ればコストに見合った見返りが得られるかという点だが、その結果に基づいてどのように研究を展開できるかが問題である。例えば繁殖に順位の関与が少ないとなれば、他にどのような要因が寄与しているのかを行動の観察に立ち戻って考察するという方向性もあるだろう。霊長類の繁殖戦略の特質を考察するには調べられている種の数がまだ少ない。今後、新世界ザルや原猿での結果が待たれる。

さて、私の研究動機は他にもある。遺伝子を用いた行動生態の研究には父子判定以外にも可能性があることを紹介しよう。父子判定では遺伝子は単なる血縁マーカーの役目しか果たしていないが、遺伝子の本質はそれだけにとどまらない。遺伝子はあらゆる行動の背景となるものであり、また進化という時間軸の情報も得ることができる。霊長類の示す複雑な行動と遺伝子との間には、あまりにもたくさんのステップが未解明のまま残されている。多くの霊長類のように寿命が長く複雑な社会構造をもつ動物の生涯には、様々な局面が存在する。文化的な創造活動を含めたその時々の行動を支配する、もしくはそれに影響を与えている遺伝子を示すことができれば、その関連を今以上に理解することができるであろう。それら遺伝子の研究は、ヒトとチンパンジーの差異を発見する鍵ともなるはずである。性格や気質には環境などの後天的な要因も影響しているが、約五〇パーセントは遺伝的に決定されているといわれる。ドーパミンやセロトニンなどの脳内神経伝達物質の量や感受性には個体差があり、性格や気質の形成に重要な役割を果たすことが明らかになってきた。一九九六年にドーパミンのD4受容体遺伝子内の反復領域が長いと新奇性を好む傾向が強いという、ヒトの性格と遺伝子の関係についてはじめての報告がなされている。(BOX3)

写真 14-4　遺伝子を増幅する機械.

ヒト化の原動力になった可能性が高い複雑な精神活動に影響する遺伝子の解析は、進化を考える一助になると思われる。サルにもヒトのような遺伝子の多型は存在するのか、それは進化過程のいつ頃から現れたのか、そ

の多型は個性に反映されているのかを調べたいと私は考えた。霊長類は原猿類という古い時代に分岐した原始的なグループと、ニホンザルや類人猿、ヒトなどが属している真猿類というより進化したグループに分けられる。それらを代表する各種において、D4受容体遺伝子を調べてみた[91]。ヒトの反復領域に相当する塩基配列はマウスやラットではかなり異なっているが、霊長類の近縁種である食虫類のツパイではすでによく似た配列が出現し、原猿類で反復単位の重複が起こり、霊長類進化の過程でより長い反復領域をもつ遺伝子が出現し多様性が生まれた経緯が明らかになった。新奇

BOX3

性格に関与する遺伝子

一九九六年にイスラエルのエブステインらやアメリカのベンジャミンらが、ヒトの新奇性を好む性格に関連する遺伝子として、脳内神経伝達物質、ドーパミンのD4受容体遺伝子内の反復配列多型を報告した。ヒトのドーパミンのD4受容体の細胞内の部分には一六アミノ酸を単位とした反復配列があり、その反復数に多型がある。報告は、多数の被験者でこの遺伝子の型を調べ性格テストを行っている。性格には様々な解析法があるが、ここでは大きく新奇性追求、損害回避、報酬依存、持続性の四項目に分け、さらに各項目を細分化する方法をとっている。「たいていの人なら時間の無駄だと思うようなことでも、興味やスリルのために新しいことをやってみることが多い」「他人に比べると将来何かがうまくいかなくなることを心配することが多い」などの二〇〇以上の質問に、「はい」または「いいえ」で回答させ、それに基づいて各項目の得点を計算した。被験者を反復数六回以上の長い型をもつグループともたないグループに分け、性格の各項目と遺伝子型の関連を調べたところ、新奇探索傾向の項目において有意差が認められ、長い型をもつグループは高い得点を示したという。

このほかにもセロトニントランスポーター遺伝子のプロモーターとよばれる遺伝子からタンパク質の生産過程を調節している領域に反復配列の多型があり、性格テストとの関連では、短い型をもつヒトは長い型のヒトよりも不安を感じやすい傾向において高得点を示したという。

性を好む性質は、学習し工夫を重ねて様々な技術を編み出してきたヒトという種にとって有用な気質だったかもしれない。霊長類進化のなかでD4受容体遺伝子が変化し、ヒト化の原動力となったとすれば興味深いことである。

他の性格関連遺伝子としてはセロトニントランスポーター遺伝子が挙げられる。この遺伝子のなかの反復領域が短いヒトは長いヒトよりも不安を感じやすい傾向において高得点を示した。この領域は、他の霊長類ではヒトよりも長い傾向にあった[92]。ヒトは好奇心が強く、かつ心配性になるように進化したのだろうか。これらの遺伝子型の違いが、ヒト以外の霊長類でも性格に関連しているかどうかは今後の課題である。いまのところ霊長類全体の大まかな傾向を述べることしかできないが、将来、各個体のもつ遺伝子の型と、それが行動にどう反映するかをもっと詳細に解析できるようになるかもしれない。性格に影響する遺伝子が個体ごとに異なっているとすれば、個体ごとの繁殖戦略もあってよいのではないだろうか。

四　霊長類学の新たな未来を切り開くために

この章では遺伝子からみた霊長類の行動生態の研究を紹介してきた。霊長類のそれぞれの種は、環境との対応のなかで多様な行動生態を獲得してきた。現在もそして将来も、変化する環境に適応する努力は続けられていくことだろう。霊長類の行動生態には、文化のように生後に習得したり環境によって影響されるいわばソフト的な部分も大きい。しかし一方で系統進化というハード面による制約も存在する。遺伝と環境は車の両輪のように行動生態の基盤をなしている。何が適応の方向を決定づけているのか、その答えの一端は遺伝子のなかにもあるに違いない。しかし一〇年前までは技

術的な問題により遺伝子についてはあまり目がむけられてこなかった。個体によって違うＤＮＡ領域の発見により、行動観察からは判別が困難な子どもの父親の判定が可能になり、雄の繁殖努力とその結果としての子ども数がはじめて比較できるようになった。ニホンザルなどのいくつかの種では、順位以外にも様々な要因が繁殖に影響することが示唆された。後半ではさらに踏み込んで、行動に直接影響を与える遺伝子の存在が知られるようになったこと、その研究が霊長類の多様で複雑な行動や社会の解明に役立つかもしれないことを述べた。

遺伝子を指標として行動や社会を描く試みはまだ緒についたばかりだが、その先にはさらに多くの疑問が未解決なまま残されている。ドーキンスの『*The Selfish Gene*（邦題：利己的な遺伝子）』が一九七六年に出版されたときは、自己増殖のために生物の行動を支配する遺伝子というのは抽象的なイメージにすぎなかったのだが、現在ではいくつかのゲノム中で自己増殖する遺伝子がセルフィッシュジーンの候補として報告され、その挙動が利己的遺伝の概念から説明されている。分子生物学も行動生態学も系統進化学も、もともと同じ生物という対象を記述するための学問である。かけ離れた結果が生まれるのは分析技術や解析能力がまだ未熟だからだ。既成の分野の重要性を否定するわけでは決してないが、境界領域はさらに拡大し、新しい学問分野となることだろう。つねに最もエキサイティングな場所に身を置くためには、アンテナを広げ、自分の能力を総動員し、柔軟さを忘れずにいたいものである。