3　ボノボとチンパンジーの性行動

メスたちは性行動から何を得るのか

■ボノボとチンパンジー

ボノボとチンパンジーは，同じ *Pan* 属に属し，系統的に最もヒトに近い霊長類だ。「ピグミー（小さい）チンパンジー」という別名をもつボノボの方が，チンパンジーよりも若干ほっそりして見えるが，お互いとてもよく似た外見をしている（図 1）。

両者の社会構造も，共通点が多く見られる。ボノボもチンパンジーも，複数のオスと複数のメスが一緒にいる複雄複雌の集団（単位集団またはコミュニティと呼ぶ）で暮らす。また，オスは生まれた集団に一生とどまるが，メスは性成熟後自分の生まれた集団を離れて他の集団に移籍するという父系型の社会構造をもっている。霊長類を含めたほ乳類の多くの種では，メスが出自集団にとどまりオスが移籍する母系型の社会構造が一般的で，父系型の社会構造をもつボノボやチンパンジーは例外的な存在だ。

また，単位集団のメンバーがパーティと呼ばれる小集団にわかれて遊動するのもボノボとチンパンジーに共通してみられる特徴である。パーティは固定的なものではなく，食物の量や分布，発情メスの数など様々な要因によってそのメンバーや大きさが変化する。*Pan* 属は，このような離合集散する社会構造によって，熱帯雨林からサバンナに至る様々な環境に適応していると考えられている。

■ボノボとチンパンジーの社会の違い

しかし，両者の社会関係には異なる点もある[1, 2, 4]。

たとえば，集団間関係をみると，チンパンジーでは，非常に敵対的である。時には集団間の殺戮が起こることもある。これまで観察されたもので最も悲惨な例として，タンザニアのゴンベ国立公園のカサケラ集団とカマハ集団，マハレ国立公園の M 集団と K 集団の 2 カ所で見られた集団間の殺戮があげられる。この二つの事件では，大きい方の集団のオスたちが両集団の境界域をパトロールし，小

図1　ボノボ（右）とチンパンジー（左）

さい方の集団のチンパンジー（主としてオス）を見つけては1頭ずつ殺していった。最終的には小さい方の集団のメンバーのオスすべてと何頭かの雌が消滅し，残ったメスは大きい方の集団に移籍した。つまり，勝者となった集団は，戦いによって土地とメスの両方を手に入れたのだ。

一方，ボノボでは，集団間関係はむしろ親和的である。二つの集団が出会うと，最初は　前線部でオスたちが対峙して威嚇しあうこともあるが，やがてメスたちが越境して相手の集団の個体と親和的な交渉をもちはじめると，二つの集団の境界線がなくなってしまう。異なる集団のメンバー間の交尾や毛づくろい，子ども同士の遊びも見られる。そのまま1週間近く二つの集団がつかず離れず一緒に遊動することすらある。このような集団間の関係は，集団の組み合わせによって異なる。出会えばすぐに一緒になってしまう仲のいい集団もあれば，敵対的な関係にある集団もある。だが，敵対的な関係にある集団間の場合でも，衝突前に弱い方の集団が強い方の集団を避けるので，チンパンジーのような戦いが起こることはほとんどない。

オスの順位関係もボノボとチンパンジーでは違いが見られる。チンパンジーでは，オスの順位争いは激しく，時には血で血を洗うような争いも起こる。また，

単に力の争いというよりは，2位と3位のオスが連合を組んで1位のオスを引きずり下ろしたり，1位のオスが3位のオスと連合を組んで2位のオスを牽制したりと，複雑なパワーゲームも見られる。チンパンジーのオスにとっての順位というのは最大の関心事のようだ。一方ボノボのオスたちはそれほど順位に興味を示さない。もちろん，順位を巡っての争いも起こることはあるが，チンパンジーほど複雑な駆け引きはないし，争い自体も威嚇のディスプレイ程度でおさまることが多い。

オスとメスとの関係も両者では異なる。チンパンジーの場合は，オスがメスに対して絶対的に優位で，オスの子どもは，成長するに従って母親を含めた集団内のすべてのメスに対して優位になる。一方ボノボの場合は，オスとメスの順位関係はあいまいだ。派手なディスプレイ行動を示すのはオスの方が多いが，食べ物を巡る位置取りなどでは，メスたちが優位な行動を示すことが多い。特に年長のメスの順位は高く，第1位オスよりも第1位メスの方が優位なこともある。

ボノボとチンパンジーは，体力や知能もほぼ同じようなものだと考えられる。それなのに，彼らの社会にはどうしてこのような違いがあるのだろうか。その鍵は，ボノボが独自に進化させている性の使い方にあると考えられる。

■ボノボの多様な性行動と彼らの社会

ほとんどの動物では，性行動とはオスとメスとの間で行われる交尾を指すが，ボノボでは，オスとメスとの間の交尾以外にも，オス同士やメス同士の多様な性行動が見られる[1, 2, 4]。たとえば，メス同士の性行動として，「性器こすり」(GG-Rubbing) という行動がある（図2)。これは，2頭のメスが向き合うように抱き合って，お互いの性皮をこすりあわせる行動だ。また，オス同士は，「尻つけ」(Rump-rump Contact) と呼ばれるお互いの尻をこすりあわせる行動を行う（図3)。これまでの研究によると，こうした同性同士の性行動は，交尾が繁殖を目的としているのと異なり，社会関係の調節に使われていると考えられている。

たとえば，メス同士の「性器こすり」行動がよく行われるのは，食物がたくさんある場所に到着したときや他の集団と出会ったときなど，興奮や緊張が高まるような場面である。また，新入りのメスが順位の高い年長のメスに近づき，新入りのメスが先輩のメスを性器こすりに誘うことがある。先輩メスがこれに応じて

図2　ボノボのメス同士による「性器こすり」

図3　ボノボのオス同士による「尻つけ」

性器こすりを行うと，両者間の緊張は一気にほぐれ，一緒に並んで採食をしはじめることが多い。こうした性器こすりは，どうやら新入りメスが年長のメスとの親和的な関係を形成するのに役立っているらしい。

ボノボは，父系型の社会構造をもつので，おとなのメス同士は互いに血縁がない。血縁関係のある個体の間では，お互いを助け合うことも自分の利益になることがあるが，血縁関係のない個体同士は，基本的に資源を争う関係にある。こうした緊張を性行動によって緩和することによって，血縁関係のないメスたちが共存し，ときには連合してオスたちに対抗することも可能になると考えられる。

同じ父系型の社会構造をもつチンパンジーでは，メス同士は疎遠な関係しか持

たず，発情していないメスは，自分の子どもとだけの母子パーティで遊動していることが多い。一方ボノボのメスたちは，非発情期でも集団の他のメンバーと一緒に遊動することが多い。集団の中核となる雌雄混成のパーティへの参加率は，互いに血縁関係にあるオスたちよりも，メスたちの方が高いくらいだ。ボノボのメスが他のメスといつも一緒にいることができるのは，性行動によってお互いの社会関係の調節し，本来なら血縁のない同士では難しい親和的な社会関係をもてるようになったからかもしれない。また，こうして親和的関係をもてるようになったボノボのメスたちは，オスに対しても連合して立ち向かい，オスからの様々なハラスメントを防いで暮らしやすい社会環境を作ることもできる。こうして，オスが絶対的に優位なチンパンジーに対して，メスが優位なボノボの社会ができてきたのかもしれない。

■ボノボのメスの発情の長期化

ボノボにおける同性間の性行動だけでなく，オスとメスとの交尾も，ボノボの社会構造の特徴と関係がありそうだ。

ボノボもチンパンジーも，ヒトと同じようにほぼ1ヶ月（ボノボで約35日，チンパンジーで37日）の排卵周期をもつ（図4）。排卵と排卵の真ん中あたりに月経があり，この周期に伴うホルモンレベルの変化などは，どちらの種もヒトとほとんど同じだ。

ボノボもチンパンジーも，メスは排卵日前2週間ほど性皮（ヒトでいうと小陰唇の部分）が丸く腫脹する。性皮はピンク色をしていて，個体差はあるものの腫長した状態で顔くらいの大きさがあるので，腫長した性皮は遠くからでもかなり目立つ。この性皮が腫脹している期間（最大性皮腫脹期と呼ぶ），メスはオスと交尾を行う。この期間の長さは，ボノボで約14日，チンパンジーで約11日と，ボノボの方が多少長いが大きな差はなく，いずれも排卵から排卵までの月経周期のうち3分の1の間発情をしていることになる。一方，精子や卵子の寿命がヒトと同じくらい（精子が約3日，卵子が約1日）だとすると，この最大腫脹期のうち排卵の起きる直前の3, 4日以外は，交尾しても受精しない時期だということになる。つまり，ボノボもチンパンジーも，妊娠可能な期間の1週間以上前から交尾をしていることになる。

これはおそらく，チンパンジーやボノボ特有の離合集散の社会構造と関係があるのだろう。雌雄がいつも行動をともにしているとは限らない彼らの社会では，オスがメスの発情に気づいて集まってくるにはある程度の日数が必要になる。排卵時に確実に交尾をしているようにするためには，メスはある程度先立って自分の発情をオスに知らせなくてはならない。つまり，妊娠が可能な期間よりかなり早くからおこる発情は，排卵日にできるだけ確実に妊娠するための宣伝の意味をもった発情なのだ。

このように1回の月経周期においては，ボノボとチンパンジーであまり差がないが，出産から出産までの期間でみると，はっきりとした違いが出てくる。

チンパンジーの場合，1回妊娠するとその後2周期発情するが，その後発情しなくなる。そして，生まれた子供が離乳するまで発情を再開しない。一方，ボノボのメスは，妊娠しても出産の直前1ヶ月くらいまで発情サイクルを継続し，また，出産後約1年で発情サイクルを再開する（図5）。ボノボの場合も，妊娠している間はもちろん排卵しないし，子どもが離乳するまでの期間も排卵が起きてない。つまり，ボノボのメスでは，妊娠してから子どもが離乳するまでの間，排卵していないにも関わらず，発情し交尾をする。

実際には排卵が起きていない，つまり，「妊娠に結びつかない」時期に発情することにより，ボノボのメスの生涯における発情期の長さはチンパンジーのメスの7倍近くになる（図5，オトナの期間を25年とすると，その27%の2464日）。ボノボでは，オスとメスの比率がもともと近いこともあり，集団内のオスに対する発情メスの数はそれほど小さくない。平均的なボノボ集団として，オスが10頭メスが10頭いるとすると，同時期にメスが3～4頭が発情している計算になる。複数のメスが同時に発情すると，オスにとって発情メスに対する競争率が低いだけでなく，高順位のオスが発情メスを独占することが難しくなる。そうすると，オスの順位による発情メスへのアクセスの違いがそれほどはっきりしなくなるだろう。

一方，チンパンジーのメスでは，生涯のかなりの時間を妊娠～子育てに費やし，発情しているのはほんのわずかな時間となる（図5，4.2%とすると約383日）。平均的なチンパンジーの集団としてマハレの例をとり，オスが10頭にメスが35頭いるとすると，同時期に発情しているメスは平均1.5頭ということになる。このわずかな数のメスとの交尾をめぐって，10頭のオトナのオスがしのぎを削るこ

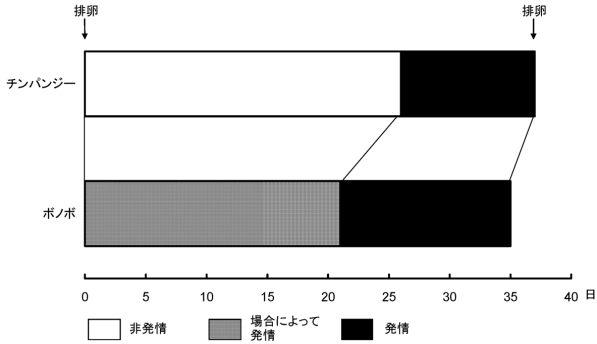

図 4　排卵から次の排卵まで（「性の進化・ヒトの進化」78 頁図 9 を改変）

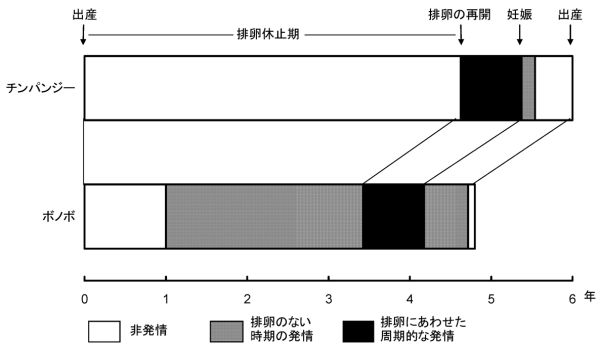

図 5　出産から次の出産まで（「性の進化・ヒトの進化」[4] 78 頁図 10 を改変）

とになる。その結果，高順位のオスほど優先的に交尾の機会を確保できるようになる。実際，タンザニアのゴンベ国立公園で生まれてきた子どもの DNA を調べて父親を調べた研究では，高順位のオスほど多くの子どもを残している [6]。

また，チンパンジーでは，発情というのは排卵を伴う発情サイクルに入っていることに限られるのに対し，ボノボでは，発情メスの大半は妊娠期・授乳期にある排卵を伴わないニセ発情をしているメスになる。つまりボノボのオスにとっては，苦労して発情メスを独占したとしても，得られる利益はかなり小さいことになる。ボノボのオスが順位にそれほどこだわりなく見えるのも，発情メスとの交尾を巡る競争にあまり意味がないからなのかもしれない。

こうした発情における違いは，オスとメスとの社会関係にも影響しているよう

だ。チンパンジーでは，オスがメスをめぐって順位を争い，時には高順位オスが発情メスを囲い込んでしまう。オスたちが命がけでメスをめぐって争う状況では，メス側の好みが入り込む余地はあまりなく，メスは基本的には高順位のオスを受け入れるしかない。高順位のオスの目を盗んで低順位のオスと交尾したり，低順位のオスと駆け落ちしたりといった行動も見られるが，いずれもメスにとって危険な行為である。

一方，ボノボでは，交尾の最終的な選択権はメスにある。順位に関係なく，多くのオスが自由にメスを交尾に誘えるとなると，メスは誘いかけてくるオスの中から気に入ったオスと交尾をすればよい。メスが応じなければ交尾は成り立たず，オスたちはメスに好まれるように努力するしかない。ボノボのメスたちが，オスたちに対して優位に行動できるのは，こういった事情による可能性が大きい。

■チンパンジーの過剰な交尾

多様な性行動を行い発情も長期化しているボノボに比べると，チンパンジーは一見地味にみえるかもしれない。だが，発情期の交尾に関しては，チンパンジーのメスの方がボノボのメスよりも積極的だ。生涯を通じた交尾頻度（発情期と非発情期をすべて含めたデータ）をみると，出産後の排卵休止期や妊娠中にも発情するボノボのメスの方が多くの交尾を行うが，発情期に限ってみると，チンパンジーのメスの方が高い頻度で交尾を行っている[4]。チンパンジーのメスは，いったん発情するとかなりの高頻度で交尾を行うのだ。

私が調査をしているウガンダ・カリンズ森林のチンパンジーM集団でも，メスの高頻度交尾が観察されている[3]。これまでの観察では，平均して1時間に2.9回も交尾をすることがわかっている。1日のうちに10頭以上のオスと50回以上交尾をすることもめずらしくない。これまで得られた平均的な値から控えめに見積もってみると（1頭のメスが1回の発情サイクルについて5日間活発な交尾をし，1日10時間の活動時間に1時間あたり2回の交尾をし，6回の発情サイクルで妊娠すると仮定），1回の妊娠のために600回の交尾を行っていることになる。

発情メスのいるパーティには次々とオスが集まってきて，大きなパーティになることが多い。高順位のオス数頭が発情メスを独占することもあるが，そうでないときには完全な乱婚状態になり，メスはパーティにいるオスと次々に交尾をす

る。交尾のあと，交尾をしたオスと毛づくろいを交わすこともあるが，毛づくろいもそこそこに，ペニスを勃起させている別のオスを探す。オスが接近してきてメスを交尾に誘うこともあるが，メスの方からオスに近づいていくことも少なくない。交尾を終えたオスは，他のオスの交尾を気にかけたり妨害したりすることもなく，ひたすら休んで回復を待つ。パーティにいるオスと一通り交尾し終わったメスも，簡単なベッドを作って休憩に入る。1時間ほど休んでオスたちがまた交尾できる状態に回復すると，あらたにまた一通りの交尾が始まる。こういうことを1日に何度も繰り返すと，上述のような高頻度の交尾になるのだ。

■メスの交尾頻度とオスの交尾戦略

R. ランガム[5]によれば，性皮最大腫脹期の最後の4日間に交尾頻度の変化があるという。彼は，この時期をPOP（Peri-Ovulatory Period）と呼んでいるが，上述のように，性皮最大腫脹期の最後に排卵があると考えられるから，この4日間が一番妊娠の可能性が高い時期ということになる。

交尾頻度の変化には，二つのパターンがあるという。第一のパターンは，POPに入ると交尾頻度がPOP前より下がるパターンである。このパターンは，きわだった高順位のオスがいる集団で見られる。妊娠の可能性の低い発情期前半には低順位のオスでも交尾ができるが，妊娠の可能性の高いPOPに入ると高順位のオスによる独占的な交尾が起きるのである。第二のパターンは，きわだった高順位のオスがいない場合で，POPに入ると非常に乱婚的な交尾が行われ，POP前よりも交尾頻度が上がるパターンである。

カリンズM集団の場合は，後者のパターンが当てはまるだろう。高順位オスによる独占的な交尾というのはほとんど見られず，非常に乱婚的な交尾が観察される。これは，集団に属するオスの数が20頭近くと多いことが原因だろう。オスの数が少ないと，高順位オスは他のオスを排除して発情メスを独占することができる。しかし，オスの数が多いと，いくら高順位のオスといえども他のオスすべてを排除しきることができない。実際，第一位のオスが発情メスを独占しようとしたとき，なんとか1時間くらいは独占できたが，他のオスたちが四方八方からやってくるのを排除しきれず結局乱婚状態になってしまったこともあった。独占状態が崩れて乱婚状態に入るときには，30分ほどの間に10頭ものオスが交尾

することもある。

同じようにオスの数の多いウガンダのンゴゴ集団では，複数の高順位オスが共同してメスを独占するのが観察されている[7]。2～3頭の高順位オスが連合して1頭の発情メスをガードし，独占的な交尾を行った。興味深いのは，ガードした高順位オスたちの間では，お互いの交尾をじゃませず，それぞれが同じような頻度で交尾を行ったことだ。1頭の高順位オスでは発情メスを独占することができない場合に，こうした複数オスが連合して独占すると考えられる。カリンズM集団で高順位のオスによる独占状態が見られるときも，こういったパターンになることが多い。上位2～3頭のオスが協力してメスを独占し，その2～3頭のオスはほぼ同等に交尾ができる。だが，こういった複数オスによる独占は長時間維持することが難しく，ちょっとしたチームワークの乱れから，乱婚状態に突入してしまうことも多い。

■なぜこれほど多数回の交尾を行うのか

チンパンジーのメスは，なぜこれほどまで多数回の交尾を行うのだろうか。この疑問に関してはさまざまな仮説が考えられてきた。ここでは，これまでに多くの霊長類種の研究をもとにして考えられてきた「受精の確率を増やす」「栄養物との交換」「子の養育を引き出す」「社会的地位の獲得」「子殺しへの対抗戦術」「優良遺伝子の選択」という六つの仮説について，最後に考察していきたい。

(1)「受精の確率を増やす」：子供の養育に時間がかかり，またオスと行動を共にしている間は採食上の不利益をうけるチンパンジーのメスでは，妊娠できる状態になったらできるだけ早く妊娠する必要があり，そのために多数回の交尾を行うという説である。だた，いくら受精の確率を増やすといっても，1日に数十回もの交尾を行う必要はないだろう。オスの精液にはプロスタグランジンなどの子宮を収縮させる作用のある物質も含まれているから，かえって流産の原因になったり，受精を妨げたりする可能性すらある。

(2)「栄養物との交換」：発情メスは交尾して肉など貴重な食物を分配してもらえる，という説である。発情メスの方が非発情メスよりも肉の分配はあるかもしれないが，そのために交尾の回数を増やすほど頻繁にオスからメスへの食物分配があるわけではない。

(3)「子の養育を引き出す」：交尾を通じて親しくなったオスに生まれてくる子供を守ってもらったり，育児期のメス自身を守ってもらったりするという説である。チンパンジーでは，オスが特定のメスを守るという行動はあまり見られず，子育てにも全く関与しないので，この説はあてはまらない。

(4)「社会的地位の獲得」：高順位のオスとの交尾によってメスの順位が上がるという仮説だが，チンパンジーではメス間の順位はあまりはっきりせず，交尾回数の多いほどそのメスの社会的地位が上がったという報告もない。

(5)「子殺しへの対抗戦術」：チンパンジーでは，オスがアカンボウを殺す例がこれまでに何例か報告されている。これは，集団に移入してきてまもないメスの生んだオスのアカンボウが殺されたケースがほとんどである。父系型の社会構造をもつチンパンジーにおいて，自分たちの集団のオスの子どもかどうかはっきりしないアカンボウを殺し，早くメスを発情させ，確実に自分たちの子どもを残そうという，オスの戦略だと考えられている。メスにとっては，子殺しがおきると，妊娠期間と授乳期間に投入したエネルギーが無駄になってしまう。なんとか子殺しを回避するためには，オスに「このアカンボウは自分の子どもかもしれない」と思わせることが必要だろう。集団内のすべてのオスにそう思ってもらうために，メスはなるべく多くの数の交尾を行うのかもしれない。

(6)「優良遺伝子の選択」：チンパンジーのオスの精巣はとりわけ大きいことが知られている。これは，精子間競争といって，メスの膣内に射精した精子が受精に至るまで競争をするため，なるべく多くの精子を早く生産できるように進化してきたためだと考えられている。メスとしては，できるだけ多くの集団内のオスと交尾をして，交尾のレベルでも受精のレベルでも，オス同士を競争させ，最終的に妊娠に至る確率の高いオスの遺伝子を手に入れた方が有利である。そのような形質が自分の息子に伝われば，自分の遺伝子を多く残せることになるからだ。

こうしてみると，チンパンジーのメスの多数回交尾の理由として，「子殺しへの対抗戦術」や「優良遺伝子の選択」というのがありえそうである。両者に共通していえるのは，メスはできるだけ多くのオスと交尾をした方がいいということである。

それでは，集団内のオス全員と交尾をするためには，メスは何回交尾をすればいいのだろうか。R. ランガム[5]のシミュレーションによれば，約 100 回ランダ

ムに交尾をすれば集団内のオスすべてと交尾できるらしい。それでも，実際の交尾回数は100回よりはるかに多いが，チンパンジーの集団では，個体が離合集散し何ヶ月も他の個体と離れて遊動する場合もあることを考えると，確実に全頭と交尾するためには数百回の交尾が必要なのかもしれない。

チンパンジーの多数回交尾については，もうひとつ大きな疑問が残る。そもそもそんなに多数回交尾をしていて，なぜ1回の発情期で妊娠しないのかという問題である。妊娠しにくいという形質は，自然選択では真っ先に淘汰される形質である。それにもかかわらず，チンパンジーのメスは多数回の交尾を行いながら妊娠までに平均して6回もの発情期を過ごしている。多数回の交尾をある程度の期間にわたって行うということに積極的な意味があり，そのために「妊娠しにくさ」も進化しているのだろうか。この点の解明は，今後の私の重要な研究テーマである。

[1] de Waal, F.B.M. (1997) The Forgotton Ape. University of California Press (フランス・ドゥ・ヴァール（2000）「ヒトに最も近い類人猿　ボノボ」，ティービーエス・ブリタニカ.)

[2] 加納隆至（1986）「最後の類人猿」，どうぶつ社.

[3] Hashimoto, C., Furuichi, T.（2006）Frequent copulations by females and high promiscuity in chimpanzees in the Kalinzu Forest, Uganda. In: Primates of Western Uganda (Newton-Fisher, N.E., Notman, H., Paterson, J.D. and Reynolds, V. eds.), Springer.

[4] 古市剛史（1999）「性の進化，ヒトの進化　類人猿ボノボの観察から」，朝日新聞社.

[5] Wrangham, R.（2002）The cost of sexual attraction: is there a trade-off in female *Pan* between sex appeal and received coercion? In: Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos (Boesch, C., Hohmann, G., and Marchant, L.F. eds.), Cambridge University Press.

[6] Constable, J.L., Ashley, M.V., Goodall, J., and Pusey, A.E.（2001）. Noninvasive paternity assignment in Gombe chimpanzees. *Molecular Ecology* 10: 1279-1300.

[7] Watts, D.P.（1998）Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale national Park, Uganda. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 44: 43-55.

［1：渡邊邦夫，2：MICHAEL A. HUFFMAN，3：橋本千絵］