

日本人類学会進化人類学分科会

## ニュースレター

2020/4

## 目次

|                                       |    |
|---------------------------------------|----|
| 次回シンポジウム無期延期のお知らせ                     | 2  |
| 2019 年度開催シンポジウム記録                     |    |
| 第 44 回シンポジウム「父系社会再考：ヒト亜科とクモザル亜科の比較研究」 | 3  |
| 石塚 真太郎（京都大学霊長類研究所）                    |    |
| 「アフリカ類人猿の地域個体群全体の中での血縁オスの分布」          | 5  |
| 戸田 和弥（京都大学霊長類研究所）                     |    |
| 「父系型社会におけるメス集団間移籍の至近的要因」              | 9  |
| 下岡 ゆき子（帝京科学大学生命環境学部自然環境学科）            |    |
| 「クモザル亜科における父系社会の多様性」                  | 13 |
| 諏訪 元（東京大学総合博物館）                       |    |
| 「ラミダスと、ヒトと類人猿の共通祖先像について改めて考えてみる」      | 20 |
| 古市 剛史（京都大学霊長類研究所）                     |    |
| 「何がヒト亜科とクモザル亜科の父系社会を進化させたのか」          | 24 |

## 次回シンポジウム無期延期のお知らせ

進化人類学分科会会員各位

進化人類学分科会では、例年、前期と後期に1回ずつ分科会シンポジウムを開催しており、2020年前期のシンポジウムとしては、5月9日開催予定として昨年末より下記のような内容で準備を進めてきました。

### 「狩猟採集から農耕へ～人類の生業形態の大変革期を辿る」

オーガナイザー: 國松 豊、丹野 研一(龍谷大学)

門脇 誠二(名古屋大学)

「西アジアの旧石器時代における狩猟採集行動の変化と旧人・新人交替劇」

丹野 研一(龍谷大学)

「遺跡出土植物からみた西アジアにおける農耕の開始」

本郷 一美(総合研究大学院大学)

「西アジアにおける定住村落の形成と家畜化」

板橋 悠(筑波大学)

「人骨の食性復元からみたヒトの適応戦略と農耕」

池谷 和信(国立民族学博物館)

「民族誌からみた栽培化・家畜化のはじまり」

ただ、皆様をご存知のとおりコロナ問題がいまだ終息せず、むしろ日を追って状況が悪化しています。諸外国に比べると日本はまだ持ちこたえている方かと思いますが、感染爆発が起きる可能性も取り沙汰されております。シンポジウムが開催できることを願っておりましたが、現在の状況を考慮しますと、分科会シンポジウム開催は無期延期とせざるをえないと判断いたしました。

シンポジウムの演者をお願いした方々には、皆様ご多忙のところ快く講演を引き受けていただき、準備を進めていただいていた。このような事態になり誠に残念かつ申し訳なく思っておりますが、ひとまず、この場を借りて御礼申し上げます。

コロナ問題のために分科会会員の皆様も教育や研究活動に大きな影響が出て大変な時期だと思いますが、ご自愛ください。1日も早くコロナ問題が終息し、正常な分科会活動を再開できる日が来ることを祈っております。

進化人類学分科会

代表幹事 國松 豊

## 「父系社会再考：ヒト亜科とクモザル亜科の比較研究」

2019 年 10 月 12 日(土) 佐賀大学本城キャンパス A 会場 教養教育 大講義室 (佐賀市)  
オーガナイザー：古市 剛史 (京都大学霊長類研究所)

石塚 真太郎 (京都大学霊長類研究所)

「アフリカ類人猿の地域個体群全体の中での血縁オスの分布」

戸田 和弥 (京都大学霊長類研究所)

「父系型社会におけるメス集団間移籍の至近的要因」

下岡 ゆき子 (帝京科学大学生命環境学部自然環境学科)

「クモザル亜科における父系社会の多様性」

諏訪 元 (東京大学総合博物館)

「ラミダスと、ヒトと類人猿の共通祖先像について改めて考えてみる」

古市 剛史 (京都大学霊長類研究所)

「何がヒト亜科とクモザル亜科の父系社会を進化させたのか」

(趣旨説明)

ヒトとの共通祖先であるアフリカ類人猿がいずれもヒトの狩猟採集民に多く見られる父系社会的傾向を示すことから、その進化についてさまざまな仮説が示されてきたが、未だ決定的な答えは得られていない。本シンポジウムでは、遺伝学、行動学の新しい研究も加え、また検討の対象をヒト亜科とクモザル亜科に広げるにより、父系社会の成立要因を再考す

オスによって継承される父系社会は、人類の祖先が形成していたとされる社会である (Seielstad et al., 1998; Oota et al., 2001)。父系型の社会構造を示す現生種は生物全体の中では珍しい。その中でヒト亜科のアフリカ類人猿においては、比較的多くの種で父系型の社会構造が観察されている。*Pan* 属のボノボとチンパンジーは、基本的にオスが生涯出自集団に留まり続ける父系集団を形成する (Nishida, 1979; Goodall, 1986; Kano, 1982)。一方 *Gorilla* 属では、オスが出自集団に留まり続ける場合に加え、出自集団を移出した後のオスが、出自集団の近くに集団を構え、地域個体群のレベルで父系性が維持される父系コミュニティの存在が示唆されている (Bradley et al., 2004; Forcina et al., 2019)。これらのアフリカ類人猿はヒトと系統的に近縁であり、尚且つ父系的要素を持つ社会を形成することから、人類の社会構造の原型を理解するためのモデルとして注目され、多くの研究がなされてきた。

オスが生涯出自集団に留まり続ける場合、同一集団内のオス間には血縁関係が生じると考えられる。反対に、異なる集団のオス間の血縁関係はなくなると予想される。このような集団内および隣接集団間の血縁構造を、霊長類で実証した研究はそれほど多くない。とりわけ「異なる集団のオス間に血縁関係がない」ということは、霊長類で隣接する複数の集団を対象とする事が難しかったことなどから、ほとんど実証されてこなかった。父系型社会を形成する人類の祖先は、地域個体群全体の中で、このような血縁構造を形成したのだろうか？

*Pan* 属の場合、集団内の子の父性は特定のオスに偏る傾向にある。*Pan* 属集団内の父子判定の結果、チンパンジーでは約 30%以上の子が、ボノボでは約 50%以上の子が、特定のオスによって残されることが示されている (Gerloff et al., 1999; Boesch et al., 2006; Inoue et al., 2008; Wroblewski et al., 2009;

Newton-Fisher et al., 2010; Surbeck et al., 2017; Ishizuka et al., 2018)。オスたちが出自集団に留まり、かつ父親を共有する傾向にあるとすると、各集団内のオスたちは血縁で結びつくと考えられる。一方で、*Pan* 属集団内で、他集団のオスの子はほとんど存在しない。上記の父子判定の研究で、他集団のオスの子だと断定できる事例が見つかったのはチンパンジーの 1 集団のみである (Boesch et al., 2006)。また、オスが出自集団に留まり続ける *Pan* 属において、例外的なオスの集団間移籍の事例はほとんど報告されていない。これらを踏まえると、*Pan* 属の社会において、オスによる集団間の遺伝的交流はほとんどないと考えられる。つまり、集団内のオスたちは血縁で結びつく一方で、異なる集団のオス間に血縁関係はほとんどないと考えられる (図 1)。

これまで主にオスが出自集団内に留まり続ける *Pan* 属に着目して論じてきたが、アフリカ類人猿のもう一属、ゴリラの場合はどうだろうか？オスが一頭、あるいは少数頭の集団を形成するゴリラの場合、子のほとんどは核オスであるシルバーバックによって残される (Bradley et al., 2005; Nsubuga et al., 2008; Inoue et al., 2013)。また、これまでの父子判定の研究では、集団外のオスの子は見つかっていない。これらからは、ゴリラでも複雄集団を形成する場合、集団内のオス同士には血縁関係が存在していることが示唆される。

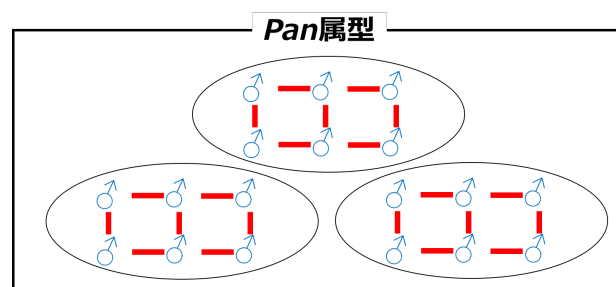


図 1

しかしながら、ゴリラは *Pan* 属とは異なり、オスが出自集団から移出し得る。先述したように、ゴリラたちは、血縁関係のあるオス同士が地域個体群内に留まり続ける「父系コミュニティ」を形成しているとすれば、オスの分散距離は比較的近距离であると予想される。ゴリラのオスは本当に近距离分散し、父系コミュニティを形成しているのだろうか？

2000年代中盤、ゴリラのオスの分散についての研究成果が発表された。2004年に発表されたニシローランドゴリラについての論文では、地域個体群の中のシルバーバックおよび単独オスの間には血縁関係が存在しているという結果が報告された (Bradley et al., 2004)。また、同時期にヒガシローランドゴリラにおいても似たような傾向が見られることが分かってきた (山極, 2006)。最近のニシゴリラの研究でも、オスが成熟後も出自集団に留まり続けることが報告されている (Forcian et al., 2019)。これらの研究は、ゴリラのオスが近距离分散し、父系コミュニティを形成していることを示唆するものである (図2)。

しかしながら 2000年代後半以降は、どちらかといえば、ゴリラのオスは長距離分散していることを示唆する研究結果が多い。2007年に Odzala-Kokoua 国立公園内6カ所で採取されたニシローランドゴリラのDNAを分析した結果では、オスはメスよりも長距離分散している可能性が示唆された (Douadi et al., 2007)。この研究を足がかりとし、Bwindi 国立公園のマウンテンゴリラ (Guschanski et al., 2008)、Moukalaba 国立公園のニシローランドゴリラ (Inoue et al., 2013)、Virunga のマウンテンゴリラ (Roy et

al. 2014) で、オスは少なくともメスよりは長距離分散していることが報告された。これらの研究結果は、父系コミュニティを形成していたわけではないことを示唆している (図3)。

現時点でゴリラのオスの分散が長距離型であるか、近距离型であるかを結論付けることはできない。また、興味深いことに、オスが父系コミュニティを形成することが示唆されている Mondaka や Odzala-Kokoua 国立公園のニシローランドゴリラでは、隣接し合う集団のシルバーバック同士は互いに寛容であり、集団間の敵対性が比較的低いことが報告されている (Forcian et al., 2019; Doran-Sheehy et al., 2004)。ゴリラの地域個体群のオスの血縁構造には、オスが例え移出しても地域個体群内に留まり続け、それぞれに繁殖集団を構える血縁オス同士が互いに寛容に共存し合う「父系コミュニティ型」と、オスがメスや食物を巡る血縁者間の競争を避けるために長距離分散し、結果として非血縁のオスが地域個体群内で競争し合う「非血縁者競合型」の二型があるのかもしれない。また、ゴリラのオスたちは父系集団型を形成し得ることも踏まえると、地域個体群の血縁構造は「*Pan* 属型」になっている可能性もある。おそらくゴリラのオスは、繁殖のチャンスやよく慣れた生息環境を離れるコストに応じ、出自集団内定住、近距离分散、長距離分散といった戦略を使い分けているのではないだろうか？これ等の多様なオスの戦略が様々な地域個体群の血縁構造を生み出しており、その中の一つの形態が父系コミュニティであると考えられる。

人類の祖先が父系社会を形成していたとすると、

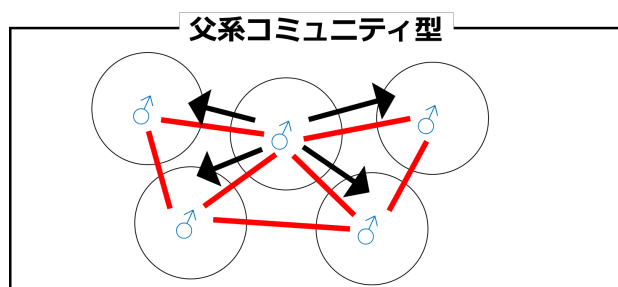


図2

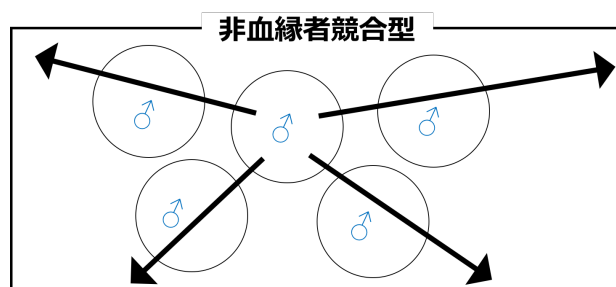


図3

その構造は *Pan* 属のように「父系集団」がベースになっていたのだろうか？あるいは、オスが近距離分散し、血縁オスが地域個体群の中に残り続ける「父系コミュニティ」がベースになっていたのだろうか？現時点で、問いに答えることはできない。しかしながら、現存するゴリラでも「父系集団」が形成され得ることを考えると、ヒト亜科の共通祖先の父系社会では、やはり「父系集団」が基本単位であったのではないだろうか？それが、*Gorilla* 属が分岐してから派生的に、オスが近距離分散することによる父系コミュニティや、オスによる長距離分散が現れるようになったのだと考えられる。今後は *Gorilla* 属の中で、定住あるいは分散といったオスの戦術を決定するような生態学的、社会学的環境要因が明らかになれば、ヒト亜科がなぜ父系社会を進化させたのかについて、理解が深まるだろう。

## 参考文献

- Seielstad MT, Minch E, Cavalli-Sforza LL. (1998) Genetic evidence for a higher female migration rate in humans. *Nature Genetics*, 20, 278-280.
- Oota H, Settheetham-Ishida W, Tiwawech D, Ishida T, Stoneking M. (2001) Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilineal versus patrilineal residence. *Nat. Genet.* 29, 20 - 21.
- Ishizuka S et al. (2018) Paternity and kin structure among neighbouring groups in wild bonobos at Wamba. *R. Soc. open sci.* 5:171006.
- Gerloff U, Hartung B, Fruth B, Hohmann G, Tautz D. (1999) Intracommunity relationships, dispersal pattern and paternity success in a wild living community of bonobos (*Pan paniscus*) determined from DNA analysis of faecal samples. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 1189-1195.
- Surbeck M, Langergraber KE, Fruth B, Vigilant L, Hohmann G. (2017) Male reproductive skew is higher in bonobos than chimpanzees. *Curr. Biol.* 27, R623-R641.
- Inoue E, Inoue-Murayama M, Vigilant L, Takenaka O, Nishida T. (2008) Relatedness in wild Chimpanzees: influence of paternity, male philopatry, and demographic factors. *Am. J. Phys. Anthropol.* 137, 256-262.
- Newton-Fisher NE, Thompson ME, Reynolds V, Boesch C, Vigilant L. (2010) Paternity and social rank in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) from the Budongo Forest, Uganda. *Am. J. Phys. Anthropol.* 142, 417-428.
- Boesch C, Kohou G, Néné H, Vigilant L. (2006) Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Tai Forest. *Am. J. Phys. Anthropol.* 130, 103-115.
- Wroblewski EE et al. (2009) Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Anim. Behav.* 77, 873-885.
- Bradley BJ, Robbins MM, Williamson EA, Steklis DH, Steklis NG, Eckhardt N, Boesch C, Vigilant L. (2005) Mountain gorilla tug-of-war: sil-verbacks have limited control over reproduction in multimale groups. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 102, 9418-9423.
- Nsubuga AM, Robbins MM, Boesch C, Vigilant L. (2008) Patterns of paternity and group fission in wild multimale mountain gorilla groups. *Am. J. Phys. Anthropol.* 135, 263-274.
- Bradley BJ, Doran-Sheehy DM, Lukas D, Boesch C, Vigilant L. (2004) Dispersed male networks in western gorillas. *Curr. Biol.* 14, 510-513.
- 山極寿一 (2006) 「DNA による地域変異と系統関係. ゴリラのフィールド遺伝学」『遺伝子の窓から見た動物たち-フィールドと実験室をつないだ』(村山美穂ほか編) 京都大学学術出版. 267-280 頁.
- Forcina G et al. (2019) From groups to communities in western lowland gorillas. *Proc. R. Soc. B* 286: 20182019.

- Inoue E et al. (2013) Male genetic structure and paternity in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). Am. J. Phys. Anthropol. 151, 583-588.
- Doaudi MS et al. (2007) Sex-biased dispersal in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). Mol. Ecol. 16, 2247-2259.
- Guschanski K, Caillaud D, Robbins MM, Vigilant L. (2008) Females shape the genetic structure of a gorilla population. Curr. Biol. 18, 1809-1814.
- Roy J, Gray M, Stoinski T, Robbins MM, Vigilant L. (2014) Fine-scale genetic structure analyses suggest further male than female dispersal in mountain gorillas. BMC Ecol. 14:21.
- Doran-Sheehy DM, Greer D, Mongo P, Schwindt D. (2004) Impact of ecological and social factors on ranging in western gorillas. Am. J. Primatol. 64, 207-222.



## 1. はじめに

ヒト亜科とクモザル亜科の“父系型社会”では、近親交配を回避するため、メスが生まれた集団を離れて他集団に移籍する (Strier, 1994)。ハレム型の繁殖形態を有するゴリラ種を除けば、メスは思春期に集団間に移籍し、初産後には定着した新集団で生涯を過ごす場合が多い。馴染みの地域や親元を離れることは、捕食リスクの上昇、採食効率の低下、社会的競争力の低下などの潜在的なコストを伴う (Isbell and van Vuren, 1996)。これらのコストは、新集団における社会関係、すなわち移入者に対する在住者の対応にも関連する (例: Dittus, 1986)。例えば、移入者が社会的に孤立するのであれば、捕食者に対する防衛力は低下し、食物資源の独占は困難になるだろう。父系型社会に暮らすメスたちは、いかに他集団へ移籍するのか。ここでは、ボノボメスがチンパンジーメスよりも早い年齢で移出する点を掘り下げ、移籍イベントに対するメスの戦略について考えたい。

## 2. 移出イベント

移出年齢は、ボノボメスが6~8歳であるのに対して、チンパンジーメスは11~13歳である (Sakamaki et al., 2015; Walker et al., 2018)。飼育下のボノボとチンパンジーの体重の加齢推移 (Leigh and Shea, 1996) を参照しても、ボノボメスはチンパンジーメスよりも小さいころに移出することが推察される。また、チンパンジーメスは移出前に性皮の腫脹を示すが (Nishida et al., 1990)、ボノボメスは未発達な性皮の状態で移出することが多い。いくつかの調査地から、チンパンジーメスが出自集団に残留する事例も報告されているが (Nakamura, 2015; Walker et al., 2018)、ワンバでは、ボノボメスが出自集団で繁殖を行った事例はない。メスの移籍に

関するこれらの相違点は、これまで十分に追及されていない。

## 3. メスの母親からの独立

生まれた集団からの移出には、母親からの独立が要求される (Colvin, 1986)。パン属の社会は、離合集散性を有しており、共に遊動する Party メンバーの構成が流動的に変化する。ワンバで調査を行い、ボノボメスの母親との Party Association の加齢変化を、オスと比較して分析した。移出の前段階、6~7歳で母親とのアソシエーションは減少し、オスとは異なる変化パターンが示された。チンパンジーメスでは、性皮腫脹を示すようになった後、9~12歳で母親との Association を減少させる (Pusey, 1990)。この違いは、ボノボメスがチンパンジーメスよりも早くに母親から離れて遊動し始めることを示唆する。また、Lui Kotale と Gombe の比較研究から、ボノボメスがチンパンジーメスよりも早い年齢で、母親との近接頻度を減少させることが報告されている (Lee et al., 2019)。さらに、Lee et al. (2019) は、ボノボメスとチンパンジーメスの離乳時期は同様の年齢であることを示している。離乳後、母親との社会関係の重要性は、ボノボメスでより早くに低下するのかもしれない。

## 4. 移入メスに対する在住者の対応

私は、一つのボノボ集団において、移出前のメス (移出前一年以内、N=5) と移入後のメス (移入後一年以内、N=4) のオトナ個体 (メス N=9、オス N=10) との社会関係を比較した。なお、移出前のメスにとってのオトナメスには母親個体を含む。

### 4.1. メスとの関係

メスの移入による集団サイズの増加は、集団内の

メス間競争を高めると考えられる (Watts, 1991)。ボノボとチンパンジーどちらも、メス間の攻撃交渉の頻度は、オス間に比べて非常に低い、階層的な順位をもつことが知られている。チンパンジーでは、在住メスが、移入メスに対して比較的高い攻撃性を示すことが報告されている (Kehalenberg et al., 2008a)。これは、採食場所のコンテスト競争として説明される。一方、ボノボメスは血縁によらない広い親和的關係がみられ (Moscovice et al., 2017)、在住メス (特に老齡メス) は移入メスに対して寛容である (Idani, 1991)。果実の大きな Patch Size や Terrestrial Herbaceous Vegetation の利用によって、ボノボメス間の食物競争は低く抑えられているのかもしれない (White and Wrangham, 1988)。ワンバで調査した結果、移出前のメスと移入後のメスの間で、被攻撃頻度、近接頻度、グルーミングの返報性指数は同程度であった。この結果は、新しい集団に移ったとしても、出自集団に居た時と同様にオトナメスに囲まれて集団生活を送れることを示唆する。スムーズな社会的統合は、移籍による不利益を軽減すると考えられる。

#### 4.2. オスとの関係

集団内のメスの数の増加はオスにとって有益になりうる (Watts, 1991)。チンパンジーでは、移入メスはほとんどの時間を在住オスと過ごし、在住メスの攻撃に対する在住オスの保護を得ることが報告されている (Kahlenberg et al., 2008b)。移入メスは性皮の腫脹を示すことで、他集団のオスに受け入れられるのかもしれない (Sexual Passport 仮説: Nishida, 1979)。一方、ワンバでの調査結果では、移入後のメスは移出前のメスよりも、オスから攻撃を受ける頻度が高かった。しかし、オスの攻撃は時に遊びとしていなされ (Sakamaki et al., 2015)、攻撃したオスが他の先輩メスに追い出される場面もみられた (Tokuyama and Furuichi, 2016)。また、移入直後のメスの性皮は未発達であったが、時間の経過とともに肥大化し、オスとの交尾頻度も増加した (Tokuyama and Furuichi, 2016)。メスが集団の中

心的な役割を担うボノボでは、メスの移入時にオトナオスに対して性的受容性を提示する必要はないようである。

#### 5. おわりに

同じ“父系型社会”でも種特異的な社会構造によって、メスの移籍プロセスは多様である。ボノボメスの血縁関係によらない親和性や協調性は、未熟なメスが集団生活の利益を失うことなく他集団へ移籍することを助けるかもしれない。移出にかかるコストが小さくなることで、移出に適した発達の閾値も低下する可能性が考えられる。一方、チンパンジーの移入メスは、見知らぬ土地で在住メスとの競争に直面するので、オスを惹きつけられるくらい性的に成熟しなければ、移籍先での立場がないようである。また、Gombe から、移籍したメスが残留したメスよりも繁殖が遅れることが報告され、メスの栄養状態の低下や社会的ストレスといった移籍によるコストが示唆されている (Walker et al., 2018)。

しかし、ボノボメスの早く出自集団を離れることにどのような利点があるのだろうか。考えられる説明の一つは、性成熟 (受胎可能) までに新しい集団で社会的な安定化を図ることで、妊娠や授乳といった初産にかかるエネルギーコストに備えるという戦略である (Strier and Ziegler, 2000)。この場合、早く新集団に定着したメスほど、初産年齢が早くなることが予想される。もう一つは、出自集団の移出から性成熟までの期間を延ばすことで、より環境の良い集団に移籍する機会を増やす、あるいはより遠方にまで分散するという戦略である。これを検証するには、長期的かつ広域の調査から、メスの集団選択の研究が必要になる。

ここでは、移入メスと在住者との社会関係の種差に焦点を当て、ボノボとチンパンジーメスの移籍プロセスの違いを考察した。しかし、両種から得られているサンプルは少なく、集団の構成や生態学的な要因は考慮されていない。ヒト亜科とクモザル亜科の長期調査地から、移籍前後のメスに関するさらなる情報が得られることを期待する。

## 参考文献

- Colvin JD (1986) Proximate causes of male emigration at puberty in rhesus macaques. In: Rawlins RG, Kessler MJ (Eds.), *The Cayo Santiago Macaques: History, Behavior and Biology* (pp. 131-157). Albany: State University of New York Press.
- Dittus WPJ (1986) Sex differences in fitness following a group take-over among toque macaques: testing models of social evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19, 257-266.
- Idani G (1991) Social relationships between immigrant and resident bonobo (*Pan paniscus*) females at Wamba. *Folia Primatologica* 57: 83-95.
- Isbell LA, van Vuren D (1996) Differential costs of locational and social dispersal and their consequences for female group-living primates. *Behaviour* 133: 1-36.
- Kahlenberg SM, Emery Thompson M, Wrangham RW (2008a) Female competition over core areas in Pan troglodytes schweinfurthii, Kibale National Park, Uganda. (2008a) *International Journal of Primatology* 29: 931-947.
- Kahlenberg SM, Emery Thompson M, Muller MN, Wrangham RW (2008b) Immigration costs for female chimpanzees and male protection as an immigrant counterstrategy to intrasexual aggression. *Animal Behaviour* 76: 1497-1509.
- Lee SM, Murray CM, Lonsdorf EV, Fruth B, Stanton MA, Nichols J, Hohmann G (2019) Wild bonobo and chimpanzee females exhibit broadly similar patterns of behavioral maturation but some evidence for divergence. *American Journal of Physical Anthropology* (Online First) 171:100-109.
- Leigh SR, Shea BT (1996) Ontogeny of body size variation in African apes. *American Journal of Physical Anthropology* 99: 43-65.
- Moscovice LR, Douglas PH, Martinez-Inigo L, Surbeck M, Vigilant L, Hohmann G (2017) Stable and fluctuating social preferences and implications for cooperation among female bonobos at LuiKotale, Salonga National Park, DRC. *American Journal of Physical Anthropology* 163: 158-172.
- Nakamura M (2015) Demography of the M group. In: Nakamura M, Hosaka K, Itoh N, Zamma K. (Eds.), *Mahele Chimpanzees 50 Years of Research* (pp. 82-93). Cambridge: Cambridge University Press.
- Nishida T, Takasaki H, Takahata Y (1990) Demography and reproductive profiles. In: Nishida T (Ed.), *The chimpanzees of the Mahale mountains-sexual and life history strategies* (pp. 63-97). University of Tokyo Press: Tokyo.
- Pusey AE. (1990) Behavioural changes at adolescence in chimpanzees. *Behaviour* 115: 203-246.
- Pusey AE (1990) Behavioural changes at adolescence in chimpanzees. *Behaviour* 115: 203-246.
- Sakamaki T, Behncke I, Laporte M, Mulavwa M, Ryu H, Takemoto H, Tokuyama N, Yamamoto S, Furuichi T (2015) Intergroup transfer of females and social relationships between immigrants and residents in bonobos (*Pan paniscus*) societies. In: Furuichi T, Yamagiwa J, Aureli F (Eds.), *Dispersing Primate Females: Life History and Social Strategies in Male-philopatric Species* (pp. 127-164). Tokyo: Springer.
- Strier KB (1994) Myth of the typical primate. *Yearbook of Physical Anthropology* 37: 233-271.
- Strier KB, Possamai CB, Mendes S (2015) Dispersal patterns of female Northern muriquis: Im-

- plications for social dynamics, life history, and conservation. In: Furuichi T, Yamagiwa J, Aureli F (Eds.), *Dispersing Primate Females: Life History and Social Strategies in Male-philopatric Species* (pp. 3-22), Tokyo: Springer.
- Strier KB, Ziegler TE (2000) Lack of pubertal influences on female dispersal in muriqui monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *Animal Behaviour* 59, 849-860.
- Tokuyama N, Furuichi T (2016) Do friends help each other? Patterns of female coalition formation in wild bonobos at Wamba. *Animal Behavior* 119: 27-35.
- Walker KK, Walker CS, Goodall J, Pusey AE (2018) Maturation is prolonged and variable in female chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 114: 131-140.
- Watts DP (1991) Harassment of immigrant female mountain gorillas by resident females. *Ecology* 89: 135-153.
- White FJ, Wrangham RW (1988) Feeding competition and patch size in the chimpanzee species *Pan paniscus* and *Pan troglodytes*. *Behavior* 105: 148-164.

下岡 ゆき子

帝京科学大学生命環境学部自然環境学科

#### クモザル亜科の4属

クモザル亜科は新世界ザルとしては最も大型のサルで、ホエザル属9種、ウーリーモンキー属5種、クモザル属4種、ムリキ属2種を含む。ホエザル属はメキシコからアルゼンチン北部にかけて、熱帯雨林から乾燥した落葉林まで最も広範に分布している。クモザル属もメキシコからボリビア北部にかけて、メキシコの熱帯雨林から落葉林まで比較的広く分布している。一方でウーリーモンキー属はアマゾンからオリノコ水系の湿潤な常緑熱帯林にのみ分布し、ムリキ属はブラジルの大西洋森林の限定された、いくつかの孤立林にしか分布していない（図1）。

クモザル亜科の興味深い点は、その社会構造の大型類人猿との類似点にある。Strier (1994)は父系の社会が見られるのが、類人猿とクモザル亜科に限られることを指摘した。他にも離合集散型の社会構造がチンパンジーとボノボ、クモザルとムリキにおいて見られるなど共通点は多い。一方で、父系ではないホエザルもクモザル亜科に含まれることから、父系社会の進化の過程を探る上で、実に興味深いグループであると言える。そこで本発表においては、クモザル亜科の社会構造の多様性に注目し、大型類人猿との比較を行った。

クモザル亜科の系統関係については形態的にも分子生物学的にもホエザルが先に分岐し、そこから他の3属が分岐したと考えられてきた（形態：Ford, 1992; 分子：Collins, 2000, Schneider 2000, 2001）。クモザルとムリキはセミブラキエーションという移動様式と離合集散する社会様式が共通しており、移動様式に伴って長い把握力のある尾、長い手指と退化した親指といった形態的特徴や採食する際の姿勢や動きといった行動的特徴にも類似点が見られることから、姉妹群である可能性が高いことが指摘され

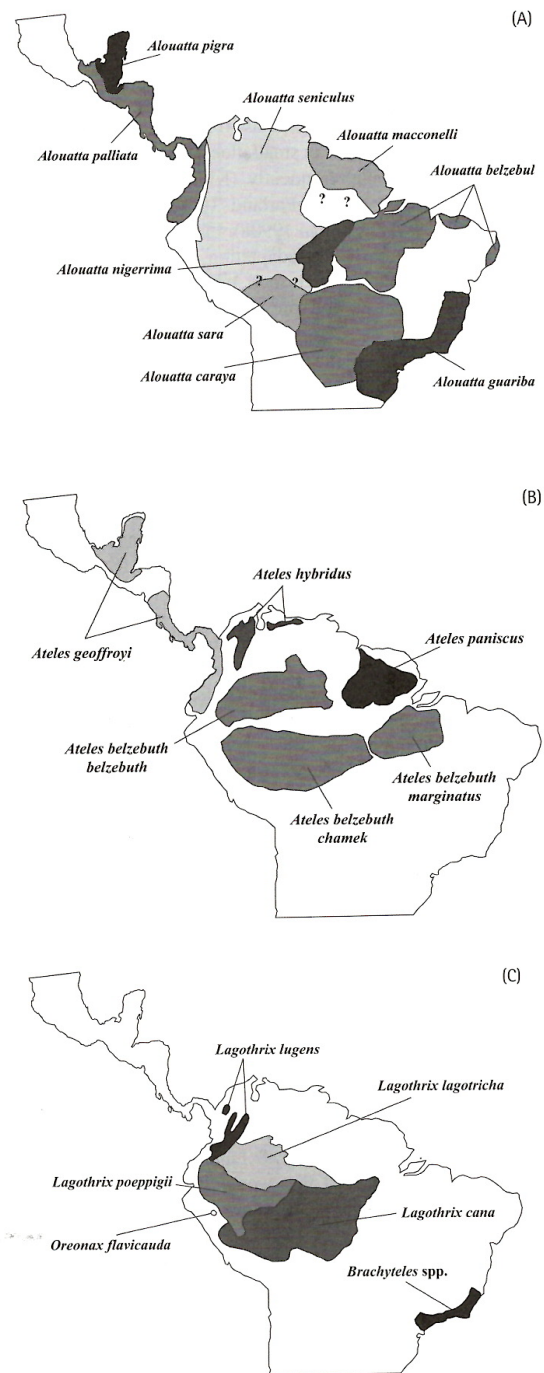


図1. クモザル亜科の分布域 (Di Fiore and Campbell, 2007 より抜粋)



てきた (Rosenberger and Strier, 1989)。しかしながら最近の分子生物学的研究からは、ムリキとウーリーモンキーが姉妹群であると指摘され、この考えが主流となっている (図 2, Hartwig, 2005)。

#### 父系と双系

4 属の社会構造の概略を比較すると、クモザル、ウーリーモンキー、ムリキのいずれも父系の複雄複雌群、離合集散あるいは群れが広がりやすいといった特徴があるのに対し、ホエザルのみが双系の単雄複雌群、あるいは複雄複雌群でコンパクトにまとまった群れを作る (表 1)。系統樹と合わせて考えると、ホエザルと分岐した後に父系が獲得され、父系社会の起源には双系社会があることが見て取れる。それでは双系の社会とはどのようなものなのだろうか。

ホエザル属は種によって社会構造に大きな多様性が見られ、マントホエザルは 10~30 頭からなる複雄複雌群を作るのに対し、アカホエザルを含む多くの種ではオスが 1~2 頭しかいない 4~10 頭程度の単雄複雌群を作る。アカホエザルではオスもメスも群れを移出する双系の社会を持つことが知られている。伊沢 (2014) はコロンビア・マカレナにおいてアカホエザル 1 群を 13 年間観察し、オスの移出入と群れの乗っ取りを多数観察した。産まれたアカンボウ 20 頭のうち、10 頭が乗っ取りオスによる子殺しによって死亡した。病死もせずに生き残ったオスの子は、どの個体も 5~6 歳で群れを出た。一方、メスの子では、群れから移出した個体が 1 例、産まれた群れに残留してそのまま出産した個体も 1 例、観察された。これにより、両性とも出自群から移出するが、群れの継承性としては母系であると言える。一方、Pope (2000) はベネズエラのサバンナ 3 ヶ所において、アカホエザル 51 群の多くの個体の耳にタグを装着して 5 年間モニターし、メスの 73% が 2.5 歳から 4 歳で移出し、27% が群れに残留したことを明らかにした。移出したメスは他群に移入することはなく、ハナレオスと新たな群れを作った。オスは移出すると他の群れを乗っ取るため、比較的近隣でも移入先が見つかるのに対し、メスはハナレオスが見つかるま

で長距離移動せねばならないため、メスの方が移籍までの移動距離が長いことが明らかとなった。つまり父系の特徴であるメスの分散は、アカホエザルにおいて既に見られるわけである。また、メスは生息密度が低い場合には出自群に留まるが、生息密度が高く採食競争が強い条件下では移出しやすく、生態的制約がメスの分散を引き起こす直接的な原因となっているようだ。日本では群れの継承性 (双系、父系、母系) の観点から議論されることが多いが、海外ではどちらの性が分散するか、つまり female dispersal か male dispersal かで議論されることが多くなっている。クモザル亜科において、female dispersal の傾向は広く見られ、ホエザル属を除く 3 属では male dispersal が見られなくなったと捉えることができるだろう。

#### クモザル亜科内の比較

食性は、ホエザルとムリキは葉食傾向が強く、クモザルとウーリーモンキーは果実食である (表 1)。ただしムリキに関しては、大西洋森林の生息地が大幅に減少し、現在はわずかに残された狭小な地域にのみ生息しており、その地域の果実の現存量が少ないために葉食に頼っているが、本来の生息地においてはより果実食傾向が強かったであろうという考えもある (西邨、私信)。食性は群れ内での個体の分布に大きな影響を及ぼしており、クモザルとムリキは離合集散する (Symington, 1997, 1998; Strier, 1989; Coles et al., 2012)。ウーリーモンキーは離合集散はしないものの、季節的に個体間距離をかなり広げ、群れの広がりを大きくすることで、まとまりつつも

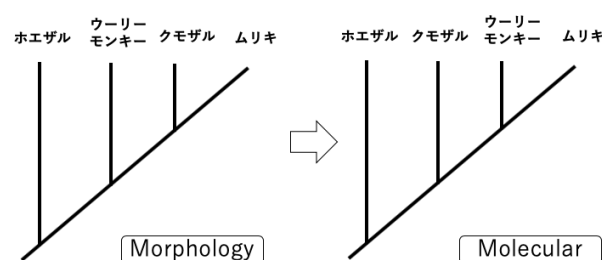


図 2. クモザル亜科の系統関係 (Hartwig, 2005 改)

採食競合を避けている(西邨, 私信)。つまり、メス同士が凝集しない性質はホエザル属を除く3属において共通のものと考えられる

一方、個体間の社会関係についてはこれら3属間で実に多様である。クモザルとムリキでは群れのオス同士に強い同盟関係が見られ、行動域の周縁部をパトロールしたり隣接群の行動域に侵入し、隣接群のオスに対して極めて攻撃的であるのに対し(Campbell, 2005; Shimooka, 2005; Aureli, 2006)、ウーリーモンキーではオス間の協力関係は弱く、隣接群のオスに対しても寛容で、行動域の重複も非常に大きい(60-100%)(Nishimura, 1990, 1990a, Stevenson et al., 1994)。群れが広がったまま移動している際に、隣接群と一部混ざったようになることすらあるという。群内のオス間関係は、クモザルとウーリーモンキーでは全体として寛容だが、地域によって順位関係が見られる地域とほとんど見られない地域があるのに対し、(Symington,

1990; Fedigan and Baxter, 1984; Nishimura, 1990a, 1994; DiFiore, 1997)、ムリキでは平等的である(Strier 1992a)。メス間関係は、クモザルとムリキではオス同士に比べてはるかに親和的交渉が少ないが、クモザルとウーリーモンキーでは弱い順位関係はある(個体が集まらないため顕著となる場面が少ない)のに対し(Campbell, 2003; Nishimura, 1994)、ムリキでは平等的である(Strier, 1990, 1992b)。群れのメスから移入メスに対しては、クモザルとムリキでは攻撃的だが、ウーリーモンキーでは無関心という大きな違いがある(Shimooka, 2015; Printes and Strier, 1999; Nishimura, 1994)。オスメス関係は、クモザルとウーリーモンキーではオスの方がメスより優位であるが(Fedigan and Baxter, 1984; Campbell, 2003)、ムリキでは特に優位性は見られない(Strier, 1994a)。交尾においては、クモザルの発情メスはオスとコンソートシップを形成し、他個体と長時間に渡って離れて交尾するが(Symington,

表1. クモザル亜科4属の比較

|         | ホエザル属                                                                                                                            | クモザル属                                                                         | ウーリーモンキー属                                                                               | ムリキ属                                      |
|---------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|
| 種数      | 6種                                                                                                                               | 4種                                                                            | 5種                                                                                      | 2種                                        |
| 群れの構成   | 単雄複雌/複雄複雌                                                                                                                        | 複雄複雌                                                                          | 複雄複雌                                                                                    | 複雄複雌                                      |
| 群れの継承性  | 母系よりの双系                                                                                                                          | 父系                                                                            | 父系                                                                                      | 父系                                        |
| 移動する性   | オス・メス                                                                                                                            | オス                                                                            | オス                                                                                      | オス                                        |
| 群れのまとまり | 凝集                                                                                                                               | 離合集散                                                                          | 広がったまとまり                                                                                | 凝集・離合集散                                   |
| 食性      | 葉 (13-57%)<br>果実 (25-59%)                                                                                                        | 熟果 (71-80%)<br>葉(8-13%)                                                       | 熟果 (53-77%)<br>葉(7-13%)                                                                 | 葉 (51-67%)<br>果実 (21-27%)                 |
| 引用文献    | Milton, 1982; Izawa and Nishimura 1988;<br>Rumiz 1990;<br>Bonvicino, 1989;<br>Chapman, 1987;<br>1988; Julliot and Sabatier, 1993 | Shimooka et al. 2008; Suarez, 2003; Chapman et al. 1995; van Roosmalen, 1985, | Nishimura, 1990a; Izawa and Nishimura, 1988; Di Fiore, 1997; Stevenson 2002; Soini 1990 | Strier 1991a; Milton, 1984; Strier, 1991b |

1987; Campbell, 2000, 2006)、ウーリーモンキーとムリキは他個体の前で交尾をし、オスも他のオスの交尾に対して寛容である (Nishimura, 1994; Difiore and Fleischer, 2005; Strier, 1993, 1994a)。子殺し、オスからメスへの攻撃が見られるのもクモザルだけである (Shimooka et al., 2008; Gibson et al., 2008; Alvarez, 2015)。

クモザル亜科において、ホエザルが分岐した後、残る3属の共通祖先において果実食性と大型化、オスが出自群にとどまる性質を獲得したと考えられる。ヤシという油分の多い食物を消化できるクモザルは、湿潤な森林から落葉林まで分布を広げ、果実食によって分散しがちなメスをオスが共同防衛するようになったのではないだろうか。ウーリーモンキーとムリキの共通祖先は高い寛容性を獲得し、ウーリーモンキーは湿潤で食物の豊かな森林に残り、ムリキは大西洋森林へ進出して、独自の寛容な社会性を持つようになった可能性が考えられる。

#### 大型類人猿とクモザル亜科の類似

これら4属をアフリカ大型類人猿と比較すると、ホエザルとゴリラ、クモザルとチンパンジー、ムリキとボノボとの間に類似を見ることができる。ホエザル属の一部とゴリラはいずれも葉食性が強く、両性が移籍し、単雄複雌群を作り、メスを巡るオスの高い競合が見られる。クモザルとチンパンジーはいずれも熟果を好み、メスの分散、離合集散性、オス間の強い同盟、子殺し、隣接群との敵対的関係とオスによるパトロール、発情メスとオスのコンソートといった共通点が見られる。ムリキとボノボでは、葉食と果実食、メスの分散、比較的集まりの良い離合集散、高い寛容性、平等主義、といった共通点が見られる。また、ムリキとボノボには、至近距離内に多くの個体が凝集する場面が見られるのも共通している。類人猿とクモザル亜科の類似については Di Fiore and Campbell (2008) も指摘しているが、直接的な比較が行われているのはチンパンジーとクモザルを比較した Chapman et al. (1995) のみである。ゴリラ属とホエザル属は種によっても社会構造が異

なり、比較は容易ではないが、ムリキ属とボノボはいずれも狭い生息域に閉じ込められた中で独自の進化を遂げており、これら2属の比較は非常に興味深い。アフリカと南米で独自に起きた父系社会の進化について今後の研究が望まれる。

#### 参考文献

- Aureli, F., Schaffner, C. M., Verpooten, J., Slater, K., & Ramos - Fernandez, G. (2006) Raiding parties of male spider monkeys: insights into human warfare? *American Journal of Physical Anthropology*, 131(4), 486-497.
- Alvarez, S., Di Fiore, A., Champion, J., Pavelka, M. S., Páez, J., & Link, A. (2015) Male-directed infanticide in spider monkeys (*Ateles* spp.). *Primates*, 56(2), 173-181.
- Bonvicino, C. R. (1989) Ecologia e comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na mata atlântica. *Rev Nordest Biol*, 6, 149-179.
- Campbell, C. J. (2003) Female-directed aggression in free-ranging *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology*, 24(2), 223-237.
- Campbell, C. J., Aureli, F., Chapman, C. A., Ramos-Fernández, G., Matthews, K., Russo, S. E., Suarez, S. & Vick, L. (2005) Terrestrial behavior of *Ateles* spp. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1039-1051.
- Chapman, C. (1987) Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatologica*, 49(2), 90-105.
- Chapman, C. (1988) Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates*, 29(2), 177-194.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., & Wrangham, R. W. (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1), 59-70.



- Collins, A. C., & Dubach, J. M. (2000) Phylogenetic relationships of spider monkeys (*Ateles*) based on mitochondrial DNA variation. *International Journal of Primatology*, 21(3), 381-420.
- Coles, R. C., Lee, P. C., & Talebi, M. (2012) Fission-fusion dynamics in southern muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in continuous brazilian atlantic forest. *International Journal of Primatology*, 33(1), 93-114.
- Di Fiore A, (1997) Ecology and behavior of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*, Atelinae) in eastern Ecuador. PhD. Thesis. University of California, Davis.
- Di Fiore, A. & Campbell, C. (2008) The Atelines. Variation in Ecology, Behavior, and Social Organization. *Primates in perspective*. Oxford University Press, New York, 157-185.
- Di Fiore, A., & Fleischer, R. C. (2005) Social behavior, reproductive strategies, and population genetic structure of *Lagothrix poeppigii*. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1137-1173.
- Fedigan, L. M., & Baxter, M. J. (1984) Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, 25(3), 279-294.
- Ford, S. M., & Davis, L. C. (1992) Systematics and body size: implications for feeding adaptations in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 88(4), 415-468.
- Gibson, K. N., Vick, L. G., Palma, A. C., Carrasco, F. M., Taub, D., & Ramos - Fernández, G. (2008) Intra - community infanticide and forced copulation in spider monkeys: a multi - site comparison between Cocha Cashu, Peru and Punta Laguna, Mexico. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 70(5), 485-489.
- Hartwig, W. (2005) Implications of molecular and morphological data for understanding ateline phylogeny. *International Journal of Primatology*, 26(5), 999-1015.
- 伊沢紘生. (2014) 新世界ザル: アマゾンの熱帯雨林に野生の生きざまを追う. 東京大学出版会.
- Izawa, K & Nishimura, A. (1988) Primate fauna at the study site, La Macarena, Colombia. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia* 1:5-11.
- Julliot, C., & Sabatier, D. (1993) Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*, 14(4), 527-550.
- Milton, K. (1982) Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population. *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 273-289.
- Milton, K. (1984) Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). *International Journal of Primatology*, 5(5), 491-514.
- Nishimura, A. (1990a) A sociological and behavioral study of woolly monkeys, *Lagothrix lagotricha*, in the Upper Amazon. *Sci Engineer Rev Doshisha Univ*, 31, 87-121.
- Nishimura, A. (1990b) Mating behavior of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at La Macarena, Colombia (II): Mating relationships. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 3, 7-12.
- Nishimura, A. (1994) Social interaction patterns of woolly monkeys, *Lagothrix lagotricha*: a comparison among the atelines. *Sci Eng Rev Doshisha Univ*, 35, 235-254.
- Pope, T. R. (2000) Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coa-

- litions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 48(4), 253-267.
- Printes, R. C., & Strier, K. B. (1999) Behavioral correlates of dispersal in female muriquis (*Brachyteles arachnoides*). International Journal of Primatology, 20(6), 941-960.
- Rosenberger, A. L., & Strier, K. B. (1989) Adaptive radiation of the ateline primates. Journal of Human Evolution, 18(7), 717-750.
- Rumiz, D. I. (1990) *Alouatta caraya*: population density and demography in northern Argentina. American Journal of Primatology, 21(4), 279-294.
- Schneider, H. (2000) The current status of the New World monkey phylogeny. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 72(2), 165-172.
- Schneider, H., Canavez, F. C., Sampaio, I., Moreira, M. Â. M., Tagliaro, C. H., & Seuánez, H. N. (2001) Can molecular data place each neotropical monkey in its own branch?. Chromosoma, 109(8), 515-523.
- Shimooka, Y. (2005) Sexual differences in ranging of *Ateles belzebuth belzebuth* at La Macarena, Colombia. International Journal of Primatology, 26(2), 385-406.
- Shimooka, Yukiko, et al. (2008) "12 Demography and group composition of *Ateles*." Spider monkeys: Behavior, ecology and evolution of the genus *Ateles* 55: 329.
- Shimooka, Y. (2015) Association networks and life history of female spider monkeys. In Dispersing Primate Females (pp. 23-43). Springer, Tokyo.
- Soini, P. (1990) Ecología y dinámica poblacional del "choro" (*Lagothrix lagothricha*, Primates) en río Pacaya, Perú. La primatología en Perú: investigaciones primatólogicas (1973-1985) Proyecto Peruano de Primatología, Lima. pp. 382-395.
- Stevenson, P. R., Quinones, M. J., & Ahumada, J. A. (1994) Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia. American Journal of Primatology, 32(2), 123-140.
- Stevenson, P. R. (2004) Frugivory and seed dispersal by woolly monkeys at Tinigua National Park, Colombia. PhD Thesis, State University of New York, Stony Brook.
- Strier, K. B. (1989) Effects of patch size on feeding associations in muriquis (*Brachyteles arachnoides*). Folia primatologica, 52(1-2), 70-77.
- Strier, K. B. (1991a) Demography and conservation of an endangered primate, *Brachyteles arachnoides*. Conservation Biology, 5(2), 214-218.
- Strier K.B. (1991b) Diet in one group of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). Am J Primatol 23:113-126.
- Strier, K. B. (1992a) Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. American Journal of Physical Anthropology, 88(4), 515-524.
- Strier KB. (1992b) Causes and consequences of nonaggression in the wooly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). In: Silvenberg J, Gray P, editors. Aggression and Peacefulness in Humans and Other Primates. New York: Oxford University Press, New York. p 100-116.
- Strier, K. B., Mendes, F. D., Rímoli, J., & Rímoli, A. O. (1993) Demography and social structure of one group of muriquis (*Brachyteles arachnoides*). International Journal of Primatology, 14(4), 513-526.
- Strier, K. B. (1994) Myth of the typical primate. American Journal of Physical Anthropology,

- 37(S19), 233–271.
- Suarez, S. A. (2003) Spatio-temporal foraging skills of white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) in the Yasuni National Park, Ecuador. Doctoral Thesis, State University of New York at Stony Brook.
- Suarez, S. A. (2014) Ecological factors predictive of wild spider monkey (*Ateles belzebuth*) foraging decisions in Yasuni, Ecuador. *American journal of primatology*, 76(12), 1185–1195.
- Symington, M. M. (1987) Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys: when daughters disperse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20(6), 421–425.
- Symington, M. M. (1988) Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus Chamek*). *Behaviour*, 105(1), 117–132.
- Symington, M. M. (1988) Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology*, 15(1), 45–67.
- van Roosmalen, M. G. (1985) Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey [*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758] in Surinam. *Acta Amazonica*, 15, 7–238.

ヒトと類人猿の共通祖先像は依然と良く分かっていない。本論考では、その一側面について考えるにあたり、何故クモザル類が興味深いか簡単に述べてみたい。

従来から一部の研究者は、懸垂運動とナックル歩行への形態的特殊化を示す現生のアフリカ類人猿に近い祖先像を描いてきた（例えば Pilbeam and Lieberman, 2017）。ここで「懸垂運動への特殊化を示す」との意味は、腕わたり行動を頻繁に取ることではなく、成長期を含め、腕を上方に伸ばした状態で荷重する木登り行動や懸垂（ぶら下がり）行動が生存に重要な要素であり、その為に進化したと思われる形態特徴を持つとの意味である。そして、ゴリラとチンパンジーは共に該当する特徴を持つため、人類との共通祖先もまたそうした「体幹直立型」（orthograde）かつ「懸垂型」（suspensory）の類人猿だったに違いないとの考え方である。ただ、そうならば人類の系統では、現生類人猿に見られる特殊化が二次的に消失したことになる。また、よくよく見ると、ゴリラはチンパンジーとは異なり、アロメトリーでは説明できない特徴をそれなりに持っており、それぞれが独自に類似するに至った可能性も否定できない。

我々は、2009 年のサイエンス誌掲載のラミダスに関する一連の論文発表以来、現生アフリカ類人猿型の祖先仮説を否定する立場を取ってきた（White et al., 2015 に要約）。その理由は、ラミダスは、懸垂運動などに関連する現生類人猿の特徴を必ずしも持たないからである。サイエンス誌の一連の論文ではむしろ、四肢骨形態に見られる四足型真猿類との機能的類似を数多く指摘し、チンパンジーよりもラミダスのほうが祖先状態を示しているだろうと論じている。この見解は、その後一部の研究者に、我々が「四足歩行型」の共通祖先を提案したと誤解された

ようである。しかし、「懸垂型」特徴を一部示さないからといって、四足型の真猿類と全体的に類似している訳ではない。ラミダスから見た祖先像は、決して「四足歩行型」ではないのである。

旧世界ザル、多くの新世界ザル、あるいはプロコンスルのような四足型の化石類人猿は、体幹をおおよそ水平にして前肢に荷重するための体構造、いわゆる「体幹水平型」のボディプランを持っている。一方、ラミダスは、現生類人猿と共に「体幹直立型」のボディプランを有している。従って、我々の共通祖先仮説では、「体幹直立型」でありながらも「懸垂型」特徴が未発達な独特な類人猿を想定している。おそらく、懸垂運動を多用することなく、樹上空間で主に広義の「climbing」や「clambering」と表現される不規則な樹上移動に携わっていたと思われ、現生の霊長類に適切なモデルはない。一方、中新世の類人猿化石の発見が徐々に進み、大なり小なり「体幹水平型」と「体幹直立型」の中間的な形態、もしくは「体幹直立型」と言ってよさそうだが「懸垂型」の特徴を部分的にしか示さない種など、多様な類人猿の存在が明らかになりつつある。しかし、化石が未だ少なすぎ、特にアフリカの中新世の中期後半以後の類人猿化石があまりに乏しく、人類と現生アフリカ類人猿が生じた背景はほとんど分かっていない。おそらく、現生の大型類人猿の 3 属は、それぞれの系統で採食適応と森林空間利用を独自に特殊化し、その結果、それぞれに「懸垂型」特徴を顕著化したのだろう。長年にわたり、一つの前提として「体幹直立型」と「懸垂型」をセットで考える学史的背景があるものの、実際の進化過程は遥かに複雑だったようである。

類人猿ではまた、少なくとも中新世中期以来の系統的特徴として、成長速度が遅い「K 型」の生活史戦略が卓説していたと思われる。出産間隔と寿命が

長いK型適応の大型類人猿では、近親交配回避の方策としてメス移籍が卓説し、父系的社会の傾向が強くなると考えられている（例えば Lovejoy, 2009）。父系社会では、オス同士の競合が緩和されるに違いなく、人類の系統もまた、そうした祖先状態から生じたと思われる。

ラミダスでは、体サイズの性差がそれなりに小さく、オスの犬歯が劇的に縮小していたことを考えると、チンパンジーとの共通祖先は比較的小さな体サイズの性差と、比較的小さな犬歯の性差を持っていた可能性が考えられる。一方、ゴリラはオスの犬歯が大きく、犬歯の性差も大きい。チンパンジーもオスの犬歯は強大なものの、メスの犬歯もある程度大きく、性差の程度がゴリラより小さくなっている。ラミダスの犬歯は、オスもメスも小さく、オスでも類人猿のメス変異の範囲内に入る。ラミダスを参考に共通祖先の社会性を想像すると、ゴリラともチンパンジーとも異なり、オス間競争が比較的弱い、ゆるやかな乱婚型の社会が一つの選択肢として浮かび上がってくる。そうした複雄複雌群の中で、一雌一雄型の繁殖戦略が有利かつドミナントになると共に直立二足歩行とオス犬歯の縮小が生じたとのシナリオが、ラブジョイの起源仮説（Lovejoy, 2009）の諸論点から導かれる。一方、今のところ知られている、外群にあたる幅広い地域と年代の中新世中期以後の化石類人猿（主としてユーラシア大陸）は、犬歯の性差がかなり大きい場合がほとんどのようである。これは、オス間競争が強かった祖先段階の存在を示唆するものであり、アフリカ類人猿と人類の祖先系統も段階的に変化したのかもしれない。ただし、1200万年前後のアフリカの化石記録がごくわずかしかないため、実際の手がかりがあまりに少ない。

さて、上記に鑑み、クモザル類（ホエザル亜科とクモザル亜科）は実に興味深く思える（例えば Di Fiore and Campbell, 2007; Wisconsin Primate Research Center, 2013; Van Belle and Bicca-Marques, 2015）。現生のクモザル類は、大きさが類人猿と比べて小さいものの、食性と採食戦略は、葉食傾向から塾果指向まで様々である。また、更新

世の化石記録まで遡ると、体サイズが大きく、チンパンジー大にせまる種がホエザルとクモザルの双方の系統で存在したことも知られている（Halenar and Rosenberg, 2013）。ボディプランも、基本的に「体幹水平型」かつ「四足歩行型」のホエザルから、「体幹直立型」に近く「懸垂型」特徴をも多く持つクモザルやムリキまで、様々である。また、ラゴトリックス（ウーリーモンキー）は形態的にまさに「四足歩行型」と「懸垂型」の中間形ともいえる。もちろんクモザル類は尾を使った体支持とぶら下がり行動に依存するため、人類と類人猿の祖先モデルにそのまま当てはまることはあり得ない。しかし、体型も行動も社会も、過去の類人猿の多様性について参考になるはずである。

現生のクモザル類はまた、類人猿ほどではないもののK型の生活史戦略の傾向を持ち、父系性社会への傾向を様々に示している。従って、ゴリラとチンパンジー以外の父系的社会の有り方について、具体例として参考になるはずである。最も注目すべきは、繁殖戦略と社会性共に、かなりの多様性と流動性を伴うことかもしれない。

ホエザルの社会性と繁殖行動は、種間と種内変異が共に大きいことが知られている。単雄群から複雄複雌群まで多様であり、オス移籍とメス移籍の双方が様々に変異するらしく、ゴリラとの平行現象と表現されることもある。オスの繁殖成功は、群内の唯一もしくはドミナントなオスであることに依存するため、どの種も体サイズと犬歯の性差が大きく、さらにボーカリゼーションのための舌骨器官の性差が大きい。興味深いことに、単雄群を形成してオス間競争が強いアカホエザル（*Alouatta seniculus*）の方が、予想に反し、複雄複雌群で乱婚傾向を持つマントホエザル（*Alouatta palliata*）よりも犬歯の性差が小さいものの（表1）、アカホエザルでは舌骨器官が特に発達し（Dunn et al., 2015）犬歯以上にオス間競争に寄与しているようである。

クモザルでは、完熟果実への依存と離合集散社会やオス間連合による「テリトリー」防衛など、チンパンジーと類似する適応戦略が知られている。クモ



ザルは、体サイズの性差は小さく（チンパンジー以上に）、犬歯の相対サイズと性差もチンパンジー程度の数値となっている（表1）。しかし、群内のオス間の攻撃性はチンパンジーのように強くはなく、メスの繁殖生理と交配行動もチンパンジーとは相当異なる。また、オス間の序列以上にメスの選択が重要なようである。ならば、オスの犬歯が大きいのは、群内競争ではなく、群れ間のオス競合に基づいているのかもしれない。

また、極端な乱婚社会とオス間の融和関係で知られるムリキは、ヒト以外の真猿類の中で最小の犬歯サイズと性差を示している。ただ、ムリキの標本データは限られており（摩耗をある程度コントロールしたデータセットは雌雄それぞれ5個体未満）、誤差やバイアスを含む可能性がある。また、ホエザルもそうであるが、葉食適応による臼歯列の拡大により、そもそも犬歯の相対サイズが小さいほうに偏っている可能性もある。そうした事情を考慮しても、ムリキの犬歯が著しく小さいとの大局観は変わらない。

ラゴトリックスでは、オス間の寛容性とメス主導とも言える特異的な繁殖行動が報告されている。形態指標では、クモザルと同様に体長の性差がほとんどないものの、体重の性差は中程度に大きいと報告されており、オスの犬歯サイズと犬歯の性差も大きい（一雄多雌のオマキザルなどと同等）。ただ、ラゴトリックスのデータも乏しく、上記に言及した体重と犬歯のデータはそれぞれ別種（もしくは別亜種）のものであったり、犬歯のデータも小数例（性ごとに10未満）に基づいている。ラゴトリックスでは、寛容なオス間関係を示しながらもオスの犬歯が大きく、攻撃性と犬歯サイズが必ずしも相関しない事例のように見える。これは、何故なのか。一部の報告からは、ラゴトリックスの社会性が多様である可能性が垣間見られる。ならば、強いオス間競合を持つ社会もまた、ラゴトリックス属における一変異なのだろうか。例えば、攻撃性の高い社会性は、属全体の進化的背景に由来し、現存種では稀なレパトリーとして引き継がれているのだろうか。あるいは、

表1. 犬歯の相対サイズと性差

|              | 臼歯列に対する犬歯高の相対サイズ |       | 犬歯高の♂♀比 |
|--------------|------------------|-------|---------|
|              | オス               | メス    |         |
| ゴリラ          | 0.21             | -0.26 | 1.71    |
| オランウータン      | 0.28             | -0.16 | 1.69    |
| チンパンジー       | 0.26             | -0.04 | 1.42    |
| ボノボ          | 0.13             | -0.21 | 1.45    |
| ヒト           | -0.40            | -0.41 | 1.09    |
| ホエザル(マント)    | 0.17             | -0.29 | 1.68    |
| ホエザル(アカ)     | 0.05             | -0.25 | 1.48    |
| クモザル(ジュフロイ)  | 0.29             | -0.14 | 1.52    |
| ムリキ          | -0.27            | -0.51 | 1.34    |
| ウーリーモンキー(アカ) | 0.46             | -0.16 | 1.76    |
| オマキザル        | 0.59             | 0.16  | 1.56    |
| リスザル         | 0.45             | -0.03 | 1.64    |

Suwa et al. (2009)の解析から転用、元データはPlavcan (1990)による。狭鼻猿類の臼歯列長に対するメスの上顎犬歯高の総平均をゼロに設定、それより犬歯が相対的に大きいと正、小さいと負の値をとる。値は、メス狭鼻猿類の体重と、犬歯高と臼歯列長それぞれとの間の isometric 回帰線からの残差から計算。



オス間の寛容性が卓説するように報告されているが、実際は、群間ではオス間の攻撃性が重要なのか。今後の情報とデータの蓄積が望まれる。

いずれにしても、共通祖先モデルを構築するにあたり、現生の類人猿以上に広く見渡すことが必要不可欠と思われる。この点、上記の通り、クモザル類は極めて興味深い比較群となっている。

## 参考文献

- Di Fiore A, Cambell CJ (2007) The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. In: Cambell CJ et al. (eds) *Primates in Perspective* (Oxford University Press, Oxford) pp: 155-185.
- Dunn JC et al. (2015) Evolutionary trade-off between vocal tract and testes dimensions in howler monkeys. *Current Biology* 25: 2839-2844.
- Halenar LB, Rosenberg AL (2013) A closer look at the “*Protopithecus*” fossil assemblages: new genus and species from Bahia, Brazil. *Journal of Human Evolution* 65: 374-390.
- Lovejoy CO (2009) Reexamining human origins in light of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326: 74e1-e8.
- Pilbeam D, Lieberman DE (2017) Reconstructing the last common ancestor of chimpanzees and humans. In: Muller MN, Wrangham RW, Pilbeam DR (eds) *Chimpanzees and Human Evolution* (Harvard University Press, Cambridge) pp: 22-141.
- Suwa G, Kono RT, Simpson S, Asfaw B, Lovejoy CO, White TD (2009) Paleobiological implications of the *Ardipithecus ramidus* dentition. *Science* 326: 94-99.
- White TD, Lovejoy CO, Asfaw B, Carlson J, Suwa G (2015) Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112: 4879-4884.
- Van Belle S, Bicca-Marques JC (2015) Insights into reproductive strategies and sexual selection in howler monkeys. In Kowalewski MM et al. (eds) *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation* (Springer, New York) pp: 57-84.
- Wisconsin Primate Research Center (2013) Primate Factsheets\_Woolly monkey (*Lagothrix*) [http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/woolly\\_monkey](http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/woolly_monkey)

何がヒト亜科とクモザル亜科の父系社会を進化させたのか

古市 剛史  
京都大学霊長類研究所

集団で生活するほ乳類の大半は、メスが集団にとどまりオスが集団間を移籍する父系社会を形成する。ところが霊長類では、ヒト亜科、クモザル亜科、アカコロボス、マントヒヒなどに、メスが集団間を移籍する社会が見られ、雌雄双方が移籍する種も多い (Strier, 1994; Strier et al., 2014)。なぜ霊長類でこのように大きなバリエーションが見られるのか、またどういう要因が父系社会を進化させたのかといった問題の解明は、メスが集団間を移籍する社会がルーツだと考えられるヒトの社会の進化の解明のための最も重要な課題である。オスが集団にとどまるという傾向は霊長類の様々な種で散見されるが、そのような傾向がまとまって見られるのはヒト (*Homo sapiens*)、チンパンジー (*Pan troglodytes*)、ボノボ (*Pan paniscus*)、ゴリラ (*Gorilla* spp.) からな

るヒト亜科とクモザル (*Ateles* spp.)、ムリキ *Brachyteles* spp.)、ウーリーモンキー (*Lagothrix* spp.) からなるクモザル亜科である (Di Fiore et al., 2011; Furuichi, 2020)。本研究では、これら 2 つの系統群を比較して、父系社会を進化させた要因について検討した。

*Pan* 属を中心とした研究で父系社会を進化させたと考えられてきた要因のひとつは、前・中期中新世のヒト上科の共通祖先で起こった体の大型化である (Furuichi, 2006)。大型化に伴い、未成熟期および出産間隔が長期化し、メスの性的受容期間が短縮することによってオス間の性的競争が激化した。そのため、血縁関係にあるオス間の連合が集団内・集団間の競争に勝つために有利に働き、血縁関係の連合相手を容易に得られる出自集団にオスがとどまるよ

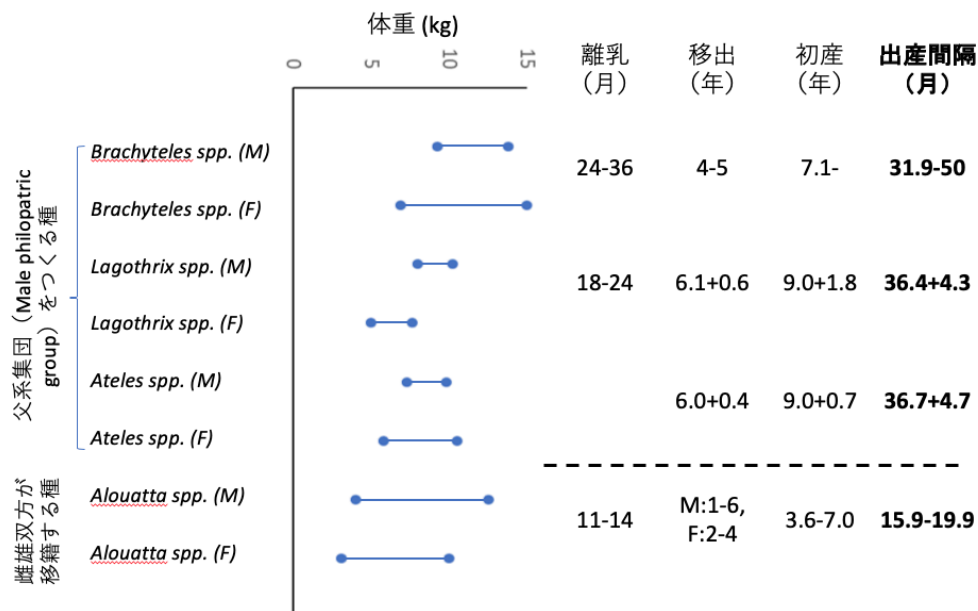


図 1. クモザル亜科各種の体重と繁殖パラメーター。データは Di Fiore et al. (2011) にもとづく。体重は父系集団を作る種とそうでない種で変わらないが、出産間隔は前者で長くなっている。

うになったとする説である。しかしこの説では、ヒト亜科ほど大型でないクモザル亜科における父系社会の進化を説明するのが難しい。また、上位のクモザル科には父系社会をつくらないホエザル亜科が含まれるが、クモザル亜科とホエザル亜科では体のサイズに大きな違いは見られない（図1）。

近年考えられているもうひとつの説は、母親が息子に与える支援が重要な役割を果たす種では父系社会が進化するというものである。一般に、メスの繁殖成功度は順位にあまり影響されないが、オスでは高順位の個体がより高い繁殖成功をあげられる可能性が高い。したがって、母親の支援が息子の順位に影響する種では息子が母親とともに出自集団にとどまるようになり、父系社会が形成されるという考えである。そしてこのような傾向は、子どもが母親の支援をより長く受ける種、すなわち上に述べた仮説と同様に未成熟期および出産間隔の長い種で進化しやすいと考えられる。こういった観点から出産間隔について比較すると、ヒト亜科では *Pan* 属の 5-6 年、*Gorilla* 属の 3-6 年と他の霊長類種に比べて極端に長く、クモザル科でも、父系社会をつくらない

ホエザル亜科では 1-2 年と短いのに対し、クモザル亜科では 3 年前後と長い（図1）。

実際ボノボでは、メスは生涯にわたって息子の支援を続け、オス間の争いに息子が巻き込まれると相手のオスを攻撃する行動もとる。その結果、とくに高順位のメスの息子はオス間で高い順位につくことが多く、そのことが息子の高い繁殖成功に結びつく傾向が見られている (Furuichi, 2011; Ishizuka et al., 2018; Surbeck et al., 2019)。また、ニシチンパンジーでも、高順位のメスは息子を生んだ後の方が出産間隔が長く、息子の生存率も高いという報告がある (Boesch, Boesch-Achermann, 2000)。さらにノーザンムリキ (*Brachyteles hypoxanthus*) でも、母親ととくに強い近接関係を保っていた息子が、多くの子を残していたとする報告がある (Strier et al., 2011)。

だとすると、父系社会の進化に結びつくのは、必ずしも体の大型化ではなく、未成熟期間と出産間隔の延長をとまなうスローライフヒストリーだということになる。この傾向が、メスの発情の抑制とオス間の性的競合の強化によるオス間の連合を促進し、

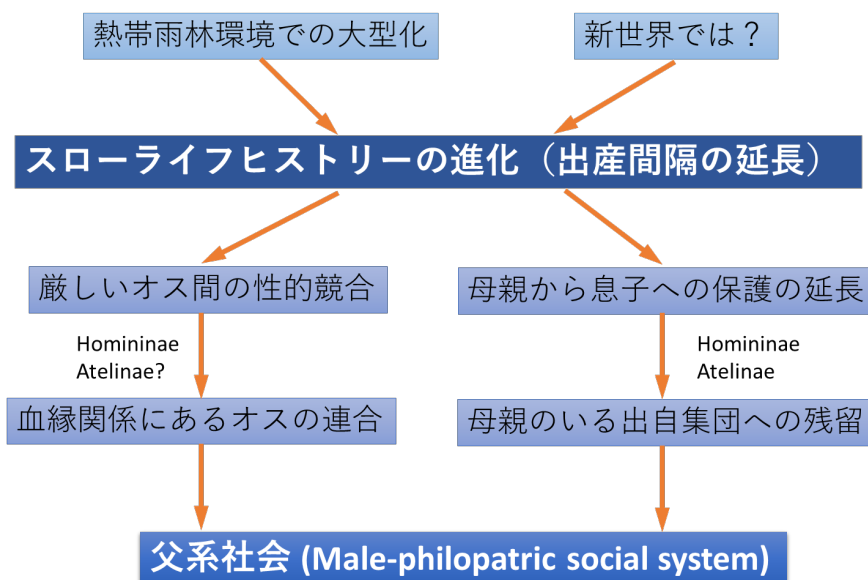


図2. 父系社会の形成要因。スローライフヒストリーが、厳しいオス間の性的競合と母親から息子への保護の延長という2つの要因を通して父系社会の形成につながっている可能性がある。

一方で母親の息子に対する支援の有効性を増大させて、父系社会を進化させたと考えられる(図2)。前者の要因については、クモザル亜科でも作用したのかどうかはわからないが、後者は、ヒト亜科、クモザルの要因については、クモザル亜科でも作用したのかどうかはわからないが、後者は、ヒト亜科、クモザル亜科双方で父系社会を生み出す要因となった可能性がある。アフリカ大型類人猿ほど大きな体をもたないクモザル亜科でなぜスローライフヒストリーが進化したのかという点については現時点では明確な仮説を示すことができないが、これを起点に置くことによって、霊長類における父系社会の進化に関する研究にひとつのブレークスルーがもたらされる可能性がある。

#### 参考文献

- Boesch C, Boesch-Achermann H (2000) The chimpanzees of the tai forest: Behavioral ecology and evolution. Oxford Univ Press, New York
- Di Fiore A, Link A, Campbell CJ (2011) The atelines: Behavioral and socioecological diversity in a new world radiation. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK, Stumpf RM (eds) Primates in Perspective. Oxford University Press, Oxford, pp155-188
- Furuichi T (2006) Evolution of the social structure of hominoids: Reconsideration of food distribution and the estrus sex ratio. In: Ishida H, Tuttle R, Pickford M, Ogihara N, Nakatsukasa M (eds) Human Origins and Environmental Backgrounds. Springer, New York, pp 235-248
- Furuichi T (2011) Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. *Evol Anthropol* 20:131-142
- Furuichi T (2020) Variation in intergroup relationships among species and among and within local populations of African apes. *International Journal of Primatology* In press
- Ishizuka S, Kawamoto Y, Sakamaki T, Tokuyama N, Toda K, Okamura H, Furuichi T (2018) Paternity and kin structure among neighbouring groups in wild bonobos at wamba. *Royal Society Open Science* 5:171006
- Strier KB (1994) Myth of the typical primate. *Am J Phys Anthropol* 37:233-271
- Strier KB, Chaves PB, Mendes SL, Fagundes V, di Fiore A (2011) Low paternity skew and the influence of maternal kin in an egalitarian, patrilocal primate. *PNAS* 108:18915-18919
- Strier KB, Lee PC, Ives AR (2014) Behavioral flexibility and the evolution of primate social states. *Plos One* 9
- Surbeck M, Boesch C, Thompson ME, Furuichi T, Fruth B, Hohmann G, Ishizuka S, Machanda Z, Muller MN, Pusey A, Sakamaki T, Tokuyama N, K. W, Wrangham R, Wroblewski E, Zuberbuhler K, Vigilant L, langergraber K (2019) Males with a mother living in their group have higher paternity success in bonobos but not chimpanzees. *Current Biology* 29:R341-R357

分科会事務局

京都大学大学院理学研究科 自然人類学研究室内

〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

電話:075-753-4083

ファックス:075-753-4083

e-mail: shinkajinrui AT gmail.com

[http://anthro.zool.kyoto-u.ac.jp/evo\\_anth/evo\\_anth.html](http://anthro.zool.kyoto-u.ac.jp/evo_anth/evo_anth.html)