アフリカの類人猿

—生態・社会の比較と課題—

伊谷純一郎*

African Great Apes

— A Comparative Study of Ecology and Social Structure and Their Future Problems —

Junichiro ITANI

A Comparison of the ecological characteristics and social structure among three species of African great apes have been discussed. T. Kano brought the first ecological data of pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) last year. He indicated several specific features in the food habit, behaviour and grouping of this species. General remarks on this species seem to be more similar to chimpanzees (*P. troglodytes*) than to gorillas (*P. gorilla*). However, the data are not enough in comparing the social structure of pygmy chimpanzees with that of chimpanzees and gorillas. In this paper, I tried to contrast chimpanzees with gorillas especially in the habitat, food habit, spacing of unit-groups and social structure. In spite of the long-termed studies of chimpanzees, the sustaining mechanism of their social structure remains un-

explained. I presumed four possible types of the structure on the basis of the data which have been collected so far. Clarifying the life history of male chimpanzees and the functions of male-bonding in unit-group of chimpanzees should be very important problems for the future studies. Recently Dian Fossey has made it clear that the society of gorilla rotates by means of kidnapping of young females by a male. Although the two societies have a common feature that they are neither matrilineal nor patrilineal, the social structure of both species is conspicuously different. If they were derived from a common ancestor, more detailed comparative studies of the ecology, behaviour and social structure should solve riddles of speciation process of both species, chimpanzees and gorillas.

1. はじめに

アフリカの大型類人猿は、現在ではわずか3種が生存しているにすぎない。ゴリラ *Pan gorilla* と、チンパンジー *P. troglodytes* と、ピグミーチンパンジー *P. paniscus* の3種である。彼らは、現生の霊長類の中でわれわれ人類にもっとも近い仲間であり、一説には、中新世の始めの共通の先祖から、これらのすべてが由来したというこ

とになっている。その後、いったい何がわれわれ人類だけに直立二足歩行を許し、何がわれわれ人類だけに言語を語らしめ、何がわれわれ人類だけに家族を与えたのかということは、いわゆるホミニゼーションの重要な課題として、現代の人類学者の関心の中心になっている。

1960年以來、これらのアフリカの大型類人猿の生態や社会は、フィールド・ワーカーの手によって少しずつ明らかにされていった。まずゴリラの

* 京都大学理学部自然人類学研究室

研究が緒につき、ついで難問であったチンパンジーの社会が次第に明らかにされていった。そして最後のピグミーチンパンジーも、1974年に至ってやっとその生態についての資料が科学の俎上にのせられようとしている。

中新世から鮮新世にかけては、この仲間はアフリカのみならず、アジアにもヨーロッパにも広く分布していた。今日アジアに残存するもっとも血の濃い仲間たち、オランウータン *Pongo pygmaeus* とテナガザル類 *Hylobatinae* を除外して論ずることは、必ずしも適切であるとはいえないが、ここではとくにアフリカの3種に注目しながら、その生態と社会の比較を試みつつ、この研究の現状の把握と今後の課題の整理を試みることにしたい。

2. 生態について

もしアフリカの植生帯の中に *Caesalpinaceae* 帯というものを認めうとするならば、それは従来熱帯降雨林帯といわれていた部分のおそらく半ばと、その外側に広がる乾燥疎開林帯から構成されていることになる。前者は常緑の *Caesalpinaceae* 帯であり、後者は落葉の *Caesalpinaceae* 帯である。今日のチンパンジーの分布域は、前者のほぼ全域と後者のごく一部にわたっている。ピグミーチンパンジーもその例外ではなく、コンゴ川の左岸に広がる常緑の *Caesalpinaceae* フォレストが、この種の分布域になっている。

落葉の *Caesalpinaceae* 帯は、タンザニアの西部とザイールの東南部、そして西アフリカの一部

だけがチンパンジーの分布域になっているが、あとの広大な部分は、今日の *Pongidae* によって利用されていない地域として残されている。この空白が何を意味するのかということについては、定説があるわけではない。しかし一つの可能性は、それが *Hominoidea* の少なくともあるグループの生息圏であり、それが進化してすでにそこだけにはとどまっていなくなったために、今日まで *Pongidae* の侵入を許さないまま残り残された地域、あるいは過去の何ものかのぬけがらといってもよい地域なのだという解釈がなりたないわけではない。

アフリカの非 *Caesalpinaceae* 帯としては、海拔 2,000 m を越えて *Caesalpinaceae* の純林が見られなくなる山地林帯と、常緑の *Caesalpinaceae* 帯に接している低地の湿性林帯、そして落葉の *Caesalpinaceae* 帯の外側に広がる *Mimosaceae* の疎開林におけることができる。前2者は、それぞれマウンテンゴリラ *P. g. beringei* およびローランドゴリラ *P. g. gorilla* の分布域に相当している。そして最後の *Mimosaceae* の疎開林は、今日の *Pongidae* の分布域とは全く関係のない植生帯である。ここも過去には、*Hominoidea* のあるグループが占有していた地域であったにちがいない。しかしおそらくそれは、*Pongidae* ではなかっただろう。ただ、この植生が、過去においても今日と同じ様相を呈していたかどうかということには多少の疑いがある。というのは、*Caesalpinaceae* の乾燥疎開林が、人またはゾウなどの大型の哺乳動物の介入を受けると *Mimosaceae* の疎開林

表 1 植生帯と、類人猿および狩猟採集民のすみ場所の対応

	Gaesalpinaceae vegetation zone		Non-Caesalpinaceae vegetation zone		
	Ever-green forest	Deciduous dry forest	Montane every-green forest	Swamp forest	Mimosaceae wooded savannah
Pongids	<i>P. troglodytes</i> <i>P. paniscus</i>	<i>P. troglodytes</i>	<i>P. gorilla</i>	<i>P. gorilla</i>	
Hunter-gatherers	Bambuti	Bushman	Batwa	?	Bushman Hadza Ndorobo Ik

に変わり、もとの *Caesalpiniaceae* の疎開林にはもどらないからである。

上のように分けた植生帯と類人猿の各種との対応を、表1に示した。この表には、アフリカの現存する狩猟採集民をも加えておいた。ここで強く主張するつもりはないが、この表に関連して、従来考えられていたホミニゼーションの場合は、もっと拡張して考える必要があるということだけを指摘しておきたい。それは、常緑の *Caesalpiniaceae* 帯が、*Hominoidea* にとって必ずしも住みにくいところではないということである。

洪積世における雨期と間雨期との周期的な到来は、とくにアフリカの中央部において、常緑の *Caesalpiniaceae* 帯と落葉の *Caesalpiniaceae* 帯との、また湿性林帯と常緑の *Caesalpiniaceae* 帯との平面的な置きかえが繰り返されてきたことを、そして垂直的には、山地林の伸張と後退が繰り返されてきたことを物語っている。それはとりもなおさず、雨期にはゴリラのハビタットが広がり、間雨期にはチンパンジーのハビタットが広がったということにもなるのである。

このあたりの事情は、今日のウガンダ西南部からザイール東部にかけての両種の分布の様式からも伺い知ることができる。カヨンザ・フォレストは、マウンテンゴリラとチンパンジーがシムパトリックな状態で分布する地域であるが、ゴリラは谷沿いの湿性林を好んで遊動し、チンパンジーの方は尾根沿いの常緑の *Caesalpiniaceae* 林だけを選択的に利用している。ヴィルンガ死火山群は、4,000 m 内外の円錐状の成層火山からなり、上部は山地林とアフロ・アルパイン・ヴェジテーションに覆われているが、ここにはマウンテンゴリラだけが分布している。ところがその西にある2つの活火山は常緑の *Caesalpiniaceae* 林に覆われていて、ここにはチンパンジーだけが分布している。また、ルーウェンゾリの広大な山地林にはどういふわけかマウンテンゴリラが分布していないが、チンパンジーは山麓部だけに見られ山地林までは分布をのびしていない。

このようにチンパンジーとゴリラの間には、分布の様式にはっきりとした傾向の違いを見ること

ができる。明らかにゴリラがより湿性であり、チンパンジーの方がより乾燥した植性への適応を示しており、チンパンジーのオブティマム・ハビタットを常緑の *Caesalpiniaceae* 帯とし、ゴリラのそれを低地と山地の2つの湿性林だと見なすことは不可能ではない。そしてそれぞれのハビタットは、そこにおいて彼らが求める食物と深いつながりをもっていることも当然のことである。

マウンテンゴリラの食物の主体をなしているのは、水分の多い繊維質の植物である。アルパインバンブーの筍、木性シダの葉柄、野生のセロリーの茎、蔓性草本の葉などがその代表的なものであり、彼らが土を掘って多少の根茎類を食べることも明らかにされているが、漿果類への依存度は低い。山地林は上記のような食物を多産するのだが、肉食と昆虫食の例が全く知られていないことも併せ考えて、ゴリラの食性は明らかに特殊化の傾向を示している。これに対してチンパンジーの食物の中心をなすものは、漿果類と堅果類で、ゴリラの採食活動が地上に重点が置かれていたのに対して、樹上での採食の傾向が目だつ。しかしそれだけに限定されているわけではなく、ゴリラと同様の繊維性の食物を地上に近いところで採食するし、諸種の昆虫と小中型の動物の肉を食べる。ただし彼らは、土を掘って根茎類を求めるという習性はあまりしっていないようである。

最近、加納隆至が始めて明らかにしたところによると、ピグミーチンパンジーは、漿果、堅果、繊維性の茎や葉などのほかに、土を掘ってショウロの一種を求めるという。また、小動物や昆虫を捕食している可能性があり、森林の中の水たまりで小魚を捕えて食べているかもしれないという。ピグミーチンパンジーが魚を食べることが確かであれば、これはヒトを除く霊長類としては稀な現象だといつてよいであろう。

表2には、以上の類人猿の資料に、アフリカの狩猟採集民、ブッシュマンとバムブーティーの資料を加えて比較を試みたものである。ピグミーチンパンジーにはまだ不明の点が残されているが、それぞれの食性の傾向を伺うことができる。ゴリラは明らかに偏食であり、それに対してチンパン

表 2 類人猿の 3 種と狩猟採集民の食物の比較

	Fibrous plants	Roots	Juicy fruits	Hard nuts	Honey	Insects	Meat	Fish
<i>P. gorilla</i>	卅	卅	+	—	?	—	—	—
<i>P. troglodytes</i>	卅	—	卅	卅	+	卅	卅	—
<i>P. paniscus</i>	卅	? 卅	卅	卅	?	? 卅	? 卅	?+
Bushman	—	卅	卅	卅	卅	+	卅	—
Bambuti	—	卅	+	卅	卅	卅	卅	+

卅 heavily used

卅 moderately used

+ infrequently used

— negative or rarely used

? unknown

ジはレパートリーの広いメニューをもっているが、ピグミーチンパンジーのそれはさらに広く、食物として利用できそうなものは手あたり次第ということであるのかもしれない。2 種のチンパンジーと狩猟採集民の食性はゴリラのそれに対して特殊化を示していないと見なすことができ、そのいずれもが *Caesalpiniaceae* 帯を生活の場としていることはとくに注目しておいてよい。もし *Hominidae* の先祖がこれら同様特殊化しない食性を温存していたとするならば、*Caesalpiniaceae* 帯こそが彼らの生活の場のもっとも有力な候補地であったのではないであろうか。

類人猿の各種の単位集団のサイズは、マウンテンゴリラでは 2 頭から 27 頭までの幅が知られているが、構成が確かめられた 10 集団の平均は 16.9 頭であり、チンパンジーの単位集団は約 20 頭から約 80 頭の間にいる。ピグミーチンパンジーについてはまだ確実な資料がなく、10 頭内外から約 90 頭までという推定値が出されているが、30 頭前後といったケースが普通らしい。

これらの単位集団がもつ遊動域の広さは、ゴリラが 25~38 km²、チンパンジーが 20~500 km² で、ピグミーチンパンジーのそれはまだ明らかにされていない。チンパンジーの遊動域の広さにこのような大きな差があるのは、彼らの遊動域の中にどの程度常緑林がふくまれているかによっている。一様に常緑樹だけからなっているブドンゴの森やカソゲの森などでは、一単位集団の遊動域はせいぜい 40 km² あるいはそれ以下なのであるが、乾燥林の中に細い常緑の川辺林が四通八達してい

る地域では、それは 100 km² を下ることはない。そして西部タンザニアのフィラバンガのような乾燥地帯では 500 km² に達し、川辺林が全植生の 1% を越えることのないウガラ地域では、700 km² に達するであろう。

常緑 *Caesalpiniaceae* 帯の狩猟採集民であるバムブーティーの一つのバンドの遊動域は約 150 km² であり、北部カラハリのクング・ブッシュマンのそれは 500 km² である。クング・ブッシュマンは年間を通じて水場を離れることがないのだが、1 年のうちわずか 100 日足らずしか地表水に依存していない中央カラハリのグウィおよびグワナ・ブッシュマンの一つのバンドの遊動域の広さは、4,000 km² に及ぶ。類人猿においてもまた狩猟採集民においても、常緑林の方が土地価が高いということになるが、食生活の内容に関するかぎりには、*Caesalpiniaceae* 帯の乾燥疎開林と常緑林との間でそれほど大きな違いはないといってよい。

3. 社会構造について

3 種の類人猿の社会構造は、ピグミーチンパンジーの資料を待たなければならないが、近年の研究は、ゴリラとチンパンジーの社会構造の深層を相当のところまで掘り下げることに成功した。

加納は、ピグミーチンパンジーについて、彼らがチンパンジーよりもやや大型で、より集中性のつよい単位集団をもっているらしいこと、そしてさらに、同じ性のもの同志が集まりあう傾向がチンパンジーよりも高いのかもしれないことを示している。このような断片的な資料から推察しうる

表 3 マウンテンゴリラの単位集団の構成. G. Schaller (1963) による.

	Adult male	Young adult male	Adult female	Juvenile	Infant	Group size
Average of 10 groups	1.70(hd) 10(%)	1.50 9	6.20 37	2.90 17	4.60 28	16.90 100
A case of pair	1	0	1	0	1	3
Cases of one-male-group	1	0	2	1	1	5
	1	1	6	2	6	16
Cases of multi-male-group	2	2	3	2	2	11
	4	3	9	5	6	27

いくつかの特徴を除いては、彼らの単位集団は、複雄の構成の、チンパンジーとは基本的にはあまり変わらない構造をもっているのではないかと思われる。

ゴリラの社会は、G. Schaller が一応のクロス・セクションを画きあげること成功したが、それは Dian Fossey の長期にわたる観察によって、大幅に書き改められなければならないとなった。ただ、Dian Fossey の研究成果は未発表なので、一応 Schaller の資料に従いながら、社会構造の解釈という点で、Fossey の見解に従いながら、述べてゆくことにしたい。

ゴリラの単位集団は、単雄の構成を基本としている。しかし構造が明らかにされた 10 集団についての平均的な値は表 3 に示すとおりで、一夫多妻的な構成には例外があることがわかる。それは、ゴリラの集団にも複雄的な構成がありうるということを示しており、そのような例と、典型的な一夫多妻的な例、そしてペアの構成をもった例を、同じく表 3 に示しておいた。一般に霊長類の種は、これらの中のただ一つの型のみを、その種の基本的な単位集団の構成としてもっていることからすれば、これは異例な現象だといわなければならない。

しかし、この 3 型の間には、当然時間軸に沿ったローテーションがあるはずである。そのもっとも若年期を示す型と考えられるペアは、それ以外の 2 つの型から派生したものだと考えなければならない。そしてペアが生まれるためには、つぎの

いずれかの経過がとられなければならないであろう。(a) 若いオスとメスが、それぞれの集団から離れて結合し、ペアを形成する。(b) 単独行動をするオスが、他の集団に属する若いメスを連れだす。(c) 複雄型の集団のオスの 1 頭が、同じ集団のメスとともに萌出する。いずれにしても、若いオスと若いメスは集団から離れることを意味しており、それは彼らの集団が母系でもなく父系でもないことが示されている。しかし、Dian Fossey の今日までの観察によると、上記のうちの (a) と (c) はありえないという。すなわち、若いメスは自発的に集団を離れるのではないこと、そしてオスは単独で集団を離れることを、それは示している。従って、最初のペアの形成は、(b) の経過をとるということになるのであるが、その過程が、まだ若いメスが抱えている子供をオスが攻撃して殺すという行動によって支えられているというのである。

ペアが形成されると、さらにそれに参加するメスがありえてよい。Dian Fossey はこれもまた、オスが他集団に属している若いメスを略奪することによるといっている。こうして単位集団のサイズは次第に大型化してゆくが、それはまた、集団の核となっているオスの年令とも比例している。そして、Dian Fossey がいうように、一つの単位集団へのオスの移籍というものがないとするならば、複雄の構成をもっている集団の数頭のオスたちは、その中の 1 頭が父であり、他はその息子でなければならない。そしていずれ遠からず、この

表 4 近いグループ・サイズをもったゴリラとチンパンジーの集団の構成の比較

	Adult male	Young adult male	Adult female	Juvenile	Infant	Group size
Gorilla (Kabara, by Schaller)	4	1	10	3	6	24
Chimpanzee (Kasoge, by Nishida)	6	0	9	1	5	21

息子たちは自から生まれ育った集団を離脱してゆくのである。

以上とくにオスの動きをめぐる、G. Schaller の記述と、Dian Fossey の新しい資料との間には明らかな矛盾がある。Schaller は、一つの単位集団への他からのオスの移入を認めたが、Dian Fossey はそれを認めていない。彼女は、ゴリラの単位集団はあくまでも単雄であり、集団の核をなすオスは、メスをめぐるって激しく闘争するものだというのである。Schaller の記述は、ゴリラの社会がオスたちの間の寛容な相互容認、マントヒヒに見られたインヒビションのようなものによって支えられた社会であるという印象を与えたが、そうではないことが示されているのである。そして、Schaller に従って書きあげた私の「家族の起

致しているということになるであろう。

一見複雄の構成をもったゴリラの集団と、それに近いサイズをもつチンパンジーの集団の構成を、表4に示した。構成上両者はきわめて近似したものと見なすことができるが、いくつかの大きな違いがあることが見逃されてはならない。ここで見るようなゴリラの大型の集団は、単雄の集団としては極限的な、彼らの単位集団のローテーションにおけるクライマックス・フェーズを示しているのであって、これ以上のサイズになることはまずない。それに対してチンパンジーの集団は、サイズの大小にかかわらずすべてが多頭制的な集団であり、オスたちの間にはメール・ボンドともいべきものによってつながれた一種の連帯が見られる。ゴリラの集団には、他集団のオスに対峙するところのオスたちの結果が見られるわけではない。ゴリラに見られる顕著な性差と彼らの社会構造との間には、明らかに深い関係がある。それは少なくとも、チンパンジーの数頭のオスの緊密な結果力をもつ機能を、ゴリラのオスはただ1頭でなっているのである。ゴリラのオスの巨大化が特殊化であるならば、それと深い関係があるにちがいないと推定した社会構造も特殊化した形態だと考えなければならないのだろうか。

チンパンジーの単位集団は、サイズの上では20～80頭とかなり大きな幅の変異をもっているが、その大小の間には構造上の本質的な差を見出すことはできない。それは表5に示すように、5頭内外から10数頭のオスを中心にし、その2～3倍のメスおよび子供たちからなる集まりである。この構成を見れば明かなように、性的成熟前後の若いオスに欠落があり、オスは成長の過程において集団を離脱している可能性が示されている。

図 1 A. 「家族の起原」(伊谷, 1973) において想定したゴリラの単位集団の構造。

B. Dian Fossey の観察にもとづいて修正をおこなった同じくゴリラの単位集団の構造。

円は単位集団を示し、矢印は個体の動きを示す。

源」の中のシェーマ図1Aは、図1Bのように書き改めなければならないということになるであろう。核となるオスの死は、近隣の集団のオスたちによるメスたちの略奪のために、もとの集団の存続を事実上許さない。従って、以前に仮定した形態とここに書き改めた形態との間には、そのいずれもが母系でもまた父系でもないという点では一

表 5 チンパンジーの単位集団の構成の例

	Adult male	Young adult male	Adult female	Juvenile	Infant	Group size	Note
Kasoge K-group	6	0	9	1	5	21	1966, by Nishida
Filabanga	6	1	22*	5	9	43	1965, by Itani and Suzuki *Includes one individual supposed to be a female
Kasoge M-group	16	0	ca27	ca37		ca80	1974, by Nishida and Uehara

ただしこの点はのちにも改めてふれるように、実はまだ多くの謎を秘めている。J. Goodall らが観察を続けているゴムベ・ストリームでは、若いオスの欠落は見られないというし、また私たちの資料の中にも、若いオスの離脱が完全に追跡された例はないのである。しかしメスは、最初の発情を迎えるころに、ゴリラのように略奪によることなしに自発的に隣接した集団に移籍する。

このように頻繁に移籍をくり返すメスに注目すれば、チンパンジーの単位集団は独特なポピュレーション・ダイナミックスをもっているということになる。単位集団のサイズを変動させるもののはつぎの通りである。(a) 死亡。(b) オスの集団からの離脱。(c) メスの集団からの転出。以上が集団のサイズを小さくする要因である。(d) 出生。(e) オスの集団への加入。(f) メスの転入。この3つは集団のサイズを大きくする要因である。オスのことはまだよくわかっていないのでメスだけについて考えると、もし隣接する2つの集団間にサイズの違いがある場合、若いメスの流れは大きい方の集団で (c) > (f) はであり、小さい方の集団では逆に (c) < (f) となる。従って隣接する集団のサイズはつねに等しくなるように動くということになる。

今日までのところ、カサカティ、カボゴなどでは、2つの単位集団が隣接して一つのセットをなしていることが確かめられてきたが、マハレ山塊のように多くの集団が連らなっているところでも、その中の2組ずつがとりわけ密接な関係を保っているのかどうかということは明らかにされていない。また、その中のK集団とM集団の間

には、20数頭と約80頭というサイズの違いがあること、そしてK集団についてみれば、1966年以来今日に至るまで頻繁なメスの出入りが見られたにもかかわらず、集団のサイズにはほとんど見るべき増減がなかったという事実は、上記の想定と矛盾するように思われる。しかし、主として出生とオスの離脱との差による年々単純な群れのサイズの累積増を見せるオナガザル類の母系的な集団とは異なる、きわめて特異なポピュレーション・ダイナミックスを、チンパンジーの単位集団がもっていることは明らかである。そして、チンパンジーの場合には集団というものが、ゴリラのように核となるオス1代かぎりのものでなく、複数のオスたちを核としながら継承されてゆくという点も、見逃されてはならない重要なポイントであろう。

Schaller は、ゴリラの集団が固有のテリトリーをもっていないことを強調した。同じレンジの中に、いくつもの集団が共存しており、集団は互いに接触をさけながら遊動している。しかしDian Fossey のより長期にわたる観察は、Schaller の結論に修正を加えている。すなわち、隣接する集団間のノマディック・レンジには重複が見られはするが、一つの集団はほぼ独占的な領域をもっているというのである。チンパンジーの集団間の空間的布置関係もほぼ同様であるが、両種のテリトリーの違いは、その持続性にあるといってよい。ゴンベ・ストリームでは、一つの単位集団がオスたちの間の違和によって2つに分裂し、それぞれテリトリーを分かつに至った例が観察されている。このような分裂による以外は、チンパンジー

の集団のテリトリーは、集団とともに存続すると考えてよい。

チンパンジーの隣接する 2 つの集団の間には、20~50% の遊動域の重複が見られている。この重複が隣接しとくに密接な間柄にある 2 集団間だけに見られるものであるのか否かは、現在のところまだ明確にはされていない。マハレ山塊の例についてみると、K 集団とその南にテリトリーをもつ M 集団との間には、遊動域の大幅な重複が見られるのに対し、K 集団とその北にテリトリーをもつ B 集団との間には、遊動域の重複は見られていない。そして B 集団は、その東にテリトリーをもつ P 集団との間に、遊動域の互いに重複する部分をもっているように思われるのである。遊動域の上から見ても、チンパンジーの社会がもつ半族的な構造（あるいは倍族的な構造といった方がより適切であろう）は、今後さらに追求されるべき重要な課題であろう。隣接する集団のオス同士は、おそらくもっとも激しく反撥しあっているが、一方で性的にアクティブなメスの移入を、その集団にあおいでいるのである。

隣接する 2 つの集団のオスたちの間には、はっきりと優劣が意識されている。互いに相手の存在に対しては敏感であり、遊動域の重複部分においては、一般に劣位集団の逃走によって直接的な接触は回避されている。しかし予期されない遭遇は、両者の間の激しい闘争の可能性さえもはらんでいる。集団を異にするオス間のこのようなきびしい関係が何を意味しているのかということは、彼らの社会構造を理解する上できわめて重要な問題だといわなければならない。そしてこの解明のためには、オスの生活史の追跡がなされなければならないであろう。

しかし、今日までに得られている資料は決して十分ではない。J. Goodall の記述にも間隙があって、とくにオスの性的成熟前後の変化が緻密に追跡されているわけではない。彼女の叙述から汲みとることのできるオスの生活史の概要は、ほぼつぎのとおりである。オスは 6~7 才までは母親の保護下にあるが、7~8 才で不安定期を迎え、集団の中で母親とのつながりのみを唯一の頼りにし

てすごすようになる。彼らは、集団の他の仲間との間の距離をおくようになり、何時間も、ときには何日も、他のチンパンジーの視界の外ですごすことがある。そして 13 才から 15 才に至って、社会的な成長期を迎えると再び集団の中にもどってきて、ここではじめておとなのオスたちの順位に組み入れられるという。

西田利貞と川中健二が観察したカソゲの K 集団のソボンゴというオスは、ワブエマの息子で、1966 年当時 6 才程度であったが、1974 年 2 月現在ほぼ 13 才くらいに達し、K 集団の 4 頭のオスとはまだ多少距離を隔てているとはいうものの、彼らに追従し同調するような行動を見せはじめている。ワブエマは、1971 年に K 集団を離れてしまっているが、ソボンゴは K 集団に残っているのである。

しかしこれは異例のケースであるのかもしれない。というのは、表 5 に示されているように、マハレの M 集団では 7 才から 12 才くらいまでの性的成熟期前後のオスが、構成の中から完全に欠落しているのである。これは、フィラパンガの集団の構成の発見以来注目されてきたチンパンジーの単位集団の構成がもつ特性の一つであり、J. Goodall の記述やソボンゴの例では説明することのできない現象なのである。また、もしオスが集団の外に出てゆかないのだとするならば、どうして表 5 に見られた 3 つの集団の構成に示されているように、オスはメスの $1/2$ または $1/3$ しかいないのだろうか。

西田が K 集団の餌づけ直後に命名した 6 頭のオスのうち、もっとも年長のカサグラは 1969 年に姿を消し、西田がおとなになったばかりと推定したおとなのオスの中では最年少のカグバは、1970 年の暮れから 1971 年の始めにかけて姿をくらましてしまった。1973 年にほぼ完全に餌づいた M 集団の中にもこの両者の姿は見られなかったし、B 集団と P 集団の中に彼らの姿を見いだそうとした西田の努力は徒労に終わった。西田は、カサグラが老年であったことから、死亡したのかもしれないといっている。あるいはカグバも死んだのかもしれない。しかし西田は、“カグバがも

っと遠くへ、おそらくカソゲとはもう呼べないようなところに移動したにちがいない” といっている。

若いオスの欠落を説明するかもしれないケースは、あと2例。ゴンベ・ストリームで見られている。それは、前述の分裂のあと、南方にテリトリーを構えた劣位の集団の中のオスの1頭が、集団から離脱していた。このオスがどうして集団から離れるようになったのかは明らかにされていないが、彼は北方にテリトリーを占めている優位の集団のオスたちから猛攻を受け、重傷を負ったというのである。その後これと全く同じ現象が、劣位集団を離れたもう1頭のオスについても見られ、この2頭の行方はその後全く知られていないというのである。J. D. Bygott は、多分2頭とも死んだのだろうといっているが、死体は確認されていない。2頭とも20才未満であり、おとなのオスとしてはまだ若い個体であったという。

以上のように、チンパンジーのオスの去就の問題は、まだ解決がついていない。しかし以上述べてきたことから、つぎの4通りの可能性を想定することができる。

図2 メスだけが単位集団間を動くとしたこの構造になる。
円は単位集団を示し、矢印は個体の動きを示す。

A. チンパンジーの単位集団は、母系であるオナガザルとは全く逆で、オスが集団に残り、メスが移籍する父系の社会である(図2)。

B. オスもメスも集団を離脱し、かつ他の集団に移籍する(図1A)。

C. それほどはっきりしたルールがあるわけではなく、集団に残るオスもいれば離脱するオスもいる(図1A)。

D. オスの一部が集団を出るが、オスの移入はない(図1B)。

最後のDというケースは、図の上ではゴリラと同じ形になるわけであるが、オスの一部が集団の外に出、離脱した以上他の集団にも受け入れられないということになる。この形は一応単位集団内の性比や、若いオスの欠落を説明するし、そういったオスたちが集団を離れたメスを獲得する可能性を考えることはできるのだが、新しいメール・ボンドをどうしてつくりあげてゆくのかという点が非常に難しい。あるいはそういったオスたちは、多くの場合、ゴンベ・ストリームの例のように淘汰されてしまうのだということも、全く考えられないことではない。しかし、もしそうであれば、淘汰されるオスと集団の中に残るオスはどのようにしてきまるのだろうか。

Bの場合は、西田がカグバについて考えたように、若いオスが地域集団を越えたいわば異境に移動し、そこで見知らぬ地域社会の中の一つの単位集団に加入すると考えるのが妥当であろう。近親婚の回避という立場から考えてみても、両性ともに隣接する集団の間で交換されるということは、その効率からいってまるで意味をなさないのであるし、霊長類の社会を系統的に眺めてきて、インセスト回避の機構と社会構造とが実にきちんと咬み合っているという見地からするならば、チンパンジーに至って両者の間に矛盾や混乱が生じるということは理解しかねるからである。

私たちはこれまでに、チンパンジーの集団の遊動域から遠く離れたところで、単独で行動しているオスや、こういった個体が残した巣を見ている。しかし、遠方から放浪の末に一つの集団に接近し、その集団のオスたちがつくっている集まりの中に組み入れられた若々しいオスの存在を、私たちはまだ確め得ないままである。そして今日までの、一つの集団のオスたちが示す結集と排他性が示す資料は、それがおそらく非常に困難でありかつ危険をとまなうことであるようにも思われるのである。しかしもしこのBが正しいのならば、一つの単位集団の核をなしている大きなオスたちは、いずれもそれぞれどこか遠くからやってきて、この集団に定着したと考えなければならない。そしてもしそうであるならば、チンパンジーのオスに

として、彼らの放浪は終生にただ一度のことであり、彼らが転入しえた集団は、その後の彼らの生涯を托す集団になるはずである。

若いオスについての資料は、私たちが若いメスの移籍について相当の確信をもって言うほどの水準には、とても達していない。従って、彼らは去就についてのはっきりした傾向性を示さないものとしてCの可能性を想定することは一理あるところであろう。しかしこの場合には、集団内における社会関係や、各個体の履歴といった、より微細な条件が分析される必要がある。たとえば、あるオスがある集団で育ったとしても、彼は幼児期に母とともに他の集団から移籍してきた経歴をもっているかもしれない。ワブエマとソボンゴの例のように、その息子であるオスが性的成熟に達したあと、母親自からはその集団を離脱してしまっているといったことも、分析のために考慮に入れておかなければならない重要な問題になる。またあるオスが残り、あるオスが去るのであれば、Dの場合同様それを決定している要因が何であるかを探る必要がある。要するに、一層微細な分析の結果を期待しなければならないということになる。

Aの可能性、すなわちチンパンジーの単位集団が父系であるという可能性は、ソボンゴのK集団の中での成長を追っていた川中が一つの疑問として提出したものであるが、ゴンベ・ストリームでは、P. R. McGinnis や J. D. Bygott などは、同様の印象をもっているらしい。もしそうだとするならば、父系という構造はヒト以外の霊長類で他に全く類例がないだけに、どうしてこの構造が生まれたかを考えてゆかなければならないであろう。ここでいう父系というのは、単位集団の中でオスだけがふるいにかけられ残されてゆくということであるが、それではどうして単位集団の中のオスの数がメスの数より少ないのかという問いに答えることができないし、また集団の構成に見られる若いオスの欠落をも説明しえない。

以上をまとめたのが表6である。4つの構造はオスの去就によってきまる。そのそれぞれが、今日までに得られた5つの事実を説明しうるか否

表6 オスの去就の違いによって示した4つの構造と、それぞれが今日までに得られた5項目の現象を説明しうるか否か、あるいは矛盾するかしないかを表示した。

	A	B	C	D
オスの集団からの転出	—	+	±	±
オスの集団への転入	—	+	±	—
単位集団内のオスよりメスが多いという性比	×	○	○	○
単位集団の構成に見られる若いオスの欠落	×	○	○	○
出自集団をオスが離脱した例(カグバその他)	×	○	○	○
出自集団にオスが性的成熟後も残留している例(ソボンゴその他)	○	×	○	○
単位集団へのオスの転入が今日まで見られていないという事実	○	×	×	○

か、あるいはそれらの事実と矛盾するかしないかが表示されている。5つの事実というのは、1) 集団内の性比、2) 集団構成に見られる若いオスの欠落、3) カサグラのように集団を去った例、4) ソボンゴのように集団に居残っている例、5) 今日までにオスの転入が見られないという事実の5項目である。

これらの5項目自体が、4つの構造を評価するのにまだ必らずしもしっかりとした条件でないことも明らかである。1) と 2) については、ゴンベ・ストリームでは、オスがメスより多く、若いオスの欠落がないという構成が示されている。しかしその集団の分裂は、歪をもった構成の調整と深い関係があったのかもしれない。3) は、すでに述べたように完全に追跡された例ではないし、4) のソボンゴは、これからまだ集団を出てゆかないともかぎらない。5) も、今後オスの集団への転入がないと断言することはできない。結論として、おそらく真実はこの4つの構造の中のいずれかにあるであろうが、早計の判断は許されないといわなければならないであろう。

一応オスの出自を問わないことにすれば、ゴリラの場合同様、チンパンジーにおいても、集団の中核をなしているおとなのオスは残る生涯をその集団の中ですごすのであろう。だが、ゴリラとチ

ンパンジーの間のもっとも大きな違いは、チンパンジーではたとえオスたちの中の1頭が死亡したとしても、その集団のメール・ボンドは維持され、集団の核としてのオスたちの機能は保持されるという点である。それは父系というよりも、むしろ父権の維持といった問題に近い。しかしこのオスたちの集まりといえども、年とともに次第に歯が抜けてゆくのであろうから、つねに5~6頭あるいは10数頭といったオスを、どこから、またどのようにして得かつ保持しているのかということが問題になる。

田中二郎は、ブッシュマンについて、その狩猟採集生活の遊動の単位としてキャンプというものを認め、それが単一あるいはいくつかの家族の束からなっていることを、そしてそのほとんどが血縁によってつながっていることを示した。また、バムブーティーのハンティング・バンドは、父系的バンドに近いものであると、原子令三と丹野正はいっている。そしてこれらの狩猟採集民の社会単位の維持にとって、血縁の裏づけをもったメール・ボンドが重要な役割りを果たしていることも事実なのである。チンパンジーに見られる強い結集力と排他性をもったメール・ボンドの形成に、血縁はいったいどのように結びついているのだろうか。あるいはその形成にとって、幼児期から培われてきた社会的な絆と相互認知が必須なのであろうか。これらの問題は、今後10年間のチンパンジーの研究における最大の問題点の一つであるといってよいであろう。

しかし、メール・ボンドの形成の過程がどうであるにせよ、チンパンジーの単位集団内におけるその存在と機能は、*Hominoidea* の社会構造の中でとくに注目されてよいものである。チンパンジーの社会には、家族を、また家族の芽になるような存在を見いだすことはできなかったが、バムブーティーやブッシュマンの社会にも共通した、バンドの中核的な存在であるメール・ボンドの結託を、その単位集団の中に認めることができたのである。霊長類の社会的単位の中で、性的成熟に達したオスにとって永住の器である社会的単位というのは、ペアの単位集団と、ゴリラの単位集団

と、そして母系的な社会では基本的な単位集団の下位構造としてアドプションによって形成されるマントヒヒのワン・メール・ユニットと、そしてチンパンジーの単位集団以外にはないのである。しかもこれらのうちチンパンジーを除くすべてが、単雄の集団であることを思えば、複数のオスの共存結託を前提としたおとなのオスの終身就職の器としての社会的単位は、チンパンジーの単位集団が唯一のものなのである。同性同士のアソシエーションが目だつというピグミーチンパンジーも、おそらくこれと同形の社会構造をもっているであろうが、その解明にはいましばらくの時を待たなければならない。

チンパンジーがプロミスキュアスであるということは、J. Goodall も西田もともに指摘しているところである。それにもかかわらず、母と息子の間のインセストは、その両者が同じ集団内に共存していても極度に避けられていると Goodall はいっている。しかしインセスト回避の機構は、このような各個体の心理的抵抗だけにゆだねられているとは考えられない。おそらく近い将来に、それを支えている社会的な機構が明らかにされるにちがいない。そしてその認識の上に立ってさらに、彼らがプロミスキュアスであるが故につき訪れなければならない構造上の機微を、私たちは一つの暗示として受けとることができるにちがいない。それはおそらく、つぎのようなことがらにかかわった問題であろう。順位によって律せられているかのように見える単位集団内のオスたちが、単位集団の外郭を崩すことなしに、またオス相互間のあの結集力を損じることなしに、どのようにしてマントヒヒがもっているようなインヒビションを彼らの単位集団内にとりこみうるのだろうか。

4. 社会構造と環境

どうしてゴリラとチンパンジーとが、かくも対照的な社会構造をもった至ったのかという問いに答えるのは、けっして容易なことではない。ましてそれを、それぞれの種の生態学的な位置づけとの関連において論じかつ意味づけることは、少な

くとも現時点では非常に困難な問題であるといつてよい。しかし、両種のさらに基本的な社会構造が共通の基盤をもっていることは、私がこれまでに再三指摘してきたところである。詳述は避けるが、両者ともペア型の系譜を引く社会であり、原型的なペアという社会単位が崩壊したあとに、二次的に再構成された社会なのである。従ってその再構成の過程は、系統的な拘束からはより解放されているはずであり、環境からのモディフィケーションをより強く受けたにちがいない。

この想定は、生態学的な側面からの社会構造の理解が必ずしも不可能ではないことを示している。しかし私には、従来の社会構造に対する安易な環境決定論に追随するつもりは毛頭ないので、つぎの対応づけだけを試みておきたい。もし、ビッグミチンパンジーが、チンパンジーに類似の、あるいはチンパンジーと同類型の社会構造をもっているのなら、この両者を *Caesalpinaceae* 型の社会と呼んでもよい。それに対応させていうならば、ゴリラの社会は非 *Caesalpinaceae* 型の社会なのである。この2つの型の社会を生みかつ育てた環境は、ともに森林と呼ばれるが、それぞれが異なった造形の妙を發揮したからには、*Hominoidea* にとってそれぞれは異なった環境なのである。熱帯降雨林というきわめて曖昧な用語によりびたりとする低地湿性林を、ここでトロピカル・レイン・フォレストと呼ぶならば、*Caesalpinaceae* 帯はそれと区別して、常緑ならびに落葉のウッドランドと呼ぶ方がより適切であろう。そしてトロピカル・レイン・フォレストは、*Hominoidea* の生活環境としてはウッドランドよりもむしろ、熱帯とはいえないほど冷涼なモンテン・フォレストの方により類似しているということになる。それは、ゴリラの2つの亜種が、このそれぞれに分布していることからしても明らかであろう。

さて、低地ならびに高地の湿性の森林は、単雄の、アドプシオンによってローテートする、小さなサイズの社会的単位を生んだ。それに対して、より乾燥したウッドランドは、複雄の、順位に律せられた結集のつよいメール・ボンドをもつ、より大きなサイズの社会的単位を生んだ。両者のう

ちの、いずれがより進化した形態であるという評価を下すことはできない。しかしすでに指摘したアフリカにおける *Hominoidea* の分布の空白地帯、広大なぬけがらと称した落葉 *Caesalpinaceae* 帯の先住者は、少なくともゴリラ型の社会構造をもってはいなかったであろう。

5. おわりに

本報は、1974年7月半ばに、ヴェンナーグレン人類学研究財団主催のシムポジウム、“The Behavior of Great Apes”に参加する直前に、私自身のアフリカの類人猿についてのまとめという意味をもふくめて書きあげた。ところがこのシムポジウムでは多くのニュー・データーが提出され、それにもとづいた修正を加えなければならなかった。ニュー・データーというのは、主として *Dian Fossey* によるゴリラの資料である。シムポジウムにおいて彼女が発表したのはマウンテンゴリラの発育に関する報告であったが、討論のあい間にその社会構造についての驚くべき事実が述べられた。

G. Schaller によって一応の決定版が提出されたかに見えたゴリラの社会構造は、*Dian Fossey* による長期調査によって根本的に考えなおさなければならない段階に来ていたのである。それは、*Schaller* が画き上げたストイックで不可侵に徹したゴリラの像とはまるで裏腹な、侵略のために激情を爆発させ、メスの略奪のためにその子供を殺害するゴリラだった。いずれこの豊富な資料は、彼女の手によって発表されるであろう。私が彼女の談話の中から引用を必要としたのはつぎの2つのポイントである。

その第一は、私自身がすでに、*Schaller* の記述の中から推察していたメスの集団からの転出（彼女によれば略奪による）が定着したルールになっていることだ。そして第二は、単独行動をするオスは、集団の中に入ることができないという点である。*Schaller* の資料との矛盾について、*Fossey* は、おそらく集団の輪郭のとり方を *Schaller* は間違えているのだらうといっている。すなわち、集団に追随するオスを、彼女は長期の観察にもとづ

いて、グループのメンバーとしては数えていないのである。これは私が予測しえなかった点であり、単位集団の構造は、かつて推定した図 1A ではなく、図 1B だということなる。

とにかく、Dian Fossey によって提出された新しい資料は、この種の研究における長期調査の重要性を改めて認識させるものであった。彼女の努力によって、ゴリラの社会構造は相当のところまで明らかになったが、同様に長期調査が続けられているチンパンジーについては、本報文で述べたとおり、まだ多くの不明の部分が残されている。

チンパンジー、ピグミーチンパンジー、バムブーティ、ブッシュマンについて、西田利貞、川中健二、上原重男、加納隆至、原子令三、丹野正、田中二郎の諸氏から、新しい情報をいただいた。厚くお礼を申し上げたい。

参考文献

- Crook, J. H.: Baboon Herd Structure and Movement, a Comparative Report. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 18: 237-258, (1966).
- Emlen, J. T. and Schaller, G. B.: Distribution and Status of the Mountain Gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *Zoologica*, 45(1), (1960).
- Goodall, von Lawick, J.: Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve. In "*Primate Behavior*", I. De Vore (ed.), Holt Rinehart and Winston, New York, (1965).
- Goodall, von Lawick, J.: *In the Shadow of Man*. Collins, London, (1971).
- 伊谷純一郎: 霊長類の社会構造, "生態学講座" 20, 共立出版, 東京, (1972).
- 伊谷純一郎: 生物社会学・人類学から見た家族の起原, "講座家族" 1, 弘文堂, 東京, (1973).
- Itani, J.: A Preliminary Essay on the Relationship Between Social Organization and Incest Avoidance in Nonhuman Primates. In "*Primate Socialization*", F. Poirier (ed.), Random House, New York, (1972).
- Itani, J. and Suzuki, A.: The Social Unit of Chimpanzees. *Primate*, 8(4): 355-381, (1967).
- Izawa, K.: Unit Groups of Chimpanzees and Their Nomadism in the Savanna Woodland. *Primates*, 11(1): 1-46, (1970).
- Kano, T.: Chimpanzees of Filabanga, Western Tanzania. *Primate*, 12(3-4): 229-246, (1971).
- Kano, T.: Distribution and Adaptation of Chimpanzee in the Open Country on the Eastern Shore of Lake Tanganyika. *Kyoto Univ. Afr. Stud.*, 7: 37-129, (1972).
- 加納隆至: ピグミーチンパンジー. 自然, 29(7), (1974).
- Kingdon, J.: East African Mammals, Vol. 1. Academic Press, London, (1971).
- Kummer, H.: "*Primate Societies*", Aldine Atherton, Chicago, (1971).
- Lee, R. B.: What Hunters Do for a Living, or, How to Make Out on Scarce Resources. In "*Man the Hunter*", Lee and DeVore (ed.), Aldine, Chicago, (1968).
- Nishida, T.: The Social Group of Wild Chimpanzees in the Mahali Mountains. *Primates*, 9(3): 167-224, (1968).
- Nishida, T.: Social Behavior and Relationship among Wild Chimpanzees of the Mahali Mountains. *Primates*, 11(1): 47-87, (1970).
- 西田利貞: 精霊の子供たち, 築摩書房, 東京, (1973).
- Nishida, T. and Kawanaka, K.: Inter-unit-group Relationships among Wild Chimpanzees of the Mahali Mountains. *Kyoto Univ. Afr. Stud.*, 7: 131-169, (1972).
- Schaller, G. B.: The Mountain Gorilla. University of Chicago Press, Chicago, (1963).
- Sugiyama, Y.: Social Organization of Chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. *Primates*, 9(3): 225-258, (1968).
- Suzuki, A.: Ecological Studies of Chimpanzees in a Savanna Woodland. *Primates*, 10(2): 103-148, (1969).
- 田中二郎: ブッシュマン, 思索社, 東京, (1971).
- Turnbull, C. M.: *The Mountain People*. Simon and Schuster, New York, (1972).
- Woodburn, J.: An Introduction to Hadza Ecology. In "*Man the Hunter*", Lee and DeVore (ed.), Aldine, Chicago, (1968).