ヒト科3種の比較認知科学から探る食物分配と協力社会の進化

山本真也¹⁾

Evolution of food sharing and cooperative societies:
comparative cognitive approach with bonobos, chimpanzees, and humans

SHINYA YAMAMOTO¹⁾

Abstract Recent studies have revealed similarities and differences among hominids: humans, chimpanzees and bonobos. Cooperation is one of the human hallmarks, but its evolutionary basis can be found both in chimpanzees and bonobos. Comparison among the three evolutionary closest relatives would tell us about how cooperative society evolved. For this purpose, food sharing is an ideal target behavior to examine, since it is a typical cooperative behavior and prevails in the three hominids. The author has observed food sharing events among wild bonobos in Wamba, Democratic Republic of Congo. This data depicts several features of bonobos' food sharing that cannot be seen in chimpanzees. Bonobos often share plant food, which can often be obtained without any cooperation or specialized skills, sometimes even when the same food items are abundant and easily available at the sites. Bonobo recipients may beg to strengthen social bonding. Frequent plant-food sharing among bonobos may shed light on the evolution of courtesy food sharing which may be seen only in humans and bonobos.

Key words : food share, cooperation, bonobo, chimpanzee, human evolution

進化の隣人を通してみる比較認知科学

進化の隣人であるボノボとチンパンジーを通して、ヒトの協力社会の起源について考えてみたい。協力行動の進化という本論に入る前に、ボノボ・チンパンジーとヒトの共通点・相違点について最近の知見をまず概観しよう。

ボノボ・チンパンジーとヒトの共通祖先は約700万年前にさかのぼる。その後ヒトの系統とボノボ・チンパンジーの系統が分かれ、ボノボとチンパンジーは100万年ほど前に枝分かれしたと考えられている。この類人猿2種は進化的に非常に近縁であると言える。それにもかかわらず、この2種には様々な違いがみられることがわかってきた(Hare & Yamamoto,

2015; 2017)。ともに父系社会であるにもかかわらず、チンパンジーがオス優位の社会を築くのに対し、ボノボは血縁関係にないメス同士の結束が強く、オスとメスの関係が対等、あるいは時としてメスが優位性を示す。チンパンジーが群れ間でも群れ内でも競争的であるのに対し、ボノボは平和共存的であるとも指摘されてきた。

このボノボ・チンパンジー比較にヒトを加えるとさらに興味深い。以前はヒトとチンパンジーの比較を中心に人類進化が考察されてきたが、ボノボの研究が進むにつれ、これまでの仮説が見直され始めている。ヒトとチンパンジーは共にみせるがボノボではみられない、あるいはヒトとボノボの特徴が一致

1) 京都大学高等研究院

〒606-8501 京都市左京区吉田牛ノ宮町

連絡先: 山本真也

E-mail: shinyayamamoto1981@gmail.com

1) Kyoto University Institute for Advanced Study
Corresponding author: SHINYA YAMAMOTO

J-STAGE Advance Published Date: November 28, 2017.
doi: 10.2502/janip.67.2.3

Table 1. Comparison among hominids: bonobos, chimpanzees, and humans. Recent studies have revealed that some of the traits that used to be considered unique to humans can also be found in bonobos and chimpanzees. More interestingly, some are shared by bonobos and humans, but not chimpanzees; and others are shared by chimpanzees and humans, but not bonobos. Although bonobos and chimpanzees are evolutionarily very close animals, they demonstrate considerably different characteristics. (modified from Table 1 of Hare & Yamamoto 2015)

	ボノボ	チンパンジー	ヒト
道具を用いた採食	△(飼育下のみ)	○	○
繁殖に結びつかない性行動	○	×	○
集団間の致死的攻撃交渉	×	○	○
成熟個体に対する母の影響力	高	低	高
子殺し	×	○	○
成熟個体の遊び頻度	高	低	高
協力的狩猟	×	○	○
外集団個体との食物分配	○	×	○
男性間の同盟	×	○	○
女性同士の集合性	高	低	高

していてチンパンジーだけが異なるといった行動・性質が多数明らかになってきた。かつてヒトだけが持つ特徴だと考えられてきたものの中から、このような例のいくつかを Table 1 に載せた (Hare & Yamamoto, 2015より一部改変して転載)。食物獲得場面において、チンパンジーは多様な道具使用をするのに対し、野生ボノボではこのような道具使用が見られない。繁殖に直接結びつかない性行動はヒト・ボノボに共通の特徴だが、チンパンジーでは知られていない。このように、ヒトはチンパンジー的な性質とボノボ的な性質を併せ持っている。チンパンジーとボノボが同じでヒトだけが異なっていればシンプルなのだが、それほど話は単純ではないということがわかってきた。進化論的にはむしろ複雑になってきてはいるが、このような共通点・相違点を進化の隣人であるヒト科3種で丹念に比較することによって、「ヒトらしさ」がどのような環境・社会で育まれてきたのかの理解が深まると期待されている。

ヒトの特徴のひとつと考えられている協力行動についても同様である。「1 個体では達成できない事柄を、2 個体以上で一緒に行動することで成し遂げること」(平田, 2009)を相利的協力行動と呼ぶが、このような協力行動がヒトで発達したのは共同狩猟のおかげであるという仮説がチンパンジー研究者から提唱されていた。チンパンジーの共同狩猟がこのような協力行動の起源となっているという主張である (Boesch & Boesch, 1989)。しかし、飼育下のチンパンジーとボノボを比較した実験研究の結果は

この仮説を支持しなかった。2 個体が同時にひもを引くとエサが得られる協力課題 (Hirata & Fuwa, 2007) をチンパンジーとボノボにおこなったところ、ボノボのほうが成績がよいという結果が得られた (Hare, Melis, Woods, Hastings, & Wrangham, 2007)。ボノボでは共同狩猟は観察されていないため、共同狩猟が相利的協力行動の淘汰圧となったという仮説にこの結果はそぐわない。それに対して、Hare, Melis, Woods, et al. (2007) は、ボノボの高い個体間寛容性が協力行動を進化させたという仮説を提唱している。このように、ボノボでの知見が深まるにつれ、協力行動の進化についても新たな道筋が示されるようになってきた。

では、直接的には他者にしか利益をもたらさない利他行動はどうだろうか。ヒトは互いに利他行動を取り合うことで協力社会を築いている。このような利他行動は、ヒトに特有のものだとかつては考えられてきた。しかし、飼育下のチンパンジー研究からは、場面は限定されるが、チンパンジーも同種他個体に利他的に振る舞うことが示された (Warneken, Hare, Melis, Hanus, & Tomasello, 2007; Yamamoto, Humle, & Tanaka, 2009)。ただし、チンパンジーの利他行動は他者の要求に応じる形で起こり (Yamamoto, Humle, & Tanaka, 2009), たとえ他者の欲求を理解していても自発的に手助けすることは稀であることも明らかになった (Yamamoto, Humle, & Tanaka, 2012; Melis & Tomasello, 2013)。これらの結果を基に、「要求に応えるチンパンジー、自発的に助けるヒト」と説明がなされてい

る（山本，2010；2011）。

近年は、この利他行動に基づく協力社会の進化について、ボノボでの研究成果を加えて活発な議論がおこなわれている。本稿では、利他行動の典型と考えられている食物分配を題材に、「ヒトらしい」協力社会がどのように進化してきたのか、その一端を考察してみたい。

チンパンジー・ボノボの食物分配

自然環境において食物を他個体と分け合って食べる動物、とくに非血縁者間で食物分配をおこなう動物は少ない。ここでの食物分配とは、所有者が確定している食物の一部あるいは全部が、個体から個体へと直接受け渡される社会交渉を指すこととする（Kano, 1980；Kuroda, 1984；Feistner & McGrew, 1989）。ここでいう食物分配には、「所有者が積極的に渡す」分配だけでなく、「受け手が取っていくのを所有者が許す」といった受動的な分配も含まれる。ただし、所有者が拒絶しているにもかかわらず強奪する、あるいは攻撃や威嚇を伴って奪い取るといった事例は食物分配に含めないのが一般的である。このような食物分配を非血縁間でおこなう数少ない動物の代表例がチンパンジーやボノボである。

まず、これまでに多くの研究がされているチンパンジーでの食物分配の特徴をまとめる。チンパンジーの非血縁個体間で分配される食物資源の多くは肉である（e.g., in Gombe: Teleki, 1973；Goodall, 1986；in Mahale: Kawanaka, 1982；Nishida, Hasegawa, Hayaki, Takahata, & Uehara, 1992；in Kibale: Mitani & Watts, 1999；2001；and in Tai: Boesch & Boesch, 1989；Boesch, 1994）。狩猟によって得た貴重な獲物の肉が、優位なオスから他個体へと分配される。ギニアのボソウでは、生息域に隣接する村内から栽培されているパパイヤを取ってきて分配されることもあるが（Hockings, Humle, Anderson, Biro, Sousa, Ohashi, & Matsuzawa, 2007；Ohashi 2007），なかなか得ることのできない貴重な食物資源が分配されている点ではこのパパイヤ分配も共通している。この場合も、オスからメスへの分配が中心である。これらの研究を基に、チンパンジーの食物分配、ひいては人類進化における食物分配の進化について、主に2つの仮説が提唱されてきた。ひとつは、互惠性仮説である。貴重な食物を、交尾やグルーミング・ケンカなどのサポートなどといった別な資源・価値と交換していると多くの研究者が主張してきた（de Waal, 1989；1997；Mitani & Watts, 2001；Hockings, Humle, Anderson, et al., 2007；Gomes & Boesch, 2009）。もうひとつは、

圧力に屈した分配仮説である。食物を独り占めすると、他者からしつこい要求を受け、ときには攻撃もされるかもしれない。そのようなコストやリスクを下げるために、相手が少量を取っていくのをしかたなしに許しているという説明が、チンパンジーおよび狩猟採集民における多くの食物分配事例に対してなされている（Wrangham, 1975；Blurton Jones, 1984；Stevens, 2004；Gilby, 2006；Gilby, Emery Thompson, Ruane, Wrangham, 2010）。このふたつの仮説のどちらがより正しいかということには未だ決着がついていない。ただ、どちらの仮説にしても、チンパンジーの食物分配においては、「貴重な食物資源」が分配されているという点では共通している。

それに対し、ボノボの食物分配は少し様相が違う。肉だけでなく、むしろ植物性食物が日常的に非血縁個体間で分配されるという点が興味深い（Kano 1980, Kuroda 1984, Yamamoto 2015）（Figure 1）。ここで分配される植物性食物の獲得には、狩猟のように特別な能力や他個体との協力が必要とされるわけではない。他個体から分けてもらわないと得られないようなものでもない。基本的には自分で見つけて、自分ひとりで食べることができる食物である。それにもかかわらず、他者からもらう。さらに興味深いことは、近くに同じ食物がある場合でさえ、他者の持っているものをねだるという行動が見られることである。一例を挙げる。

Figure 1. An adult female is eating a fruit of Bolingo (*Anonidium Mannii*) (photo by Shinya Yamamoto at Wamba, Democratic Republic of the Congo)

2011年7月13日

地上4mの木の上で、高順位メスであるNaoが *Treculia africana* (直径45cmほどの大きな果実) を食べていた。そこにAnna (新しく移籍してきた若い低順位メス) とYukiko (未成熟メス) がやってきて、Naoの手元や口元に手を伸ばして果実をねだり始めた。Naoは積極的には渡さないが、彼女らが一部を取っていくことにかんしては寛容に許していた。そのうち、Naoは持っていた実の約半分を地上に落としてしまった。しかし、AnnaもYukikoもその落ちた果実を取りに行こうとせず、Naoの手元に残った果実をねだり続けた。しばらくして、Naoが落とした果実をYuki (高順位メス) が拾って木に登ってくると、AnnaとYukikoは、Yukiに対しても果実をねだって集まってきた。

このような食物分配では、要求者にとって食物そのものが唯一の目的ではないことが明らかである。自分で獲得できる食物があるにもかかわらず、同じ食物を他者からねだっている。チンパンジーの「貴重な肉の分配」に対して、ボノボでは「豊富な植物性食物の分配」がみられる (Yamamoto & Furuichi, 2017)。

どのような個体間で分配がおこなわれているのかを分析すると、与え手・受け手とも大人のメスが中心になっていることがわかった (Yamamoto, 2015) (Figure 2)。ボノボの社会はチンパンジー同様に父系であるため、大人のメス同士には血縁関係がない。チンパンジーで言われているような互惠的やり取りがなされているかという、そういうわけでもない。与えるばかりの個体・もらうばかりの個体が多数みられた。そして、与え手になるのは優位個体 (その群れに長年いる年配個体)、受け手になるのは劣位個体 (群れに移入して年の浅い若い個体) であることが多かった。メス同士の分配であるため、性行動と引き換えにおこなわれるという説明は成り立たない。ケンカの際には、優位なメスが劣位なメスをサポートするという、食物分配と同じ方向性が見られる (Tokuyama & Furuichi, 2016)。そのため、食物とサポートが互惠的にやり取りされているわけでもなさそうだ。グルーミングによるお返しも見られないという研究結果も出てきている (Fruth & Hohmann, 2002; Goldstone, Sommer, Nurmi, Stephens, & Fruth, 2016)。また、圧力に屈した分配というわけでもなさそうだ。ボノボの食物分配は平和的におこなわれる (Hirata, Yamamoto, Takemoto, & Matsuzawa, 2010; Yamamoto 2015)。食物をめぐるメス間の攻撃交渉は基本的に見られない。受け手が大きい塊りを取ってしまっ

Figure 2. Plant-food sharing between non-kin adult females. A subordinate female (upper) is begging for a share from a dominant female. (republished of Figure 2 from Yamamoto 2015) (photo by Shinya Yamamoto at Wamba, Democratic Republic of the Congo)

たときなどは少し緊張が走るが、性皮をこすり合わせる融和行動によって緊張を緩和してしまう。定量的な分析によっても、この圧力に屈した分配仮説がボノボの食物分配には当てはまらないことが示唆されている (Goldstone, Sommer, Nurmi, et al., 2016)。

儀礼的食物分配とその起源

ここで、ボノボでは大人メス同士の絆が強く、そのメス間で分配が頻繁におこなわれていることに注目したい。先ほども述べたように、ボノボの大人のメス間に血縁関係はない。それにもかかわらず、オス同士よりもメス同士の結びつきが強い (Idani, 1991; Kano, 1992; Furuichi, 1997; 2011; Tokuyama & Furuichi, 2016)。このメス間の密接な社会関係の構築に、食物分配が関わっているのではないだろうか。劣位の個体、特に新たに群れに移入した個体が古参の優位個体から食物をねだるという点がこの仮説を支持している。群れに移入したメスは、他個体との社会関係をゼロから築かないといけない。そのような個体が食物をねだることから、社会関係が先にあっての食物分配というよりも、食物分配を通しての社会関係構築と考える方が自然だろう。

ヒトは食物分配を通して社会関係を構築する。栄養面のやり取りだけでは説明しきれない社会的な側面が強い。日本における「おすそ分け」を考えると

わかりやすいが、隣人が食べるものに困っているから「おすそ分け」するわけではない。食べ物をやり取りすることで隣人との社会関係を築くためにおこなわれる。あるいは一緒に食べることで、場を共有し、つながりを強化する。日本に限らず、このような社会化された分配行動は様々な文化でみられることが知られている（モース, 2010）。本稿では、このような食物分配を「儀礼的食物分配 (curtesy food sharing)」(Yamamoto & Furuichi, 2017) と呼ぶことにする。

このような「ヒトらしい」食物分配に至る進化の過程を考えてみたい。霊長類における食物分配を見渡すと、もっとも多くの種でみられる分配は母子間の分配である。非血縁個体間での分配がみられるのは、そのうちのほんの一部の種のみである。このことから、少なくとも霊長類における食物分配の起源は母子間分配であると考えられる (Jaeggi & van Schaik, 2011)。母から子への分配には、子への栄養提供や、食べられるものの知識が子に伝わる役割があると考えられている (Hiraiwa-Hasegawa, 1990 ; Nishida & Turner, 1996)。血縁個体の適応度に直接影響するため、母子間の食物分配の進化は血縁淘汰によって説明される。つまり、血縁淘汰が、食物分配を最初に生み出した原動力と考えて間違いなさそうだ。その後、一部の種において分配行動が非血縁間にも広まったと考えられる (Jaeggi & van Schaik, 2011)。先ほど述べた互惠的分配や圧力に屈した分配によって非血縁間への拡大が起こったのだろう。ここまでは、血縁間・非血縁間を問わず、受け手にとってなかなか手に入らない食物資源が分配されている。あくまで食物資源そのものの価値が重要であり、栄養面における適応度の上昇によって進化が説明できる食物分配である。その後、さらにごく一部の種で、栄養のやり取りという側面が薄れ、より純粋に社会的な側面が強まった儀礼的食物分配がみられるようになったのではないだろうか。ここでは食物資源そのものの価値は超越されている。このような儀礼的食物分配が見られるのは、少なくとも霊長類ではヒトとボノボに限られるようだ。ヒト社会における協力行動の進化を考える上で、ボノボの食物分配に筆者が目する所以である。

ただし、ここでヒトとボノボの違いにも触れておきたい。ボノボに限らず、ヒト以外の霊長類における食物分配の大半は、受け手が取っていくのを所有者が許すという形で起こる。所有者側から積極的に手渡すということはまずおこらない (Ueno & Matsuzawa, 2004 ; Yamamoto, 2015)。これは食物分配に限らず、類人猿での利他行動においてはこのような消極性が一般的なようである (山本,

2010 ; 2011 ; Yamamoto et al., 2009 ; 2012)。それでは、なぜヒトは積極的に分配するようになったのだろうか。そこには、おそらく社会規範をもつようになったことが大きく関わっていると考えられる。他の霊長類にも広く原形がみられる不公平忌避 (disadvantageous inequity aversion : 他者よりも自分が低い地位に置かれることを嫌う公平感) を発展させ、ヒトは、不公平に利益を得る他者に対して攻撃を加えるなどの罰行動をとり、悪い評判を広めることによって社会から追放することもある。そのため、ヒトは他者の目・評判を気にするようになり、自分が他者よりも不当に多くのものを持つことに居心地の悪さを感じる不公平忌避 (advantageous inequity aversion) さえも見せるようになる。このことが、他者に積極的に気前よく振る舞うという行動特性に結びついたのではないだろうか (Yamamoto & Takimoto, 2013 ; 瀧本・山本, 2014)。また、相手に求められていないのに積極的に利他行動することは、相手に感謝されない「おせっかい」になってしまう危険があるが、ヒトの場合、第三者から良い評判を得ることによって、この「おせっかい」的な行動も無駄にならない可能性がある。このような社会規範・評判を基にした間接互惠社会において、積極的な利他行動は進化してきたと考えられる (議論の詳細は、山本, 2011 ; Yamamoto & Tanaka, 2009参照)。

研究展望

では、儀礼的食物分配をヒトおよびボノボで出現させた要因は何だろうか。本稿では、ふたつの仮説を提示したい。ひとつは豊かな環境がそれを可能にさせたという仮説（「豊かな環境」仮説）で、もうひとつは、密な社会関係を維持するために食物分配が本来の意味を弱めて援用されたという仮説（「密な社会関係」仮説）である。

「豊かな環境」仮説は、一言でいうと「衣食足りて礼節を知る」ということわざにまとめられる。上でも述べたように、食物分配は本来、血縁者にとって、あるいは非血縁者間ではやり取りする双方にとって、直接的な栄養面での適応的価値があった。逆に言うと、このような適応的価値が高い環境で進化してきたと考えられる。ひとりでは食物獲得が難しい、あるいは十分な食物資源を獲得できる個体が集団内の一部に限られるような環境において、食物分配は進化してきたと考えられる。この段階の食物分配では、栄養の獲得が主目的であった。その後、何らかの環境変化あるいは人為的な環境改変によって、より安定かつ十分な食物獲得が可能となると、このような栄養確保のための食物分配の重要性が薄れていっ

た。しかし、食物分配自体がなくなるわけではなく、食物分配に付随する社会関係の構築といった側面が強調され、社会化された儀礼的食物分配として残ったのではないか。これが「豊かな環境」仮説の骨子である。初期の食物分配（栄養的価値が重要だった食物分配を便宜的にこのように呼ぶことにする）でも、要求・容認といった社会的交渉があり、互惠性も重要であったため、個体間の社会関係は食物分配を成立させる上で重要な要素だった。しかし、この段階の食物分配では、あくまでも個体間の社会関係が先に存在していて、その上で食物分配がおこなわれるかどうかが決定されていた。それに対して、儀礼的食物分配では、食物分配を通して社会関係が構築されていくという点が異なる。そして、それを可能にさせたのが、「豊かな環境」であるというのがこの仮説の要点である。

一方、「密な関係」仮説では、個体間の社会的結び付きの重要度が高まるにつれ、食物分配における栄養面での役割よりも社会的役割が相対的に高まると予測する。食物資源環境の変化よりも、むしろ社会的な環境の変化が儀礼的食物分配を生み出したという考えである。寄生虫およびその卵の除去という衛生的目的から始まったであろうグルーミングが後に親和的交渉の意味合いを強めていった、これと同様の道筋が食物分配についても考えられる。儀礼的食物分配がヒトとボノボでしか見られないのは、この2種（ボノボでは特にメス間）において社会的結び付きの強さが特別に重要であるからだ、この仮説では説明される。社会関係を構築する上で、グルーミングなどといった従来の親和的交渉に加えて、新たな親和的交渉として食物分配の意味合いが変わりつつ重要になっていったのではないか。これがこの「密な関係」仮説の要点である。

これら2つの仮説を検証するのは今後の研究課題である。現時点では、研究展望として2つの可能性を提案したい。ひとつは、新たな野生ボノボ調査地の開拓である。野生チンパンジーの行動調査が多数の調査地でおこなわれてきたのに対し、これまでの野生ボノボの行動研究は非常に限られた地域集団を対象におこなわれてきた。個体識別を基に綿密な行動調査がおこなわれてきたのは、ワンバ・ロマコ・ルイコタルの3か所だけだ。どれもがコンゴ盆地の中心部付近、深い熱帯雨林の奥での調査である。ボノボの全体像を明らかにするためには、他地域の野生ボノボ集団の行動調査が求められる。近年、これまで調査がおこなわれてきた地域とは環境が大きく異なる地域で野生ボノボ集団が確認された (Inogwabini, Matungila, Mbande, Abokome, & wa Tshimanga, 2007)。サバンナと森林がモザ

イク状に混在している環境にボノボが生息している。筆者を含む日本の研究チームが、このような地域での調査を本格的に開始している (伊谷・岡安・山本・新宅, 2016; 山本, 2016)。ワンバをはじめとする他調査地に比べて食物資源が乏しい、あるいは季節変動が大きいと考えられる地域における野生ボノボの食物分配を調べることは、上記の仮説を検証する上で非常に有効であり、ひいては食物分配を通じた協力社会の進化を考察する上で重要な知見をもたらすと期待できる。

もうひとつは、飼育下集団を対象とした、統制のとれた条件下での研究である。飼育下では、食物の質や量、与える頻度やタイミングを操作することができる。もちろん、彼らの食事を制限するということではない。普段は与えていない特別な食べ物を時折与えることは、彼らの日常生活を豊かにする刺激となる。環境エンリッチメントを取り込んだ研究である。また、筆者らが研究をおこなっている京都大学熊本サルクチュアリでは、野生集団の離合集散社会を模して、グループの構成を定期的に変えている。集団構成・個体の移動、つまりは社会関係の変化を人為的に操作できるという点も、飼育下集団を対象とした研究の大きなメリットのひとつである。このように条件を統制した場面での食物分配を調べることで、上記の仮説も検証することができるだろう。

本稿では、ヒト・ボノボ・チンパンジーの食物分配を通して、協力社会の進化について考察した。とくにボノボの食物分配に注目し、ヒト同様、他者との社会関係構築のための手段として食物分配が用いられている可能性を指摘した。食物を介して他者と交わるというヒト社会の特徴が類人猿社会にもみられることが明らかになったが、チンパンジーとボノボでは様相が違うことも示された。このようなヒト科3種の比較から、今後ますます重要な知見がもたらされるだろう。しかし、このような研究は少数の研究者個人によってできるものではない。さらに種内での地域間比較、飼育下での認知研究も組み合わせると、多くの研究者が連携したチームプレイが求められる。大規模な協力行動をとることができる特異な動物であるヒトとして、多くの研究者との相互協力関係を結びながら、今後もヒト科3種比較認知科学研究をより一層推進していきたい。この抱負をもって、本稿の締めとしたい。

謝辞

本稿は、第76回日本動物心理学会大会での公開シンポジウム「身近な動物たちのコミュニケーション研究最前線」(2016年11月23日)において実施した講演を基にしたものである。講演の機会を与えてく

だった大会委員長の和田博美教授（北海道大学）はじめ大会実行委員の皆様へ感謝申し上げます。筆者の研究を支えていただいた京都大学霊長類研究所・京都大学野生動物研究センター・神戸大学国際文化学研究科・ワンバの野生ボノボ研究チーム・バリ／マレボの野生ボノボ研究チーム、ボッソウの野生チンパンジー研究チームの皆様にも御礼申し上げます。とくに、古市剛史博士、松沢哲郎博士、平田聡博士、坂巻哲也博士、徳山奈帆子博士には、本論文の中心となるボノボの食物分配について、研究のサポートおよび議論に多大なお力添えをいただきました。ありがとうございました。これらの研究は、以下の科研費等によって支援していただきました。日本学術振興会（24700259, 26118509, 15H01619, 15H05309, 17H05862（研究代表：山本真也）；研究拠点形成事業2009-2011, 2012-2014, 2015-2017（研究代表：古市剛史）；26245069（研究代表：平田聡））、文部科学省（20002001, 24000001, 16H06283, 特別経費「人間の進化」（研究代表：松沢哲郎））、環境省（D-1007（研究代表：古市剛史））、神戸大学優秀若手研究賞（山本真也）。

引用文献

- Blurton Jones, N. G. 1984 A selfish origin for human food sharing: tolerated theft. *Ethology and Sociobiology*, **5**, 1-3.
- Boesch, C. 1994 Cooperative hunting in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, **48**, 653-667.
- Boesch, C., & Boesch, H. 1989 Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American Journal of Physical Anthropology*, **78**, 547-573.
- Feistner, A. T. C., & McGrew, W. C. 1989 Food-sharing in primates: a critical review. In P. K. Seth, & S. Seth (Eds.), *Perspectives in primate biology*, Vol.3. New Delhi: Today and Tomorrow's. Pp.21-36.
- Fruth, B., & Hohmann, G. 2002 How bonobos handle hunts and harvests: why share food? In C. Boesch, G. Hohmann, & L. Marchant (Eds.), *Behavioral diversity in chimpanzees and bonobos*, Cambridge: Cambridge University Press. Pp.231-243.
- Furuichi, T. 1997 Agonistic interactions and matrifocal dominance rank of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology*, **18**, 855-875.
- Furuichi, T. 2011 Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. *Evolutionary Anthropology*, **20**, 131-142.
- Gilby, I. C. 2006 Meat sharing among the Gombe chimpanzees: harassment and reciprocal exchange. *Animal Behaviour*, **71**, 953-963.
- Gilby, I. C., Emery Thompson, M., Ruane, J. D., & Wrangham, R. W. 2010 No evidence of short-term exchange of meat for sex among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, **59**, 44-53.
- Goldstone, L. G., Sommer, V., Nurmi, N., Stephens, C., & Fruth, B. 2016 Food begging and sharing in wild bonobos (*Pan paniscus*): assessing relationship quality? *Primates*, **57**, 367-376.
- Gomes, C. M., & Boesch, C. 2009 Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. *PLoS ONE*, **4**, e5116.
- Goodall, J. 1986 *The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hare, B., Melis, A. P., Woods, V., Hastings, S., & Wrangham, R. 2007 Tolerance allows bonobos to outperform chimpanzees on a cooperative task. *Current Biology*, **17**, 619-623.
- Hare, B., & Yamamoto, S. 2015 Moving bonobos off the scientifically endangered list. *Behaviour*, **152**, 247-258.
- Hare, B., & Yamamoto, S. Eds. 2015 *Bonobo Cognition and Behaviour*. Leiden: Brill.
- Hare, B., & Yamamoto, S. Eds. 2017 *Bonobos: Unique in mind, brain, and behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Hiraiwa-Hasegawa, M. 1990 Role of food sharing between mother and infant in the ontogeny of feeding behavior. In T. Nishida (Ed.), *The Chimpanzees of the Mahale Mountains. Sexual and Life History Strategies*, Tokyo: University of Tokyo Press. Pp.265-275.
- 平田聡 2009 チンパンジーの協力行動 霊長類研究, **25**, 55-66.
- Hirata, S., & Fuwa, K. 2007 Chimpanzees (*Pan troglodytes*) lean to act with other individuals in a cooperative task. *Primates*, **57**, 367-376.

- mates*, **48**, 13-21.
- Hirata, S., Yamamoto, S., Takemoto, H., & Matsuzawa, T. 2010 A case report of meat and fruit sharing in a pair of wild bonobos. *Pan Africa News*, **17**, 21-23.
- Hockings, K. J., Humle, T., Anderson, J. R., Biro, D., Sousa, C., Ohashi, G., & Matsuzawa, T. 2007 Chimpanzees share forbidden fruit. *PLoS ONE*, **2**, e886.
- Idani, G. 1991 Social relationships between immigrant and resident bonobo (*Pan paniscus*) females at Wamba. *Folia Primatologica*, **57**, 83-95.
- 伊谷原一・岡安直比・山本真也・新宅勇太 2016 サバンナ混交林への適応—西部コンゴ民主共和国における野生ボノボ研究の展開 第32回日本霊長類学会大会。(2016年7月17日, 鹿児島大学, 鹿児島市)
- Inogwabini, B.-I., Matungila, B., Mbende, L., Abokome, M., & wa Tshimanga, T. 2007 Great apes in the Lake Tumba landscape, Democratic Republic of Congo: newly described populations. *Oryx*, **41**, 532-538.
- Jaeggi, A. V., & van Schaik, C. P. 2011 The evolution of food sharing in primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 2125-2140.
- Kano, T. 1980 Social behavior of wild pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba: a preliminary report. *Journal of Human Evolution*, **9**, 243-260.
- Kano, T. 1992 *The last ape: pygmy chimpanzee behavior and ecology*. Stanford: Stanford University Press.
- Kawanaka, K. 1982 Further studies on predation by chimpanzees of the Mahale Mountains. *Primates*, **23**, 364-384.
- Kuroda, S. 1984 Interaction over food among pygmy chimpanzees. In R. L. Susman (Ed.), *The pygmy chimpanzee: evolutionary biology and behavior*. New York: Plenum Press. Pp.301-324.
- マルセル・モース 2010 贈与論 筑摩書房。(Mauss, M. (1925). *The Gift*. New York: W. W. Norton & Co Inc.)
- Melis, A. P., & Tomasello, M. 2013 Chimpanzees' (*Pan troglodytes*) strategic helping in a collaborative task. *Biology Letters*, **9**, 20130009.
- Mitani, J. C., & Watts, D. P. 1999 Demographic influences on the hunting behavior of chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, **109**, 439-454.
- Mitani, J. C., & Watts, D. P. 2001 Why do chimpanzees hunt and share meat? *Animal Behaviour*, **61**, 915-924.
- Nishida, T., Hasegawa, T., Hayaki, H., Takahata, Y., & Uehara, S. 1992 Meat-sharing as a coalition strategy by an alpha male chimpanzee? In T. Nishida, W. C. McGrew, P. Marler, M. Pickford & F. B. M. de Waal (Eds.) *Topics in Primatology, Vol.1: Human Origins*. Tokyo: University of Tokyo Press. Pp.159-174.
- Nishida, T., & Turner, L. A. 1996 Food transfer between mother and infant chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *International Journal of Primatology*, **17**, 947-968.
- Ohashi, G. 2007 Papaya fruit sharing in wild chimpanzees at Bossou, Guinea. *Pan Africa News*, **14**, 14-16.
- Stevens, J. R. 2004 The selfish nature of generosity: harassment and food sharing in primates. *Proceedings of the Royal Society, London, B*, **271**, 451-456.
- 瀧本彩加・山本真也 2014 霊長類の利他行動—協力社会を生み出すところの進化 山岸俊男, 亀田達也(編) 岩波講座コミュニケーションの認知科学 4「社会のなかの共存」 岩波書店, Pp.59-95.
- Teleki, G. 1973 *The predatory behavior of wild chimpanzees*. Lewisburg: Bucknell University Press.
- Tokuyama, N., & Furuichi, T. 2016 Do friends help each other? Patterns of female coalition formation in wild bonobos at Wamba. *Animal Behaviour*, **119**, 27-35.
- Ueno, A., & Matsuzawa, T. 2004 Food transfer between chimpanzee mothers and their infants. *Primates*, **45**, 231-239.
- de Waal, F. B. M. 1989 Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, **18**, 433-459.
- de Waal, F. B. M. 1997 The chimpanzee's service economy: food for grooming.

- Evolution and Human Behavior*, **18**, 375-386.
- Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. 2007 Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biology*, **5**, 1414-1420.
- Wrangham, R. W. 1975 The behavioural ecology of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. PhD thesis, Cambridge: Cambridge University.
- 山本真也 2010 要求に応えるチンパンジー：利他・互惠性の進化的基盤 心理学評論, **53**, 422-433.
- 山本真也 2011 利他・協力行動のメカニズムと社会の進化 霊長類研究, **27**, 95-109.
- 山本真也 2016 ちびっこチンパンジーと仲間たち (第174回) —サバンナ混交林に住むボノボ— 科学, **86**, 620-621.
- Yamamoto, S. 2015 Non-reciprocal but peaceful fruit sharing in the wild bonobos of Wamba. *Behaviour*, **152**, 335-357.
- Yamamoto, S., & Furuichi, T. 2017 Courtesy food sharing characterized by begging for social bonds in wild bonobos. In B. Hare & S. Yamamoto (Eds.), *Bonobos: Unique in mind, brain, and behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. 2009 Chimpanzees help each other upon request. *PLoS ONE*, **4**, e7416.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. 2012 Chimpanzees' flexible targeted helping based on an understanding of conspecifics' goals. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, **109**, 3588-3592.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. 2013 Basis for cumulative cultural evolution in chimpanzees: social learning of a more efficient tool-use technique. *PLoS ONE*, **8**, e55768.
- Yamamoto, S., & Takimoto, A. 2012 Empathy and fairness: psychological mechanisms for eliciting and maintaining prosociality and cooperation in primates. *Social Justice Research*, **25**, 233-255.
- Yamamoto, S., & Tanaka, M. 2009 How did altruistic cooperation evolve in humans? Perspectives from experiments on chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Interaction Studies*, **10**, 150-182.
- (2017. 8. 13 受稿, 2017. 11. 10 受理)