

平成 22 年 1 月 24 日現在

研究種目：基盤研究（A）  
 研究期間：2005 ～ 2008  
 課題番号：17255005  
 研究課題名（和文） 環境の季節変化と地域異変に対する *Pan* 属の適応機構の研究 ～ヒト科の乾燥地適応の解明に向けて～  
 研究課題名（英文） Studies on adaptation of *Pan* species to seasonal and local variation of environment: Towards understanding of hominid evolution in dry habitats  
 研究代表者  
 古市 剛史 (FURUICHI TAKESHI)  
 京都大学・霊長類研究所・教授  
 研究者番号：20212194

研究成果の概要：ウガンダのチンパンジーを対象に、食物環境の季節変化とそれに対するチンパンジーの遊動とグルーピングのパターン、採食行動の変化を調べ、これらの関係をモデル化した。さらに、コンゴ民主共和国のボノボとタンザニアのチンパンジーについても同様の調査を行いこのモデルに当てはめて考えることにより、環境の地域変異に対応する適応機構を調べた。また、これらの成果と、化石人類に関する近年の研究成果をつきあわせ、ヒト科の共通祖先の生息環境についての検討を進めた。

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005 年度	4,800,000	1,440,000	6,240,000
2006 年度	5,700,000	1,710,000	7,410,000
2007 年度	4,900,000	1,470,000	6,370,000
2008 年度	5,700,000	1,710,000	7,410,000
年度			
総計	21,100,000	6,330,000	27,430,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：人類学

キーワード：霊長類、生態学、環境、地域変異、人類進化、*Pan troglodytes*、*Pan paniscus*、ヒト科

## 1. 研究開始当初の背景

(1) *Pan* 属の類人猿、チンパンジーとボノボは、熱帯雨林中央部から乾燥疎開林とサバンナの混在地域にまで生息している。このような多様な環境への適応は、更新世の気候変動でアフリカの熱帯雨林が激しく伸縮した結果だと考えられている。しかし、熱帯雨林に適応して進化してきた *Pan* 属にとって乾燥地帯への適応は容易ではなく、サバンナだけが広がるような地域には進出できなかった。一方、同じ祖先から分かれたヒトは、何らか

の方法によってサバンナで生き残り、その後世界の様々な環境に進出している。*Pan* 属は、どのような方法で乾燥した環境に適応したのか、そして、*Pan* 属の限界を超えてさらに乾燥した地域で生きのびるために、ヒトの祖先はどのような適応を成し遂げたのか。これらの点を明らかにすることは、霊長類の環境適応についての興味にとどまらず、ヒトの誕生の生態学的背景を探る上でもきわめて重要である。

(2) 食物環境の季節変化・地域変異と *Pan* 属の遊動形態の関係については、これまでにさまざまな仮説が提唱されてきたが、それを実証する研究はほとんど行われていない。また、*Pan* 属の生態に関する研究は、各国の研究グループが各調査地独自の方法を用いてに進めてきたため、食物量、遊動パターン、パーティサイズなどの地域間の比較が難しかった。この研究の特色は、それぞれの調査地で長年にわたって調査を進めてきた研究者が、共通の方法を用いて比較可能なデータを集める点にある。

(3) *Pan* 属の生態の研究者とヒト科の化石の研究者が共同で現地調査を行うのも、この研究の特色である。たとえば初期人類の生息地にあったとされる森林がどの程度の森であったのかといった基本的な点についても生態研究者と化石研究者の共通認識が乏しく、実質的な議論が難しかった。この共同研究によって、化石だけ、現生霊長類だけの研究では明らかにできなかったヒトの進化の問題を解く、新たな視点を切り開くことができる。

(4) 本研究の対象のひとつであるボノボの研究では、昭和 48 年以来ワンバ地区における日本人グループの研究が主導的役割を果たしてきたが、内戦によって長らく中断され、昨年ようやく再開した。類人猿の適応機構を解明するには、熱帯雨林中央部に生息するボノボの研究は欠かせない。ワンバにおけるボノボの研究の再開は、霊長類学・人類学の分野で国際的な注目を集めるものと期待される。

## 2. 研究の目的

(1) *Pan* 属の類人猿では、同じ単位集団に属するメンバーがパーティとよばれる一時的なサブグループをつくって移動採食をする。彼らは、このパーティのサイズや遊動パターンを柔軟に変化させることによって、食物の密度や分布様式の違いに適応していると考えられる。これまでの研究から、1) 身体が小さく乳児の運搬の負担が大きいメスは、移動速度が遅いためオスと同じパーティで遊動すると採食上の不利益を被り、2) したがって、食物パッチのサイズが小さくパッチ間距離が大きいために移動が多くなる季節や地域では、発情期以外のメスは単独またはメスだけの小さなパーティで遊動し、3) そのため *Pan* 属は、大型肉食獣の存在のためにメスの単独行動が難しい乾燥地帯には生息できないという仮説を立てることができる。この研究では、まず熱帯雨林辺縁部のカリンズ森林でチンパンジーの調査を行い、季節による食物の分布様式の変化と遊動パターンや採食行動の変化の関係を調べる。それによってこ

の仮説を検証し、*Pan* 属の食物環境適応のモデルをつくる。さらに、熱帯雨林中央部のワンバ地区のボノボと、熱帯季節林のマハレ国立公園、森林とサバンナが混在するルボンド島、乾燥疎開林帯のウガラ地区のチンパンジーについて比較可能なデータを集め、*Pan* 属の生息地全体に適用できるモデルに仕上げる。

(2) ケニアなどの化石産出地における動植物や花粉の化石の分析から、初期人類の生息環境についてさまざまなことがわかってきている。これら発掘現場から推定される植生、地形、気候などを異なるタイプの *Pan* 属の生息地と比較する。もしも現在の *Pan* 属の生息地に初期人類の生息地の環境に似たものがあれば、初期人類の遊動パターンや採食行動について大きなヒントが得られる。またもし初期人類の生息地が *Pan* 属が生息できないような乾燥地帯だったとわかれば、そのような地域で生息するためにヒトがどういう問題を解決しなくてはならなかったのかという点についてのヒントが得られる。

## 3. 研究の方法

### (1) *Pan* 属の食物環境適応モデルの構築

熱帯雨林帯辺縁部のカリンズ森林で、食物が大きく異なる雨季と乾季に調査を行い、食物の存在量と分布、それを利用するための遊動パターン、各食物パッチを利用する際の採食行動を調べる。その結果に基づいて、一つの食物パッチでの滞在時間やそこでの採食量、食物パッチ間の移動頻度と移動にかかる所要時間などが、オス、メス、乳児をもったメスの間でどう異なるかを調べる。また、単独またはメスだけの小パーティで遊動しているときとオスを含んだ大きなパーティで遊動しているときで、メスの採食効率が異なるかどうかを調べる。さらに、これらの傾向が、大きな食物パッチが高密度で分布する多果実季と小さな食物パッチが分散して存在する少果実季でどう異なるかを調べる。これらの結果に基づいて、「小さな食物パッチが分散して存在する季節には、メスは単独またはメスだけの小パーティで遊動することによって採食効率の低下を防いでいる」という仮説を検証し、食物の存在様式の季節変化に対する *Pan* 属の適応機構のモデルをたてる。各項目については、以下の方法で調査する。

#### ① 食物の存在量と分布の調査

・1 本 5km のトランゼクトを 12 本(計 60km) 設定し、月 1 回の果実量センサスを行う。果実量は、トランゼクトから両側 1m 以内に落下する果実量から推定する。落下果実量と樹上の果実量の関係は、各食物樹種 10 本ずつのモニター樹のデータから推定する。

・ハピチュエーションの進んだ M 集団のチンパンジーを終日個体追跡し、追跡個体が 5 分以上果実、葉などを利用した樹木について、その位置を GPS を用いて記録する。またその樹木について、樹冠の直径と、樹冠の水平投影面の単位面積あたりの熟果と未熟果の個数を記録する。これに、落下果実を計って得られる各種の果実 1 個あたりの平均体積をかけて、樹木ごとの食物量を推定する。

・果実や葉などの食物を産する 1 本の樹木を 1 つの食物パッチと考え、上記のデータから遊動域内の食物パッチの分布とパッチ間距離、各食物パッチの食物量を分析する。

## ②遊動パターンの調査

・個体追跡中に、GPS を用いて 1 分ごとの位置を記録する。このデータを用いて、一日の遊動距離や平均遊動速度、利用するパッチ間の移動距離と所要時間を調べ、オス、メス、乳児をもったメスでこれらの数値がどう異なるかを調べる。

・個体追跡中、毎 1 時間ごとに周囲で確認される個体を記録して、遊動パーティのサイズと性・年齢構成を調べる。

## ③採食行動の調査

・各種の果実について成熟個体の採食行動を 5 分間×20 回ずつ観察し、単位時間当たりの採食個数を調べる。また、落下果実を採取して 1 個あたりの可食部分の重量や、熱量、タンパク質量、タンニンなどのアルカロイド量を分析し、それぞれの成分の単位時間あたりの摂取量を調べる。

・1 本の木で採食が始まってから、すべての個体はその木を去るまで、5 分おきに採食個体数を記録する。このデータと上記の単位時間当たりの摂取量から、食物パッチごとの総食物摂取量と、そこでの 1 個体当たりの食物摂取量を推定する。

## (2) 採食環境適応モデルの異なる地域への適用

カリンズ森林でのモデル作りと並行して、熱帯雨林中央部のワンバ地区、熱帯季節林のマハレ国立公園、森林とサバンナが混在するルボンド島、乾燥疎開林帯のウガラ地区の 4 カ所において、比較のためのデータ収集を開始する。カリンズ森林での調査と同様の方法を用いて、食物の密度や分布様式、採食のための遊動パターンと採食行動の調査を行う。

## (3) 初期人類の生息環境と *Pan* 属の生息環境の比較研究

アフリカ大地溝帯に位置するウガンダ共和国には、草原サバンナからサバンナウッドランド、疎開林、落葉季節林、湿潤常緑林までさまざまな環境があり、サバンナウッドラン

ドから湿潤常緑林までの環境にはチンパンジーが生息している。これらの環境を、ケニア、タンザニアなどの初期人類の化石産出地の環境と比較することによって、過去のヒト科の採食環境を推定する。

①化石産地から得られる樹木密度と主要樹種、動物相、サバンナ化の指標となる C3 植物と C4 植物の比率、気温や降水量に関する情報などを、上記の各環境と比較する。チンパンジーの生息地については、C3 植物と C4 植物の現存量を比較するほか、毛や骨のサンプル中の炭素同位体比率を調べ、どのような環境でそれぞれのタイプの植物にどの程度依存しているかを調べる。

②近年の初期人類の化石産地の環境や四肢骨の研究から、初期人類の生息地にはこれまで想像されていた以上に樹木が生えており、アウストラロピテクスなどの初期人類はまだ木登りの能力ももっていたと指摘されている。もしもこういった環境が現在チンパンジーの生息するサバンナウッドランドから湿潤常緑林までのいずれかの環境に対応していれば、(1)と(2)でたてる *Pan* 属の採食環境適応モデルから初期人類の採食環境についての重要なヒントが得られる。一方、樹木があったとはいえ *Pan* 属が生息できないような乾燥地帯だったということがわかれば、食物パッチの分散にあわせたメスの分散遊動という *Pan* 属の適応戦略以外の方策を初期人類が取らなければならなかったことになり、ヒトの誕生の生態学的背景の解明に大きな手がかりとなる。

## 4. 研究成果

(1) ウガンダのカリンズ森林保護区のチンパンジーを対象に、食物環境の季節変化とそれに対するチンパンジーの遊動とグルーピングのパターン、採食行動の変化を調べ、これらの関係をモデル化した。主要果実については、熟果が存在するときにはそれぞれの採食樹に十分な量があり、各採食樹の果実を食べ尽くしながら遊動することを前提として遊動やグルーピングを説明する従来の仮説が成立せず、さまざまな社会的要因を加味したモデルをたてる必要があることがわかった。

(2) この結果をさらに検証するため、チンパンジーのパーティが 1 本の果実樹に入ってから、最後の 1 頭が立ち去るまでの間の採食速度の変化に関する研究を行った。この研究によっても、最後まで採食速度はほとんど低下せず、果実を食べ尽くしながら遊動するというモデルが成立しないことが確認された。

(3) チンパンジーの分布の何軒の乾燥地帯

であるタンザニアの鶴柄地区では、チンパンジーの分布と遊動パターンの季節変化に関する研究を行った。このような乾燥地帯では、食物資源の分布だけでなく、安全な泊まり場となる川辺林等の位置が、遊動パターンに大きな影響を及ぼしていることがわかった。また、タンザニア以南の疎開林にしかないミオンボの実がチンパンジーの重要な食物になっていることがあきらかになり、ヒト科の共通祖先の生息の環境を考える際にも、ミオンボのある疎開林かない疎開林かを区別して考えなくてはならないことが示された。

(4) 熱帯雨林帯の中央部にあるコンゴ民主共和国のワンバ地区では、カリンズと同様の方法を用いて、ボノボの遊動と食物パッチ利用に関する研究を行った。その結果、メスの発情による攪乱がチンパンジーより小さいため、食物存在量、遊動速度、パーティサイズの間の関係がきれいに表れることがわかったが、それらの季節変動はきわめて小さかった。また、メスは遊動速度やパーティサイズの大小にかかわらず高い頻度でパーティに参加して遊動しており、雌雄の移動速度の差によってチンパンジーのメスの単独生活傾向を説明するモデルが、ボノボでは成立しないことが示された。

(5) カリンズで作ったモデルこれらタンザニア、コンゴ民主共和国で得られた結果をカリンズで作ったモデルに組み込んで、多様な環境における類人猿の採食戦略を説明するモデルを構築した。また、これらの成果に基づいて、チンパンジーとボノボのパーティサイズの違いの要因を総合的に分析する論文を執筆した。

(6) これまでに得られた初期人類の生息環境に関する知見と、*Pan* 属の環境適応についての分析結果をもとにして、*Pan* 属と初期人類の生態的適応について検討するワークグループを組織し、2度のワークショップと1度のシンポジウムを開催した。この中で、共通祖先の生息環境として可能性のあるいくつかの植生タイプと、ゴリラおよびチンパンジーをモデルとした共通祖先の社会構造、初期のヒトにおける直立二足歩行の役割などについての共通理解が大きく前進した。

##### 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 25 件)(すべて査読有り)

1. Furuichi T. 2009. Factors underlying party size differences between chimpanzees and bonobos: a review and hypotheses for future study. *Primates* 50: 197-209
2. Sakamaki T, Mulavwa M, Furuichi T. 2009. Flu-like epidemics in wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba, the Luo Scientific Reserve, Democratic Republic of Congo. *Pan Africa News* 16: 1-4
3. Hashimoto C, Tashiro Y, Hibino E, Mulavwa M, Yangozene K, Furuichi T, Idani G, Takenaka O. 2008. Longitudinal structure of a unit-group of bonobos: male philopatry and possible fusion of unit-groups. In Furuichi T, Thompson J (eds.), *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer, New York, pp. 107-119.
4. Mulavwa M, Furuichi T, Yangozene K, Yamba-Yamba M, Motema-Salo B, Idani G, Ihobe H, Hashimoto C, Tashiro Y, Mwanza N. 2008. Seasonal changes in fruit production and party size of bonobos at Wamba. In Furuichi T, Thompson J (eds.), *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer, New York, pp. 121-134
5. Furuichi T, Mulavwa M, Yangozene K, Yamba-Yamba M, Motema-Salo B, Idani G, Ihobe H, Hashimoto C, Tashiro Y, Mwanza N. 2008. Relationships among ranging speed, party size and composition, and fruit abundance for bonobos at Wamba. In Furuichi T, Thompson J (eds.), *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer, New York, pp. 135-149
6. Idani G, Mwanza N, Ihobe H, Hashimoto C, Tashiro Y, Furuichi T. 2008. Changes in the status of bonobos, their habitat, and the situation of humans at Wamba, in the Luo Scientific Reserve, Democratic Republic of the Congo. In Furuichi T, Thompson J (eds.), *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer, New York, pp. 291-304.
7. Yoshikawa M, Ogawa H, Sakamaki T, Idani G. 2008. Population density of chimpanzees in Tanzania. *Pan Africa News* 15: 17-20
8. Nakatsukasa M. 2008. Comparative study of Moroto vertebral specimens. *J Hum Evol* 55:581-588
9. Hashimoto C, Cox D, Furuichi T. 2007. Snare removal for conservation of chimpanzees in the Kalinzu Forest Reserve, Uganda. *Pan Africa News* 14: 8-11
10. Ogawa H, Idani G, Moore J, Pintea L,

- Hernandez-Aguilar A. 2007. Sleeping parties and nest distribution of chimpanzees in the savanna woodland area, Ugalla, Tanzania. *Int J Primatol* 28: 1397-1412.
11. Tashiro Y, Idani G, Kimura D, Bongoli L. 2007. Habitat changes and decreases in the bonobo population in Wamba, Democratic Republic of the Congo. *African Study Monographs*, 28: 99-106
  12. Kunimatsu Y, Nakatsukasa M, Sawada Y, Sakai T, Hyodo M, Hyodo H, Itaya T, Nakaya H, Saegusa H, Mazurieri A, Saneyoshi M, Tsujikawa H, Yamamoto A, Mbual E. 2007. A new Late Miocene great ape from Kenya and its implications for the origins of African great apes and humans. *PNAS* 104:19220-19225
  13. Nakatsukasa M, Pickford M, Egi N, Senut B. 2007. Femur length, body mass, and stature estimates of *Orrorin tugenensis*, a 6 Ma hominid from Kenya. *Primates* 48:171-178
  14. Nakatsukasa M, Kunimatsu Y, Nakano Y, Egi N, Ishida H. 2007. Postcranial bones of infant *Nacholapithecus*: ontogeny and positional behavioral adaptation. *Anthropological Science* 115:201-213
  15. Nakatsukasa M, Kunimatsu Y, Nakano Y, Ishida H. 2007. Vertebral morphology of *Nacholapithecus kerioi* based on KNM-BG 35250. *J Hum Evol* 52:347-369.
  16. Furuichi T. 2006. Red-tailed monkeys (*Cercopithecus ascanius*) hunt green pigeons (*Treron calva*) in the Kalinzu Forest in Uganda. *Primates* 47: 174-176.
  17. Hashimoto C, Furuichi T. 2006. Frequent copulations by females and high promiscuity in chimpanzees in the Kalinzu Forst, Uganda. In Newton-Fisher NE, Notman N, Reynolds V, Paterson J (eds.), *Primates of Eastern Uganda*, Springer, pp. 247-257.
  18. Hashimoto C, Furuichi T. 2006. Comparison of behavioral sequence of copulation between chimpanzees and bonobos. *Primates* 47: 51-55
  19. 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, Nakatsukasa M, Ogihara N (eds.), *Human Origins and Environmental Backgrounds*, Springer, New York, pp. 235-248
  20. Ogawa H, Sakamaki T, Idani G. 2006. The influence of Congolese refugees on chimpanzees in the Lilanshimba area, Tanzania. *Pan Africa News* 13: 21-22.
  21. Ogawa H, Moore J, Kamenya S. 2006. Chimpanzees in the Ntakata and Kakungu areas, Tanzania. *Primate Conservation* 21: 97-101
  22. Eriksson J, Siedel H, Lukas D, Kayser M, Erler A, Hashimoto C, Hohmann G, Boesch C, Vigilant L. 2006. Y-chromosome analysis confirms highly sex-biased dispersal and suggests a low male effective population size in bonobos (*Pan paniscus*). *Molecular Ecology* 15:939-949
  23. Hashimoto C, Furuichi T. 2005. Possible intergroup killing in chimpanzees in the Kalinzu Forest, Uganda. *Pan Africa News* 10: 31-32.
  24. Ihobe H. 2005. Life-span of chimpanzee beds at the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Pan Africa News* 12:10-12
- [学会発表] (計 12 件)
1. Furuichi T, Kuroda S, Idani G, Ihobe H, Hashimoto C, Tashiro Y, Sakamaki T, Kimura D, Yasuoka H, Mwanza N, Mulavwa M, Yangozene K, Kano T. 2008. Roles of longterm research for conservation of bonobos at Wamba: how it supports coexistence of local people with bonobos. The 22th Congress of International Primatological Society, Edinburgh, UK, Aug 4.
  2. Hashimoto C, Furuichi T. 2008. Influence of sex difference and estrus state on the ranging pattern of chimpanzees in the Kalinzu Forest, Uganda. The 22th Congress of International Primatological Society, Edinburgh, UK, Aug 4.
  3. Tashiro Y. 2008. Meat eating by bonobos: Pray image and meanings of meat eating behavior. The International Symposium on Comparative Cognitive Science 2008: Primate origins of human mind, Kyoto, May 29
  4. 古市剛史, 橋本千絵. 2008. カリンズ森林のチンパンジーの食物パッチ利用: scramble competition 仮説はチンパンジーの遊動パターンを説明できるか? 第 24 回日本霊長類学会大会, 明治学院大学, 東京, 7 月 6 日

5. 田代靖子. 2008. コンゴ民主共和国でのボノボの調査経験から. 海外学術調査総括班フォーラム連続ワークショップ第4回: フィールドサイエンスと超域的ネットワーク, 東京外語大学アジア・アフリカ言語文化研究所, 東京, 6月21日
6. 田代靖子. 2008. ボノボによる小動物の捕獲と肉食: プレイ・イメージと肉食の意味. 日本アフリカ学会第45回学術大会, 龍谷大学, 京都, 5月24日
7. 古市剛史, 橋本千絵. 2007. カリンズ森林のチンパンジーの食物パッチの利用パターン: 生態学的要因と社会的要因の検討. 第23回日本霊長類学会大会, 滋賀県立大学, 滋賀, 7月16日
8. 古市剛史. 2007. チンパンジーとボノボに見る性の進化と社会. 第10回 SAGA シンポジウム/HOPE シンポジウム, 東京大学, 東京, 11月18日
9. Hashimoto C, Tashiro Y, Hibino E, Takenaka O. 2006. Re-identification of bonobos at Wamba over the seven-years break by DNA analysis. The 21th Congress of International Primatological Society, Entebbe, Uganda, Jun 28.
10. Mulavwa M, Motema S, Yamba-Yamba M, Mwanza N, Furuichi T. 2006. Seasonal changes in fruit production and party size of bonobos at Wamba. The 21th Congress of International Primatological Society, Entebbe, Uganda, Jun 28.
11. Furuichi T, Mulavwa M, Yangozene K. 2006. Ranging pattern of bonobos at Wamba: how females range together with males? The 21th Congress of International Primatological Society, Entebbe, Uganda, Jun 28.
12. Idani G, Mwanza N, Ihobe H, Hashimoto C, Tashiro Y, Furuichi T. 2006. Changes of bonobos, its habitat and human living in Wamba, the Luo Scientific Reserve. The 21th Congress of International Primatological Society, Entebbe, Uganda, Jun 28.

[図書] (計1件)

1. Furuichi T, Thompson J (eds.). 2008. The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation. Springer, New York, 327p

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

古市 剛史 (FURUICHI TAKESHI)  
京都大学霊長類研究所・教授  
研究者番号: 20212194

### (2) 研究分担者

伊谷 原一 (IDANI GENICHI)  
京都大学野生動物研究センター・教授  
研究者番号: 70396224

Michael A. Huffman  
京都大学霊長類研究所・准教授  
研究者番号: 10335242

五百部 裕 (IHOBE HIROSHI)  
椋山女学園大学人間関係学部・教授  
研究者番号: 20252413

中務 真人 (NAKATSUKASA MASATO)  
京都大学大学院理学研究科・准教授  
研究者番号: 00227828

橋本 千絵 (HASHIMOTO CHIE)  
京都大学霊長類研究所・助教  
研究者番号: 40379011

小川 秀司 (OGAWA HIDESHI)  
中京大学国際教養学部・教授  
研究者番号: 80293976

田代 靖子 (TASHIRO YASUKO)  
林原生物化学研究所類人猿研究センター・研究員

### (3) 連携研究者

Ndunda Mwanza  
コンゴ民主共和国生態森林研究センター・所長