

令和 2 年 6 月 11 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H02753

研究課題名(和文)人為攪乱影響下におけるアフリカ大型類人猿の生態学的研究

研究課題名(英文)Ecological study of the African great apes under human disturbance

研究代表者

湯本 貴和 (Yumoto, Takakazu)

京都大学・霊長類研究所・教授

研究者番号：70192804

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 28,100,000円

研究成果の概要(和文)：ガボン共和国のゴリラ、コンゴ民主共和国のボノボ、およびウガンダ共和国のチンパンジーに関して、それぞれ人為攪乱影響下にある生息地で、おもに遊動域と食物選択について研究をおこなった。大型類人猿は、アフリカの熱帯林を代表するものであり、彼らは原生林に依存していると考えられがちである。しかし、実際にはパイオニア植物の果実や葉、あるいは地上性草本類など、二次林を特徴づける植物に大きく依存していた。森林動態のなかで二次林を構成する樹種の葉の機能形質を調べると、窒素含有量が多く、タンニン含有量が少ないなど、野生霊長類の食物として好ましい性質をもつことが判明した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

現在、急激な熱帯林の減少で、野生霊長類を含む多くの動植物が絶滅に瀕している。その代表ともいべきアフリカのゴリラ、ボノボ、チンパンジーなどの大型類人猿は、じつは人為的な環境である二次林を多く利用し、二次林を構成する樹種の機能形質が食べ物として好ましい性質をもつことが判明した。このことは、これまでのアフリカの大型類人猿のために原生林を中心とし、地域住民を徹底的に排除する保護策ではなく、二次林や農地も含むゆるやかなゾーニングにより、焼畑耕作などを生業とする地域住民との共存に向けた新しい大型類人猿の保護政策の立案に大きく寄与する。

研究成果の概要(英文)：The research was conducted on Western gorillas in the Gabonese Republic, bonobos in the Democratic Republic of Congo, and chimpanzees in Republic of Uganda, under the human-dominant landscape, mainly for their habitat uses and food selections. These African great apes are regarded as representatives of the primeval tropical forests. However, in reality, they depend largely on the fruits and leaves of pioneer plants or terrestrial herbs which are characteristic of secondary forests. The functional traits of the leaves of the tree species were examined, and we found that tree species in the secondary forest have the higher protein and the lower tannin content than those in the primary forest. These functional traits of the leaves are the desirable properties as a food of wild primates.

研究分野：生態学

キーワード：アフリカ 熱帯林 大型類人猿 人為攪乱 二次林 機能形質 採食生態 保全

## 1. 研究開始当初の背景

アフリカの都市近郊からはるかに離れた辺境にしか生息していないゴリラ、ボノボ、チンパンジーという大型類人猿は、広い行動圏(遊動域)が必要で、産仔数が少なく出産間隔も長いために狩猟圧に極端に弱く、また豊かな熱帯林を特徴づける多様な果実に依存しているため、原生的な森林に生息していると考えられてきた。しかしながら、長期にわたる遊動パターンや食物選択のデータから、季節によっては原生林に比して湿地林や成長した二次林などへの依存度が高いことが明らかになりつつある(Terada *et al.* 2015)。成長した二次林に多いパイオニア植物である *Musanga cercopoides* や *M. leo-errerae* (イラクサ科) や *Ficus* spp. (クワ科) などの果実や新葉は、年間を通じて安定的に供給されるため、リラ、ボノボ、チンパンジーに共通して主要な食物であり、またアフリカ熱帯林特有の樹高が低く光環境のよい二次林の林床で、バイオマスの大きい地上性草本類(THV: Terrestrial Herbaceous Vegetation)は、果実欠乏期に大きく遊動パターンを決定する救荒食の役割(Fall back Food)を果たすとされている(Marshall and Wrangham 2007)。世界的な規模で原生林が失われていく一方で、人口の都市集中によって過疎化した農村では二次林が回復している傾向がみられ始めているのは、熱帯諸国でも例外ではない(Imai *et al.* 2018)。本研究の核心となる「問い」は、二次林がどの程度まで原生林の代替になり得るのか、いいかえれば、どのような条件を備えていれば二次林が本来、原生林に依存していた動物相を収容できるかというものである。この課題は、増大する絶滅危惧種をどのように絶滅から救うのかを直接、解決するための保全生態学的な大きな課題になりつつある (Corlett and Primack 2011)。

## 2. 研究の目的

アフリカ大型類人猿の人為攪乱影響下における生態に焦点を当て、とくに遊動域と食物選択に関して、人為攪乱を強く受けた二次林の役割を評価する。ゴリラ、ボノボ、チンパンジーら大型類人猿は、アフリカの熱帯林を指標づけるものであり、原生林に依存していると考えられがちであるが、実際にはパイオニア植物の果実や葉、あるいは THV など、二次林を特徴づける植物に大きく依存していることがわかってきた。本研究は、森林動態に伴った植物種組成の変化、それに付随した果実の季節変動・年変動、葉の被食防衛物質などを定量的に比較研究することにより、大型類人猿を含む霊長類がどの程度まで二次林に依存しているのかを明らかにすることを目的とする。とくに熱帯林の人間の過去及び現在の土地利用に着目して、原生的な環境がますます希少になっていくなかで、類人猿の絶滅回避のための保全生物学的な展望を示す。本研究は、世界的にもっとも注目される絶滅危惧種の典型例で、生態系の健全さを指標するアンブレラ種でもあり、生態系のシンボルであるプラグシップ種でもある大型類人猿を指標にして、二次林の大型動物の収容力に関して定量的なデータを得ること、さらに大型霊長類の集団を収容できる二次林の条件を探索することを目的としている。そのためにアフリカ熱帯林に生息するゴリラ、ボノボ、チンパンジーの3種を対象に、それぞれ長期調査拠点で継続して得られている行動圏と食物選択のデータを活用し、およそ20~30年前、まだ保護区が確立しておらず、森林伐採やプランテーション開発が盛んであったころから今日に至るまでの植生調査、行動圏、食物選択のデータを比較することによって、植生の回復とそれに伴って変化した大型類人猿の行動圏と食物選択の関係を解明することを目的とする。また新旧の食物リストにあげられる植物の光合成能力に係る葉の窒素濃度、葉面積葉重量比、材密度(生長速度に相関している)、種子や果実の大きさや栄養などの機能性質を計測することで、森林の遷移に関連する生理生態学的なメカニズムを考察し、なぜ大型類人猿が二次林の植物を食物として選択するのかという問いに対して、植物生態学としての解析をおこなう。

### 3. 研究の方法

1) ゴリラの生息するムカラバ(ガボン共和国)、ボノボの生息するワンバ(コンゴ民主共和国)、チンパンジーの生息するカリンズ(ウガンダ共和国)のそれぞれで調査地域および近郊の現在および過去の土地利用が明らかになるように、衛星情報と地上の植生調査を組み合わせた広域の植生図(現在と15-30年前)を作成した。

2) THV バイオマスの定量化、霊長類の葉食に関する基礎情報(嗜好種、非嗜好種、あるいは季節的な嗜好の変化)を集約して主要樹種の葉の機能形質(LMA(Leaf Mass per Area)、窒素含有量、縮合型タンニン量、総フェノール量など)の計測とサンプリング、果実/種子の機能形質(サイズ、重さ、堅さ、色、糖度、エネルギー量、種子の縮合型タンニン量と総フェノール量)の計測とサンプリングをおこなった。

3) フィールドでの霊長類調査では、大型類人猿を中心とした霊長類について、従来行なわれてきた個体識別による個体追跡、糞分析の調査を継続し、一次林と二次林をどのように利用するか、森林の立体構造をどのように利用するか、という森林の水平・垂直構造と霊長類の遊動に着目したデータセットを作成した。

### 4. 研究成果

ゴリラの生息するムカラバ(ガボン共和国)、ボノボの生息するワンバ(コンゴ民主共和国)、チンパンジーの生息するカリンズ(ウガンダ共和国)のそれぞれで、現在の衛星情報から判別できる植生と、過去の資料(植生や土地利用についての記述や地図など)によって復元された植生と、現在の大型類人猿の土地利用との関係を解析した。その結果、いずれの地域、いずれの類人猿の種でも季節によって、原生林と二次林で採食の使い分けをしていることがわかった。樹上にネスト(夜間の寝場所)をつくるボノボとチンパンジーは、採食場所としては二次林や湿地林などを頻繁に利用するが、睡眠を含む休息場所には原生林を多く利用することがわかった。地上でネストをつくるゴリラは、ボノボとチンパンジーに比べて、採食場所だけでなく、休息場所にも二次林を多用する傾向が強かった。

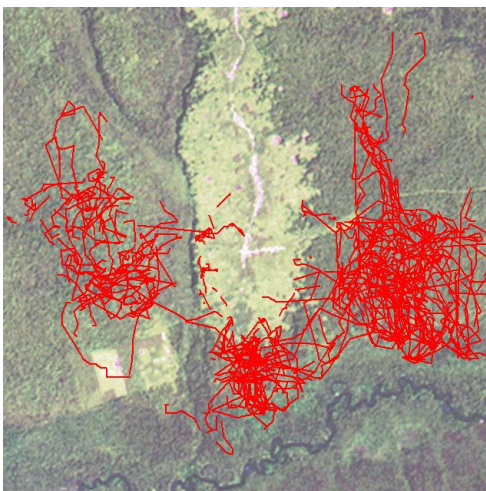


図1: ボノボ遊動域と植生。データは、2007年9月から2008年8月の1年間で226日、106,801ポイントである。ボノボなどの大型類人猿には直接データロガーをつけることは禁止されているので、人付けされたボノボを追跡する研究者および調査アシスタントのGPSデータによるものである。とくに左側の川の対岸にある利用頻度の高い場所は、1950~60年代に伐採され、かなり回復した古い二次林である。

チンパンジーの生息地であるカリンズで 4700m にわたるフェノロジーのセンサスルートをつくり、胸高直径 10cm 以上の樹木と胸高直径 5cm 以上のつる植物をラベルし、996 本の植物について果実の有無と新葉の展開を毎月記録した。同様のセンサスは、ゴリラの生息地であるムカラバやボノボの生息地であるワンバでもおこなった。

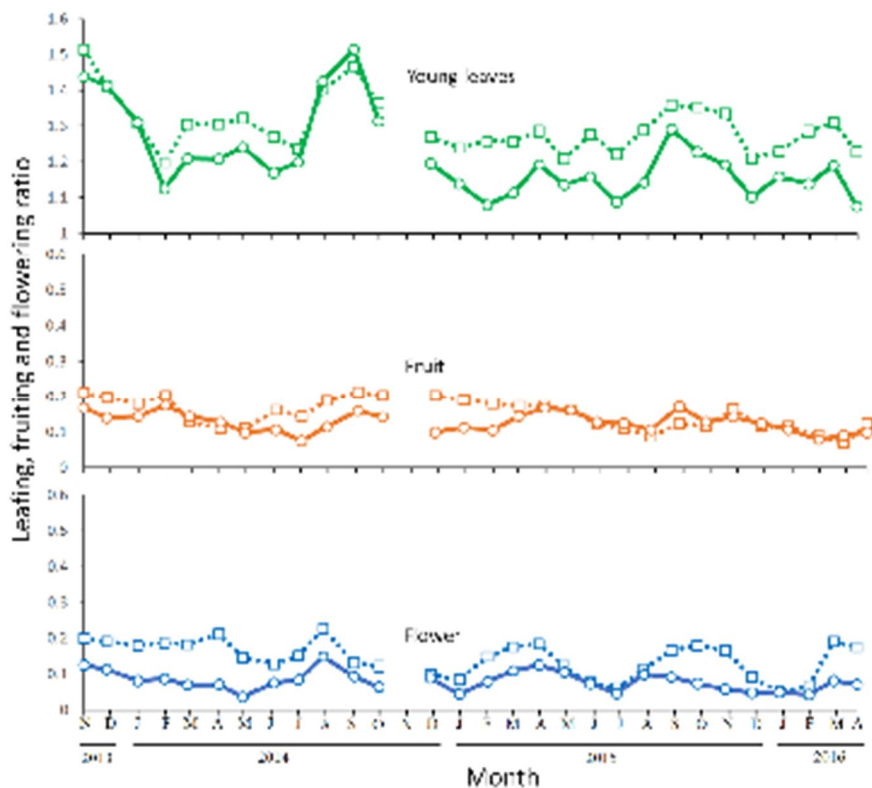


図 2：カリンズの森林を構成する樹木とつる植物のフェノロジー。

また、森林を構成する主たる 72 種の樹種について材と葉を採集し、とくに霊長類が新葉を好む樹種については、旧葉と新葉を採集して機能形質 (LMA(Leaf Mass per Area)、窒素含有量、縮合型タンニン量、総フェノール量など) の計測をおこなっている。予備的な結果では、チンパンジーの好む葉は、葉の堅さが柔らかく、窒素含有量が高く、縮合型タンニン量や総フェノール量が低い傾向があり、従来の霊長類の葉食傾向と同じであった。この葉の堅さが柔らかく、窒素含有量が高く、縮合型タンニン量や総フェノール量が低い傾向は、原生林を構成する樹種よりも、二次林を構成する樹種の性質であり、植物の機能形質からみれば、明るい場所で生長の早い樹種に対応することが示唆された。いまだ解析の途中ではあるが、遷移の初期段階に出現する樹種の機能形質が、霊長類の食物としての好条件と一致するため、また、二次林の出現する樹種が果実をつける期間が長く、新葉も長期にわたって展開しつづけるため、アフリカ大型類人猿は原生林にとくに果実が豊富な時期以外は、二次林で多く採食することに関係すると考えられた。また地上性草本類は二次林と湿地林に多いため、これらを採食するためにも二次林と湿地林を頻繁に利用すると推定された。

アフリカ大型類人猿の保護計画としては、従来、原生林を囲い込み、地域住民を排除するゾーニングが主流であった。その結果、類人猿が保護地域から外に出て、農作物を荒らす獣害を起こし、地域住民との軋轢が増す結果となる場合が多かった。今回の研究は、結果は予備的ではあるものの、季節を問わず、豊富な食物がある二次林を農地とのバッファゾーンとして確立することで、地域住民との軋轢を減らす方策がありえることを示唆している。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 12件/うち国際共著 12件/うちオープンアクセス 12件）

1. 著者名 Imai Nobuo, Furukawa Takuya, Tsujino Riyou, Kitamura Shumpei, Yumoto Takakazu	4. 巻 13
2. 論文標題 Factors affecting forest area change in Southeast Asia during 1980-2010	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0197391
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1371/journal.pone.0197391	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Matsuda Ikki, Clauss Marcus, Tuuga Augustine, Sugau John, Hanya Goro, Yumoto Takakazu, Bernard Henry, Hummel Jorgen	4. 巻 7
2. 論文標題 Factors Affecting Leaf Selection by Foregut-fermenting Proboscis Monkeys: New Insight from in vitro Digestibility and Toughness of Leaves	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 42774
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) DOI: 10.1038/srep42774	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Kusaka S., Ishimaru E., Hyodo F., Gakuhari T., Yoneda M., Yumoto T. Tayasu I.	4. 巻 6
2. 論文標題 Homogeneous diet of contemporary Japanese inferred from stable isotope ratios of hair	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 33122
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/srep33122	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Tsujino R, Yumoto T, Kitamura S, Djamaluddin I, Darnaedi D	4. 巻 57
2. 論文標題 History of forest loss in Indonesia	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Land Use Policy	6. 最初と最後の頁 335-347
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.landusepol.2016.05.034	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Clay Z, Furuichi T, de Waal FBM	4. 巻 153
2. 論文標題 Obstacles and catalysts to peaceful coexistence in chimpanzees and bonobos.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Behaviour	6. 最初と最後の頁 1293-1330
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1163/1568539X-00003335	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Garai C, Weiss A, Arnaud C, Furuichi T	4. 巻 78
2. 論文標題 Personality in wild bonobos (Pan paniscus)	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 American Journal of Primatology	6. 最初と最後の頁 1178-1189
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajp.22573	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Yoshida T, Takemoto H, Sakamaki T, Tokuyama N, Hart J, Hart T, Dupain J, Cobden A, Mulavwa M, Kawamoto Y, Kaneko A, Enomoto Y, Sato E, Kooriyama T, Miyabe-Nishiwaki T, Suzuki J, Saito A, Okamoto M, Tomonaga M, Matsuzawa T, Furuichi T, Akari H.	4. 巻 7
2. 論文標題 Epidemiological surveillance of Lymphocryptovirus infection in wild bonobos	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Frontiers in Microbiology	6. 最初と最後の頁 1262
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmicb.2016.01262	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Tokuyama N, Furuichi T	4. 巻 119
2. 論文標題 Do friends help each other? Patterns of female coalition formation in wild bonobos at Wamba	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Animal Behaviour	6. 最初と最後の頁 27- 35
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.anbehav.2016.06.021	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Tokuyama N, Furuichi T.	4. 巻 71
2. 論文標題 Leadership of old females in collective departures in wild bonobos ( <i>Pan paniscus</i> ) at Wamba	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Behaviour and Sociobiology	6. 最初と最後の頁 55
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00265-017-2277-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Matsuda I, Ihobe H, Tashiro Y, Yumoto T, Baranga D, Hashimoto C.	4. 巻 61
2. 論文標題 The diet and feeding behavior of the black and white colobus ( <i>Colobus guereza</i> ) in the Kalinzu Forest, Uganda.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Primates	6. 最初と最後の頁 473-484
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) org/10.1007/s10329-020-00794-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Tokuyama N, Sakamaki T, Furuichi T	4. 巻 170
2. 論文標題 Inter group aggressive interaction patterns indicate male mate defense and female cooperation across bonobo groups at Wamba, Democratic Republic of the Congo	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 American Journal of Physical Anthropology	6. 最初と最後の頁 535-550
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) org/10.1002/ajpa.23929	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 NAKAJI Tatsuro, OGUMA Hiroyuki, NAKAMURA Masahiro, Panida Kachina, Lamthai Asanok, Dokrak Marod, AIBA Masahiro, KUROKAWA Hiroko, KOSUGI Yoshiko, Abdul Rahman Kassim, HIURA Tsutomu	4. 巻 233
2. 論文標題 Estimation of six leaf traits of East Asian forest tree species by leaf spectroscopy and partial least square regression	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Remote Sensing of Environment	6. 最初と最後の頁 111381
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) org/10.1016/j.rse.2019.111381	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計12件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 6件）

1. 発表者名 Yumoto T
2. 発表標題 Asian tropical forests and plant-animal interactions.
3. 学会等名 Symposium of Integrative Biology: Biodiversity in Asia. (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Terada S, Nackoney J, Sakamaki T, Yumoto T, Furuichi T.
2. 発表標題 Habitat use of bonobos ( <i>Pan paniscus</i> ) at Wamba: selection of vegetation types for ranging, feeding and night-sleeping.
3. 学会等名 The 27th International Primatological Society Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Toge A, Hayakawa T, Okamoto M, Hashimoto C, Yumoto T.
2. 発表標題 DNA metabarcoding reveals dietary insect overlaps among three species of forest guenons ( <i>Cercopithecus</i> spp.) in Kalinzu Forest, Uganda
3. 学会等名 The 27th International Primatological Society Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 峠 明杜, 早川卓志, 岡本宗裕, 橋本千絵, 湯本貴和.
2. 発表標題 霊長類の昆虫食におけるニッチ重複.
3. 学会等名 第 34 回日本霊長類学会大会
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 峠明杜, 早川卓志, 岡本宗裕, 橋本千絵, 湯本貴和
2. 発表標題 同所的に生息するグエノン (Cercopithecus属) 3種における食性の種間比較
3. 学会等名 第64回日本生態学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 橋本千絵、リュフンジン、毛利恵子、清水慶子、古市剛史
2. 発表標題 野生ボノボと野生チンパンジーにおけるメスの性ホルモン動態について
3. 学会等名 日本アフリカ学会第53回学術大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Koops K, Schoning C, Isaji, Hashimoto C
2. 発表標題 Cultural differences in ant-dipping tool length between neighbouring chimpanzee communities at Kalinzu, Uganda
3. 学会等名 第26回国際霊長類学会大会 (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Ryu H, Hashimoto C, Mouri K, Shimizu K, Hill DA, Furuichi T
2. 発表標題 Can male bonobos (Pan paniscus) determine the peri-ovulatory period with some precision?
3. 学会等名 第26回国際霊長類学会大会 (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Hashimoto C, Ryu H, Mouri K, Shimizu K, Furuichi T
2. 発表標題 Female reproductive monitoring and miscarriage in wild bonobos at Wamba, Democratic Republic of Congo and chimpanzees in Kalinzu Forest, Uganda
3. 学会等名 第26回国際霊長類学会大会（国際学会）
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 橋本千絵、伊左治美奈、松尾ほだか
2. 発表標題 ウガンダ共和国カリンズ森林の野生チンパンジーで観察された子殺しについて
3. 学会等名 日本アフリカ学会第53回学術大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 北村俊平, Poonswad P
2. 発表標題 センダン科 <i>Aglaia spectabilis</i> の種子散布者としてのサイチョウ類の質的な有効性
3. 学会等名 第26回日本熱帯生態学会大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 北村俊平, Thong-Aree S, Madsri S, Poonswad P
2. 発表標題 タイ南部の天然林・二次林・果樹園を利用する地上性小型哺乳類群集
3. 学会等名 第64回日本生態学会大会
4. 発表年 2017年

## 〔図書〕 計2件

1. 著者名 Nowak K, Barnett AA, Matsuda I	4. 発行年 2019年
2. 出版社 Cambridge University Press	5. 総ページ数 446
3. 書名 Primates in Flooded Habitat: Ecology and Conservation	

1. 著者名 松田 裕之、佐藤 哲、湯本 貴和	4. 発行年 2019年
2. 出版社 京都大学学術出版会	5. 総ページ数 343
3. 書名 ユネスコエコパーク	

## 〔産業財産権〕

## 〔その他〕

-

## 6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	古市 剛史  (Furuichi Takeshi)  (20212194)	京都大学・霊長類研究所・教授   (14301)	
研究分担者	橋本 千絵  (Che Hashimoto)  (40379011)	京都大学・霊長類研究所・助教   (14301)	
研究分担者	竹ノ下 祐二  (Yuji Takenoshita)  (40390778)	中部学院大学・公私立大学の部局等・教授   (33707)	

## 6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	北村 俊平  (Shunpei Kitamura)  (60549674)	石川県立大学・生物資源環境学部・准教授    (23303)	
研究 分 担 者	兵藤 不二夫  (Fujio Hyodo)  (70435535)	岡山大学・異分野融合先端研究コア・准教授    (15301)	