

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 6 月 15 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07586

研究課題名（和文）ヒトの地上性の起源と後期中新世の気候変動

研究課題名（英文）Origin of human terrestrial life influenced by climate change in the late Miocene

研究代表者

竹元 博幸（TAKEMOTO, Hiroyuki）

京都大学・霊長類研究所・特定助教

研究者番号：80379015

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,600,000 円

研究成果の概要（和文）：ウガンダ共和国カリンズ森林において、乾季三ヶ月チンパンジーの調査を、コンゴ民主共和国、ワンバ地域において乾季4ヶ月、ボノボの調査を行なった。両調査地で個体追跡を行い行動を記録した。果実量および森林内気温（地上1.5mから最大26mまでの高さ）を測定し、地上利用時間に与える影響を調べた。

現在データ入力と解析が進行中であるが、以前に取ったワンバと西アフリカのボソウのデータを用いて、パーティーサイズの解析を行った。パーティーサイズは樹上に比べ地上パーティーが大きかった。理由としては地上の捕食リスクが高いことが挙げられる。今後今回収集したカリンズのデータを用いて新たに解析する予定である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

1980年代以降、イーストサイドストーリーの内容が広く理解され、森林面積の減少とヒトの誕生の関係が議論されるようになってきた。環境変化が生物の進化を促すという進化生物学のごく一般的な知識が、ヒトの進化にも適用されたことには大きな意義があった。しかし、初期人類は森林環境ですでに半地上性を獲得しており、その生態学的な理由が不明なままだった。本研究は森林内で地上利用が増える要因を森林内微気象と特定しており、かつての熱帯季節林の周辺部で初期人類の化石が発見されていることの原因を与えている。本研究はイーストサイドストーリーに変わる新たな人類誕生の仮説を提唱している。

研究成果の概要（英文）：I conducted a survey for chimpanzees in the Kalinzu Forest, Uganda, for three months in the dry season from December to February 2017, and a survey for bonobos in the Wamba, Democratic Republic of the Congo, for four months in the dry season from December to March 2018. At both sites, I tracked focal animal by nest to nest and recorded the behavior of the target species. Also, the fruit availability was measured twice a month. The temperature in the forest was measured at heights of 1.5 m to a maximum of 26 m every 10 minutes.

Although data analysis is currently in progress, party size analysis was performed using the previously collected data from Wamba and Bossou in West Africa. The party size was larger for terrestrial parties than that in trees. the predation risk might affected their party size. In the future, I plan to make a new analysis using the data of Kalinzu, collected this time.

研究分野：動物生態学 進化生物学

キーワード：ボノボ チンパンジー 森林気象 地上性 樹上性 熱帯季節林

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

ヒトとチンパンジーの共通祖先は樹上性だったらしい(White et al, 2009)。また、初期人類化石(7~4Ma)の産出環境は全て森林かそれに近い(Vignaud et al, 2002 など)。アルディピテクス・ラミダス(4.4 Ma)は林冠の開いた明るい森林で暮らしていたが、地上生活への移行段階にあり、二足歩行が可能で地上も利用していた(Lovejoy et al, 2009)。現生/化石類人猿の研究からは、二足歩行が樹上で進化した可能性も指摘されている(Crompton et al, 2010)。つまり人類進化において、二足歩行・サバンナへの進出・地上生活が同時に生じた必然性はなく、部分的な地上生活は森林が生活の中心であった頃に獲得していたようだ。なぜヒトの祖先は樹上から林床に降りたのだろうか。

Takemoto (2004; 2011; 2017)は、西アフリカ・ボツウのチンパンジー(*Pan troglodytes verus*)と中央アフリカ・ワンバのボノボ(*Pan paniscus*)において、気温の季節変化が地上行動を増やす主要因で、外気温の変化に対して両種の反応に違いはなかったと結論している。この結論から類推すると、後期中新世に起こった乾季の出現とその長期化という季節性の増大そのものが、ヒトの祖先の森林内での半地上生活を促した可能性がある。本申請課題では、すでに収集したボツウ/ワンバの比較データに、より乾燥したウガンダ・カリンズ森林のチンパンジー(*Pan troglodytes schweinfurthii*)の資料を加える予定である。後期中新世の熱帯林辺縁部で生じた季節性と、そこで起こった初期人類の半地上生活の関係を推定したい。

2. 研究の目的

Pan 属(チンパンジーとボノボ)の地上利用頻度には生息地によって違いがあり、森林内気温の季節変化の差異が一因と思われる。本研究の目的は、ウガンダ・カリンズ森林およびギニア・ボツウのチンパンジーとワンバのボノボ、3生息地の地上性の季節変化の要因として、森林内微気象の影響をさまざまな環境要因の中から特定することである。また地上利用頻度の差異がパーティーサイズ(一緒に行動する頭数)、その他さまざまな行動にあたる影響を考察する。これらの事実から、後期中新世以降のアフリカにおける気候変化、植生変化を考慮し、初期人類の森林内での樹上生活から地上生活へ移行と、森林内での半地上生活が初期人類の生態に与えた影響を推察する。

3. 研究の方法

調査はウガンダ共和国カリンズ森林(チンパンジー)の乾季(1-2月)、およびコンゴ民主共和国ワンバ地域(ボノボ)の乾季(12-1月)、それぞれ8週間調査を行った。

1) 果実生産量と分布状態の定量:ワンバ、カリンズ両地域では、すでに植生解析・植物生産量調査用のライントランセクトが両地域に設置され、落下果実センサスの資料が蓄積されている。ボツウの果実センサスは目視評価のため、落下センサスのデータに加え、月に2回、果実量、若葉量を目視で0-3までの4段階で評価し、季節差

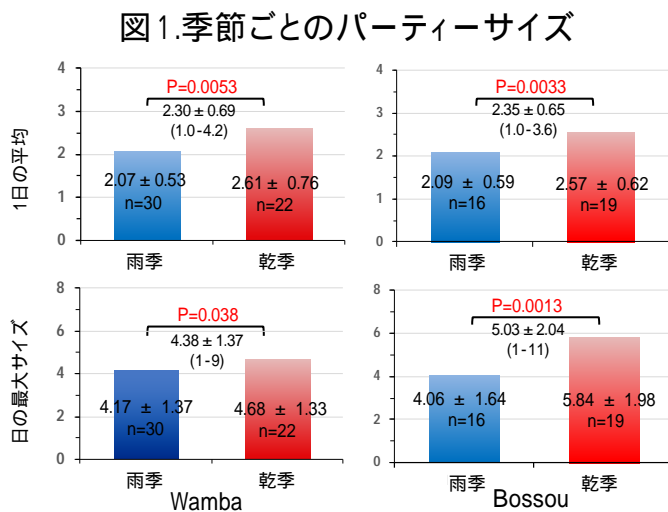
と地域差を把握した(Takemoto, 2003)。また、果樹の分布状態(集中分布か否か)も評価した。

2) 微気象の測定:それぞれの地域で、一次林と二次林を中心に測定地点(測定木)を設け、それぞれの測定木の地上 10m ごとに自動温湿度記録計を設置し、森林内の微気象の垂直構造を 10 分ごとに測定した。

3) 行動観察:熱帯林内は見通しが悪く、正確な高さ推定が難しい場合が多い。精密な立木測定器を常備し、林冠の高さを観察中に常に測っておき、観察個体の位置を林冠との相対的な高さで評価する(相対高度)。Pan 属はパーティーで行動するため、追跡個体を固定しない限り行動の時間配分を測定できない。1 日 1 個体の個体追跡法を基本とし、行動記録はスキミング法(10 分ごと)と連続記録を併用し、追跡個体の周囲にいる個体も同時に記録する(パーティーサイズのデータ)。また GPS により逐次位置を自動記録する。

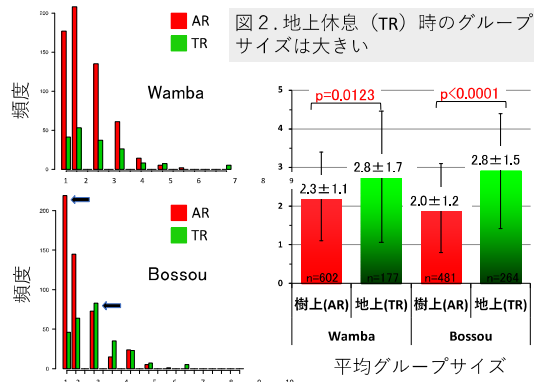
4. 研究成果

東アフリカ、ウガンダ共和国のカリンズ森林において 2019 年 6 月から 2020 年 3 月まで滞在し、森林気象の測定を続けた。森林内の二箇所、地上付近から林冠までデータロガーを設置し、気温・湿度の垂直構造を 10 分ごとに記録した。また 2017 年度から 2018 年度にかけて収集したカリンズの行動データおよびコンゴ民主共和国、ワンバ森林のボノボの行動データの入力を行なった。全てのデータが入力し終わったわけではないが、Takemoto (2017) によりワンバの乾季の林冠部は林内地上付近に比べ 5-7 °C ほど気温が高く、湿度も低いことがすでにわかっている。哺乳類の体温調節、エネルギー収支に着目して、チンパンジーとボノボの林内空間利用について解析したい。行動の時間配分、森林内の食物利用可能性(果実と若葉)、一緒に行動する個体(パーティー)の個体数や性・年齢構成についても資料を収集しており、それらの季節変化について解析をおこないつつある。Pan 属の適応と進化、さらには初期人類の気候変化に対する適応を探る予定だ。



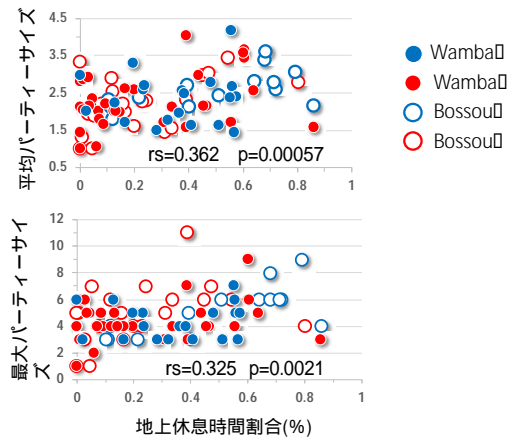
チンパンジーとボノボの離合集散社会解明の鍵となる、パーティーサイズの季節変化について、2005 年から 2009 年までに収集したコンゴ民主共和国ワンバ地域のボノボとギニア共和国ボソウ地域のチンパンジーの調査資料を用いて、捕食者の影響の観点から解析した(2019 年度日本哺乳類学会大会)。ボノボ、チンパンジーどちらでも乾季の方がパーティーサイズが大きかった(図 1)。

これは、両種とも地上にいるときのほうがパーティーサイズが大きく(図 2)、外気温が



高い日には地上行動が増えるからであった (図3)。これまでに多くの調査地でチンパンジーのパーティーサイズが乾季に大きくなることが指摘されていたが、環境中の果実量と相関する場合もしない場合もあり、はっきりした理由はわかっていなかった。本研究結果からは、乾季は地上行動が増えるからパーティーサイズが大きくなるという単純な結果を得た。その要因としては、地上は樹上に比べ捕食リスクが高いことが挙げられる。今後カリニズスのデータを用いて新たに解析し、ボノボとチンパンジーの離合集散社会の真実に迫りたい。

図3 日毎のパーティーサイズと地上休息時間の相関



5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 TAKEMOTO Hiroyuki	4. 巻 34
2. 論文標題 The History of Bonobos: Investigation from Movements of the Earth and the Perspective of Biogeography	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Primate Research	6. 最初と最後の頁 87～102
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.2354/psj.34.016	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 -
1. 著者名 竹元博幸	4. 巻 未定
2. 論文標題 大地の変動と生物地理から探るボノボの歴史	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 霊長類研究	6. 最初と最後の頁 未定
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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 -
1. 著者名 Ishizuka S, Takemoto H, Sakamaki T, Tokuyama N, Toda K, Hashimoto C, Furuichi T.	4. 巻 10
2. 論文標題 Comparisons of between-group differentiation in male kinship between bonobos and chimpanzees.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 251
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.1038/s41598-019-57133-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Hashimoto C, Isaji M, Mouri K, Takemoto H.	4. 巻 -
2. 論文標題 Intergroup Encounters of Chimpanzees (Pan troglodytes) from the Female Perspective.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Primatology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.1007/s10764-020-00145-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 4件）

1. 発表者名 Takemoto H.
2. 発表標題 Terrestrial behavior increases party size in chimpanzees and bonobos
3. 学会等名 27th International Primatological Society Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hasimoto C, Isaji M, Mouri K, Takemoto H, Furuichi T.
2. 発表標題 Male-female interaction during intergroup encounter in chimpanzees in kalinzu forest reserve, Uganda.
3. 学会等名 27th International Primatological Society Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Thompson J, Hart J, Hart T, Hahn B, Takemoto H.
2. 発表標題 Overview: bonobo (pan paniscus) variation among population level and TL2 landscape in D.R. Congo.
3. 学会等名 27th International Primatological Society Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 竹元博幸
2. 発表標題 地上にいるときは一緒にいる個体数が増える
3. 学会等名 第33回本霊長類学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Hiroyuki Takemoto
2. 発表標題 Terrestrial behavior increases party size in chimpanzees and bonobos.
3. 学会等名 27th Congress of the International Primatological Society (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 竹元博幸
2. 発表標題 ボノボとチンパンジーの地上パーティーサイズと捕食リスク
3. 学会等名 日本哺乳類学会2019年度大会 (2019年9月, 東京)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石塚 真太郎, 竹元 博幸, 坂巻 哲也, 徳山 奈帆子, 戸田 和弥, 橋本 千絵, 古市 剛史
2. 発表標題 Pan属二種におけるオスの隣接集団間の遺伝的分化の比較
3. 学会等名 第35回日本霊長類学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 橋本千絵、毛利恵子、竹元博幸、古市剛史
2. 発表標題 Pan属におけるメスの閉経について～野生ボノボとチンパンジーにおける老齡メスの性ホルモン動態～
3. 学会等名 日本アフリカ学会第56回学術大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 橋本千絵、毛利恵子、竹元博幸、古市剛史
2. 発表標題 ボノボ・チンパンジーにおける、オスからメスへのハラスメントについて
3. 学会等名 進化人類学分科会第43回シンポジウム
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔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	橋本 千絵 (Hashimoto Chie) (40379011)	京都大学・霊長類研究所・助教 (14301)	
連携研究者	古市 剛史 (Furuichi Takeshi) (20212194)	京都大学・霊長類研究所・教授 (14301)	