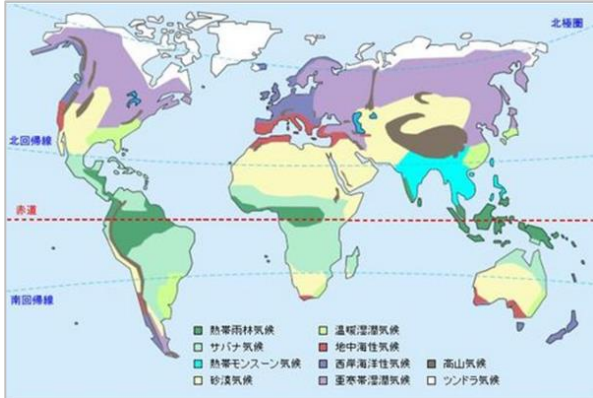


# 「ゴリラの社会は生物多様性によってどう変動するか？」

総合地球環境学研究所

所長 山極 壽一



これは世界の植生図です。濃い緑で描かれた部分が熱帯雨林で、アフリカ、アジア、南米・中米にあります。南米の熱帯雨林が一番大きく450万平方キロあり、アジアが250万平方キロ、アフリカは185万平方キロです。実は人類はこれまで20種類以上出てきましたが、ほとんどアフリカで誕生しています。

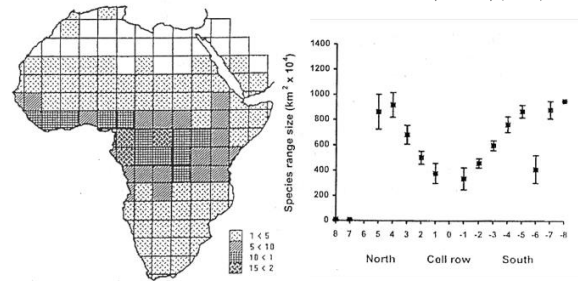
人間に近い霊長類は6500万年前に地球上に現れ、いろいろな種に分かれて、現在450種に分類されます。人間は、オランウータン、ゴリラ、チンパンジーと共にヒト科に分類されます。サルとは3000万年ぐらい前に分かれました。つまり、オランウータンやゴリラ、チンパンジーは、人間と同じほどサルとは遠い存在であり、遺伝子ではゴリラは1.4%、チンパンジーは1.2%ぐらいしか人間と変わらないのです。



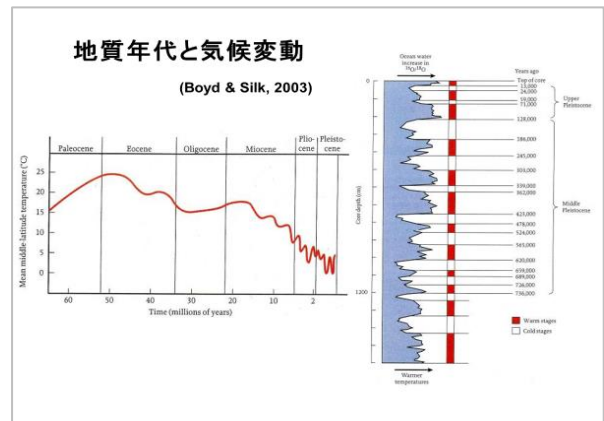
いま霊長類は黒塗りの地域に分布しています。基本的には熱帯起源で赤道中心に分布していますが、温帯に進出するサルが出てきて生息地を広げました。

## 霊長類種の種数と種の分布域の広さ

Eeley & Foley (1999)



アフリカには多くの霊長類がいます。左の地図で、黒つぶく塗られている地域ほど多種の霊長類が生息しており、白い地域は砂漠です。赤道を挟んで北や南に向かうほど霊長類の種の多様性が小さくなることを表しています。右側のグラフは、X軸が緯度で(中央の0が赤道)、緯度が高くなれば種の分布域が広くなることを示しています。赤道直下では小さな分布域で多くの種類が乱立し、北や南へ行くほど植生が単純になり一つの種の領域が広がります。つまり、赤道直下の熱帯雨林こそいろいろな種が生まれ、ひしめき合う場所なのです。

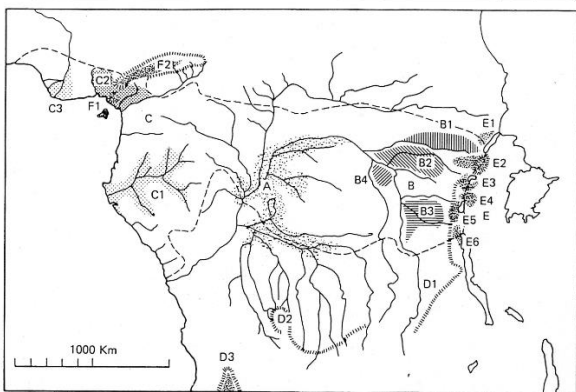


しかし、地球はさまざまな気候変動を経てきました。左側の

図は、中緯度地帯の平均気温の変化を表しています。6500 万年前からしばらく温暖な時代が続き、人類が登場した 700 万年前から現代まで小刻みに変動しながら冷涼化しています。そういった中で人類も、ゴリラ、チンパンジー、オランウータンも生きてきたのです。

右側のグラフは、直近の 80 万年間は温暖、冷涼の気候を交互に繰り返してきたことを表しており、赤色の部分が温暖化の時期です。この変動の中で、それぞれの種がどのような環境を求めて暮らしたかによって、その種の生態、形態、生理が変わってきたのです。

### コンゴ盆地のレフュージア（避難林） Kingdon (1989)



これはアフリカ大陸の赤道直下で森林がどう残ってきたかを表した地図です。森林性の動物が冷涼、乾燥の時期に頼っていた森林をレフュージア（避難林）といいます。地図のA付近に折線で描かれているのがコンゴ川です。その支流にわたってレフュージアが残り、それ以外の森林は消えました。冷涼化すると、水分が氷になり乾燥します。熱帯雨林は水分が必要なため、乾燥すると森林が縮んでいきます。A、B、Cで示す所に森林が残り、こういうところへ様々な動物が逃げ込み、それ以外の動物は森林以外の乾燥林に適応した生理や形態を進化させました。それがアフリカの生物多様性を作ったのです。

また、安定した気候だけでなく気候変動も起こりながら生物の多様性が進んだため、さまざまな形質を持った動物が現れます。それが、ゾウ、キリン、カバ、サイといった大型哺乳類です。アフリカ大陸は南北の大地溝帯によって引き裂かれ、西側と東側の湿潤域と乾燥域に分かれた所に大型哺乳類が出現しました。ゾウも森林ゾウとサバンナゾウと2種類があり、バッファローも森林性の種と大型のサバンナに住む種ができました。

これは 600 万年前のことで、実は人類が現れた時期と軌を一にしているのです。よって人類もその頃、森林性のゴリラやチ

ンパンジーと別れて、サバンナへと進出をしたと考えられます。そこにアフリカ大陸の大きな秘密が隠されています。人類だけを調べても、人類の進化は分かりません。他の哺乳動物がどのようにアフリカ大陸の中で進化を遂げてきたかを考えないと、全体像は見えないのです。

### アフリカ熱帯雨林のエコシステム

- レフュージアは低地と山地に限定される
- 大型哺乳類の多様性が高い
- ゾウと霊長類の生物体量が大きい
- 大型哺乳類による森林の維持・再生への貢献が大きい

Ex: Seed dispersal by gorillas (*Cola lizae*, *Myrianthus holstii*)  
Seed dispersal by elephants (*Solanum dasyphyllum*,  
*Sacoglottis gabonensis*)

アフリカ熱帯雨林のエコシステムの特徴は、レフュージアが低地と山地に限定されていることです。大地溝帯により南北に大山脈ができ、西から東へ吹く季節風が山脈にぶつかり西側に雨を降らせ、西側に森林が残りました。東側は乾燥し、山地には雲が溜まることで森林が形成され、動物たちはそこへ逃げ込んでいきました。低地には大きな川や湖があるので、そこを中心に森林が残りました。

そのような対照的な地域ができたので、大型の哺乳類が多く出現しました。それらは乾燥地域で進化していきます。サバンナには隠れ場所がないので、肉食動物に狙われないためには、体を大きくすることが有利になったのです。

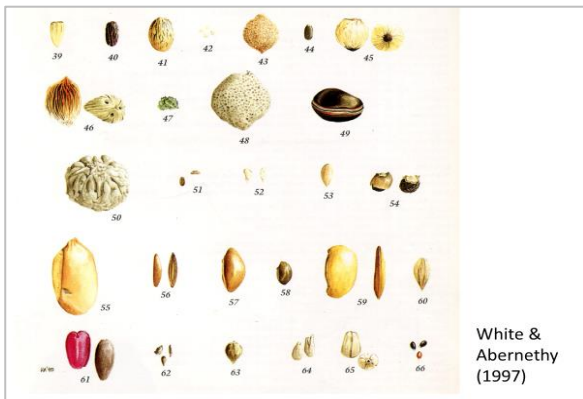
アフリカの森林の中で一番生物体量（バイオマス）が大きいのがゾウと霊長類といわれています。大型哺乳類による森林の維持・再生への貢献は大きく、いなくなると森林は単純になります。植物は、彼らの種子散布に頼って共進化を遂げてきました。植物と動物が、助け合いながらアフリカの生態系を作ってきたのです。

サルは、6500 万年前に現れた時は夜行性の小さな哺乳類でした。地上には大型の肉食動物が多くいたので、樹上にニッチを見つけました。しかし樹上には、空を飛び、いろいろな場所に飛び移ることができる鳥やコウモリなどの動物がいました。そこでサルは、飛ぶことは選ばず体を大きくして昼の世界に進出し、鳥の食卓に参加したのです。

サルが鳥の食卓に参加すると、植物もサルに食べてもらいやすいフルーツを整えました。これが共進化なのです。これを、

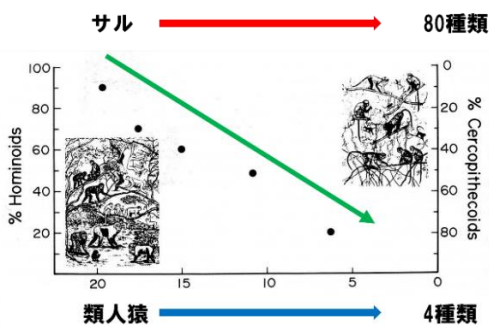
モンキーフルーツといいます。鳥には歯も手もなく、フルーツはすぐに飲み込まれます。そしてすぐに飛び立ち、空中から種をばら撒いてくれます。植物は動けないので種を運んでくれる動物が必要なのです。そのため植物は、鳥に食べられやすいフルーツを作りました。

ところがそこへサルが参入したことにより、植物はサルに食べてもらえるフルーツを考案するようになります。鳥よりもサルのほうが効果的だからです。空中散布は種がどこへ行くか分かりませんが、サルは確実に日向の発芽条件がいい場所へ糞という栄養を付けて運んでくれます。しかしサルには手や歯があるので、種だけ飲み込まず日当たりの悪い親木の下に蒔くかもしれません。そこで、種を飲み込んでもらえるフルーツを用意するのです。



私は何年もかかって、ゴリラの糞を洗って内容物を調べて、いろいろな種を見つけました。2 段目の 48 番は、梅干しの種に似ていて果肉が種からはがれにくく、はがそうとしているうちに飲んでしまうものです。4 段目の 57 番は柿の種みたいなもので、果肉をしがんでいと滑って胃の中に入ってしまいます。そのように、植物側も種の形を進化させました。実際、ゴリラの糞からさまざまな種子が発芽します。だから、ゴリラと植物は共進化を遂げて今日まで来たと考えられます。

**アフリカにおける類人猿とサルの相対的種数の過去2000万年の変化** (Andrews, 1986)



これはサルの種類数と類人猿の種類数の比率です。X 軸の 20 は 2000 万年前で、右側の 0 が現代です。2000 万年前、アフリカの熱帯雨林には、ほぼ類人猿しかいませんでした。ところが時代が進むにしたがい、サルが増えて類人猿が減りました。サルは森林の成功者であり、類人猿は失敗者なのです。

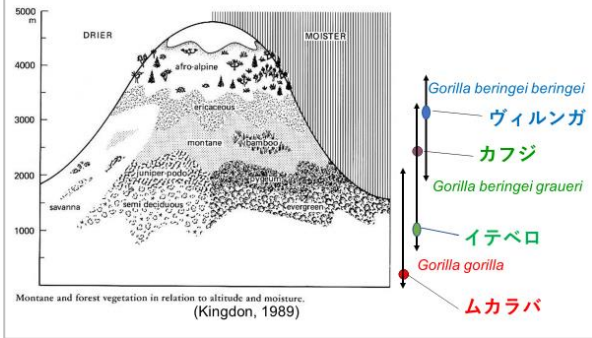
サルに比べて類人猿の数が減ったのは、消化能力と繁殖能力がサルに比べて類人猿が劣っていたからです。我々人類も、腸内にたくさんのバクテリアを共生させています。バクテリアによって、自力で消化できないものを分解してもらい生きているわけです。サルは非常にこの能力が高いのですが、しかし類人猿はその能力が低く、熟した果実しか食べられません。未熟な果実には、リグニン、アルカロイドなど毒性がある消化阻害物質を含んでいます。植物側も種の準備ができていないうちにフルーツを食べられたら困るので、熟したときに色を変えたり匂いを出したりして知らせるわけです。しかし多少熟した段階でサルに食べられてしまうと、類人猿が食べられるものが無くなってしまいます。

繁殖能力については、サルは 2 年に一度子どもを産みますが、ゴリラは 4 年に一度、オランウータンは 9 年に一度しか子どもを産めません。成長に時間がかかるのです。だからサルは、気候変動が起こり個体数が減っても、気候が良くなれば一気に数を増やすことができます。一方類人猿は、一旦数を減らすとなかなか数を増やすことができません。そのうちにサルたちに生息域を支配されてしまい、生きる場所を見つけれなくなってしまったということだろうと思います。

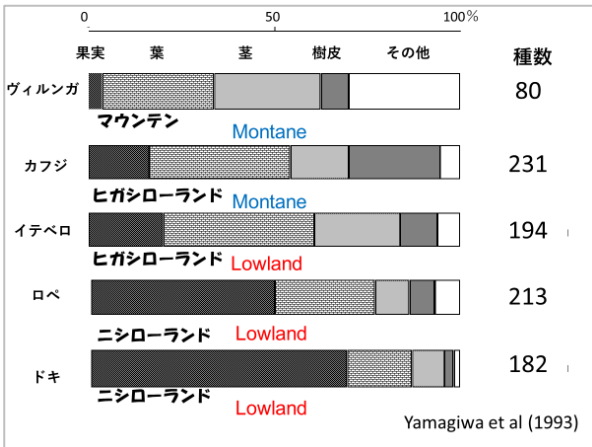


ゴリラの話をして。ゴリラはいま、東と西に二つの種に分かれて暮らしており、二つの種はそれぞれ二つの亜種に分かれています。私はその内の三つの亜種を研究してきました。マウンテンゴリラ、ヒガシローランドゴリラ、ニシローランドゴリラです。分布は空間的にだけでなく、垂直にも分かれています。

## ゴリラの垂直分布と調査地



マウンテンゴリラは標高 3,000 メートルぐらいにいます。ヒガシローランドゴリラは少し低い 2,000 メートル前後におり、ここにはまだ結構フルーツがあります。そしてイテベロという 600 メートルのところ、ムカラバという標高 50 メートルぐらいの低地。ここにはたくさんのフルーツが 1 年中あります。



それらの土地で、ゴリラが食べている食物の種類数を調べました。ニシローランドは半分以上フルーツです。マウンテンはフルーツは僅かで、葉っぱや茎や樹皮が大半です。低地に行くほど、フルーツの種類数が多くなっていることが分かります。

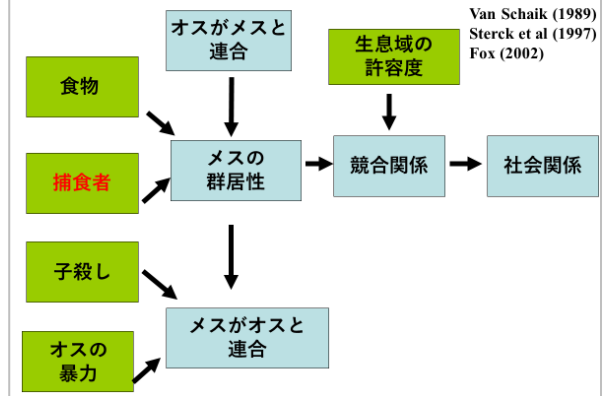
## ゴリラの果実食の地域比較

	マウンテン		ヒガシローランド		ニシローランド	
	ヴィルンガ Montane	ブウィンディ Montane	カフジ Montane	ムカラバ lowland	ロベ lowland	バイホク lowland
果実を含む糞の割合	< 1%	47%	53%	99%	98%	96%
糞あたりの果実種数		1.0	0.78	4.1	2.7	3.4

Yamagiwa et al (2004)

これは糞を分析した結果です。ヒガシローランドは中高地、ニシローランドは低地です。果実を含む糞の割合はニシローランドではほとんどの糞に果実の種を含んでいますが、マウンテンは 1% 以下です。果実はほとんどないのです。糞あたりの果実種数を比べても全然違うのです。境界域はヒガシローランドとニシローランドの間にあります。ニシローランドは大変たくさんの種類の果実を毎日食べているということが言えます。

## 霊長類が群れで暮らす理由とは？



ゴリラの社会について、話をします。1970 年～90 年代、霊長類学者はなぜサルや類人猿が群れを作って暮らすのかという理由を調べました。

まず群れを作る必要が高いのはメスです。霊長類は哺乳類ですから、子どもを育てるために、胎児で育てて、産んだ後も母乳をあげなくてはならず、負担がメスにだけかかります。だから、メスは出産育児の負担が大きいから群れて、お互いの安全を図り、栄養のある食物をたくさん取らなくては行けなかったのです。しかし、オスにとっては自分で子どもを産むことができないわけですから、子孫を増やすにはメスに連合しなくては行けない。オスはメスの集団についてくるわけです。

## ゴリラ集団の遊動域の大きさ

Yamagiwa et al (2003)

場所	植生	Whole range	Annual range
G.b.b. Virunga	高地	25 km <sup>2</sup> (7 yrs)	9-12 km <sup>2</sup>
G.b.b. Bwindi	高地	40 km <sup>2</sup> (3 yrs)	21-40 km <sup>2</sup>
G.b.g. Kahuzi	高地	42 km <sup>2</sup> (8 yrs)	13-18 km <sup>2</sup>
G.g.g. Lopé	低地	22 km <sup>2</sup> (10 yrs)	7-14 km <sup>2</sup>
G.g.g. Bai Hokou	低地	18 km <sup>2</sup> (4 yrs)	8-13 km <sup>2</sup>
G.g.g. Lossi	低地	11 km <sup>2</sup> (3 yrs)	
G.g.g. Mondika	低地	16 km <sup>2</sup> (1 yrs)	15 km <sup>2</sup>
G.g.g. Moukalaba	低地	15 km <sup>2</sup> (1.5 yrs)	14 km <sup>2</sup>

群れの遊動域の大きさを調べました。高地のマウンテンゴリ

ラ、ヒガシローランドゴリラは遊動域をシフトするのです。草を食べますから、草は食べられると数カ月は再生してきません。だから、再生するまで別の土地を利用しているわけです。

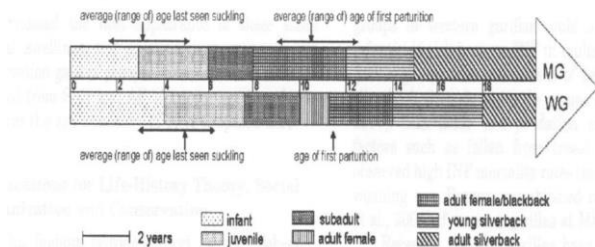
ところが低地では基本的にフルーツを食べますから、年に何回も実るフルーツもあり、そこを繰り返し利用しながら暮らしているのです、移動する必要がないということを示しています。

つまり、ゴリラの採食戦略は低地では果実が主体です。果実を探すには1日の遊動距離は長くなります。3キロ、4キロ歩くこともあります。しかし特定の場所を繰り返し使うので年間の遊動域は小さくなります。高地のマウンテンゴリラは1日の移動距離は短く500メートルからせいぜい1500メートルしか歩きません。しかし場所をシフトしていくので、複数年度の遊動域は大きくなるわけです。

そうすると、果実の多様性が、ゴリラの行動に影響を与えるのではないかと。ゴリラは常に家族的な集団で動くので、果実の分散の度合いやなり方、食べ物の種類が変わると、その社会、群れ構造、群れの大きさに影響を与えるのではないかと考えられるわけです。

### マウンテンゴリラ(MG)とニシローランドゴリラ(WG)の成長の違い

(Breuer et al, 2009)



また、マウンテンゴリラ(MG)とニシローランドゴリラ(WG)の成長の違いがわかってきました。棒グラフの上がマウンテンゴリラ、下がニシローランドゴリラで、左側から乳飲み子時代、離乳した子ども、若者と、大人になっていく迄の成長期間が示されています。マウンテンゴリラに比べるとニシローランドゴリラの乳児時代は長いです。子ども時代も長い。これは成長が遅れていくことを示している。フルーツを食べているニシローランドゴリラのほうが、草や葉を食べて暮らしているマウンテンゴリラよりも成長が遅いということがわかってきたのです。

### ゴリラの群れサイズと構造

(Yamagiwa et al, 2004)

地域	植生	平均群れサイズ (最大値)	複雄群率 (%)	子殺しの 有無
G.b.b. Virunga	高地	7 (67)	44	++
G.b.b. Bwindi	高地	10 (46)	46	(+)
G.b.g. Kahuzi	高地	7 (44)	8	(+)
G.b.g. Itembero	低地	7 (17)	0	-
G.g.g. Lopé	低地	10 (16)	+	-
G.g.g. Ndoki	低地	7 (10)	0	-
G.g.g. Beli	低地	7 (13)	0	-
G.g.g. Maya	低地	9 (18)	0	-
G.g.g. Mikongo	低地	10 (15)	0	-

群れの大きさと構造を調べました。群れの平均サイズは高地、平地ほとんど変わらないのですが、最大サイズが全然違います。マウンテンゴリラは最大67頭の巨大な集団になったことがあります、低地では最大でも20頭を超えません。

ここで注目したいことが、ヴィルンガのマウンテンゴリラで、子殺しが頻繁に起こっているのです。低地では起こっていません。これはゴリラの最大群れサイズに関係があると思います。

山地では、2頭以上オスが含まれる複雄群も結構見られます。群れが大きくなっていくと、あぶれるオスが多く出てくるはずで、そのオスがメスを巡って競合するのです。低地ではオスはメスと一緒に暮らしており、複雄群はありません。

子殺しは1965年に日本の霊長学者の杉山幸丸先生がインドでハヌマンラングールというサルで発見しました。メスが娘や母、祖母と同じ群れで暮らすケースで、オスが入れ替わりやっけてきて、そのメスたちと交尾をして子どもを作ります。でも、オスが入ってきても、メスが授乳中で発情しないと交尾できません。だからメスが抱いている乳児を殺してメスの発情を再開させて子どもを作るのです。霊長類が群れで暮らす理由の中に、子殺しが、群れの構成、あるいは群れのサイズに大きく影響しているのではと考えられるわけです。

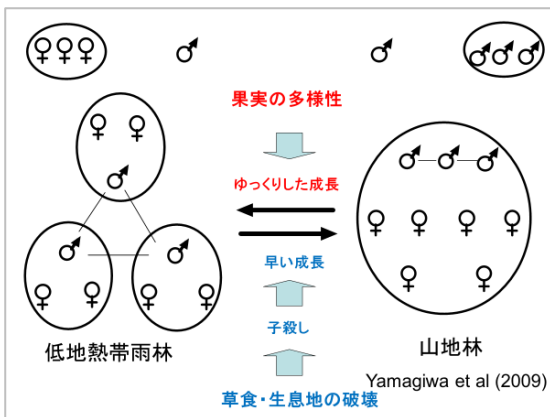
ゴリラの社会生態学的特徴は、生息域が多様ということです。ハヌマンラングールと違って、メスは集団を出ることができ、オスを替えることができます。その結果、多様な群れサイズや複雄群ができます。ゴリラでは、外からオスがやっけてきて群れに乗っ取る現象がほとんど見られず、一旦自分の集団を作れば生涯その集団のリーダーでいられます。また、群れ同士は縄張りを持たないため、多くの群れがいろいろな出会いを繰り返し、その際にメスが集団間を移動するのです。

ゴリラの種内や種間の変異が示唆することは、植生や食べ物の種類で異なる群れのサイズや構成が、子殺しの有無に関係しているのではないかとことです。

メスの繁殖に関わる特徴で目立つのは、ヴィルンガでの乳児死亡率が高いことで、それは殺された例が含まれるからです。そうすると、早く離乳させて自立させるほうが子殺しの防止につながります。進化の過程で、そのようなことが起こったのではないかと考えるのです。初産年齢も早くなる。つまり、早くオスと巡り合い子どもを産んで、子どもをオスに保護させる。そのような雌雄関係の確立が重要になるということです。出産間隔も短くなります。子殺しが起こっていない低地では、そういうことをする必要がなく、成長も遅いままだったのではないのでしょうか。

さらに、子殺しを防ぐためにメスが複数のオスがいる集団に移籍するようになり、複雄群が増えます

もう一つ重要なのは、子殺しを引き起こす環境要因です。果実がなく、草食のために大きな群れができることが前提条件になります。大きな群れができればメスを狙う単独オスが増えることを意味します。単独オスはなかなかメスを得られません。なぜならば、メスは大きな群れに移籍するので、若いオスがメスを巡って競合を高めます。



それを図にすると、ゴリラには複雄群的な大きな群れを作る地域と、単雄群的な小さな群れを作る地域があります。小さな群れを作る低地では、果実の多様性がゆっくりした成長を誘発します。山地の大きな複雄群を作る可能性のあるところでは、生息地が人為的に破壊されて小さくなると、集団密度が高くなってオス間の競合が高まり、子殺しが起こりやすくなります。それが子どもの早い成長を促して、大きな複雄群の形成を促すようになったのではないのでしょうか。

## 果実の多様性はゴリラの

- ・ 遊動距離を延ばし
- ・ 群れサイズの上限を低くし
- ・ 多くのオスがメスを獲得できるようにして
- ・ オスによる子殺しを抑制し
- ・ 子どもの成長を遅くさせている

果実の多様性は、ゴリラの遊動距離を延ばし、群れサイズの上限を低くします。果実というのは量が限られていて、巨大な群れが固まって同時に採食することができず、小さな群れのままになります。そして多くのオスがメスを獲得できるようにして、オスの子殺しを抑制し、子どもの成長を遅らせているのです。

## ゴリラから学んだこと

- ・ 環境(果実)の多様性はゴリラの集団規模の上限を決める
- ・ 環境の単純化はゴリラの集団を膨張させ、構成を変化させる
- ・ 生息域の削減は集団密度を増加させ、個体間(とくにオス間)の競合を高める

**熱帯雨林の生態系は生物多様性によって安定を保っている**

私がゴリラから学んだことは、環境、食物、果実の多様性がゴリラの集団規模の上限を決めるということです。環境の単純化はゴリラの集団を膨張させ、構成を変化させます。生息域の削減は集団密度を増加させ、個体間の競合を高めるのです。だから、熱帯雨林の生態系というのは、生物多様性によってゴリラの側から見れば安定が保たれていて、そこに激変が起こらないような仕組みになっているのではないかとと思われるわけです。

(終了)

参考文献(図表)

- Andrews P (1986) Fossil Evidence on Human Origins and Dispersal. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 51: 419-428.
- Boyd R, Silk JB (2003) How Humans Evolved. 3rd Edition. New York: Norton
- Breuer T, Breuer-Ndondou M, Olejniczak, Parnell RJ, Stokes

- EJ (2009) Physical maturation, life history classes and age estimates of free-ranging western gorillas insights from Mbeli Bai, Republic of Congo. *American Journal of Primatology* 71: 106-119.
- Eeley HAC, Foley RA (1999) Species richness, species range size and ecological specialization among African primates: geographical patterns and conservation implication. *Biodiversity and Conservation* 8: 1033-1056.
- Fleagle JG (1988) *Primate Adaptation and Evolution*. Academic Press, London.
- Fox EA (2002) Female tactics to reduce sexual harassment in the Sumatran orangutan (*Pongo pygmaeus abelii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 93-101.
- Kingdon J (1989) *Island Africa*. Princeton University Press, New York.
- Schaik CP van (1989) The ecology of social relationships among female primates. In: *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Human and Other Mammals*. V Standen & Foley RA (eds), Blackwell, Oxford, pp. 195-218.
- Sterck EHM, Watts DP, Schaik CP (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 291-309.
- White L, Abernethy K (1997) *A Guide to the Vegetation of the Lope Reserve, Gabon*. Wildlife Conservation Society, New York.
- Yamagiwa, J., Yumoto, T., Maruhashi, T. and Mwanza, N. (1993). Field methodology for analyzing diets of eastern lowland gorillas in Kahuzi-Biega National Park, Zaire. *Tropics*, 2(4): 209-218.
- Yamagiwa, J., Kahekwa, J. & Basabose, AK. (2003). Intra-specific variation in social organization of gorillas: implications for their social evolution. *Primates*, 44: 359-369.
- Yamagiwa J (2004). Diet and foraging of the great apes: ecological constraints on their social organizations and implications for their divergence. In: *The Evolution of Thought: Evolutionary Origins of Great Ape Intelligence*, AE Russon & DR Begun (eds), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 210-233.
- Yamagiwa J., Kahekwa J., Basabose AK. (2009). Infanticide and social flexibility in the genus *Gorilla*. *Primates* 50: 293-303.