

日本人類学会進化人類学分科会

ニュースレター

2013/9



目次

次回案内

第 31 回シンポジウム 「老年期の進化と社会的意義」	2
-----------------------------	---

平成 25 年度 開催シンポジウム

第30回シンポジウム「根幹大型類人猿の姿を探る ～オランウータンとアフリカ大型類人猿の比較を通して～」	3
--	---

林 美里（京都大学霊長類研究所） 「大型類人猿における比較認知発達 ーチンパンジー・ボノボとオランウータンの比較から」	4
---	---

中務 真人（京都大学大学院理学研究科） 「化石大型類人猿の系統進化」	8
---------------------------------------	---

加賀谷 美幸（広島大学医歯薬保健学研究院） 「中新世ヨーロッパのはみだし類人猿～体幹直立姿勢の進化～」	13
--	----

早川 卓志（京都大学霊長類研究所） 「オランウータンとアフリカ大型類人猿におけるゲノム多様性と進化の比較 ～味覚受容体遺伝子の研究から～」	17
---	----

久世 濃子（国立科学博物館・人類研究部） 「オランウータンとアフリカ類人猿の採食生態の比較」	23
---	----

岩田 有史（中部学院大学子ども学部） コメント（1）	29
-------------------------------	----

打越 万喜子（京都大学霊長類研究所） コメント（2）	32
-------------------------------	----

次回案内

第31回シンポジウム

「老年期の進化と社会的意義」

日時： 2013年 11月 4日（月・祝）午前

場所： 国立科学博物館筑波研究施設

オーガナイザー：山極 壽一（京都大学大学院理学研究科）

中務 真人（京都大学大学院理学研究科）

＜シンポジウム趣旨＞

老年期の存在は現生人類に際立つ生物学的特徴であると同時に、現代社会の中でそのあり方が問われている大きな課題でもある。そこで本シンポジウムではまず人間以外の霊長類の老年期を手がかりとして、その進化の道筋を検討する。母系社会に暮らすオナガザル科と父系社会に暮らすチンパンジーから老年期とその実態について報告してもらい、それぞれの分類群における生活史と老年期の関連について議論する。続いて化石人類の研究から人類の進化史のどの段階で老年期が登場したかについて報告してもらい、老年期の進化史的意義について考察を進める。最後に、近年急速に重要性が増している老年医学とその実践について報告してもらい、老年期をめぐる現代の課題について議論を深める。老年期という生物学的特徴が、人類社会のどのような特性と密接に関連しつつ発展してきたのかを考察することで、人類学的な視点から現代の課題に応えることができると期待している。

講演者：

濱田 穰 （京都大学霊長類研究所進化系統研究部門）

山越 言 （京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科）

奈良 貴史（新潟医療福祉大学医療技術学部理学療法学科）

松林 公蔵（京都大学東南アジア研究所人間生態関連研究部門）

「根幹大型類人猿の姿を探る

～オランウータンとアフリカ大型類人猿の比較を通して～」

6 月 29 日(土) キャンパスプラザ京都 6 階第 8 講習室

オーガナイザー：久世 濃子（国立科学博物館）・中務 真人（京都大学大学院理学研究科）

コメンテーター：岩田 有史（中部学院大学子ども学部）

打越 万喜子（京都大学霊長類研究所）

林 美里（京都大学霊長類研究所）

「大型類人猿における比較認知発達

ーチンパンジー・ボノボとオランウータンの比較から」

中務 真人（京都大学大学院理学研究科）

「化石大型類人猿の系統進化」

加賀谷 美幸（広島大学医歯薬保健学研究院）

「中新世ヨーロッパのはみだし類人猿～体幹直立姿勢の進化～」

早川 卓志（京都大学霊長類研究所）

「オランウータンとアフリカ大型類人猿におけるゲノム多様性と進化の比較

～味覚受容体遺伝子の研究から～」

久世 濃子（国立科学博物館・人類研究部）

「オランウータンとアフリカ類人猿の採食生態の比較」

発表へのコメント

討論

「大型類人猿における比較認知発達

ーチンパンジー・ボノボとオランウータンの比較からー」

林 美里

京都大学霊長類研究所

比較認知発達とは、ヒトとヒト以外の種を比較するという進化の視点だけでなく、認知発達の視点も加えることで、人間の特徴を明らかにしようとする研究アプローチだ。比較認知発達の分野では、遺伝的にもっともヒトに近縁な種であるチンパンジーを主たる対象とした研究成果が蓄積してきている。

チンパンジーは、新生児期からヒトと類似の行動が見られる。たとえば、ヒトの新生児に見られる表情模倣や、睡眠時の自発的微笑が、チンパンジーの新生児でも見られることが明らかになった (Myowa-Yamakoshi et al., 2004; Mizuno et al., 2006)。また、神経系の発達を調べる姿勢反応検査から、ヒトとチンパンジーでは発達の基本的な順序も共通していることがわかった (竹下, 1999)。

ヒトでは、他者と物に同時にかかわる「三項関係」が早くから成立し、1歳をすぎるところには初語が出現する。チンパンジーでは、三項関係の成立や話し言葉の獲得は難しいものの、ヒトで初語との関連が示唆される「ふり遊び」などはエピソードとして報告されている (松沢ら, 2003)。2歳以降のヒト幼児に対応するような発達段階においては、ヒトとチンパンジーの類似点とともに、課題によっては両種の間に相違点があることもわかってきた。たとえば、物を操作する課題を非言語性の発達検査課題としておこなうことで、チンパンジーとヒトを直接比較することができる。

物の操作（対象操作）は、複雑さなどの点で様々なレベルが考えられる (Hayashi et al., 2006)。チンパンジーにおける物の把握の仕方や、手の中で物を回転させるときの指の動かし方を詳細に調べた研究もある (Craet et al.,

2009)。対象操作の中でも、道具使用の前駆的行動となるものに、物を他の物に向けて操作する「定位操作」がある。母親に育てられたチンパンジーは、ヒトと同じ1歳前の時期から定位操作をはじめることが明らかになった (Hayashi and Matsuzawa, 2003)。

定位操作の中でも、積木をつむ行動に注目すると、ヒトでは1歳頃、チンパンジーでは2歳7か月から積木をつむようになった。自発的に積木をつむようになったチンパンジーも食物や社会的賞賛などの報酬が与えられないと積木をつむ行動の頻度が減少した。3歳1か月で報酬が与えられるようになると、自発的には積木をつまなかったチンパンジーも高く積木をつむようになった (Hayashi, 2007a)。積木の形を変えてわざとつみにくくした課題をおこなうと、難しい形の積木ではヒトでも3歳頃にならないとつめなかった。チンパンジーもヒト幼児と同様に、はじめはうまくつめなくても経験によって、効率よくつむことができるように



図1 入れ子のカップを組み合わせるチンパンジー・アユム

なった (Hayashi and Takeshita, 2009)。直径の異なる円形のカップをかさねる入れ子のカップ課題では、階層性をもつ物の操作がヒトと同様にチンパンジーにも可能であることが示された (図 1)。ヒトでもチンパンジーでも、試行錯誤的にカップの組み合わせを変えながら、目標となる入れ子の状態に近づいていく過程を対象操作の記述法を用いて可視化した (Hayashi, 2007b)。これらの課題では、ヒトとチンパンジーの認知発達過程に類似性が見いだせたといえる。

一方で、対象操作の課題でも、ヒトとチンパンジーの違いが見られる場合もあった。他者が作った積木の塔と同じ色の順番になるように積木をつむという、他者を参照する課題を設定した。ヒトでは、形の異なる積木の課題と同様に、3 歳頃になると手本と同じ色の順番でつむようになった。しかし、チンパンジーのおとなは 2 個の積木を手本と同じ色の順番でつむことを学習したものの、積木の数が 3 個になるとできなかった。チンパンジーにとって、物理的な規則性 (ルール) の理解はできても、恣意的・社会的なルールの理解は難しい可能性が示唆された (Hayashi et al., 2009)。

ヒト以外で積木をつむ行動が確認されているのは、チンパンジーの他には、大型類人猿のボノボ・ゴリラ・オランウータン (図 2) と、広



図 2 積木をつむオランウータンの子ども

鼻猿類のオマキザルだけだ。オマキザルの場合には操作のスピードが速く、種に特有の行動である「叩く」動作の延長として積木をつむ行動が出現しているようだ。

大型類人猿 4 種のおこなう対象操作の比較をしてみると、すべての種が飼育下で定位操作をおこなうことがわかっている。ところが、飼育下でも道具使用の多寡には種による違いが見られる。野生での道具使用を見てみると、チンパンジーがもっとも頻繁にかつ多様な種類の道具使用をおこなっている。他の 3 種では、道具使用自体は見られても、その多様性がチンパンジーほどは高くないようだ。遺伝的には非常に近縁なチンパンジーとボノボでも差があり、飼育下での道具使用はチンパンジーで 47 種類、ボノボで 42 種類と大差はないが、野生での道具使用はチンパンジーで 44 種類、ボノボではわずか 8 種類と報告されている (Gruber et al., 2010)。基盤となる対象操作の能力自体は大型類人猿 4 種に共通していても、とくに野生では道具使用行動として発現するかどうかは種によって変わってくるようだ。

その要因の一つとして考えられるのが、認知・行動発達の基盤となる母子関係や社会関係の種差だ。大型類人猿に共通する特徴として、長期にわたる母子間の関係性がある。チンパンジーで 5-6 年、オランウータンでは 7 年ほどの時間を、子どもは母親に依存して過ごす。この間に、道具使用を含む行動の世代間伝播がおこる。チンパンジーの長期調査地間の比較から、環境要因だけでは説明できない行動の「文化」差があることも明らかになっている (Whiten et al., 2001)。他者をモデルとした社会的学習が、行動発達にとって重要な要素となっている可能性がある。

道具使用を含む対象操作だけでなく、同所にくらす他種とのかかわりにも大型類人猿の中で大きな違いが見られる。チンパンジーは集団で狩りをして肉食をおこなうことが知られている (Nishida et al., 1979; Goodall, 1986;

Boesch and Boesch, 1989)。西アフリカのボソウでは、肉食の対象となる種が限られているものの、死んだ動物を持ち運んで遊ぶ行動が報告されている (Hirata and Mizuno, 2011)。いずれの場合でも、つかまえた動物を叩いたり、振り回して何かに叩きつけたりして殺してしまうことがチンパンジーの特徴といえる。ボノボでも、肉食をする事例が報告されてきている (田代, 2001; Surbeck and Hohmann, 2008) が、罨にかかった動物を発見しても殺さずにその場を離れるという例もあった (Hayashi et al., 2012)。その際に、ボノボでは、動物のかかった罨やその周囲の枝を曲げることはあっても、枝を折りにとって道具として動物への接触に使用する行動は観察されなかった。ボノボでは子どもをもつ母親が最前線にいるなど、オスが主体のチンパンジーの狩猟とは異なる特徴も観察された (図 3)。オランウータンではさらに他種への寛容さが増しているようだ。マレー半島のオランウータン島という施設にくらすオランウータンは、給餌の際にカニクイザルが同じ場所で餌を食べるのを許容していた。若齢個体では、カニクイザルから威嚇をされてひるんだり、近くにいるカニクイザルに背後から手を伸ばしてそっと触わってみたりする行動が観察された。

チンパンジーとボノボでは、道具使用の多寡や、集団内での男女の地位関係などの点で違いが見られる。しかし、複雄複雌群で、メスが集団間を移動するなどの社会構造自体は共通している。遺伝的な違いではなく、食物の豊富さなどの環境の違いが、行動の違いを生み出す要因になっている可能性がある。オランウータンは、アフリカ大型類人猿とは異なり、大きな集団を作ることはない。チンパンジーでは日常的に見られる個体間のグルーミングや、けんかとその後の仲直り、声をともなう挨拶行動などが、野生のオランウータンでは見られない。オランウータンを含む大型類人猿全体を研究対象とすることで、なぜ群れたがるのかなど、チンパ



図 3 罨にかかったダイカーを近くからみつめるボノボの母親と子ども

ンジーの調査だけでは見えてこないヒトの進化の諸要因を明らかにすることができるだろう。ボノボの隣接群との関係や、オランウータンの個体間関係に見られるような、より広い範囲の地域コミュニティの存在やその認識などに関しても、今後の研究の展開がまたれる。

文献

- Boesch C, Boesch H. 1989. Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American Journal of Primatology* 78:547-573.
- Craat J, Fragaszy D, Hayashi M, Matsuzawa T. 2009. Dynamic in-hand movements in adult and young juvenile chimpanzees (Pan troglodytes). *American Journal of Physical Anthropology* 138:274-285.
- Goodall J. 1986. The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior. Harvard University Press, Cambridge
- Gruber T, Clay Z, Zuberbühler K. 2010. A comparison of bonobo and chimpanzee tool use: evidence for a female bias in the Pan lineage. *Animal Behaviour*

- 80:1023-1033.
- Hayashi M. 2007a. Stacking of blocks by chimpanzees: developmental processes and physical understanding. *Animal Cognition* 10:89-103.
- Hayashi M. 2007b. A new notation system of object manipulation in the nesting-cup task for chimpanzees and humans. *Cortex* 43:308-318.
- Hayashi M, Matsuzawa T. 2003. Cognitive development in object manipulation by infant chimpanzees. *Animal Cognition* 6:225-233.
- Hayashi M, Ohashi G, Ryu HJ. 2012. Responses toward a trapped animal by wild bonobos at Wamba. *Animal Cognition* 15:731-735.
- Hayashi M, Sekine S, Tanaka M, Takeshita H. 2009. Copying a model stack of colored blocks by chimpanzees and humans. *Interaction Studies* 10:130-149.
- Hayashi M, Takeshita H. 2009. Stacking of irregularly shaped blocks in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and young humans (*Homo sapiens*). *Animal Cognition*, 12:S49-S58.
- Hayashi M, Takeshita H, Matsuzawa T. 2006. Cognitive development in apes and humans assessed by object manipulation. In: Matsuzawa T, Tomonaga, M, Tanaka M (eds) *Cognitive Development in Chimpanzees*. Springer, Tokyo, pp 395-410.
- Hirata S, Mizuno Y. 2011. Animal toying. In: Matsuzawa T, Humle T, Sugiyama Y (eds) *The chimpanzees of Bossou and Nimba*. Springer, Tokyo, pp 137-141.
- 松沢哲郎・上野有理・松野響・林美里. 2003. 「まね」と「ふり」. *科学* 73 : 482-483
- Mizuno Y, Takeshita H, Matsuzawa T. 2006. Behavior of infant chimpanzees during the night in the first 4 months of life: smiling and suckling in relation to behavioral state. *Infancy* 9:221-240.
- Myowa-Yamakoshi M, Tomonaga M, Tanaka M, Matsuzawa T. 2004. Imitation in neonatal chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Developmental Science* 7:437-442.
- Nishida T, Uehara S, Nyundo R. 1979. Predatory behavior among wild chimpanzees of the Mahale Mountains. *Primates* 20:1-20
- Surbeck M, Hohmann G. 2008. Primate hunting by bonobos at LuiKotale, Salonga National Park. *Current Biology* 18:R906-R907
- 竹下秀子. 1999. 心とことばの初期発達—霊長類の比較行動発達学—. 東京大学出版会
- 田代靖子. 2001. ワンバ森林で新たに観察されたボノボの肉食. *霊長類研究* 17:271-275.
- Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, Boesch C. 2001. Charting cultural variation in chimpanzees. *Behaviour* 138:1481-1516

「化石類人猿と道具使用」

中務 真人

京都大学大学院理学研究科

ヒトがもっている諸特性の起源を探る上で、ヒトの外群である現生大型類人猿（以下、「大型類人猿」と省略）との比較は重要な手段であるが、そのためには、ヒトと大型類人猿の間にみられる共通点が、共通起源に由来するか、あるいは平行進化によるものかを判断しなければならない。由来を共通する解剖学的特徴については、系統間で形態の変異性も類似していることが予測されるため、類似した淘汰圧に対して、同じような特徴が平行進化する可能性は無視できない。行動上の共通点については、ましてこの区別が難しいと予想される。化石類人猿と道具使用というテーマは相当に無理があることを承知で、大風呂敷を広げたまとまりのない話をした。

アフリカ類人猿とヒト系統の分岐に対して、オランウータン系統の分岐は 1.4-1.9 倍古く遡る (Suwa et al., 2007)。分子による分岐年代推定に伴う様々な問題点を考慮した最近の研究では、オランウータンの分岐は 1500 万年を超える推定値が一般的である（例えば、Wilkinson et al., 2011; Steiper and Seifert, 2012; dos Reis et al., 2012）。とすれば、大型類人猿の共有派生形質の起源は相当に古いことになる。

大型類人猿のうち、オランウータンの進化過程については、ある程度コンセンサスがまとまってきたように思われる。1600 万年前頃から、アフリカの外に広がり始めた類人猿（いわゆるケニアピテクス類）のうち、東に分布を広げた

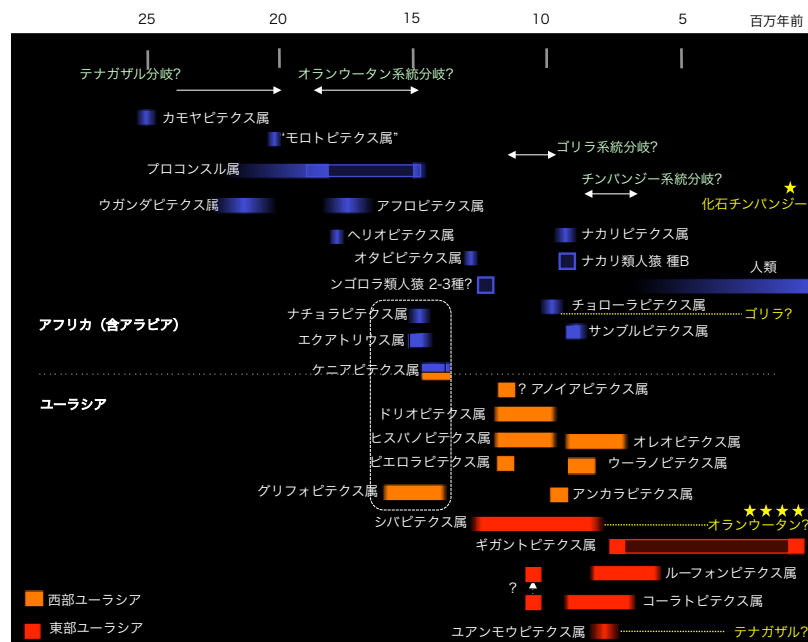
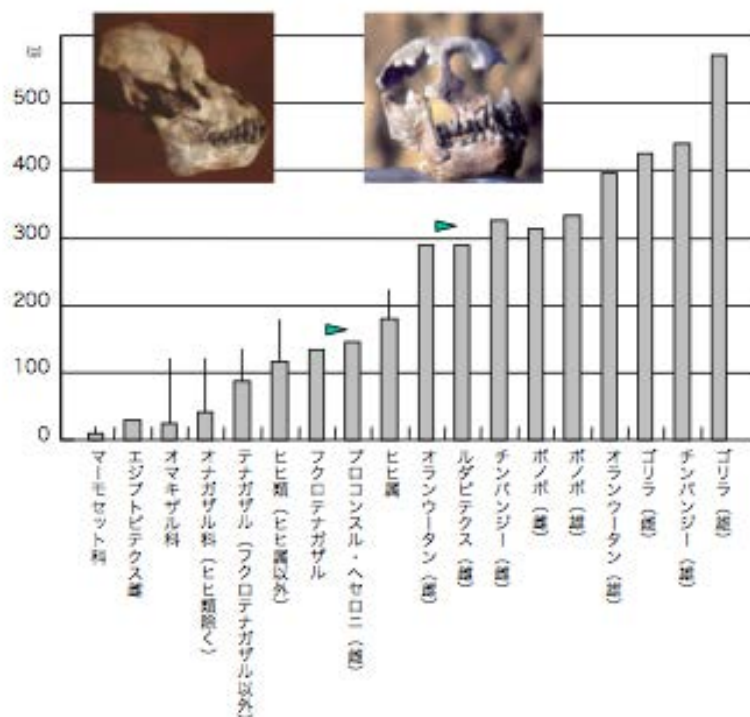


図 1 知られている化石類人猿。

グループが、シバピテクスを含むオランウータン系統を誕生させ、その末裔が、現在のオランウータンになったのであろう（図 1）。アフリカを離れた化石類人猿は、四肢や体幹の骨格について、プロコンスルに代表されるような前期中新世類人猿と大きな違いをもっておらず、大型類人猿に比べると相当に特殊化の程度が低い（Nakatsukasa and Kunimatsu, 2009）。

現生大型類人猿は、頻度の違いは随分あるものの、道具使用行動を行う。この背景にある認知機能は進化的起源を共有しているのだろうか。脳のサイズを問題とするのであれば、1800 万年前のプロコンスル・ヘセロニのメスが、現生のヒヒ属（のオス）に匹敵する頭蓋容量をもっていたので（ちなみに、これらの体重を比較すると、前者は後者の半分程度と推定されている）、大きな脳という特徴は（どこを最低線とするかの基準を引くことは難しいが）類人猿進化の相当古くに獲得されたと考えられる（図 2）。

操作能力を推し量る具体的な判断基準となる手を見ると、興味深い事に、化石類人猿の手の骨格は、大型類人猿よりもむしろヒトに似ている。大型類人猿（大型化の著しいゴリラはさほどではないが）は、顕著に伸長した手の第 II-V 列（指骨と中手骨）と短縮した母指列をもつ（図 3）。従って、母指長比（例えば、II 指に対して）が低く、指球同士を接触させる精密把握の能力は低い（表 1）。これは、樹上運動において、母指を対向させる握りしめ型の手の使い方から、引っかけ型の使い方に特殊化したためである。握りしめ型の把握は、様々な場面で用いる多様性があるものの、素早い動作には不向きであるし、中手基節関節で長い基節骨を屈曲位に保つには、筋の負担が余計に必要となる。把握に母指を用いず、中手基節関節を伸展させても、基節骨が長くなれば、二重ロック機構（Napier, 1960）による強い握りしめ可能になる。1500 万年前以前の類人猿の母指長比は、オナガザル亜科に近いと考えられ、大型類人猿



※著者らは推定頭蓋容量を 1.14 で除して重量を計算しているが、この操作は誤りであろう。補正しない値を三角△で示した。

図 2 霊長類の脳重量の比較。縦線はグループ内の種平均の幅。

Begun and Kordos (2004) In: A. E. Russon & D. R. Begun (eds.), pp. 260-279 より。

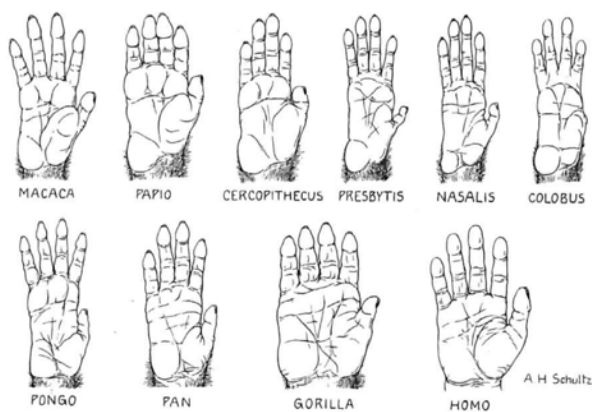


図3 狭鼻類の手 (Schultz, 1956)。

表1 第1指列長(指骨と中手骨)・第2指列長比

属	第1指列長比(%)
<i>Macaca</i>	57.1
<i>Papio</i>	59.6
<i>Cercopithecus</i>	57.0
<i>Presbytis</i>	43.5
<i>Colobus</i>	26.4
<i>Pongo</i>	38.8
<i>Pan</i>	45.9
<i>Gorilla</i>	49.2
<i>Homo</i>	67.1

Jouffroy et al. (1991)より引用した平均値から計算した値。

の母指長比は、オナガザル亜科に近いと考えられ、大型類人猿よりも精密把握の能力は高かった。第II-V列の長さを体重で基準化すると、プロコンスルは標準的な狭鼻類に近い(Lovejoy et al., 2009)。ユーラシア類人猿の中には、大型類人猿並みに指が長くなった種類もいるが、中手骨が短いなどのキメラ的特徴が見受けられ、独自に懸垂運動への特殊化を行っていった過程を示しているのであろう(Almécija et al., 2007)。

化石類人猿では、大型類人猿のように手の親指が短縮した種類は知られていない(Almécija et al., 2012: 図4)。親指を使った握りしめ能力はロコモーション適応であったと考えられる

が、手先の器用さに関し、化石類人猿は間違いなく現生大型類人猿よりも優れた能力をもっていたであろう。

化石を見る限り、中新世類人猿が道具使用をしていたとしても不思議ではないが、実際どうだったのだろうか。化石証拠から答えることは不可能である。現生種であるオランウータンとアフリカ類人猿の道具使用の観察、あるいは認知心理学的証拠から、共通起源をもつかどうかを判断するしかない。もし、道具使用が共通起源をもたないとすれば、アジアとアフリカの系統はいつ、どのようなきっかけで道具使用をするようになったのかを考える必要があるだろう。オランウータンの系統が進化する過程で道具使用行動を新たに獲得したとすれば、まず間違いなく、精密把握に殊に非適応的な手と集合性の程度が低い社会をもつようになる前の出来事だったであろう。一方、アフリカ類人猿に道具使用行動を引き起こしたきっかけは何だったのだろうか。1000万年前頃から始まったかもしれないオナガザル科との競争だったのだろうか(中務・國松, 2012)。あるいは、大脳化の進んだ大型類人猿系統では、認知能力に関する何らかの背景が、副効果として道具使用行動を容易に(独立して)誘発しうるのだろうか。逆に共通起源をもつとすればどうだろうか。オランウータンが、低頻度であれ、道具を用いることを可能にしている基盤的認知能力は、地質学的尺度での時間、生息環境や運動様式の劇的な変化、ボトルネックにかかわらず、維持されたことになる。そうした能力は必ずしも道具使用行動だけに関わるものではなく、いったん獲得されると、たやすく失われるものではないのかもしれない。

付記

議論を通して、地上利用との関連が話題になった。手のふさがる樹上よりも地上の方が、道具使用を誘発する機会が多いかもしれない。(見解の相違があるが)多くの化石類人猿の四

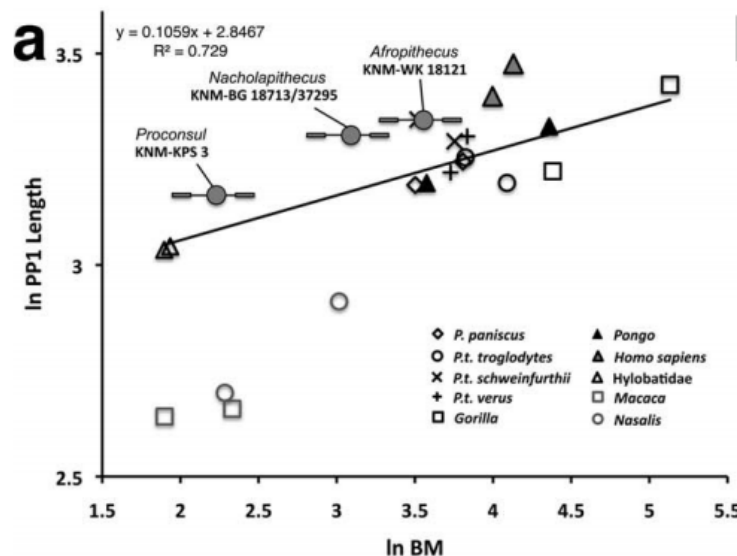


図4 体重 (BM) に対する母指の基節骨長 (PP1) の釣り合い。直線は、現生ヒト上科における回帰直線。化石類人猿の母指骨は、現生類人猿に比べ、いずれも長い。Almécija et al. (2012)より。

肢骨には地上の運動に特殊化した特徴が認められないこと、推定体重 40 キロを超える種は少ないことから、地上を積極的に利用した種類の方が例外的であったと考えられる (例えば、シバピテクスの大型種、ウーラノピテクスなど)。現生のアフリカ類人猿の方が、地上四足歩行には、はるかに効率的な骨格をもっているように思われる。しかし、逃げる場所がすぐそこにある森林で、林床に降りていたかどうかを推測することは困難である。体の大きな霊長類 (類人猿) にとって、上下方向の移動は運動コストが高いため、地上に降りたのであれば、消費エネルギー (加えて捕食圧の上昇) に見合うだけの利用価値がある資源を考えなければならない。ニホンザルが日常的に地上の餌場を使うような状態であったとは、考えにくい。この点を考える上では、何を目的として地上に降りたのか、そして、その文脈において道具を使用しなければ利用できない資源を利用した可能性があるかを検討する必要があると思われる。

文献

Almécija S, Alba DM, and Moyà-Solà S. 2012. The thumb of Miocene apes: New insights from Castell de Barberà (Cata-

lonia, Spain). *Am J Phys Anthropol* 148:436-450.

Almécija S, Alba DM, Moyà-Solà S, and Köhler M. 2007. Orang-like manual adaptations in the fossil hominoid *Hispaniopithecus laietanus*: first steps towards great ape suspensory behaviours. *Proc R Soc B* 274:2375-2384.

Begun DR, and Kordos L. 2004. Cranial evidence of the evolution of intelligence in fossil apes. In Russon AE. And Begun DR. eds. *The Evolution of Thought*. Cambridge Univ Press, Cambridge, 260-279.

dos Reis M, Inoue J, Hasegawa M, Asher RJ, Donoghue PCJ, and Yang Z. 2012. Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. *Proc R Soc B* 279:3491-3500.

Jouffroy FK, Godinot M, Nakano Y. 1991. Biometrical characteristics of primate hand. *Hum Evol* 6:269-306.

Lovejoy CO, Simpson SW, White TD, Asfaw

- B, and Suwa G. 2009. Careful climbing in the Miocene: The forelimbs of *Ar-dipithecus ramidus* and humans are primitive. *Science* 326:70e71-70e78.
- Napier JR. 1960. Studies of the hands of living primates. *Proc Zool Soc Lond* 134:647-657.
- Steiper ME, and Seiffert ER. 2012. Evidence for a convergent slowdown in primate molecular rates and its implications for the timing of early primate evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:6006-6011.
- Nakatsukasa M, and Kunitatsu Y. 2009. *Nacholapithecus* and its importance for understanding hominoid evolution. *Evol Anthropol* 18:103-119.
- Schultz AH. 1956. Postembryonic age change. *Primates* 1:887-964.
- Suwa G, Kono RT, Katoh S, Asfaw B, and Beyene Y. 2007. A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 448:921-924.
- Wilkinson RD, Steiper ME, Soligo C, Martin RD, Yang Z, and Tavaré S. 2011. Dating primate divergences through an integrated analysis of palaeontological and molecular data. *Syst Biol* 60:16-31.

「中新世ヨーロッパのはみだし類人猿～体幹直立姿勢の進化～」

加賀谷 美幸

広島大学・医歯薬保健学研究院

解剖学および発生生物学研究室

1500 万から 800 万年前、現生の大型類人猿が根幹類人猿から分岐していった時期にほぼ相当するころ、地中海ヨーロッパでも多様な大型類人猿が出現していた。これらの類人猿は、現生種の直接の祖先とはならず、途絶えた可能性が高い。しかしながら、現生類人猿にみられるような、進化的に新しい四肢や体幹のボディプランの片鱗が、体肢骨標本が比較的残っている種で観察できる。つまり、現生大型類人猿へと向かう方向性と似た進化が、ヨーロッパの地でおこっていたといえる。

現生類人猿はいずれも、後肢より前肢が長く、体幹が短縮し、胸郭が扁平で鎖骨が長い、といった特徴的なボディプランを有している (Schultz, 1961; Larson, 1998)。これらは、体幹が比較的直立した基本姿勢や、頭上への可動範囲の広い前肢を活かした移動運動と関連づけて理解されている (Hunt, 1991; Ward, 1993; Preuschoft, 2004)。

こういった基本形態を共有するとはいえ、ゴリラとオランウータン、テナガザル類はもちろんプロポーションが異なる。骨格標本を用いて、現生類人猿における形態変異を分析したところ、種間の胸郭の違いがみえてきた。アジア類人猿は胸郭における脊柱の陥入が強く、胸郭上部が広く、また、その胸郭の幅に比してさらに鎖骨が長い (Kagaya et al., 2008, 2010)。一方、前肢ぶら下がり運動をほとんど行わないヒトやゴリラの鎖骨は、胸郭サイズに比べると特に長いとはいえない。チンパンジーの鎖骨の相対長さは、樹上性の強いサル（新世界ザル類）と同程度であった。つまり、類人猿のなかでも、種それぞれの運動や体重支持の戦略の違いが、胸郭上部の骨格形態の違いとして表出してい

るようである。

このように、胸郭や前肢帯（鎖骨・肩甲骨）形態にさまざまな種間の違いがあることは確認できるものの、こういったかたちの違いは、前肢や前肢帯の動きと、どのように関連するのだろうか。そこで、筋が拘縮した液浸標本ではなく、生体の霊長類における肩甲骨や鎖骨の動きを計測するため、京都大学霊長類研究所にお世話になって、サルの生体計測を試みている。まずはマカクザルの成体を対象とし、麻酔して寝台に側臥させ、前肢を補助者が最大屈曲位や最大外転位などの任意の位置で固定した。三次元デジタイザにより、肩甲骨、鎖骨、胸骨、上腕骨、脊柱、頭部輪郭などの三次元座標を体表から取得した。マカクザルでは、頭上あるいは前方へ上腕を伸ばした場合、肩甲骨が胸郭の背側に偏位するのに伴い、肩関節は外側でなく頭内側に移動した。ヒトでは腕の挙上や外転に伴い、肩甲骨関節窩が頭外側に向くのと異なる動きである。おそらくマカクでは、鎖骨が相対的に短いことと、内外側に狭く、上すばまりとなっている胸郭を肩甲骨が滑動するために、このようなパターンとなるのであろう。またこのとき、肩がすぐに下顎付近に接近してしまい、運動が制約されることが観察された。このことは、前肢を頭上に持ち上げる運動に関して、可動域を充分にとるには肩関節を胸郭から離すことが必要で、鎖骨がより長く、肩甲骨が内外側に短く、胸郭の背側壁が広い現生類人猿の骨格形態がこれに有効であることを間接的に示唆する。

ところで、ヨーロッパの大型類人猿のうち、1200 万年前のピエロラピテクス（スペイン）、800 万年前のオレオピテクス（イタリア）は、



図 1 スペインの化石類人猿の復元像と骨格。左：ピエロラピテクス（1200 万年前）、右：ヒスパノピテクス（950 万年前）（カタルーニャ古生物学博物館・展示室）

湾曲のようすがわかる肋骨標本が見つかり、現生類人猿に似た扁平な胸郭をもっていた可能性が高いとされる。ヨーロッパでは温暖だった気候が 1500 万年前頃から冷涼化に転じ、地中海各地に亜熱帯植生を残しながらも乾燥化が進行し、7-800 万年前頃には照葉樹林が硬葉樹林に交替していったとみられている (Solounias et al., 1999; Turner and O' Regan 2007; Begun et al., 2012)。ヨーロッパへは、1400 万年前には類人猿が進出している (Casanovas-Vilar et al., 2011)。

ピエロラピテクスは 1 個体分の骨格のみ見つかり、約 30kg のオトナオスと推定される (Moyà-Solà et al., 2004)。頭蓋や体肢骨には、現生類人猿に似た形質とプリミティブな形質がいりまじっており、他種との系統関係を定めるのが難しい (Moyà-Solà et al., 2004; Pérez de los Ríos et al., 2012)。保存状態のよい、第 8 あるいは第 9 肋骨とみられる標本は、旧世界ザルにみられるような胸郭の腹側部における肋骨の強い湾曲もなく、現生類人猿のようになだらかなカーブを示すことから、扁平とまでならずとも、胸郭が比較的背腹に短い形状をしていた可能性はある。また、この個体の鎖骨は両端が欠けているものの、非常にがっしりとした骨幹をしており、チンパンジーあるいはオランウータンに匹敵する鎖骨サイズであることは注目

に値する。オランウータンや現生アフリカ類人猿と直接の類縁関係がないのであれば、前肢の可動性を高めるような現生類人猿型ボディプランの平行進化のヨーロッパ最古の例であり、また、前肢帯の発達が他の部位の形態変化に先駆ける傾向を強く示す。ところで、ピエロラピテクスに隣接する地域の 2-300 万年ほど新しい層からはヒスパノピテクス（ドリオピテクスともされる）という類人猿も知られており、ほぼ同様の体サイズ（オトナオス 34kg, Moyà-Solà and Köhler, 1996; オトナメス 22-25kg; Alba, 2012）をもつ。ヒスパノピテクスは腰椎が短縮し、指節骨の湾曲がピエロラピテクスより強くオランウータンに似ていることから、前肢ぶら下がり適応が進んでいるとみられる (Moyà-Solà and Köhler, 1996; Alba et al., 2010)。先行するピエロラピテクスと似た、湿地のある亜熱帯・暖温帯森林に生息し、ヤシやイチジク化石も共伴するが、周囲には落葉樹の多い混交林がせまっていた (Alba, 2012; Marmi et al., 2012)。ヒスパノピテクスの歯には 3 ヶ月相当にわたるエナメル質減形成がみられるものもあり、季節性の幅が大きくなり、しだいに退縮しつつある森林で、食物の定常的な確保は容易でなかったようだ (Marmi et al., 2012)。

オレオピテクスは、ヨーロッパ中新世類人猿の終末期の、約 800 万年前のイタリア中部の島嶼にみられた類人猿である。推定体重は 32kg 前後で、ヒスパノピテクスの環境よりさらに落葉樹の比率が増した森に生息していた (Köhler and Moyà-Solà, 2003)。オレオピテクスは肋骨や骨盤の体幹部だけでなく、四肢骨形態や長さのプロポーシオンに、現生類人猿に似た要素が散見され、前肢ぶら下がり運動に長けていたとみられる (Straus, 1963)。それだけでなく、腰椎の前湾や骨盤の形態から、二足歩行を比較的良好に行っていたとする説があるが、反論もある (Köhler and Moyà-Solà, 2003; Russo and Shapiro, 2013)。オレオピテクスに共伴する動物相は、ヨーロッパとアフリカの両大陸由

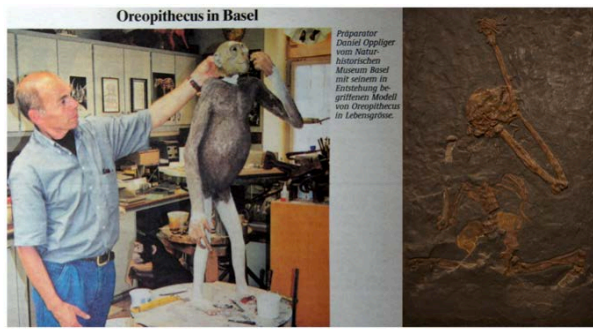


図2 イタリアの化石類人猿、オレオピテクス（800万年前）。左：バーゼル自然史博物館での復元（Basler Magazin No. 30, August 8, 1998 より）、右：化石レプリカ（フィレンツェ大学自然史博物館・展示室）

来の要素が混在しており、対応する大陸の種にはない特徴が発達する島嶼効果がみられる。オレオピテクスは、肉食獣のいない安全な島嶼環境であったためしばしば地上に降り、低木の堅果や漿果を利用するため二足移動していたのではないかと、というのが二足歩行説の背景である（Köhler and Moyà-Solà, 2003）。その後、島が大陸とつながり動物相が更新されると、オレオピテクスは姿を消す。

これらの化石類人猿の母体となった原始ヨーロッパ類人猿の姿としては、おそらく、1500万年前頃のナチョラピテクス（Senut et al., 2004）やエクアトリウス（Sherwood et al., 2002）のような、前肢や鎖骨が相対的に頑丈な作りをもち、前肢にぎりしめによる体重支持や移動運動を行っていたアフリカ類人猿に近いだろう。このようなアフリカの化石類人猿の一派が、ヨーロッパに分布をひろげたのち、生息環境が徐々に変化し、寒冷化で食糧事情が厳しくなるに伴って、より効率のよい移動運動や生活様式を模索していった。その結果として、よく似ているけれどもどこか違う、多様な類人猿が、ヨーロッパでいくつも出現したのであろう。

文献

Alba DM, Almécija S and Moyà-Solà S. 2010. Locomotor inferences in *Pierolapithecus* and *Hispanopithecus*: reply to

Deane and Begun. 2008. *Journal of Human Evolution* 59:143-149

Alba DM. 2012. Fossil apes from the Vallès-Penèdes Basin. *Evolutionary Anthropology* 21:254-269

Alba DM, Almécija S, Casanovas-Vilar I, Méndez JM and Moyà-Solà S. 2012. A partial skeleton of the fossil great ape *Hispanopithecus laietanus* from Can Feu and the mosaic evolution of crown-hominoid positional behaviors. *PLoS ONE* 7(6):e39617

Begun DR, Nargolwalla MC, and Kordos L. 2012. European Miocene Hominids and the origin of the African ape and human clade. *Evolutionary Anthropology* 21:10-23

Casanovas-Vilar I, Alba DM, Garces M, Robles JM and Moyà-Solà S. 2011. Updated chronology for the Miocene hominoid radiation in western Eurasia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 5554-5559

Hunt KD. 1991. Mechanical implications of chimpanzee positional behavior. *American Journal of Physical Anthropology* 86:521-536

Kagaya M, Ogihara N and Nakatsukasa M. 2008. Morphological study of the anthropoid thoracic cage: scaling of thoracic width and an analysis of rib curvature. *Primates* 49:89-99

Kagaya M, Ogihara N and Nakatsukasa M. 2010. Is the clavicle of apes long? An investigation of clavicular length in relation to body mass and upper thoracic width. *International Journal of Primatology* 31:209-217

Larson SG. 1998. Parallel evolution in the Hominoid trunk and forelimb. *Evolu-*

- tionary Anthropology 6:87-99
- Köhler M and Moyà-Solà S. 2003. Understanding the enigmatic ape *Oreopithecus bambolii*. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 243:111-123
- Marmi J, Casanovas-Vilar I, Robles JM, Moya-Sola S and Alba DM. 2012. The paleoenvironment of *Hispanopithecus laietanus* as revealed by paleobotanical evidence from the Late Miocene of Can Llobateres 1 (Catalonia, Spain). *Journal of Human Evolution* 62:412-423
- Moyà-Solà S and Köhler M. 1996. A *Dryopithecus* skeleton and the origins of great-ape locomotion. *Nature* 379:156-159
- Moyà-Solà S, Köhler M, Alba DM, Casanovas-Vilar I, and Galindo J. 2004. *Pierolapithecus catalaunicus*, a new middle Miocene great ape from Spain. *Science* 306:1339-1344
- Pérez de los Ríos M, Moyà-Solà S, Alba DM. 2012. The nasal and paranasal architecture of the Middle Miocene ape *Pierolapithecus catalaunicus* (Primates: Hominidae): phylogenetic implications. *Journal of Human Evolution* 63:497-506
- Preuschoft H. 2004. Mechanisms for the acquisition of habitual bipedality: are there biomechanical reasons for the acquisition of upright bipedal posture? *Journal of Anatomy* 204:363-384
- Russo GA and Shapiro LJ. 2013. Reevaluation of the lumbosacral region of *Oreopithecus bambolii* *Journal of Human Evolution* (in press)
- Schultz AH. 1961. Vertebral column and thorax. *Primatologia* 4:1-66
- Senut B, Nakatsukasa M, Kunimatsu Y, Nakano Y, Takano T, Tsujikawa H, Shimizu D, Kagaya M, Ishida H. 2004. Preliminary analysis of *Nacholapithecus* scapula and clavicle from Nachola, Kenya. *Primates* 45(2): 97-104
- Sherwood RJ. et al. 2002. Preliminary description of the *Equatorius africanus* partial skeleton (KNM-TH28860) from Kipsaramon, Tugen Hills, Baringo District, Kenya. *Journal of Human Evolution* 42:63-73
- Solounias N, Plavcan J.M., Quade J and Witmer L. 1999. The paleoecology of the Pikermian Biome and the savanna myth. In: *The Evolution and Climatic Change in Europe. Vol.1. The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe.* p 436-453. Agustí J, Rook L and Andrews P. (eds.) Cambridge University Press.
- Straus WL. 1963. The classification of *Oreopithecus*. In: *Classification and human evolution.* p 146-177. Washburn S.L. (ed.) Aldine Pub. Co.
- Turner A and O'Regan H 2007. Zoogeography: Primate and early Hominin distribution and migration patterns. In: *Handbook of Paleoanthropology.* p 421-440 Henke W. and Tattersall I. (eds.) Springer-Verlag
- Ward CV. 1993. Torso morphology and locomotion in *Proconsul nyanzae*. *American Journal of Physical Anthropology* 92:291-328

「オランウータンとアフリカ大型類人猿におけるゲノム多様性と進化の比較 ～味覚受容体遺伝子の研究から～」

早川 卓志

京都大学霊長類研究所

ニシチンパンジー、ボノボ、ニシローランドゴリラ、そしてスマトラオランウータンのゲノムの概要配列が解読されたことで、大型類人猿の遺伝研究は大きく前進した（The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, 2005; Locke et al., 2011; Scally et al., 2012; Prüfer et al., 2012）。しかし、これら大型類人猿 4 種のゲノム配列がわかったことで、大型類人猿のゲノム進化の大枠が掴めたかと言えばそうでもない。大型類人猿 3 属は、種や亜種のレベルで地域集団を有している（表 1）。いくつかの研究は同属種間や同種亜種間の行動や形態に変異があることを報告していることから、属内のある 1（亜）種のゲノムがわかったというだけでは、遺伝研究としては不十分であると考えられる。そこで、大型類人猿の同属種間や同種亜種間レベルでのゲノム多様性研究に関

する現在の知見を、私自身が研究している味覚受容体遺伝子を事例に出しながら紹介し、根幹大型類人猿から現在の大型類人猿多様性に至るまでのゲノム進化を掴む手掛かりを探りたい。

大型類人猿の属内種間・亜種間の遺伝的差異について、まずチンパンジーについて報告がされた（Morin et al., 1994）。西、中央、東アフリカの各地域でサンプリングされたチンパンジーの遺伝試料において、ミトコンドリアゲノムの D-loop 領域に基づいた系統解析がされた結果、それら 3 地域のチンパンジーは異なる遺伝集団に属し、亜種として区別できるということが明らかになった。その後、東ナイジェリア・西カメルーン集団も区別できることが発見され、チンパンジーは遺伝的に 4 亜種に分類されるようになった（Gonder et al., 1997）。こう

表 1 現生大型類人猿の分類。IUCN Red List 2013.1 に従った。

属	学名	種名（亜種名）
<i>Pan</i>	<i>Pan troglodytes verus</i>	チンパンジー（西亜種）
<i>Pan</i>	<i>Pan troglodytes ellioti</i>	チンパンジー（ナイジェリア・カメルーン亜種）
<i>Pan</i>	<i>Pan troglodytes troglodytes</i>	チンパンジー（中央亜種）
<i>Pan</i>	<i>Pan troglodytes schweinfurthii</i>	チンパンジー（東亜種）
<i>Pan</i>	<i>Pan paniscus</i>	ボノボ
<i>Gorilla</i>	<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	ニシゴリラ（ローランド亜種）
<i>Gorilla</i>	<i>Gorilla gorilla diehli</i>	ニシゴリラ（クロスリバー亜種）
<i>Gorilla</i>	<i>Gorilla beringei graueri</i>	ヒガシゴリラ（ローランド亜種）
<i>Gorilla</i>	<i>Gorilla beringei beringei</i>	ヒガシゴリラ（マウンテン亜種）
<i>Pongo</i>	<i>Pongo pygmaeus pygmaeus</i>	ボルネオオランウータン（西亜種）
<i>Pongo</i>	<i>Pongo pygmaeus wurmbii</i>	ボルネオオランウータン（南亜種）
<i>Pongo</i>	<i>Pongo pygmaeus morio</i>	ボルネオオランウータン（北東亜種）
<i>Pongo</i>	<i>Pongo abelii</i>	スマトラオランウータン

した区別はゴリラ (*Gorilla* 属) 4 亜種についてもなされている (Oates et al., 2003)。ところが残るオランウータン (*Pongo* 属) については事情が違うようである。オランウータンはスンダ列島のスマトラ島とボルネオ島で種を分かち、ボルネオオランウータンは亜種も有する。しかし、スンダ列島の広域サンプリングに基づくミトコンドリアゲノムの系統解析の結果は、亜種はもちろんのこと、種でさえ、オランウータンを遺伝集団として区別できないことが発見された (Arora et al., 2010; Nater et al., 2011)。スマトラ島のトバ湖以南の集団は、ボルネオオランウータンと系統的に近かったためである。更に、ボルネオオランウータンはボルネオ島広域に生息しているにも関わらず地域間の差異がとても小さく、十数万年前には単一の小さな集団であったと推測された。

オランウータンにおける地理と遺伝の不一致は、集団の分化がゲノムレベルでの分化をもたらすのには十分な時間 (世代交代数) を必要とすることを意味している。例えば、図 1 のような分集団モデルを考えてみる。共通祖先集団には遺伝子多型が存在している。この祖先における多型は、集団が分岐した後も、なかなか消失していない。何故なら、集団 A は集団サイズ

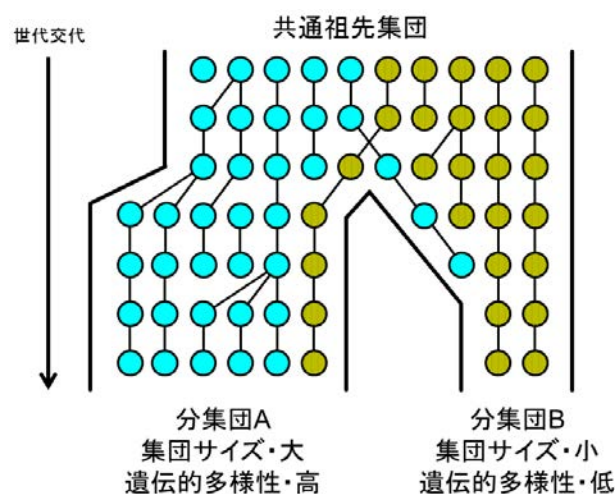


図 1 分集団モデルの 1 例。丸は集団における遺伝子、横の広がりには集団サイズを表す。

が大きいために、どの遺伝子型を持つ個体も次世代を残しやすいので、祖先多型を消失させられないためである。一方、集団 B は集団サイズが縮小しており、祖先多型の片方が消失して、多型性を失っている。こうした状況では、集団 A のある個体は、集団 A の別の遺伝子型を持つ個体よりも、むしろ集団 B の個体の方と、系統的に近くなってしまう。おそらくオランウータンのミトコンドリアゲノムは、このような遺伝構造になっているのだろう。核ゲノムの場合、二倍体であるため話が少し複雑になるが、基本的な振舞いは同様である。

祖先多型が近縁集団間の系統関係を混乱させることを逆手に取って、現在の遺伝的多様性から遡って共通祖先集団の構造を復元する *coalescence* 理論が考案されている。図 1 から明らかなように、集団サイズの大きさは遺伝的多様性と正の相関がある。つまり、分集団について遺伝的多様性が明らかになっていると、分集団の集団サイズ、共通祖先集団に至るまでの世代交代数、そして共通祖先集団のサイズなどを遡って推定することが可能である。例えば、チンパンジーについて、いくつかの進化モデルが提案されている (図 2)。図 2 の進化モデル (Wegmann and Excoffier, 2010) では、西亜種と東亜種のチンパンジーは集団サイズがそれぞれの祖先集団に比べ、7 倍以上も拡大しているという推定値を出している。また世代交代時間を仮定することで、祖先集団に至るまでの年代を推定することもできる。東亜種と中央亜種のチンパンジー集団が分岐した年代はこのモデルでは 44 万年前、更に西亜種との分岐は 55 万年前と推定されている。

このような集団分化の歴史の復元は、古環境における生物集団の生態の推定に非常に重要な役割を果たす。例えば、ボルネオオランウータン、ニシチンパンジー、そしてヒガシチンパンジーが、集団サイズの縮小を経験した数十万年前 (中・後期更新世) というのは、いわゆる氷河時代であり、生息すべき森林が縮小した時期

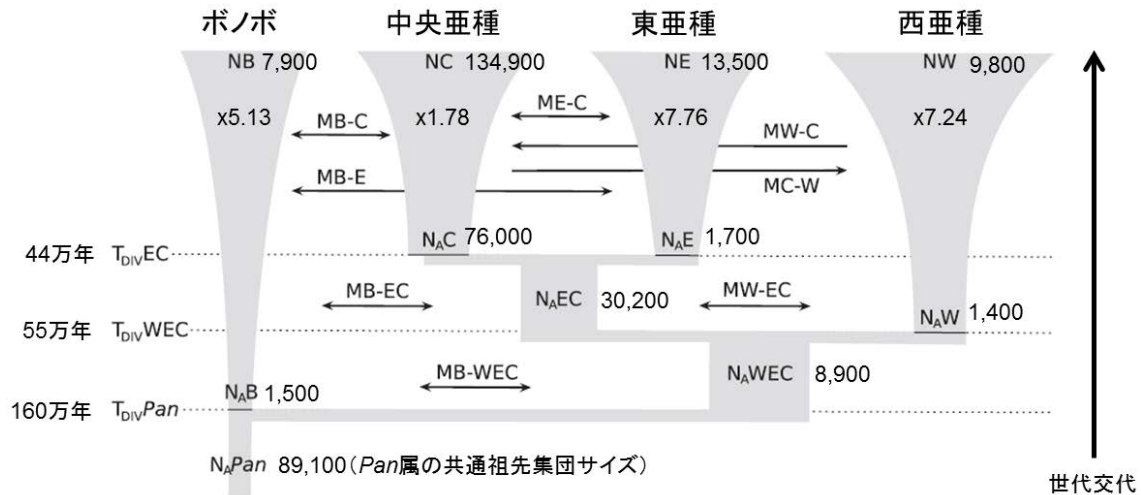


図2 集団遺伝データに基づく *Pan* 属の進化モデル。Wegmann and Excoffier (2010) の図を改変した。

である。従って、更新世における森林の縮小と回復という環境の変化が、アジアでもアフリカでも、大型類人猿集団の増減に繋がり、その痕跡が現在のゲノム多様性にも刻まれているのではないかと考えられる。

集団の遺伝的多様性の解析は、集団間の適応的な表現型の違いについても示唆を与えてくれる。そのような表現型の1つとして、私はチンパンジーの苦味受容体遺伝子を研究の対象としている。苦味受容体遺伝子は通称 *TAS2R* と呼ばれ、チンパンジーは 28 種類持つ。これら 28 種類の *TAS2R* は舌などの味覚器に発現した後、それぞれが多く味の分子を苦味として受容・認識する。苦味は毒物の検出としての機能を担うため、食物環境に存在する毒性成分を受容する *TAS2R* は進化的に機能獲得・保存されるであろう。一方で、生息環境に存在しないような毒性成分や、むしろ摂取すべきような成分を受容するような *TAS2R* は、退化し、機能を消失していくものと考えられる。

先行研究で既に、ニシチンパンジーの *TAS2R* の多様性が明らかになっていた (Sugawara et al., 2011) ので、私は日本国内で飼育されている残りのチンパンジーの亜種についても、*TAS2R* の遺伝子配列の亜種内多様性を決定し、亜種間で比較した (Hayakawa et al., 2012)。

先に述べたように、集団の遺伝的多様性は集団サイズの大きさに依存して変動する (中立進化)。しかし、特定の遺伝子について、遺伝的多様性が集団サイズの影響を超えた変動を示したとすれば、その遺伝子には何か環境からの影響、すなわち自然選択が生じていると考えられる。しかし、亜種間で *TAS2R* 配列はよく分化しており、その背景には中立進化では説明できない自然選択が生じていることがわかった。例えば 28 個ある *TAS2R* の 1 つ、*TAS2R38* は、PTC (フェニルチオカルバミド) という苦味を受容するが、チンパンジーの一部の個体は *TAS2R38* に偽遺伝子化と呼ばれる変異があり、それがホモ接合になると PTC 味盲になることが知られている (図 3) (Wooding et al. 2006)。集団解析の結果、その偽遺伝子はニシチンパンジーで頻度 76% になるまで広まっている一方で、他の亜種には全く存在していなかった。そして亜種特異な変異がそんなにも広まっていることは中立では説明できないという結論が得られた。おそらく PTC に類似した成分を持つ植物の利用様式に地域差があるため、チンパンジーの *TAS2R38* に自然選択が生じたのだろう。チンパンジーが食べる 500 種を超える植物の毒性成分や、それに対するチンパンジーの行動応答についてはほとんど知られていないが、集

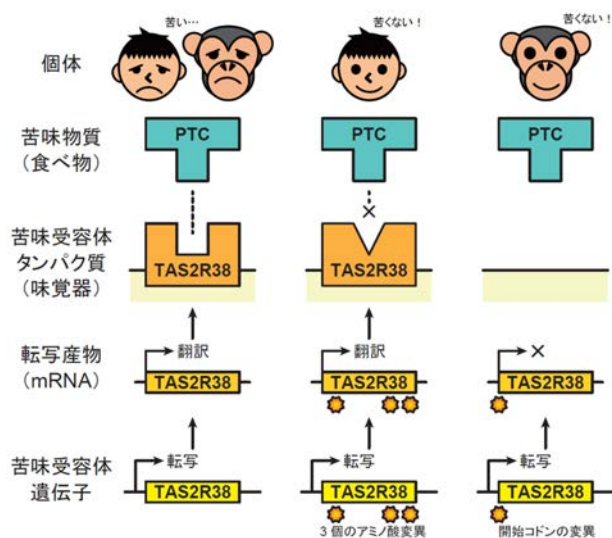


図3 *TAS2R38* の変異による PTC 味盲のメカニズム。ヒトにもチンパンジーにも PTC 味盲個体が存在するが、その分子メカニズムは異なる。

団レベルでゲノムを解析することで未知の生態と進化を発見できる可能性を見いだせた。

ゲノムを構成する遺伝子は、2、3 万個も存在するので、もしチンパンジーの行動変異のゲノム基盤を従来の方法で明らかにしたいとすれば、*TAS2R* のような個別的な研究を千は独立に行わなくてはならない。しかし、冒頭で述べた通り、現在は大型類人猿のゲノムの全体像がわかっているため、全遺伝子の同時並列解析が可能になり始めている。それは次世代シーケンサーと呼ばれる、超並列塩基配列解析装置が登場したことが関係している。例えば 1000 人ゲノムと呼ばれるプロジェクトでは、1000 人の個人ゲノムを次世代シーケンサーで網羅解読し、ヒトゲノムの参照配列の相同領域と照らし合わせることで、ヒトのゲノムワイドな多様性や地域差が明らかにされている（1000 Genomes Project Consortium, 2012）。こうした動きは大型類人猿の世界にも出始めている。例えばオランウータンゲノムプロジェクトでは、スマトラ種の参照配列に加え、ボルネオ・スマトラ両種で更にそれぞれ 5 個体ずつ、次世代シーケンサーで個「人」ゲノムが解読された（Locke et al., 2011）。また、最近ではバル

セロナ動物園のアルビノのニシローランドゴリラの全ゲノムが解読され、アルビノの原因が *SLC45A2* という遺伝子の劣性変異が近親交配によりホモ接合になったためであるということが明らかになった（Prado-Martinez et al., 2013a）。

こうして、大型類人猿 3 属 6 種のゲノムワイドな集団内多様性及び集団間差異を研究する基盤が出揃ったと言える。このようなビッグデータを用いると、ヒト科に共通して見られる遺伝的形質が、共通祖先に由来するものなのか、それとも平行進化によるものなのかを明らかにすることも可能である。例えば、チンパンジーにおける苦味受容体 *TAS2R38* の機能消失は、ニシチンパンジーにのみ存在していたが、機能消失変異はヒト集団やスマトラオランウータン、ニホンザルなどにも存在している（Kim et al., 2003; Suzuki et al., 2010; Wooding, 2011）。しかしながら、その機能消失変異の分子メカニズムは異なり、更新世以降にそれぞれの（亜）種で独立に起きた平行進化である。こうした集団内・集団間の遺伝的な違いを明確にし、系統を遡っていくことで、根幹大型類人猿がどんなゲノム構造を持っていたかも明らかにできる。今回のシンポジウムの数日後に、“Great ape genetic diversity and population history”と題した研究が発表された（Prado-Martinez et al., 2013b）。この研究は大型類人猿 3 属 6 種といくつかの亜種で総計 79 個体のゲノムを次世代シーケンサーで網羅解読し、coalescence 理論によってヒト科の共通祖先にまで集団サイズの変動の歴史を遡るという驚異的な解析を達成している。ゲノムワイドな集団解析の技術的な基盤は十分に揃っており、今後ますます、根幹大型類人猿の人口動態と表現型に迫る研究が可能となるだろう。

文献

1000 Genomes Project Consortium. 2012. An integrated map of genetic variation

- from 1,092 human genomes. *Nature* 491:56-65.
- Arora N, Nater A, van Schaik CP, et al. 2010. Effects of Pleistocene glaciations and rivers on the population structure of Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Proc Natl Acad Sci U S A* 107:21376-21381.
- Gonder MK, Oates JF, Disotell TR, Forstner MR, Morales JC, Melnick DJ. 1997. A new west African chimpanzee subspecies? *Nature* 388:337.
- Hayakawa T, Sugawara T, Go Y, Usono T, Hirai H, Imai H. 2012. Eco-geographical diversification of bitter taste receptor genes (*TAS2Rs*) among subspecies of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PLoS One* 7:e43277.
- Kim UK, Jorgenson E, Coon H, Leppert M, Risch N, Drayna D. 2003. Positional cloning of the human quantitative trait locus underlying taste sensitivity to phenylthiocarbamide. *Science* 299:1221-1225.
- Locke DP, Hillier LW, Warren WC, et al. 2011. Comparative and demographic analysis of orang-utan genomes. *Nature* 469:529-533.
- Morin et al., 1994
- Nater A, Nietlisbach P, Arora N, et al. 2011. Sex-Biased Dispersal and Volcanic Activities Shaped Phylogeographic Patterns of Extant Orangutans (genus: *Pongo*). *Mol Biol Evol* 28:2275-2288.
- Oates JF, McFarland KL, Groves L, Bergl RA, Linder JM, Disotell TR. 2003. The Cross River gorilla: natural history of a neglected and critically endangered subspecies. In: Taylor AB, Goldsmith ML, editors. *Gorilla Biology: A Multidisciplinary Perspective*. Cambridge University Press.
- Prado-Martinez J, Hernando-Herraez I, Lorente-Galdos B, et al. 2013a. The genome sequencing of an albino Western lowland gorilla reveals inbreeding in the wild. *BMC Genomics* 14:363.
- Prado-Martinez J, Sudmant PH, Kidd JM, et al. 2013b. *Nature* 499:471-475.
- Prüfer K, Munch K, Hellmann I, et al. 2012. The bonobo genome compared with the chimpanzee and human genomes. *Nature* 486:527-531.
- Scally A, Dutheil JY, Hillier LW, et al. 2012. Insights into hominid evolution from the gorilla genome sequence. *Nature* 483:169-175.
- Sugawara T, Go Y, Usono T, Morimura N, Tomonaga M, Hirai H, Imai H. 2011. Diversification of bitter taste receptor gene family in western chimpanzees. *Mol Biol Evol*. 28:921-931.
- Suzuki N, Sugawara T, Matsui A, Go Y, Hirai H, Imai H. 2010. Identification of non-taster Japanese macaques for a specific bitter taste. *Primates* 51:285-289.
- The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium. 2005. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature* 437:69-87.
- Wegmann D, Excoffier L. 2010. Bayesian Inference of the Demographic History of Chimpanzees. *Mol Biol Evol* 27:1425-1435.
- Wooding S, Bufe B, Grassi C, Howard MT, Stone AC, Vazquez M, Dunn DM, Meyerhof W, Weiss RB, Bamshad MJ. 2006. Independent evolution of bitter-taste sensitivity in humans and

chimpanzees. *Nature* 440:930-934.
Wooding S. 2011. Signatures of natural se-

lection in a primate bitter taste recep-
tor. *J Mol Evol*. 73:257-265.

「オランウータンとアフリカ類人猿の採食生態の比較」

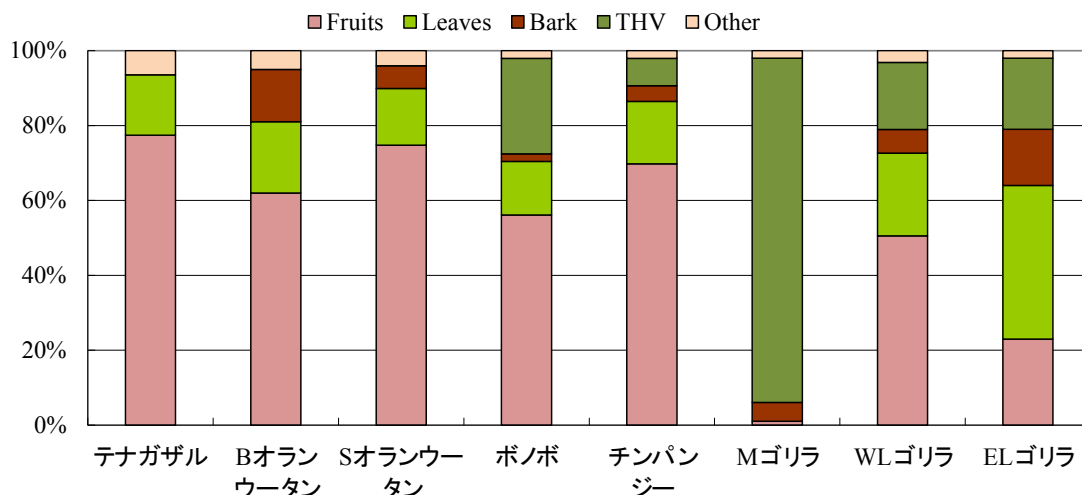
久世 濃子

国立科学博物館・人類研究部

現生の大型類人猿は基本的には熱帯雨林に生息しているが、一部のゴリラ (*Gorilla gorilla beringei*) は標高 3000~4000m の高地、また一部のチンパンジーは乾燥の厳しい環境にも生息している。オランウータンは、基本的に低地 (標高 1000m 以下) で 1 年を通じて乾燥することがほとんどない (月降水量が 100mm を下回ることがない)、東南アジアの熱帯雨林に生息している。しかし東南アジアの熱帯雨林は、アフリカに比べて果実生産量が低く (Hanya et al., 2011)、かつ年による果実生産量の違いが大きい、とされている (Van Schaik and Pfannes, 2005)。根幹大型類人猿はアフリカの熱帯雨林に生息していた可能性が高いが、その食性を検討するうえで、大型類人猿がとりうる「食性の幅」を知ることも重要だろう。本稿では、まず類人猿の食物リストや採食行動を比較し、類人猿に共通する特性を検討する。次いで、

オランウータン (*Pongo sp.*)、ゴリラ (*Gorilla sp.*)、チンパンジー (*Pan sp.*) の地域個体群間での採食生態の違いを比較することで、大型類人猿の採食生態における「柔軟性」を考える。

類人猿の採食時間全体に占める、各品目が占める割合を比較すると (図 1)、*G. gorilla* 以外は果実が占める割合が最も高い。アフリカの類人猿では、葉と地上性草本 (THV) の割合が高いが、アジアの類人猿 (オランウータンとテナガザル) では THV の利用がほとんどなく、葉が 2 番目に割合が高い。また、*P. pygmaeus* (ボルネオ・オランウータン) と *G. g. graueri* (ヒガシ・ローランド・ゴリラ) では、樹皮の割合も 10% を超えている。基本的に類人猿は果実食であるが、果実が少ない時には THV、葉、樹皮をフォールバックフード (FBFs) として利用する、という傾向は共通している (Harrison and Marshall, 2011)。



*テナガザル: *H. hooleck*, *H. agilis*, *H. klossii*, *H. lar*, *H. pileatus*

図1 類人猿の採食品目 (Conklin-Brittain et al. 2011 をもとに作成)

表 1 大型類人猿の食物リスト (Rodman 2002 をもとに作成)

	科名	和名	代表的な食物など	累積頻度 (%)
1	GUTTIFERRAE (CLUSIACEAE)	フクギ科	マンゴスチンなど	50.3
2	MELIACEAE	センダン科	マホガニー	48.5
3	STERCULIACEAE	アオギリ科	Cola など	46.4
4	SAPINDACEAE	ムクロジ科	ライチなど	44.1
5	ANACARDIACEAE	ウルシ科	マンゴーなど	41.7
6	COMPOSITAE	キク科	アザミなど	39.0
7	PAPILIONOIDEAE (FABOIDEAE)	マメ亜科	ソラマメなど	36.3
8	SAPOTACEAE	アカテツ科	種子に脂が多い	33.4
9	PALMAE (ARECACEAE)	ヤシ科	アブラヤシなど	30.4
10	RUBIACEAE	アカネ科	コーヒーなど	27.4
11	APOCYNACEAE	キョウチクトウ科	甘い果実がある	24.1
12	ANNONACEAE	パンレイシ科	カスタードアップル	20.5
13	CAESALPINIOIDEA	ジャケツイバラ亜科	薬効あり	16.8
14	EURHORBIACEAE	トウダイグサ科	キャッサバなど	12.1
15	MORACEAE	クワ科	イチジクなど	6.8

表 1 に、累積頻度（「全種数のうち、それぞれの科に含まれる種の割合の累積」、その科に含まれる種の数が多いほど値が高くなる）をもとに大型類人猿がよく採食している植物の「科」の上位 15 科を示す（それぞれの科の全種数や分布の違いなどは考慮されていない）。また選好性が高い種など、重要な種の重み付けもされていない。29 ヶ所の調査地（アフリカ：23 ヶ所、アジア：6 ヶ所）でデータを収集した、36 本の論文のデータを分析し、合計 144 科 770 属 1760 種を網羅している (Rodman, 2002)。マンゴスチン (GUTTIFERRAE / CLUSIACEAE：フクギ科) やライチ (SAPINDACEAE：ムクロジ科)、マンゴー (ANACARDIACEAE：ウルシ科) など甘い果実をつける種を含む科が上位にランクインしている。またマメ科は 2 つの亜科 (PAPILIONOIDEAE / FABOIDEAE：マメ亜科、CAESALPINIOIDEA：ジャケツイバラ亜科) として別々にランクインしているが、累積頻度を合計すると 53.1% となり、1 位になる。熱帯雨林の果実食者にとって重要な FBFs であるイチジク (MORACEAE：クワ科) の順位が比較的低い (14 位) のは、イチジクの種を同定

することが難しいことが影響しているのかもしれない。

Rodman (2002) は、類人猿（ゴリラ、チンパンジー、ボノボ、オランウータン）で重複利用されている科も比較しているが、アフリカ類人猿間での重複割合 (0.8 前後) が、オランウータン (0.7 前後) に比べて高い。ボノボが利用している科が一番少なく、かつボノボが他種と重複している割合が高い (0.8)。アフリカ類人猿とオランウータンの違いが大きいのは、アジアとアフリカの植生の違いも影響しているのだろう。またボノボの生息地がコンゴ盆地に限定されている為に、(より広い地域に分布している他種と比べて) 食物となる種が限られていることや、ボノボの生息地にはゴリラが生息していない為、ゴリラの利用している THV などが自由に利用できることが、ボノボと他種との重複割合が高い要因かもしれない。

最近、Russon らがオランウータンの調査地をほぼ 2 倍の 15 ヶ所に増やして、同様の分析を行ったところ、オランウータンの採食食物の種数が、類人猿の中でもっとも多いことが明らかになった (表 2)。大型類人猿の食物の種数は、

表2 大型類人猿の食物種数の比較 (Russon et al., 2009 をもとに作成)

種	調査地	科	属	種
オランウータン(2007)	15	122	440	839
ゴリラ	11	105	347	551
チンパンジー	13	94	340	571
オランウータン(2002)	6	86	261	425
ボノボ	4	57	167	227

利用できる食物が地域によって異なる等の理由で、基本的に調査地が増えるほど種数が増加する。この点を考慮すると、アフリカ類人猿とオランウータンでは、種数に関してほとんど差はないが、オランウータンの方がより幅広く多様な科・属を採食している傾向がうかがえる (Russon et al., 2009)。

食品(採食部位)別の種数が、食物の全種数に占める割合を比較すると、大型類人猿に共通する特徴として、果実の種数が多く(全種数のうち 60%前後)、次いで葉の種数(同 30~40%)が多い。一方、それ以外(種子、花、隋、樹皮、その他)の部位は限られた種(同 30%以下)を消費している (Russon et al., 2009)。

それぞれの属内で食品を比較すると、Pan 属では、果実が総採食時間の 50~60%を占める点は共通しているが、ボノボでは草本の占める割合が平均 25%とチンパンジーの平均 7%に比べて高い値を示している (Conklin-Brittain et al., 2001)。ゴリラ属では、マウンテン・ゴリラ (M ゴリラ: *G. g. beringei*) において糞中に占める草本の割合が平均 91%だが、ヒガシ・ローランド・ゴリラ (EL ゴリラ: *G. g. graueri*) では木の葉の割合が 41%、ニシ・ローランド・ゴリラ (WL ゴリラ: *G. g. gorilla*) では果実が 48%、と亜種間で大きな違いが見られる (Conklin-Brittain et al., 2001)。

G. g. graueri (ヒガシ・ローランド・ゴリラ) と *P. t. schweinfurthii* (ケナガ・チンパンジー) が同所的に生息している場所と、どちらか一種のみ生息している場所を比較した研究 (Yamagiwa and Basabose, 2006)では、ゴリラの食物の 38%、チンパンジーの食物の 64%は

両種で重複していた(特に果実)。またゴリラは樹皮の採食種数が多く、チンパンジーは果実と動物食の種数が多かった。果実生産量の変動と両種の採食行動の変化を比較すると、乾季に熟果が増えると、ゴリラとチンプの果実の消費量が増加するが、種数はゴリラで増加し、チンプでは変わらなかった。果実生産量が低下するとチンパンジーはイチジクの果実を消費する一方、ゴリラは葉や樹皮など果実以外の FBFs を利用していた (Yamagiwa and Basabose, 2006)。

オランウータンが生息する東南アジアでは、アフリカとは異なり、3~5年に一度だけフタバガキ科 (*Dipterocarpaceae*) を中心に多くの樹種が同時に開花・結実する「一斉結実」という現象がみられる (Sakai et al., 2006)。フタバガキ科が優先する低地混交フタバガキ林では一斉開花は顕著であり、一斉開花年以外の年の結実量は大幅に低下する。一方、湿地林では、一斉開花は明瞭でなくて、果実生産量の年変動が少ないと言われている (Marshall et al., 2009)。オランウータンはスマトラ島に生息するスマトラ・オランウータン (*Pongo abelii*) とボルネオ島に生息するボルネオ・オランウータン (*Pongo pygmaeus*) の2種に分類されているが、スマトラ島はボルネオ島より果実生産量が高く、安定していると言われている (Marshall et al., 2009)。スマトラ島は火山が多く、土壌の栄養分が高いが、ボルネオ島には火山がなく、土壌が貧栄養であること (Rijksen and Meijaard, 1999)、スマトラ島ではボルネオ島に比べて、エルニーニョ現象が一斉開花に与える影響が小さいこと、がその理由としてあげられている (Wich and Van Schaik, 2000)。

このような森林タイプや島間での果実生産量の違いは、オランウータンの行動や生態にも大きく影響している。例えば、Morrogh-Bernard (2009) は、一斉開花が起きる森林 (Masting forest) では、採食時間が短く、一斉開花が起きない泥炭湿地林 (Peat

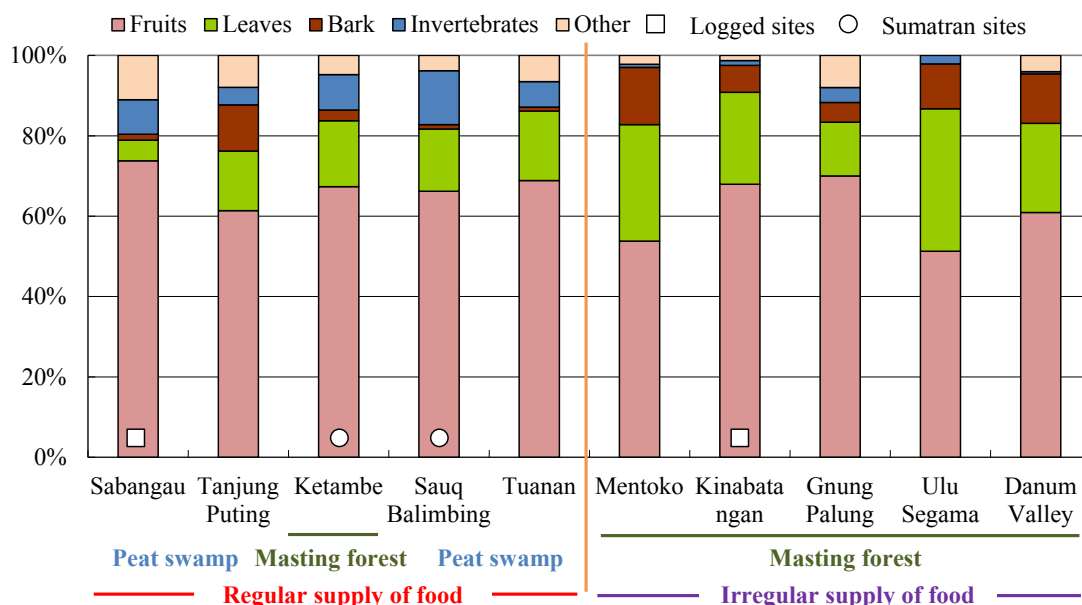


図2 オランウータンの採食時間割合の地域間比較

(Danum Valley : Kanamori et al., 2010, それ以外 : Morrogh-Bernard et al., 2009)

*Others: 花、竹 (単子植物)、ショウガ、キノコ、コケ、蜂の巣 (蜂蜜)、土

swamp) では、採食時間が長くなる (ただしスマトラ島の Masting forest の Ketambe は採食時間が長い) ことや、採食時間が短いサイトほど、休息時間が長くなることを示している。また、スマトラでは常に果実が総採食時間に占める割合が最も高い一方、ボルネオでは果実が占める割合が、他の食物を下回る月がある (数か月/年) (Marshall et al. 2009)。樹皮食の割合は、ボルネオで高く、スマトラで低い傾向がみられる (図 2)。ボルネオでも泥炭湿地林では、昆虫食の割合が高いので、昆虫食は島間で違うというよりも森林のタイプなどの生息環境に影響される可能性が指摘されている (Morrogh-Bernard et al., 2009)。

ボルネオ島では、果実生産量多い一斉結実の時には、1 日の摂取カロリーが雄 8422kcal、雌 7404 kcal にものぼる一方、果実生産量が低下すると、雄 3842kcal、雌 1793kcal と激減する (採食時間は果実季と非果実季で変化なし) (Knott, 1998)。ボルネオ島では、非果実季を中心に尿中ケトン体が陽性 (体脂肪を燃焼していると排出される = エネルギー収支がマイナス

になっている証拠) になることが複数の調査地で確認されているが (Knott 1998; Harrison et al., 2010; Kuze et al., unpublished data)、スマトラではケトン体の陽性反応は検出されていない (Wich et al., 2006)。

東南アジアの熱帯雨林は、アフリカや中南米の熱帯雨林に比べて果実生産量が低く、霊長類のバイオマスも小さいことが報告されている (Fleming et al., 1987; Hanya et al., 2011)。特に Masting Forest (Danum Valley) の果実生産量は 590kg/ha と熱帯雨林の中では最も低く、アフリカ (Kanyawara : 746 kg/ha) の 10 分の 1 以下、という報告もある (Hanya et al., 2011)。このような非常に厳しい栄養条件に直面しているオランウータンは、果実が多い時に「食いだめ」をして体脂肪をたくわえる性質 (Knott, 1998) や、基礎代謝を非常に低く抑える (Pontzer et al., 2010)、などの適応を遂げている。ヒトも体脂肪を蓄える性質をもち、基礎代謝も比較的低く抑えられており (Bellisari, 2008)、これらはヒトとオランウータンに共通する特徴といえる。おそらく根幹類人猿の段階

で、このような低栄養環境への適応（食いだめ、低代謝）の前適応があり、ヒトとオランウータンはそれぞれ独立にこれらの性質を進化させたのだろう。

以上のような現生の類人猿の比較から導き出される根幹類人猿の姿としては、基本的に果実食であった可能性が高い。特に甘くて栄養価の高い果実やマメ科を好んで採食していたであろう。一方で、現生類人猿の/亜種や地域間（生息環境）によって大きく異なるのは非果実季（低果実生産量）の採食戦略である。非果実季を乗り切る為にどのような FBFs を利用するかは、利用可能な植物種（イチジク、THV などが利用できるか否か）のみならず、同所的に生息する他種の存在も影響する為（例：ゴリラとチンパンジー）、根幹類人猿がどのような種と競合していたのか（あるいは競合している種はいなかったのか）、という視点も重要であろう。また本発表では触れなかったが、非果実季を乗り切る為に、群れが分散するか（チンパンジー）、群れのまとまりを維持するか（ゴリラ）など「社会」の視点からの分析も、根幹類人猿の姿を描く上で欠くことできない要素といえるだろう。

文献

Bellisari A. 2008. Evolutionary origins of obesity. *Obesity Reviews* 9(2):165-180.

Conklin-Brittain NL, Knott CD, Wrangham RW. 2001. The feeding ecology of apes. *The apes: Challenges for the 21st century*:167-174.

Fleming TH, Breitwisch R, Whitesides GH. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 18(1):91-109.

Hanya G, Stevenson P, van Noordwijk M, Te Wong S, Kanamori T, Kuze N, Aiba S-i, Chapman CA, van Schaik C. 2011. Seasonality in fruit availability affects

frugivorous primate biomass and species richness. *Ecography* 34:1009-1017.

Harrison M, Marshall A. 2011. Strategies for the Use of Fallback Foods in Apes. *Int J Primatol* 32(3):531-565.

Harrison ME, Morrogh-Bernard HC, Chivers DJ. 2010. Orangutan energy intake and the influence of fruit availability in the non-masting peat-swamp forest of Sabangau, Indonesian Borneo. *Int J Primatol* 31(4):353-358.

Kanamori T, Kuze N, Bernard H, Malim TP, Kohshima S. 2010. Feeding ecology of Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus morio*) in Danum Valley, Sabah, Malaysia: a 3-year record including two mast fruitings. *Am J Primatol* 72(9):820-840.

Knott CD. 1998. Changes orangutan caloric intake, energy balance and ketones in responses to fluctuating fruit availability. *Int J Primatol* 19:1061-1079.

Marshall AJ, Ancrenaz M, Brearley FQ, Fredriksson GM, Ghaffar N, Heydon M, Husson SJ, Leighton M, McConkey KR, Morrogh-Bernard HC and others. 2009. The effects of forest phenology and floristics on populations of Bornean and Sumatran orangutans: are Sumatran forests better orangutan habitat than Bornean forests? In: Wich SA, Utami SS, Mitra Setia T, van Schaik CP, editors. *Orangutans: Geographical Variation in Behavioral Ecology and Conservation*. Oxford: Oxford University Press. p 97-118.

Morrogh-Bernard HC, Ancrenaz M, Husson SJ, Kanamori T, Knott CD, Kuze N,

- Lackman-Ancrenaz I, Marshall AJ, van Noordwijk M, van Schaik CP and others. 2009. Orang-utaun activity budgets: A comparison between species, population and habitats. In: Wich SA, Utami SS, Mitra Setia T, van Schaik CP, editors. *Orangutans: Geographical Variation in Behavioral Ecology and Conservation*. Oxford: Oxford University Press. p 119-133.
- Pontzer H, Raichlen DA, Shumaker RW, Ocozbek C, Wich SA. 2010. Metabolic adaptation for low energy throughput in orangutans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(32):14048-14052.
- Rijksen HD, Meijaard E. 1999. *Our Vanishing Relative: The status of wild orang-utans at the close of the twentieth century*. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Rodman PS. 2002. Plants of the Apes: Is there a hominoid model for the origins of the hominid diet? In: Ungar PS, Teaford MF, editors. *Human Diet: Its Origin and Evolution*. Westport CT: Bergin and Garvey. p 77-109.
- Russon A, Wich S, Ancrenaz M, Kanamori T, Knott C, Kuze N, Morrogh-Bernard HC, Pratje P, Ramlee H, Rodman P and others. 2009. Geographic variation in orangutan diet. In: Wich SA, Utami SS, Mitra Setia T, van Schaik CP, editors. *Orangutans: Geographical Variation in Behavioral Ecology and Conservation*. Oxford: Oxford University Press. p 135-155.
- Van Schaik CP, Pfannes KR. 2005. Tropical climates and phenology: a primate perspective. In: Schaik CPV, Brockman DK, editors. *Seasonality in Primates: Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates*. Cambridge: Cambridge University Press. p 23-54.
- Wich S, Utami-Atmoko S, Mitra Setia T, Djoyosudharmo S, Geurts M. 2006. Dietary and energetic responses of *Pongo abelii* to fruit availability fluctuations. *Int J Primatol* 27(6):1535-1550.
- Wich SA, Van Schaik CP. 2000. The impact of El Niño on mast fruiting in Sumatra and elsewhere in Malesia. *J Trop Ecol* 16:563-577.
- Yamagiwa J, Basabose A. 2006. Diet and seasonal changes in sympatric gorillas and chimpanzees at Kahuzi-Biega National Park. *Primates* 47(1):74-90.

コメント (1)

岩田 有史

中部学院大学子ども学部

現生の類人猿に共通する特徴として、果実食性を基本として、果実の入手が難しい時期にはフォールバックフードとして、葉や地上性草本、樹皮などを利用するという食性の季節変化が挙げられる。ゴリラについてはこれまで、地上性の葉/草本食者であると考えられてきたが、これは果実の少ない高地に生息するマウンテンゴリラの特徴で、低地熱帯雨林に生息するニシローランドゴリラやヒガシローランドゴリラでは高い樹上性を示し、果実が比較的容易に入手できる時期の主な食物は果実であることが分かっている (Tutin and Fernandez 1993; Kuroda et al., 1996; Remis, 1997)。このような強い樹上性、果実食性は腕が脚よりも長いという特徴的なボディプランを類人猿に対して要請することになったであろう。しかし、共通した食性を有するにも関わらず、類人猿の各属間での基本的な社会構造は、テナガザルはペア型、オランウータンは単独性、ゴリラは単雄複雌群、チンパンジーは複雄複雌群と大きく異なることが知られている。この社会構造の相違に応じて、食性の季節変化のあり方にも違いが見られる。チンパンジーは果実のアベイラビリティ

が低い時期においても果実食の割合があまり下がらず、果実食に固執する傾向が見られるが、ゴリラにおいては糞中の果実割合が 20%以下まで下がり、木の葉の採食量が大幅に増えている (図 1)。オランウータンにおいては、地域によって相違が大きい、概ねチンパンジーのように果実食に固執する傾向があると言える (図 2)。このような違いはどのような原因でもたらされているのであろうか。

同所的に生息するチンパンジーとゴリラの間の食性の季節変化は、同時に遊動する個体数の違いが大きな影響を与えていると考えられる。チンパンジーは食物になる果実のアベイラビリティに応じて、群れが離合集散させることができる。これによって、同所で採食することで強まると予想される直接、間接両面での食物競争を押さえることができる。一方、ゴリラは常に群れの構成員全員で遊動をする。これは、チンパンジーは縄張りを持っているので、縄張りの内側にいれば、群れの所属がはっきりするのに対して、ゴリラの場合は縄張りを持たないので、群れの構成員がまとまって遊動しなければ、所属が曖昧になってしまうことが影響をしていると考えられる。またゴリラにおいては繁

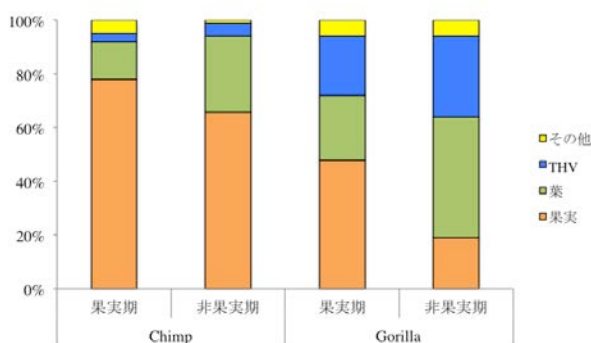


図 1 ムカラバ国立公園の大型類人猿における糞中の食物カテゴリーの割合

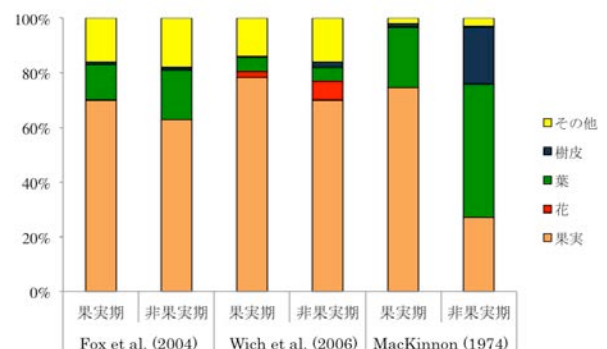


図 2 オランウータンの採食時間割合

殖戦略としての子殺しが、凝集性の高い群れを形成する大きな要因になっていると考えられる。Watts (1989)によれば、マウンテンゴリラで子殺しが最も多く起こったのは、母親が子どもの父親であるオトナオスと何らかの理由で（多くはオスの死亡のため）一緒に遊動していないときであった。近年、子殺しが報告されていなかったヒガシローランドゴリラでも子殺しの事例が報告され、ニシローランドゴリラでも子殺しの可能性が疑われる事例が報告されている (Stokes et al., 2003)。我々の調査地であるガボンのムカラバ国立公園においても、群れのコドモが群れ外のオスに襲われたと疑われる事例が報告されている (Ando and Mbehang, 2010)。これらのことから、ゴリラにおいては群れの凝集性を維持することが繁殖戦略上、重要であると考えられる。

しかし、群れの構成員が全員、一緒に遊動することは一方でリスクを伴う。体の大きいゴリラが凝集性の高い群れを形成することで、ゴリラの群れ内における採食競合は群れサイズに応じて高まると予測される。実際、ニシローランドゴリラでは果実食性が強くなる果実期においては、一日の遊動距離がそうでない時期に比べて長くなることが多数の地域で報告されている (Goldsmith, 1999; Doran-Sheehy et al., 2002)。これは群内間接競合の高まりを、遊動距離を伸ばすことで解消しているものと考えられる。もし、ゴリラ非果実期においても果実に固執すれば、遊動距離を伸ばすだけでは群内間接競合の高まりを押さえきれず、群れの凝集性は失われるであろう。

以上のことは、群れに離合集散性を有するチンパンジーや半単独性のオランウータンにおいては彼ら利用する食物のアベイラビリティが社会構造を規定しているのに対して、ゴリラの場合には社会構造によって、彼らの利用する食物が規定されていることを示していることを示していると考えられる。同所的に生息する2種のアフリカ大型類人猿の両種で共通する

食物の重複度は常にゴリラの採食品目において低い値を示している。このことはゴリラの方が広い食性を持っていることを示している。ゴリラは群れの成員、全員が高い凝集性を維持しながら遊動するために、食性を広くすることで、競合の高まりを抑えているのだと考えられる。広い採食品目の中にはヒトが食べられないような苦いものも入っている。Remis and Kerr (2002)は飼育下での実験でゴリラの味覚は特に糖質が多く含まれている食物に対しては、タンニンに対して許容性が高いことを示した。このことは、ゴリラが競合の高まりを避けるために、食性を広くした結果、糖質の含有量が高ければ、ある程度のタンニンが含有されている食物でも食べられるように適応した結果であろう。

このように、ゴリラにおいては他の類人猿と比較して、かなり「柔軟」な食性を有しているが、それは社会構造の「保守性」によってもたらされるものとも言える。根幹類人猿の姿を探る際に、環境要因だけでなく、社会構造の保守性がどのように類人猿の分化に影響を及ぼしたかを理解することが重要であるという提起をすることで、コメントとさせていただく。

文献

- Ando C, Mbehang P. 2010. Readaptation of an injured juvenile gorilla and care by group members. *Gorilla Journal* 41: 16-17.
- Doran-Sheehy DM, Greer D, Mongo P, Schwindt D. 2004. Impact of ecological and social factors on ranging in western gorillas. *Am J Primatol.* 64(2): 207-222.
- Goldsmith M. 1999. Ecological Constraints on the Foraging Effort of Western Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Bai Hokou , Central African Republic. *Int J. Primatol.* 20 (1):1-23
- Kuroda S, Nishihara T, Suzuki S, Oko RA.

1996. Sympatric chimpanzees and gorillas in the Ndoki Forest, Congo. In: McGrew WC, Marchant LF, Nishida T, editors. Great Ape Societies. Cambridge: Cambridge University Press. p 82-98
- Remis MJ. 2002. Western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) as seasonal frugivores: use of variable resources. *Am J Primatol* 43(2):87-109
- Remis MJ, Kerr ME. 2002. Taste responses to fructose and tannic acid among gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Int J Primatol* 23(2):251-261
- Stokes EJ, Parnell RJ, Olejniczak C. 2003. Female dispersal and reproductive success in wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Behav Ecol Sociobiol.* 54 (4):329-339
- Tutin CEG, Fernandez M. 1993. Composition of the diet of chimpanzees and comparisons with that of sympatric lowland gorillas in the Lopé reserve, Gabon. *Am J Primatol.* 30 (3):195-211
- Watts DP. 1989. Infanticide in Mountain Gorillas: New Cases and a Reconsideration of the Evidence. *Ethology.* 81: 1-18
- Yamagiwa J. 2009. Infanticide and social flexibility in the genus *Gorilla*. *Primates.* 50 (4):293-303.

コメント (2)

打越 万喜子

京都大学霊長類研究所

1. はじめに

「根幹大型類人猿の姿を探る」という壮大なテーマで5人の演者より、専門領域のレビュー、長年の研究成果、さらには最新の研究内容をお話しいただいた。私自身は小型類人猿のテナガザルの特徴が、発達過程においてどのように獲得されるのかを調べてきた。京都大学霊長類研究所で飼育されるアジルテナガザル2個体を主な対象にして、生後から大人になるまでを縦断的に追跡したものだ。また、田中正之先生（現・京都市動物園）との共同研究で、テナガザルの認知的な側面を実験的に検討した経験がある。そのようなバックグラウンドを持って、テナガザルの基本的な情報を整理してご紹介するとともに、それぞれのご発表にコメントする。根幹大型類人猿の分岐点より時間を遡り、根幹類人猿はどのような生物だったのだろうか。テナガザル類の根幹はどのようなものだったのだろうか。テナガザルになる過程で、何を得て、何を捨てたのだろうか？

2. 外群としてのテナガザルという存在

上記の問いに答える前の段階として、テナガザル全体への理解を深める必要がある。テナガザル類は多様性に富んだグループで、17種が含まれている。染色体の本数の違いに基づき、ヒロバテス属 ($2n=44$)・フーロック属 ($2n=38$)・フクロテナガザル属 ($2n=50$)・クロテナガザル属 ($2n=52$) の4属にわけられる。C.R.カーペンター先生の1930年代のシロテナガザルを対象とした調査の後、ほとんどのテナガザルの種の野外での調査が行われ、社会と生態学的側面、そして歌の研究がすすんできた (Chivers, 2001)。しかし、特定の行動に注目した場合、それがテナガザルの分類群でどれだけ広くみ

られるか、答えられないことがしばしばある。観察が難しいからだ。森の中でのテナガザルの行動は観察者からみえにくい。保全状況が厳しく、種によっては残る個体数がとても少ない。飼育下ではシロテナガザルとフクロテナガザル2種が比較的個体数が多く、これらを対象にした研究が先行している。一例として、ヒロバテス属アジルテナガザルなどにみられる「笑い声」をあげる。大型類人猿で+、テナガザルの一部で+、だとして、これがクロテナガザル属にも共通なのかどうか。現時点で答えられない。問題を解決するために、観察経験が少ない、そもそも見たことが無い、という種を減らしていく必要がある。

化石については、残念ながら、更新世以前にさかのぼる記録のなかに確実に現生のテナガザルにつながると考えられるものがない (国松, 2003)。さらに古い時代を理解するために、中務真人先生らの化石類人猿の調査研究が必要不可欠だ。

遺伝子の発現が抑制・削減されている領域に注目することでも、理解が進むだろう。たとえば、テナガザル科では代謝関連遺伝子 ASIP の消失が知られている (Nakayama and Ishida, 2006)。早川卓志先生は苦味受容体 TAS2R38 遺伝子の機能消失変異に着目していたが、食への環境適応はほとんどの動物にとって主要な課題なので、今後の研究の広がりが期待される。

“個体ゲノム時代”の到来でみつかった種の系統関係と遺伝子の系統関係の不一致がおこる現象 (Incomplete lineage sorting) は、パラダイムの根底をゆるがすもので、おおくの関心が寄せられる。

加賀谷美幸先生の発表では現生と化石の双方を対象にしたご自身のご研究から、ホミノイ

ドに共通する形態的特徴とぶらさがり移動適応について力学的観点から説明いただいた。生体のニホンザル・アカゲザルを対象に受動的肩関節可動域の計測をした最新データを紹介されたが、チンパンジー・テナガザルでも同様のCT 撮像を計画されていると伺っている。余談だが、テナガザルは時にありえないと思うようなポーズをとっており、驚かされる。手首も股関節もやわらかい。ねじれて、一人で笑い声を出している。肩以外の部位の可動域と、その運動への寄与についても興味がわく。

林美里先生と中務真人先生より道具使用の話題提供があった。現生の大型類人猿では種によりレパートリーや頻度に差はあるが、全種で道具使用が認められる。それとは対照的に、テナガザルでは、野外でも飼育下でも道具使用の報告は少数だといえる。Shumaker, Walkup, and Beck (2011) のレビューから道具使用の定義と照らし合わせて不明瞭なものをはずすと、12 事例にとどまる。個人で観察したアジルテナガザルの 2 個体では、1 個体で、自発的な道具使用行動が出現している。水飲み場面でスポンジ状になるものを使う。大人になってから初出し、頻度は高くない。もう 1 個体ではゴールが明らかな道具使用は今までにみられていない。道具使用の基礎となる、物を定位する行動は、両個体で 2.5 歳頃に初出し、大型類人猿やヒトの初出齢よりも遅かった。大型類人猿とは道具使用の領域において、やはり隔たりがあるといえそうだ。発達的な側面でも違いがあるかもしれない。先述のとおり、研究されている種も限られているので、注意が必要である。

久世濃子先生は Russon らとの共著論文より、オランウータンの採食する種数は、類人猿の中ではもっとも多いことを示していた (Russon, et al., 2009)。関連して、オランウータンはどうしてあんなに巨体になるのかという問いを、生態・進化・発達の 3 つの視点からの考察されていた。門外漢としてひとつ気になったのは、オランウータンの採食食物種数が 2002 年から

2007 年のわずか 5 年間だけで、倍近く増えていることだった。調査地の数が 2 倍に増えていることが主な理由だ。そうすると、今後も採食種数は大きく増え、広がる可能性があるのだろうか。採食のトピックに限らず、オランウータン研究の最前線にいる久世さんより、今後もあたらしい知見をお伺いするのを楽しみにしている。

以上、テナガザル研究の視点より、発表された内容と関連のあるところを短く述べた。テナガザルの行動やこころの研究を続けることで、テーマ「根幹大型類人猿を探る」にわずかでも貢献できればと願っている。

文献

- Chivers DJ. 2001. The swinging singing simians: fighting for food and family in Far East Forests. In: Sodaro, V. Sodaro, C., editors. *The Apes: Challenges for the 21st Century*. Brookfield Zoo, Chicago. p 1-27.
- 國松豊. 2003. テナガザルの進化はどこまでわかっているか? 霊長類研究, 19:65-85.
- Nakayama K. and Ishida T. Alu mediated 100kb deletion in the primate genome: the loss of the agouti signaling protein gene in the lesser apes. 2006. *Genome Research*, 16:485-490.
- Russon A, Wich S, Ancrenaz M, Kanamori T, Knott C, Kuze N, Morrogh-Bernard HC, Pratje P, Ramlee H, Rodman P and others. 2009. Geographic variation in orangutan diet. In: Wich SA, Utami SS, Mitra Setia T, van Schaik CP, editors. *Orangutans: Geographical Variation in Behavioral Ecology and Conservation* Oxford: Oxford University Press. p 135-155.
- Shumaker RW, Walkup KR and Beck BB.

2011. Animal tool behavior. The use and manufacture of tools by animals.

Chapter6 Apes. p 108-110. The John Hopkins University Press. Maryland.