

日本人類学会進化人類学分科会

ニュースレター

2016/5



目次

次回案内

第36回シンポジウム 「フィールドサイエンスにおける分析科学の応用： DNA、ホルモン、同位体」	2
平成27年度 開催シンポジウム 第35回シンポジウム 「半世紀の野生チンパンジー研究－野生類人猿の長期研究は いかに人類学に貢献できるか」	3
中村 美知夫（京都大学・野生動物研究センター） 「野生チンパンジー集団のデモグラフィー」	4
座馬 耕一郎（京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科） 「タンザニア、マハレにおける野生チンパンジーの睡眠とベッドの構造」	7
井上 英治（東邦大学・理学部） 「DNA分析からみたチンパンジーの社会」	10

表紙写真：マハレの山々（写真提供：中村 美知夫）

「フィールドサイエンスにおける分析科学の応用

：DNA、ホルモン、同位体」

日時： 2016年 6月18日（土）13:00～17:30

場所： 京都大学理学研究科セミナーハウス（吉田キャンパス北部構内）

オーガナイザー： 蔦谷 匠（京都大学 大学院理学研究科、日本学術振興会）

12:00 開場

13:00 趣旨説明（蔦谷 匠：京都大学）

13:15 野生動物ゲノム・メタゲノム研究－できるようになったこと－（早川 卓志：京都大学）

14:00 野生動物におけるホルモン分析－できること・わかること－（木下 こづえ：京都大学）

14:45 休憩

15:00 安定同位体分析の応用－わかることとわからないこと－（蔦谷 匠：京都大学）

15:45 コメント（未定）

16:00 休憩

16:15 総合討論

17:30 終了

〈シンポジウム要旨〉

さまざまなフィールドから得られた試料に対して、最先端の分析手法を適用し、観察や計測のみからは推定できなかった事実を明らかにする研究が増えている。本シンポジウムでは、DNA、ホルモン、同位体について、霊長類を含む大型哺乳類の行動生態学のフィールドにおいて、それらを分析することで何がわかるか、フィールドでどのようにサンプルを採取し保存すれば良いか、フィールドでそのまま、あるいは実験室に持ち帰って、どのようにして分析するのかを、それぞれ報告してもらう。また、試料を採取する・持ち帰る過程で考慮しなければならない法規的な側面にも触れる予定である。

本シンポジウムでは、以下ふたつの目的が達成されることを目指している。主たる対象は研究者を想定しているが、これから研究テーマを決める学生にも役立つ内容にしたい。

1. テクニカルな侧面：こうした分析手法の採用にも興味を持っている研究者が、分析によって何を知ることができる／知ることができないかを学べて、実際に応用を試みられるようになる。

2. 分野の展望：これまでこうした分析に馴染みがなかった研究者が、これらの分析手法を使用した研究における現在のホットトピックスや、これから予想される展開を理解できるようになる。

もともとこうした分析手法は、分子生物学や地球化学など、別な学問分野から人類学やフィールドサイエンスに「輸入」されてきたものである。また、諸分野のなかでも、手法のやり取りが行われている。たとえば、生態学分野で基礎を確立した同位体分析は、1980年代以降、考古学への応用が主だったが、最近は、古人骨の研究で得られた知見も参考にしながら、霊長類学や生態人類学への応用が盛んになってきている。一見縁遠い分野に見えても、応用のアイデアはかしこにある。講演と総合討論を通して、こうした新たな研究のタネをみつけていただければ幸いである。

「半世紀の野生チンパンジー研究

—野生類人猿の長期研究はいかに人類学に貢献できるか—

2015年10月12日(月・祝) 産業技術総合研究所(東京都江東区)

企画責任者：中村 美知夫(京都大学・野生動物研究センター)

保坂 和彦(鎌倉女子大学・児童学部)

伊藤 詞子(京都大学・野生動物研究センター)

座馬 耕一郎(京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科)

司会：伊藤 詞子(京都大学・野生動物研究センター)

発表1 「野生チンパンジー集団のデモグラフィー」

中村 美知夫(京都大学・野生動物研究センター)

発表2 「タンザニア、マハレにおける野生チンパンジーの睡眠とベッドの構造」

座馬 耕一郎(京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科)

発表3 「DNA分析からみたチンパンジーの社会」

井上 英治(東邦大学・理学部)

＜シンポジウム要旨＞

タンザニア、マハレ山塊での野生チンパンジーの研究が開始されてから今年で50年を迎える。本シンポジウムでは、この記念すべき機会に、マハレでの50年間の研究成果の一端を紹介するとともに、野生類人猿の長期研究が人類学へ貢献できる側面を議論したい。

人類進化を考える上で、形質人類学と現生靈長類の野外研究は車の両輪とでもいべき存在である。とくに、ヒトに近縁な現生類人猿の研究は、初期人類の行動適応や人口学的なパラメータなどを考える際に必要な情報を提供できる。一方で、類人猿は寿命が長く、発達がゆっくりとしており、出産間隔が長いなどの特徴を持つため、一般的なデモグラフィーの特徴を把握するだけでも数十年という時間がかかる。また、類人猿は行動可塑性にも富んでいるため、ある地域やある短期間だけの行動観察だけでは、彼らの行動レポートリーを把握することができないことも長期研究によって明らかになりつつある。

本シンポジウムでは、多様な研究が多様な手法でなされてきたマハレでのチンパンジーの長期調査からいくつかの例をあげつつ、靈長類の長期野外研究が人類学に果たす役割とその課題について討論したい。

「野生チンパンジー集団のデモグラフィー」

中村 美知夫
京都大学・野生動物研究センター

はじめに

チンパンジーなどの大型類人猿は、現生の生き物の中でヒトにもっとも近縁な分類群であり、その野生下でのデモグラフィー（人口動態）を把握することは、初期人類の生活史などを推測する上で人類学的にも重要な作業である。ただし、大型類人猿は成長が遅く寿命も長いため、基礎的な情報を得るだけでも数十年もの長期調査が欠かせない。

タンザニアのマハレ山塊では、1965 年以来野生チンパンジーの調査が継続されており、昨年 2015 年で 50 周年を迎えた（マハレでの研究史については、中村 [2015] を、マハレでおこなわれてきた多様な研究に関しては、Nakamura et al. [2015] を参照）。本稿の元となった進化人類分科会における発表では、この 50 年間に蓄積された情報を用いながら、以下の 4 点についての報告をおこなった。

- 1) マハレ山塊での 50 年間の長期調査についての概要
- 2) 野生チンパンジーの個体数変動・雌の初産年齢・出産間隔・社会性比など
- 3) デモグラフィーの長期変化がチンパンジーの行動や社会などに与える影響
- 4) 野生チンパンジーの長期調査が人類学に果たせる貢献

1)、2) については、上記のような著書としてすでに刊行された内容を中心に紹介したこと、3) については今後もう少し解析を進めた上で別途論文を準備する予定であることなどから、以下ではおもに 4) について要点をまとめたい。

野生チンパンジー研究と人類学

チンパンジーの骨格

フィールド研究をおこなうチンパンジー研究者と形質人類学者がもっとも直接的に協力できるのは、

野生下でチンパンジーの死体が回収され、骨格標本が得られたときである。野生下で死体が見つかることは稀ではあるが、これまでの長期研究の中で、マハレでも何体かの死体が見つかっている（これまでにマハレで回収された骨格標本を用いた研究については Shimizu [2015] がまとめている）。

このような標本が重要であるのは、長期野外調査によって集団のデモグラフィー情報が蓄積されており、とくに死体がどの個体のものか特定できた場合には、年齢などの詳細な情報が使えるためである。

チンパンジーの死体が発見された場合、その時現地に滞在している研究者が回収して骨にする。ある時期までは、そうして得られた骨格標本を日本に輸出することが可能であったため、日本国内でマハレの骨を用いた計測や分析がおこなわれている。その後、タンザニア側の方針の変更によって輸出が難しくなったのだが、それ以降にも、マハレに形質人類学者が直接入って、保管されている骨を現地で計測した例もある（中井ほか 2004）。こうした研究では、たとえば病気や怪我の履歴、老化にともなう骨密度の低下などが明らかになっているし、また腐乱していて見つかった時点ではどの個体のものか分からなかつた骨から、個体の生前の特徴と照らし合わせて個体識別ができたという例もある。

残念ながら、ここ 10 数年ほどは形質人類学者がマハレに入っておらず、その間に収集されて保管されているいくつかの骨格標本は未分析のままである。今後、新たに形質人類学者がマハレを訪れて、これらの骨格の分析が進むことを期待したい。

死体以外から骨が得られる例もある。たとえば、ヒョウの糞からは食べられた動物の骨の断片が得られるが、こうした骨がどの動物種のものであるのかの同定にも骨格形態に関する専門的な知識が不可欠である。近年、マハレにおいてヒョウの本格的な研究が開始されているが、そうした中で収集されたヒ

ヒョウの糞からチンパンジーの骨が見つかった例がある (Nakazawa et al. 2013)。この骨の同定もまた、形質人類学者（中務真人氏）によってなされた。ヒョウの糞からチンパンジーの骨が見つかることはそれほど多くはないが、キイロヒヒ、アカコロブス、アカオザルといった、マハレに棲息する他の靈長類の骨はかなり頻繁に見つかる。今後ヒョウの糞から得られる靈長類の骨をより定量的に調べることによって、大型肉食獣が靈長類個体群に与えるインパクトなども明らかにしてくことが可能であろう。

ホミニン生活史の推定

形質人類学や化石人類学などの中心的な研究テーマの一つである初期人類の生活史の推定においても、野生下でのチンパンジーの研究は重要である。野生チンパンジーの研究が長期にわたって継続される中で、こうした推定にもいくつかの修正が必要であることが示唆されている。たとえば 2008 年の段階でホミニン生活史の推定をおこなった論文 (Robson & Wood 2008)においては、チンパンジーの最大寿命は飼育下で 53.4 歳であり、野生下では通常 45 歳までに死ぬ、とまとめられている。しかしながら、2015 年現在でマハレのチンパンジーの最高齢は 54 歳(推定) であり、この個体はまだ生存している。けっしてこの個体だけが特別なわけではなく、マハレの対象集団だけでも、50 歳以上まで生きる個体は複数いることが明らかになっている。したがって、少なくとも Robson & Wood (2008) の「野生下では通常 45 歳までに死ぬ」という記述はすでに訂正の必要があるだろう。

また野生下での最終出産は、Robson & Wood (2008) では 42 歳となっており、「出産率は 45 歳までにほぼ 0 に」なると書かれている。しかし、マハレでは 2015 年にイコチャというメスが 50 歳(推定年齢) で出産をしている。こうした点についてもより定量的なデータを得るために今後の継続したデモグラフィーのモニタリングが必要である。

さらにオスの最高齢も、2001 年の時点 (Hill et al. 2001) では 46 歳と報告されていたが、マハレのカルンデというオスは推定 51 歳まで生きた (2014 年末

に推定死亡)。このカルンデというオスは、ワカモノ初期に識別され、その当時 10 歳と推定されている。ワカモノ期はまだ身体の大きさが年々大きくなる発達段階にあるため、身体の大きさからの推定にそれほど大きな誤差はないと考えられる (あっても 1~2 年程度)。したがって、カルンデのように若い頃に推定された個体の死亡年齢についても誤差はかなり小さいと考えられる。一方で、完全にオトナになって (チンパンジーは、オスが 16 歳頃、メスが 13 歳頃にオトナとなる) 身体の成長が止まって以降に年齢推定がなされると、誤差が生じやすいと思われる。たとえば、実年齢 30 歳の個体の年齢を推定する場合、当該個体の特徴 (毛の色や毛並みなど) によっては前後 10 歳くらいの誤差がありうる。現在、マハレで実年齢が分かっている個体で、同年齢の時の写真を見比べてみると、老けて見える個体や若く見える個体がいる。つまり、オトナになってからはより個体差の影響が出やすいと考えられる。

野生チンパンジー研究の初期の頃は、野生下での最大寿命が 35 歳程度と考えられていたため (たとえば、Teleki et al. 1976)、とくに老けて見える個体を最大でも 30 歳代と推定していた。しかしながら、現在実齢の分かっている 30 歳代の個体を見ると、それほど老けては見えない。外見的な老化が明瞭になるのは、個体差もあるが、40 歳くらいからであり、50 歳を超える個体はさすがにかなり老けて見える。つまり調査初期の老齢個体については、年齢をかなり低く見積もっていた可能性がある。近年になって、最大寿命や最終出産年齢などの人類学的に重要なパラメータに修正が必要になってきているのも、こうした理由が大きいと思われる。すなわち、これまでに報告されている老齢個体の死亡年齢や出産年齢の中には実際よりも過小評価されているものが混じっており、そうした値が平均値を下げていた可能性があるのだ。

結語

50 年に渡って長期調査が継続してきたことで、ようやく野生下でのチンパンジーのデモグラフィーや生活史が明らかになってきた。ただ、チンパンジ

一が「何歳まで生きるのか」「何歳まで出産するのか」などといった基本的なことについても、一般的な傾向を把握するためには、まだまだ今後の継続調査が必要である。

今後も、フィールドでのチンパンジー研究と人類学とが相互に協力していくよう努力をしていきたい。

文献

- Hill K, Boesch C, Goodall J, Pusey A, Williams J, Wrangham R (2001) Mortality rates among wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 40: 437-450.
- 中井将嗣, 伊藤詞子, 中村美知夫, MA Huffman, 西田利貞 (2004) 「野生霊長類の遺体、特にその骨や歯からの個体識別について」『霊長類研究』20:1-9.
- 中村美知夫 (2015) 『「サル学」の系譜—人とチンパンジーの50年』中公叢書.
- Nakamura M, Hosaka K, Itoh N, Zamma K (eds) (2015) *Mahale Chimpanzees: 50 Years of Research*. Cambridge University Press, Cambridge, .
- Nakazawa N, Hanamura S, Inoue E, Nakatsukasa M, Nakamura M (2013) A leopard ate a chimpanzee: The first evidence from East Africa. *Journal of Human Evolution* 65: 334-337.
- Robson SL, Wood B (2008) Hominin life history: Reconstruction and evolution. *Journal of Anatomy* 212: 394-425.
- Shimizu D (2015) Skeletal and dental morphology. In: Nakamura M, Hosaka K, Itoh N, Zamma K (eds), *Mahale Chimpanzees: 50 Years of Research*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 612-624.
- Teleki G, Hunt, Jr. EE, Pfifferling JH (1976) Demographic observations (1963-1973) on the chimpanzees of Gombe National Park, Tanzania. *Journal of Human Evolution* 5: 559-598.



(写真提供：中村美知夫)

「タンザニア、マハレにおける野生チンパンジーの睡眠とベッドの構造」

座馬 耕一郎

京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科

マハレでは 50 年にわたって長期調査が行われ、野生チンパンジーの社会、道具、食性、狩猟、文化など、人類の進化を考える上で鍵となる発見が報告されてきた。チンパンジーは昼行性の靈長類であり、昼におこなわれた調査を元にした研究が多く報告されているが、対照的に、夜に注目した研究は少ない。野生チンパンジーは、樹上にベッドを作り、夜間をその上で過ごす。このベッドや夜間の行動について、タンザニアやマハレで行われてきた研究を中心に紹介する。

チンパンジーのベッドや夜間行動に関する研究は、古くて新しい研究分野である。野生チンパンジーの調査がはじまった半世紀前のタンザニアでは、ゴンベで調査したジェーン・グドールや、カサカティ盆地で調査した伊沢紘生らが、ベッドの構造や夜間に活動するチンパンジーの様子を報告している。たとえば Goodall (1962) や Izawa and Itani (1966) では、ベッドが浅いお皿のような形をしており、枝を複雑に織り込んで作られた骨組みの上に、小枝をマットのように敷き詰めた構造であることが記されている。また、チンパンジーの寝相には、仰臥位や横臥位、伏臥位といった種類があることや (Goodall 1962)、夜に移動したり声を出したりすること (Goodall 1962, Izawa and Itani 1966, van Lawick-Goodall 1968) が記述されている。これらの研究は、チンパンジーの生態をあらゆる面から探ってゆこうとした野生チンパンジー研究の黎明期という時代背景で行われた研究であり、観察条件が良くなり、昼の行動観察時間が長くなるとともに、夜間行動の研究は下火になつていったようである。

一方で、昼間に調査することができるベッドについては、チンパンジーの生態や保全研究の分野で発展していった。チンパンジーはベッドでひと晩を過ごしたあと、そのベッドを放棄して移動する。また、ベッドは頑丈な構造をしており、壊れるまでに日数

がかかる。ベッドにはこういった特徴があるため、チンパンジーの生息状況を示す指標として有効である。加納隆至は 1965 年から 67 年にかけて西部タンザニアを踏査し、チンパンジーのベッドや音声情報を記録し、またベッドの密度から各地域個体群の生息頭数を推定している (Kano 1972)。さらに近年では、小川秀司、伊谷原一、吉川翠らや D. Moyer らによって、現在のチンパンジーの分布が詳細に報告されている (Moyer et al. 2006, Ogawa et al. 2013, Yoshikawa et al. 2008)。またチンパンジーの生息頭数を推定するために必要な指標であるベッドの崩壊速度については、他地域と同様にマハレでも調査が行われ、地域間の差異について比較検討されている (Ihobe 2005, Zamma and Ihobe 2015, Zamma and Makelele 2012)。

木の上は捕食者を避けることができる安全な場所であり、多くの靈長類が樹上で眠る。そしてベッドは、木の上という安全な場所で、より快適に眠るために作られた構造物とみなすことができる。近年では、快適な睡眠をもたらすものとしてのベッド研究が発展している。たとえばセネガルで研究をおこなった Stewart らはベッドの寝心地や、断熱効果、蚊除けの効果について調査している (Stewart et al. 2007, Stewart 2011)。

それでは、チンパンジーは、快適な睡眠を得るために、木の種類を選んでいるのだろうか？ 先に述べたように、ベッドの上層には小枝がマットのように敷き詰められており、寝心地をよくするためには、柔らかな葉を多く敷き詰める必要があると考えられる。しかし森林にある木には、葉の広い樹種から葉の狭い樹種までさまざまである。寝心地のより良いベッドを作るためには、枝により広い面積の葉がついている樹種を選ぶ方がよいと予測されるが、実際はどうだろうか？ この予測を確かめるために、マハレでベッドによく用いられていた樹種を調べたと

ころ、予想通り、枝あたりの葉の総面積が広い樹種が好まれているという結果を得た (Zamma and Ihobe 2015)。

近年、マハレでは、下火になっていたチンパンジーの夜間行動に注目した研究が再燃している。赤外線カメラを用いた調査では、チンパンジーが仰臥位、伏臥位よりも、横臥位を好むことがあきらかになっている (Zamma and Ihobe 2015)。また深夜には、長距離伝達音声であるパントフートが頻発する時間帯があり、その発声は排便をきっかけとしていることが示唆されている (Zamma 2014)。

野生チンパンジーのベッドや夜間行動に関する研究は、野生チンパンジーの行動や生態、社会を理解するために役立つだけでなく、進化人類学の分野にも貢献できると考えている。初期人類は、ある時代まで樹上で眠っていたと考えられる (たとえば諏訪 2012)。おそらく初期人類も、現生のチンパンジーと同じように、ベッドを作る際に好んで使っていた樹種があったと推測できる。そして初期人類はある時期に地上で眠るようになったのだが、その理由はもしかしたら、乾燥化した地域でベッドに適した樹種が少なくなったからかもしれない。野生チンパンジーが「ベッドに用いない樹種」の特徴を明らかにし、初期人類の生活環境に存在していた樹種と照らし合わせることで、ベッドからみた人類の進化を描き出すことができるかもしれない。

文献

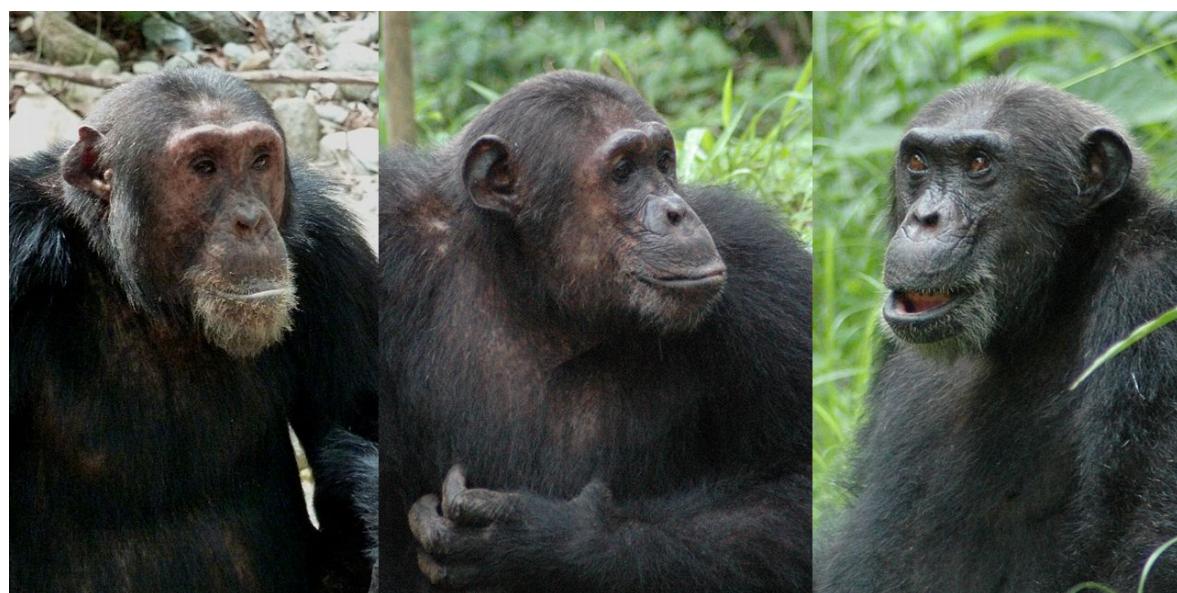
- Fruth B and Hohmann G (1996) Nest building behavior in the great apes: the great leap forward? In Great Ape Societies, McGrew WC, Marchant L, Nishida T (eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp 225-240.
- Goodall J (1962) Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. Annals of the New York Academy of Sciences 102: 455-467.
- Ihobe H (2005) Life span of chimpanzee beds at the Mahale Mountains National Park, Tanzania. Pan Africa News 12: 10-12.

- Izawa K, Itani J (1966) Chimpanzees in Kasakati Basin, Tanganyika. 1. Ecological study in the rainy season 1963-1964. Kyoto University African Studies 1: 73-156.
- Kano T (1972) Distribution and adaptation of the chimpanzee on the eastern shore of Lake Tanganyika. Kyoto University African Studies 7: 37-129.
- Moyer D, Plumptre AJ, Pintea L, Hernandez-Aguilar A, Moore J, Stewart F, Davenport TRB, Piel A, Kamanya S, Mugabe H, Mpunga N, Mwangoka M (2006) Surveys of Chimpanzees and Other Biodiversity in Western Tanzania. Unpublished Report to United States Fish and Wildlife Service.
- Ogawa H, Yoshikawa M, Idani G (2013) The population and habitat preferences of chimpanzees in non-protected areas of Tanzania. Pan Africa News 20: 1-5.
- Stewart FA, Pruetz JD, Hansell MH (2007) Do chimpanzees build comfortable nests? American Journal of Primatology 69: 930-939.
- Stewart FA (2011) Why sleep in a nest? Empirical testing of the function of simple shelters made by wild chimpanzees. American Journal of Physical Anthropology 146: 313-318.
- 諏訪 元 (2012) ラミダスが解き明かす初期人類の進化的変遷. 季刊考古学 118: 24-29.
- van Lawick-Goodall J (1968) The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. Animal Behaviour Monographs 1: 161-311.
- Yoshikawa M, Ogawa H, Sakamaki T, Idani G (2008) Population density of chimpanzees in Tanzania. Pan Africa News 15: 17-20.
- Zamma K (2014) What makes wild chimpanzees wake up at night? Primates 55: 51-57.
- Zamma K, Ihobe H (2015) Bed making and nocturnal behavior. In: Mahale Chimpanzees: 50 Years of Research. Nakamura M, Hosaka K, Itoh N, Zamma

K (eds). Cambridge University Press, Cambridge,
pp 583-598.

in the Mahale Mountains National Park, Tanzania.
Pan Africa News 19: 25-28.

Zamma K, Makelele M (2012) Comparison of the
longevity of chimpanzee beds between two areas



(写真提供：中村 美知夫)

「DNA 分析からみたチンパンジーの社会」

井上 英治

東邦大学・理学部

はじめに

DNA 情報を利用することで、地域集団の歴史、オスの繁殖成功など、行動観察だけでは解明することができない社会に関する研究が可能となる。とくに、糞などの非侵襲的試料を用いた DNA 解析が向上した（井上 2015）ことにより、野生類人猿の DNA 分析が盛んに行われるようになってきた。ここでは、長期野外研究が行われているマハレの野生チンパンジーの DNA 分析で得られた社会に関する研究内容（詳細は Inoue 2015 を参照してほしい）について紹介し、長期調査地での DNA 分析についての意義を考えてみたい。

タンザニア地域集団の遺伝構造

まず、マハレの地域集団の特徴を明らかにするために、タンザニアのチンパンジーの地域集団の遺伝構造の研究について紹介する。チンパンジーは、タンザニア西部のタンガニーカ湖沿いに生息しているが、それぞれの生息地はあまり大きくなく、分断化されている状態である（Kano 1972, Ogawa et al. 1997, Yoshikawa et al. 2008）。Inoue et al. (2013) は、ゴンベ、ウガラ-マシト、カロブア、マハレ、ワシシ、ルワジの 6 地域から収集した DNA 試料を用いて、ミトコンドリア D-loop の配列を決定し、地域集団間の遺伝構造の解析を行った。データバンクに登録されているタンザニア以外のヒガシチンパンジーの配列も含めて分子系統樹を作成し、地域特異的なクラスターが存在しないことを明らかにしている（Inoue et al. 2013）。ミトコンドリアは母性遺伝するため、メスが生まれた地域に留まっているのであれば、地域特異的なクラスターがあると予想される。地域特異的なクラスターが存在しないという結果は、メスが分散するチンパンジー社会の特徴（Nishida and Kawanaka 1972）を反映したものであると考えられる。一方、Inoue (2015) は、父性遺伝

する Y 染色体上のマイクロサテライトのハプロタイプのネットワーク図を作成し、地域特異的なクラスターがあり、オスが群れに残るチンパンジー社会を反映した結果を報告している。これらの結果から、オスが群れに残り、メスが分散するというチンパンジーの特徴は、現在観察されているチンパンジーの群れに限ったことではなく、長い期間多くの群れで共通していたと考えられる。

Inoue et al. (2013) は、さらに同じミトコンドリアのデータを用いて、地域集団間の遺伝的分化についての検討も行った。その分析で、地理的に接している、ウガラ-マシト、カロブア、マハレ、ワシシの地域間の遺伝的分化は小さく、1 つの連続した地域集団とみなせることを示している。さらに、遺伝的分化と地理的距離を比較し、ゴンベとマハレを含む地域集団の遺伝的分化は、地理的な距離に比して、大きいという結果を報告している（Inoue et al. 2013）。ゴンベとマハレ地域との間にはマラガラシ川が流れているので、川が遺伝的障壁になったと考えられる。つまり、同じタンザニア内にあり、チンパンジーの長期調査地として有名なマハレとゴンベは、地理的な距離から想定されるほど遺伝的に近いわけではないと言える。ミトコンドリア DNA の解析では、ゴンベのカサケラ集団とマハレ M 集団の方が、ゴンベのカサケラ集団とウガンダの集団（キバレのソゴゴ集団、カニヤワラ集団、ブドンゴのソンゾ集団）より、遺伝的に分化していることが示されている（Langergraber et al. 2011）。

マハレ地域の遺伝構造

マハレで今まで長期調査されている M 集団とその周辺の集団についての遺伝的関係についても研究が行なわれている。マハレ M 集団と M 集団の行動圏の北及び南の地域で収集した試料を用いて、Y 染色体上のマイクロサテライトの解析をした結果、北の地

域のサンプルで検出されたハプロタイプは、M集団で検出されたタイプの1つと同じであると報告されている（井上ら 2008）。この結果は、過去に分裂が起こった可能性を示唆している。実際、ゴンベでは、集団の分裂が報告されている（Goodall 1983）。一方、南の地域で検出されたハプロタイプはM集団のものとは異なるタイプのものであった（Inoue 2015）。ミトコンドリア D-loop 領域のハプロタイプ分析においても、南の地域のサンプルから検出されたタイプの1つはM集団では見つかっていないタイプであった（Inoue 2015）。この結果は、M集団と北の地域に比べ、M集団と南の地域の方が遺伝的交流が稀であることを示唆している。詳細な集団の歴史が明らかにできたわけではないが、調査対象集団の歴史を考える上で重要な情報の1つと言える。

M集団の遺伝構造

チンパンジーは、オスが群れに残る父系社会（Nishida and Kawanaka 1972）であるので、オス間の血縁度が高いと予想され、それがオス間の協力行動などにつながっていると考えられていた。しかし、Vigilant et al. (2001) が西アフリカのチンパンジー集団で行なった研究で、オトナオス間の血縁度はオトナメス間より高いが、その差は有意ではないという結果を報告している。一方、マハレのM集団では、オトナオス 12 頭、オトナメス 19 頭の分析を行った結果、オトナオス間の血縁度がオトナメス間の血縁度より有意に高いという結果が得られている（Inoue et al. 2008）。この結果の違いを考察するために、Inoue et al. (2008) では、M集団にいるオスのプロフィールに着目した分析を進めている。通常、チンパンジーのオスは群れの移出入をしないが、M集団には隣接集団から移入したオスがいることがわかつっていた（Takahata and Takahata 1989）。そのオスと他のM集団のオスとの血縁度は予想通り低いことが明らかとなった（Inoue et al. 2008）。一方で、第1位など高順位を経験したことのある老齢オスも1頭おり、そのオスと他のM集団のオトナオスとの血縁度が高いことが示された（Inoue et al. 2008）。これは、この老齢オスの子どもや甥などの近

縁な血縁者がオトナオスの中に含まれていた可能性を示している。さらに、M集団には、多くのメスと異なり、生まれた集団から移出せず、M集団で生まれ出産したメスもいることがわかつっていた（Nishida et al. 2003）。群れ出身のオトナメスとオトナオス、移入してきたオトナメスとオトナオスの血縁度を比較した結果、後者の方が有意に血縁度が低いことが明らかとなっている（Inoue et al. 2008）。このことは、群れを出したメスの方が血縁の遠いオスと繁殖しやすいことを示している。以上のように、個体のプロフィールが集団内の血縁度に影響を与えることが示されており、どのような個体で構成されているかにより、オトナオス間やオトナメス間の血縁度が変わり得ると考えられる。このようなことも、雌雄間の血縁度の差に影響を与える一因だと考えられる。

また、Y染色体上のマイクロサテライト領域の解析を行った研究では、ハプロタイプの構成割合の世代間での違いについて示されている（井上ら 2008）。16頭のオスを分析した結果、ハプロタイプ A がもっとも多いタイプであった。そのうち、オトナ（16歳以上）ではハプロタイプ A を持つ個体が 6 頭、D を持つ個体が 1 頭、ワカモノ（9–15歳）では A を持つ個体が 3 頭、B,C を持つ個体がそれぞれ 1 頭ずつ、8歳以下の個体では、A が 2 頭、D が 2 頭という結果であった。ハプロタイプ D に着目すると、全体では稀なハプロタイプ D を持つ個体が、8歳以下の年代では半数を占めていることがわかる。これは、オトナオスの中でハプロタイプ D を持っていた個体が第1位オスになり、多くの子どもを残したことによる影響している。このように Y染色体のハプロタイプの構成は、誰が第1位オスになるかによって、大きく変化すると考えられる。この結果も、集団の遺伝構成が社会的状況によって変動することを示している。

オスの繁殖成功

DNA 解析を利用した重要な研究の1つはオスの繁殖成功の解析である。チンパンジーのように複数のオスが群れ内にいる靈長類では、メスは複数のオスと交尾することが多いので、誰が父親であるかは、交尾行動を観察していてもわからない。そこで、DNA

を用いた親子(父子)鑑定が重要となる。Inoue et al. (2008) は、1999 年から 2005 年に生まれた 11 頭の父親を DNA 鑑定で決定し、第 1 位のオスが約半数の 5 頭の父親であることを明らかにした。さらに、マハレ以外のチンパンジーの長期研究サイトでも父子判定は行われおり、第 1 位オスの繁殖成功的割合は集団ごとで異なることが示されている (Sugiyama et al. 1993, Constable et al. 2001, Boesch et al. 2006, Newton-Fisher et al. 2010)。第 1 位オスの繁殖成功的割合は集団内のオスの数が影響しており、集団内にライバルとなるオスの数が少ないほど、第 1 位オスの繁殖成功が高いという結果が得られている (Inoue 2011)。

まとめ

マハレ地域で行われてきた DNA 分析で得られた社会に関する結果についてまとめてきたが、最後に長期調査地における DNA 分析の特色・意義について考察をしたい。最も大きい点は、比較的近くで観察できるので、どの個体がしたかがわかる糞試料を比較的容易に採取できる点である。筆者は、その後、人慣れが進んでいない霊長類の DNA 解析に携わったが、やはり個体がわかっている試料を収集できるというのは大きな利点であるといえる。さらに、マハレのように長期調査がされていると、個体のプロフィールがわかっているので、それを活用することができる。例えば、M 集団の遺伝構造の際に紹介したように、高順位を経験した老齢オスの分析や移出入の情報を用いた分析により、デモグラフィーが遺伝構造に与える影響について示すことができる。また、オスの繁殖成功においても、どのオスが繁殖成功を収めたかについて、詳細な分析が可能となる。オスの繁殖成功に関しては、Inoue et al. (2008) が行った 11 頭ではあまり詳細な分析ができていないので、今後、よりサンプル数を増やすことで、詳細な分析、例えば、第 1 位オスの在位期間の長さは繁殖成功に影響するのか、といった分析が可能となるだろう。長期調査を継続していくと、異なるプロフィールを持った個体たちで群れが構成されており、メンバー構成も移り変わっていくことが実感できる。まさに

そうした歴史の積み重ねで現在の遺伝構成を持った集団が存在しており、歴史的経緯を考慮に入れる上で、DNA 分析を伴う研究をより深みのある研究にすることができるのではないかだろうか。人類進化を考える上でも重要なチンパンジー社会の全容の解明には、そのような研究も重要になってくるだろう。

文献

- Boesch C, Kohou G, Nene H, Vigilant L (2006) Male competition and paternity in wild chimpanzees of Taï forest. *American Journal of Physical Anthropology* 130: 103-115.
- Constable J, Ashley M, Goodall J, Pusey A (2001) Noninvasive paternity assignment in Gombe chimpanzees. *Molecular Ecology* 10: 1279-1300.
- Goodall J (1983) Population dynamics during a 15 year period in one community of free-living chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 61: 1-60.
- Inoue E (2011) Male reproductive skew and paternal kin-biased behavior in primates. In: Inoue-Murayama M, Kawamura S, Weiss A, editors. *From genes to animal behavior*. Springer, pp: 67-81.
- Inoue E (2015) Genetic studies. In: Nakamura M, Hosaka K, Itoh N, Zamma K, editors. *Mahale chimpanzees 50 years of research*. Cambridge University Press, pp: 625-638.
- 井上英治 (2015) 非侵襲的試料を用いた DNA 分析—試料の保存, DNA 抽出, PCR 増幅及び血縁解析の方法について—. *霊長類研究* 31: 3-18.
- Inoue E, Inoue-Murayama M, Vigilant L, Takenaka O, Nishida T (2008) Relatedness in wild chimpanzees: influence of paternity, male philopatry, and demographic factors. *American Journal of Physical Anthropology* 137: 256-262.
- 井上英治, 井上-村山美穂, リンダ・ビジラント, 西田利貞, 竹中修 (2008) 野生チンパンジー集団

における Y-STR 多型. DNA 多型 16: 21-24.

Inoue E, Tashiro Y, Ogawa H, Inoue-Murayama M, Nishida T, Takenaka O (2013) Gene flow and genetic diversity of chimpanzees in Tanzanian habitats. Primate Conservation 26: 67-74.

Kano T (1972) Distribution and adaptation of the chimpanzee on the eastern shore of Lake Tanganyika. Kyoto University African Studies 7: 37-129.

Langergraber KE, Boesch C, Inoue E, Inoue-Murayama M, Mitani JC, Nishida T, Pusey A, Reynolds V, Schubert G, Wrangham RW, Wroblewski E, Vigilant L (2011) Genetic and ‘cultural’ similarity in wild chimpanzees. Proceedings of the Royal Society B 278: 408-416.

Newton-Fisher NE, Thompson ME, Reynolds V, Boesch C, Vigilant L (2010) Paternity and social rank in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) from Budongo Forest, Uganda. American Journal of Physical Anthropology 142: 417-428.

Nishida T, Corp N, Hamai M, Hasegawa T, Hiraiwa-Hasegawa M, Hosaka K, Hunt KD, Itoh N, Kawanaka K, Matsumoto-Oda A, Mitani JC, Nakamura M, Norikoshi K, Sakamaki T, Uehara S, Zamma K (2003) Demography, female life history, and reproductive profiles among the chimpanzees of Mahale. American Journal of Primatology 59: 99-121.

Nishida T, Kawanaka K (1972) Inter-unit-group relationships among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. Kyoto University African Studies 7: 131-169.

Ogawa H, Kanamori M, Mukeni SH (1997) The discovery of chimpanzees in the Lwazi River area, Tanzania: a new southern distribution limit. Pan Africa News 4: 1-3.

Sugiyama Y, Kawamoto S, Takenaka O, Kumazaki K, Miwa N (1993) Paternity discrimination and inter-group relationships of chimpanzees at Bossou. Primates 34: 545-552.

Takahata H, Takahata Y (1989) Inter-group transfer of an immature male of the common chimpanzee and his social interactions in the non-natal group. African Study Monographs 9: 209-220.

Vigilant L, Hofreiter M, Siedel H, Boesch C (2001) Paternity and relatedness in wild chimpanzee communities. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 98: 12890-12895.

Yoshikawa M, Ogawa H, Sakamaki T, Idani G (2008) Population density of chimpanzees in Tanzania. Pan Africa News, 15: 17-20.

分科会事務局

京都大学大学院理学研究科 自然人類学研究室内

〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

電話:075-753-4083 FAX :075-753-4083

e-mail:jim AT anthro.zool.kyoto-u.ac.jp

http://anthro.zool.kyoto-u.ac.jp/evo_anth/evo_anth.html