

ライオンの栄枯盛衰 その進化史的視点から

山口誠之

カタール大学 生物環境科学科(会報掲載時)



ここ 10 年で研究しているテーマは 3 つあります。大型ネコ科の進化と保護、行動生態学的見地からみて繁殖のためにオスとメスがどのように相手を利用しているか、自然保護に客観的なデータを役立てることができるか。また、カタールで 4 年前からハリネズミの研究を始めました。



●ライオンの出現

ライオンはアフリカの動物と考えられていますが、インドもあります。しかし過去においては全く違う分布をしていました。

恐竜の絶滅で哺乳類が適応放散するニッチがたくさんできました。今の化石記録から考えると約 3000 万年前に半樹上性の捕食動物が地球上に現れ、それがネコの共通の祖先であろうと考えられています。

1000 万年前ごろにはサーベルタイガー、(といっても現在のトラとは別段類縁関係が近い訳でもなんでもありませんが) の仲間も地球上にたくさん暮らしていました。350 万年ほど前になると今のライオン、トラ、ヒョウという *Panthera* 属の祖先と思われる化石がアフリカで発見されています。それをライオンだという人もいますが、それはわかりません。更新世の始めごろまでにライオンと違って間違いないだろうという動物が現れます。この動物はその後だいたい 100 万年の間にほぼ全世界に分布します。

分類学と系統学では考え方の違いがありますが、分子系統学の分析で考えると、ライオンは他の 5 種の大型ネコといっしょに、ネコ科の中に系統学的に近縁な *Panthera* グループを形成しています。残りの 5 種はトラ、ユキヒョウ、ウンピョウ (2 種)、ジャガー、ヒョウです。

この 7 種の中でライオンだけに特徴的なものはたてがみです。これは進化的意義を考えると非常に有用な形質です。

●たてがみはなぜできたか

ライオンのたてがみはなぜ進化したかを多くの人が論じています。オス同士がケンカするとき首を守るために進化したという人もいます。しかし、オスライオンのたてがみは二次的性徴で、オスのマンドリルのカラフルなお尻だとか、メスを囲い込む習性をもつシカの枝分かれした角、アンテロープのより長く根元の太い角、クジャクの羽と同じように、メスをめぐる性淘汰によって発達してきたという考えが主流になっています。もちろん一度たてがみが発達しますと防御の機能もあるでしょう。

オスのたてがみは遺伝的な影響があるらしいが、どうやら寒いところに行くとなてがみが大きくなります。自然状況下のインドのライオンは、成熟



したオスでも貧弱なたてがみしかありません。

インドライオンは最も最近では 19 世紀終わりから 20 世紀始めにかけて強力な個体数の減少に伴うボトルネック効果（*注）を経験しています。そのためインドライオンは遺伝的多様性が低いと考えられます。ですから、たてがみの特徴に関する遺伝もインドライオン全体の特徴になっていると考えていいでしょう。ギルといわれるインドの北西部にいとわずかなたてがみしかない個体も、ヨーロッパの動物園に移すと立派なたてがみを生やすようになります。肩の後ろからおなかのほうまでたてがみを生やす。でもこの個体をインドに戻すとまたわずかなたてがみになると考えられます。ライオンのたてがみは環境に合わせて可逆的に形態を変えるのです。

*注：ボトルネック効果：ある集団の個体数が極端に減った後に、残った個体から個体数が回復したとしても遺伝的な多様性が失われる現象

●なぜ群れをつくるのか

ライオンは人間と並んで大型の哺乳類を捕食する動物です。1 頭のライオンはシマウマくらいは捕食しますが、アフリカスイギュウくらいになると何頭かで束にならないと捕食できるわけではありません。

多数のライオンがハンティングをすれば、サイやカバ、ゾウも捕食できます。少なくとも更新世以降ではサイやカバをある程度以上頻繁にハンティングできるのは、現在生きている動物では人間とライオンくらいです。

群れでハンティングする方が効率が良いといわれていましたが、1980 年代から 90 年代にかけての研究にもとづいて否定されつつあります。群れでハンティングすれば成功率はたしかに上がるのですが、その分食べる個体数も多いので 1 頭あたりの肉量が少なくなる。ライオンはイボイノシシを 1 頭食べると満腹になるのです。5 頭か 6 頭集まってアフリカスイギュウが頻繁に狩れるのであれば、そのくらい、もしくはそれ以上、になります。

しかしイボイノシシからアフリカスイギュウまでの間には谷間があります。例えば 4 頭でシマウマを狩ってもイボイノシシを狩るよりもちゃんとは食べられないということになります。さらに、大きな動物を狩ると他の競合者を引き押せてしまう危険が上昇します。とくに成長したオスがいない場合、メスと子どもの群れはかなり頻繁にブチハイエナに餌をとられますから、大きな獲物を狩るのはいいことばかりではありません。

チーターくらい弱くなりますと、大きな獲物を狩ることのメリットは非常に希薄になります。大きな獲物を狩るとハエナが来る、ライオンが来る、ジャッカルが来る。でも小さな獲物ならそれらが来る前に食べてしまえます。

ライオンが群れをなす理由としてハンティングの重要性はそろそろ否定されつつあります。ただライオンが群れになると非常に有利になる、どこまで群れが大きくなっても決して不利にならないのが、同種間での直接競合、同所性の肉食動物間での直接競合です。

ライオンの群れが大きくなればなるほど、ブチハイエナなどから餌を守る力は高くなるということです。もちろんライオンの群れがとて大きくなくても、それを常に満足に養えるだけの大きな獲物はそれほど頻繁には取れないと考えられますから、群れの大きさが頭打ちになることになるでしょう。メス 2 頭の群れではほとんどブチハイエナに餌を取られてしまいますが、オスがなくてもメス 10 頭になればブチハイエナに取られることはありません。ライオンが食べ終わるのをハイエナが待っていることがほとんどです。

ライオンのオス同士のケンカでも、2 頭対 1 頭では勝負になりません。ライオンが群れを作り始めた理由は、おそらくハンティングの効率を上げるためではなくて、過去のことを正確に知ることは今の研究ではできませんが、おそらくかなりの確からしさで直接競合ではないか。同種間での直接競合、同所性の肉食動物間での直接競合が非常に重要な要素となっているだろうというのがおもな仮説になっています。

●化石は広く分布

ライオンの進化史を見てみると、ライオンの先祖であると考えられるネコ科動物の化石がタンザニアでだいたい 350 万年前にでている。だいたい 150 万年前までには東アフリカと南部アフリカから、おそらくライオンとよいてよいのではないかと多くの古生物学者が同意をする化石が、発見されています。更新世の始めまではライオンが現れたというのがだいたいの古生物学者の見解です。

ライオンはしばらくアフリカでしか見つかっていないのですが、だいたい 50 万年くらい前までには、ライオンの化石がヨーロッパから発掘されている。アフリカからヨーロッパにいたる道筋にも生息していたと考えられますが、化石記録はありません。

その後、ライオンはシベリアのほうに急激に、地質学的時代のタイムスケールで言えば、あっという間にカムチャッカのあたりまで分布を広げました。

ただライオンは冷たい海を泳いで渡っていくわけではありませんから、アメリカ大陸へはベリンジアといわれる亜大陸でシベリアとアラスカがつながるまで待たなければなりませんでした。

だいたい 30 万年前ごろ、もしくはそれ以降、にライオンはシベリアからアメリカ（今のアラスカ）にわたったと考えられています。

氷期にはベリンジアはありましたが、北アメリカ大陸北部には巨大な大陸氷河もあって、どうやらライオンは大陸氷河は超えられなかったようです。アメリカに渡ったライオンはそれ以降の間氷期に北アメリカ南部まで達しました。

1970 年代のテキストにはライオンは南アメリカまで渡ったと書いてありますが、ジャガーの研究をしているケビン・セイモア先生は、南アメリカのライオンと言われる頭骨は、更新世に南アメリカに生息していた巨大なジャガーのものだろうと言っています。

ペルーで発掘された頭骨がジャガーのものだとすれば、ライオンの分布はメキシコまでということになります。今日ではライオンは南アメリカにはいなかったということになっています。

●同じライオンだったのか

こんなに分布が広がれば、同じライオンだったのかという疑問がわいてきます。

大きさの比較ですが、後期更新世に北アメリカ南部にいたライオンは巨大になりました。しかし更新世中期にヨーロッパにいたライオンも同じくらい巨大でした。少なくとも今のライオンよりはかなり大きい。この 3 つタイプのライオン（今日見られるアフリカとアジア西部のライオン、後期更新世に旧北区に分布していたライオン、それに後期更新世に新北区に分布していたライオン）はどのように進化したのか、1970 年代分子生物学のなかった時代にドイツの動物学者ヘルムト・ヘマー博士がいろいろな仮説を立てています。

それまでも全北区のネコ科の動物がトラではなくライオンだといわれて始めていましたが、それをライオンの進化と関連づけて詳細に考察しようとしたのはヘマー先生が初めてだと思います。ヘマー先生はライオンの進化は、祖先のライオンがいろいろなところに行って並行的に進化したのではないかという考えに傾きつつありました。

新しく分子生物学ができて、絶滅した動物からも DNA が取り出せるようになりました。

絶滅した全北区のライオンや現世のライオンの DAN を調べてみると、どうやら現在のライオンはかなり最近遺伝的なボトルネックを経験していることがわかりました。

ライオンは人間進化と同じようにアフリカで進化して世界中に広がりました。今の黒人以外、つまり進化的にアフリカから出ていない人を除き、ごく微量のネアンデルタール人由来の遺伝子を持っているという研究が、昨年（2010 年）発表されました。混血は起こりえたわけです。

ライオンの場合も、混血は起こりえなかったとはいえません。しかしアフリカのライオンであれ、アジアのライオンであれ、少なくとも母系では、一つのポピュレーションから現れたものであって、平行して進化したものではないことがわかっています。

●系統は3つ

最近のわれわれ共同研究で、北アメリカ、シベリア・アラスカのライオンのDNAを調べると、ボトルネックがあり、地域的な絶滅と再度の移入を繰り返しながら進化していったのであろうと考えられます。

DNAレベルの差異にもとづいて3つに分けるなら、現在のライオンのグループ、北アメリカ南部、アラスカ・カナダからヨーロッパにいたる、ほぼ全北区のライオンのグループに分けることができます。

●分布域の縮小と人間の関与

更新世後期は現在のライオンがアフリカで進化して、ユーラシアに分布を広げていった時期であろうと考えられます。

ちょうどそのとき全北区にいたライオンは絶滅しましたが、全北区のライオンの衰退と現在のライオンの分布の拡大の因果関係は今のところ証明できません。全北区のライオンが絶滅したから、現在のライオンが分布を拡大したのか、あるいは現在のライオンが分布を拡大したから全北区のライオンの絶滅が早められたのか。どちらにしても何の証明もありません。

更新世後期、ライオンは人間をはるかにしのぐ分布域を持っていました。当時は人間はまだ北アメリカに達していませんでしたから。ライオンは大型獣としては最大レベルの分布域をもつ動物でした。

ここから悲劇が始まります。歴史時代に入るといたるところでライオン狩りが始まりました。古代メソポタミアの遺跡にあるライオン狩りのレリーフ、中世インドのライオン狩り、そして今でもライオン狩りは一部の人たちには人気のあるスポーツです。洗練された火器を使って車で狩をすることがスポーツかどうかは皆さんの判断に任せますが。

ライオンの分布はそれまで逆行することなく広がって来ていましたが、更新世後期以降の1万年で急激に分布域を縮小しました。これには人間が関与していると考えてまず間違いありません。北アメリカの動物の大量絶滅のように、人間の定量的な関与については議論が収まっています。ただほとんどの人は、何らかの関与はあったはずだと合意しています。

気候変動がなくても、人間が、後期更新世に大型獣を絶滅させたということ、モデルを用いて示唆している人もいます。例えばマンモスが現在のゾウと同じ社会構造、繁殖率だとして、シベリアに進出した人間がマンモスだけを食べていたと仮定したら、だいたい100年でシベリアのマンモスを食べつくすというモデルもあります。

そういう研究がジャーナルなどで発表され、当時の人間は少なくとも野生動物の地域個体群を絶滅させる力はあったのだろうということが主流になりつつあります。

●どれだけ危機に瀕しているのか

こんなに繁栄した、食物連鎖の頂点にいる動物が、人間の関与で1万年でここまで追い詰めてしまう。トラに比べればライオンはまだましなほうですが、それでも95%の分布域、そしてそれに呼応するだけの個体群を失ったであろうと考えて問題ないと思います。

ライオンのたくさんいる東アフリカと南部アフリカの国立公園の写真を引き合いにして、ライオンはたくさんいるというのは誤りです。東アフリカとか南アフリカは、ライオンの進化史上、生物学的に正当化される単位ではありません。「おれの庭は安全だ」という議論と同じで、ライオンがどれほど危機に瀕しているかということは、タンザニアのライオンだけをとりて議論することはできないわけです。

ライオンの分布域全てを考察しなければなりませんし、さらに言えば人間に分布域を狭められる以前の状況と比べる必要さえあるかもしれません。それは北アメリカにライオンを移入しろと言っているわけではありません。自然状態と比べてどれほど失ったかを論じると、それを取り戻すことは同義ではありません。

●分子生物学を保護に活用

われわれが研究を始める以前、ライオンの遺伝情報は、インド、東アフリカ、西南アフリカ、カラハリとクルーガーだけのものしかありませんでした。他の場所からライオンのモダン DNA を得るのは難しいので博物館に着目しました。

例えば、パリの博物館には北アフリカですでに絶滅したライオンの頭骨がありますから、サンプルをもらって、DNA の解析をしました。

東アフリカのライオンのなかには DNA レベルで祖先に近いものがあるので、現在のライオンが進化したのは東アフリカではないかと示唆されます。もちろん、南アフリカで進化して、東アフリカに移ってもとの個体群が南アフリカで絶滅したとしても同じ結果になりますから、推察にすぎません。

ほかに南部アフリカ、西アフリカ、中部アフリカ、北アフリカ／アジアでそれぞれグループを形成しています。

赤道付近のアフリカ中部のライオンには、ミトコンドリア DNA の多様性があります。なぜアフリカ中部か。それはライオンの生態がカギになっています。ライオンは開けたところを好みまずから熱帯雨林や完全な砂漠には生息しません。過去の気候変動を見てみると氷河期の一番寒い時期は、サハラと南部アフリカは砂漠でとても乾燥していました。湿った時期、砂漠は縮小しましたが熱帯雨林が広がりました。氷期には北アフリカの大部分と南部にはライオンがすめなかったか、いたとしても個体数密度は低かったであろう。湿った時期は熱帯雨林のあったところは今日のライオンよりはるかに少なかったであろう。



つまりアフリカの北と南はライオンがいない、または少ない時期がありました。中部アフリカはどの時期でもライオンはどこかに比較的高密度で生息できていて、レフュージア（待避地）をいくつか形成していた可能性があります。そこで生き延びた遺伝情報は分布を広げますし、外部からの遺伝情報とモザイク状に交じり合った状態になります。そのため北や南のライオンより遺伝子が多様になったのではないかと考えられます。

北アフリカのバーバリライオンはアジアのライオンに近いことがわかっています。それはサハラ砂漠がその北と南にライオンの個体群を分け

ていたからだと思われます。

バーバリライオンが動物園にも生き残ってなくて、北アフリカの人どうしてももう一度ライオンがほしい、系統的近いものをとすることに決まったら、インドのライオンのほうがアフリカのよりも適しているでしょう。

ライオンの帝国は 1 万年の間に崩壊したかもしれませんが、北アフリカのライオンの残光はインドのライオンの中に脈々と残っているのかもしれませんが。

(JWCS 会報 No.65 2012 年 3 月より転載)