コンゴ，ヌアバレ＝ンドキ国立公園に生息するゴリラ (*Gorilla gorilla gorilla*) の密度推定と集団編成の特徴

西 原 智 昭*

Population density and group organization of gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Nouabalé-Ndoki National Park, Congo

Tomoaki Nishihara**

The population density of western lowland gorillas in the Nouabalé-Ndoki National Park, northern Congo, was estimated both by the "bed-census" method and the "counting" method based on bed-count and direct observation. The density was calculated as 1.92 – 2.56 animals/km^2 and 2.29 – 2.61 animals/km^2 respectively. Because this was the first time to attempt the "bed-census" method in the Ndoki forest, direct comparison of population density was possible between western lowland gorilla populations at all study sites. It was concluded that the density of the Ndoki gorillas was highest. High population density of the Ndoki gorillas was considered to be possible because they have access to a wide repertoire of foods such as highly nutritious terrestrial herbaceous vegetation (THV) and various kinds of fruits and seeds, corresponding to the seasonal fluctuation of food availability. Although the feeding habits and habitat were different between western and eastern gorillas, they shared a basically one-male group composition, large group size, and unit groups that largely shared their home ranges with each other.

1. はじめに

ある地域のゴリラの生息密度の情報は，そのゴリラの生態や社会の基本的な枠組みを与える。これまで，マウンテンゴリラ(*Gorilla gorilla beringei*)，ヒガシローランドゴリラ(*Gorilla gorilla graueri*)については，「個体数推定法」("direct count" method)，つまり個体カウントやベッド数カウントに基づいて密度が算出されてきた（Schaller, 1963；Goodall & Groves, 1977；Harcourt *et al.*, 1981；Murkyak, 1981；Yamagiwa, 1983；Yamagiwa *et al.*, 1993)。ニシローランドゴリラ(*Gorilla gorilla gorilla*)については，人づけが困難であることと森林内の視界の悪さから直接個体カウントによる密度推定はおこなわれていない。これまで，ニシローランドゴリラの密度推定には，「ベッド・センサス法」("bed-census" method)（ガボン：Tutin & Fernandez, 1984；中央アフリカ：Carroll, 1986, 1988；Fay, 1989；コンゴ：Fay *et al*, 1989；Fay & Agnagna, 1992)，「ライン・トランセクト法」("line transect" method)（コンゴ・ンドキ：三谷, 1990a；Mitani, 1992；Mitani *et al.*, 1993)，直接観察とベッド・カウントによる「個体数推定法」（コンゴ・ンドキ：Kuroda, 1992, Yamagiwa, 未発表）が用いられてきた。

* 京都大学理学部人類進化論研究室
** Faculty of Science, Kyoto University

ンドキではゴリラの推定密度が他のどの調査域よりも高いことが，これまでの方法によって報告されている（Kuroda, 1992；Yamagiwa, 未発表; Mitani *et al.*, 1993)。しかしながら，これまでンドキではベッド・センサス法が用いられてこなかったので，ニシローランドゴリラの他地域での推定値と直接比較することは不可能であった。そこで今回は，ンドキのゴリラを対象にベッド・センサス法による密度推定をおこなった。同時に，Kuroda (1992) と Yamagiwa（未発表）による個体数推定法に基づいた生息密度も求めた。本研究の目的の一つは，ンドキのゴリラの密度推定値を，ンドキ以外の他地域のニシローランドゴリラのそれと直接比較することで，これまでどの地域よりも生息密度が高いと指摘されてきたンドキのゴリラの密度を再検討することである。

本研究ではまた，ンドキのゴリラの単位集団の構成，集団サイズ，隣接集団間の利用域の重複について述べ，マウンテンゴリラやヒガシローランドゴリラのそれと比較し，ゴリラ属における集団編成の特徴について考察した。

2. 調査地と調査方法

調査地と調査期間

調査地は，コンゴ北東部ヌアバレ＝ンドキ国立公園内に設置された（Nishihara, 準備中)。調査期間は1991年12月から1992年11月までの12ケ月，計287日間であった。調査地は，半落葉性の熱帯林であり，植生は，スワンプ林，*Gilbertiodendron* 林，混成林の3タイプに大別される。1年は雨季（3月から11月まで）と乾季（12月から2月まで）に，また果実生産量に応じて多果実季（4月から9月まで；以下，単に果実季という）と少果実季（10月から3月まで）とに分けられる(Nishihara & Suzuki, 準備中)。調査地には，ゴリラのほかチンパンジー（*Pan troglodytes troglodytes*）やその他9種の昼行性霊長類が同所的に生息している（三谷，1990a；Mitani, 1990b)。観察路は主にネットワーク状にあるゾウ道のうち，あまり近接しすぎていないものを利用し，できる限り地理的偏りが生じないようにした。また互いにほぼ平行する隣接観察路同士の間隔が500mくらいになるように人工的な観察路も設定した（図1）。

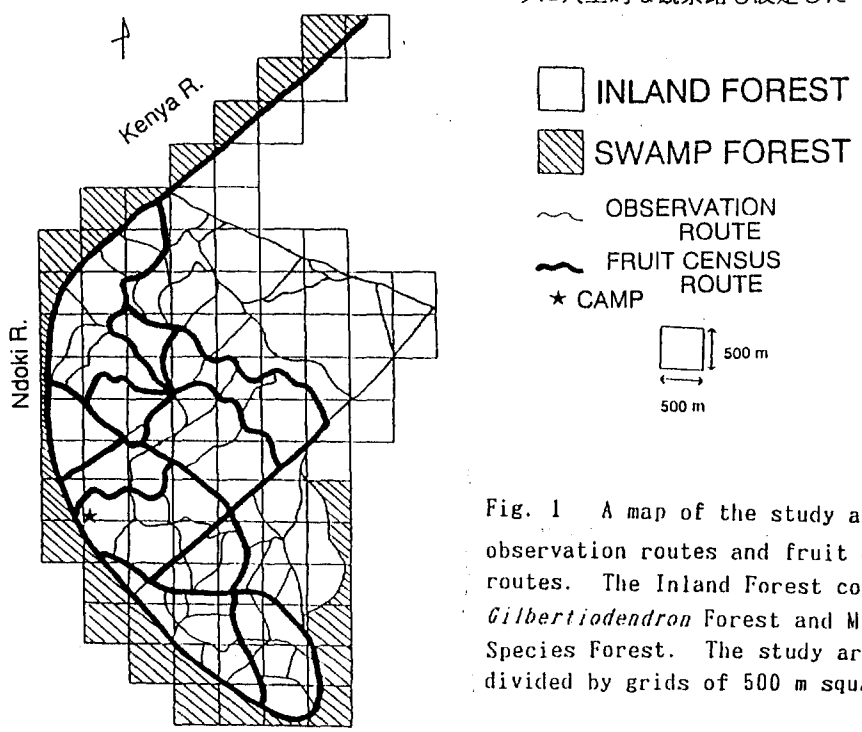

Fig. 1 A map of the study area showing observation routes and fruit census routes. The Inland Forest combines *Gilbertiodendron* Forest and Mixed Species Forest. The study area is divided by grids of 500 m square.

直接観察とベッド

ゴリラを直接観察した場合，直接観察した個体と，音声，ドラミング，採食音，遊動音，糞などから存在が明らかに確認された個体の総数，およびそれらの性年齢クラスを記録した。ただし本研究では，完全に個体数をカウントできたと判断した場合のみを分析の対象とした。

ゴリラのベッドは，チンパンジーのものと区別するために，ゴリラが寝たと判断されるくぼみが認められる地上ベッド，糞の残っている倒木上のベッド，空間配置と古さからいって地上ベッドと同一集団のものと判断された樹上ベッド，ゴリラの糞が真下の地上で発見された樹上ベッドの4タイプを，分析の対象とした（*cf.* Tutin & Fernandez, 1984）。地上ベッドは3タイプに分けられる。1）生育中の葉や草本類を利用したベッド（植物ベッド：Plant bed）；2）ゴリラが土の上に直接寝たベッド（土ベッド：Bare ground bed）；3）ゴリラが地上に落下している枯れ葉の上に直接寝たベッド（枯れ葉ベッド：Dead leaf bed）。ベッドは，糞の崩壊状態，構成植物の古さ，およびベッドに隣接する食痕の古さから，使用後3日以内と推定されるものだけを記録した。ただし，この使用後日数が正確に3日でない可能性も考慮して，分析の対象としたベッドの古さは使用後3日以内ないし4日以内であるとした。使用後3～4日以内のものに限定したのは，早い場合で3～4日で糞が崩壊することがあり，その場合土ベッドや枯れ葉ベッドがベッドとして判別し難くなるからである。

ゴリラの1つのベッドサイトは，上記の条件を満たす単一のベッドまたは，各ベッドの古さが同じであり，かつ隣接ベッド間の距離が10 m以内あるいは隣接ベッドがトレール（手足跡や糞などからゴリラの通り道と判断できるけもの道）でつながっている2個以上のベッドの集合とした。ゴリラのベッドサイトは，主にトラッキングによって追跡したが，偶然に観察路上付近で発見したものも記録した。各ベッドサイトでは，ベッドサイトの地理上の位置，植生，古さ，ベッドサイト内のベッド数，各ベッドの空間的配置（樹上ベッドの場合地上からの高さ），各ベッドの構成植物を記録した。また，糞の長径はその糞主のおよその性年齢区分を表わすとされている（Schaller, 1963, Tutin *et al.*, 1992）ので，本研究においてもベッドサイト集団のおよその構成を知るために，発見された糞の長径をベッドごとに計測した。

ベッド・センサス法

Tutin & Fernandez（1984）の提示したベッド・センサス法を修正した公式にしたがって，生息密度を推定した（Carroll, 1988）：

$$\text{生息密度（頭数／km}^2\text{）} = \frac{\text{ベッドセンサスで発見されたベッド数}}{\text{ベッドセンサス面積}} \times \frac{1}{\text{ベッドの寿命}}$$

ここでいう頭数とは，単独でベッドを作る個体の数で，したがってアカンボウの数は除かれることになる。ベッド・センサス面積は，センサスルート距離とルート沿いのセンサス幅との積で表す。調査期間中，毎月おこなった果実センサスのルートをベッド・センサスルートとした（Nishihara & Suzuki, 準備中）（図1）。毎月1回，合計12回の果実センサス中にルート沿いの幅20 m内に発見されたベッドサイトのベッド数を，センサスにかかったベッド数とする。センサスルート沿いのベッドはすべて発見されることを前提とし，観察者による発見率のバイアスは無視した。ベッドの寿命とは，ベッドが作られてから最終的にベッドとして判別できなくなるまでの日数のことであるが，本研究ではベッドの寿命日数は測定しなかった。しかし本研究ではセンサス対象を作成後3日または4日以内の新しいベッドに限定したので，作成から5日以上経過したベッドはセンサスにかからなかったことになり，ベッドの寿命日数は3日または4日に置き換えた。

個体数推定法

本研究では，個体数推定法によって生息個体数の推定と生息密度の算出も試みた。主としてベッ

ドカウントを用い，直接観察の資料は補足的に利用した。この推定法を用いるときに限り，ベッドは糞が発見されたものに限定した。1つのベッドサイトは1つの単位集団に相当すると仮定し，2つのベッドサイトにおいて，各ベッドサイトのベッド数と，ベッドで発見された糞の長径から推測される性年齢構成とがほぼ一致していれば，両者は同一の単位集団のものであるとした。集団数は最小になるように各集団を決めた。これらの条件をもとに以下の数値を求めた。①，ベッド集団ごとのベッド数の総和（単独でベッドを作らないアカンボウの数は含まれない（Schaller, 1963））。②，①にアカンボウ補正をおこなった全集団総個体数。③，直接観察によって確認された集団のうち，構成員数と集団構成がどのベッド集団とも一致しない集団の個体数。④，直接観察で明らかに異なる個体と判断されたソリタリー数。以上の②～④を総和して調査域内の全生息個体数を求め，それを調査域面積で割って生息密度を算出した。調査域の面積は，地図上で分割した500m四方のグリッドから求めた（図1）。

本研究では，Yamagiwa *et al.* (1993)にならい，3ケ月ごとに個体数推定法を適用した。つまり，調査期間を3ケ月ごとに4期に分け（第Ⅰ期：12月～2月，第Ⅱ期：3月～5月，第Ⅲ期：6月～8月，第Ⅳ期：9月～11月），各期について密度推定をおこなった。乾季に相当する第Ⅰ期は糞の保存状態がよく比較的糞の長径の計測が可能で，構成と構成員数から各集団を決定できたが，糞虫の活動が活発で糞の保存状態がよくなかった第Ⅱ～Ⅳ期は糞の計測が困難であったため，ベッドサイト集団の構成員数をもとに各集団を決定した。また各期における平均集団サイズを，ソリタリーを含む場合と含まない場合に分けて算出した。

3. 結果

調査期間中，スワンプ沿いの観察路からスワンプ林を利用しているゴリラが頻繁に観察された（Nishihara, 準備中）。ゴリラが実際にどの程度の広さのスワンプ林を利用しているかは定かではないが，少なくとも陸地林に隣接するスワンプ林はすべて利用しているものと仮定して，それらの部分を含む全グリッドの範囲を調査域面積とした。

Table 1 Gorilla group composition: fully counted groups only.

Group		A	B	C	D	E
Date observed		Dec.12,'91	Feb.10,'92	Apr.17,'92	Aug.15,'92	Oct.28,'92
No. animals		6	9	9	5	10
Composition	SB	1	1	1	1	1
	ad	1	3(2)	4(4)	2(2)	3(3)
	y	0	1	0	0	2
	j	2	2	2	0	2
	i	0	2	2	2	0
	?	2	0	0	0	2

SB: silverback; ad: adult (( ): females; age / sex class of others unknown) ; y: young; j: juvenile; i: infant; ?: animals whose age / sex classes were unknown.

4

その値は23.75km^2（95グリッド×0.25km^2）で，そのうち8.00km^2（32グリッド×0.25km^2）がスワンプ林を含むグリッドであった（図1）。

直接観察

調査期間中，ゴリラの直接観察は93回あったが，完全にカウントができたケースは31回（33.3%）だけであった。31回のうち，ソリタリーのゴリラが直接観察された回数が最も多く26回で，集団の場合は5回であった（表1；図2a）。ソリタリーはすべてオスであった。完全なカウントによる直接観察の事例では，単位集団は1頭のシルバーバックと複数のオトナ（主としてメス），そして複数のコドモ，アカンボウによって構成されていた。

ベッドのタイプ分け

調査域内において，ゴリラのベッドサイトは75ケ所，計694個のベッドが記録された。ベッドサイトの植生は主に混成林で（84.0%）（表2a），ベッドは地上に作られる場合（地上ベッド）が多い（84.3%）（表2b）。地上ベッドでは，生育中の葉や草本類を利用した場合（植物ベッド）が32.0%あったが，最も多かったのは，植物を利用せずに土の上（土ベッド）または地上の枯れ葉の上（枯れ葉ベッド）をそのままベッドとして利用する場合であった（51.9%）。倒木の上をそのままベッドとして利用する場合（倒木ベッド）は稀にしかなかった。乾季と雨季で比較すると，土または枯れ葉ベッドは乾季に多く，植物ベッドや樹上に作られるベッド（樹上ベッド）は雨季に多かった（x^2検定：d.f.＝3，χ^2cal＝177.841，P＜0.01）。ベッドの構成植物種は，全部で34種確認されたが，（Commelinaceae や Marantaceae など比較的柔らかい草本類が主に利用され（74.7%），もっとも利用頻度が高かったのは *Palisota* spp.で（36.3%），ついで *Haumania danckelmaniana*（24.1%）であった（表2c）。樹上ベッドの高さは20mが最高であったが，5～10mのものは33.0%，5m以下のものは51.6%を占めた（表2d）。樹上ベッドの平均の高さは7.4mであった。

ベッド・センサス法による密度推定

12回のベッドセンサスで，51個のベッドが記録された（図2b）。センサス距離は計332.34kmで，

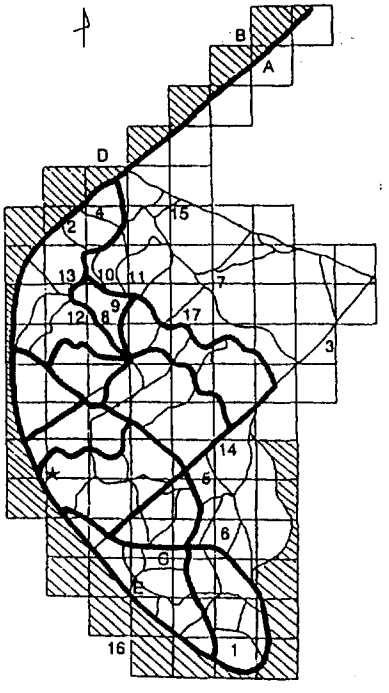

Fig. 2a　Distribution of direct observation sites of groups only (A～E; see Table 1) and bed sites only during the I period (1～17; see Table 3).

6

Table 2 Gorilla bed categorization

(a) Vegetatin of bed site

	Total	S	G	M	?
No. bed site	75	1	8	63	3
%		1.3	10.7	84.0	4.0

S: Swamp forest; G: *Gilbertiodendron* forest;
M: Mixed species forest; ?: no record.

(b) Spatial position and material composition of gorilla beds.

		On the ground				In trees
	Total	Bare ground bed	Dead leaf bed	Bed on fallen trees	Plant bed	
No. beds	694	319	41	3	222	109
%		46.0	5.9	0.4	32.0	15.7
Dry season	245	138	37	1	52	17
%		56.3	15.1	0.4	21.2	6.9
Rainy season	449	181	4	2	170	92
%		40.3	0.9	0.4	37.9	20.5

Bare ground bed: gorillas slept on the bare ground.
Dead leaf bed: gorillas slept on the dead leaves on the ground.
Bed on fallen trees: beds constructed on fallen trees.
Plant bed: beds constructed with plant materials, such as herbaceous plants.
When the number of beds was compared between dry and rainy seasons with χ^2 analysis, 'bed on fallen trees' were included in 'dead leaf bed'.

(c) Major plant material composition of plant beds.

Species	Family	n	%
Palisota spp.	Commelinaceae	86	36.3
Haumania danckelmaniana	Marantaceae	57	24.1
Manniophyton fulvum	Euphorbiaceae	15	6.3
Ataenidia conferta	Marantaceae	12	5.1
Sarcophrynium prionogonium	Marantaceae	9	3.8
Dalhousiea africana	Fabaceae	8	3.4
others		50	21.1
計		237	

n = number of beds where a plant species was used.

(d) Height of beds in trees.

Height (H)	No. beds	%
H≦5m	47	51.6
5m＜H≦10m	30	33.0
10m＜H≦15m	7	7.7
15m＜H≦20m	7	7.7
Total	91	

Range: 2 - 20 m
Maximum: 20 m
Median: 5 m
Average: 7.4 m

センサス面積は6.65km^2（332.34km×0.02km）であった。ベッドの寿命は3日または4日であったから，これらの数値を公式にあてはめると，生息密度は，1.92～2.56頭／km^{2}と算出された。

植生ごとにみると，*Gilbertiodendron* 林，混成林でそれぞれ，センサス距離は131.69km（39.6%），200.65km（60.4%），記録されたベッド数は3個，48個であった。したがって，単位距離当たりのベッドの発見率は，*Gilbertiodendron* 林で0.02個／km，混成林で0.23個／kmであるから，混成林の方が *Gilbertiodendron* 林よりも10倍以上ベッドを発見しやすいといえる。

個体数推定法による密度推定

第Ⅰ期の間に発見されたベッドサイトの数は17で，糞の長径からみた各ベッドサイト集団の構成員数（ベッド作成個体数に相当する）と構成は表3のようになる（図2a）。この表から調査域内のベッドサイト集団数が最小になるように各集団を定めた。No. 14とNo. 15は構成員数（18）と構成がほぼ一致しているので，同一集団とみなした。

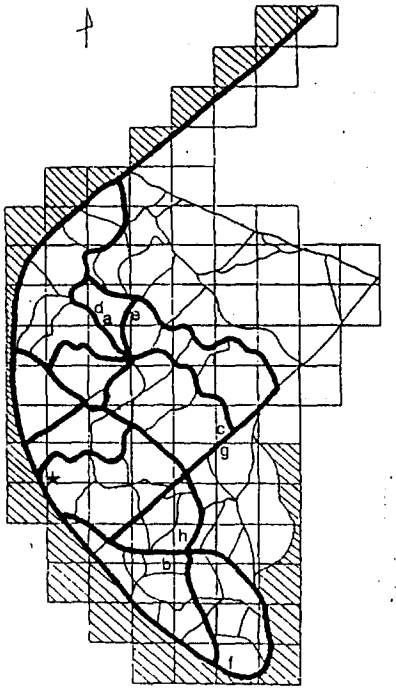

Fig. 2b Distribution of bed sites found with the 'bed census method' (a～h).
a: 11 beds; b: 8 beds; c: 7 beds; d: 10 beds; e: 8 beds; f: 1 bed; g: 5 beds; h: 1 bed.

Table 3 Unit group composition in bed sites.

No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	'91			'92													
	Dec 8	Dec 12	Dec 18	Jan 5	Jan 6	Jan 7	Jan 12	Jan 20	Jan 24	Jan 25	Jan 25	Jan 25	Jan 26	Jan 27	Feb 2	Feb 14	Feb 18
①	-	-	5	3	-	3	3	-	6	1	-	-	-	1	1	-	3
②	-	-	15	16	2	-	-	-	10	-	23	1	-	10	13	-	2
③	-	-	1	3	1	3	-	-	3	-	6	-	-	1	3	-	-
④	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
?	3	7	6	0	9	2	4	11	6	2	1	1	6	5	1	5	0
N	3	7	27	22	12	8	7	11	25	3	30	2	6	17	18	5	5

Data limited to 'the I period' (Dec. '91 - Feb. '92), when measurement of feces diameter was possible. The date is the day when beds were estimated to be made.
d: diameter of feces; ①d≧6.5cm; ②4.5≦d≦6.4cm; ③2.0≦d≦4.4cm; ④d<2.0cm;
?: d = unknown; -: no data; N: total number of beds including feces.

8

Table 4 Fluctuation in the number of gorillas in the study area.

Period	I Dec.-Feb. (a)	I Dec.-Feb. (b)	II Mar.-May	III Jun.-Aug.	IV Sep.-Nov.
No. bed sites	17	17	8	7	2
No. groups estimated	8	7	3	3	2
No. beds of each group	30	30	13	21	8
	27	18	8	11	6
	18	12	2	7	
	12	8			
	8	6			
	6	3			
	3	2			
	2				
total	106	79	23	39	14
No. total animals including estimated number of infants*	117	87	25	43	15
No. animals of groups directly observed	9	9	9	5	10
	6	6			
total	15	15	9	5	10
No. solitary animals	3	3	1	3	2
Total	135	105	35	51	27
Density (animals/km^2)	5.68	4.42	1.47	2.15	1.14
Average group size					
(including solitaries)	6.1	4.8	3.5	4.6	5.4
(excluding solitaries)	6.9	5.4	3.8	6.0	8.3

There were two possibilities, (a) or (b), for counting beds for " the I period" .

*: (total number of beds) x 1.1

9

No. 14, 15より構成員数の多いNo. 3, 4, 9, 11はいずれも，構成員数，構成ともに一定していないので，ここでは2つの可能性を提示した：(a)構成の類似からNo. 3, 4, 9を同一集団（27頭）とし，No. 11は別集団（30頭）とみなす；(b) No. 9とNo. 11は特定の *Ficus recurvata* の周辺に2日続けてベッドサイトを設けたので同一の集団とみなし，No. 3, 4, 9, 11はいずれも同一集団（30頭）とする。これら以外の集団は，糞計測が不十分なため，構成員数の近似性から，構成員数12（No. 5, 8），8（No. 2, 6, 7），6（No. 13, 16, 17），3（No. 1, 10），2（No. 12）の5集団に分類した。したがって，(a)のケースでベッドサイト集団から推測される最小集団数は8で，総生息個体数は106となり，(b)のケースで集団数は7，総個体数は79となった。ソリタリーを除く全生息個体数のうちアカンボウの占める割合は，ンドキでは15.7％（Mitani *et al.*, 1993）と算出されるが，カフジ（Kahuzi，ザイール）の8.4％（Yamagiwa, *et al.*, 1993），ロペ（Lopé，ガボン）の10.8％（Tutin *et al.*, 1992）を考慮に入れ15.7％の値は控えめに見積もって，全集団構成員数の1割とみなした。(a), (b)それぞれのケースの生息個体数にアカンボウ補正をおこなうと，86.9（79×1.1）～116.6（106×1.1）となり，ベッドサイト集団から推測されるアカンボウを含んだ生息個体数は約87～117頭となった（表4）。同期間中に完全に個体数がカウントされた直接観察の事例は2例あり，A集団が9頭，B集団が6頭で，計15頭であった。これら両集団は，構成員数と構成からみて，いずれもベッドサイトで確認された集団とは一致しなかった。直接観察されたソリタリーは3頭で，それぞれが他のソリタリーと明らかに異なる個体であることが識別された。結果的に，ソリタリーも含む最小生息個体数は，105～135頭と算出され，調査域内の生息密度は4.42～5.68頭／km^2となった。また，平均集団サイズはソリタリーを含む場合で4.8～6.1，ソリタリーを含まない場合で5.4～6.9と算出された。

第Ⅱ期，第Ⅲ期，第Ⅳ期に発見されたベッドサイト数は，それぞれ8, 7, 2であった。各期について，第Ⅰ期の場合と同様の方法で生息個体数を推定した（表4）。4期間を比較すると，調査域内の生息個体数は，乾季に最も多く，その後一度減少したが果実季の最盛期である第Ⅲ期に増加し，その後再度減少した。各期で求められた生息密度値の平均値をとると，2.29～2.61頭／km^2となった。

4. 考察

(1) 生息密度推定法

生息個体数を把握するにあたっては，その正確さを期すために直接観察で個体識別してカウントされることが望ましく，直接観察集団のベッドサイトでベッド数のカウントもなされれば，より正確さは増す。各集団の利用域の大きさも明らかにされているのなら，密度推定は非常に正確になる。しかし，熱帯低地林では一般に視界が悪く，地上生活を主とするゴリラを直接観察で正確にカウントすることは不可能な場合が多い。また，人づけが十分に確立されていない状況では，直接観察や個体識別は一層困難なものとなる。したがって，本研究では調査域におけるゴリラの生息個体数を把握するために，ベッド数のカウントによる方法を主として利用し，直接観察によるデータは補足的に扱わざるを得なかった。

今回の調査結果で明らかなように，調査域内の生息個体数には時期による変動がみられた。第Ⅰ期に生息個体数が最も多かった理由として，この時期頻繁に採食されていた *Celtis mildbraedii* の樹木の近くに大集団のベッドサイトが発見されたことと，*Ficus recurvata* の大果実パッチの回りに2日続けて大集団のベッドサイトが発見されたことが挙げられる。特に，この時期ゴリラの利用する *Celtis* の新葉が豊かにあったことが生息個体数の集中と関連しているのかもしれない（Nishihara, 準備中）。第Ⅱ～Ⅳ期はほぼ果実季に対応しているがとくに第Ⅲ期に生息個体数が集中したのは，その時期は果実生産量の最盛期で，調査域内でゴリラの果実採食が頻繁におこなわれていたことと関係しているのであろう（Nishihara, 準備中）。こう

10

Table 5 Population density, average group size, and maximum group size of gorillas.

Habitat	Location	Density (animals/km2)	Group Size m1	m2	max	Reference	Method
Tropical	Congo						
	(Ndoki)	2.29-2.61	4.8 -6.1	5.4 -6.9	30+	This study	C
		1.92-2.56					B
	(Ndoki)	1.87-2.07	4.7	7.3	12	Yamagiwa (unpubl.)	C
	(Ndoki)	3.88-5.52				Mitani *et al.* (1993)	L
	(Djeke)	0.90-1.60			30	Kuroda (1992)	C
	(Ndoki)	0.2				Fay & Agnagna (1992)	B
	(Mboukou)	1.2				Fay & Agnagna (1992)	B
	(Motaba)	0.1				Fay & Agnagna (1992)	B
	(Mbomo)	0.4				Fay & Agnagna (1992)	B
	(northern part)	0.4	3.8	5.0		Fay & Agnagna (1992)	B
	Central Africa Republic						
	(Dzanga-Sangha)	1.6	4.1	5.2	13+	Fay (1989)	B
	(Dzanga-Sangha)	0.89-1.45		5.1*	52+	Carroll (1988)	B
	(Dzanga-Sangha)	-		8.0*	18+	Remis (1993)	-
	Gabon						
	(Lope)	1.0			16	Tutin *et al.* (1992)	?
	(nation total)	0.008-0.44		4.0*	19	Tutin & Fernandez (1984)	B
	Equatorial Guinea						
	(Rio Muni)	0.58-0.86	6.4-7.1		12+	Jones & Sabater Pi (1971)	C?
	Zaire						
	(Itebero-Utu)	0.27-0.32				Yamagiwa *et al.* (1989)	C
Forest	Zaire						
	(Masisi)	0.83	6.3	8.0	11+	Yamagiwa *et al.* (1989)	C
Montane	Uganda						
	(Kayonza '59)	0.57				Schaller (1963)	C
	(Kayonza '79)	0.31-0.43		8.8	11+	Harcourt (1981)	C
Montane	Zaire						
/Bamboo	(Kahuzi '78)	-		14.3	42	Yamagiwa (1983)	-
	(Kahuzi '78-'79)	0.37	11.7	15.6	37+	Murnyak (1981)	C
	(Kahuzi '90)	0.43-0.47	7.6	10.0	24+	Yamagiwa *et al.* (1993)	C
	Rwanda						
	(Virunga '60)	1.15		16-17*	30	Schaller (1963)	C
	(Virunga '73)	0.73				Harcourt & Fossey (1981)	C
	(Virunga '81)	0.68				Harcourt *et al.* (1981)	C
	(Virunga '86)	0.74				Aveling & Aveling (unpubl.)	C

m1: mean group size (including solitaries); m2: mean group size (excluding solitaries); *: whether solitary animals were included is unknown; max: maximum group size; +: excluding the number of infants because group size was counted only by bed sites; B: "bed-census" method; L: "line-transect" method; C: "direct counting" method; ?: unknown; -: density estimate has not been done.

11

した生息個体数の変動は，少なくともいくつかの集団が調査域を越えて季節的に移動していることを示すと考えられる。この季節変動の規模は大きく，その要因は現在は不明であるが，今後調査域以外の地域の植生と利用状況を調査することによって明らかにできると考えられる。

本研究における「個体数推定法」は，調査期間中の最小生息個体数にもとづいた密度推定値を示した。この方法によって，調査域内に一年を平均して2.29～2.61頭／km^2 という密度のゴリラが収容可能であることが示された。この推定密度を，同じ個体数推定法で算出されたアフリカ東部のゴリラの密度と比較すると，ンドキの密度がいかに高いかが浮き彫りにされる（表５）。

個体密度推定法には，観察者が一定の距離のライン上を歩き，その間に見えた動物の数を数えるというライン・トランセクト法がある。Mitani *et al.*（1993）は，対象動物の発見率の頻度分布を指数関数で近似した方法（伊藤・村井，1977）と種ごとの有効発見距離を求めて生息密度を算出する方法（Whitesides *et al.*，1988）によって，ンドキのゴリラ生息密度を，それぞれ5.53頭／km^2，3.88頭／km^2 と推定した。しかし，ンドキではゴリラの個体識別や人づけがあまり進んでいないので，同一個体の重複カウントがないこと，対象動物の観察者に対する反応が発見距離に影響を与えないことなど，ライン・トランセクト法に必須の条件（Seber，1982：Whitesides *et al.*，1988中に引用）はクリアされていない。したがって，この密度値は十分に精密とはいえず，またこの方法では他地域のニシローランドゴリラの密度と現段階では直接比較できない。

ンドキ以外のニシローランドゴリラの調査地での密度推定には，ベッド・センサス法が用いられ，個体数推定法もライン・トランセクト法もこれまで試みられていないために，ンドキと他地域との間で推定密度を直接比較することはできなかった（ガボン：Tutin & Fernandez，1984；中央アフリカ・ザンガ＝サンガ（Dzanga-Sangha）：Carroll，1988；Fay，1989；コンゴ北部：Fay *et al.*，1989；Fay & Agnagna，1992）。個体数推定法は，調査域内の生息個体の絶対数や集団ごとあるいは地域全体の性年齢構成などを明らかにし，地域個体群の時間的動態を知るのに有効である。それに対して，ベッド・センサス法は，観察状況の違いに依存することなく簡便に実行できる手法であり，生息密度の地域間比較をするのに適している。また同所的に生息するゴリラとチンパンジーとの間での生息密度の比較も容易である。本研究では，Tutin & Fernandez（1984）の方法を簡便化したCarroll（1988）の方法に従って，1.92～2.56頭／km^2 という密度推定値が得られた。これは，他のどの地域よりも，ンドキのゴリラが高密度で生息していることを示している。

ンドキのゴリラは，Remis（1993）がザンガ＝サンガのゴリラのベッドに関して報告しているのと同様に，土や地上の枯れ葉の上に直接横になってそこをナイト・ベッドにすることがあった（土ベッド，枯れ葉ベッド）。これらのベッドは，古くなって糞が崩壊してしまったり，糞のないデイ・ベッドの場合，発見率が低くなると考えられる。実際，このような種類のベッドの数は多かった（56.3％：本研究；46.8％：Remis，1993による）。このことは，ベッド・センサス法によって今回示された密度推定値が過小評価されている可能性を示しているが，本研究では作成から３～４日後の新しいベッドのみをセンサスの対象としたために，過小評価の程度は最小に押さえられている。これに対し，Fay & Agnagna（1992）によると，本研究の調査地を含むンドキ地域で同一の方法によって推定された生息密度値は，本研究の結果に比べてかなり低い（表５）。彼らのセンサスでは古いベッドもすべてカウントされており，これらの寿命は，Tutin & Fernandez（1984）に準じて，52.6日としている。さらに，土ベッドや枯れ葉ベッドは使用日より４日目以降になると，ベッドとして判別できなくなる（本研究；Remis，1993）ので，仮にンドキ全体で土ベッドの割合がほぼ同じであるとすれば，Fay & Agnagna（1992）の推定値を２倍した値，すなわち0.4頭／km^2 が，本研究とほぼ直接比較できる値となる。この数値が本研究のものと比べてきわめて低いのは，センサスルー

12

トの中で，ベッドの発見率が低い*Gilbertiodendron*林の占める割合が本研究よりも高かったことが一因であると考えられる（39.6%：本研究；45.0%：Fay & Agnagna, 1992)。また，ガボンでは土ベッドや枯れ葉ベッドはほとんどないので(Williamson, 1988)，生息密度値が過小評価されている可能性は低い。したがって，ンドキと直接比較が可能である。

ンドキのゴリラの生息分布には偏りがあり，調査域は分布の集中する地域にあたるために，その結果生息密度が高くなっていることが指摘されているが（Mitani *et al.*, 1993)，現時点では確かなことはいえない。本研究で推定された生息密度（1.92～2.56頭／km^2）と，調査域を含む広域の調査にもとづいて算出された生息密度（Fay & Agangna, 1992）との差異は，調査域とそれ以外の地域との間でゴリラの生息分布に偏りがあることを示唆しているが，これは単に季節によるゴリラの生息域の変動を反映しているにすぎないのかもしれない。本研究でも調査域内での生息個体数に季節的に変動がみられた。生息分布についての明確な結論を出すには，今後も継続的な広域調査が必要であろう。

(2) ンドキのゴリラの高密度を支える要因

Oates (1978) は，水草に含まれるミネラルのうちとくにナトリウムの重要性に注目し，このことが水草を利用する動物の生息個体数の維持や高密度生息を可能にしていることを推定したが，生存可能性を高めているのはミネラルだけではなく，十分なタンパクやカロリー供給も不可欠である。ンドキにはナトリウムなどのミネラルやタンパクが豊富に含まれる水草（*Hydrocharis* sp.）やタンパク含有量の高い *Haumania danckelmaniana* の新芽が豊富に存在し，それがゴリラにとって恒常的に採食可能な食物供給源となっている。また，果実季になれば果実が大量に実り，ゴリラは同所的に生息する果実食者チンパンジーと顕著に競合することなく，多くの果実が採食可能であり，十分なカロリーを摂取していると考えられる(Nishihara, 準備中；Suzuki *et al.*, 1993)。さらに，ンドキのゴリラは幾種かの種子のかみくだきという独得の行動を発達させ，その胚乳部分を摂取することによってタンパクや脂肪をとっている（Kuroda, 1992；Nishihara, 準備中)。ンドキのゴリラは，その生息環境の季節変化に応じながら採食し，またスワンプを日常的に利用することによって，栄養価の高い地上性草本類や多種多様な果実や種子を食物レパートリーとした（Nishihara, 準備中)。ンドキの豊かな森林環境をより一層効率的に利用しているゴリラの採食行動が，ンドキのゴリラの高密度生息を可能にしていると考えられる。

(3) ニシローランドゴリラの集団編成の特徴

ゴリラは，生息環境の違いに応じて地域あるいは亜種ごとに食性が異なる。果樹の少ない山岳地帯に住むマウンテンゴリラは繊維食者であり(Kawai & Mizuhara, 1959；Schaller, 1963；Casimir, 1975a；Goodall, 1977；Fossey & Harcourt, 1977；Watts, 1984)，低地の果樹の多い地域ではローランドゴリラは果実への依存度が高くなる(Tutin & Fernandez, 1985；Rogers *et al.*, 1988；Williamson, 1988；Williamson *et al.*, 1990；Nishihara, 1992；Nishihara, 準備中)。しかし，低地熱帯林であっても，人為的影響が大きく森林が島状にしか残っていない地域や，草本類などの二次林植生が優勢なところでは，果実よりも繊維性植物への依存度が高い（ヒガシローランドゴリラ：Yamagiwa *et al.*, 1989；Yumoto *et al.*, 1989；ニシローランドゴリラ：Jones & Sabater Pi, 1971；Sabater Pi, 1977)。Tutin *et al.* (1992) は，このような食性や生息環境に違いがありながらも，単位集団構成や集団サイズ（中央値），隣接集団間の遊動域の重複などの点で，マウンテンゴリラとニシローランドゴリラとに共通点があることを指摘している。その一方で，サイズの大きな集団が存在しない点や，1日当たりの遊動距離が長いといった点で，両者は異なっているとされてきた（Tutin *et al.*, 1992)。

ゴリラの単位集団が，基本的には単雄複雌集団であり，オスもメスも性成熟に達すると出自集団を離れ，オスはソリタリーとなり，メスは他集団

13

やソリタリーオスのもとへ移籍するといった特徴をもっていることは，これまでのマウンテンゴリラやヒガシローランドゴリラの研究で明らかにされてきた（Schaller, 1963；Harcourt *et al.*, 1976；Harcourt, 1978；Murnyak, 1981；Harcourt *et al.*, 1981；Weber & Vedder, 1983；Yamagiwa, 1983；山極，1988；Yamagiwa *et al.*, 1993）。本研究での直接観察の事例からも明らかなように，ニシローランドゴリラの単位集団も基本的には単雄複雌で構成されていた（Tutin *et al.*, 1992；Mitani *et al.*, 1993）。若いメスの移籍やオスのソリタリー化を示す観察はニシローランドゴリラでもおこなわれている（Tutin *et al.*, 1992）。したがって，ゴリラの単位集団の属性は亜種レベルを越えても共通していることは間違いない。ひとつの集団内に複数のシルバーバックが存在する例は，少数であるが東のゴリラでも西のゴリラでも知られている（Schaller, 1963；Murnyak, 1981；Yamagiwa, 1983；Yamagiwa, 1988；Tutin *et al.*, 1992；Yamagiwa *et al.*, 1993；Mitani *et al.*, 1993）。本研究においても，ベッド集団の性年齢構成が，Tutin *et al.*（1992）の基準通りに糞の長径と対応するとすれば（シルバーバック6.5cm以上，オトナ（ブラックバックまたはオトナメス）4.5－6.4cm，コドモ2.0－4.4cm，アカンボウ2.0cm未満），単位集団内に複数のシルバーバックが含まれる可能性が示される。

これまで，ニシローランドゴリラの集団サイズは他亜種に比べ小さく，それは狩猟圧が大きいことや地上性草本類の少ない原生林に生息していることが要因とされてきた（Groves, 1971；Harcourt *et al.*, 1981；Jones & Sabater Pi, 1971；Fay, 1989）。Tutin *et al.*（1992）は，集団サイズの中央値から，ロペとヴィルンガ（Virunga, ルワンダ）のゴリラ（Harcourt *et al.*, 1981；Murnyak, 1981）の集団サイズの類似性を主張したが，その平均集団サイズはヴィルンガやカフジのゴリラに比べて小さい（表5）。これは，ヴィルンガやカフジのゴリラにみられるようなサイズの大きな集団がロペでは確認されていないためである。アフリカ東部のゴリラでは1つの集団の構成員数が42頭や35頭，30頭などの例があるのに対し（Schaller, 1963；Yamagiwa, 1983），ロペでは最高が15頭で（Tutin *et al.*, 1992），ベリンガ（Belinga, ガボン）でも19頭であった（Tutin & Fernandez, 1984）。ンドキでもサイズの大きな集団はこれまで発見されておらず，これまでンドキで記録された最大集団サイズは12頭で（Mitani *et al.*, 1993），30頭を越えるような大集団は報告されていなかった。しかし本研究は，ンドキに東部のゴリラ並のサイズの大きな集団が存在することを明らかにした。また本研究の調査地のほかに，ンドキの対岸であるジェケ地域でも約30頭のベッドサイトや17頭の集団が発見されており（Kuroda, 1992），さらに中央アフリカのザンガ＝サンガでも52頭という大集団の存在が報告されている（Carroll, 1988）。一方が低地熱帯林に生息し頻繁に果実食をおこない，他方が山岳地帯に生息する特殊化された繊維食者であるといった食性や生息環境の違いがあるにもかかわらず，集団のサイズの大きさに共通点があることは注目すべきである。

単位集団間での利用域の大幅な重複は，すでにヴィルンガのゴリラで知られているが（Fossey & Harcourt, 1977），ガボンのロペでも同じことが指摘されている（Tutin *et al.*, 1992）。ンドキではある期間，30頭や18頭というサイズの大きな集団以外にサイズの小さな複数の集団が同じ地域内で生息し，その地域の生息密度が極めて高くなっていることから，少なくともこの時期には集団同士の利用域がかなり重複していることが推察される。このことは，アフリカ東部のゴリラ，西部のゴリラともに，複数の集団がそれぞれ占有域をもたずに，共存することがあることを示している。

このように本研究では，単位集団構成が基本的に単雄複雌である点，サイズの大きな集団が存在する点，そして隣接集団間で利用域が大幅に重複することがある点において，ンドキのゴリラは，生息環境や食性の違いを越えて東部のゴリラと集団編成上の共通点をもっていることが示された。これは，チンパンジーが乾燥地から熱帯林まで幅広い環境に生息しながらも，離合集散型の複雄複雌群を形成するという亜種レベルを越えた集団編

14

成上の共通性をもつことと類似している。

こうしたンドキのゴリラの集団編成の特徴はすべて，マウンテンゴリラやヒガシローランドゴリラと同様に，直接観察された集団やベッドサイトの集団が単位集団であることを前提にしてきた。しかしながら，Mitani（1992）は，ンドキのゴリラが果実食に大きく依存していることから，ゴリラがチンパンジーのように離合集散をしているという仮説を提示し，また Remis（1993）は，単位集団が分かれて 1 km 以上離れて 2 ケ所でベッドサイトを作ったという事例を報告している。これらの指摘は，本研究においてベッドサイトで確認されたサイズの小さな集団は，サイズの大きな単位集団が一時的に分散した状態である可能性を示唆し，「個体数推定法」で算出された生息個体数が過大評価の可能性をもつことを示す。しかし，離合集散を確証するのに必要な個体識別や正確な追跡は，少なくともンドキでは現段階ではほとんどできていない。ただ，本研究で「個体数推定法」によって算出された平均密度値は，「ベッド・センサス法」で推定された生息密度値に近く，「過大評価」とは即断できないと思われる。今後，各ベッドで収集されたゴリラの体毛の DNA 分析や直接観察によるゴリラの個体識別が進行すれば，ニシローランドゴリラの集団編成の特徴は明らかにされるであろう。

謝　辞

本研究は，コンゴ共和国政府との協力のもと，文部省科学研究費補助金（国際学術研究＃02041046：代表者黒田末寿）によっておこなわれた。また現地で収集された資料の整理・分析には，文部省科学研究費補助金（日本学術振興会特別研究員奨励研究＃2332：代表者西原智昭）を用いた。黒田末寿，鈴木滋両氏からはフィールドおよび研究室において有益な助言と励ましを得た。西田利貞，加納隆至，丸橋珠樹，山極寿一，高崎浩幸，伊谷原一，三谷雅純各氏ほか，京都大学理学部人類進化論研究室，同大学アフリカ地域研究センターの方々からは貴重な意見をいただいた。現地では，R. A. Oko. J. - M. Moutsambote, J. Dinga-Reasii, H. Massampou, M. A. Léonard. S. Blake, M. Linfield, E. O. Vineberg, M. Attwater，岡安直比，岩崎亨・ひとみ，サンガ州ボマサ村およびその周辺の住民の方々，M. Fay, M. Hatchwellをはじめとする野生生物保護協会（Wildlife Conservation Society）のコンゴ国スタッフの方々に，とくにお世話になった。あわせてお礼を申し上げる。

参考文献

Carroll, R. W., 1986. Status of the lowland gorilla and other wildlife in the Dzanga-Sangha region of southwestern Central African Republic. *Primate Conservation*, 7: 38－41.

Carroll, R. W., 1988. Relative density, range extension, and conservation potential of the lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Dzanga-Sangha region of southwestern Central African Republic. *Mammalia*, 3: 309－323.

Casimir, M. J., 1975a. Feeding ecology and nutrition of an eastern gorilla group in the Mt. Kahuzi region (République de Zaire). *Folia primatol.*, 24: 81－136.

Fay, J. M., 1989. Partial completion of a census of the western lowland gorilla (*Gorilla g. gorilla* (Savage and Wyman)) in southwestern Central African Republic. *Mammalia*, 2: 203－215.

Fay, J. M., M. Agnagna, J. Moore and R. Oko, 1989. Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Likouala swamp forests of north central Congo: Preliminary data on population and ecology. *Int. J. Primatol.*, 10: 477－486.

Fay, J. M., M. Agnagna, 1992. Census of Gorillas in northern Republic of Congo. *Am. J. Primatol.*, 27: 275－284.

Fossey, D. and A. H. Harcourt, 1977. Feeding ecology of free-ranging mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). In: *Primate Ecology*: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes, T. H. Clutton-Brock (ed.), New York, pp. 415－447.

Goodall, A. G., 1977. Feeding and ranging behaviour of a mountain gorilla group (*Gorilla gorilla beringei*) in the Tshibinda-Kahuzi Region (Zaire). In: *Primate ecology*: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes, T. H. Clutton-Brock (ed.), New York, pp. 449－479.

Goodall, A. G. and C. P. Groves, 1977. The conservation of eastern gorillas. In: *Primate Conservation*, Prince Rainier III of Monaco; G. H. Bourne (ed.), Academic Press, New York, pp. 599－637.

Groves, C. P., 1971. Distribution and place of origin of the gorilla. *Man*, 6: 44－51.

Harcourt, A. H., K. S. Stewart and D. Fossey, 1976. Male

15

emigration and female transfer in wild mountain gorilla. *Nature*, 263: 226－227.

Harcourt, A. H., 1978. Strategies of emigration and transfer by primates, with particular reference to gorillas. *Z. Tierpsychol.*, 48: 401－420.

Harcourt, A. H., D. Fossey and J. Sabater-Pi, 1981. Demography of *Gorilla gorilla. J. Zool., Lond.*, 195: 215－233.

伊藤嘉昭，村井　実，1977．ライントランセクト法による密度推定法．「動物生態学研究法」，pp. 74－85．古今書院，東京。

Jones, C. and J. Sabater Pi, 1971. Comparative ecology of *Gorilla gorilla* (Savage and Wyman) and *Pan troglodytes* (Blumenbach) in Rio Muni, west Africa. *Bibliotheca Primatologica*, 13: 1－96.

Kawai, M. and H. Mizuhara, 1959. An ecological study on the wild mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *Primates*, 2: 1－42.

Kuroda, S., 1992. Ecological interspecies relationships between gorillas and chimpanzees in the Ndoki-Nouabale Reserve, northern Congo. In: *Topics in Primatology Vol. 2, Behavior, Ecology, and Conservation*, N. Itoigawa, Y. Sugiyama, G. P. Sackett, and R. K. R. Thompson (ed.). University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 385－394.

三谷雅純，1990a．「コンゴ国ボマサ地区の霊長類の現状」『霊長類研究』，6：18－29。

Mitani, M., 1990b. A note on the present situation of the primate fauna found from south-eastern Cameroon to northern Congo. *Primates*, 31: 625－634.

Mitani, M., 1992. Preliminary results of the studies on wild western lowland gorillas and other sympatric diurnal primates in the Ndoki forest, northern Congo. In: *Topics in Primatology Vol. 2, Behavior, Ecology, and Conservation*, N. Itoigawa, Y. Sugiyama, G. P. Sackett, and R. K. R. Thompson (ed.). University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 215－224.

Mitani, M., J. Yamagiwa, R. A. Oko, J.-M. Moutsambote, T. Yumoto and T. Maruhashi, 1993. Approaches in density estimates and reconstruction of social groups in a western lowland gorilla population in the Ndoki forest, northern Congo. *Tropics*, 4: 219－229.

Murnyak, D. F., 1981. Censusing the gorillas in Kahuzi-Biega National Park. *Biological Conservation*, 21: 163－176.

Nishihara, T., 1992. A preliminary report on the feeding habits of western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Ndoki forest, northern Congo. In: *Topics in Primatology Vol. 2, Behavior, Ecology, and Conservation*, N. Itoigawa, Y. Sugiyama, G. P. Sackett, and R. K. R. Thompson (ed.), University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 225－240.

Oates, J. F., 1978. Water-plant and soil consumption by Guereza monkeys (*Colobus guereza*): a relationship with minerals and toxins in the diet? *Biotropica*, 10: 241－253.

Remis, M. J., 1993. Nesting behavior of lowland gorillas in the Dzanga-Sanga Reserve, Central African Republic: Implications for population estimates and understandings of group dynamics. *Tropics*, 4: 245－255.

Rogers, M. E., E. A. Williamson, C. E. G. Tutin and M. Fernandez, 1988. Effects of the dry season on gorilla diet in Gabon. *Primate Report*, 22: 25－33.

Sabater Pi, J., 1977. Contribution to the study of alimentation of lowland gorillas in the natural state, in Rio Muni, Republic of Equatorial Guinea (west Africa). *Primates*, 18: 183－204.

Schaller, G. B., 1963. The mountain gorilla: ecology and behavior. The University of Chicago Press.

Suzuki, S., T. Nishihara and S. Kuroda, 1993. Fruit dietary overlap between gorillas (*Gorilla g. gorilla*) and chimpanzees (*Pan t. troglodytes*) in the Ndoki-Nouabale Reserve, Congo. Abstracts, 9th Annual Meeting of the Primatological Society of Japan, Sendai (in Japanese).

Tutin, C. E. G. and M. Fernandez, 1984. Nationwide census of gorilla (*Gorilla g. gorilla*) and chimpanzee (*Pan t. troglodytes*) population in Gabon. *Am. J. Primatol.*, 6: 313－336.

Tutin, C. E. G. and M. Fernandez, 1985. Foods consumed by sympatric populations of *Gorilla g. gorilla* and *Pan t. troplodytes* in Gobon: some preliminary data. *Int. J. Primatol.*, 6: 27－43.

Tutin, C. E. G., M. Fernandez, M. E. Rogers and E. A. Williamson, 1992. A preliminary analysis of the social structure of lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon. In: *Topics in Primatology Vol. 2, Behavior, Ecology, and Conservation*, N. Itoigawa, Y. Sugiyama, G. P. Sackett, and R. K. R. Thompson (ed.), University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 245－266.

Watts, D., 1984. Composition and variability of mountain gorilla diets in the central Virungas. *Am. J. Primatol.*, 7: 323－356.

Weber, A. W. and A. Vedder, 1983. Population dynamics of the Virunga gorillas: 1959－1978. *Biological Conservation*, 26: 341－366.

Whitesides, G. H., J. F. Oates, S. M. Green and R. P. Kluberdanz, 1988. Estimating primate densities from transects in a west African rain forest: a comparison of techniques. *J. Animal Ecology*, 57: 345－367.

Williamson, E. A., C. E. G. Tutin, and M. Fernandez, 1988. Western lowland gorillas feeding in streams and on savanna. *Primate Report*, 19: 29－34.

Williamson, E. A., 1988. Behavioural ecology of western lowland gorillas in Gabon. Thesis submitted for the degree of Ph.D, University of Stirling.

Williamson, E. A., C. E. G. Tutin, M. E. Rogers and M. Fernandez, 1990. Composition of the diet of lowland gorillas at Lopé in Gabon. *Am. J. Primatol.*, 21: 265－277.

Yamagiwa, J., 1983. Diachronic changes in two eastern lowland gorilla groups (*Gorilla gorilla graueri*) in the Mt. Kahuzi Region, Zaire. *Primates*, 24: 174－183.

山極寿一，1988．ゴリラの生活様式に見られる地域差

16

について－ヴィルンガ火山群とカフジ山の比較から－，『アフリカ研究』，33：19－44。

Yamagiwa, J., N. Mwanza, T. Yumoto and T. Maruhashi, 1992. Travel distance and food habits of eastern lowland gorillas: a comparative analysis. In: *Topics in Primatology Vol. 2, Behavior, Ecology, and Conservation*, N. Itoigawa, Y. Sugiyama, G. P. Sackett, and R. K. R. Thompson (ed.), University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 267－281.

Yamagiwa, J., N. Mwanza, A. Spangenberg, T. Maruhashi, T. Yumoto, A. Fischer and B. Steinhauer-Burkart, 1993. A census of the eastern lowland gorillas *Gorilla gorilla graueri* in Kahuzi-Biega National Park with reference to mountain gorillas *G. g. beringei* in the Virunga region, Zaire. *Biological Conservation*, 64: 83－89.

Yumoto, T., T. Maruhashi, J. Yamagiwa and N. Mwanza, 1989. Feeding habit of primates in the tropical forests of eastern Zaire. *Grant-in-Aid for Overseas Scientific Research Report Interspecies Relationships of Primates in the Tropical and Montane Forests*, 1: 41－51.

17