

令和 2 年 6 月 11 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K07531

研究課題名(和文) ワオキツネザルのメスの生涯繁殖成功に関する研究

研究課題名(英文) Lifetime reproductive success of female ring-tailed lemurs (*Lemur catta*)

研究代表者

市野 進一郎 (Ichino, Shinichiro)

京都大学・アフリカ地域研究資料センター・研究員

研究者番号：30402754

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：ワオキツネザルのメスの生涯繁殖成功の決定要因を明らかにするために、マダガスカル南部で野生ワオキツネザルの調査をおこなった。ベレンティ保護区における長期研究で蓄積された30年間の人口学データと行動観察データを分析し、以下のような結果を得た。(1) 個体群動態の変動は大きく、出産率も年によって大きく変動した。(2) メスの繁殖に影響を与える主な要因は群れサイズであった。(3) 高齢メスは身体能力の低下を示唆する行動を示した一方で、社会活動や繁殖活動は低下させていなかった。以上の結果から、ワオキツネザルのメスの生涯繁殖成功は個体の生存期間と出生コホートに影響を受ける可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、野生ワオキツネザルのメスの繁殖に個体群動態や群れサイズなどの社会的要因が影響することを明らかにした。これらの結果は、マダガスカルで多様な進化を遂げたキツネザル類の社会進化のメカニズムを解明するうえで重要な情報である。また、高齢キツネザルの社会行動や繁殖について明らかにし、霊長類の老化を進化の点から考察するのに重要な資料を得た。ワオキツネザルは国際自然保護連合によって絶滅危惧種に指定されており、本研究で得られた繁殖、生活史、個体群動態などに関する情報はキツネザル類の保全にも役立てることができる。

研究成果の概要(英文)：This study aims to reveal factors influencing the lifetime reproductive success of female ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). For this aim, I analyzed long-term (30-year) demographic data and some behavioral data of a wild ring-tailed lemur population at Berenty Reserve, southern Madagascar. Population and social dynamics over 30 years showed large fluctuations of group size and birth rate. The results of GLMM with our long-term demographic data showed that female reproduction is influenced by troop size. Our behavioral data showed that an aged (20-year-old) female is socially and reproductively active despite of lower physical condition. These results suggest that length of lifetime and birth cohort of individuals may influence the lifetime reproductive success of female ring-tailed lemurs.

研究分野：霊長類学

キーワード：繁殖成功 霊長類 老化 生活史 進化 キツネザル マダガスカル 人類学

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

霊長類は種ごとに多様な社会システムをもつ。その多様な社会システムがどのように進化したのか、そのメカニズムを解明することは進化生物学上の目標のひとつとなっている。マダガスカルに生息するキツネザル類(キツネザル上科)にみられる多様な社会システムは、生息地が島であるという地理的要因と分岐年代から、直鼻猿類のそれとは独立に進化してきたものであることが知られている。したがって、キツネザル類と直鼻猿類の社会システムの比較研究は、霊長類全般の社会進化のメカニズムや淘汰圧を解明するのに重要な役割を果たすと期待されている。

従来の霊長類の社会進化に関する研究は、適応度と食物資源の分布様式や捕食者の有無といった生態的要因や、優劣順位や群れサイズといった社会的要因との関係を調べるものであった。しかし、これらの研究の多くは、ある期間の横断的観察に基づいたものである。霊長類は一般に寿命が長く、優劣順位や群れサイズなどの社会的要因はその生涯の中で動的に変化していくことから、短期的な適応度が実際の個体の適応度に必ずしも一致しない可能性がある。

霊長類の社会進化について、進化的に真に意味のある要因を明らかにするためには、長期継続調査で個体の生涯にわたる追跡データを集め、動的な変数と長期的な適応度(生涯繁殖成功)との関係を明らかにする必要がある。

### 2. 研究の目的

本研究では、マダガスカル島に生息するワオキツネザル(*Lemur catta*)のメスの生涯繁殖成功の決定要因を明らかにし、これをもとに霊長類社会の進化生物学上の新たな知見を得ることを目的とした。本研究では、個体の生涯を追跡することで得られた人口学データと、近年進展したモデル解析手法を用いてパラメータ推定をおこない、生涯繁殖成功の決定要因の解明を目指す。

### 3. 研究の方法

#### (1) 研究対象

本研究の調査では、マダガスカル南部のベレンティ保護区内に設定した主調査地域(14.2ha)に生息するワオキツネザルの群れを対象にした。この調査群は、小山直樹名誉教授(京都大学)によって1989年に個体識別にもとづく調査が開始され、現在に至るまで継続調査がおこなわれ、個体の出生、消失、移籍などの人口学データが蓄積されている。30年の間に群れの数は3群から8群の間を変動したが、本研究を実施した2016年から2019年の間の群れの数は7群(C1群、CX群、C2A1群、C2A2群、C2B群、T2群、YF群)であった。

#### (2) 人口学データ

ベレンティ保護区の主調査地域(14.2ha)に行動域を持つ群れの個体確認と出産確認を毎年9月から10月にかけて研究協力者とともにおこない、人口学データを蓄積した。また、ワオキツネザルの個体識別ができる現地アシスタントに個体の確認を依頼し、消失した場合にはその記録をとってもらった。

ワオキツネザルの個体群動態に影響を与える要因を調べるために、アンタナナリヴ大学理学部との国際共同研究として、ベレンティ保護区に生息する森林性脊椎動物相の調査をおこなった。ベレンティ保護区における先行研究の文献調査、現地での聞き取り調査、自動撮影カメラを利用したカメラトラップ調査、ピットフォールトラップ調査などをおこなった。

#### (3) 社会行動データ

アンタナナリヴ大学理学部の学生とともに高齢メスを対象にした行動観察をおこなった。まず、初年度に予備観察をおこない、高齢個体の定義を再検討した(当初は12歳以上を高齢個体として想定していたが、観察の結果、15歳以上とした)。その後、集中的な行動観察(合計4ヶ月半)をおこなった。行動観察は、乾季(2016年9月から11月)と雨季(2017年2月から3月)の両方の季節でおこなった。

調査群の中から高齢メス(調査時に20歳)を含む群れ(C2A2群)を選択し、群れ追跡をおこない、10分間隔のスキャン・サンプリング法で採食品目、空間利用、活動、近接(15m以内)個体の有無を記録した。また、社会行動(グルーミング、社会的遊び、敵対的交渉、群れ間交渉)をアドリブ・サンプリング法で記録し、それらの頻度を成年メス(4-9歳)と比較した。

#### (4) モデル解析

ドイツ霊長類センター(ゲッティンゲン市)に渡航し、国際共同研究を実施した。同センターのKappeler教授の研究グループがマダガスカル西部のキリンディ森林で調査をおこなっているペロシファカ(*Propithecus verreauxi*)とアカビタイキツネザル(*Eulemur rufus*)との比較を念頭に置いて分析項目を検討し、メスの出産、子の生存、メスの消失および追い出しの有無を応答変数にした一般化線形混合モデル(GLMM)解析をおこなった。

### 4. 研究成果

#### (1) 個体群動態

##### 個体群動態

主調査地域の個体数は30年間に、43頭から116頭の間で大きく変動した。最初の17年間は個体数が増加したが、その後、2006年から2011年までの5年間で116頭から43頭へと減少し、本研究の調査期間中は再び増加に転じていた(図1)。主調査地域の群れの数は個体数増加に伴い、2001年までに3群から8群まで増加したが、その後はあまり変化しなかった。この結果、主調査地域の群れサイズは縮小した。個体群の増加期に群れからのメスの追い出しが繰り返してきた結果、7群中6群が単一の血縁家系のメスのみで構成される血縁度の高い集団となった。

#### ベレンティ保護区の脊椎動物相

ベレンティ保護区の森林性脊椎動物相のリストを作成した。調査の結果、キツネザル類の主要な地上性捕食者である食肉類のフォッサ(*Cryptoprocta ferox*)は生息しておらず、猛禽類であるマダガスカルチュウヒダカ(*Polyboroides radiatus*)も生息密度が低いようだった。つまり、ベレンティ保護区ではワオキツネザルにとって脅威となる捕食者がほとんど生息していない状況であるといえる。ベレンティ保護区のワオキツネザルの最長寿命が長いのは、捕食者の欠如が一因であることが示唆された。

#### (2) 社会的環境と繁殖・生存の関係

調査個体群におけるワオキツネザルの出産率は降水量と相関がなかった。一般化線形混合モデル解析の結果、以下のようなことが明らかになった。(a) 出産の有無はメスの年齢や降水量には影響を受けなかった。(b) その一方で、群れサイズに影響を受けた。つまり、小さいサイズの群れのメスは出産しない確率が高かった。(c) 1歳までの子の生存は、降水量に影響を受けなかった。(d) その一方で、群れサイズに影響を受けた。つまり、小さいサイズの群れでは子が1歳まで生き残る確率が低かった。

群れからのメスの消失およびメスの追い出しの有無は、群れのオトナメスの数に影響を受けた。特に、オトナメスの数が6頭よりも多い群れではメスが消失する確率が増加した。群れから追い出されたメスの多くは、最終的に主調査地域周辺から消失し、死亡したと考えられている。

#### (3) 生活史段階と繁殖・生存の関係

##### 最長寿命とメスの繁殖期間

調査期間中に野生ワオキツネザルの最高齢個体の記録(2019年に23歳でまだ生存)を更新した(図2)。また、このメスは野生個体群における最高齢出産記録(2018年に22歳で出産)も更新した。この事例から、ベレンティ保護区のワオキツネザルは体サイズから予想されるよりも寿命が長く、生涯にわたって繁殖することがわかる。大多数のメスが毎年出産することから、ワオキツネザルのメスの生涯繁殖成功はメス個体の生存していた期間にも依存するようだ。

##### 高齢メスの行動特性

採食行動や活動性などの分析によって以下のことが明らかになった。高齢メスは他のメスに比べて、休息时间割合が有意に長く、採食時間割合および社会的遊び時間割合が有意に短かった。また、乾季には他のメスに比べて移動距離が短い傾向があり、地上利用する時間割合が他のメスよりも有意に高かった。これらの結果は、身体的老化によって活動性が低下している可能性を示唆する。

##### 高齢メスの社会行動

社会行動の分析によって以下のことが明らかになった。グルーミング時間割合、グルーミング頻度、グルーミング相手の数、のいずれもメス間で有意差がなかった。それに対して、群れ内の敵対的交渉の生起頻度は高齢メスが他のメスよりも低かった。また、群れの出会いの際の闘争に参加した割合は、高齢メスが有意に低かった。単独でいる(15m以内に他個体がない状態)割合は、高齢メスが他のメスよりも有意に高かった。これらの結果から、身体能力の低下した高齢メスが群れ内、群れ間の闘争を回避している可能性が考えられる。

高齢メスが単独でいる割合は雨季よりも乾季に高かった。これは乾季に群れが行動域内の森林部分からオープンな場所に食物を求めて移動する際に高齢メスが追従しなかったために生じた結果であるようだ。おそらく、他の群れとの闘争や捕食者との遭遇を回避すると同時に、移動距離を短くすることで食物の不足する時期のエネルギー支出を最小化していると考えられる。

##### 高齢メスの優劣順位

調査期間中にメス間で優劣順位の変動があり、高齢メスはワカモノメスよりも劣位になったが、調査期間を通じて自分の娘よりは常に優位であった。母と娘の優劣関係は生涯にわたって継続することが示唆される。その一方で、孫など娘以外の血縁メスよりは劣位になっており、ワオキツネザルにとって母娘関係以外にはあまり重要ではない可能性がある。今後は、母親もしくは娘の有無がメスの社会関係および繁殖成功に与える影響があるか検討する必要がある。

#### (4) 生涯繁殖成功の決定要因

上記の(1)から(3)までの研究結果から、ワオキツネザルのメスの生涯繁殖成功は所属す

る群れのサイズとメス個体の生存期間に影響を受けることが示唆された。大きい群れのメスは繁殖する確率が高い一方で、オトナメスの数が6頭を超える群れでは群れからのメスの追い出しが起きやすく、群れ内のメス間の社会関係が重要であるようだ。

また、ベレンティ保護区では脅威となる捕食者がほとんどいないにもかかわらず、ワオキツネザルの個体群動態は大きく変動した(図1)。個体群密度もしくは生息地の質の変化によって繁殖力が大きく低下する可能性がある。このことは、メスの生涯繁殖成功が出生コホートによって影響を受ける可能性を示唆している。今後も長期調査を継続することによってメスの生涯繁殖成功を出生コホート間で比較することが必要である。

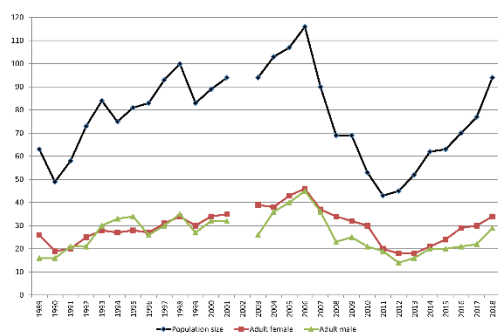


図1. 調査地のワオキツネザルの個体群動態



図2. C2A2群の最高齢メス(調査時20歳)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Kappeler Peter M., Cuozzo Frank P., Fichtel Claudia, Ganzhorn Jorg U., Gursky-Doyen Sharon, Irwin Mitchell T., Ichino Shinichiro, Lawler Richard, Nekaris K. Anne-Isola, Ramanamanjato Jean-Baptiste, Radespiel Ute, Sauther Michelle L., Wright Patricia C., Zimmermann Elke	4. 巻 98
2. 論文標題 Long-term field studies of lemurs, lorises, and tarsiers	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Mammalogy	6. 最初と最後の頁 661-669
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jmammal/gyx013	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Ichino S, Maehata T, Rakotomanana H, Rakotondraparany F.	4. 巻 54
2. 論文標題 Forest vertebrate fauna and local knowledge among the Tandroy people in Berenty Reserve, Southern Madagascar: a preliminary study	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 African Study Monographs Supplemental Issue	6. 最初と最後の頁 115-135
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.14989/230156	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 2件/うち国際学会 4件）

1. 発表者名 市野進一郎、相馬貴代、宮本直美、小山直樹、高畑由起夫
2. 発表標題 マダガスカル南部におけるワオキツネザルの長期継続研究：ベレンティ保護区の30年
3. 学会等名 日本アフリカ学会第56回学術大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 市野進一郎, Ranomenjanahary Perline
2. 発表標題 高齢ワオキツネザルの社会活動性は低下するか？
3. 学会等名 日本霊長類学会第34回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 市野進一郎
2. 発表標題 高齢ワオキツネザルの行動特性
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 市野進一郎
2. 発表標題 ベレンティ保護区における高齢ワオキツネザルの社会行動
3. 学会等名 マダガスカル研究懇談会第23回懇談会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ichino S.
2. 発表標題 Long-term field study and conservation at Berenty Reserve, southern Madagascar (Part 1)
3. 学会等名 The 7th Seminar of Reconstructing the Paradigm of African Area Studies
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 市野進一郎
2. 発表標題 マダガスカルでこんな研究しています
3. 学会等名 世界キツネザルフェスティバル2017 in JMC (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ichino S.
2. 発表標題 Potential of small forest: long-term field study and biodiversity conservation at Berenty Reserve, southern Madagascar
3. 学会等名 International Symposium: Voices for the Future: African Area Studies in a Globalizing World (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ichino S, Ranomenjanahary P.
2. 発表標題 Do aged female lemurs become socially less active? Behavioral aging in ring-tailed lemurs (Lemur catta)
3. 学会等名 Gottinger Freilandtage 2017: Social Complexity: Patterns, Processes and Evolution (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 市野進一郎
2. 発表標題 キツネザル類の社会行動とコミュニケーション
3. 学会等名 第47回ホミニゼーション研究会 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 市野進一郎, 前畑晃也, Rakotomanana H, Rakotondraparany F.
2. 発表標題 マダガスカル南部、ベレンティ保護区の脊椎動物相と地域住民の認識
3. 学会等名 マダガスカル研究懇談会第22回懇談会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shinichiro Ichino, Takayo Soma, Naomi Miyamoto, Hiroki Sato, Naoki Koyama, Yukio Takahata
2. 発表標題 Male Dispersal Pattern in Ring-Tailed Lemurs ( <i>Lemur catta</i> )
3. 学会等名 The 5th International Seminar on Biodiversity and Evolution: New Methodology for Wildlife Science (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 市野進一郎、相馬貴代、宮本直美、佐藤宏樹、小山直樹、高畑由起夫
2. 発表標題 マダガスカル南部ベレンティ保護区のワオキツネザルの個体群動態
3. 学会等名 第26回日本熱帯生態学会年次大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Shinichiro ICHINO, Takayo SOMA, Naomi MIYAMOTO, Kaoru CHATANI, Hiroki SATO, Naoki KOYAMA and Yukio TAKAHATA
2. 発表標題 A 27-year study of ring-tailed lemurs ( <i>Lemur catta</i> ) at Berenty Reserve, Madagascar
3. 学会等名 Workshop 2016: Studies and conservation of African primates (国際学会)
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計9件

1. 著者名 Ichino S. Maehata T.	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Kyoto University Lemur Research Team	5. 総ページ数 58
3. 書名 Biby sy Vorona eto Berenty	



1. 著者名 市野進一郎	4. 発行年 2017年
2. 出版社 エクスナレッジ	5. 総ページ数 223 (124-125)
3. 書名 「シロアシイタチキツネザル」京都大学霊長類研究所(編)『世界で一番美しいサルの図鑑』	

1. 著者名 市野進一郎	4. 発行年 2017年
2. 出版社 エクスナレッジ	5. 総ページ数 223 (128)
3. 書名 「インドリ」京都大学霊長類研究所(編)『世界で一番美しいサルの図鑑』	

1. 著者名 市野進一郎	4. 発行年 2017年
2. 出版社 エクスナレッジ	5. 総ページ数 223 (130-131)
3. 書名 「ダイアデムシファカ」京都大学霊長類研究所(編)『世界で一番美しいサルの図鑑』	

1. 著者名 市野進一郎	4. 発行年 2017年
2. 出版社 エクスナレッジ	5. 総ページ数 223 (134-135)
3. 書名 「ペローシファカ」京都大学霊長類研究所(編)『世界で一番美しいサルの図鑑』	

1. 著者名 市野進一郎	4. 発行年 2017年
2. 出版社 エクスナレッジ	5. 総ページ数 223 (142)
3. 書名 「クロキツネザル」京都大学霊長類研究所（編）『世界で一番美しいサルの図鑑』	

1. 著者名 市野進一郎	4. 発行年 2017年
2. 出版社 エクスナレッジ	5. 総ページ数 223 (148-151)
3. 書名 「ワオキツネザル」京都大学霊長類研究所（編）『世界で一番美しいサルの図鑑』	

1. 著者名 市野進一郎	4. 発行年 2017年
2. 出版社 エクスナレッジ	5. 総ページ数 223 (154)
3. 書名 「ニシフォークキツネザル」京都大学霊長類研究所（編）『世界で一番美しいサルの図鑑』	

1. 著者名 市野進一郎	4. 発行年 2017年
2. 出版社 エクスナレッジ	5. 総ページ数 223 (158)
3. 書名 「セアカネズミキツネザル」京都大学霊長類研究所（編）『世界で一番美しいサルの図鑑』	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

## 6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	カペラー ペーター  (Kappeler Peter)		
研究協力者	フィヒテル クローディア  (Fichtel Claudia)		
研究協力者	ラクトゥンジャバラニ フェリックス  (Rakotondraparany Felix)		
研究協力者	ラクトウマナナ ハジャンリナ  (Rakotomanana Hajanirina)		
研究協力者	相馬 貴代  (Soma Takayo)		
研究協力者	前畑 晃也  (Maehata Teruya)		
研究協力者	ラヌメンジャナハーリ ペルリン  (Ranomenjanahary Perline)		
研究協力者	小山 直樹  (Koyama Naoki)		

## 6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	高畑 由起夫  (Takahata Yukio)		
研究協力者	宮本 直美  (Miyamoto Naomi)		