

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和元年6月21日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K18629

研究課題名(和文)なぜ昼も夜も動くのか?：原始的なサルにおける周日行性の適応意義

研究課題名(英文)Why are they active in both day and night?: Adaptive significance of cathemerality in primitive primates

研究代表者

佐藤 宏樹 (Sato, Hiroki)

京都大学・アジア・アフリカ地域研究研究科・助教

研究者番号：90625302

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,500,000円

研究成果の概要(和文)：マダガスカルは乾季と雨季が明瞭な熱帯林に生息する原始的な霊長類チャイロキツネザルは、霊長類の中でも稀な昼も夜も動く周日行性とよばれる活動性を示す。1年間の終日・終夜を通じた行動観察と生態学調査を行った結果、チャイロキツネザルはどの季節も安定して夜間に活動していた一方で、日中の活動量は雨季に増加し、乾季は著しく低下した。乾燥と高気温に晒される乾季は体内の水分損失および体温上昇を回避するために活動を抑制する。環境ストレスから解放される雨季は、活発に活動して果実を摂取する。日中の環境ストレスによるリスクと資源獲得のメリットとのトレードオフの中で、原始的な霊長類は昼の世界へと進出したのかもしれない。

研究成果の学術的意義や社会的意義

昼行性化は霊長類や人類にとって、形態的な進化(視覚発達や脳・体サイズの大規模化)だけでなく、複雑な群れや社会の発達につながるビッグイベントだったと考えられる。しかし、霊長類における昼行性の進化プロセスについては多くの謎に包まれたままである。マダガスカルに生息する原始的な霊長類チャイロキツネザル属は、霊長類の中でも稀な昼も夜も動く周日行性とよばれる活動性を示す。本研究ではチャイロキツネザル(*Eulemur fulvus*)の活動性と環境要因の関係を調べることで周日行性の適応意義を明らかにし、霊長類における昼行性進化、すなわち「どのような環境に対応しながら昼の世界に進出したか」について理解を深める。

研究成果の概要(英文)：A primitive primate living in seasonal tropical forests in Madagascar, the brown lemur (*Eulemur fulvus*), shows cathemerality, i.e., active both day and night, a unique activity pattern among primates. We conducted behavioral observation and ecological surveys on brown lemurs in northwestern Madagascar over a year. While the lemurs stably acted at night over the year, they increased diurnal activities during the rainy season and dramatically decreased them during the dry season. This diurnal inactivity may function to avoid overheating and water loss under heat and dry stresses. During the rainy season without such stresses, the lemurs actively moved and fed on fruits. In the trade-off between risks from environmental stresses and advantages of resource acquisition in daytime, the primitive primates may have driven the diurnalization.

研究分野：霊長類学

キーワード：周日行性 夜行性 昼行性 活動性 霊長類 キツネザル マダガスカル

1. 研究開始当初の背景

ヒトを含む霊長類が視覚発達や脳・体サイズの大型化、さらには複雑な群れや社会を進化させるに至った大きなきっかけとして、夜から昼への進出、すなわち昼行性が挙げられる。しかしながら、しかし、「どのような環境に対応しながら昼の世界へと進出していったか」という昼行性の進化プロセスについては多くの謎に包まれたままである。

マダガスカルに生息する原始的な霊長類チャイロキツネザル属 (*Eulemur*) は、霊長類の中でも稀な昼も夜も動く周日行性 (Cathemerality: 別称-昼夜行性) とよばれる活動性を示す。祖先型である夜行性から昼行性に移行する途中段階だと考えられる一方 (van Schaik & Kappeler 1996 Ethology; Erkert & Cramer 2006 Folia Primatol; Kirk 2006 Folia Primatol)、雨季は昼行性、乾季は夜行性の活動量が増加するため、季節変化する環境要因に対する適応であることも示唆されてきた (Curtis & Rasmussen 2002 Evol Anthropol)。どのような環境要因が昼夜の活動を促進もしくは抑制するのだろうか? チャイロキツネザル属における周日行性の適応意義 (究極要因) を解明することは、霊長類における昼行性進化の理解につながると考えられる。

チャイロキツネザル属における周日行性の適応意義を説明する仮説はこれまでに3つ提唱されてきた。乾季の夜は気温が低いため、体温維持のために運動する (寒冷仮説: Curtis et al. 1999 Am J Primatol)。落葉した乾季の森林は猛禽に見つかりやすいため、猛禽が活動しない夜間に活動時間をシフトさせる (猛禽仮説: Rasmussen 2005 Seasonality in Primates)。

乾季は栄養価の高い果実が少なくなり、栄養価の低い食物しか利用できなくなる。低品質な食物で必要な栄養を摂取するために昼も夜も食べ続ける (低品質食物仮説: Engqvist & Richard 1991 Folia Primatol; Donati et al. 2009 Anim Behav)。

しかし筆者は、自らのこれまでの研究によって上記の仮説とは異なる周日行性のメカニズムを示唆した。マダガスカル北西部アンカラファンツィカ国立公園の熱帯乾燥林では明瞭な雨季と乾季が半年ごとに分かれる。そこに生息するチャイロキツネザル (*Eulemur fulvus*) の日中の活動性を1年間にわたって観察したところ、季節的な気候の乾燥化と気温の上昇に伴って日中の活動量が減少することが明らかになった (Sato 2012 Primates)。一般的に高温にさらされた哺乳類は発汗や呼吸などの体内水分を使った気化冷却によって体温を維持するが、乾季のチャイロキツネザルは水分損失の最小化と体温上昇の防止のために、能動的に日中の活動を抑制していると考えられる。さらに、乾季の昼夜の採食行動を観察したところ、日中は水分の多い多肉の葉 (栄養価は低い) を利用し、夜間は栄養価の高い果実を消費した (Sato et al. 2014 Primates)。昼休みと昼夜の食べわけから成る周日行性の意義を再考し、図1に示す2段階のメカニズムによって説明される新たな仮説 (乾燥暑熱仮説) を提唱した。

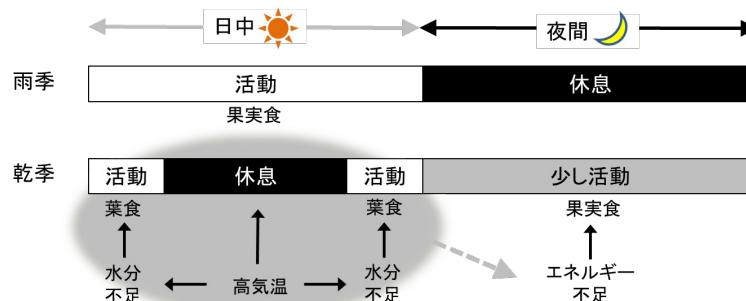


図1: アンカラファンツィカで新たに提唱された周日行性のメカニズム

[第1段階] 乾季の最も暑い昼間は水分損失と体温上昇を回避するために活動を停止し、比較的涼しい朝夕に少しでも水分を摂取するために多肉葉を食べる。

[第2段階] 昼休みと多肉葉の採食で時間が支配された日中に、チャイロキツネザルは十分なエネルギーを摂取できていない。そのため、涼しい夜間に果実を求めて採食活動を行うことにより、必要なエネルギーを補っている。

しかしながら、両季節をとおした夜間観察およびエネルギー・水分の摂取量の定量を行っていないため、新仮説の検証には至っていない。

2. 研究の目的

アンカラファンツィカ国立公園に生息するチャイロキツネザルを対象とし、周日行性の適応意義を明らかにすることを本研究の目的とする。上記で述べた4つの究極要因とは別に、日長や月齢、太陽と月の出入りのタイミングなどの光環境による至近要因がツァイトゲバーとなってチャイロキツネザル属の活動性に作用することが知られている (Curtis et al. 1999; Donati & Borgognini-Tarli 2006 Folia Primatol)。本研究ではこうした至近要因の影響も考慮しつつ、4つの仮説で提唱される究極要因を定量的に評価し、季節変化する活動性との対応関係を調べていくことで、どの仮説が支持されるのかを検証していく。

3. 研究の方法

3-1. 行動観察

野外調査はマダガスカル北西部アンカラファンツィカ国立公園の熱帯乾燥林内に設置されている調査区画 (30 ha : 500 × 600 m) 周辺で行った。2014 年度から発信機首輪を装着して人づけされているチャイロキツネザルの 2 つの群れ (A 群と B 群) を対象に、共同研究者である Tojotanjona Razanapary 氏と共にラジオテレメトリーによって追跡しながら行動観察を行った。観察は終日 (6 - 18 時) と終夜 (18 - 6 時) の 12 時間セッションに分けて、季節や昼夜、群れ間のデータ量が均等になるように行った。終日観察 46 回および終夜観察 33 回の合計 948 時間の観察を行った。セッションごとにオトナ 1 個体を観察対象とし、5 分間隔で行動を記録し、10 分間隔で個体の位置を GPS 定位した。1 力所で特定の食物を食べる一連の行動を採食バウトと定義し、開始と終了の時刻を記録した。食物は果実・花・葉・動物・水などのカテゴリに分類し、動植物の食物は種を同定した。採食速度を測定し、採食時間と合わせて各食物の摂食量を推定する。

3-2. 環境要因の定量

活動性に影響する至近要因となり得る日長や月光強度、太陽と月の出入り時刻は調査地の緯度経度と観察日を既存プログラムに入力し、理論値を算出した (Curtis et al. 1999; Donati & Borgognini-Tarli 2006)。寒冷仮説や乾燥暑熱仮説を検証するために、気候データ (気温・湿度) を森林内に設置したデータロガーによって 1 時間ごとに測定した。雨量は国立公園が毎日計測しているデータを受け取った。猛禽仮説を唱えた Rasmussen (2005) は、落葉による林冠の開空度を猛禽類による捕食圧の指標とした。調査区画の中心に 4ha プロット (200 × 200m) を設置し、25m 間隔に配置した 81 ヶ所地点で月に 1 回、魚眼レンズを用いた全天写真を林床 1m の高さで撮影した。この全天写真データを用い、林冠開空度を算出する。低品質食物仮説では、森林における果実資源量の低下が低品質食物の消費と夜間活動の増加につながったと議論している (Donati et al. 2009)。本研究では、調査区画内のトレール 2 本 (各 600m) の左右 3 m 以内にある樹木を対象に果実資源量を月に 2 回評価した。

3-3. データ解析

本研究では活動性に影響を及ぼす究極要因を特定し、その効果を評価することが最も重要なデータ解析となる。終日・終夜の活動時間や活動の昼夜間の比率を目的変数、各究極要因および各栄養素の摂取量を説明変数とした一般化線形混合モデル (GLMM) などの解析を行い、各要因の効果を評価する。至近要因を共変数、個体や群れの違いを変量効果などに設定し、それらの影響を考慮して解析を行う。

4. 研究成果

4-1. 霊長類学における周日行研究のレビュー

まず、本研究を進めるにあたり、上記の野外調査を進める一方で、これまでの霊長類学における周日行性に関する先行研究の知見を系統・進化学、形態・生理学、行動・生態学におよび先行研究の知見を整理し、自身の先行研究と仮説を位置付ける総説論文を刊行した (佐藤 2017 霊長類研究)。

4-2. 活動パターン

各季節および昼夜別の 12 時間観察セッションに占める活動時間割合を図 2 に示す。日中の活動量は、乾季に比べて雨季に多かった。夜間活動量は季節間に差はなかった。したがって、チャイロキツネザルは 1 年を通して安定的に夜間に活動している一方で、日中の活動量を季節で大きく変えていた。とくに乾季になると 9-15 時の真昼の活動が乾季では顕著に低下した (図 3)。

4-2. 非生物学的要因が活動量に及ぼす影響

日中 12 時間の活動時間割合を応答変数、日長、月光の強度、日降水量、日中平均気温、日中平均湿度などの非生物学的要因を説明変数、群れや個体の違いを変量効果として GLMM で解析したところ、気温が低く、湿度が高く、降水が少なく、日長が長い方が、活動時間割合が高くなる効果を検出した。チャイロキツネザルの活動ピークは朝晩の双峰型を示しており (図 3)、日の出入りがツァイトゲバーとなって活動の ON/OFF を至近的に制御していることが示唆される。GLMM 解析における日中の活動量と日長の正の相関関係は、そうした太陽光による体内時計の制御を証明している。また、高温と乾燥によって日中活動が抑制される傾向は、筆者の先行研究に基づく仮説を支持している (Sato 2012 Primates)。とりわけ、GLMM 解析では湿度が日中の活動量に強く作用することが示唆されたが、湿度は森林内の飲み水を含んだ水分資源量を示す

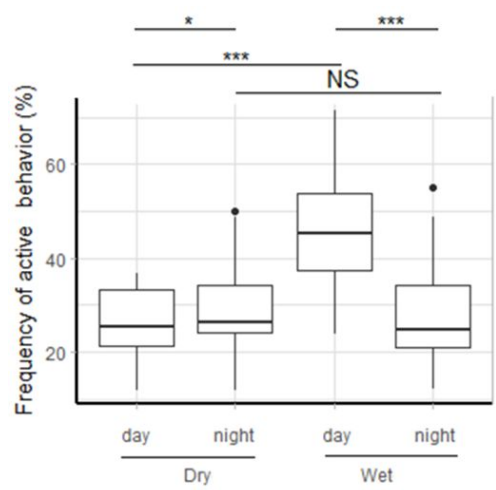


図2. 12時間観察セッションごとの活動時間割合 (%) [左から乾季日中、乾季夜間、雨季日中、雨季夜間]

指標になる。水分資源が枯渇する乾季には、とくに高気温に達する日中は水分損失と体温上昇を回避するために活動を停止するという筆者の乾燥暑熱仮説の第1段階が支持されている。これまでキツネザル類に対する湿度の効果を示した先行研究はなく、本研究は湿度や水分資源量といった環境要因の重要性をはじめて立証することになる。

夜間 12 時間の活動時間割合を応答変数、日長、月光の強度、日降水量、夜間平均気温、夜間平均湿度などの非生物学的要因を説明変数、群れの違いを変量効果として GLMM で解析したところ、月光が強く、降雨の少ない夜間に活動量が多い傾向が示された。月光によって夜間活動が促進される現象は、太陽光が制御する体内時計を狂わせるマスキング効果を示しており、多くの夜行性動物と一致している。チャイロキツネザルの夜間活動は、祖先型である夜行性性質を引き継いでいることが示唆された。気温は夜間活動を説明する要因とはならなかったため、寒冷仮説は否定された。また、日中・夜間共に日降水量が活動量を抑制する効果を示したが、降雨中は葉が茂った樹冠下に群れの個体同士が抱きながら、体が濡れないように休息する観察結果と一致している。これらの非生物学的要因による活動の制御機能に関する研究成果は、現在、霊長類学の国際誌に投稿しており、最終的な受理に向けて順調に改訂を進めている。

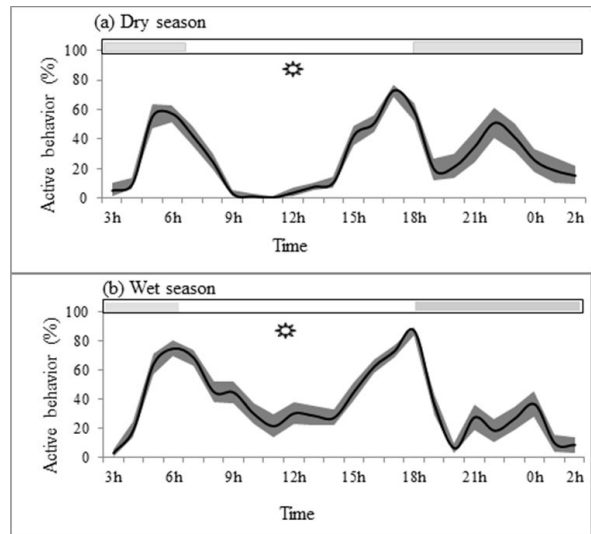


図3. 1時間ごとの活動時間割合 [(a) 乾季、(b) 雨季]

4-3. 採食品目と活動性との関係

各季節・各時間帯における採食時間に占める採食カテゴリの内訳を図4に示す。どの時間帯でも果実と葉で採食時間の80%以上を占めており、その他の品目は機会的に採食されていた。乾季の日中は葉、とくに多肉草本であるラン科 *Lissochilus rutenbergianus* の葉を噛みしめて汁をなめる行動が顕著にみられた。これは乾燥および暑熱ストレスに晒された環境条件における水分摂取のための採食行動であると考えられる (Sato et al. 2014 Primates)。一方で暑熱ストレスから解放される乾季の夜間には、果実の採食時間を増やしていた。よって、図1に示した通り、乾季においては日中の葉食による水分摂取と夜間の果実食によるエネルギー摂取という食べ分けから、周日行性活動が成り立っている可能性が示唆された。

雨季は多様な植物が結実し、降雨によって水資源も豊富になる。飲水行動も見られるようになり (図4)、チャイロキツネザルは乾燥ストレスから解放される。この季節では、昼夜ともに高い割合で果実を採食しており、昼夜の食べ分けは行われていなかった。

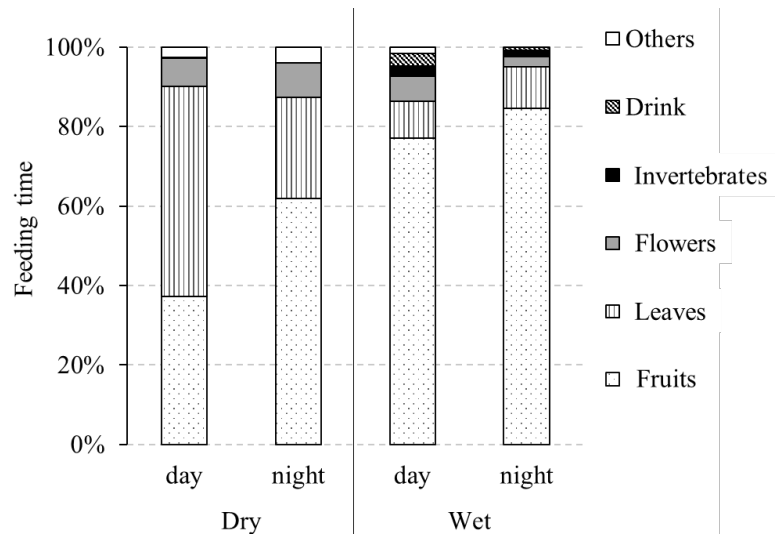


図4. 各季節・時間帯における採食時間に占める採食カテゴリの内訳 (%) [左から乾季日中、乾季夜間、雨季日中、雨季夜間]

4-4. 問題提起の再検討

本研究で得られたデータの解析は、まだすべてが完了しておらず、とくに猛禽仮説や低品質食物仮説の検証を順次進めていく予定である。しかしながら、筆者らは検証すべき仮説の問題提起の在り方に関して、再検討をしている。4つの仮説はすべて夜間活動の季節変動に着目し、「なぜ乾季になると夜間活動を増やして周日行性になるのか？」という問題を提起するものであった。しかしながら、実際にはチャイロキツネザルはどの季節にも安定的に夜間に活動していた (図2,3)。これは、周日行性の祖先型が夜行性であることを考えれば、納得できる。本研究で得られたデータで問うべきは、日中活動の季節変動である。乾季に日中活動を抑制する意義については、乾燥暑熱ストレス下における体内水分損失と体温上昇の回避であることを立証できている。雨季に日中活動を増大させる意義については、今後の検討が必要である。本研究で推定した各食品目の摂食量と、これから実施する食物の栄養分析を組み合わせ、各季節・各時間帯におけるエネルギーと水分の摂取量を推定する。こうした分析から、雨季の日中活動の増大に関する適応的意義を検討することができれば、霊長類における昼行性化のプロセスや意義に対して理解を深めることができるだろう。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 1 件)

佐藤宏樹(2017) 昼も夜も動くキツネザル: 周日行性の系統発生と至近メカニズム, および適応的意義をさぐる. 霊長類研究 33: 3-20

〔学会発表〕(計 2 件)

Razanaparany T, Sato H (2018) Stable nocturnal activity and seasonal changing diurnal activity of brown lemur (*Eulemur fulvus*): implication for the advantage of cathemerality from nocturnal to diurnal life. The 9th International Symposium on Primatology and Wildlife Science. March 2018. Kyoto Japan.

Razanaparany T, Sato H (2018) From nocturnal to diurnal?: The advantage of diurnal activity in cathemeral brown lemur. The 27th Congress of the International Primatological Society. August 2018. Nairobi, Kenya.

〔図書〕(計 1 件)

佐藤宏樹 (2017) アイアイ(p121-123), ニシアバヒ(p127), コクレルシファカ(p129), カンムリキツネザル(p136), ハイイロアタマキツネザル(p137), ブラウンキツネザル(チャイロキツネザル, p138-141), アカハラキツネザル(p143), マンゲースキツネザル(p144), ミミゲネズミキツネザル(p155), フトオコビトキツネザル(p156-157). 京都大学霊長類研究所(編) 『世界で一番美しいサル』の図鑑』エクスナレッジ

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年:
国内外の別:

取得状況(計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年:
国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等
<http://jambo.africa.kyoto-u.ac.jp/member/h-sato.html>

6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名:

ローマ字氏名:

所属研究機関名:

部局名:

職名:

研究者番号(8桁):

(2)研究協力者

研究協力者氏名：トゥージュタンズナ・ラザナパラニー

ローマ字氏名：Tojotanjona RAZANAPARANY

研究協力者氏名：ハジャニリナ・ラコトゥマナナ

ローマ字氏名：Hajanirina RAKOTOMANANA

研究協力者氏名：フェリックス・ラコウトウンジャパラニー

ローマ字氏名：Felix RAKOTONDRAPARANY

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。