

令和 6 年 6 月 15 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03312

研究課題名(和文) サバンナヒヒにおける捕食者対策：群れ形成のダイナミクスと意思決定方法の解明

研究課題名(英文) Anti-predator strategies in savannah baboons: Understanding group formation dynamics and decision-making rules

研究代表者

松本 晶子 (MATSUMOTO-ODA, Akiko)

琉球大学・国際地域創造学部・教授

研究者番号：80369206

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：動物は一般に群れることで捕食リスクを減らす。捕食者が追跡型か待ち伏せ型かで、個体の空間的位置によって捕食リスクは異なる。本研究では、ヒョウ、ライオン、ハイエナの捕食にさらされている野生アヌビスヒヒ群の60%の個体にGPS首輪を装着して位置データを得た。このデータから捕食リスクを評価する5つの理論的な方法を計算した。結果、オトナオスが捕食リスクの高い群れの端にいて、オトナオスが群れ内でより孤立していたこと、最も社会順位の高いオスも他のオスと同様に周辺部で孤立していたこと、が明らかになった。そこで、なぜオトナオスはより周辺部にいて孤立していたのかを考察した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、霊長類の群れ内の空間的位置による捕食圧の違いに関する検証を、従来のモデル研究からフィールド研究に広げた点に学術的意義がある。これは、初期ヒト科集団の群れ形成と行動モデルを実データで予想し、進化的適応の理解を深化させることに寄与する。また、GPSタグや加速度計を用いて動物の位置データを詳細に収集し、行動のビッグデータを記録することで、人間社会の意思決定プロセスの解明に寄与することが期待される。

研究成果の概要(英文)：In environments with multiple predators, the vulnerability associated with the spatial position of group-living prey is non-uniform and depends on the hunting style of the predator. Theoretically, for coursing predators, individuals at the edge of the group would be at greater risk of predation than those at the center. For ambush predators, isolated individuals in the group would be more vulnerable to predation. These positions of vulnerability to predation would be expected to be occupied by adult males, but dominant males are likely to occupy the center of the safe group. Several theoretical methods (predation risk proxies) have been proposed to assess predation risk. Using GPS collars, we collected spatial position data within a wild baboon group facing predation risk. Our analysis showed that adult males were consistently isolated at the edge of the group for all proxies. Our results highlight the importance of spatial positioning within the group in the context of predation.

研究分野：自然人類学

キーワード：集団生活 意思決定 捕食圧 リーダーシップ GPS

1. 研究開始当初の背景

動物一般に、群れを形成することで得られる最大の利益は対捕食者効果だと考えられてきた。個体は群れることで、食われる確率の減少（薄め効果）、警戒性の向上（多くの目効果）と個体あたりの警戒時間の削減、捕食者のかく乱、そして共同防衛、の4つの効果が得られる。サバンナの環境では樹冠が連続しておらず、主に地上を利用して初期人類は捕食者に狙われる危険性（捕食圧）が高かっただろう。そのため、初期人類も群れを形成して対捕食者の利益を得ていたにちがいない。サバンナに生息する現生霊長類のうち、身体の大きさが初期人類に最も近いヒヒの生態から推定すると、捕食者はヒョウやライオンといった大型肉食動物であったと考えられる。

群れに帰属する個体にとって、群れ内のどの位置にいるのかによって捕食者からの危険リスクは異なるにちがいない。群れの中央に位置する個体は周辺部に位置する個体よりも捕食者に対してより安全であることが予想できるため、自分が攻撃されるリスクを減らすために他個体と一緒にいるのであれば、個体は最も安全な中央の位置を得ようと移動する（selfish herd effect）ことが予想される。この selfish herd effect は魚類で支持する結果が報告されているものの、霊長類の生息地には視界が悪いなどの制限があり、全個体の位置を観察することが困難だった。野生霊長類の空間位置についての経験的な研究は、支配的な個体、社交性が高い個体、集団に長くいる個体、メスと子どもが安全な中心部にいる一方、危険な前方にはオス、後方には高齢個体がいる傾向があると報告してきた。しかし、これらの結果は観察者が群れの全容を見るのが不可能な条件下におけるものであり、現象を正確に記述しているとはいい難かった。

現在のアニマルトラッキングでは、より小型のタグで、より多くのデータを、より低侵襲的に、より多様な動物について収集できるようになってきた。そこで、GPS（全地球測位システム）を搭載したタグを用いて、1集団の全個体の動きを同時に記録する研究を計画した。

2. 研究の目的

アヌビスヒヒ（*Papio anubis*、以下‘ヒヒ’）は体重が20-40kgで、サバンナに生息する現生霊長類のなかで初期ヒト科（35-50kg）と身体の大きさが最も近い。霊長類の群れが捕食圧によってどのように進化したかを明らかにするために、個体が群れの中の安全な中央を得ることによって、群れの集合性が高まっているかどうかを調べる。そのために、安全な群れの中央にメスと子ども、そしてフレンド・オスがいるかどうかを分析する。

また、本研究期間は COVID-19 の影響により海外調査の実施ができなかった時期が長かったことから、既存データから降雨パターンがヒヒの睡眠場所の決定に及ぼす影響についても分析した。

3. 研究の方法

調査地は、ケニア共和国ライキピア郡ムパラ研究所（0°20' N, 36°50' E）である。調査対象は、2011年から代表者が調査してきたヒヒ AI 群である。2019年に実施した捕獲時の AI 群の頭数は63個体だった。

AI 群の位置および主要な捕食者の位置データは、GPS を使用して記録した。野生動物への GPS の装着は、アメリカ霊長類学会 (ASP) による「非ヒト霊長類の倫理的取扱いのための原則」と UC Davis IACUC Protocol (D16-00272:20442) に準じて実施され、ケニア国家科学技術革新委員会 (許可番号 NACOSTI/P/16/84320/12475)、ケニア野生生物局 (KWS/BRP/5001)、ケニア野生生物局 (許可番号 KWS/BRM/5001) により承認された。健康状態等への配慮の結果、GPS をつけた個体はオトナオス 5 頭、ワカモノオス 6 頭、オトナメス 10 頭、コドモ 5 頭で、この頭数はオトナ個体の 60% をカバーしている。

ヒヒの生活史関連データとして、出産、移入、消失、発情の有無等を直接観察により記録した。集団内の社会順位は、攻撃行動、接近などの行動が見られた際の行為者と受け手を記録し、その対戦表をもとに決定した。血縁関係は、血液、糞試料を利用して分析した。

雨量はムパラ研究センターが収集した降雨データを使用した。ムパラ地域の平均年間降雨量は 672.9 ± 233.8 mm ($n = 38$ 年) だった。ムパラでは一般的に 3 峰性の雨期パターンがあり、4-5 月、11 月、7-8 月が雨季に相当する。

4. 研究成果

(1) 群れの広がり

GPS をつけた個体間の広がり (中央値、最大: 3,560.79 m、最小: 20.89 m) だった。

(2) 捕食者の狩猟スタイル、群れ中の位置、そして危険指標

捕食者の狩猟スタイルは、一般に追跡型と待ち伏せ型に分けられる。追跡型の捕食者 (主にイヌ科動物とハイエナ) は長距離にわたって獲物を追いかけて、開けた場所から攻撃するため、集団の端にいる個体は中央にいる個体よりも捕食者に遭遇しやすく、より危険である (「限界捕食」)。対照的に、待ち伏せ捕食者 (主にネコ科動物) は気づかれずに獲物に近づき、群れのどこにでもランダムに現れるため、孤立した個体ほど捕食リスクが高い。このことは、捕食タイプによって危険な位置が異なる可能性を示している。生態系には複数の捕食者種がいるにもかかわらず、これまでの捕食リスクに関する研究のほとんどは、1 つの捕食者種だけに焦点を当ててきた。どの位置が捕食されやすいかという一般的なルールを導き出すためには、複数の捕食タイプについてのリスクを考慮した研究が必要である。

そこで、理論的研究が提唱している 5 つの捕食リスクを評価するための代替指標 (プロキシ) を用いて異なる捕食タイプに対する捕食リスクを算出した (図 1)。本研究の結果、5 つの捕食リスク指標すべてで、オトナオスは群れの最も外側に、孤立して、位置していた。また、オトナオス同士が互いに最も離れていたことが明らかになった (図 2)。多くの種で、個体が群れの中で一貫した空間的位置を占める傾向があることが知られている。移動状態において、中間に位置するタイプと前方・後方に位置するタイプの 2 つがあることが示唆された。この傾向は、ワカモノオスではみられなかった。

本研究が示した、オトナオスの空間的位置取りには 3 つの理由が考えられた。1 つめは、ヒヒの社会構造によるものである。サバンナヒヒはオスが性成熟後に別の集団に移動し、分散後の集団にはオスにとって近親者がほとんどいないことが報告されている。オス同士は発情期のメスをめぐって厳しい競争相手であり、オス同士の攻撃とそれによる重大な怪我を避けるために、オトナオスは互いに長い距離をとっていたのかもしれない。2 つめは、オトナオスは集団の周辺に位置することで、警戒、警報、モビング、そして捕食者や

近隣の集団に対する反撃を通じて、集団の中心にいるメスとその子どもを「守る役割」を担っていたとも考えられる。3つめは、サバンナのように餌が少量で均等に分布している場合、一般に集団内にスクランブル競争が発生する。他の個体より先に餌を手に入れられる周辺部に、体が大きく栄養要求量の大きなオトナオスが位置していたのだとも考えられる。

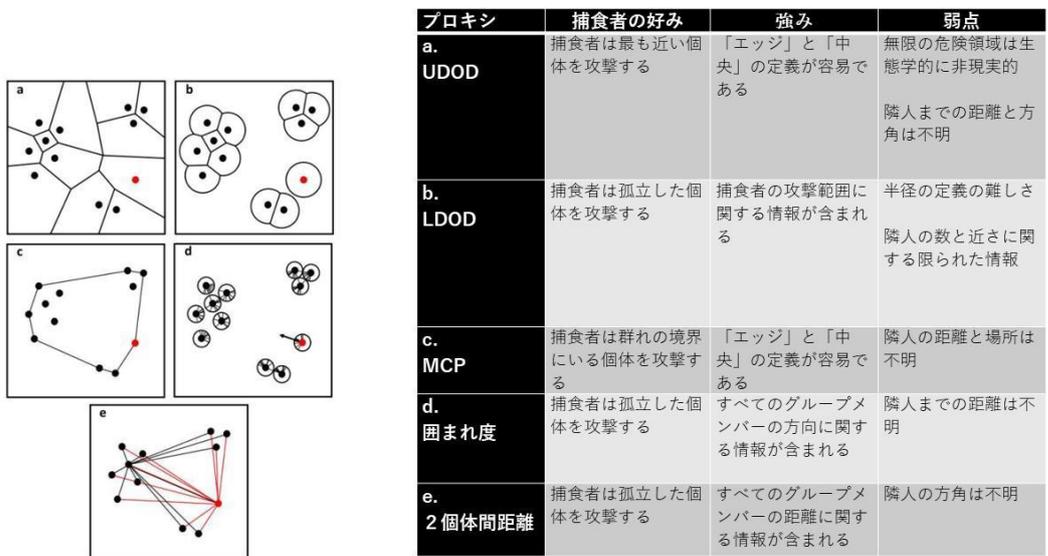


図 1. 獲物が直面する捕食リスクを予測する 5 つのプロキシ.

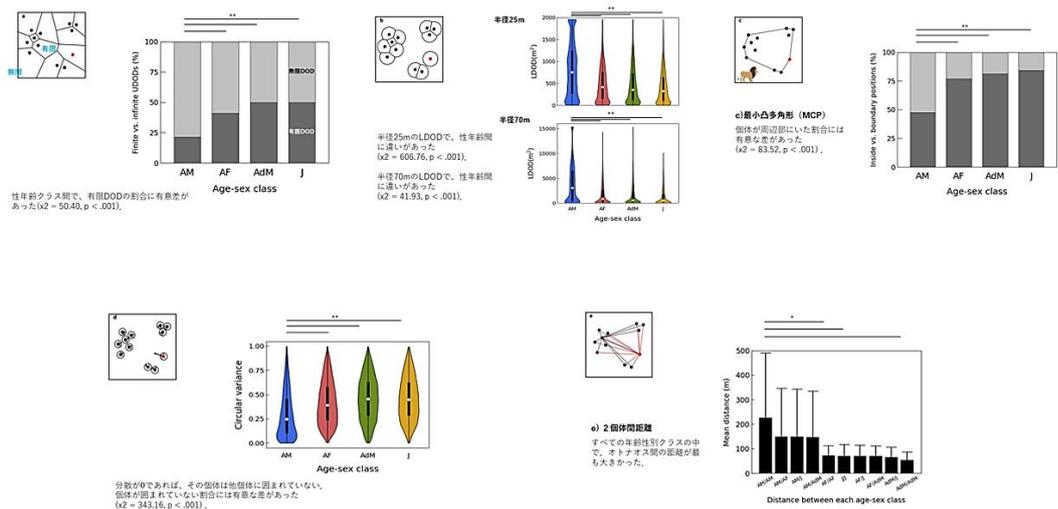


図 2. プロキシごとの性・年齢クラス別の結果.

(3) 雨量の季節性と安全な寝場所選択

昼行性の非ヒト霊長類にとって、睡眠場所を変更することには捕食者の回避、寄生虫感染のリスクの低減、食物や水へのアクセスなど、複数の利点の可能性が考えられる。食物や水へのアクセスは、降雨量が季

節的に顕著なサバンナ地帯に生息する霊長類にとって、睡眠場所の選択において特に重要だと考えられる。そこで、食物と水の入手可能性が高い雨期には、乾期より、少ない寝場所を繰り返し利用する日が増えると予測した。逆に、乾期には、群れは広く食物と水を探すため寝場所数が増え、同じ場所に連続して泊まる日数が少なくなると予測した。また、雨期には日中（07:00-19:00 の時間帯）に利用するエリアから近い寝場所を選ぶ頻度が高くなると予測した。

2014 年は干ばつの年で、年間降水量は例年の半分程度の 410.3 mm であり、雨期のピークが 1 度もみられなかった。2016 年の年間降水量は 707.6 mm で、一般的な 3 峰の雨期があった。



図 3. AI が利用した寝場所。

AI 群は、両調査期間を通じて 6 か所の寝場所を使用した（図 3）。AI 群の主な就寝場所は BC で、2014 年には 83.4%（302 夜）、2016 年には 46%（183 夜）の夜をそこで過ごした（表 1）。AI 群は 2 つの調査期間において同程度の数の寝床（5 か所）を利用しており、雨期には各寝場所でもより多く連泊をする傾向がみられたが、乾期との間に有意差はなかった。主な就寝場所は、2 か月前の降雨量によって予測することができた。

昼間に利用したエリアの中心から夜間の寝場所までの平均距離は、2014 年は $1,412 \pm 1,139$ m、2016 年は $1,145 \pm 889$ m だった。2016 年のみ、AI 群が利用した寝場所までの距離が昼間に利用したエリアの中心から有意に近かった。

表 1. 2 つの研究期間における各就寝場所の使用頻度と、季節別の就寝場所で過ごした平均連泊数。

	2014				2016			
	Wet months (0 days)		Dry months (362 days)		Wet months (92 days)		Dry months (305 days)	
BC	0%	0	83.4%	15.4 (1-31)	46.7%	2.5 (1-9)	45.6%	3.6 (1-13)
JH	0%	0	3.9%	1.6 (1-3)	15%	1.3 (1-2)	48.5%	3.9 (1-15)
MC	0%	0	0.8%	1 (1-1)	0%	0	0%	0
MK	0%	0	11%	3.6 (1-13)	6.5%	3 (3-3)	0.6%	2 (2-2)
SF	0%	0	0.8%	1.5 (1-2)	31.5%	29 (29-29)	4.9%	2.2 (1-10)
SE	0%	0	0%	0	0%	0	0.3%	1 (1-1)

Note: In 2014, there were no wet months. In 2016, wet months included January, April, and May.

本研究の結果は予想を裏づけなかった。食物資源が広く利用可能になる閾値に降雨量が達しない場合や主要な寝場所が他の寝場所では提供できない利点を提供する場合、群れが他の寝場所に移動する動機は低くなる可能性がある。BC が寝場所として好まれた理由は、他の寝場所よりも捕食者からの安全性が優れているか、またはそう認識されていることが要因かもしれない。今後、水と利用可能な資源の位置を時空間にわたってマッピングし、降雨量との関係を確立することが、降雨量が就寝場所の選択に直接影響するという考えを裏付けるために必要である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Hou Min, Akhtar Muhammad Shoaib, Hayashi Masahiro, Ashino Ryuichi, Matsumoto-Oda Akiko, Hayakawa Takashi, Ishida Takafumi, Melin Amanda D., Imai Hiroo, Kawamura Shoji	4. 巻 -
2. 論文標題 Reduction of bitter taste receptor gene family in folivorous colobine primates relative to omnivorous cercopithecine primates	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Primates	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10329-024-01124-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Suire Alexandre, Kunita Itsuki, Harel Roi, Crofoot Margaret, Mutinda Mathew, Kamau Maureen, Hassel James M., Murray Suzan, Kawamura Shoji, Matsumoto-Oda Akiko	4. 巻 18
2. 論文標題 Estimating individual exposure to predation risk in group-living baboons, <i>Papio anubis</i>	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1371/journal.pone.0287357	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Matsumoto-Oda Akiko	4. 巻 110
2. 論文標題 Bathing behaviour in spotted hyenas (<i>Crocuta crocuta</i>) in Laikipia, Kenya: Two observational cases	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of East African Natural History	6. 最初と最後の頁 87-92
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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 -
1. 著者名 Kamau MW, Hassell JM, Milnes EL, Hayek L-AC, Mutinda MM, Harel R, Matsumoto-Oda A, Yu JH, Zimmerman D, Crofoot M, Murray S.	4. 巻 42
2. 論文標題 Point of Care Blood Gas and Electrolyte Analysis in Anesthetized Olive Baboons (<i>Papio anubis</i>) in a Field Setting	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Primatology	6. 最初と最後の頁 667 ~ 681
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10764-021-00241-3	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Suire Alexandre、Isbell Lynne A.、Bidner Laura R.、Shinoda Yushin、Akasaka Munemitsu、Matsumoto Oda Akiko	4. 巻 83
2. 論文標題 Influence of rainfall on sleeping site choice by a group of anubis baboons (<i>Papio anubis</i>)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 American Journal of Primatology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajp.23223	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計6件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 本間野々花, 松本晶子, 國田樹
2. 発表標題 ヒヒの性別年齢属性による行動差を反映した陣形形成モデルの提案
3. 学会等名 第24回システムインテグレーション部門講演会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松本晶子
2. 発表標題 ケニアのアヌビスヒヒにおけるフランベジア発症例の報告
3. 学会等名 第77回日本人類学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松本晶子, Suire A, 國田樹, Harel R, Crofoot M
2. 発表標題 ヒヒにおける日中の捕食リスクの個体差
3. 学会等名 第76回日本人類学会大会・第38回日本霊長類学会大会連合大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Suire A, Suzuki R, Harel R, Crofoot M, Matsumoto-Oda A
2. 発表標題 Analyzing Predation Risk Through Spatial Locations in Wild Anubis Baboons (<i>Papio anubis</i>)
3. 学会等名 DARS-SWAMR2021: The 4th International Symposium on Swarm Behavior and Bio-Inspired Robotics (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松本 晶子、Carter Loftus、上沖正欣
2. 発表標題 野生アヌビスヒヒの体温から検討する無毛化の機能
3. 学会等名 第73回日本人類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Loftus C, Harel R, Isbell L, Bidner L, Kamioki M, Crofoot M, Matsumoto-Oda A
2. 発表標題 Population-level Coordination under Perceptual Constraints: the Impact of Neighbors within Auditory Range on Olive Baboon (<i>Papio anubis</i>) Group Movements
3. 学会等名 SWARM 2019: The 3rd International Symposium on Swarm Behavior and Bio-Inspired Robotics (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

1. Matsumoto-Oda A, Van Rooy A, Palombit RA. in press. Shared use of sleeping sites and avoidance of daytime encounters in two neighboring baboon groups. In: Baboons: Behavior, Ecology and Taxonomy (ed. Wallis J). Cambridge University Press.

2. Bidner LR, Cizauskas C, Van Cleave EK, Matsumoto-Oda A, Isbell LA. in press. Ecological implications of shared sleeping sites and ranging areas based on gastrointestinal parasite similarities in four olive baboon (*Papio anubis*) groups in Laikipia, Kenya. In: Baboons: Behavior, Ecology and Taxonomy (ed. Wallis J). Cambridge University Press.

3. 本間野々花. 2024年. アヌビスヒヒの個体行動特性を反映した陣形形成マルチエージェントシステムの提案. 琉球大学大学院理工学研究科 修士(工学)学位論文.

4. 中島理子. 2021年. 野生アヌビスヒヒにおける血縁度と個体間距離の関係. 東京大学大学院新領域創成科学研究科 修士論文.

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
研究分担者	粕谷 英一 (KASUYA Eiichi) (00161050)	九州大学・理学研究院・准教授 (17102)	
研究分担者	河村 正二 (KAWAMURA Shoji) (40282727)	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・教授 (12601)	

	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	スイーレ アレクサンダー (SUIRE Alexandre)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
ドイツ	Max Planck Institute of Animal Behavior			
ケニア	Mpala Research Centre	The Institute of Primate Research (IPR)	Kenya Wildlife Service (KWS)	
米国	UC Davis	Smithsonian Museum		