様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９－１、Ｚ－１９　（共通）

科学研究費助成事業　　研究成果報告書

令和　６年　６月　４日現在

機関番号：１４３０１
研究種目：基盤研究(B)（一般）
研究期間：2021～2023
課題番号：２１Ｈ０２５７２

研究課題名（和文）霊長類のメスの集団間移籍の要因：類人猿のメスの身体的・ 性的発達に着目して

研究課題名（英文）Factors affecting intergroup female transfer in primates: with a focus on physical and sexual development of female great apes

研究代表者
古市　剛史（Furuichi, Takeshi）

京都大学・野生動物研究センター・特任教授

研究者番号：２０２１２１９４

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）：複数の雌雄から成る集団で生活する哺乳類では、近親交配の回避や他集団での繁殖成功の追求のため、雌雄のいずれかあるいは双方が出自集団を離れて他集団へ移籍する。移籍の過程で生存や繁殖にかかわる様々なコストを被るため、ほとんどの種で妊娠・出産・育児を担うメスが出自集団にとどまり、母系集団が形成されるが、霊長類にはメスが集団間を移籍する種も多い。本研究では、なぜこれらの種でメスが移籍するのかという未解決の学術的問いに答えるため、ともに父系集団を形成しながらもメスの移籍年齢が大きく異なるチンパンジーとボノボの比較にもとづいて、メスの移籍に関わる至近要因とその背景にある適応的意義を分析した。

研究成果の学術的意義や社会的意義
現在のヒトは父系、母系、ペア型、一夫多妻、一妻多夫とさまざまな社会構造をもつが、ヒトの誕生時点からそのような多様性を持っていたとは考えにくく、また分化人類学の分野の比較研究で、初期のヒトは父系的社会を持っていたと推定されている。だとすると、ヒト亜科をなすゴリラ、チンパンジー、ボノボ、ヒトは、哺乳類では極めて珍しい父系的社会を共通してもっていたことになる。なぜそのような社会をもつようになったのかを解明するには、そもそもなぜメスが出自集団を出るのかという問いに答えなくてはならない。本研究はメスの身体的・生理的発達の分析からからその部分を解明し、ヒト亜科の社会構造の進化過程の研究に貢献する。

研究成果の概要（英文）：In mammals that live in groups consisting of multiple males and females, one or both males and females leave their home groups and relocate to other groups to avoid inbreeding and to pursue successful reproduction in other groups. Because of the various survival and reproductive costs incurred in the process of transferring, in most species, females responsible for pregnancy, childbirth, and child-rearing remain in their natal groups to form female-philopatric groups. Still, females transfer between groups in some primate species. In this study, to answer the unanswered academic question of why females transfer between groups in these species, we analyzed the proximate factors involved in female transfer and their underlying adaptive significance based on a comparison of chimpanzees and bonobos, which both form male-philopatric groups but have very different ages at which females transfer.

研究分野：霊長類学、自然人類学

キーワード：チンパンジー　ボノボ　メスの集団間移籍　メスの身体的発達　メスの生理的発達

※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、研究者個人に帰属します。

1．研究開始当初の背景

集団で生活する動物にとって、移籍は最も重要なイベントの一つである。移籍個体は近親交配のリスクを回避でき、移籍先でより大きな繁殖機会を得る可能性があるが、捕食リスクの増加、採食効率の低下、社会的競争力の低下、繁殖の開始の遅れなど、移籍に伴うコストも負う。このため妊娠・出産・育児を担う哺乳類のメスは、移籍のコストを避けて出自集団にとどまり、血縁のあるメスたちとの協力関係を維持する母系集団（female-philopatric group）を形成することが多い。実際複数の雌雄からなる集団で生活する哺乳類では、アビシニアジャッカルなどを除くほとんどの種で主としてオスが移籍する。このため、集団間移籍を促す要因も主としてオスの繁殖戦略との関係で研究されてきた。

しかし霊長類では、コロブス亜科（アカコロブスなど）、クモザル亜科（クモザル、ウーリーモンキー、ムリキ）、ヒト亜科（ヒト、チンパンジー、ボノボ、ゴリラ）でメスの移籍が見られ、とくに後者の２つ系統群では全ての種で父系集団（male-philopatric group）が形成される。現生のヒトでは移籍のパターンはきわめて多様だが、進化の初期段階ではメスの移籍が基本だったと考えられている。なぜ霊長類でメスの移籍が多く見られるのか、とりわけヒト亜科でなぜすべての種でメスが移籍するのか。これは私たちが長年取り組んできた、ヒトの社会の進化の解明につながる核心的な学術的問いである。

この問いに答えるためには、それぞれの種や系統群でメスの移籍を促している要因を明らかにしなくてはならないが、その解明に大きなヒントをもたらす可能性があるのが、ヒトに最も近縁な *Pan* 属の２種、チンパンジーとボノボの比較である。両種は遺伝的にきわめて近く、ほとんどのオスが出自集団にとどまる典型的な父系集団を形成し、離乳時期等の初期発達の過程にも種差がない。ところが、メスが出自集団を離れる年齢については、チンパンジーで 11〜13 歳、ボノボで 6〜8 歳と大きな違いがある（図１）。この差には、メスの移籍を促す至近要因とその発現時期の違いが関与している可能性が高い。

2．研究の目的

本研究では、メスの移籍を促す至近要因とその背景にある適応的意義の解明を目的として、*Pan* 属においてどういった要因がメスの移籍を引き起こし、またそのタイミングを決めているのかを、身体的・性的発達の面から分析する。

申請者らは、これまでにボノボのメスの移籍前後の行動や社会関係の変化を調べ、チンパンジーにおける既存研究と比較してきた。その結果、ボノボでは平和的な集団間の出会いが安全な移籍の機会を提供し、移籍したメスが先住のメスから攻撃を受けることも少ないことがわかった。そのためボノボのメスは、チンパンジーよりも若い年齢で集団を移籍しても生存に関するコストが高くならず、より若齢での移籍が可能になっていることを示した。

このように、これまでの研究では社会・行動学的要因に着目してきたが、両種の移籍年齢の違いをもたらす要因は発達学的な側面にもあると考えられる。成長するにつれて減少する生存に関するコストを考えるならば移籍時期は少しでも遅らせる方が良いが、通常は移籍後に繁殖を開始するメスにとっては、移籍が遅れることによる繁殖に関するコストは性成熟に近づくほど増大する。そこで生存と繁殖にかかるコストが最も低くなる両者のラインの交点が移籍の最適なタイミングだとすると、次の 2 つの仮説が考えられる。もしボノボの方が離乳後の身体的発達が早いということであれば、生存に関するコストは早い段階で低下し、ボノボ（A 点）とチンパンジー（B 点）の移籍適齢期の差が大きくなる（図１、仮説 1）。また、もしボノボの性的成熟が早く初産年齢も低ければ、繁殖に関するコストが早い段階で増大するため、やはりボノボ（A 点）とチンパンジー（B 点）の移籍適齢期の差が大きくなる（図１、仮説 2）。この２つの仮説を野生下での行動観察、形態解析、尿サンプルのホルモン分析によって検証する。

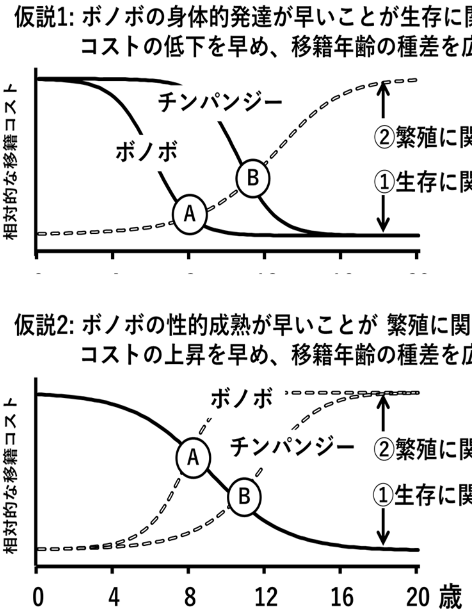

図１．本研究の仮説

３．研究の方法

本研究では、未経産のメスのチンパンジー27 頭とボノボ 21 頭を対象に身体的・性的状態の年齢による違いを調べ、以下の 3 項目を種間で比較する。これにより、ボノボのメスがチンパンジーのメスよりも早く移籍することの発達的要因に関する上述の 2 つの仮説を検証する。

＜比較項目１：体サイズとエネルギー要求量の変化＞

身体的発達の早期にみられるエネルギー要求量のピークを過ぎれば、移籍時の採食効率の低下によるコストも低下する。したがって、身体的発達が早まれば、移籍のタイミングも早くなると予想される。そこで、チンパンジーとボノボのメスの体サイズとエネルギー必要量の年齢変化のパターンを比較し、身体的発達と移籍のタイミングの関係を明らかにする。

これまでの研究で、筋肉へのエネルギー供給源であるクレアチニンの尿中排泄量が筋組織量と相関すること、C-ペプチドの尿中排泄量がカロリー摂取量と相関することがわかっている。そこで本研究では、酵素免疫測定法を用いて尿中のクレアチニンと C-ペプチドの濃度を測定し、終日個体追跡観察による採食時間割合の推定、対象個体の写真の大きさと角度の補正による画像解析とあわせて、体長、体重、エネルギー摂取量の年齢変化を調べる。

＜比較項目２：性成熟および性皮の発達＞

繁殖の開始の遅れによる繁殖コストの増加を回避するために性成熟前に移籍する方が有利だとすれば、早く性成熟する方が移籍も早くなると予想される。そこで性成熟の度合いを示す指標の年齢変化を両種で比較し、移籍のタイミングとの関係を明らかにする。

性成熟の過程では、性腺刺激ホルモンの分泌量の増加に伴って卵巣の発達が促され、二次性徴の形成を促すエストロゲンやテストステロンといった性ホルモンの分泌が増加する。本研究では、これらのホルモンの尿中代謝物（E_1C・PdG）の含有量を測定し、性成熟の度合いを評価する。また、異なる年齢のメスを比較することで、どの年齢段階で排卵をともなう性周期が始まっているかを調べる。さらに、撮影したメスの画像の大きさ、角度、色調を補正して解析し、性皮の色と大きさの年齢による変化を調べる。

＜比較項目３：発達にともなう性行動の変化と初産年齢＞

本研究の調査対象集団では、長期継続調査によって多くの個体について出生時期がわかっており、観察されるすべての性行動が記録されている。また、調査対象の隣接集団に移籍したメスについては移籍後の性行動についても記録されており、本研究期間中に出産に至ることが予想されるメスも複数いる。これらのメスを対象に、蓄積されたデータと新たに取得するデータを用い、性行動の頻度と相手個体の移籍前および移籍後初産にいたるまでの変化を分析する。また、チンパンジーでは、移籍したメスは出自集団にとどまって繁殖するメスより初産が遅れるという報告があるが、こういった点についても身体的・性的成熟との関連で分析する。これらのデータを両種で比較し、メスの移籍のタイミングが性行動の頻度増加の遅れや初産の遅れによる繁殖コストとどのような関係があるのかを明らかにする。

４．研究成果

＜ボノボのメスの移籍時期における身体・行動・生理的変化の関係＞

この研究では、2014 年～2019 年に収集した身体的発達と行動に関するデータおよびホルモン分析に用いる尿サンプルを分析し、その成果を論文として発表した。

本研究では、ボノボのメスの移籍戦略を探るための予備段階として、移籍時期に対する性的な膨らみの発達、行動およびホルモンの活性化、初排卵の関係を明らかにすることを目的とした。コンゴ民主共和国のワンバに生息する野生のボノボ群れの 14 頭の雌の尿中エストロン結合体（E1C）とプレグナンジオールグルクロニド（PdG）の濃度を測定し、成熟した雄との交尾を記録した。ボノボのメスは移籍の時期が近づくと性皮（小陰唇と肛門周囲）の腫脹を示すようになったが（図２ A-D）、成熟したメスのような腫脹（図２ E-F）は示さなかった。尿中 E1C 濃度と交尾率は、移籍前にわずかに増加し、移籍後に大きく増加した（図３）。日々のホルモンプロファイルから示唆される排卵兆候や妊娠兆候は、移籍後 1～2 年経たないと検出されなかった。この結果から、ボノボのメスは、排卵周期が確立する前の思春期早期の段階で移籍することがわかった。このように性成熟よりも早い時期に移籍することで、メ

図２．ボノボのメスの性皮腫脹

スのボノボは新しい集団に慣れるまで繁殖に関連するエネルギー・コストを先延ばしにできる、あるいは実際に定住する前に将来繁殖を成功させるのに適した集団を見つける時間を稼ぐことができる可能性がある。

＜チンパンジーとボノボのメスの生理的性成熟課程の比較＞

2021 年 5 月～9 月に、ウガンダ共和国のカリンズ森林に生息する野生のチンパンジーを対象に尿試料の収集を行った。20 歳以下の雌雄計 77 個体から、281 個の尿試料を収集した。また、2022 年 5 月～8 月に、コンゴ民主共和国のルオー学術保護区に生息する野生のボノボを対象に尿試料の収集を行った。20 歳以下の雌雄計 51 個体から、420 個の尿試料を収集した。これまでに尿試料中のクレアチニン量を測定し、ボノボとチンパンジーの加齢変化パターンを調べた。今年度、エストロゲン・テストステロン・DHEA-S を測定する予定である。これらの結果にもとづいて、チンパンジーとボノボの性成熟課程と移籍の時期の違いの関係を分析する。

＜体サイズとエネルギー要求量の変化の比較＞

野生下で撮影する写真から体サイズを計測する研究については、技術的問題から実施することができなかった。

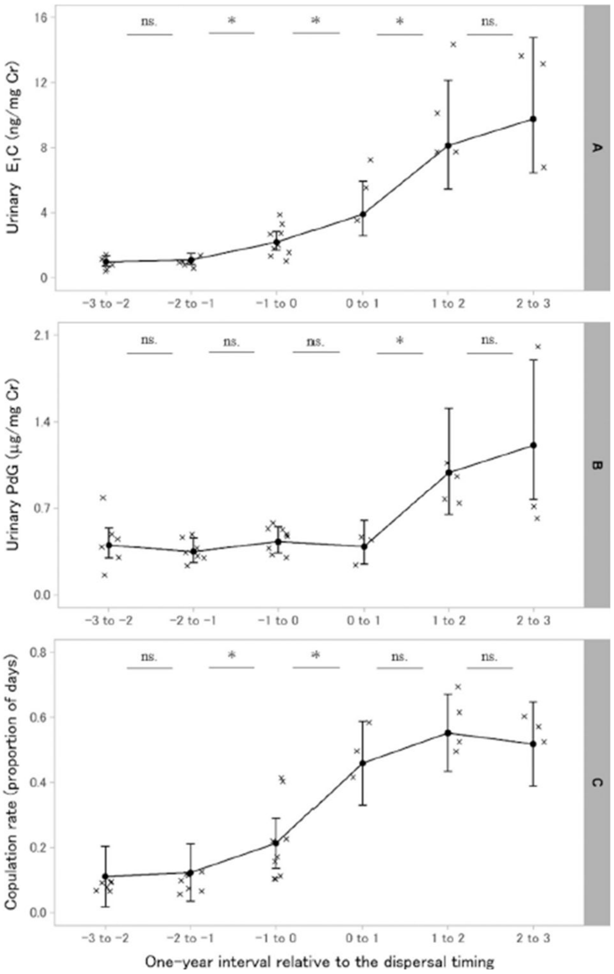

図３．移籍前後の E_1C, PdG および交尾頻度の変化。X 軸の０が移籍の起こった時期。

5．主な発表論文等

〔雑誌論文〕　計8件（うち査読付論文　8件／うち国際共著　5件／うちオープンアクセス　2件）

1．著者名 Toda K, Mouri K, Ryu H, Sakamaki T, Tokuyama N, Yokoyama T, Shibata S, Poiret M-L, Shimizu K, Hashimoto C, Furuichi T	4．巻 142
2．論文標題 Do female bonobos (Pan paniscus) disperse at the onset of puberty? Hormonal and behavioral changes related to their dispersal timing	5．発行年 2022年
3．雑誌名 Horm Behav	6．最初と最後の頁 105159
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.yhbeh.2022.105159	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 Hashimoto C, Ryu H, Mouri K, Shimizu K, Sakamaki T, Furuichi T	4．巻 63
2．論文標題 Physical, behavioral, and hormonal changes in the resumption of sexual receptivity during postpartum infertility in female bonobos at Wamba	5．発行年 2022年
3．雑誌名 Primates	6．最初と最後の頁 109-121
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10329-021-00968-w	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 Toda K, Furuichi T	4．巻 63
2．論文標題 Do immigrant female bonobos prefer older resident females as important partners when integrating into a new group?	5．発行年 2022年
3．雑誌名 Primates	6．最初と最後の頁 123-136
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10329-021-00971-1	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 －

〔学会発表〕　計0件

〔図書〕　計1件

1．著者名 Furuichi T, Idani G, Kimura D, Ihobe H, Hashimoto C	4．発行年 2023年
2．出版社 Springer, Singapore	5．総ページ数 589
3．書名 Bonobos and people at Wamba: 50 years of research	

〔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
研究分担者	戸田　和弥 (Toda Kazuya) (20881931)	総合研究大学院大学・統合進化科学研究センター・日本学術振興会特別研究員（PD） (12702)	
研究分担者	橋本　千絵 (Hashimoto Chie) (40379011)	京都大学・野生動物研究センター・助教 (14301)	

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			
コンゴ民主共和国	生態森林研究所	キンシャサ大学		
ウガンダ	マケレレ大学			