

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 9 月 17 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2014

課題番号：24570257

研究課題名(和文)ロエストモンキーにおける単雄複雌群維持機構：行動の性差はあるか？

研究課題名(英文)The mechanism of maintaining one male - multi female group in l'Hoest's monkeys:
Behavioral difference between male and female.

研究代表者

田代 靖子 (TASHIRO, YASUKO)

京都大学・霊長類研究所・研究員

研究者番号：60379013

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：アフリカに生息するグエノンの一種・ロエストモンキー(Cercopithecus lhoesti)を対象とし、単雄複雌群を維持するメカニズムについて調べた。対象群の全個体を個体識別し、個体間関係や群れ間関係に関する行動学的データを収集した。その結果、オスとメスでは他群の個体に対する行動が違ふこと、群れの分裂・融合などの社会変動に応じて個体間関係を柔軟に変化させることが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：I investigated about the mechanism which maintains one male - multi female group in l'Hoest's monkey (Cercopithecus lhoesti). I identified all the individuals of an object group, and collected the behavioral data about the relation between individuals, or the relation between groups. As a result, I found that the behavior to other group had a difference between male and female. They changed relation between individuals flexibly according to social changes, such as group fusion and group fission.

研究分野：生物学

キーワード：ロエストモンキー グエノン ウガンダ 個体間関係 群れ間関係 社会構造 社会交渉 単雄複雌群

1. 研究開始当初の背景

霊長類の社会構造は種によって決まっており、系統的に近い種は同じような社会構造を持っていることが多い。オナガザル亜科に分類される種の群れは基本的に母系の血縁個体によって構成され、メスが生まれた群れにとどまるのに対して、オスは性成熟をむかえる頃に群れを移籍する。個体識別に基づく霊長類の社会学的研究の初期から、複数のオスが群れに含まれる複数雄複雌群で個体間に比較的明確な優劣関係があるマカクや、重層的な社会構造を持つヒヒの研究は数多くおこなわれている。一方、群れに成熟オスが1頭しかいない単雄複雌群を形成する森林性グエノンについては、採食生態などの研究はあるものの、社会行動に関する研究はあまりおこなわれてこなかった。特に、個体識別に基づく社会行動の研究は、Cordsらがケニアのカカマガ森林でおこなっているブルーモンキーの研究(例えば Cords 2007; Cords & Chowdhury 2010)以外は皆無といってよい。その理由として、顔による個体識別が容易なマカクなどに比べて、グエノンは個体差に乏しく、尾の脱落など後天的な形態的特徴以外で個体識別をするのが極めて難しいことがあげられる。また、森林性グエノンの多くは樹上性であり、植生や利用する高さによっては顔の確認がしにくいことも影響していると考えられる。

研究代表者は、科学研究費補助金による研究の一環として、平成9-10年度にウガンダ共和国カリンズ森林において2種のグエノン(ロエストモンキー、ブルーモンキー)を対象として採食生態を研究し、ロエストモンキーが無脊椎動物の採食に非常に長い時間を費やす特殊な食性をもつこと、2種が森林の異なる高さを利用しており、ロエストモンキーは地上性の高いグエノンであることを示した(Tashiro 2006)。平成21年度からは、2種のグエノンを対象とした採食戦略と形態の関連についての研究をおこなっている。その過程において、ブルーモンキーの群れの分裂とロエストモンキーの群れの融合という逆方向の社会変動や、群れオスの交代、基本的には単雄群であるといわれているブルーモンキーの群れに複数のオスが存在している状態を

観察した。さらに、ロエストモンキーの入付け(観察者への馴致)が進むにつれ、地上性である同種の至近距離からの観察が可能となり、群れの一部の個体について個体識別に基づく行動観察ができるようになった。そこで、ロエストモンキーを対象に、単雄複雌群の[オス/メス]が、[群れの仲間/それ以外]に対して取る社会行動を詳細に観察することによって、同種の世界構造を明らかにし、その維持機構を解明する本研究課題に着手した。

2. 研究の目的

本研究では、単雄複雌群を形成する[オス/メス]が取る社会行動を比較することによって、群れの形成と維持にそれぞれがどのように関わっているのかを明らかにするのが第一の目的である。具体的には、個体識別に基づく行動観察をおこない、各個体の社会交渉(親和的交渉及び敵対的交渉)の相手と頻度についてデータを収集する。この社会交渉には、群れ内の個体との交渉だけではなく、隣接群との出会い場面で生じる行動も含まれる。対象となるロエストモンキーの群れの場合、複数の群れが遊動域を重複させて高密度で生息しており、2日に1回程度隣接群と出会っている。母系集団で血縁関係があるメスとコドモの行動は、外から移入した「一時的滞在者」であるオスと異なるのか、「群れ」という構造を維持するのはどの個体の行動によるのかを示すことによって、単雄複雌群形成に積極的に関与するのはどのような属性を持つ個体なのかを解明するのが目的である。

それを踏まえて、オナガザル亜科で報告されている様々な社会構造と社会行動の変異を系統関係や生態的条件の違いから比較検討し、オナガザル亜科の社会構造を決めるメカニズムとその維持機構について明らかにする。

3. 研究の方法

本研究では、ウガンダ共和国カリンズ森林に生息するロエストモンキーを対象とする。個体識別に基づいて、社会交渉(親和的交渉及び敵対的交渉)のデータ収集をおこなう。群れの全個体から非侵襲的にDNA試料を収集し、血縁関係を明らかにする。収集した行動データを個体毎

に分析し、ロエストモンキーが群れの仲間及びそれ以外の個体に対してとる社会的行動の特徴と、それが単雄複雌群の維持にどのようなにはたしているかを明らかにする。この結果と合わせて、オナガザル亜科に属する種の社会行動の変異と系統関係、それぞれの生態的条件等を比較し、オナガザル亜科の社会構造を決めるメカニズムとその維持機構を明らかにする。

基本的には、終日個体追跡によって行動データを収集する。ロエストモンキーの群れを発見した時点から観察を始め、移動・採食・休息・社会交渉・その他の行動に分類して記録する。社会交渉については、相手、交渉内容、交渉の持続時間を詳細に記録する。群れ間の出会い場面においては、ビデオカメラを併用し、追跡個体以外についても行動データを収集する。群れ間関係を分析するために、GPSを用いた遊動域の記録と、群れ間交渉が起きた場所の特定をおこなう。

対象群追跡中に、個体が特定できる糞を発見した場合に採集する。帰国後、試料からDNAを抽出し、分析する。その結果から、群れ内の血縁関係を明らかにする。

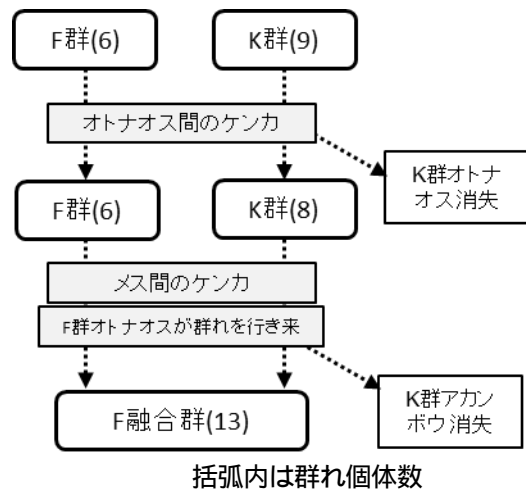
4. 研究成果

(1)ロエストモンキーの社会変動と社会行動

ここでは、ロエストモンキーの群れに1頭だけ存在する成熟オスを「アルファオス」と表記する。

群れの融合と分裂

2009年から観察しているロエストモンキーの対象群(F群)では、2009年に群れの融合が観察された。隣接する2群のアルファオスのケンカと一方のオスの消失に引き続き、2群のメス間のケンカが起こり、F群のアルファオスが群れの間を行き来したのち、1ヶ月後には群れが完全に融合したと考えられる。この時、融合群にいたアカンボウが消失した。消失の原因は不明であるが、オスによる子殺しの可能性がある。F融合群は、主にもとのF群遊動域を利用していた。



F融合群は、2010年には12頭だったが、その後、徐々に群れ個体数が減少し、2013年9月には4頭になった。そのうち一部はオスの移出と個体の死亡によると推定されたが、急激な個体数減少の原因は不明である。

4頭にまで減少したF融合群は、隣接群(B群)に追従するようになった。特に、若いメス個体が積極的に行動した。アルファオス間では攻撃的交渉が起こり、最終的にF群オスを残して若いメス3頭がB群に移入した。

F群メスのB群への移入後、B群の以前のアルファオスがB群の一部個体を連れて新群(M群)を形成した(群れの分裂)。この時、F群由来のメス3頭は新群へついていった。

融合群の群れ内個体間関係

F融合群の個体識別をしたのち、個体間で見られるグルーミング(親和的交渉)と敵対的交渉について記録した。その結果、すべての個体が異なる群れ出身の個体とグルーミングをしており、親和的な社会関係を作り上げることができたことがわかった。敵対的交渉は稀だった。

M群においても、異なる群れ出身の個体間でグルーミング交渉が見られている。ただし、同じ群れ出身の個体間でグルーミングの頻度がより高い傾向が見られる。

アロマザリング行動

2013年から2014年にかけて、5例の出産が確認された。その際、出産後の早い時期からアロマザリング(代理母)行動が観察された。2013年の出産事例において、母親・新生児・代理母の行動観察により、アロマザリング行動の意義について分析をおこなった。

母親を対象として個体追跡したところ、2013年2月には母親と新生児は約4分の3の時間を一緒に過ごし、新生児は母親に運ばれていることが多かった。一方で、母親以外の個体によるアロマザリング行動もたびたび観察され、若いメスが新生児の面倒をよく見ていた。4月から5

月の観察期間中には、新生児は母親に運ばれず自分で移動することが多くなり、母親と新生児が一緒にいた時間は4割以下だった。また、母親以外の個体によるアロマザリング行動も少なくなった。

2月の母親の行動を分析したところ、新生児と一緒にいるときは休息が増え、一緒にいないときは昆虫探索を含む移動や採食の時間が増えていた。5月にも新生児と一緒にいるときは休息が増え、一緒にいないときは採食や社会交渉の時間が増えたが、移動時間には差がなかった。また、2月のアロマザーの行動を分析したところ、母親と同様に、新生児を連れているときには休息の時間が増え、移動や採食の時間が減っていた。

以上より、新生児には若いメスの関心を引きつける魅力があり、母親はアロマザーに新生児を任せることによって、採食や昆虫探索の時間を増やすことができると考えられる。非血縁個体もアロマザリングをすることから、この行動は妹の世話というより、若いメスによるコドモのケアのトレーニングになっている可能性が高い。カリンズ森林のロエストモンキーは昆虫採食(昆虫探索)に長い時間を割くことがわかっており、移動の制限要因となる新生児の運搬を他個体に任せることが、母親の利益になっていると考えられる。

オスの移出入と群れ間関係

ロエストモンキーの群れには、陰嚢が青くなった成熟オスは1頭だけしかいないが、若いオスが複数存在する。これらのオスが群れ出身で移出前の個体であるか、群れ外からの移入個体であるかが、調査開始当初は不明だった。しかし、調査期間中、群れ外からの若オスの移出入を確認した。若オスは単独で群れに移入する場合と、アルファオスの交代期と一緒に移入する場合があった。

群れ内にいる間は、アルファオスと若オスは共存しており、オス間でのグルーミング交渉が見られる。また、群れ間の出会い場面では、若オスがアルファオスと一緒に他群を威嚇する場合もある。しかし、成熟間近になった若オスをアルファオスが群れから追い出した事例があり、成熟オスの群れ内での共存は難しいようである。

群れ間の出会いでは、オス間の敵対的交渉(追いかけあいとディスプレイ)が見られることが多い。その際、オスは尾を高く上げて青い陰嚢を誇示するディスプレイをおこなう。接触を伴う攻撃的交渉になることは少ない。

一方、群れ間交渉の場面で複数のメスとコドモが直接的な攻撃的交渉をおこなう場合もある。そのような場面では、複数対複数でならみ合いと追いかけあいが起こり、怪我を負うこともある。

オスの移出入と群れ間関係についてはまだ十分なデータがないため、今後、さらにデータを

収集して検討する必要がある。

考察

オナガザルの仲間において、群れの融合や分裂はあまり観察されておらず、5年あまりの間に群れの融合と分裂が連続して起こった理由は不明である。このような社会変動の続く中、個体識別をして行動を記録することによって、ロエストモンキーの群れ内での個体間関係が明らかになってきた。また、社会変動後、それまで敵対的な関係にあった個体間で親和的な関係が構築可能であることが示された。

ロエストモンキーの群れ間は敵対的である。小さい群れの場合、融合することによって、隣接他群との関係を有利に運ぶことができる可能性がある。

群れの融合・分裂・オス間関係などから、ロエストモンキーの群れにおいては成熟オスが1頭だけ存在する「単雄複雌」の状態が厳格に守られていることが明らかになった。最初の群れ融合では、「成熟オスの不在」という状況を、残されたメスたちが群れの融合という手段で解決した珍しいケースだったのではないかと考えられる。カリンズに同所的に生息するブルーモンキーやレッドテイルモンキーでは、繁殖期に複数のオスが群れの中に存在する状態が頻繁に観察される。単雄複雌という基本構造は多くのグエノンで共通しているが、群れ個体数、群れ間関係、群れ内の個体間関係や、成熟したオスが共存できるかどうかなど、種間や調査地間で様々な変異があると考えられる。

(2)グエノン3種の種間関係

カリンズ森林で同所的に生息し、遊動域を重複させている3種のグエノンについて、種間交渉を記録した。3種は日常的に出会っており、ブルーモンキーとレッドテイルモンキーは頻繁に混群を作ることが知られている。

種間で観察された交渉は遊びやグルーミングなどの親和的交渉、追いかけあいなどの敵対的交渉である。

遊び

3種の間で、追いかけて、レスリングなどの遊びが観察された。特にブルーモンキーとレッドテイルモンキーの間で頻繁に観察され、ロエストモンキーが参加することは稀だった。主にコドモや若い個体が参加していた。

グルーミング

グルーミング交渉はほとんど起こらない。レッドテイルモンキーが他種に近づいてグルーミングの要求をすることが多かった。

敵対的交渉

敵対的交渉も稀にしか起こらない。起こった場合も、多くは威嚇だけで終わり、直接的な攻

撃になる例は観察されなかった。採食場所をめぐって追いかけたり威嚇したりするようである。

考察

種間交渉のデータは少ないが、これまで得られたデータによると、レッドテイルモンキーが種間交渉により積極的であるようである。3種の外見はそれぞれ特徴的であり、同種の他群とは区別していると考えられる。日常的に他種と出合いを繰り返すことにより、種の違う「知り合い」として互いに個体識別をしている可能性がある。

霊長類が同所的に生息する他種の動物 - 霊長類、哺乳類、鳥類など - をどのように認識しているかは、霊長類の認知能力をはかる上で非常に興味深い。捕食 - 被食関係などの直接的な利害関係がない他種との関係性について、さらにデータの蓄積と分析が必要であると考えられる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計2件)

- Inoue E, Tashiro Y, Ogawa H, Inoue-Murayama M, Nishida T, Takenaka O (2013) Gene flow and genetic diversity of chimpanzees in Tanzanian habitats. *Primate Conservation* 26: 67-74 (査読あり) DOI: <http://dx.doi.org/10.1896/052.026.0105>
- Furuichi T, Idani G, Ihobe H, Hashimoto C, Tashiro Y, Sakamaki T, Mulawwa MN, Yamgozene K, Kuroda S (2012) Long-term studies on wild bonobos at Wamba, Luo Scientific Reserve, D. R. Congo: towards the understanding of female life history in a male-philopatric species. In: Kappeler PM, Watts DP (eds.) *Long-term Field Studies of Primates*. Springer-Verlag, Berlin, pp: 413-433. (査読あり) DOI:10.1007/978-3-642-22514-7_18

[学会発表](計15件)

- 五百部裕, 田代靖子 (2015) ウガンダ、カリンズ森林における中・大型哺乳類の生息密度推定法の検証. 第31回日本霊長類学

会大会, 京都大学(京都市), 2015年7月18-20日.

Tashiro Y (2014) Research on guenons and colobus in the Kalinzu Forest, Uganda JSPS Core-to-Core Program Symposium: Ecology and Conservation of Great Ape Populations, Kampala (Uganda), December 18th 2014.

Tashiro Y (2014) "Hunting Craze" by blue monkeys (*Cercopithecus mitis*) in the Kalinzu Forest, Uganda. The 25th Congress of International Primatological Society, Ha Noi (Vietnam), August 11-17, 2014.

五百部裕, 田代靖子 (2014) ウガンダ共和国カリンズ森林における中・大型哺乳類の生息密度. 第30回日本霊長類学会大会, 大阪科学技術センター(大阪市), 2014年7月4-6日.

田代靖子, 五百部裕 (2014) アロマザリング(代理母)行動は母親の利益になるか? - ロエストモンキーの事例報告 -. 日本アフリカ学会第51回学術大会, 京都大学(京都市), 2014年5月23-25日.

五百部裕, 田代靖子, 松田一希, 郷もえ, 橋本千絵, 小藪大輔, 清水大輔, 赤尾大樹, 松村秀一, 早川卓志, 今井啓雄 (2014) アフリカ産オナガザル類を研究する意義. 日本アフリカ学会第51回学術大会, 京都大学(京都市), 2014年5月23-25日.

田代靖子 (2013) ウガンダ共和国カリンズ森林におけるグエノン3種の社会交渉. 第29回日本霊長類学会・日本哺乳類学会2013年度合同大会, 岡山理科大学(岡山市), 2013年9月6-9日.

田代靖子, 五百部裕 (2013) ウガンダ共和国カリンズ森林におけるロエストモンキー (*Cercopithecus lhoesti*) のアロマザリング行動. 第29回日本霊長類学会・日本哺乳類学会2013年度合同大会, 岡山理科大学(岡山市), 2013年9月6-9日.

田代靖子 (2013) ウガンダ・カリンズ森林に生息するグエノン3種の種間関係: 社会

的遊びとグルーミング(予報). 日本アフリカ学会第 50 回学術大会, 東京大学(東京都目黒区), 2013 年 5 月 25-26 日.

五百部裕, 田代靖子, 郷もえ (2012) ウガンダ、カリンズ森林に生息するオナガザル科霊長類 4 種 of 食物重複. 第 66 回日本人類学会大会, 慶應義塾大学(横浜市), 2012 年 11 月 2-4 日.

清水大輔, 田代靖子, 橋本千絵, 五百部裕 (2012) 同所的に住むオナガザル科霊長類の歯冠形態と採食される葉の堅さ. 第 66 回日本人類学会大会, 慶應義塾大学(横浜市), 2012 年 11 月 2-4 日.

Tashiro Y (2012) Group fusion of I'Hoest's monkey (*Cercopithecus lhoesti*) in the Kalinzu Forest, Uganda. The 24th Congress of International Primatological Society, Cancun (Mexico), August 12-18, 2012.

田代靖子 (2012) ロエストモンキー (*Cercopithecus lhoesti*) の群れ融合後の社会関係(予報). 第 28 回日本霊長類学会大会, 椋山女学園大学(名古屋市), 2012 年 7 月 6-8 日.

田代靖子 (2012) “Lola ya Bonobo” の飼育ボノボによるハシゴ利用. 日本アフリカ学会第 49 回学術大会, 国立民族学博物館(吹田市), 2012 年 5 月 26-27 日.

6 . 研究組織

(1) 研究代表者

田代 靖子 (TASHIRO YASUKO)
京都大学・霊長類研究所・研究員
研究者番号: 60379013