

平成 21 年 6 月 10 日現在

研究種目：若手研究（B）
 研究期間：2007年度～2008年度
 課題番号：19770213
 研究課題名（和文）アマゾン熱帯林における野生クモザルの社会構造と音声コミュニケーションの進化
 研究課題名（英文）Evolution of social structure and vocal communication in wild spider monkeys at Amazonian neotropical forest.
 研究代表者
 下岡 ゆき子（SHIMOOKA YUKIKO）
 帝京科学大学 生命環境学部 講師
 研究者番号：70402782

研究成果の概要：野生クモザルにおける離合集散型の社会構造の実体を解明するために、2人の観察者が同時に同じ群れの異なる2個体を追跡して観察する同時2個体追跡を行った。同時に各観察者の位置をGPSを用いて記録して対象個体の位置と推定し、群れ内の2個体間距離を算出し、その分布パターンを指標として群れの集合性を定量化した。また、集合性と関連する社会的文脈において、どのような発声が行なわれたかを明らかにした。これらの結果をニホンザルでの先行研究と比較し、離合集散する社会における社会構造と社会性の特徴を明らかにした。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	800,000	0	800,000
2008年度	600,000	180,000	780,000
年度			
年度			
年度			
総計	1,400,000	180,000	1,580,000

研究分野：

科研費の分科・細目：5901

キーワード：動物、生態学、人類学、行動学、環境

1. 研究開始当初の背景

霊長類の多くは群れを作って生活する。群れのメンバーが常に一緒に行動するようなまとまりの良い群れが一般的だが、一部の種では、集合性の低い“離合集散型”の群れが見られる。離合集散型の群れでは、群れのメンバーはパーティと呼ばれる小集団に分かれて活動する。パーティは流動的で、合流と分裂を繰り返し、その大きさや構成も様々で

ある。しかし、群れの行動域を逸脱することはなく、隣接群の個体とパーティを形成することもない。離合集散型の社会は、大型類人猿のチンパンジー、ボノボ、そして新熱帯に生息するクモザルとムリキでのみ見られる、珍しい社会構造である。これら4種は、オスが一生を生まれ育った群れで過ごし、メスが群れ間を移籍する父系の社会をもつ点でも共通している。

本研究で扱うクモザルは、中南米に広く分

布する樹上性の霊長類で、あまり野外調査が行なわれていない種の1つである。クモザルについての研究は、その離合集散する社会の適応的意味を論じるものがほとんどである。Symington (1988)やChapman (1990)は、クモザルの主要な食物である果実が多い季節には大きいパーティが、少ない季節には小さいパーティが作られることを示し、離合集散することによって、食物を巡る群れ内競争を下げる適応的意味があると解釈している。

近年、複数の霊長類種の比較研究により (Aureli et al., 2007)、中間的な社会構造も見られることから、離合集散する群れ vs まとまりの良い群れとして二分化するよりも、集合性の高い群れ⇔低い群れというように連続的なものとして捉えるべきではないかと考えられるようになりつつある。

(1)この状況を踏まえ、申請者は平成15-16年度に、GPSを用いた同時二個体追跡という新しい方法を用いて、集合性の高いニホンザルにおける群れの広がりやを測定した。これは二人の観察者が同じ群れの2個体を同時に追跡し、同時にそれぞれの個体の位置をGPSによって記録するというものである。この方法を用いることにより、ある瞬間における2個体間の距離を自動的に測定することができ、ニホンザルの群れの中において、個体がどの程度の距離に広がっているのかを推定することができる。この調査の結果、ニホンザルの群れにおいても群れ内の個体の広がりや、季節によって大きく異なることが明らかになった。夏には時には群れが2つに分かれてしまうサブグルーピングという現象が見られ、その際には1000mを超えて広がってしまうこともあった。また、他個体との個体間距離に性差や個体差などの顕著な傾向は見られなかった。この事実は、Aureliらの主張する、社会構造の連続性を支持するものである。Aureliらの主張はいまだ概念的なものであり、申請者によるニホンザルの結果は、初の実証データとなっている。霊長類の社会構造は様々であり、種間比較は容易にはできない。この手法は、群れ内の個体の分布という共通したパラメータを用いて、様々な社会構造を容易に比較することができる点で有効であると考えられる。

(2)また、社会構造の複雑化は、個体間の社会的場面をより多様にする。それに伴い、個体間の関係を親和的に保ち、群れ社会を維持するための様々なコミュニケーション手段が進化すると考えられる。クモザルにおいては、日常的に分散しているオトナオスが、数日に一度はほぼ全員が集まって行動域の周縁部をパトロールすることが知られている (Shimooka, 2005)。この際、オスたちはパトロールの直前に行動域のあちこちから集まり、終了後には再び散らばっていく。約2km²

の行動域の中で、オスはどのように他のオスの位置を知り、タイミングよく合流することができるのだろうか。クモザルにおけるコミュニケーションはほとんどわかっていない。特に分散した遠く離れた個体同士がどのようなコミュニケーションを交わし、合流や分散を引き起こしているのか、という離合集散の至近要因については全くわかっていないのが現状である。

2. 研究の目的

(1)本研究では、集合性の低い群れを作るクモザルにおいて同時2個体追跡を行ない、クモザルの群れ内における個体の空間分布パターンを定量的に示す。得られた結果をニホンザルでの結果と比較することにより、集合性の異なる種間において社会構造を客観的かつ定量的に比較することが可能かを検討する。

(2)あらゆるコミュニケーション手段の中でも、音声は最も広範囲に効率よく情報を伝達できる手段である。2種類の音声WhinnyとLong Loud call (LLC)について、どのような文脈において発声されるのかを明らかにする。この際、同時2個体追跡による、2つのパーティにいる2個体間の距離の増減を発声の文脈として取り上げ、離合集散と直接関係するような場面でのどのような発声が行われるかを明らかにする。また、同様な調査をニホンザルのサブグルーピングについても行っているため、その結果を比較することにより、社会構造の一側面である集合性の違いが、コミュニケーション手段とどのように関わり合って進化したかについて検討を行う。

3. 研究の方法

(1)調査対象と調査期間：エクアドル・ヤス国立公園内のTiputini Biodiversity Stationにおいて、野生クモザル (*Ateles belzebuth belzebuth*) MQ-1群を対象として、2007年7-9月、2008年共8-9月に野外調査を行った。MQ-1群については、2005年に予備調査を行い、主な行動域を明らかにすると共に、人付け及び個体識別を完了させ、同群には5頭のオトナオス、9頭のオトナメスがいることが明らかになっていたため、これら全てを対象個体とした。2回の調査によって、計約520時間の同時2個体追跡を行った。

(2)調査内容：調査者(研究代表者および連携研究者)はそれぞれ独立に、夜明けから日暮れまで、MQ-1群の行動域を歩き、クモザルのパーティを発見したらそれぞれそのパーティにいるオトナ個体1頭を個体追跡した。対象を見失った場合には、MQ-1群の他パーティを新たに搜索、発見し、同様に観察を継続した。

それぞれの調査者はGPS (Empex製Map21EX)

を用いて、5秒ごとに位置を自動的に記録した。観察者は対象パーティ内の追跡個体から水平方向に5~15m以内において観察をおこない、観察者の位置を対象個体の推定位置とすることによって、対象個体の移動ルートを正確に把握した。GPSデータの正確さを維持するため、15分ごと（毎時0、15、30、45分）にDOP値を手動で記録した。調査後にこれらGPSデータを用いて、15分ごとに2個体間の距離を算出した。15分と設定したのは、連続する2データの独立性を維持するためである。この際、DOP値が6.0以下のものだけを正確な位置を示す有効なデータとして使用した。

また、5分ごとに対象個体の活動内容（移動／採食／休息／その他）を記録し、15分ごとに対象個体のいるパーティの構成メンバーを記録した。さらに、対象個体のいるパーティから発声があった場合には、音声、発声個体名、時刻、発声回数、直前直後における他個体からの発声（他パーティからの発声を含む）の有無を記録した。

4. 研究成果

(1) クモザルにおける群れ内の個体の分布パターン

クモザルの2個体間距離の分布は図1の通りとなった。最大距離は2420m、全体の40%以上が0~100mであった。また、2000~2100m付近を中心とした小さなピークも見られた。

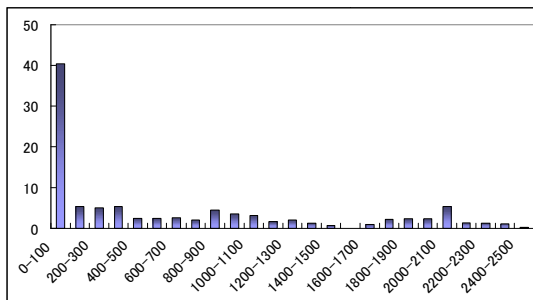


図1：クモザルの2個体間距離の分布。
Y軸は全体のポイント数に占める割合（%）

この分布を生存曲線として示し、0~300m部分を拡大したのが図2である。曲線は急な直線と緩やかな直線の2本の直線によって近似され、その交点は42m付近であることが明らかになった。

これはつまり、クモザル個体の空間分布は2つの要因から決定されており、1つは急な直線によって示されるような近距離で行動を同調させながら活動している場合、もう一つは緩い直線によって近似されるような、2個体が独立に活動する場合の空間分布であることがわかる。これはすなわち、前者は2個体と同じパーティにいる場合、後者は異なるパーティにいる場合の2個体間距離の分布パターンを示しているといえるだろう。つまり、

2つの近似直線の交点である42mという距離

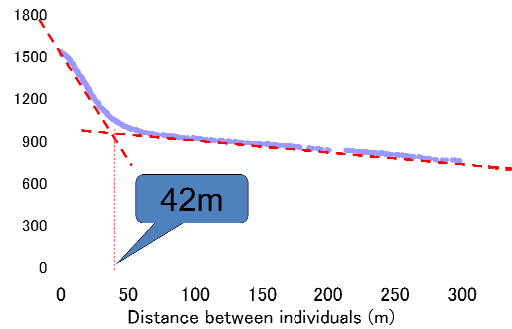


図2：クモザルの2個体間距離の分布の0~300m部分。
Y軸は survival index

は、パーティとして行動を同調させることのできる距離の限界値と捉える事ができる。ただし、42mを中心にいずれの直線とも接していない部分があり、これは両者の中間的な部分であると考えられる。このグレーゾーンを考慮すると、同じパーティにいるような個体は、ほとんどの場合、50m以内の広がりには収まっているということが出来る。つまり、この結果から、パーティ=“50m以内の広がりには収まる個体の集合”と定義づけることができる。これまで、パーティの定義は経験的・主観的なものに限られており、研究者間にもばらつきが大きく、同種内においても単純な比較が困難であったが、これにより、パーティの実体に基づいた、定量的な定義を設定できることが明らかになった。

(2) 個体間距離に見られる性差

次に、オス-オス間の個体間距離と、メス-メス間の個体間距離を比較した。図3aに示すように、オス同士は60%以上の場合に個体間距離は100m以内であり、1500m以上離れることがほとんどないことがわかる。

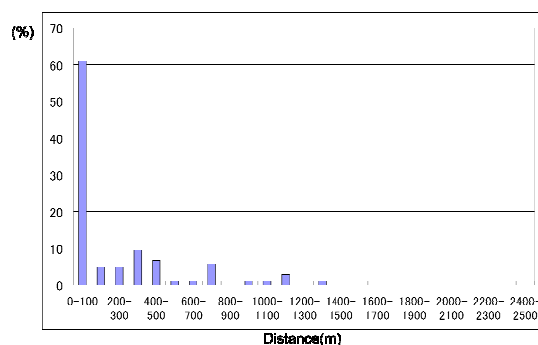


図3(a)：オス-オス間の2個体間距離の分布

一方、メス同士においては、図3bに示すように、個体間距離が100m以下になる場合はわずか30%強に過ぎず、さらに1600~2500mにもう一つの分布のピークがあることが明らかになった。つまり、全体的な分布におけ

るこの距離のピークは、ほとんど全てがメスの分布パターンによって説明されるものであるといえる。この性差は、クモザルの社会において、個体はランダムに分散しているのではなく、それぞれの社会性に基づいた分布をしていることを示している。

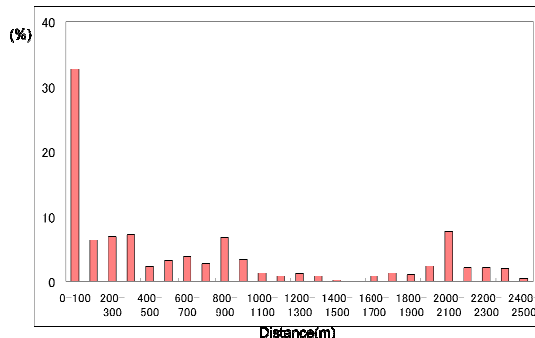


図 3(b)：メス-メス間の 2 個体間距離の分布

(3) 離合集散のイベントの生起

通常、野外での観察時には、観察者が気付かない間にパーティの分散や集合が起きていることが多くあり、いつ分散や集合が起きたかを正確に示すのは困難である。しかし、上記のパーティの定義に基づいて、2 個体間の距離の推移を手掛かりとすれば、これらイベントを客観的に定義づけることができるのではないだろうか。

そこで、集合と分散の生じた各事例を詳細に検討したところ、2 個体間距離が 50m 未満から 50m 以上に推移した場合をパーティの分散、50m 以上から 50m 未満と推移した場合にパーティの集合とすることで、離合集散のイベントが起きた瞬間を切り出すことが可能であることが明らかになった。実際の事例を示したものがそれぞれ図 4(a)、(b)である。

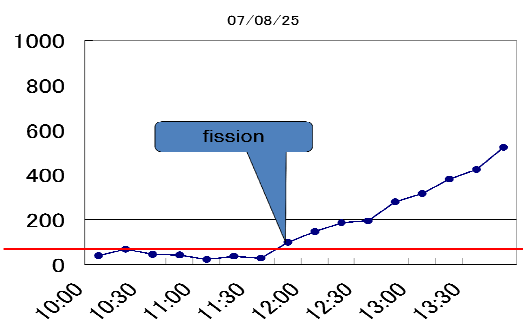


図 4(a)：パーティの分散が起こった場合の 2 個体間の距離の推移の実例。X 軸は時刻、Y 軸は 2 個体間の距離 (m)。赤線はパーティの定義である 50m を示している。

図 4(a)の事例では、午前 10 時から同じパーティで活動していた 2 個体が、12:00 に分散し、2 つのパーティに別れた後、緩やかにその間の距離を離していったことを示している。

また、図 4(b)の事例では、1.3km も離れて活動していた 2 個体が、短時間のうちに急接近し、11:15 に合流したのち、夕方まで同じパーティで活動し続けたことを示している。

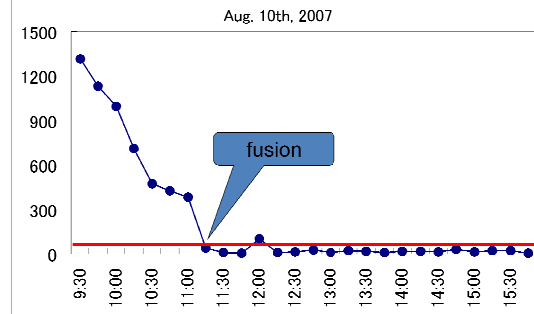


図 4(b)：パーティの分散が起こった場合の 2 個体間の距離の推移の実例。

これらの事例によって示される個体間距離の推移を見る限り、50m というパーティの定義は妥当なものと考えられる。個体の分布パターンを明らかにした上でパーティを定量的に定義づけたことによって、これまで単独の観察者による観察だけでは困難であった、離合集散のイベントの生起時点を割り出し、その実体を詳細に検討するための地盤を築くことができたといえる。

(4) 離合集散の前後における発声パターン

そこで、離合集散のイベントという文脈と関係して、個体がどのような振る舞いをしていのかを明らかにするために、音声を取り上げて、各イベントの直前と直後での行動の違いが見られるか、検討を行う。

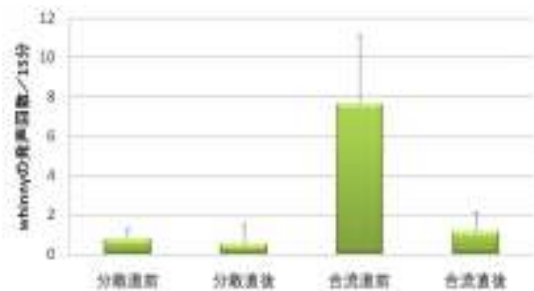


図 5：Whinny の発声頻度と離合集散の文脈

クモザルの近距離音声で、最も高頻度に鳴き交わされる音声である whinny (Eisenberg, 1976) に注目し、分散と集合の生じた直前 30 分、直後 30 分で発生頻度を比較した。その結果を図 5 に示す。この結果から、クモザルは、パーティが分裂する際や、合流してしまっただけには whinny をほとんど発さないのに対し、合流直前には非常に高頻度に発していることが明らかである。この結果から、whinny はしばらく離れていた個体同士が「出会う」場面で多く発される音声であることが

明らかである。

しかし、whinny は近距離音声である。森林の中で、この音声の届く距離は 100m 程度が限界である。つまり、遠くにいる個体呼び寄せる音声というよりも、出会う直前に個体同士が交わす“挨拶”としての意味が強いのではないだろうか。クモザルにおける攻撃的な交渉は稀であるが、採食以外の場面で攻撃が起こりやすいのは、2パーティの出会い場面である。合流の直前に相手に自らの存在を示すことにより、長期間にわたって出会っていない個体同士の緊張を緩和し、スムーズな合流を促す、というような効果があるのではないかと考えられる

(5) ニホンザルとクモザルの比較

①群れ内の個体の空間分布

研究代表者らの先行研究 (Sugiura et al., submitted) と比較することにより、ニホンザルの分布パターンとは以下の相違点が見られることが明らかとなった。

A) 2 個体間の距離を指標にとると、クモザルの方が最大距離においても、全体的な距離の分布においても、より恒常的に分散して分布しているといえた。

B) しかしながら、ニホンザルでも季節的には短時間ながらサブグルーピングも見られ、生存曲線として示した場合に 2 つの直線によって近似される、つまり、個体の空間分布には同パーティ (サブグループ) 内の分布と異なる 2 つのパーティ (サブグループ) 間での分布の 2 点から説明される、という点は共通して見られた。

C) しかしながら、群れのまとまりを維持できる範囲はニホンザルにおいて 300m、クモザルにおいて 50m と大きな違いが見られた。

D) ニホンザルでは個体間の距離に顕著な差が見られなかったのに対し、クモザルでは大きな性差が見られた。

以上から、単純に 2 個体間距離の分布という観点からは、両種の社会構造には連続性が認められた。しかしながら、ニホンザルでは群れのメンバー全員がまとまって行動するのが基本にあり、サブグルーピングは偶発性の高いイベントであるのに対し、クモザルでは小パーティに分かれて分散するのが基本にあり、集合や合流はより操作的な事象であるという点で大きく異なっていると考えられた。

②近距離音声の発声パターンの比較

ニホンザルでは研究代表者らの先行研究 (Sugiura et al., submitted) により、群れのまとまりが維持される広がり 300m 程度であることが明らかにされている。そこでクモザルと同様に、2 個体間距離が 300m 未満から 300m 以上に推移した場合を分散、300m 以

上から 300m 未満と推移した場合に集合と捉え、ニホンザルの近距離音声であり、最も高頻度に鳴き交わされる音声であるクーコールの発声頻度を文脈によって比較した。その結果を図 6 に示す。これにより、ニホンザルでは、合流の直前直後では平常時と発声頻度に特に違いが見られないものの、分散場面においては直前では少なく、直後では多い傾向が見られることが明らかになった。

クーコールには自分の位置を他個体に知らせると共に、他個体の位置を知ることによって個体間の距離を維持し、離れてしまわないようにする機能があると考えられている。この結果はつまり、発声頻度が低くなってしまうと分散が生じ易くなり、分散してしまうと他個体の位置を探るために高頻度に発声する、と捉える事ができるのではないだろうか。

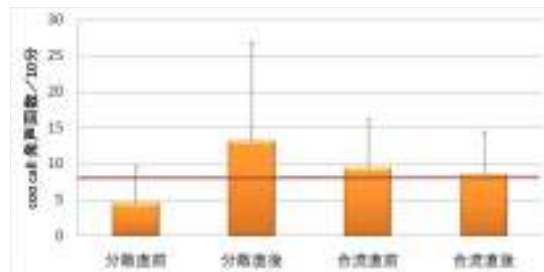


図 6: ニホンザルのクーコールの発声頻度とサブグルーピングの文脈。赤線は平常時のクーコールの平均発声頻度を示す。

この結果をクモザルでの結果と比較すると非常に興味深い。集合している状態があるニホンザルでは、分散していた個体同士が集合するという事よりも、集まっている状態から分散することに対して発声が強くと見られるのに対し、分散している状態があるクモザルでは、分散することに対してはこだわりがなく、合流する状況において発声が強くと見られるのである。

これは、群れの集合性の違いがもたらす社会性の違いを反映したものと考えられる。それぞれの社会を維持していく中でどのような制限要因が生じ、それにどのように対処していったのかを探るきっかけとなるだろう。

(6) 今後の展望

今回はニホンザルとクモザルとに共通する近距離音声を元に分析を行ったが、クモザルに特徴的でニホンザルにはない、長距離音声の分析が必要である。既にデータは取得済みであり、現在、離合集散の動態に直接関与するような効果があるかどうか、同時 2 個体追跡の結果を合わせて分析を進めている。長距離音声も Whinny と同様に合流前に高頻度に発声されるようであるが、鳴き交わされる文脈が詳細な点で異なり、より遠くの距離

で鳴き交わされること、そしてその後の個体間の距離がより明確に短縮されるなど、発声が他個体の動きに直接的に影響を与えている可能性が高いのではないかと予想している。こうした種に独特な音声の機能と発声文脈を明らかにすることによって、社会構造の進化に伴ってどのような新たな文脈が生じ、そこで有効となるような音声コミュニケーションがどのように進化してきたのかを問うことが可能になると期待している。

今回取り上げたニホンザルとクモザルは、群れの個体数や行動域サイズなどが似ており、群れの集合性が大きく異なる2種の比較となった。離合集散する他の種では、チンパンジーのように広大な行動域を持つものもいる。これらの種での分布パターンはクモザルのそれとはどのような相違点が見られるのかを明らかにするとともに、距離感の異なる種で、音声の有効な距離がどのように異なり、どのように個体の動きに影響を及ぼしているのかを明らかにすることが重要である。より他種との比較が行われることが望まれる。

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)

- ① Shimooka, Y., Campbell, C., DiFiore, A., Felton, A., Izawa, K., Link, A., Nishimura, A., Ramos-Fernandez, G., Wallace, R. (2008). Demography and group composition of spider monkeys. "Spider Monkeys: The Biology, Behavior and Ecology of the Genus Ateles" p.329-350. Campbell C. ed. Cambridge University Press. 査読有
- ② Koda, H., Shimooka, Y., Sugiura, H. (2008) Effects of caller activity and habitat visibility on contact call rate of wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*). Amer. J. Primatol vol.70 (11): 1055-1063. 査読有

[学会発表] (計3件)

- ① Shimooka Y., Link A., Ramirez MA, DiFiore A. (2008) Spatial Distribution of Wild Spider Monkeys in Fission-Fusion Societies: Simultaneous Follows of Two Individuals Using GPS. International Primatological Society XXII Congress Edinburgh, Scotland. 2008年8月8日
- ② 下岡ゆき子, 杉浦秀樹, Anthony DiFiore, Andres Link (2008) ニホンザルとクモザルにおける群れ内の個体の空間分布の比較. 日本霊長類学会 2008 年度大会. 東

京. 2008年7月6日

- ③ 杉浦秀樹, 下岡ゆき子, 辻大和 (2008) ニホンザルの群れの大きさ. 日本霊長類学会 2008 年度大会. 東京. 2008年7月6日

6. 研究組織

(1) 研究代表者

下岡 ゆき子 (SHIMOOKA YUKIKO)
帝京科学大学・生命環境学部・講師
研究者番号: 70402782

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

アンソニー・ディフィオール
(Anthony DiFiore)
ニューヨーク大学人類学部・准教授

アンドレス・リンク (Andres Link)
ニューヨーク大学人類学部・大学院生

モニカ・アレハンドラ・ラミレス
(Monica Alejandra Ramirez)
マニサーレス大学・学部生