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　２ 年　５ 月 ２２ 日現在

機関番号：１７７０１
研究種目：基盤研究(C)（一般）
研究期間：2016～2019
課題番号：１６Ｋ０７５３７

研究課題名（和文）ゴリラのオスの「移出」における意思決定プロセス：社会的および生理的要因

研究課題名（英文）Dicisiion processes of male emigration in western lowland gorillas: influences of social and physiological factors

研究代表者
藤田　志歩（Fujita, Shiho）

鹿児島大学・総合科学域総合教育学系・准教授

研究者番号：９０４１６２７２

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）　　3,800,000円

研究成果の概要（和文）：ゴリラは基本的に単雄複雌型の社会を形成するが、２種４亜種の間で集団内の繁殖オス数に変異が報告されている。ニシローランドゴリラでは複雄群はほとんど観察されておらず，オスは性成熟に達すると出自群から移出する。本研究は，オスの出自群からの移出における至近要因を検討するため，ガボン共和国ムカラバードゥドゥ国立公園において、ニシローランドゴリラオスの成長に伴うストレスレベルの変化を調べた。その結果、オスでは性成熟期にコルチゾル濃度が有意に上昇した。また、調査対象群の全ての出自オスがサブアダルト期に移出した。すなわち、オスでは性成熟に伴って雄間の競合が高まり、出自群からの移出の誘引となることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義
霊長類の社会構造は多様であり、集団の性構成やその継承性が種によって異なることから、その要因を明らかにすることは人類の社会進化の解明につながると期待される。従来、ゴリラの社会構造の種内変異について、集団内・集団間の採食および繁殖競合、捕食者からの回避、子殺しの防衛など、社会生態学的な説明が行われてきた。しかし、このような社会生態学的な説明は社会構造の機能を示したものであり、集団内の繁殖オス数の違いにつながるオスの生活史戦略の可塑性がどのように生じるかについて調べた報告はない。本研究の成果は、ヒト亜科における社会構造の多様性、とくに種内変異に関してあらたな知見を与えると考えられる。

研究成果の概要（英文）：Multi-male groups are rarely observed in western lowland gorillas, and almost all males disperse from their natal groups. To identify the proximate factors triggering male emigration from natal groups, we investigated changes in stress levels with developmental stages in western lowland gorillas at the Moukalaba-Doudou National Park, Gabon. We observed a difference in the cortisol levels among 4 developmental stages; blackbacks had the highest average value. Such an increase in cortisol levels was not observed in females. Therefore, in western lowland gorillas, males may be in more intense competition in a natal group when they reach maturity. The results supported the hypothesis that increased stress levels trigger male natal emigration.

研究分野：霊長類学

キーワード：生活史　社会構造　性成熟　競合　内分泌　ストレス　ゴリラ　大型類人猿

※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。

１．研究開始当初の背景

霊長類の社会構造は多様であり、集団の性構成やその継承性が種によって異なる。霊長類の社会構造に変異をもたらす要因を明らかにすることは、人類の社会進化の解明につながると期待される。ヒトと同じヒト亜科に含まれるアフリカ産大型類人猿では、オスが出自集団から「移出」するかどうかが集団の性構成やその継承性に影響を及ぼす。例えば、チンパンジーではオスの移出はほぼ見られず、複雄複雌型の父系社会を形成するのに対し、ゴリラでは基本的に雌雄ともに移出し、継承性のない単雄複雌型の社会を形成する。しかし、近年、大型類人猿の社会構造は、種間のみならず、亜種間や同種個体群間においても変異がみられることが明らかにされてきた。

ゴリラは基本的に単雄複雌型の社会を形成するが、２種４亜種の間で社会構造の変異が報告されている。その最も大きな違いは集団内の繁殖オス（シルバーバック）の数である。マウンテンゴリラ（*Gorilla beringei beringei*）では、一集団に繁殖可能なオスが複数頭含まれるのに対し、ニシローランドゴリラ（*G. gorilla gorilla*）では複雄群はほとんど観察されず、ヒガシローランドゴリラ（*G. g. diehli*）でも群れ内のオス数は多くて２頭かつ一時的なものである（Yamagiwa and Kahekwa, 2001, Yamagiwa et al., 2003）。このような集団内の繁殖オス数の違いは、オスの生活史戦略の可塑性によってもたらされる。マウンテンゴリラでは性成熟に達したオスの 50%以上が出自群から移出せず繁殖するのに対し、ニシローランドゴリラおよびヒガシローランドゴリラではほぼ全てのオスが移出する。

従来、ゴリラの社会構造の種内変異について、集団内・集団間の採食および繁殖競合、捕食者からの回避、子殺しの防衛など、社会生態学的な説明が行われてきた。果実食性の傾向が強いニシローランドゴリラやヒガシローランドゴリラでは、群れ内の採食競合がより強くはたらくため、メスはサイズの小さい群れへ移籍する傾向があり、したがって、オスは出自群に留まるよりも移出して自ら繁殖群（単雄群）をつくる方がより大きな繁殖成功が得られる。これに対し、地上性草本を主食とするマウンテンゴリラでは、群れ内の採食競合は強くはたらかず、また、子殺し防衛のためにメスは大きな群れを好み、したがって、複雄群を形成する（Robbins et al., 2004）。しかし、このような社会生態学的な説明は社会構造の機能を示したものであり、集団内の繁殖オス数の違いにつながるオスの生活史戦略の可塑性がどのように生じるかについては不明である。性成熟に達したオスが出自集団から移出する至近要因についてはこれまでほとんど報告がない。

２．研究の目的

本研究は、ニシローランドゴリラを対象にオスの移出の至近要因について調べ、ゴリラにおける社会構造の変異機構を明らかにする。ゴリラのオスは、性成熟に達すると、出自集団の繁殖オス、すなわち父親との間で繁殖相手の獲得を巡る競合が生じる。また、出自集団から移出すると、他の繁殖集団のオスや単独オスとの間で競合が生じる。したがって、このような繁殖をめぐる雄間競合の程度と繁殖相手獲得の可能性とのトレードオフによって、移出の時期を決定すると考えられる。

哺乳類や鳥類では、雄間競合の程度は個体の内分泌反応に現れる。チンパンジーでは、同じ集団内に繁殖可能なメスがいる場合は、いない場合に比べて生理的ストレス指標であるコルチゾル濃度が高いことが知られている。さらに、優位オスの方が劣位オスに比べ、攻撃性と関連するホルモンであるテストステロン濃度は高い（Muller and Wrangham 2004）。また、繁殖競合の低い状況では、オスの攻撃性やストレスはむしろ抑えられ、集団の安定維持や子育てにエネルギーが消費される。このような現象は “challenge hypothesis” として、適応的な生理反応であると考えられている（Wingfield *et al.*, 1990）。

本研究は、ニシローランドゴリラのオスのストレスレベルが成長や性成熟に伴ってどのように変化し、出自集団からの移出の時期にどのような影響を及ぼすのかについて明らかにすることを目的とした。

３．研究の方法

ガボン共和国ムカラバ国立公園で現地調査を行った。現地調査では、ニシローランドゴリラの調査対象群を追跡し、糞便試料の収集と行動観察を行った。糞便試料は日本に持ち帰り、コルチゾル濃度を測定した。ホルモン測定に用いた糞便試料の排泄個体を判定するため、DNA 解析により個体識別を行った。

出自集団からの移出の時期と個体の内分泌動態との関連について明らかにするため、ストレスレベルを性年齢クラス間で比較した。また、集団からの移出が観察された場合は、移出過程におけるコルチゾル濃度の変化を調べた。分析には研究期間以前に収集した試料も用いた。

４．研究成果

調査期間に対象集団に在籍した 25 個体（生後 2 年以内に消失した個体を除く）のうち 18 個体のコルチゾル動態を得た。分析の結果、オスでは、ブラックバック（性成熟期のオス）はシルバーバック（繁殖オス）、サブアダルト、およびワカモノに比べて、コルチゾル濃度が有意に高かった（図１）。一方、メスでは、成長に伴うコルチゾル濃度の変化はみとめられなかった。また、調査対象群の全てブラックバックが出自群から移出した。コルチゾルは身体成長を促進するホルモンでもあるが、性特異的であったことから、オスにおける性成熟期のコルチゾル濃度の上

昇は社会的ストレスを反映したものと考えられる。すなわち、オスでは性成熟に伴って雄間の競合が高まり、出自群からの移出の直接的動機となることが示唆された。

複雄群が比較的多く観察されるマウンテンゴリラのオスでは、成長に伴うコルチゾル濃度の変化はないことが報告されている（Robbins & Czekala, 1997）。また、調査対象群における出自集団からの移出平均年齢は、マウンテンゴリラでの報告（Stoinsky et al., 2009）に比べて低いことがわかった（14.0 vs. 15.3）。これらのことから、出自集団での成長に伴う繁殖競合の程度が出自群からの移出の有無に影響を及ぼし、ゴリラにおける社会構造の種内変異につながることが示唆された。

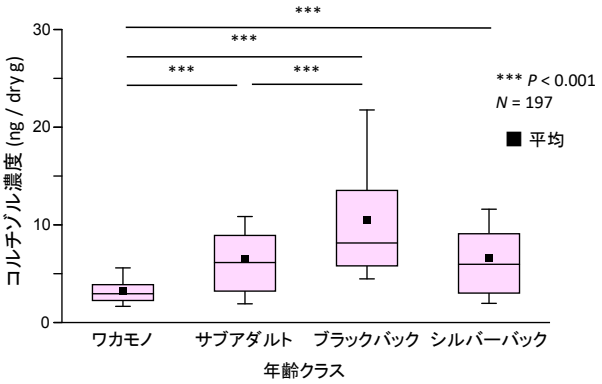

図1　糞中コルチゾル濃度の年齢クラスによる比較

本研究の調査対象群では、研究期間中にシルバーバックが寿命により消失し、集団が崩壊した。このとき性成熟過程にあったブラックバックは、個体毎に異なる反応を示した。一部のブラックバックはこれまでの行動圏を離れ、すなわち移出したが、一部は同じ集団のオトナメスおよびそのコドモらとともに非血縁の繁殖オスと合流して新たな集団を形成した。このような社会構造の流動的な変化は、約 40 年という長い寿命をもつゴリラの生活史の中ではしばしば起こる現象であると考えられる。したがって、長期的時間スケールで変動するゴリラの社会システムについて理解するためには、集団の崩壊や再編成といった非定常な社会環境下において、オスの生活史戦略や雄間の繁殖競合にどのような影響があるのかについて、さらに詳しく分析する必要がある。

＜引用文献＞

Muller, M. N. & Wrangham R. W. (2004). Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the ‘challenge hypothesis’ Animal Behaviour, 67(1),113-123.

Robbins, M. M., Bermejo, M., Cipolletta, C., Magliocca, F., Parnell, R. J., & Stokes, E. (2004). Social structure and life-history patterns in western gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). American Journal of Primatology, 64(2), 145-159.

Robbins, M. M., Czekala, N. M. (1997). A preliminary investigation of urinary testosterone and cortisol levels in wild male mountain gorillas. American Journal of Primatology, 43(1), 51-64.

Stoinski, T. S., Vecellio, V., Ngaboyamahina, T., Ndagijimana, F., Rosenbaum, S., Fawcett, K. A. (2009). Proximate factors influencing dispersal decisions in male mountain gorillas, *Gorilla beringei beringei*. Animal Behaviour, 77(5), 1155-1164.

Wingfield, J. C., Hegner, R. E., Dufty Jr, A. M., Ball, G. F. (1990). The “challenge hypothesis”: theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. The American Naturalist, 136(6), 829-846.

Yamagiwa, J., Kahekwa, J (2001). Dispersal patterns, group structure, and reproductive parameters of e astern lowland gorillas at Kahuzi in the absence of infanticide. In: Robbins, M.M., Sicotte, P., Stewart, K. J. (eds), Mountain gorillas: three decades of research at Karisoke. Cambridge University Press, Cambridge, pp 89-122.

Yamagiwa, J., Kahekwa, J., & Basabose, A. K. (2003). Intra-specific variation in social organization of gorillas: implications for their social evolution. Primates, 44(4), 359-369.

５．主な発表論文等

〔雑誌論文〕　計2件（うち査読付論文　1件／うち国際共著　1件／うちオープンアクセス　0件）

１．著者名 Tajima Tomoyuki、Malim Titol P.、Inoue Eiji	４．巻 59
２．論文標題 Reproductive success of two male morphs in a free-ranging population of Bornean orangutans	５．発行年 2018年
３．雑誌名 Primates	６．最初と最後の頁 127～133
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） doi.org/10.1007/s10329-017-0648-1	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 該当する

１．著者名 井上英治	４．巻 44-22
２．論文標題 DNA分析が明かす大型類人猿の分散パターン	５．発行年 2016年
３．雑誌名 現代思想	６．最初と最後の頁 150-158
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 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 －

〔学会発表〕　計10件（うち招待講演　2件／うち国際学会　4件）

１．発表者名 藤田志歩，シメーヌ・ンゼ・ンコグ，井上英治，竹ノ下祐二，坪川桂子
２．発表標題 野生ニシローランドゴリラのオスにおけるストレスレベルの評価―ストレスは出自群からの移出を誘発するか―
３．学会等名 第34回日本霊長類学会大会
４．発表年 2018年

１．発表者名 竹ノ下祐二，Etienne Akomo-Okoue，坪川桂子，藤田志歩，Ghislain Wilfried Ebang-Ella，田村大也，Lilian Brice Mangama-Koumba，Patrice Makouloutou，Paul Yannick Bitome-Esso，山極寿一
２．発表標題 ガボン，ムカラバ‐ドゥドゥ国立公園のニシローランドゴリラにおける，核オスの消失後の社会変動
３．学会等名 第34回日本霊長類学会大会
４．発表年 2018年

１．発表者名 S. Fujita, C. Nze Nkogue, E. Inoue, Y. Takenoshita
２．発表標題 Life-history strategies in wild male western lowland gorillas (Gorilla gorilla gorilla): does stress trigger emigration from natal group?
３．学会等名 XXVII International Primatological Society Congresses（国際学会）
４．発表年 2018年

１．発表者名 Y. Takenoshita, E. F. Akomo-Okou_, K. Tsubokawa, S. Fujita, G. W. Ebang Ella, M. Tamura, L. B. Mangama-Koumba, P. Makouloutou, P. Y. Bitome Esso, J. Yamagiwa
２．発表標題 Loss of a leading silverback male and resulting group dispersion of western lowland gorillas (Gorilla gorilla gorilla) in Moukalaba-Doudou National Park, Gabon
３．学会等名 XXVII International Primatological Society Congresses（国際学会）
４．発表年 2018年

１．発表者名 藤田志歩，Chimene NZE-NKOGUE，井上英治，竹ノ下祐二
２．発表標題 野生ニシローランドゴリラの生活史に伴う糞便中コルチゾル濃度の変化
３．学会等名 第33回日本霊長類学会大会
４．発表年 2017年

１．発表者名 西江仁徳，花村俊吉，保坂和彦，井上英治，伊藤詞子，清野未恵子，郡山尚紀，中村美知夫，坂巻哲也,座馬耕一郎
２．発表標題 タンザニア・マハレの野生チンパンジー社会におけるオスの単独生活の新事例
３．学会等名 第71回日本人類学会
４．発表年 2017年

１．発表者名 藤田志歩
２．発表標題 動物園のくらし、野生のくらし～フィールド研究から見えた動物たちの世界～
３．学会等名 平川動物公園開園45周年記念講演会（招待講演）
４．発表年 2017年

１．発表者名 Shiho Fujita
２．発表標題 Non-invasive assessment of the health status in wild primates.
３．学会等名 The 11th International Seminar on Biodiversity and Evolution: Coexistence with Wildlife（招待講演）（国際学会）
４．発表年 2019年

１．発表者名 Basabose AK, Inoue E, Kamungu S, Yamagiwa J
２．発表標題 Attempt of partial pedigree reconstruction in a wild un-habituated chimpanzee community using faecal samples.
３．学会等名 56th Annual meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation（国際学会）
４．発表年 2019年

１．発表者名 坪川桂子，藤田志歩，Etienne F. AKOMO-OKOUE，Yannick P. BITOME-ESSONO，Patrice MAKOULOUTOU，Ghislain W. EBANG-ELLA，竹ノ下祐二
２．発表標題 ニシローランドゴリラの群れにおけるシルバーバック消失後の社会的変動
３．学会等名 第33回日本霊長類学会大会
４．発表年 2017年

〔図書〕　計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

鹿児島大学ホームページ　研究一直線「アフリカの森でゴリラを追う~フィールドワークのすすめ~」 https://www.kagoshima-u.ac.jp/researcher/2018/05/post-26.html

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	井上　英治 (Inoue Eiji) (70527895)	東邦大学・理学部・講師 (32661)	
研究協力者	アコモ　オクエ　エチエンヌ (Akomo-Okoue Etienne)	ガボン共和国熱帯生態学研究所・副所長	
研究協力者	ンゼ　ンコグ　シメーヌ (Nze-Nkogue Chimene)	ガボン共和国熱帯生態学研究所・研究員	