

令和 2 年 6 月 22 日現在

機関番号：13601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07563

研究課題名(和文) ツキノワグマの社会行動は血縁に影響されているのか

研究課題名(英文) Is the social behavior of Asiatic black bears affected by genetic relatedness?

研究代表者

瀧井 暁子 (Takii, Akiko)

信州大学・先鋭領域融合研究群山岳科学研究拠点・助教(特定雇用)

研究者番号：00792607

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、血縁がクマの社会関係におよぼす影響を明らかにすることを目的とし、中央アルプスにおける9ヶ年のGPSテレメトリーデータから個体間の近接関係を把握するとともに、DNA多型解析による血縁度推定から社会行動と血縁関係を明らかにした。個体同士の近接は季節に関わらず異性間および同性間で確認された。異性間では近接時間が長く、近接回数は明確な季節変化を示した。同性間の近接は20時間以上継続することはなかった。異性間およびオス間では血縁関係がない個体が多く、クマは近親交配を避けていた。メス間では、血縁関係のある割合が多かったが、血縁の有無は近接時間に影響しなかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、不明な点が多かったツキノワグマの個体間関係の詳細について、長期間のGPSテレメトリー調査から初めて解明することができた。なかでも、ツキノワグマの種の存続にとって最も重要と考えられる交尾を伴う異性同士の近接から明らかとなった近接時間や行動は、交尾行動の重要性を示唆しており、クマ類の生息地選択を解釈する際の重要な知見を得た。近年問題となっているツキノワグマの人里出没要因について検討する際は、食物資源や採食行動のみならず交尾行動についても考慮することが必要である。

研究成果の概要(英文)：In this study, we aimed to clarify the influence of genetic relatedness on bear's social relations. We investigated dynamic interaction of GPS collared bears from 9-years survey data, and estimated genetic relatedness from genetic analysis. We confirmed that dynamic interaction was observed in both different sex and same sex regardless of season. Male-female associations had longer durations and showed a clear seasonal fluctuation compared to same sex associations. Duration of association of same sex never lasted more than 20 hours. Most of the male-female and male-male associations were not genetically related, which suggested bears avoided inbreeding. More than half of female-female associations were genetically related, but the duration of association was not affected by genetic relatedness.

研究分野：動物生態

キーワード：ツキノワグマ 個体間関係 血縁関係 行動生態 交尾期

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

ツキノワグマ (*Ursus thibetanus*、以下クマ) は5~8月に交尾期をむかえ、妊娠中の着床遅延により冬眠期間中に出産するという特殊な繁殖形式を有する。繁殖システムは乱婚とされているが、直接観察が困難なため社会行動に関する研究報告はきわめて少ない。他のクマ類ではオスが繁殖期に特定のメスと長期間行動を共にすることや、特定のメスを独占する行動が報告されており、本調査地においてこれまで同様の事例を確認している。このように、単独性のクマ類でも交尾期は雌雄相互の近接がおきているが、その行動様式については不明な点が多い。また、クマ類の繁殖期以外のオス同士やメス同士の社会行動に関する研究報告は極めて少なく、ツキノワグマに関する研究報告はこれまでなかった。

一方、クマ類では主としてメスが出生地に留まることが多いのに対し、オスは性成熟に達する前に、出生地からの一方向の移動である長距離の「分散」をすることが知られる。クマ類は分散により近親交配を避けていると考えられるが、通常、分散は1回限りで行われ、オスが性成熟に達し行動圏が形成されると、行動圏の重複する成獣メスの仔と近親交配が起きている可能性がある。しかし、この点について明らかにした研究はこれまでのところ存在しない。

2. 研究の目的

本研究は、継続的にツキノワグマの行動追跡調査を実施している地域において血縁が社会構造におよぼす影響を明らかにすることを目的とする。GPS 測位データから個体同士の行動圏の重複度、近接関係を把握するとともに、捕獲時に採取した体組織を用いた DNA 多型解析による血縁度推定から血縁関係の構造を把握し、異性同士および同性同士の社会行動と血縁との関連を明らかにする。

3. 研究の方法

本研究は、中央アルプス将基頭山北東 (長野県伊那市) の約 52km² の地域 (標高 750~2,700m) において以下の方法により実施した。

- (1) 行動追跡: 調査地域において錯誤捕獲あるいは学習放獣目的で捕獲されたツキノワグマに GPS 首輪を装着し放獣した。GPS 首輪の測位間隔は 1 時間に設定し、適宜データをダウンロードした。
- (2) 近接関係解析: より多くの個体間関係を明らかにするために 2010~2018 年の 9 年間の行動追跡データを用いた。調査年ごとに追跡期間および行動圏の重複するすべての個体同士の同一時刻における個体間距離を算出した。個体間距離が 50m 以下となった場合、個体同士の「近接」とし、2 時間未満の近接を「一時的」、2 時間以上の近接を「持続的」と分類した。また、3 ヶ月以上追跡した個体についてのみ調査年ごとの 95% 行動圏の重複率を算出した。持続的な近接関係のあった個体同士および行動圏の重複率から血縁と個体間関係について明らかにした。
- (3) DNA 多型解析: 捕獲時に採取したツキノワグマの血液または体毛から遺伝子を抽出し、PCR 法により 117 遺伝子座を増幅し、対立遺伝子の長さを決定した。ソフトウェア ML-relate、Coancestry によって血縁関係解析を行った。分析した試料には 2007 年以降に捕獲された個体も含めた。
- (4) センサーカメラ調査: 当初計画にはなかったが、調査地におけるツキノワグマの生息頭数を推定するため、主要な調査地を 500m メッシュに区分し各メッシュにセンサーカメラを 1~2 台、計 16 台設置して、ツキノワグマを確認した。

4. 研究成果

(1) 行動追跡

研究期間の 2017、2018 年の 2 年間に、2 年連続捕獲された 3 個体を含むのべ 22 個体 (オス 12 個体、メス 7 個体) に GPS 首輪を装着した。ただし、メス 3 頭については GPS 首輪の故障や追跡個体の死亡により追跡期間が 1 年未満となった。個体ごとの追跡期間は、オスで 1~9 年、メスで 1~8 年であった。

(2) 近接関係

9 年間の GPS 測位データから、オス 35 個体、メス 17 個体、のべ 113 個体について近接関係を明らかにした (解析頭数: 6~21 頭/年)。年ごとの同性同士、異性同士の分析数はのべ 470 ペア (52.2±41.6 ペア/年、オス同士 163 ペア、メス同士 229 ペア、異性同士 78 ペア) だった。

① 行動圏の重複

追跡期間 3 ヶ月以上の個体の組合せ数は、各年において 10~171 ペアあり、年ごとの重複個体の割合は 76.9±14.9% (54~93%) であった (図 1)。秋季は堅果類を求めて主にオスが調査範

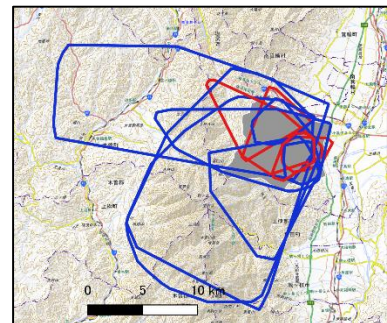


図 1. 2018 年のオス 7 個体(青)メス 4 個体(赤)の行動圏。灰色の部分は調査範囲を示す。

圏外へ大きく移動することがあったものの、春～夏にかけて個体同士の行動圏が重複することを確認した。行動圏が重複したペアのうちどちらか一方の重複率が 50%以上と高かったペアの割合は、各年において約 44～67%であり、追跡個体の約半数について行動圏が大きく重複することを確認した。

②個体同士の近接

分析したのべ 470 ペアのうち 43%にあたる 200 ペア（オス 30 個体、メス 16 個体）について、近接を確認した。その内訳は、異性同士が 54%と最も高く、クマの近接関係の多くが交尾行動と関係している可能性を示していた。

近接を確認した 200 ペアのうち 57%にあたる 114 ペアで 2 時間以上の持続的な近接行動を確認した（オス 25 個体、メス 14 個体）。

交尾期の推定

持続的な近接は異性間で最も多く確認した。その平均近接時間は 16.6 時間と同性別の 3 倍以上長かった（表 1）。アメリカクロクマやヒグマで確認されている長時間の近接行動を、本研究によって初めてツキノワグマで確認した。平均近接時間の明確な季節変化は、異性間でのみ確認され、7 月にピークを示した。

同性間については、すべての近接時間が 20 時間未満であった。異性間について 20 時間以上および 20 時間未満の近接回数の変化をみたところ、20 時間以上の近接は 5 月 16 日～9 月 13 日にも確認され、7 月に最も確認回数が多かった（図 2）。20 時間以上の近接は交尾行動を伴う可能性が高いため、当地域におけるクマの主な交尾期は 5 月中旬から 9 月中旬であると推察した。ツキノワグマの GPS 測位データから交尾期を推定した研究は他になく、本研究で初めて確認した。

表 1. 異性間、同性間の平均近接時間

	N	association length (hrs)			Date
		Mean	SD	Max	
FM	174	16.6	36.5	293.0	4/25 — 11/20
FF	70	5.1	3.3	19.0	5/3 — 11/30
MM	47	5.0	3.1	17.0	6/11 — 11/25

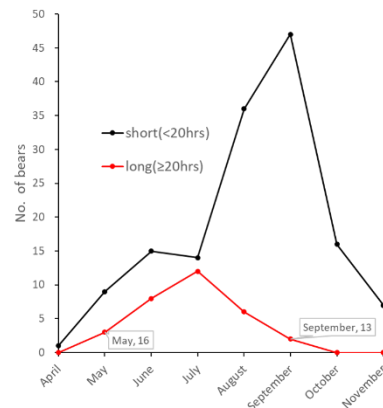


図 2. 異性間の持続的な近接回数の月変化

異性間の近接行動

異性間の 20 時間以上の近接は、1) 1～複数ヶ所に局所滞在する、2) 共に移動しながら局所滞在する、の 2 パターンに分類された。すなわち、20 時間以上の近接はすべてにおいて局所滞在を行っており、交尾行動と関係する可能性が高かった。局所滞在地点の地理的、景観的特徴を明らかにすることで交尾場所として選択される生息地の特徴を解明できると考えられる。

本研究から雌雄ともに 1 個体が最大 4 個体の異なる異性と持続的な近接をしたことを明らかにしたが、これはクマが乱婚型の配偶システムであることを示していた。また、持続的な近接をしていたペアに別のオスが接近し、メスの近接相手が入り替わる事例を複数回確認した。

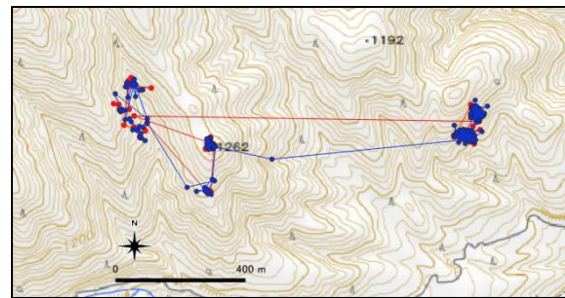


図 3. 異性同士の近接（2017 年 222 時間）

同性間の近接行動

本研究から、ツキノワグマは交尾行動以外に、少なからず同性間で持続的な近接をすることが明らかとなった。しかし、10 時間以上の近接を確認した事例は異性間と比べると極めて少なく、メス同士で 9 例、オス同士で 3 例のみだった。異性間では局所滞在時に 2 個体の測位点が大きく重複するという特徴があったが、同性間では、局所滞在時に 2 個体の測位点が大きく重複したのは 2 例のみであった。オス同士では、人里の耕作地やその周辺の滞在時に長時間の近接がみら

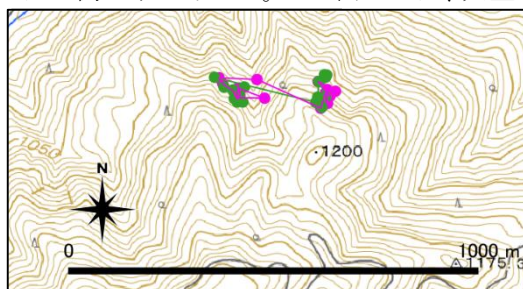


図 4. メス同士の近接（2018 年 19 時間）

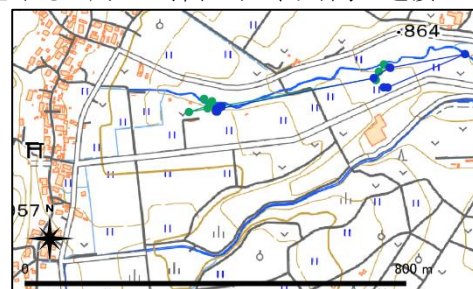


図 5. オス同士の近接（2018 年 17 時間）

れた。クマは排他的な行動圏をもたないため、食物資源の分布により複数の個体が接近することがあると考えられる。これらの結果から、クマは基本的には単独性であり、交尾期以外の時期において親離れ前の仔と母グマの親子関係以外で2個体が局所滞在することは少ないことが示された。

(3) DNA 多型解析

遺伝子の抽出、あるいは遺伝子座の増幅の問題により GPS 首輪装着個体のうち5個体について血縁に関する解析結果が得られなかった。近接関係のみられた141固有ペアのうち76%にあたる117ペアの血縁関係を明らかにした。その結果、異性同士 ($N=49$) の84%、オス同士 ($N=28$) の89%に血縁関係はみられなかった。これに対して、メス同士 ($N=30$) では43%で血縁関係があり、このうち親子を1組確認した。DNA サンプルを長期間にわたって採取したにもかかわらず、親子関係にあるメスが少なかった点については、オスによる子殺しやメスの分散の可能性が示唆された。持続的な近接関係のあったペアでは、異性同士 ($N=32$) の91%、オス同士 ($N=14$) の79%に血縁関係はみられず、メス同士 ($N=19$) の53%に血縁関係があった。

行動圏の重複率と血縁

3ヶ月以上追跡した個体のうち、行動圏の重複率が50%以上だったペアについて血縁度を検討したところ、異性同士 ($N=63$) の79%、オス同士 ($N=48$) の88%に血縁関係はみられず、メス同士 ($N=23$) の61%に血縁関係があった。このことは、オスが出生地から離れた場所に分散したこと、メスの方がオスよりも出生地への定住性が高いことを示していた。また、血縁関係の有無にかかわらず個体同士の行動圏が大きく重複していたことから、当地域においてクマの行動圏形成において排他性はないことを確認した。

異性間の近接と血縁

異性間で持続的な近接関係にあり、血縁度を明らかにした32ペアのうち29ペアには血縁関係がなかった。血縁関係のあった3ペアのうち1ペアは秋季の近接であり、1ペアは夏季に4時間近接していた。10歳の成獣メスと4歳の若齢オスの1ペアは、複数回持続的な近接を繰り返していた(2~96時間)。このことは、ほとんどのクマが近親交配を回避していることを示しており、ツキノワグマについては初めて確認することができた。

同性間の近接と血縁

オス同士で持続的な近接関係にあり、血縁度を明らかにした14ペアのうち3ペアについて血縁関係があったが、いずれも短時間(2時間)の近接であった。このうち4歳と5歳の血縁関係のある若齢オス同士のペアは、分散前の個体であった可能性がある。

メス同士で持続的な近接関係にあり、血縁度を明らかにした19ペアのうち10ペアについて血縁関係があり、うち1ペアは親子であった。10時間以上の持続的な近接関係にあり、血縁度を明らかにした5ペアのうち2ペアでのみ血縁間関係があった。親子と推定されたペアについては持続的な近接は確認されなかった。このことから、持続的な近接関係のあったメス同士が必ずしも血縁関係があるとはいえなかった。

また、複数年追跡した成獣メス4頭について血縁個体と非血縁個体の近接時間を比較した。これらの個体同士の行動圏は大きく重複していたが、血縁関係の有無は近接時間の長短に影響していなかった(図6)。

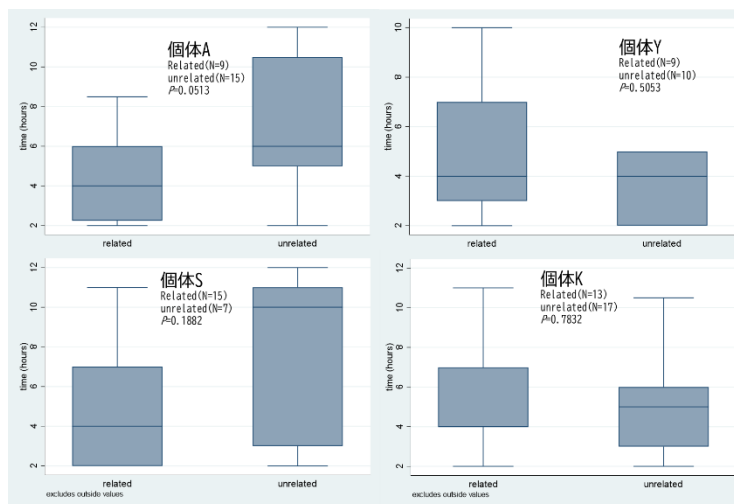


図6. 複数年持続的な近接した成獣メスの血縁の有無による近接時間

(4) センサーカメラ調査

調査地における追跡個体以外のツキノワグマの生息頭数推定のために2018年5~11月にセンサーカメラを設置した。2018年5~9月に錯誤捕獲等で捕獲されたクマ(GPS首輪個体を含む)は重複個体を除き、23個体だった。翌2019年には、捕獲履歴から調査地に定住している可能性の高い成獣が3個体捕獲された。本調査では、耳標の有無や個体の特徴から、これら26個体と明らかに異なるクマを4個体確認した。この他に、個体識別の困難な未標識個体をのべ10個体確認した。したがって、2018年に当地域にはGPS首輪を装着した11個体を含め、少なくとも30個体のクマが生息していたと推測された。

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 瀧井 暁子、高島 千尋、泉山 茂之	4. 巻 60(1)
2. 論文標題 ツキノワグマ亜成獣メスによる夏季における長距離移動	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 哺乳類科学	6. 最初と最後の頁 95 ~ 103
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.11238/mammalianscience.60.95	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 -

1. 著者名 Tomoki Mori, Saki Nakata, Shigeyuki Izumiyama	4. 巻 -
2. 論文標題 Dietary specialization depending on ecological context and sexual differences in Asiatic black bears	5. 発行年 2019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.0223911	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 -

〔学会発表〕 計7件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 森智基・中田早紀・瀧井暁子・高島千尋・泉山茂之
2. 発表標題 ツキノワグマの採食生態：個体レベルでの研究例
3. 学会等名 日本哺乳類学会2018年度大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 森智基・中田早紀・佐藤知弥・瀧井暁子・高島千尋・泉山茂之
2. 発表標題 ツキノワグマ (<i>Ursus thibetanus</i>) の植生の種内変異
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 瀧井暁子・日吉晶子・高嶋千尋・山本俊昭・泉山茂之
2. 発表標題 ツキノワグマの個体同士はいつ接近するのか
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 瀧井暁子・日吉晶子・高嶋千尋・山本俊明・森智基・泉山茂之
2. 発表標題 中央アルプス山麓におけるツキノワグマの個体間関係
3. 学会等名 日本哺乳類学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 森智基・中田早紀・佐藤知弥・瀧井暁子・泉山茂之
2. 発表標題 ツキノワグマの餌探索行動の空間スケールとパッチ利用
3. 学会等名 日本哺乳類学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 瀧井暁子・日吉晶子・高嶋千尋・山本俊明・泉山茂之
2. 発表標題 ツキノワグマの交尾期における近接行動
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 森智基・中田早紀・瀧井暁子
2. 発表標題 ツキノワグマの食性における変異性
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔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	山本 俊昭 (Yamamoto Toshiaki) (30409255)	日本獣医生命科学大学・獣医学部・准教授 (32669)	
研究分担者	泉山 茂之 (Izumiyama Shigeyuki) (60432176)	信州大学・学術研究院農学系・教授 (13601)	
研究協力者	高畠 千尋 (Takahata Chihiro)		