

令和 4 年 4 月 21 日現在

機関番号：14301

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2020～2021

課題番号：20K22667

研究課題名(和文)Pan属2種のメスの移籍メカニズムとその適応戦略の解明

研究課題名(英文)Mechanisms and strategies of female transfer in the two Pan species

研究代表者

戸田 和弥 (Toda, Kazuya)

京都大学・霊長類研究所・研究員

研究者番号：20881931

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,200,000円

研究成果の概要(和文)：出自集団からの分散のような、発達過程にある個体の生活史イベントの生起は社会生態環境だけでなく成長・成熟段階にも大きく依存する。本研究は、近縁種であるボノボ(Pan paniscus)とチンパンジー(Pan troglodytes)のメスの発達速度の種間差を調査し、メスの出自集団からの分散時期に関する要因を、各種の社会環境と合わせて検討することを目的とした。これまでに、野生のボノボから非侵襲的に採取した尿試料から性ホルモンレベルを分析することで、ボノボのメスが思春期の初期段階に出自集団を離れることを報告した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ボノボのメスはチンパンジーのメスよりも早い年齢で出自集団を離れる。最適戦略説に基づけば、各種のメスの分散年齢はそれぞれの社会環境に適したタイミングを反映していると考えられる。しかし、分散時またはその前後のメスの性成熟段階に関する知見は非常に限られていた。本研究は、野生のボノボのメスから尿試料を採取し、彼女らの分散時期が思春期の初期段階であることを明らかにした。本研究に続いてチンパンジーのメスを対象に同様の研究を実施することで、両種の発達パターンを考慮しつつ、各種のメスの分散戦略を検討できる。これにより、社会環境の違いが発達上の生活史イベントに与える影響について重要な知見が得られる可能性がある。

研究成果の概要(英文)：Dispersal from the natal group is an important life history event of an individual in the developmental process. Its timing is not only related to socio-ecological conditions but also individual developmental level. In this project, I aimed to investigate a species difference in female developmental rates between the two Pan species, bonobos and chimpanzees, to examine developmental and socio-ecological factors affecting female dispersal timings. As a result so far, I reported that female bonobos disperse at the early stage of puberty by analyzing sex steroids from urine samples collected non-invasively from wild female bonobos.

研究分野：行動生態学

キーワード：ボノボ チンパンジー 思春期 種間比較 異時性 性ホルモン 発達 酵素免疫測定法

1. 研究開始当初の背景

Pan 属の2種、ボノボとチンパンジーでは、未経産のメスが自発的に出自集団を離れる(分散)ところが、離乳に至る初期発達過程に両種の違いは認められない中、ボノボのメスは6~8歳、まだ体が小さく性的に未熟な頃に移籍するのに対して、チンパンジーのメスは11~13歳、性皮の腫脹を示すくらい性的に成熟した頃に移籍する(Sakamaki et al. 2015; Walker et al. 2018)。どのような要因がメスの移籍タイミングを決定するのか?これが本研究の核心をなす学術的「問い」である。

Pan 属のメスの移籍適齢期の違いは、移籍するメスを取り巻く両種の社会環境の違いに起因するかもしれない。申請者はこれまでに、移籍前後のボノボのメスの社会関係の変化を調べ、チンパンジーに関する既存の研究成果と比較した。その結果、チンパンジーのメスが移入メスに対して敵対的であるのに対して(Kahlenberg et al. 2008a)、ボノボのメスは移入メスに対して親和的であることが明らかになった(Toda et al. 2022)。これによって、ボノボに特有な出自の異なるメスたちの高い親和性が、移籍に伴う社会的孤立に起因する死亡リスクを低減し、生存能力の劣る若齢段階での移籍を可能にすることが示唆された。しかし、社会環境要因だけでは、なぜ各種のメスはその発達段階で移籍するのかを説明することはできない。

2. 研究の目的

本研究では、ボノボとチンパンジーのメスの身体的成長と性的成熟パターンを調査し、両種のメスの発達速度について、社会環境と合わせて比較検討することで、メスの移籍適齢期の違いをもたらす要因の総合的な解明を目指す。具体的には、ボノボのメスがチンパンジーのメスよりも早く成長・成熟するかを検証する。

3. 研究の方法

本研究では、離乳後から移籍、初産に至るまでの年齢が分かっている野生のボノボとチンパンジーのメス、それぞれ22個体と20個体を対象に、尿試料を用いたホルモン測定実験と個体追跡による行動観察から、体重と代謝量の推定、性ホルモンの測定と交尾行動の記録を行う。その後、測定値・観察頻度の加齢変化を横断的に分析し、両種の発達速度のピークを比較する。得られた結果から、各種のメスが移籍するタイミングの機能的側面を総合的に考察する。なお、本研究では非侵襲的に採取した尿試料から、酵素免疫測定法によって筋組織量の指標となるクレアチニン、卵巣機能の指標となる尿中のエストロゲン代謝物の含有量を測定する。

4. 研究成果

これまでにボノボとチンパンジーを対象とした野外調査(行動観察と尿試料採取)を実施できたが、データ分析はボノボの分でしか完了していない。研究の遅れは、コロナ禍の影響で野外調査が当初の予定通り実施できなかったためである。尿中ホルモンの分析を終え、本研究の目的であるボノボとチンパンジーの発達速度の比較は、今後の課題である。以下には、ボノボのメスを対象とした研究結果を報告する。

本研究によって、ボノボのメスは思春期の初期段階、性成熟の1~2年前に出自集団を離れることが分かった。出自集団を離れる(分散)0~1年前には、性皮腫脹の発達がみられ始め(図1A~D)、尿中のエストロゲン値がわずかに上昇しはじめ(図2A)、交尾を開始するようになった(図2B)。上述の発達の变化は、分散後1~2年目まで続いた。また、性皮腫脹は分散後1年以内に成熟段階に至った(図1E&F)。一方、尿中のプロゲステロン値の上昇がみられたのは分散後1~2年目であり(図2B)、エストロゲンとプロゲステロンの動態から排卵が推定されたのも分散後1~2年目以降である。

では、なぜボノボのメスは性成熟に達するかなり前に出自集団を離れるのだろうか?3つの仮説が考えられる。1つ目は、未成熟な段階で他集団に移籍することで、在住個体の攻撃の標的になることを避けるというものである。White-faced capuchin monkey (*Cebus capucinus*)では、未成熟な移入オスは、在住オスとの繁殖競争のために追い出されることがないと報告している。2つ目は、性成熟を迎える前に新集団に馴染んでしまうことで、初産に掛かるエネルギーコストに備える戦略である。Northern muriqui (*Brachyteles arachnoides*)のメスもまだ、性成熟より前に分散することが知られている(Strier & Ziegler 2000)。この研究の著者らは、移籍のコストと繁殖のコストの時間的重複を避けることが、メスの早期分散の利点となり得ると言及している。3つ目は申請者独自の仮説で、早期分散によって初産を迎える前により多くの集団を訪問し、将来の繁殖成功により良い集団を選択する機会を得るというものである。チンパンジーやムリキのメスと同じく、ボノボのメスはコドモを産むとその集団で一生涯を過ごす場合が多い。したがって、移籍先の選択は生涯繁殖成功度に大きな影響を及ぼし得る。例えば、集団のサイズや性比、年齢構成、行動圏の食物量などは、移籍するメスの選好性に関

係するかもしれない。これら3つの仮説の検証は今後の課題であるが、長期的なデモグラフィックデータの蓄積が求められる。

上述の研究成果をまとめた論文は、国際学術誌 *Hormone & Behavior* に受理されている (Toda et al. in press)。



図1. 分散時期前後のボノボのメスの性皮。各写真は次の個体から以下のタイミングで撮影されたものである。: (A) Nt、分散の1日前、(B) Mz、分散の15日前、(C) Pf、分散の5-6日前、(D) Sc、分散の4日前、(E) Db、分散の25-9日後、(F) Ik、分散の387日後。

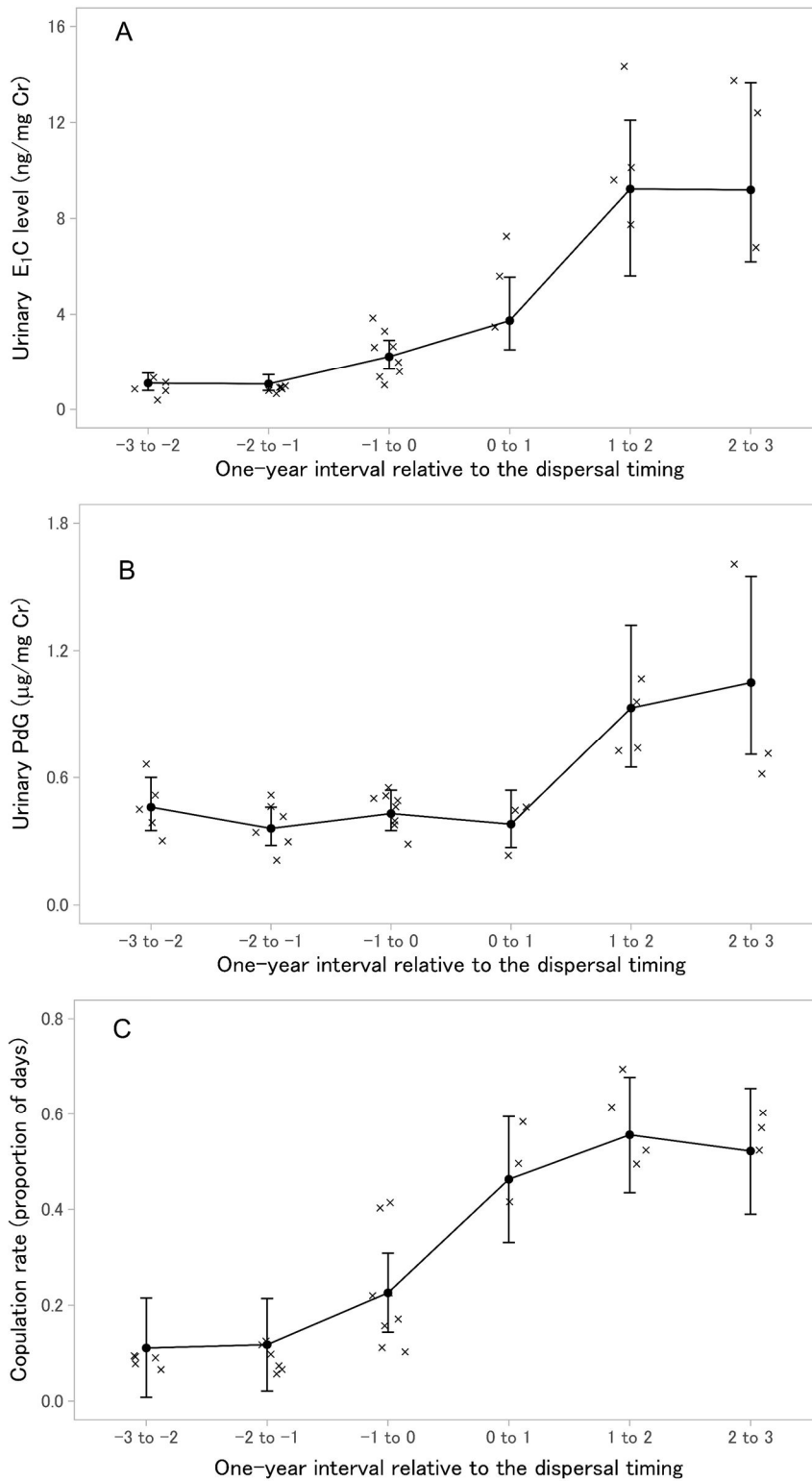


図2．各メスの移籍時期を基に1年間隔で平均化した尿中のエストロゲン、プロゲステロン値、ならびに交尾頻度。ポイントとエラーバーは、一般化線形モデルから推定された平均値と95%信頼区間。

<引用文献>

- Jack, KM. et al. (2014). Hormonal correlates of male life history stages in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 195, 58-67.
- Kahlenberg, SM. et al. (2008). Immigration costs for female chimpanzees and male protection as an immigrant counterstrategy to intrasexual aggression. *Anim. Behav.* 76, 1497-1509.
- Sakamaki, T. et al. (2015). Intergroup transfer of females and social relationships between immigrants and residents in bonobos (*Pan paniscus*) societies. in: Furuichi, T., Yamagiwa, J., Aureli, F. (Eds.), *Dispersing primate females*. Springer, Tokyo, pp. 127-164.
- Strier, KB. & Ziegler, TE. (2000). Lack of pubertal influences on female dispersal in murrelet monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *Anim. Behav.* 59, 849-860.
- Toda, K. & Furuichi, T. (2022). Do immigrant female bonobos prefer older resident females as important partners when integrating into a new group? *Primates*.
- Toda, K. et al. in press. Do female bonobos (*Pan paniscus*) disperse at the onset of puberty? Hormonal and behavioral changes related to their dispersal timing. *Horm. Behav.*
- Walker, KK. et al. (2018). Maturation is prolonged and variable in female chimpanzees. *J. Hum. Evol.* 114, 131-140.

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 1件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 K. Toda, K. Mouri, H. Ryu, T. Sakamaki, N. Tokuyama, T. Yokoyama, S. Shibata, M.L. Poiret, K. Shimizu, C. Hashimoto, T. Furuichi	4. 巻 -
2. 論文標題 Do female bonobos (<i>Pan paniscus</i>) 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 Hormones & Behavior	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） なし	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

〔学会発表〕 計0件

〔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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------