京都大学	博士(理学)	氏名	Pandora Francisca Costa Barão Pinto
論文題目	Exploring the formation, maintenance, and adaptive significance of multi-male groups in feral horse societies (野生馬社会における複数雄集団の形成と維持ならびに適応的意義を探る)		

(論文内容の要旨)

In polygynous mammals, male's mating success is highly variably and therefore competition for mates is intense, with only a few individuals achieving reproduction. Consequently, some males may employ alternative mating strategies. In feral horses (Equus caballus), females (mares) can associate in year-round social groups with one male (single-stallion (SS) groups) or multiple adult males (multi-stallion (MS) groups). However, as stallions compete to monopolize mares, MS groups raise questions regarding their origin mechanisms and adaptive value. This thesis aimed to provide new insights on stallion mating strategies by exploring intra-specific variation in stallions' traits, using a multidisciplinary approach and non-invasive technologies. Chapter 2 examines if morphological features are a differentiating factor between stallions of SS and MS groups. Body size did not vary significantly among stallions, regardless of their status or female group size, suggesting that body size is not a good indicator of male quality and/or fighting ability in horses, as observed in other polygynous species. Thus, the hypothesis that MS stallions are inferior competitors, based on their size, and consequently cooperate to enhance their reproductive opportunities was not supported. Chapter 3 investigates the costs and benefits predicted for MS groups by previous studies. Demographic and behavioral data showed that reciprocal altruism and by-product mutualism hypotheses may not entirely explain the relationship between stallions in the same group. Dominant stallions in MS groups may profit from the presence of subordinate stallions, but the latter seems to benefit little in relation to their efforts. Conversely, there were no discernibly clear negative effects of stallion-to-mare harassment in MS groups, as proposed by the Consort hypothesis. Additionally, this study was the first to report on predation impact by wolves in MS and SS groups, highlighting the need to further explore how different ecological pressures shape horse behavior and social organization. Finally, Chapter 4 analyses patterns of stallion-mare and stallion-stallion socio-spatial behavior in feral horses and their contributing social factors. Mare group size, rank, reproductive status, and genetic relatedness had a significant influence on stallion-mare distance. The frequency of grooming interactions between the sexes was mainly affected by mare group size and reproductive status, while stallion aggression towards mares was driven by mare group size, tenure, and genetic relatedness. While MS dominant stallions and SS stallions displayed similar patterns of interaction with mares, there was insufficient evidence for close MS subordinate stallion-mare relationships from any metrics, suggesting that the maintenance of subordinate stallions in this population cannot be explained by consort relationships with mares. The findings of this thesis have application for domestic horses' welfare and population management and can contribute to our broader understanding of the selective pressures underlying alternative mating strategies and male sociality in polygynous species.

(論文審査の結果の要旨)

集団を形成する動物において、その集団の形態は多様であり、食物資源の分布、捕食圧の程度、個体群密度、同性内競争や雌雄間の利害対立の強度などによって影響を受けている。そうした多様な社会において、オスの繁殖成功度には大きな個体差が生じ、ごく一部のオスだけが子孫を残すことも珍しくない。また、繁殖をめぐる競合において、オスの間に異なる繁殖戦術が見られることもある。ウマは、野生状態において、基本的には単雄複雌(単雄群)の群れを形成する。ただ、一部の群れでは、2個体以上のオトナオスが共存する複雄複雌群(複雄群)も観察されている。このように単雄群と複雄群が混在する理由やメカニズムについては未だ解明されておらず、複雄群の形成に影響する要因について明らかにすることができれば、動物の社会の進化や適応的意義について探る大きな糸口になると考えられる。

本論文は、ポルトガル北西部のアルガ山に生息する野生馬を対象に、単雄群と複雄群の観察をおこない、それぞれの群れでの社会関係等を明らかにすることを目的にしたものである。ドローンを用いた撮影による個体間距離の定量的解析や、糞サンプルに基づくDNA解析による血縁度分析なども取り入れ、多角的な検証がおこなわれた。

第一の研究では、単雄群と複雄群のオスの体の大きさに違いが見られるのか検証した。検証にあたっては、遠隔でのレーザー距離計を用いた体サイズ推定の方法を独自に確立した。その結果、予想に反して、オスの体の大きさと単雄群・複雄群の別には関係がないことが明らかとなった。また、体サイズの性差もないことが示された。一般に単雄複雌の群れを形成する哺乳類ではオスのほうがメスより大きく、また体の大きいオスが同性内競争で有利になり群れを持つことができると考えられているが、野生馬ではそのような現象は認められないということになる。過去の家畜化の影響などが考えられ、哺乳類の中では例外的な興味深い結果と言える。

第二の研究では、複雄群のオスのコストと利益について検証した。複雄群のなかで優位なオスは、群れの防衛等の敵対的交渉に費やす時間が短く、逆に劣位なオスはそうした行為に多くの時間を費やしていることが明らかとなった。したがって、互恵的利他主義や相利主義では複雄群の成立を説明できないと結論付けることができる。

第三の研究では、単雄群と複雄群の個体間関係を、2個体間の物理的な距離や近縁度なども加味して分析した。その結果、メスの社会的順位、繁殖可能性、血縁関係などが雌雄間の物理的距離に影響を及ぼしていることが明らかとなった。また、オスによるメスへの攻撃行動には、同じ群れにいる時間的長さや血縁関係が影響していた。複雄群における劣位のオスは、特定のメスと物理的に近い関係にあるわけではなく、むしろ優位なオスと近い関係にあった。したがって、複雄群の成立には、雌雄間の関係ではなく、オス同士の関係が関与していることが示唆された。

以上の一連の研究によって、野生馬の個体間関係の諸相が明らかとなった。複雄群の成立に関わる要因を明らかにすることができたことは、動物の社会の進化についての議論にも寄与する科学的貢献と言える。また、ウマの管理や福祉的観点からも応用的意義がある研究である。

よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、令和5年7月26日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行い、その結果をもって令和5年8月3日に霊長類学・野生動物系教員会議で合格と認めた。

要旨公表可能日: 年 月 日以降