

( 続紙 1 )

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |                                                                                                                                                                                     |    |       |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|-------|
| 京都大学                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 博 士（理 学）                                                                                                                                                                            | 氏名 | 清家 多慧 |
| 論文題目                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | Effects of predation on the behavior and social relationship of red-tailed monkeys ( <i>Cercopithecus ascanius</i> ) in Mahale, Tanzania（タンザニアのマハレ山塊国立公園において捕食がアカオザルの行動と社会関係に与える影響） |    |       |
| (論文内容の要旨)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |                                                                                                                                                                                     |    |       |
| <p>捕食は霊長類において重要な進化の推進力の一つであるため、霊長類の進化過程を明らかにするうえで、捕食者に対する防御戦略を理解することは重要である。一方、理論上は重要であるにもかかわらず、実際の捕食の観察は困難であるため、このテーマに関する実証的な情報は限られている。</p> <p>本研究は、アカオザル (<i>Cercopithecus ascanius</i>) を対象として、その捕食者の実態とアカオザルの対捕食者戦略を明らかにし、捕食が霊長類の行動と社会に与える影響について考察した。アカオザルは中型の樹上性霊長類で、単雄複雌群を形成する。調査を実施したタンザニア連合共和国・マハレ山塊国立公園カソジェ地域には、アカオザルの捕食者であるカンムリクマタカ (<i>Stephanoaetus coronatus</i>)、ヒョウ (<i>Panthera pardus</i>)、チンパンジー (<i>Pan troglodytes</i>) の3種が同所的に生息している。</p> <p>第一に、個体間の敵対的交渉と近接のデータに基づいてカソジェのアカオザルの基本的な社会関係を明らかにした。敵対的交渉は少なく、統計的に有意な直線的順位序列は検出されなかった。近接では2段階の近接指標を用いることで、1m 近接ではオトナオスが周辺的になるが、逆に 5m 近接ではオトナオスが中心になることを示した。このことは、直接的な社会交渉は少ないものの、オトナオスを中心として緩やかにまとまる群れであることを示唆している。</p> <p>第二に、カンムリクマタカの巣にビデオを仕掛け、その獲物を調べることで、アカオザルがどの程度捕食されているのかを定量的に把握した。カソジェでは、ヒョウとチンパンジーについてはその獲物や捕食行動に関しての情報が明らかになっていたが、カンムリクマタカについてはそうした情報はなかった。他の2種の捕食者が霊長類の中ではアカコロブスを最も多く捕食するのに対して、カンムリクマタカはアカオザルを最も多く捕食していること、その頻度は他のアカオザルの調査地と比較して高いことが明らかとなった。</p> <p>第三に、3種の捕食者との遭遇場面におけるアカオザルの反応の分析から、アカオザルがこれら3種の捕食者に対してそれぞれ異なった対応をしていることを明らかにした。チンパンジーに対しては警戒声を発さずにその場に留まる、ヒョウに対してはその場で激しく警戒声を発して騒ぐ、カンムリクマタカに対しては積極的に追い払うという傾向があった。とくに、猛禽類に対する積極的な追い払いは、「隠れる」という回避行動を取るという他地域の報告とは異なるものであり、アカオザルが環境に応じて対捕食者行動を柔軟に変化させていることが示唆された。</p> <p>最後に、捕食者の接近がアカオザルの群れの凝集性を高めるか否かを調べた。一般的に、凝集性を高めることは個体あたりの捕食リスクを減らすことにつながるため、有効な対捕食者戦略の一つであるとされている。3種の捕食者のうち、カンムリクマタカの接近が群れの凝集性を上げる方向に働いていた。加えてその際にオスを中心に凝集しているということが明らかとなった。この結果は、捕食者の中でもとくに猛禽類に対する捕食者防衛としての凝集を通じてオスを中心とした群れの個体関係が形</p> |                                                                                                                                                                                     |    |       |

成・維持されていることを示唆している。

霊長類の群居性の進化において、捕食者防衛が群れ個体間の社会的結合に影響することは長らく指摘されてきたものの、実証的研究は決して多くなかった。本研究は、環境や捕食者の種類が霊長類の対捕食者行動に与える影響を定量的に示した数少ない実証的研究である。また、それと同時に群れ内の社会関係を扱うことで、捕食リスクが実際に群れ内の、とくにオスと他の個体との社会的つながりの形成を促す可能性を示した。これらの結果は、霊長類の社会進化に関する議論に重要な示唆を与える。

(論文審査の結果の要旨)

本論文は、タンザニア連合共和国マハレ山塊国立公園カソジェにおいて樹上性オナガザル属の1種アカオザル (*Cercopithecus ascanius*) とその潜在的捕食者を対象とした研究の成果である。ヒトを含めた昼行性霊長類の多くは集団を作るが、その要因として捕食圧が重要であることが理論的には指摘されてきた。一方で、霊長類とその捕食者を同時に研究することは容易ではなく、捕食者と出会った際に実際に霊長類がどう対応するのか、また捕食者への対応が霊長類の社会に直接的にどのような影響を与えているのかといった点については、実証的な情報は乏しかった。

マハレには樹上性霊長類の捕食者として知られる、ヒョウ、カンムリクマタカ、チンパンジーが同所的に生息している。これら3種は、単独性の大型ネコ科動物、上空から狩猟できる猛禽類、集団で狩猟をする大型類人猿といった、タイプが大きく異なる捕食者である。このように多様な捕食者がいる一方、樹上性オナガザル属の対捕食者行動として知られている他種霊長類との混群がマハレではほとんどみられない。申請者は調査地のこうした特性を活かして、上記3種の捕食者との関係を視野に入れてアカオザルの行動研究を展開した。

第3章では、観察対象のアカオザル単雄群を自ら人付けし、全個体を識別し、近接や優劣といった基礎的な社会関係に関する情報をまとめている。その中で、敵対的交渉が極めて少ないこと、そして身体接触が生じる距離ではなく、互いに視認可能な程度の距離で集まり、唯一のオトナオスが社会的ネットワークの中心になることを見出した。先行するマカク属やヒヒ属の研究では、毛づくろいなどの身体接触を伴う親和的交渉と敵対的交渉の頻度と配分によって社会が描かれるが、オナガザル属ではこれとは異なる形で社会が成立していることを示唆しており、興味深い。第4章では、マハレで情報がなかったカンムリクマタカの捕食について自ら調べ、実際にアカオザルが最も頻繁に捕食されていることを示した。類似の情報がある他地域と比べても捕食頻度は高い。第5章では、おそらくそうした高い捕食圧と連動して、マハレのアカオザルはこの猛禽類に対して、非常にユニークな対捕食者行動を取ることも丹念な観察から明らかにしている。それは、アカオザルがカンムリクマタカを積極的に追い払うというものである。この行動は他地域のアカオザルでは報告されておらず、混群がほとんどないマハレではこうした対捕食者行動が見られることを示した意義は大きい。また、こうしたユニークな行動と付随して、他地域で記載されていないタイプのオスの警戒声があることも報告している。オナガザル属の警戒声についてはこれまで多くの研究がなされているにも関わらず、こうした新しい発見がなされている点も評価に値する。さらに第6章では、3種の捕食者の接近があった際のアカオザルの群れの凝集性の変化を調べ、カンムリクマタカの接近があった際には凝集性が高まり、とくにオトナオスの周りにメスや子どもたちが集まることを示唆する結果を得た。

一連の研究成果は、これまで霊長類研究で理論的に述べられていた捕食圧と社会

との関係を実証的な観察データから支持するだけでなく、対捕食者行動が捕食者種に応じて柔軟であることを示した貴重なものである。また、対捕食者行動だけにとどまらず、個体識別に基づいた丁寧な観察からアカオザルという種の群れ内の社会関係についていくつもの新しい知見をもたらした点も評価に値する。

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7年1月17日に論文内容とそれに関連した口頭試問を行った結果、合格と認めた。

要旨公表可能日：                      年                      月                      日以降