

(続紙 1)

京都大学	博士（理学）	氏名	バーンステイン ソフィア カリオペ Bernstien、Sofia Kaliope
論文題目	The Vocal Communication of Tibetan Macaques in Mt. Huangshan, China: their Vocal Repertoire, Call Functions, and Congeneric Comparisons in the Genus <i>Macaca</i> (中国の黄山におけるチベットモンキーの音声コミュニケーション：音声レパートリーおよび音声機能，マカク属内種間比較)		
(論文内容の要旨)			
Vocal repertoires are the essential foundation for studies on vocal communication. From this foundation researchers establish and promote the conformity of terminology, allow researchers to investigate certain calls in more detail, and aid comparative studies by serving as the infrastructure. This thesis is the first systematic study on the vocalizations of Tibetan macaques (<i>Macaca thibetana</i>). I first used quantitative analyses to assess the vocal repertoire by extracting 30 acoustic parameters from 534 call recordings. Post hoc validation of the a priori repertoire classified eleven call types: coo, squawk, squeal, noisy scream, growl, bark, compound squeak, leap coo, weeping, modulated tonal scream, and pant. Tibetan macaque females make acoustically distinct copulation calls that are uncharacteristic of the genus. These calls are shrill undulating calls of a longer duration than the “inhale-exhale” grunts typically observed in macaques. The copulation style of Tibetan macaques is specialized in comparison to the rest of the genus, and so I investigated this unique auditory characteristic further. Many hypotheses have been put forward to explain copulation call function, but none appear able to explain function in a single species, let alone a group. Recent studies have explored the audience effect, how bystanders affect call production. I investigated copulation calling behavior and what factors potentially influence call production (e.g., ejaculation, rank, promiscuity, harassment, parity, and audience). Call rate was low overall, unrelated to ejaculation, promiscuity, and parity. Females showed a tendency to call with lower-ranking males. Calling elicited harassment, and there was a female audience effect on harassment of copulatory dyads. My results suggest that there may be a complex cost-benefit tradeoff where females call to potentially attract mates at the risk of intrasexual competition in the form of female harassment. I then made congeneric comparisons of the vocal repertoire to identify the selective factors that potentially influence which calls are homologous and derived in the genus. Overall, the repertoires of macaques share a similar set of calls. The main differences were found in the calls emitted in the copulation context. In conclusion, the vocal repertoire of Tibetan macaques is similar in acoustic structure to the rest of the genus. The key distinct feature lies in the calls associated with copulations. This may be a result of the fact that females show unique behaviors that are rare in primates, females harass copulatory dyads and show no proceptive behaviors indicative of estrus. Indeed, most of the derived vocalizations in the genus were the copulation calls of species with distinct copulation styles. It is likely that an interplay of phylogenetic, ecological, and social factors have shaped the flexibility of vocalizations across the genus.			

(続紙2)

(論文審査の結果の要旨)

申請者の Sofia Kaliope Bernstein は、中華人民共和国安徽省の黄山に位置するValley of the Wild Monkeysに生息するチベットモンキーの野猿公苑群を対象に、彼らの音声レパートリーに関する音響学的研究やメスが交尾に関連して発声する交尾音声の機能に関する行動学的研究、ならびにチベットモンキーを中心とした音声レパートリーの確立とマカク属の他種との比較研究を行った。

群れでの社会生活を営む霊長類では、音声や表情などのコミュニケーションは社会関係の構築に必要不可欠である。そのため音声を用いたコミュニケーションに関しては、霊長類において数多くの研究がなされてきた。これまでの研究の進展に伴い、近縁種であっても様々な種間変異が報告され、こうした種差は社会構造や生態環境、繁殖戦略などへの適応の産物ではないかという議論が進んでいる。申請者は、性行動（交尾中に、その周辺にいる他個体が、その交尾の妨害をするハラスメント行動）などチベットモンキーに特有と考えられる行動と音声との関連性を行動観察に基づいて検討した。まず、チベットモンキーの体系的な音声レパートリーの研究がなかったため、録音撮影の後、音響分析を実施して客観的な基準での音声の分類を試みた。計測した30の音響特徴量について主成分分析を実施したところ、3つの主成分のみで11種類の音声に高精度に分類された。その後の判別分析による分類の妥当性の検討においても、11種類の音声は正しく分類されることから、11種類の音声レパートリーへの分類は妥当と考えられた。

次に、メスが発声する交尾音声（copulation call）の機能についての研究を実施した。一般に繁殖戦略に関連したコミュニケーションの信号は、オスが発するものが多い。しかし、チベットモンキーではメスが交尾中に発声する音声は認められるため、チベットモンキーの繁殖戦略との関連性が推察された。そこで、交尾時のパートナーの順位や周辺他個体の状態など、様々な因子との関連性を分析し、音声の機能について検討をした。その結果、パートナーオスの射精の有無やメスの出産経験、交尾経験のあるオスの数といった多くの因子との関連性が認められなかった一方で、①低順位オスとの交尾中に発することが多く、②発した場合には周辺の個体から交尾の妨害行動を受けやすくなる、という特徴が認められた。これらの結果から、メスの交尾音声には、オスのパートナーのオス間競争を引き起こし、より優良なオスとの交尾を促進する機能が存在することを示唆した。

さらに、チベットモンキーの音声コミュニケーションの体系だった評価を通じて、同属内で近縁他種との比較考察を行った結果、多くの音声レパートリーに見られる変異は、社会構造や生息環境への適応から生じる微小な変動と考えられる一方で、繁殖戦略に関連する音声では著しい種間変異が見られることを言及した。これらの3つの研究は、チベットモンキーの音声コミュニケーションの詳細な研究として初めてであるばかりでなく、マカク属内の派生的に生じたと考えられる音声構造や機能の変異に着目することで、マカクザルの共通祖先のコミュニケーションを推察するうえで有用な結果を見出しており、重要な知見を与えている。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、平成28年8月1日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。

要旨公表可能日： 年 月 日以降