

ムーアモンキーにおける群れ分裂前の出産間隔の変化

岡本 暁子

Change in inter-birth intervals prior to a group fission in moor macaques (*Macaca maurus*).

Kyoko OKAMOTO

Abstract

The present study examined change in inter-birth intervals prior to an observed case of fission in a group of wild moor macaques (*Macaca maurus*) in Sulawesi, Indonesia. The subject group, under observation since 1988 on the basis of individual identification, grew continuously from that time until it split into two groups in 1999. I calculated inter-birth intervals for each adult female using birth data recorded between 1991 and 1998. Group size correlated positively with inter-birth intervals. Prior to the fission, inter-birth intervals increased regardless of a mother's dominance rank. These results suggested that females suffered increased within-group scramble competition before the present case of fission. This agrees with the fact that the division was not between higher-ranking females and lower-ranking ones, which suggested weak within-group contest in the subject group prior to the fission.

Key words: group fission, within-group scramble competition, inter-birth intervals, moor macaques, *Macaca maurus*

はじめに

霊長類の多くはかなり安定した構成を持つ群れを作って生活する。しかし時には群れが分裂することがある。分裂は群れが大きくなりメス間の食物をめぐる群内競争が強まったときに起こることが多いと考えられている (Sterck et al., 1997)。しかし、これまでに競争の増加を具体的なデータで示した研究はほとんど存在しない。本論では、繁殖パラメータの検討に基づき、野生ムーアモンキー (*Macaca maurus*) で観察された分裂において群内競争が強まっていたことを報告する。

同じ群れの個体間で生じる競争には二つの表れ方がある。スクランブルとコンテストである (Nicholson, 1957; van Schaik & van Noordwijk, 1988; Janson & van Schaik, 1988)。Sterck et al. (1997) は、群内スクランブルは個体の優劣による違いのない群れの大きさの

みの効果であり、群内コンテストは個体の優劣の効果であるとまとめている。つまり、群れの個体数が増えることにより高順位個体であるか低順位個体であるかに関わらず単純に食物の分け前が少なくなるというのが群内スクランブルと呼ばれる競合で、低順位個体が高順位個体に比べて食物の分け前が減るのが群内コンテストと呼ばれる競合である。

もし群内コンテストが分裂を引き起こすなら、群れは高順位の家系集団と低順位の家系集団に分かれると予想される (Dittus, 1988; van Schaik, 1989)。霊長類の多くの種ではオスが生まれた群れから出ていくがメスは残る。したがってひとつの群れはメスの家系集団がいくつか集まって構成されている。群内コンテストが強く働いている場合、低順位のメスは高順位のメスよりも食物摂取が少なくなるだろう。高順位個体からの直接的な攻撃もまた多くなるだろう (Dittus, 1988)。つまり、群れが大きくなり群内コンテストが増大するならば、低順位のメスのコストは大きくなると考えられる。その結果、低順位の家系集団が離脱し、群れが分裂するのだ。

ニホンザルを含む分類群であるマカク属は、母系集団をつくる典型的なサルである。マカクでは群内コンテストの増加が多く群れ分裂の原因になると理論的に予測される (Dittus, 1988)。実際、これまで報告されたマカク属のサルの群れ分裂では、高順位のメスと低順位のメスに分かれていた (Koyama, 1970; Chepko-Sade & Sade, 1979; Dittus, 1988; Maruhashi, 1992)。ところが、1999年に私が観察した野生ムーアモンキーの群れの分裂は、これまでの報告とは明らかに異なっていた。高順位の母系家系集団と低順位の集団とに分かれてはいなかったのだ (Okamoto & Matsumura, 2001)。

ムーアモンキーのメスの分かれ方は、分裂において群内コンテストより群内スクランブルが重要な役割をはたした可能性を示唆している。このことを検討するため、本論文では分裂が起こる前の出産間隔を分析した。本研究で分析する群れの大きさの変化に伴う出産間隔の変化のような、繁殖パラメータの継時的変化を検討した先行研究はほとんどない。多くの先行研究は、大きい群れと小さい群れでの繁殖パラメータの比較をおこなっているだけである (例えば van Schaik, 1983; Robinson, 1988)。また、群れ分裂におけるスクランブル競合の役割の重要性を明らかにした研究はない。もし群内コンテストの増加が群れ分裂を引き起こしたのなら、分裂の前に主として低順位メスの繁殖パラメータの値が悪化していただろう。一方、群内スクランブルの増加が群れ分裂を引き起こしたのなら、順位に関わらずほとんどのメスにおいて繁殖パラメータの悪化がおこっていたことが予想される。

方法

インドネシアの南スラウェシにあるカレント自然保護区のムーアモンキーは、1981年以来継続して研究されている。対象群の生息域においては、有力な捕食者は存在しない (調査地の

詳細は Watanabe & Matsumura, 1996 を参照のこと)。調査地におけるムーアモンキーの生息密度は 3.5 groups/km²、70 < individuals/km² である (Matsumura, 1998)。この保護区に生息する群れに含まれる個体数は 15 から 40 個体である (Watanabe & Matsumura, 1996)。調査地のムーアモンキーにおいては明確な出産期は認められなかった (Okamoto et al., 2000)。

対象群 (B 群) は 1988 年から個体識別に基づいた観察が行われている。1988 年から 1998 年で、対象群は 20 頭から 43 頭に増加した。平均個体群増加率は年 8.0% だった (Okamoto et al., 2000)。

1999 年の 4 月の段階では対象群において分裂の徴候はみられていなかった。この時点で対象群には 8 頭のオトナオス (5 才以上)、14 頭のオトナメス、6 頭のコドモオス、10 頭のコドモメス、4 頭のアカンボウオス (1.5 才以下)、1 頭のアカンボウメスが含まれていた。1999 年の 8 月に、この群れが B1 群と B2 群の 2 つの群れに分裂しているのを発見した (Okamoto & Matsumura, 2001)。

1988 年からの個体識別に基づいた継続的な調査により、群れ内の母系血縁関係はほとんど明らかになっている。オトナメス間の優劣順位関係は 1990 年から 1996 年の間でほとんど安定していたことが報告されており (Matsumura & Okamoto, 1997; Matsumura, 1998)、その後 1997 年から 1999 年の間にもはっきりした変化はみられなかった。

本論文における分析では、1991 年から 1999 年 7 月までの出産の記録を用いた。調査地に研究者が滞在しているときには、毎日対象群の個体確認をおこない出産と死亡の記録をとった。研究者がいない時期の出産については、最初に観察された時点でのアカンボウの行動や顔の色と出産前の母親の交尾や発情時期の記録を組み合わせて出産時期を推定した。出産日の推定における誤差についての詳細は、Okamoto et al. (2000) を参照のこと。

出産間隔はこの出産記録から算出した。出産間隔の算出にあたっては、出産日の誤差が 2 ヶ月以内である出産記録のみを用いた。出産後にアカンボウが初期死亡 (1 才前の死亡) した後の出産間隔と、初産から次の出産までの間隔については分析から除外した。なぜなら、こうした場合には通常とは異なる出産間隔の値になるからである (Okamoto et al., 2000)。同時に、各々の出産記録に対応する群れの大きさを算出し分析に用いた。同じ月に 2 例以上の出産がみられたと推定された場合には、その月の群れの大きさの平均をその月の出産記録に対応する群れの大きさとして用いた。

結果

出産間隔と群れの大きさの関係を検討したところ、群れが大きくなるにつれ出産間隔は長くなっていった (N=18, Spearman rank correlation coefficient=0.535, $p < 0.05$)。

図 1 は群れ分裂前の出産間隔の変化を示している。群れ分裂直前の連続した 3 つの出産記録

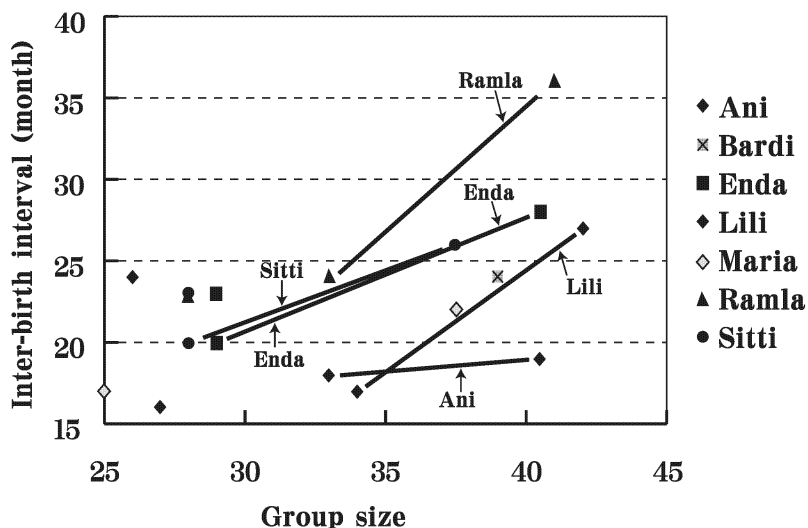


Figure 1. Change in inter-birth intervals prior to the group fission.

が分析可能だったメス5頭について、算出した2つの出産間隔を線をつないである。出産間隔は群れ分裂直前に増加していた(Wilcoxon signed rank test, $n=5$, $T=0$, $p<0.05$)。優劣順位とは関わりなく同じ傾向であった(メス間の優劣順位は $Bardi>Sitti>Ramla>Lili>Enda>Ani>Maria$)。

考察

本論文の結果は、対象群における出産間隔は群れが大きくなるにしたがって増加していたことを示している。メスの順位と関わりなく出産間隔が増加していたという結果は、群れが大きくなるに伴い群内スクランブル競争が強くなっていたことを意味している。本研究では残念ながら群れの移動距離や採食効率などの群内スクランブルの強さを直接的に示す指標と考えられているデータがない(Wrangham et al., 1993; Janson & Goldsmith, 1995)。しかしながら、群れの大きさがある閾値を越えた際に群れ個体がこうむる不利益、つまり必要な食物を得るために必要な一日の移動距離の増大と採食効率の低下などは、結果として繁殖パラメータに影響する。したがって繁殖パラメータは食物をめぐる競争の程度を反映していると考えられる(Sterck et al., 1997)。

出産間隔の増大に食物資源をめぐる競争以外の要因が大きく影響していた可能性はあるだろうか。もっとも可能性があるのは加齢という要因である。分裂前に出産間隔が長くなっていた5頭のメスのうち4頭、Ramla、Enda、Sitti、Aniは1988年に個体識別が開始されていたときにはすでに性的成熟に達していた個体であり、比較的高齢であるといえる。しかし、以下に述べるような点は、出産間隔の増大には加齢ではなく食物をめぐる競争の増大が関係していた

ことを強く示唆している。1) 比較的若いメス Lili (1985 年生まれ) でも出産間隔が長くなっていた。2) 調査期間全体の出産間隔と群れの大きさの間に正の相関関係がみられた。3) 若いメス Bardi (1987 年生まれ) の出産間隔もこの相関関係と一致していた。

今回の結果は、対象群における群内競合の強まりに群れの大きさの増大以外の要因が影響した可能性を否定するものではない。例えば 1997 年から 98 年にかけて起きた大規模なエルニーニョ現象による異常乾燥が、一時的な果実の不足をもたらして群内競合を増大させた可能性もある。こうした食物の不足が分裂の引き金になるのはありうることである。ただ、本研究における分裂前の子産間隔の増大自体は、この異常乾燥の影響を受けたものとは考えにくい。なぜなら分析に用いた出産記録には、異常乾燥が深刻化した後で妊娠したと考えられる事例が一例しか含まれていないからである。

本研究の出産間隔の分析結果は、分裂にいたる段階でムーアモンキーの対象群において群内コンテストではなく群内スクランブルが重要な意味をもっていたことを強く示唆している。このことは、ムーアモンキーの分裂パターンは群内コンテストが強い場合に予測されるような形ではなかった、つまり高順位家系集団と低順位家系集団に分かれなかったという事実とも一致している (Okamoto & Matsumura, 2001)。また採食中の群れ個体同士の近接関係に関する研究からも、ムーアモンキーにおいては群内コンテストがあまり強くないということが示されている (Matsumura & Okamoto, 1997)。

群れが分裂に至る過程で群内コンテストと群内スクランブルがどのように作用するのかを明らかにするためには、マカク属のサルを対象とした比較研究が大きな役割を果たすだろう。なぜなら、マカク属のサルの群れ分裂のパターンとプロセスについては、すでにいくつもの詳細な報告があるからである (例えば Okamoto & Matsumura, 2001)。また、マカク属のオトナメス間の社会関係には変異が存在し (de Waal & Luttrell, 1989; Thierry et al., 1994)、この変異は競合の違いを反映しているとされている (van Schaik 1989, Sterck et al. 1997)。これまでの研究は群れが大きくなるにつれ群内コンテストが強くなる種が中心であったと考えられるが、群内スクランブルが重要な役割を果たす種がムーアモンキー以外にも存在する可能性がある。このような比較研究にとっては、繁殖に関わるデータを継続的に収集することが重要である。本研究は出産間隔の分析にとどまったが、将来的にはさらに多くの繁殖パラメータを扱って分裂前後の変化を調べることが必要だろう。群れの分裂とそれに関わる競合の研究は、霊長類の群れサイズ、群れの構成、メス間の社会関係の進化を明らかにする手がかりも与えるであろう。

謝辞

インドネシアでのフィールド調査にあたり、LIPI (Indonesian Institute of Sciences)、PHPA (The Indonesian Directorate of Nature Conservation and Wildlife Management)、IPB (Bogor Agricultural University) の協力をうけた。本研究を遂行するにあたり、松村秀一氏、バンバン・スリョプロト氏、竹中修教授をはじめとする京都大学霊長類研究所のインドネシア調査隊の方々にご多大なるご援助とご協力をいただいた。この研究は文部科学省科学研究費補助金による援助をうけた (No. 10CE2005 代表 竹中修、No. 03644 代表 岡本暁子)。

引用文献

- Chepko-Sade BD, Sade DS. 1979. Patterns of group splitting within matrilineal kinship group: Study of social group structure in *Macaca mulatta* (Cercopithecidae, Primates). *Behav Ecol Sociobiol* 5:67-86.
- Dittus WP. 1988. Group fission among wild toque macaques as a consequence of female resource competition and environmental stress. *Anim Behav* 36:1626-1645.
- Janson CH, Goldsmith ML. 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behav Ecol* 6:326-336.
- Janson CH, van Schaik CP. 1988. Recognizing the many faces of primate food competition in primates: methods. *Behaviour* 105:165-186.
- Koyama N. 1970. Changes in dominance rank and division of a wild Japanese monkey troop at Arashiyama. *Primates* 11:335-390.
- Maruhashi T. 1992. Fission, takeover, and extinction of a troop of Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan. In: Itoigawa N, Sugiyama Y, Sackett PG, Thompson KRR, editors. *Topics in Primatology vol.2*. Tokyo: Univ of Tokyo Press. p 47-56.
- Matsumura S. 1998. Relaxed dominance relations among female moor macaques (*Macaca maurus*) in their natural habitat, South Sulawesi, Indonesia. *Folia Primatol* 69:346-356.
- Matsumura S, Okamoto K. 1997. Factors affecting proximity among members of a wild group of moor macaques during feeding, moving, and resting. *Int J Primatol* 18:929-940.
- Nicholson AJ. 1957. Self-adjustment of population to change. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology* 22:153-173.
- Okamoto K, Matsumura S. 2001. Group fission in Moor macaques (*Macaca maurus*). *Int J Primatol* 22:481-493.
- Okamoto K, Matsumura S, Watanabe K. 2000. Life history and demography of wild moor macaques (*Macaca maurus*): summary of ten years of observations. *Am J Primatol* 52:1-11.
- Robinson JG. 1988. Group size in wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*) and the reproductive success of males and females. *Behav Ecol Sociobiol* 23:187-197.

- van Schaik CP. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* 87:120-144.
- van Schaik CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standen V, Foley R, editors. *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals*. Oxford: Blackwell. p 195-218.
- van Schaik CP, van Noordwijk MA. 1988. Scramble and contest in feeding competition among female long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour* 105:77-98.
- Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav Ecol Sociobiol* 41:291-309.
- Thierry B, Anderson JR, Demaria C, Desportes C, Petit O. 1994. Tonkean macaque behaviour from the perspective of the evolution of Sulawesi macaques. In: Roeder JJ, Thierry B, Anderson JR, Herrenschildt N, editors. *Current Primatology*, vol.2. Strasbourg: Louis Pasteur University Press. p 103-117.
- de Waal FBM, Luttrell LM. 1989. Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and stump-tail monkeys. *Am J Primatol* 19: 83-109.
- Watanabe K, Matsumura S. 1996. Social organization of moor macaques (*Macaca maurus*) in the Karaenta Nature Reserve, South Sulawesi, Indonesia. In: Shotake T, Wada K, editors. *Variations in the Asian Macaques*. Tokyo: Tokai University Press. p 147-162.
- Wrangham RW, Gittleman JL, Chapman CA. 1993. Constraints on group size in primates and carnivores: population density and day-range as assays of exploitation competition. *Behav Ecol Sociobiol* 32:199-209.