

# Influence of group members on foraging success of wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*) in food patch.

(ニホンザルの食物パッチにおける採食成功に及ぼす群れ個体の影響)

## 学位論文内容の要旨

動物にとって食物資源は一様に分布しているわけではなく、食物が存在する場所としない場所が空間的に区別できる場合が多い。このようなパッチ状に分布する食物資源の利用様式については、これまでいくつもの数理モデルが提案されてきた。その中でも限界値定理と呼ばれるモデルは食物パッチ利用に関する様々なモデルの基礎となっている。この限界値定理では、採食者が食物を消費することで徐々にパッチ内の食物が枯渇してくることを想定している。ここから、食物をより多く含むパッチでは食物の取り込み速度(採食速度)が高く、そのパッチの滞在時間も長くなることが予測されている。森林に生息する多くの霊長類の食物もパッチ状に分布している。そのため、霊長類の食物パッチの利用様式に関しても、パッチ利用モデルをあてはめる試みがなされてきた。しかし、パッチ利用モデルの予測に合致する例もある一方、しない例も報告されている。このことから、パッチ利用モデルで考慮されている食物条件のみでは、他個体と緊密な社会関係を持つ霊長類のパッチ利用様式を説明しきれない可能性が指摘されてきた。

一般に、採食場面における他個体の影響としては、捕食リスクが高い場合や群れ間の食物をめぐる競合が激しい場合を除き、干渉型および消費型競合によって採食効率が低下することが考えられている。しかし、その程度は食物条件により変化するものと思われる。また、群れ生活を進化させてきた動物では、何らかのメカニズムによって他個体が採食効率に正の影響を及ぼしている可能性もあるかもしれない。そこで本研究では、霊長類の食物パッチ利用における他個体の影響を評価することとした。捕食リスクがなく、群れ間競合の程度の低い金華山島の野生ニホンザルを対象にし、食物パッチ利用(採食速度・パッチ滞在時間・立ち去り理由)、食物条件(パッチサイズ・食物の種類・パッチ内の食物の分布など)および社会的要因(攻撃的交渉・採食グループサイズ・社会的順位)を定量化した。そして、食物パッチ利用に対する食物条件と社会的要因の影響の大きさを検討した。

(1) まず、比較的食物条件の良かった春-初夏と秋に採食される7種類(タイプ)の食物パッチに関して、他個体が採食速度に与える影響を分析した。その結果、ほとんどのタイプの食物で、採食グループサイズ(食物パッチ内の他個体の数)が大きいほど採食速度が高まり、滞在時間も長くなる傾向がみられた。また、消費型競合および干渉型競合の影響はほとんど見られなかった。これまでの研究では、採食場面における他個体の存在は採食効率に負の影響があると指摘されてきたが、本研究では逆に他個体が何らかのメカニズムにより採食効率を向上させていたことが示唆された。

(2) 次に、採食グループサイズが採食効率を向上させたメカニズムに関して、採食場面における他個体の位置把握行動（ソーシャルモニタリング）に着目して分析を行った。ブナ花の食物パッチに関して、採食グループサイズが小さい場合には、採食者のソーシャルモニタリング頻度が高まり、そのため採食速度が低下していることが示された。このことから、食物パッチ内に他個体が少ないと、採食者は群れを見失わないように他個体の位置を頻繁に確認するため、採食行動がしばしば中断され、採食効率が低下してしまうと考えられた。一方、採食グループが大きくなると、採食競合の影響が強くなり、一定頭数以上の採食グループでは、サイズが大きくなるにつれ採食速度が低下した。このように、採食グループサイズの増加は採食速度に対し、ソーシャルモニタリング頻度の減少による正の影響と採食競合の増加による負の影響をもたらすことが示唆された。そして、実際の採食速度は、それら正負の影響のバランスによって決まると考えられた。

(3) 採食グループサイズの増加が採食効率に与える正の影響（ソーシャルモニタリング）と負の影響（採食競合）のバランスは食物条件により変化する可能性がある。そこで、食物条件の異なる季節で採食された 10 タイプの食物に関して、採食グループサイズと採食速度の関係を分析した。その結果、食物タイプによって採食グループサイズと採食速度の関係は正、負および中立の関係と様々であることが解った。また、負および中立の関係が見られたタイプでは食物パッチ内の食物の密度が低い傾向にあった。つまり、食物密度が低く、枯渇が起きやすい食物タイプでは、採食グループサイズに伴う採食競合の負の影響が特に強まり、ソーシャルモニタリング頻度の減少による正の影響を打ち消していると推測された。そのため、採食グループサイズの増加に伴って採食速度の増加が見られなかったと考えられた。食物条件は採食速度に直接影響をおよぼすと考えられてきたが、それだけでなく採食競合の程度を左右して、採食速度に間接的に影響を及ぼすことが示唆された。

(4) 最後に、食物パッチの立ち去り理由とパッチに滞在していた時間について検討した。パッチ利用モデルからは、質の高いパッチほどパッチ枯渇までの時間が長いため、滞在時間も長くなることが期待されている。しかし本研究では、パッチの枯渇によって採食者がパッチを立ち去ることはほとんどなかった。そして、特に小さい採食グループでは、他個体への追従によってパッチを立ち去ることが多かった。また、採食グループが小さいほどパッチ滞在時間も短くなることが示された。これらのことから、パッチの質はパッチ滞在時間にあまり影響を与えていないと考えられた。それよりも、採食者は群れからはぐれないために他個体に追従して採食パッチを立ち去るという、社会的要因の影響が大きいと考えられた。ただし、採食グループサイズが大きい場合には採食速度も高いため、採食者はその高い採食速度が実現されている食物パッチに長く滞在していた可能性もある。つまり、社会的要因が採食速度を介して間接的にパッチ滞在時間に影響していただけかもしれない。従って、他個体への追従の必要性がパッチ滞在時間に直接影響を及ぼしたのかどうかについては検討の余地が残された。

これまでの研究では、捕食リスクや群れ間競合の程度が強い場合を除き、他個体の存在は採食効率を低下させると考えられてきた。しかし、本研究では他個体の存在が採食効率を促進させることを、そのメカニズムを含め定量的に明らかにした。ここで示されたメカニズムは霊長類だけでなく、集団を形成する動物がパッチ状に分布する食物資源を利用する場合にも適用が可能であると言える。

# 学位論文審査の要旨

主 査 准教授 揚 妻 直 樹  
副 査 名誉教授 前 川 光 司  
副 査 教 授 齋 藤 隆  
副 査 教 授 東 正 剛  
副 査 教 授 伊 澤 紘 生 (帝京科学大学  
生命環境学部)

## 学位論文題名

### Influence of group members on foraging success of wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*) in food patch.

(ニホンザルの食物パッチにおける採食成功に及ぼす群れ個体の影響)

群れを形成する動物の採食行動に関しては、食物環境だけでなく、群れ内の他個体の存在が影響していることが示唆されている。特に個体間の社会的な結びつきの強い霊長類ではその傾向が著しいと推測されてきた。しかしながら、これまでの霊長類の採食生態に関する研究では、食物要因あるいは社会的要因いずれかのみに着目しており、それぞれの要因が採食行動に与える相対的な大きさや、それぞれの要因間の関連性については検討されてこなかった。本学位申請論文では、この二つの要因を同時に観測し、定量的に分析を行うことでこれらの点を明らかにした。野生状態の霊長類の採食行動を統一的に説明できるような仮説を提案した点については、高く評価できるものである。さらに、この仮説は霊長類にのみならず、集団を形成する動物の採食行動に関しても適用が可能であり、行動生態学に対する貢献も大きいといえる。

個々の内容についても重要な発見がなされている。これまで、捕食の危険が高い場合あるいは他群から食物資源を防衛する必要性が高い場合を除き、群れ内の他個体と一緒に採食することは、採食競争が起きてしまうため効率が低下すると考えられてきた。しかし、学位申請者は、それとは全く逆の、すなわち他個体がそばにいればいるほど、採食効率が高まることを霊長類で初めて示した。

さらに、申請者は他個体の存在が採食効率を向上させるメカニズムには、他個体との近接を維持するための他個体の位置確認行動が関わっていると洞察した。そして、群れからはぐれる危険性が高い場合は、位置確認行動を頻繁に行わなくてはならず、そのために採食効率が低下していることを示した。

また、他個体の存在による採食効率の向上の程度は、食物の状態によって左右されることが示された。森林内で集中的に立地している食物、あるいは樹木の樹冠の中で集中して分布している食物は、採食競合が起きやすいと推測されているが、こうした食物を採食する際には、他個体の存在による採食効率の向上が見られない、あるいはむしろ低下する傾向にあることを明らかにした。このことから、採食効率に対する社会的な影響は、他個体の位置確認行動の節約という正の影響と、採食競合による負の影響の差し引きで決定されることを示唆した。この仮説は申請者の全くオリジナルなものである。

本学位申請論文は、なぜ動物が群れを形成するように進化してきたのか？群れることのメリットとデメリットは何か？を議論する際にも重要な視点を提供しているといえる。

審査委員一同は、申請者の研究成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。