

論文 / 著書情報
Article / Book Information

題目(和文)	半野生オランウータンの行動学的研究
Title(English)	Ethological study of semi-wild orangutans
著者(和文)	久世濃子
Author(English)	NOKO KUZE
出典(和文)	学位:博士(理学), 学位授与機関:東京工業大学, 報告番号:甲第6230号, 授与年月日:2005年9月30日, 学位の種別:課程博士, 審査員:幸島司郎
Citation(English)	Degree:Doctor of Science, Conferring organization: Tokyo Institute of Technology, Report number:甲第6230号, Conferred date:2005/9/30, Degree Type:Course doctor, Examiner:
学位種別(和文)	博士論文
Type(English)	Doctoral Thesis

平成十七年度 学位論文

半野生オランウータンの
行動学的研究

Ethological study of semi-wild orangutans.

東京工業大学

生命理工学研究科 生体システム専攻

久世 濃子

Ethological studies of semi-wild orangutans

Noko Kuze

Department of Biological Sciences,
Graduate School of Bioscience and Biotechnology,
Tokyo Institute of Technology

Abstract

Behaviour of free-ranging semi-wild orangutans in Sepilok Orangutan Rehabilitation Centre, Sabah Malaysia was studied to improve the rehabilitation program and clarify the characteristics of their behavior, especially social behavior and visual communication. Rather few differences were observed between the semi-wild orangutans and the wild orangutans in their basic behaviour and activity pattern, such as feeding, food items, Active Budget (the time distribution of the behavior), space using and nest making. Young individuals just after the release in the forest tended to depend on artificial feeding and stay longer on the ground or the feeding platforms than on the tree. However their behavior changed with their growth and became similar to those of the wild. Remarkable difference by sex and growth stage was observed in their social behavior. Adolescent males showed social behaviors most frequently among all sex and growth stage groups. Such sex difference in the social behavior was remarkable even in young individuals. Gazing behavior could be divided into 3 types of behavior; "Staring": gazing other individual from a distance of over 30cm, "Peering": gazing the neighbor within 30cm and "Mutual Gazing": staring at the partner's face each other. Staring and Peering were continued about 10 seconds in average and appeared in the frequency of 0.5 times per hour. Mutual Gazing was very rare. In both adolescent and juvenile stage, males conducted Staring and Peering significantly more frequently than female. Adolescent males conducted Staring most often to the individuals in social interaction while they stared individuals in feeding much less frequently than females. Individuals of all sex and growth stages conducted Peering to individuals in feeding most frequently. Peering tended to be conducted by subordinates to dominants, suggesting that it was used by subordinate to beg foods, "tolerance to be close" or "social interaction with physical contact" from predominant individuals.

半野生オランウータンの行動学的研究

久世 濃子

東京工業大学 生命理工学研究科 生体システム専攻

要旨

オランウータンは東南アジアに生息する唯一の大型類人猿であるが、単独性の強い樹上生活者であるために観察が困難で、アフリカの大型類人猿に比べて研究が立ち後れている。現在、主に生息地破壊によって絶滅の危機に瀕しているため、インドネシアとマレーシアでは、孤児になったオランウータンを養育後、森に帰す野生復帰事業が行われている。本研究では、野生復帰事業によって森に放され、給餌を受けながら森の中で自由に生活している半野生オランウータンを調査することで、野生復帰事業の改善に必要な情報を得るとともに、彼らの行動を詳細に分析し、他の大型類人猿と比較することによって、彼らの行動特性、特に野生下では観察が難しい社会行動と視覚コミュニケーションの特性を明らかにすることを目的に研究を行った。

マレーシア、サバ州にあるセピロク・オランウータン・リハビリテーションセンターの半野生個体、45 頭を対象に、詳細で定量的な行動分析を行った結果、半野生個体では採食品目、行動の時間配分 (Active Budget)、空間利用、巣作りなど、重要な行動に関しては野生個体との違いは予想以上に少ないことが明らかになった。また、森に放されたばかりの若い個体は、食物を給餌に依存する傾向が強く、樹上より地上や給餌台上にすることが多かった。しかしこれらの傾向は成長に伴って弱くなり、より野生個体の行動に近づくことも明らかになった。さらに、森に放されてからの個体の動向や、リハ

ビリセンター周辺での捕獲情報、目撃情報の分析結果も半野生個体がうまく野生復帰できていることを示唆するものだった。ただし、おそらく栄養状態の悪さに起因すると思われる明らかな出生性比の偏りや、野生では見られない「吐き戻し行動」が伝搬しているなど、野生復帰事業に改善の余地があることを示唆する事実も明らかとなった。

半野生個体の行動を詳細に分析した結果、野生個体に比べて社会性が強く、はるかに高い頻度で他個体と一緒にいること、また社会行動には性や成長段階による顕著な違いがあることが明らかになった。特にワカオスが最も社会性が強く、コドモやワカオスとレスリングなどの社会的遊びを高い頻度で行っていた。これまでの野生オランウータンの研究では彼らの社会ではワカメスが最も社交的と言われてきたが、半野生個体ではむしろワカメスの方が単独性が強く、社会行動を行う頻度が低かった。またオトナメスも単独性が強く、社会行動を行う頻度が野生個体と同程度に低かった。さらにこのような行動の性差は、かなり小さなうちから顕著で、コドモでもオスはメスよりも高い頻度で社会行動を行っていることがわかった。このような、これまでの報告とは異なる社会行動が現れたのは、オトナが少なく、特にオトナオスがいないという調査地における年齢構成の特殊性が影響している可能性が考えられた。野生下でワカオスの行動を規制する優位なオトナオス(Flanged Male)がいなかったために、ワカオスの本来の社会性が発揮された可能性がある。

他個体をじっと見つめる「凝視行動」を分析した結果、オランウータンには「離れた他個体を凝視する:Staring」、「相手の顔の 30 cm以内に自分の顔を近づけて相手を凝視する:Peering」、「互いに相手の顔を凝視する:Mutual Gazing」という3種類の凝視行動があることが明らかになった。Staring と Peering は、1 時間に平均 0.5 回の頻度で出現し、平均 10 秒間継続する非常に顕著な行動であるのに対して、Mutual Gazing は非常に稀で、継続時間も短いことが明らかになった。Staring と Peering という社会行動の頻度でも、ワカモノやコドモではオスの方がメスより高いという性差が明らかになり、この

事実からも若いオスの社会性の高さが示唆された。

Staring の対象にも性や成長段階による違いが見られた。ワカオスは社会交渉している個体を高頻度で Staring し、採食中の個体を Staring する頻度は低かった。ワカメスでは、これとは反対に、社会交渉している個体を Staring する頻度は低く、採食中の個体を Staring する頻度が高かった。これはワカオスが採食よりも社会交渉に関心が高く、ワカメスは社会交渉よりも採食に関心が高いとことを反映していると考えられる。また Staring とは対照的に、Peering ではこうした性や成長段階による差がほとんど見られず、全ての性と成長段階の個体が、採食中の他個体を最も頻繁に(60%)Peering した。また、Peering 後には相手のそばで一緒に採食することが多く、食物の強奪や接触を伴う社会交渉も観察された。分析の結果、Staring は、その個体が何に関心を持っているのかを反映した行動であると考えられ、Peering は「近接することへの寛容」や「食物や接触を伴う社会交渉」を劣位個体が優位個体に対して求める行動として機能していると考えられた。

以上、本研究により、オランウータンの野生復帰事業の有効性と問題点を示されるとともに、これまでほとんど知られていなかったワカオスの社会行動における積極性が明らかになった。さらにオランウータンの凝視行動の特徴が初めて明らかにされ、その社会的機能に関する仮説が示された。これらの結果はオランウータンの野生復帰事業の改良に役立つとともに、野生オランウータン研究に新たな視点をもたらし、ヒトと大型類人猿の社会行動やコミュニケーションの理解に貢献できるものとする。

目次

第1章 序論	1
1.1 本研究の目的	2
1.2 背景	2
1.2.1 オランウータンの現状と野生復帰事業	2
1.2.2 大型類人猿との比較	4
1.2.3 オランウータンの形態と視覚コミュニケーション	6
第2章 方法	11
2.1 調査期間および調査地の概要	12
2.1.1 調査期間とセピロク保護林の概要	12
2.1.2 セピロク・オランウータン・リハビリテーションセンター	12
2.1.3 半野生個体の概要	13
2.2 半野生個体の行動調査	14
2.2.1 対象個体	14
2.2.2 行動観察の方法	15
2.2.3 リリース後の動向	21
2.3 統計手法	17
2.3.1 t検定	17
2.3.2 G検定(対数尤度比検定)	17
2.3.3 二項検定	17
第3章 半野生個体の行動特性	25
3.1 本研究の背景および目的	26
3.1.1 オランウータンのリハビリ事業の問題点	26
3.1.2 リハビリ事業が半野生個体に与える影響	26
3.1.3 本研究の目的	27
3.2 行動観察の結果と考察	27
3.2.1 Active Budget(活動の時間配分)	27
3.2.2 行動の日変化	28
3.2.3 採食品目	29

3. 2. 4	一日の移動距離と利用地域	30
3. 2. 5	空間利用	32
3. 2. 6	半野生個体特有の行動	32
3. 2. 7	巣作り	34
3. 3	森林にリリース後の個体の動向	35
3. 3. 1	給餌台に来なくなるまでの期間と入所年齢	35
3. 3. 2	給餌台に来る Adult Female で観察された出生性比の偏り	37
3. 4	結論	39
第 4 章 性および成長段階による社会行動の違い		63
4. 1	本研究の目的	64
4. 2	結果	64
4. 2. 1	性および成長段階による Active Budget の違い	64
4. 2. 2	性および成長段階による社会行動の違い	65
4. 2. 3	攻撃的な社会行動	66
4. 2. 4	グループサイズ	66
4. 2. 5	最近接個体の性および成長段階による違い	67
4. 3	考察	69
4. 3. 1	野生個体の社会行動との比較	69
4. 3. 2	アフリカ大型類人猿の社会行動との比較	72
第 5 章 凝視行動		81
5. 1	背景	82
5. 1. 1	顔形態の社会的機能と視覚コミュニケーション	82
5. 2	凝視行動の特性	83
5. 2. 1	凝視行動の定義	83
5. 2. 2	分析方法	83
5. 2. 3	凝視行動の特性(継続時間、頻度)	84
5. 3	Staring の特性	85
5. 3. 1	性および成長段階による Staring の頻度と継続時間の違い	85
5. 3. 2	性および成長段階による Staring の Object 個体の違い	86
5. 3. 3	Staring の Object の行動	87
5. 3. 4	Staring 後の行動	88
5. 3. 5	Staring の特性(まとめと考察)	88

5. 4 Peering の特性	90
5. 4. 1 Peering の特性と性および成長段階による違い	90
5. 4. 2 および成長段階による Peering の Object の違い	90
5. 4. 3 Peering の Object の行動	91
5. 4. 4 Peering 後の行動	91
5. 4. 5 Peering の特性(まとめと考察)	91
5. 5 Mutual Gazing の特性	90
5. 5. 1 Mutual Gazing の特性と性および成長段階による違い	94
5. 6 考察	94
5. 6. 1 オランウータンの凝視行動の特徴	94
 第 6 章 総括	 110
6. 1 総括	111
6. 2 本論文に関する原著論文	113
6. 3 本論文に関する国際会議における発表	114
6. 4 本論文に関するその他の発表	115
6. 5 その他の論文等	116

TABLE AND FIGURE LEGENDS

Figure 2.1. Map of Sabah

Table 2.1. Research Period

Figure 2.2. Map of Study Area in Sepilok Forest Reserve

Table 2.2. Studied Animal

Table 2.3. Age and Sex of Studied Animal

Table 2.4. Behaviour Catalog

Table 3.1. Field Studies of Orangutan

Figure 3.1. Study Sites of Orangutan. Borneo Island and Sumatra Island.

Figure 3.2. Active Budget. Comparison of Sepilok with wild.

Figure 3.3. Age Composition of Population. Comparison of Sepilok with wild.

Figure 3.4. Time Schedule. Comparison of Sepilok with Wild.

Figure 3.5. Food Composition of Sepilok and Wild

Figure 3.6. Food Composition of each age-sex class in Sepilok.

Table 3.2. Identified Species from which Food types were taken.

Table 3.3. Food Plant of Orangutan in Sepilok. tr:tree; li:liana in Life. b/s: bark/sap; fr:fruit; lv:leave; fl:flower; sd:seed; st:stem in Part. R:Su Rijksen(1978): Ketambe; G:TP Galdikas(1988): Tanjung Putting; L:Ku Leighton(1993): Kutai; M:SuMackinnon(1974): North Sumatra; M:US Mackinnon(1974): Ulu Segama in Previous Report.

Figure 3.7. Lengths of Daily Travel Paths. Comparison of Sepilok with Wild.

Figure 3.8. Daily Travel Paths. : Platform given food; : nest or sleeping point at the end of the day.

Figure 3.9. Use of Space of each age-sex class.

Figure 3.10. Regurgitating. a: Frequency of Regurgitating; b: Photo of Regurgitating.

Figure 3.11. Tool Use in Regurgitating.

Figure 3.12. Nesting Behavior.

Figure 3.13. Duration of Dependence on Feeding.

Figure 3.14. Dependence on Feeding and Arrival Age at SORC.

Figure 3.15. Individual Case Records before and after Release.

Figure 3.16. Sex Ratio in Sepilok.

Figure 3.17. Histru of Adult Females in Sepilok.

Figure 4.1.Active Budget of each Age-Sex Class. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$.

Number in () means number of individual in each age-sex class.

Figure 4.2.Active Budget of each Age-Sex Class. Comparison of Sepilok with Wild.

Figure 4.3.Social Behavior of each Age-Sex Class. Number in () means number of individual in each Age-Sex Class.

Figure 4.4.Group Size of each Age-Sex Class. Number in () means number of individual in each age-sex class.

Figure 4.5.Solitary of each Age-Sex Class. Number in () means number of individual in each age-sex class.

Figure 4.6.Nearest Neighbor of each Age-Sex Class. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$. Number in () means number of individual in each age-sex class.

Figure 5.1.Duration of Gazing.

Figure 5.2.Frequency of Gazing.

Figure 5.3.Duration of Staring in each Age-Sex Class. **: $P<0.01$. Number in () means number of individual in each Age-Sex Class.

Figure 5.4.Frequency of Staring in each Age-Sex Class. *: $P<0.05$. Number in () means number of individual in each Age-Sex Class.

Figure 5.5.Object of Staring in each Age-Sex Class. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$. Number in () means number of individual in each age-sex class.

Figure 5.6.Behavior of Object in Staring.

Figure 5.7. Behavior of Object in each Age-Sex Class. Number in () means number of individual in each age-sex class.

Figure 5.8.Behavior of Subject after Staring.

Figure 5.9.Duration of Peering in each Age-Sex Class. **: $P<0.01$. Number in () means number of individual in each Age-Sex Class.

Figure 5.10.Frequency of Peering in each Age-Sex Class. *: $P<0.05$. Number in () means number of individual in each Age-Sex Class.

Figure 5.11.Object of Peering in each Age-Sex Class. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$. Number in () means number of individual in each age-sex class.

Figure 5.12.Behavior of Object in Peering.

Figure 5.8.Behavior of Subject after Peering.

第 1 章

序論

第1章 序論

1.1 本研究の目的

オランウータンは東南アジアに生息する唯一の大型類人猿であり、現在、主に生息地の破壊によって絶滅の危機に瀕している。そこで、インドネシアやマレーシアでは、オランウータンを保護するために、母親を失ったオランウータンの孤児を人間が養育し、森で自活できるように訓練を行う「野生復帰事業」が行われている。野生復帰を成功させるには、野生復帰事業における人為的養育環境が、オランウータンの行動に与える影響などを理解する必要があるが、これまで彼らの行動の詳しい分析は行われてこなかった。また、オランウータンは、熱帯雨林のほぼ完全な樹上生活者であること、単独性の強い社会構造を持つこと、性や成長段階によって形態が大きく変化することなど、様々な点でゴリラやチンパンジーなど、アフリカの大型類人猿とは大きく異なっている。したがってオランウータンの行動に関する研究は、比較研究によってヒトや類人猿の行動や知性に関する理解を深める上で非常に重要であるが、単独性の強い樹上生活者であるために、野生個体の行動観察は非常に困難で、その研究、特に社会行動に関する研究は他の大型類人猿に較べて大きく立ち後れている。しかし、野生復帰事業によって森林にリリースされた半野生オランウータンを対象とすれば、野生個体では困難な社会行動の観察や詳細な行動分析が可能となる。本研究では、野生復帰事業によって森林にリリースされたオランウータンを追跡調査することで、人為的養育環境がオランウータンの行動に与えている影響など、野生復帰事業の改善に必要な情報を得るとともに、彼らの行動を詳細に分析し、他の大型類人猿と比較することによって、彼らの行動特性、特に野生下では観察が難しい社会行動と視覚コミュニケーションの特性を明らかにする。

1.2 背景

1.2.1 オランウータンの現状と野生復帰事業

現在、人間による環境破壊によって多くの野生生物が絶滅の危機に瀕している。オランウータンも IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources; 国際自然保護連合) のレッドデータブックで「絶滅危惧 I 類(絶滅の危機に瀕している種。現在の状態をもたらした圧迫要因が引き続き作用する場合、野生での存続が困難なもの)」に分類されている。IUCN の下部組織である野生生物保全繁殖専門家グループ (CBSG) が 2004 年に発表したレポートでは、現在のようなペースで減少が続くと、オランウータンは今後 20 年以内に絶滅する可能性が高いと指摘されている (CBSG, 2004)。

1960 年代以前にはオランウータンはボルネオ島とスマトラ島で合計 100,000 頭が生息していたと言われている。しかし現在はスマトラ島に約 2,500 頭、ボルネオ島に 45,000 頭、合計約 50,000 頭が生息するに過ぎないと推定されている。オランウータンのこのような減少は、木材生産と農業開発のために生息地が破壊されていることが主な原因である (Russon et al, 2001; CBSG, 2004)。マレーシア (ボルネオ島) とインドネシア (ボルネオ島、スマトラ島) ではすでに森林の 80% が消滅し、過去 40 年間でオランウータンは 50% 減少したと言われている。

こうした状況の下、絶滅の危機に瀕したオランウータンを保護するために、オランウータンの野生復帰事業 (リハビリテーション・プログラム; 以下リハビリ事業) が 1960 年代から行われている。リハビリ事業とは、母親を失ったオランウータンの孤児を人間が養育し、将来自立して森で生活していけるように訓練を行う事業のことである。このような事業を行う施設として「リハビリテーションセンター (以下リハビリセンター)」がボルネオ島とスマトラ島の各地に開設されている。最初のハビリセンターは 1961 年に Barbara Harrison 女史とサラワク博物館の職員によってボルネオ島北西部のサラワク (現マレーシア領) に設立された (Harisson, 1962)。現在、東南アジアには 6 ヶ所のリハビリセンターがあり、2 つはボルネオ島のマレーシア領に、残りの 3 つはボルネオ島のインドネシ

ア領にあり、最後の 1 つはスマトラ島にある。

リハビリセンターではすでに森林に放した個体の「訓練」のために、森林内に給餌台を設置し、バナナなどの餌を与えている。さらにリハビリセンターはこの給餌台を観光客に公開し、給餌台に来たオランウータンを見せている。このためリハビリセンター周辺の森林内では、非常に人間に慣れたオランウータンが高い密度で生息しており、これらの個体を対象とした研究もいくつか行われている。しかしそれらの研究は、手話を教える実験 (Russon and Galdikas, 1995) や利き手の研究 (Rogers and Kaplan, 1996)、道具使用の実験 (平田 and 大橋, 2003) など、認知科学分野に偏っている。

設立当初は絶滅の危機に瀕した野生動物を救う画期的な事業として注目を集めたリハビリ事業であったが、1970 年代からその効果を疑問視する声が上がっている (MacKinnon, 1977; Rijksen, 1982; Yeager, 1996; Rijksen and Meijaard, 1999)。主な批判として、「森林に放されたオランウータン達がもともと生息していた野生個体群の食物を奪い、病気を伝搬する」、「森林に放された後も人間から与えられる餌に依存して、野生で人間から自立した生活ができない」、「保護事業というよりも単なる観光業になっている (多くのリハビリセンターが入場料をとって施設を観光客に公開している)」等々が指摘されている。

このような批判にこたえ、リハビリ事業の成果を検証し改良を行うためには、森林に放した後の個体の行動を追跡調査する必要がある。しかし現在まで、そのような追跡調査はほとんど行われていない。

1. 2. 2 アフリカ大型類人猿との比較

オランウータンは、森林内を単独または母子で移動しながら、散在する果実等を食べ、毎晩新しい巣 (ベッド) を作って休む (Mackinnon, 1974; Rijksen, 1978)。また排他

的な「なわばり」はなく、複数個体が重複して同一地域を利用する (Galdikas, 1985a; Mackinnon, 1974; Rijksen, 1978; Singleton and van Schaik, 2001)。オランウータンは現存する世界最大の樹上性動物 (オス 80kg、メス 40kg) であり、地上におりることはほとんどない (Delgado and van Schaik, 2000)。

オランウータンを含む大型類人猿は、ヒトと最も近縁な霊長類であることから (Gagneux et al, 1999)、その研究は、ヒトの進化の歴史を解明し、ヒトの様々な能力や性質を理解するうえでも非常に重要だといえる。こうした視点から、チンパンジー、ゴリラ、ボノボといったアフリカの大型類人猿が盛んに研究されており、それらの研究成果をもとにヒトの知性、言語、コミュニケーション、家族や文化の起源などについて多くの知見が得られている (Byrne and Whiten, 1988; Kawai and Matsuzawa, 2000; Kobayashi and Kohshima, 2001; van Hoof, 1972)。

オランウータンの生態はこれらのアフリカ大型類人猿とは大きく異なっている。群れで生活し、地上性が強いアフリカ大型類人猿に対して、オランウータンは単独性が強く地上に下りることもほとんどない。このように生態が大きく違うにも関わらず、オランウータンは多くの認知実験において、他の大型類人猿と同等の高い認知能力を示している (Russon, 1998; Tomasello and Call, 1997)。またアフリカ大型類人猿は、地域によって異なる文化を持っていることが報告されている。例えば東アフリカや中央アフリカでは、チンパンジーが日常的な採食活動としてアリやシロアリの釣りをする一方で、西アフリカのチンパンジーは、石器を使ってアブラヤシなどの堅果を割る。これらは対象となるシロアリやアブラヤシの分布とは関係していないうえに、世代を超えて受け継がれていることから、それぞれの地域に固有の文化であると考えられている (Whiten et al, 1999)。同様にオランウータンも地域によって文化が異なり、ボルネオ島ではドリアンという大きな果実の 1 種を手で割って食べるが、スマトラ島では小枝を使ってこじ開けて採食していること、などが報告されている (vanSchaik et al, 2003)。このように同じような

能力を持ちながら大きく異なる生活をしているオランウータンの行動や生態を、アフリカ大型類人猿と比較研究することは、ヒトの進化の歴史を解明するうえでも非常に重要であるといえる。

しかしオランウータンに関する研究は大きく立ち後れている。これはオランウータンが樹高 60m を超える熱帯雨林を住处とする完全な樹上生活者であり、かつ単独性が強いことが原因となっている。したがって従来の霊長類学で用いられてきた観察手法をオランウータンに適用するだけでは、詳細な行動観察を行い、効率よくデータを収集することはできない。特に社会行動については、野生での社会交渉の頻度が観察時間のわずか2%以下であるため (Delgado and van Schaik, 2000)、他の大型類人猿と比較できる精度のデータを収集することが難しい。

1. 2. 3 オランウータンの形態と視覚コミュニケーション

霊長類では視覚が発達しているので、個体間のコミュニケーションでは音声と共に視覚がよく使われており、視覚信号として形態が果たす役割も大きい (Napier and Napier, 1985)。オランウータンは成長や社会的地位に伴って形態が大きく変化することでも知られている (Mackinnon, 1974; Rijksen, 1978; Schultz, 1941)。成熟したオトナのオスには「フランジ」と呼ばれる顔の両側に大きな張り出しができるが、これは優位なオス(強いオス)でしか発達しない。野生下では性的には十分成熟しているにも関わらず、20年間フランジが発達しなかったオスの例が報告されている (Utami et al, 2002)。飼育下では優位なオスがいなくなった直後からフランジを発達させたオスの例が、いくつも報告されている (Kingsley, 1982; 2002; Maggioncalda et al, 1999; 2002)。さらに、フランジをもつオスと持たないオスはそれぞれ異なる繁殖戦略をとっていることも指摘されている (Galdikas, 1985b; Utami et al, 2002)。

またオランウータンではフランチ以外でも、顔形態が成長にともなって大きく変化することが知られている。例えばオランウータンのコドモには目及び口周辺に大きな明色部分があるが、この明色部分は離乳後にあたる 3 歳から暗色化が始まり、母親から独立する 7 歳までに暗色化がほぼ完了する。また母親から独立した直後のワカモノ(8～10 歳)はオス、メスともに「明色のまぶたと短い頭髮」という特徴をもつ。このようにオランウータンにはコドモ、ワカモノという特定の社会的な発達段階にあることを示す特徴的な形態があり、それが視覚信号として社会的に機能している可能性がある(Kuze et al, 2005)。

一般に霊長類は視覚信号だけでなく音声信号もよく利用している。例えば多くの霊長類はフードコール(採食時に発する声)やディスタンスコール(移動時に発する声)、警戒音声など様々な音声を発する(Green, 1975; Sugiura, 1993)。またアフリカ大型類人猿は挨拶や威嚇、誘い、懇願などの社会的な機能をもつ多様な音声信号を使っている(Goodall, 1986; Matsusaka, 2004)。オランウータンではフランチのあるオスが数日に一度ロングコールと呼ばれる大声を発する。この音声には他のオスを遠ざけ、メスを呼び寄せる機能があると言われている(Galdikas, 1985b; Mitani, 1985)。しかしオランウータンにはロングコール以外の顕著な社会的機能を持つ音声はなく、他種に比べて音声信号が極端に少ない。このこともオランウータンの社会を研究することを難しくしている要因の一つである。

こうした中でオランウータンの視覚コミュニケーションの詳細を明らかにすることは、彼らの社会と行動を理解するうえで非常に重要であるといえる。しかしながら野生下では社会交渉の頻度そのものが低いため、視覚コミュニケーションに関する研究もほとんど行われていないのが現状である(Kaplan and Rogers, 2002)。

参考文献

- Byrne RW, Whiten A, editors. 1988. Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans. Oxford: Oxford Univ Pr.
- CBSG. 2004. Orangutan Population and Habitat Viability Analysis (PHVA) 2004. In: Group CBS, editor. Orangutan Population and Habitat Viability Analysis (PHVA) 2004: CBSG (Conservation Breeding Specialist Group).
- Delgado JRA, van Schaik CP. 2000. The behavioral ecology and conservation of the orangutan (*Pongo pygmaeus*): A tale of two islands. *Evolutionary Anthropology* 9(5):201-218.
- Gagneux P, Wills C, Gerloff U, Tautz D, Morin, P. A., Boesch, C., Fruth, B., Hohmann, G., Ryder, O. A., Woodruff, D. S. 1999. Mitochondrial sequences show diverse evolutionary histories of African hominoids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 96:5077-5082.
- Galdikas BMF. 1985a. Orangutan Sociality at Tanjung Putting. *American Journal of Primatology* 9:101-119.
- Galdikas BMF. 1985b. Adult male sociality and reproductive tactics among orangutans at Tanjung Putting. *Folia primatologica* 45:9-24.
- Goodall J. 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Green S. 1975. Auditory sensitivity and equal loudness in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 23:255-264.
- Harisson B. 1962. *Orang-Utan*. Oxford: Oxford University Press.
- Kaplan G, Rogers L. 2002. Patterns of Gazing in Orangutans (*Pongo Pygmaeus*). *International Journal of Primatology* 23(3):501-526.
- Kawai N, Matsuzawa T. 2000. Numerical memory span in a chimpanzee. *Nature* 403:39-40.
- Kingsley S. 1982. Cause of non-breeding and the development of secondary sexual characteristics in the male orang-utan: ahormonal study. In: de Boer LEM, editor. "The orang-utan, its biology and conservation". Den Hagg: Dr. W. Junk Publishers. p 215-229.
- Kobayashi H, Kohshima S. 2001. Evolution of the Human Eye as a Device for Communication. In: Matsuzawa T, al e, editors. *Primate Origins of Human Cognition and Behavior*. Tokyo: Springer. p 383-401.
- Kuze N, Malim TP, Kohshima S. 2005. Developmental changes in the facial morphology of the Borneo orangutan (*Pongo pygmaeus*): possible signals in

- visual communication. *American Journal of Primatology* 65(4):353 - 376.
- Mackinnon J. 1974. The Behaviour and Ecology of Wild Orang-Utans (*Pongo pygmaeus*). *Animal Behavior* 22:270-89.
- MacKinnon J. 1977. The future of orang-utans. *New scientist* 23:697-699.
- Maggioncalda AN, Czekala NM, Sapolsky RM. 2002. Male orangutan subadulthood: A new twist on the relationship between chronic stress and developmental arrest. *American Journal of Physical Anthropology* 118:25-32.
- Maggioncalda AN, Sapolsky RM, Czekala NM. 1999. Reproductive hormone profiles in captive male orangutans: Implications for understanding developmental arrest. *American Journal of Physical Anthropology* 118:19-32.
- Matsusaka T. 2004. When does play panting occur during social play in wild chimpanzees? *Primates* 45(4):221 - 229.
- Mitani JC. 1985a. Sexual selection and adult male orangutan long calls. *Animal Behaviour* 33:272-283.
- Napier J, Napier P. 1985. *The Natural History of the Primates*: British Museum (Natural History).
- Rijksen HD. 1978. A Field Study on Sumatran Orang utans (*Pongo pygmaeus abelli*, Lesson 1827). *Ecology, Behavior and Conservation*. Veenaman H, Wageningen Z, editors.
- Rijksen HD. 1982. How to save the mysterious "man of the forest"? In: de Bore L, editor. *The orangutan*. Hague: DR. W. Junk Pub.
- Rijksen HD, Meijaard E. 1999. Our vanishing relative The status of wild orang-utans at the close of the twentieth century.
- Rogers L, Kaplan G. 1996. Hand preferences and other lateral biases in rehabilitated orang-utans, *Pongo pygmaeus pygmaeus*. *Animal Behaviour* 51(1):13-25.
- Russon AE. 1998. The nature and evolution of intelligence in orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Primates: journal of primatology* 39(4):485-503.
- Russon AE, Erman A, Dennis R. 2001. The population and distribution of orangutan (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) in and around the Danau Sentarum Wildlife Reserve, West Kalimantan, Indonesia. *Biological Conservation* 97:21-28.
- Russon AE, Galdikas BMF. 1995. Imitation and Tool Use in Rehabilitant Orangutans. In: Nadler RD, Galdikas BFM, Sheeran LK, Rosen N, editors. *The Neglected Ape*: Plenum Press. p 191-197.
- Schultz A. 1941. Growth and Development of the Orang-Utan. *Contributions to Embryology* 182:59-111.

- Singleton I, van Schaik CP. 2001. Orangutan Home Range Size and Its Determinants in a Sumatran Swamp Forest. *International Journal of Primatology* 22(6):877-911.
- Sugiura H. 1993. Temporal and acoustic correlates in vocal exchange of coo calls in Japanese macaques. *Behaviour* 124:207-225.
- Tomasello J, Call M. 1997. *Primate cognition*. New York: Oxford University Press.
- Utami S, Goossens B, Grufordc M, Ruiterd J, Hooff Jv. 2002. Male bimaturism and reproductive success in Sumatran orang-utans. *Behavioral Ecology* 13(5):643-652.
- van Hoof JARAM. 1972. A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling. In: Hinde R, editor. *Non-verbal communication*. Cambridge: Cambridge University Press. p 209–223.
- vanSchaik CP, Ancrenaz M, Borgen G, Galdikas B, Knott CD, Singleton I, Suzuki A, Utami SS, Merrill M. 2003. Orangutan Cultures and the Evolution of Material Culture. *Science* 299:102-105.
- Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham R, Boesch C. 1999. Cultures in Chimpanzees. *Nature* 399:682 - 685.
- Yeager CP. 1996. Orangutan Rehabilitation in Tanjung Puting National Park, Indonesia. *Conservation Biology* 11(3):802-805.
- 平田 聡, 大橋 岳. 2003. オランウータンの道具使用に関する実験的研究. *霊長類研究* 19:87-95.

第 2 章

方法

第 2 章 方法

2. 1 調査期間および調査地の概要

2. 1. 1 調査期間とセピロク保護林の概要

調査はボルネオ島北部マレーシア領サバ州のカビリ・セピロク保護林(Fig. 2.1.)において、2001 年 3 月～2004 年 10 月の間に 7 回、合計 137 日間行った(Table 2.1.)。

調査地であるカビリ・セピロク保護林(以下セピロク保護林)は東南アジア、ボルネオ島北部マレーシア領サバ州の東海岸にあり、サンダカン(北緯 5 度 10 分東経 117 度 56 分)から西へ 24km に位置している。10 月から 2 月は北東季節風の影響を受けて雨が多く(雨季)、3 月から 9 月は比較的降水量が少ないと言われている(乾季)が、雨季・乾季の区別は明確ではない。平均気温は摂氏 30 度、年間降水量は 3100 ミリ、平均湿度は 90%である。

保護林の指定は 1931 年で「熱帯林経営技術の開発」と「木材の継続的供給」を 2 大目的としたが、伐採はほとんど行われなかった。さらに 1957 年に政策の変更により、「セピロク保護林」は純粋な保護と研究のための森林と位置づけられた。保護林の面積は当初 23km²であったが、現在は 43km²に拡大されている。

セピロク保護林は、北部のマングローブ林、東部の低地フタバガキ林、北部と西部の砂岩丘陵フタバガキ林、ケランガス林(貧栄養林)から構成されている。植物相は 146 種からなるフタバガキ科(東南アジアの熱帯雨林の代表的な樹種)をはじめとして、全部で 450 種以上の樹木が記録されている。またオランウータン、テナガザル、レッドリーフモンキー、カニクイザル、ブタオザルなど 90 種以上の哺乳類と 200 種以上の鳥類が生息することも知られている。

2. 1. 2 セピロク・オランウータン・リハビリテーションセンター

セピロク・オランウータン・リハビリテーションセンター (Sepilok Orangutan Rehabilitation Centre; 以下 SORC) はセピロク保護林の入り口に位置し、1964 年に設立された、現存する中では最も有名かつ歴史の古いリハビリセンターである。

SORC に運ばれてくるオランウータンは大半が 0 歳～3 歳のコドモである。その多くが栄養失調や脱水症状を伴っており、中には怪我を負っている個体や、病気を患っている個体もいる。新しく受け入れられた個体は、獣医師による健康診断、血液検査および結核検査が行なわれた後、90 日間の検疫を行ない、他のオランウータンや人に伝染する病気を持たないことを確認する。

検疫後、1 歳に満たないような赤ん坊は、常時スタッフの目の届く屋内小ケージで養育される。夜はスタッフが自宅に連れて帰り、24 時間体制で看護している。1 歳以上の個体は、昼間 (9:00～16:00) は大きな屋外ケージに同年齢の個体と一緒に集団で入れられ、1 日 2 回 (9:30、15:00) バナナやミルクなどの餌が与えられる。屋外ケージではケージ内の遊具で遊ぶことで運動能力を鍛え、他個体との接触の仕方を学ぶ。夜間は屋内の小型ケージに 2～3 頭が一緒に入れられて休む。

3 歳以上を目安に、健康状態が良好なオランウータンは、個体識別をするために入れ墨とマイクロチップを入れられた後、セピロク保護林にリリースされる。一般にリハビリセンターから森林にリリースされた個体は *Rehabilitant* (Russon and Galdikas, 1995)、*Free-ranging orangutan* (Kilbourn et al, 2003) と呼ばれるが、本研究では保護林にリリースされ、給餌に来ている個体をすべて半野生個体と呼ぶ。

2. 1. 3 半野生個体の概要

保護林内には調査期間を通じて合計 6 ヶ所の給餌台が設置されており、毎日 10 時と 15 時にいずれか 1 ヶ所または 2 ヶ所の給餌台で給餌が行われた。最も遠い給餌台は SORC から約 600m 森の中に入ったところにある (Fig. 2.2.)。給餌台の大きさは最大

の PFA で 3m×4m であった。

PFA のみ観光客に公開されており、午前には 100～200 人、午後は 50 名前後の観光客が訪れる。観光客はオランウータンに触ることは禁じられており、スタッフが常に監視を行っている。PFA 以外の給餌台は非公開で関係者以外訪れることはない。

給餌台と給餌台の間にはオランウータンの移動を助ける目的でロープが張られている (Fig. 2.2.)。さらにロープに平行してトレイルが作られ、給餌に来るスタッフ等が使用しており、本調査でもこのトレイルを使用してオランウータンを追跡した。

給餌台で主に与えられるのは地元産のバナナとサトウキビ、人間用の粉ミルクで、時には輸入物のオレンジ、リンゴ、地元産のスイカなどが与えられた。また毎年 9 月～11 月のフルーツシーズンには地元産のランプータン、マンゴスチン、ジャックフルーツなど野生オランウータンの好物でもある食物が与えられていた。

SORC R の職員は給餌台に 1 日 2 回 (10:00 と 15:00) バナナやミルクを運び、「フー」「マレマレ (現地語で「来い」という意味)」といった呼び声や各個体の名前を発して、半野生個体がやってくるのを待つ。半野生個体は基本的に森の中で自由に生活しており、SORC の職員に行動を制約されることはほとんどない。

SORC は半野生個体が野生の食物や繁殖相手を求めて森のさらに奥へと入っていく、給餌に依存しなくなった時に “野生復帰した” とみなしている。設立当初から 2003 年末までの受け入れ頭数は約 700 頭、保護林にリリースした個体はおよそ 300 頭である。

2. 2 半野生個体の行動調査

2. 2. 1 対象個体

本調査期間中、観察可能であった個体は 3 歳～22 歳の計 45 個体であった (Table 2.2)。調査期間中に給餌に来なくなった個体、捕獲され別な保護区に移送された個体、

死亡した個体等がいたため、調査期間中に追跡調査を行うことができたのは計 24 個体であった。各個体は毎年 3 月 1 日時点での年齢をもとに、既往の研究(Mackinnon, 1974; Kuze et al, 2005)をもとに次のように分類した; Juvenile(コドモ; 3 歳～6 歳)、Adolescent Female(ワカメス; 7 歳～10 歳)、Adolescent Male(ワカオス; 7 歳～15 歳)、Adult Female(オトナメス; 10 歳以上)、Adult Male(オトナオス; 15 歳以上)。調査期間中の各分類群の個体数を Table 2.3. に示す。調査期間は 3 年に及んだので Juvenile から Adolescent Male に変わった個体が 2 個体、Adolescent Female に変わったのが 1 個体、Adolescent Female から Adult Female に変わった個体が 1 個体いた(Table 2.2.)。

また Juvenile 1 頭と Adult Female 1 頭は、母親がリハビリセンター出身であったが、当該個体は一度も人間に飼育された経験がなかった(Table 2.2.)。しかし給餌台には恒常的に訪れ、他のリハビリセンター出身個体と変わらない行動を示した。

調査期間中に出産した個体は 4 頭、赤ん坊を連れていた Adult Female は 3 頭いたが、母子間の相互交渉は分析から除外し、赤ん坊は調査対象としなかった。

2. 2. 2 行動観察の方法

オランウータンが起床して活動を始める朝 6 時から就寝して活動を休止する夕方 6 時まで、1 日 1 個体をフォーカス個体と定めて追跡し、行動観察を行った。

追跡中にフォーカス個体を見失った場合は 1 時間探索し、再発見できなかった場合は、別な個体をフォーカス個体に変えて調査を継続した。また SORC の方針で朝 8 時～夕方 16 時までしか追跡が許可されなかった期間もあった。このように観察時間のバラつきが大きかったので、1 日 4 時間以上追跡できた個体の観察データのみを本研究では用いた。

行動観察では瞬間サンプリング法(Altmann, 1974)を用いて、1 分間隔でフォーカ

ス個体の行動を行動定義リストに従って記録した。行動定義リストは(Rijksen, 1978)を基に、予備調査時に観察された行動や、視覚コミュニケーションに関する行動などを追加して作成した(Table 2.4.)。

同時に、フォーカス個体の 3m 以内にいた他個体の名前と個体数を 1 分間隔で記録した。特にフォーカス個体の最も近くにいた個体は Nearest Neighbor (最近接個体) として別途記録した。

フォーカス個体の追跡時には、調査者が Garmin 社製のハンディ GPS (GPS III+) を携帯し、位置情報を 1 分間隔で記録した。この記録を GPS データビューワ・編集機能をもつソフトウェア「カシミール 3D」で分析し、一日の移動距離と遊動域面積を算出した。遊動域面積の算出方法には、移動ルートの最も外側の点を結んだ凸多角形を遊動域とするポリゴン法を用いた (Minimum Convex Polygon; Mohr, 1947)。

また各個体が森林内で利用していた場所を次の 4 つに分類し、直接観察をもとに 1 分間隔で記録した。(1) 地上 (2) 人工物上 (給餌台、建物など) (3) ロープ上 (半野生個体が森林内で移動する訓練の為に設置されているロープ) (4) 樹上。

またフォーカス個体が採食していた場合には、食物の内容をできる限り詳しく記録した。特に野生の食物を採食していた場合には、葉や果実などのサンプルを収集し、SORC から北に 500m の場所に位置する Sepilok Forest Research Center (サバ州立セピロク森林研究所) に同定を依頼した。

2. 2. 3 リリース後の動向の分析

リハビリセンターでは半野生個体が給餌に来なくなった日時を記録している。また半野生個体の中にはオトナになっても給餌台に来る個体がいる。特にメスではこうした個体が多く観察され、リハビリセンター周辺で出産、育児を行う個体もいる。これらの個体が出産した場合、赤ん坊の性別や出生日 (推定) もリハビリセンターが記録している。

そこで本調査による観察記録とリハビリセンターが所有する記録をもとに、半野生個体が給餌に来なくなるまでの期間を調べた。同時に半野生個体が出産した赤ん坊の出生性比やこれらの母親の動向を調べた。

2. 3 統計手法

調査によって得られたデータは次の統計手法を用いて検定を行った。有意差が検出された場合には、図中に以下の記号を用いて示した。*: $P < 0.05$ 、**: $P < 0.01$ 、***: $P < 0.001$

2. 3. 1 t検定および一元配置分散分析

平均グループサイズ、凝視行動の頻度、平均継続時間の平均値の検定は、2 群を比較する(性差を検定する)時には、等分散が成り立つ場合は t 検定、等分散が成り立たない場合はウェルチ検定(森 and 吉田, 1990)を用いた。また 3 群を比較する(同性の成長段階による違いを検定する)時には、一元配置分散分析を行った(石居, 1995)。

2. 3. 2 G 検定(対数尤度比検定)

性および成長段階による違いについては「G 検定(対数尤度比検定)」(粕谷 and 藤田, 1984)を行った。

2. 3. 3 二項検定

Active Budget、Nearest Neighbor、凝視行動の対象について 2 群を比較する(性差を検定する)時には、「二項検定」(石居, 1995)を行った。

参考文献

- Altmann. 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Kilbourn A, Karesh W, Wolfe N, Bosi E, Cook R, Andau M. 2003. Health evaluation of free-ranging and semi-captive orangutans (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) in Sabah, Malaysia. *Journal of Wildlife Diseases* 39(1):73-83.
- Kuze N, Malim TP, Kohshima S. 2005. Developmental changes in the facial morphology of the Borneo orangutan (*Pongo pygmaeus*): possible signals in visual communication. *American Journal of Primatology* 65(4):353 - 376.
- Mackinnon J. 1974. The Behaviour and Ecology of Wild Orang-Utans (*Pongo Pygmaeus*). *Animal Behavior* 22:27089.
- Mohr CO. 1947. Table of equivalent population of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37:223-249.
- Rijksen HD. 1978. A Field Study on Sumatran Orang utans (*Pongo pygmaeus abelli*, Lesson 1827). *Ecology, Behavior and Conservation*. Veenaman H, Wageningen Z, editors.
- Russon AE, Galdikas BMF. 1995. Constraints on Great Apes' Imitation: Model and Action Selectivity in Rehabilitant Orangutan (*Pongo Pygmaeus*) Imitation. *Journal of Comparative Psychology* 109(1):5-17.
- 森 敏, 吉田 寿. 1990. 心理学のためのデータ解析テクニカルブック. 京都: 北大路書房.
- 石居 進. 1995. 生物統計学入門. 東京: 培風館.
- 粕谷 英, 藤田 和. 1984. 動物行動学のための統計学. 神奈川県秦野市: 東海大学出版会.

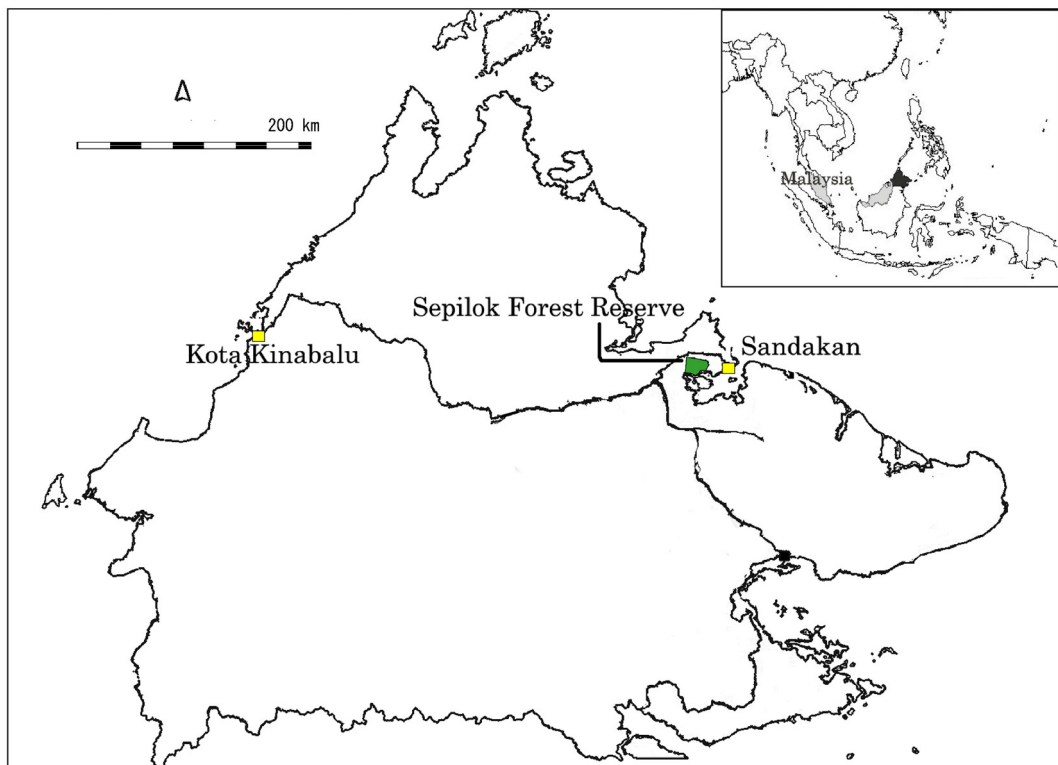


Fig. 2.1. Map of Sabah.

Table 2.1. Research Period

No	Observation period		Observation days	Observation hours (hr)
	From	To		
1	2002/3/18	2002/4/23	14	80
2	2002/6/8	2002/7/2	23	156
3	2002/9/14	2002/10/29	19	106
4	2003/2/26	2003/4/5	18	80
5	2003/8/30	2003/10/28	29	190
6	2004/3/9	2004/3/19	8	60
7	2004/9/7	2004/10/14	26	181
Total			137	853

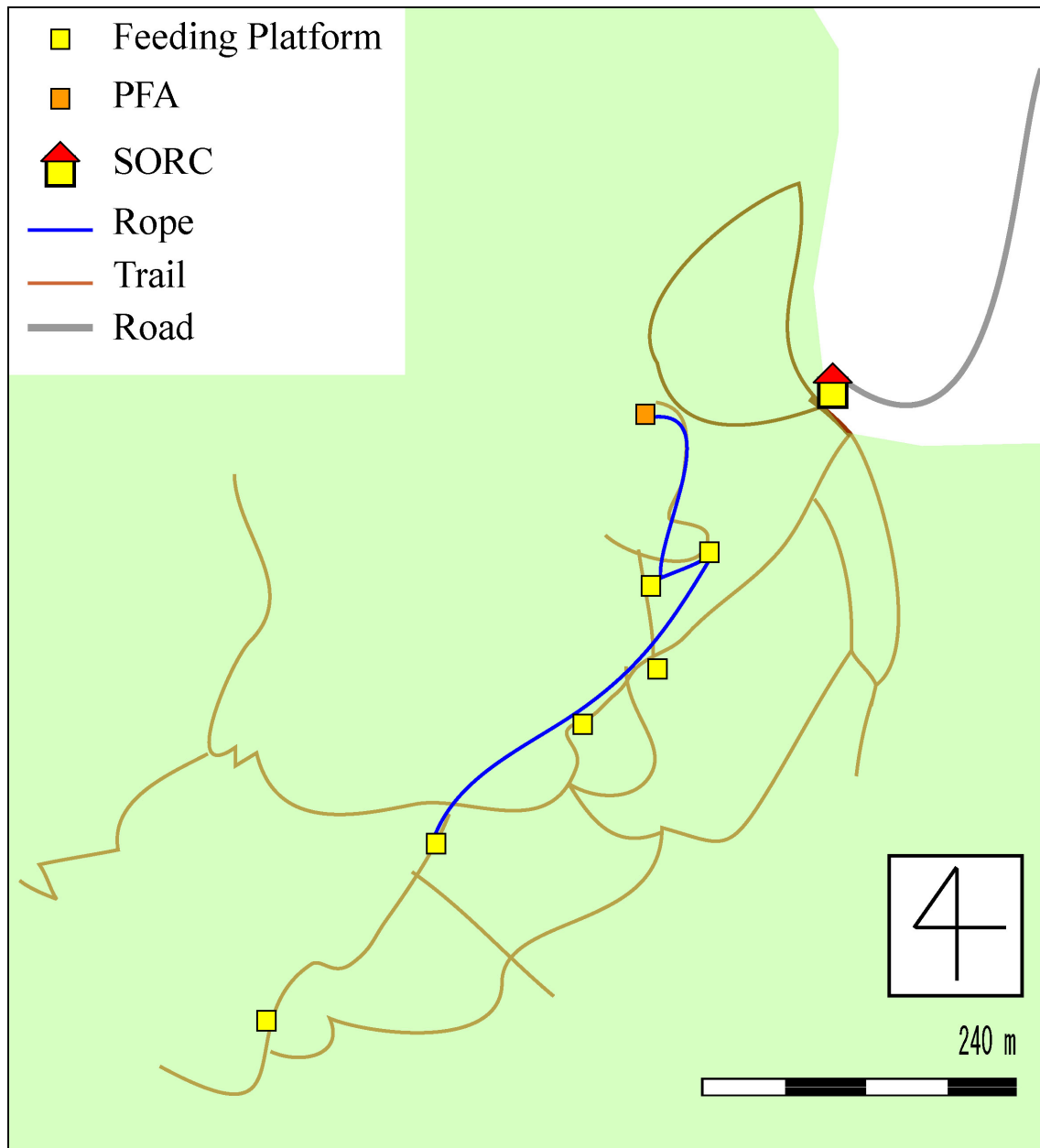


Fig. 2.2. Map of Study Area in Sepilok Forest Reserve

Table 2.2. Studied Animal

No.	NAME	Sex	ID	Age at 2004/4/1	Mature sex class	hour (hh:mm)	Note
1	MAIS	F	PP680	7mths	Infant	0:00	Baby of MARIKO
2	CUVUPIRA	F	PP669	1yrs2mths	Infant	0:00	Baby of GONDIPOT
3	SATO	F	PP643	2yrs11mths	Infant	0:00	Baby of MARIKO
4	NOUKO	F	PP633	3yrs4mths	Juvvenile Female	0:00	change to Juvneile 2004 Baby of GONDIPOT
5	SULIMA	F	PP674	3yrs6mths	Juvvenile Female	0:00	
6	BOY	M	PP671	3yrs7mths	Juvvenile Male	19:27	
7	TANAK	M	PP640	3yrs10mths	Juvvenile Male	0:00	
8	OLIVIA	F	PP625	4yrs	Juvvenile Female	0:00	
9	ISABELLE	F	PP631	4yrs6mths	Juvvenile Female	0:00	
10	OSCAR	M	PP632	4yrs6mths	Juvvenile Male	17:51	
11	TAIMIS	M	PP624	4yrs6mths	Juvvenile Male	0:00	
12	AH CHONG	M	PP629	4yrs7mths	Juvvenile Male	0:00	
13	KAJOL	F	PP606	4yrs10mths	Juvvenile Female	3:43	
14	AMOI	F	PP659	4yrs10mths	Juvvenile Female	0:00	
15	BAMBANG	F	PP644	5yrs0mths	Juvvenile Female	0:00	
16	EYOS	M	PP636	5yrs1mths	Juvvenile Male	21:58	
17	BRITT	F	PP617	5yrs3mths	Juvvenile Female	44:46	
18	PINA	F	PP618	5yrs3mths	Juvvenile Female	0:00	
19	MEN LEE	M	PP621	5yrs5mths	Juvvenile Male	34:57	
20	DOGI	M	PP610	5yrs6mths	Juvvenile Male	15:36	
21	JAMAL	M	PP602	5yrs10mths	Juvvenile Male	0:00	
22	NALA	F	PP544	6yrs4mths	Juvvenile Female	23:18	
23	LONA	F	PP592	6yrs4mths	Juvvenile Female	0:00	
24	TERRY	M	PP600	6yrs7mths	Juvvenile Male	27:30	
25	NOLYE	F	PP581	6yrs8mths	Juvvenile Female	24:50	
26	MAUREEN	F	PP542	6yrs11mths	Juvvenile Female	55:05	
27	APOI	M	PP569	7yrs0mths	Juvvenile Male	0:00	
28	SYAM	M	PP628	7yrs1mths	Adolescent Male	15:46	change to Adolescent 2004
29	KAMCHONC	M	PP543	7yrs3mths	Adolescent Male	16:13	change to Adolescent 2004
30	PAT	M	PP537	7yrs4mths	Adolescent Male	42:29	change to Adolescent 2004
31	GULIBAN	M	PP552	7yrs5mths	Adolescent Male	0:00	change to Adolescent 2004
32	NOBITA	M	PP532	7yrs6mths	Adolescent Male	11:24	change to Adolescent 2004
33	CLENAN	F	PP483	7yrs7mths	Adolescent Female	14:43	change to Adolescent 2004 Mother come from SORC
34	MANNA	M	PP627	8yrs2mths	Juvvenile Male	1:00	change to Adolescent 2003
35	RONITA	F	PP498	10yrs4mths	Adult Female	7:43	change to Adult 2004
36	MIMI	F	PP505	10yrs9mths	Adult Female	45:37	change to Adult 2004
37	MISKAM	M	PP412	10yrs8mths	Adolescent Male	24:44	
38	ESTER	F	PP406	11yrs3mths	Adult Female	10:44	change to Adult 2003
39	RUFILY	F	PP510	11yrs1mths	Adolescent Female	0:00	change to Adult 2003
40	GURAMBOI	M	PP337	12yrs7mths	Adolescent Male	21:04	
41	GINTAK	M	PP255	14yrs2mths	Adolescent Male	0:00	
42	MARIKO	F	PP249	15yrs6mths	Adult Female	34:49	Lacting, daughter of GONDIPOT
43	MISUARI	M	PP541	21yrs3mths	Adult Male	7:11	
44	GONDIPOT	F	PP173	23yrs3mths	Adult Female	0:00	Lacting
45	GAMPIA	F	PP174	24yrs3mths	Adult Female	0:00	Nulliparous

Table 2.3. Age and Sex of Studied Animal

Age	Year	2002	2003	2004	Total
3-6	Juvenile Female	3	7	5	12
3-6	Juvenile Male	4	7	2	15
7-10	Adolescent Female	3	1	1	5
7-15	Adolescent Male	3	3	4	5
11-	Adult Female	2	2	2	3
16-	Adult Male	1	0	0	1
	Total	11	17	13	41

Table 2.4. Behaviour Catalog

Classification	Name	定義
Feeding	drink	飲む(明らかに液体を飲んでいる場合)
Feeding	eat	食べる(食べられる物を自分の口に入れる)
Feeding	nurse	母乳を飲む・飲ませる
Traveling	brachiate	腕渡し
Traveling	bridge	他個体の腹・脚・腕などを橋にして移動する
Traveling	climb	登る
Traveling	crawl	はう
Traveling	locomote with contact or support of another animals	他個体に接触または支えられた状態で動く
Traveling	walk bipedally	後肢をついて前／後方向に移動する
Traveling	walk quadrupedally	四肢をついて前／後方向に移動する
Resting	rest	休息
Regurgitating	regurgitate food	吐き戻し
Social	approach	他個体又は人間に接近する
Social	bite other	他個体の身体の一部を口や歯で襲う
Social	copulation	交尾
Social	displace other	他個体のいた場所を奪う
Social	embrace	抱き合う(互いの相手の体を両手で包みこむ)
Social	fleeing	逃げる
Social	follow	他個体を追いかける。移動方法は問わない
Social	genital inspection	性器を調べる
Social	give food	他個体に食物を与える
Social	take food	他個体の口または手から食物を取り上げる
Social	groom other	他個体をグルーミング
Social	hit/grap	開いた手や拳で他個体に触る
Social	hold	抱く(他個体の体を両手で包みこむ)
Social	leave	離れる(近接した状態から離れる)
Social	mouse fighting	口相撲, 双方向から非攻撃的にかみあう
Social	mouse-to-mouse contact	ロー口接触
Social	olfactory inspection	嗅覚検査(手で他個体に触れたあと、その手を嗅ぐ、または他個体に鼻を押しつける)
Social	play	wrestling, mouse-fiting, 以外の遊び
Social	wrestling	他個体と取っ組み合ったりごろごろ転がったりする
Social	touch	物体/身体の一部が物体/身体の一部と触れあう
Other	breaking/dropping of branches	枝を折る／落とす
Other	buranch waving	枝ゆすり
Other	circling	ぐるぐる回り
Other	grumph	ぶーぶー鳴く
Other	grunt	深いげっぶのような音声、うなり声
Other	gymnastics	器械体操
Other	hold out hand	手をさしのべる
Other	kiss-squeak	つきだした唇の間から息を吸い、ちゅうちゅうと音をたてる
Other	long call	ロング・コール
Other	make nest	巣作り
Other	mouse	食べられないものを口にする
Other	rocking	身体ゆすり
Other	scratching	身体をかく
Other	scream	悲鳴
Other	self groom	自分をグルーミング
Other	sip skin around throat	喉の辺りのたるんでいる皮膚を吸う
Other	squeak	チューチュー鳴く
Other	throwing	物を投げる(枝をのぞく)
Other	touch and smell	触って手の臭いを嗅ぐ みつめあう(他個体の顔に視線を向け、かつその個体も主体をみている場合)
Gaze	mutual gazing	のぞきこみ(他個体の持っているものを、その個体に接触した状態で見る)
Gaze	peering	みつめる(凝視)
Gaze	staring	

第 3 章

半野生個体の行動特性

第3章 半野生個体の行動特性

3.1 本研究の背景および目的

3.1.1 オランウータンのリハビリ事業の問題点

セピロク保護林は面積 43km² の低地熱帯林であり、SORC (Sepilok Orangutan Rehabilitation Centre) が開設される以前から野生のオランウータンが生息していた。セピロク保護林では約 40 頭のオランウータンが生息可能であると推定されているが、周囲は海とオイルパーム・プランテーションに囲まれて、孤立した生息地となっている (Rijksen and Meijaard, 1999)。このため今までにリリースされた 300 頭のオランウータンの生存を疑問視する声もあり、もともと生息していた野生個体群の食物や生息地を奪っているのではないかという指摘もある (Rijksen and Meijaard, 1999)。SORC が行ったセピロク保護林内のオランウータンの生息数調査 (オランウータンが作った巣の数から生息数を推定する調査) では、1999 年の保護林内のオランウータンの生息数は約 200 頭と推定されている (Bosi et al, 1997)。

3.1.2 リハビリ事業が半野生個体に与える影響

半野生個体は野生個体とは非常に異なる環境で育つ。幼少時は人工的な食べ物を与えられてケージの中で養育される。また森林にリリースされた後も、1 日 2 回、サトウキビやバナナ、ミルクが与えられている。これらの食物は自然環境の中では入手することが非常に難しい食物である。さらに観光客に公開されている給餌台では、多くの観光客の視線にもさらされる。このような環境が、彼らの行動や森林の中で自活する能力に与える影響は十分調べられていない。

絶滅の危機にあるオランウータンを保護するためには、現在のリハビリ事業の成果を検証し、問題点があれば改善することが必要である。そのためにも、現在のリハビリ

事業がオランウータンの行動に与えている影響を明らかにすることが重要である。半野生個体(森林にリリースされ、給餌に来ている個体)の行動を直接観察によって調べ、その行動を野生オランウータンと比較することで、リハビリテーション事業の成果を検証することが必要である。

3. 1. 3 本研究の目的

本研究では森林にリリースされた半野生個体の行動を分析し、野生個体の行動に関する報告と比較することで、リハビリ環境がオランウータンの行動に与えている影響を明らかにするとともに、リハビリテーション事業の成果を検証することを目的とする。

3. 2 行動観察の結果と考察

半野生個体の Active Budget(活動の時間配分)、採食品目、移動距離、利用場所、日中行動の時間変化を野生個体と比較し、半野生個体の行動特性を明らかにした。同時に半野生個体と野生個体の間で違いが生じる原因を考察した。

3. 2. 1 Active Budget(活動の時間配分)

Table 3.1.に半野生個体と比較した野生個体の既往の研究と調査地の概要を示す。また Fig. 3.1. に各調査地の場所を示す。Fig. 3.2.は Sepilok の半野生個体の Active Budget(全観察時間におけるそれぞれの行動が占める割合)を野生個体に関する既往の研究結果(各調査地の詳細は Table 3.1.)と比較したものである。野生個体のデータは Juvenile をほとんど含んでいないので、半野生個体のデータからも Juvenile は除いた。Active Budget を比較すると、休息(Rest)、移動(Travel)、に関しては半野生個体の値は、野生個体の値の調査地によるばらつきの範囲内であり、大きな隔たりはない。しかし、採食(Feed)が占める割合が低く、「Other(その他の行動;採食・移動・休息

以外の行動)」が占める割合が野生個体に比べて大きい。

Other には社会行動、一人遊びなどが含まれるが、野生個体ではこのような行動の頻度は低く、調査地によっては 1%未満であるため、Active Budget の値から省かれている場合も多い。野生個体はほとんどの時間を単独で過ごし、複数の個体が同じ場所で採食することは稀である (Mitani et al, 1991; Utami et al, 1997)。しかし半野生個体では給餌台で多くの個体と一緒に採食をする。こうした他個体との出会いの機会の違いが、社会行動の頻度の違いをもたらしていると考えられる。

また観察個体の性および年齢構成の違いも Other の頻度に影響している可能性が高い。Fig. 3.3. に半野生個体と野生個体の構成を示す。半野生個体では野生個体に比べて、Adult (オトナ) の割合が低く、Juvenile (コドモ)、Adolescent (ワカモノ) などの若い個体の割合が高い。野生個体では Adolescent は Adult に比べて社会行動の頻度が高く、一人遊びも多いとの報告がある (Galdikas, 1995; Mackinnon, 1974; Rijksen, 1978)。半野生個体でも Adult Female よりも Adolescent で社会行動の割合が高い (4 章参照)。調査対象における若い個体に偏った構成も、半野生個体における社会行動など Other の頻度の高さに影響しているといえる。

3. 2. 2 行動の日変化

Fig. 3.4. に半野生個体の行動の一日の変化を示す。本調査地では給餌が毎日 10 時と 15 時に行われているが、この時間に Feeding (採食) が集中しているのではないことがわかる。これは給餌時間後も、給餌台に残されているバナナの皮などの食べカスを採食していることと、Wild Fruits (野生の果実) や Leaf (葉) などの野生の食物を給餌以外の時間にも採食していることが原因と考えられる。半野生個体の Feeding の頻度が野生個体より少し低い、Traveling (移動) と Resting (休息) についても野生個体と大きな違いは見られなかった。行動の日変化には半野生個体と野生個体でほとんど

変わらないといえる。

3. 2. 3 採食品目

Fig. 3.5.はオランウータンが採食していた品目を半野生個体と野生個体で比較したものである。当然だが、半野生個体では給餌された食物(ほとんどがバナナ)が占める割合が高い。しかし、各種の Wild Fruits(野生の果実)もかなり食べており、給餌されたバナナも果実と見なすと、Fruits (果実)、Leaf(葉)、Other(花、樹皮、昆虫など)を、Sukau 以外の調査地の野生個体とほぼ同じ割合で採食していることがわかる。Sukau の植生は他の調査地と異なり、原生林ではなく二次林であるため、採食品目の割合が他の調査地と異なっていると考えられる。したがって、この結果は、半野生個体が野生個体と同様の栄養要求に従って食物選択をしている可能性を示唆している。

Fig. 3.5.に半野生個体の性・年齢による採食品目の違いを示す。Juvenile と Adolescent ではバナナ等の給餌される食物が 8 割近くを占めるが、Adult Female では給餌の割合は低下し、Wild Fruits や Leaf などの野生の食物の占める割合が高くなる(G 検定, $p<0.01$)。

半野生個体では Active Budget における Feed の割合が野生個体に比べて低かったが、これは給餌によって短時間で質のよい食物を効率よく採食できることが原因と考えられる。一方で給餌があるにもかかわらず、Leaf や Other(昆虫、花など果実以外の食物)も野生個体とほぼ同じ割合で採食していることから、こうした果実以外の食物もオランウータンにとっては必須の栄養素を含んでいる可能性が高い。

Table 3.2. に各調査地でオランウータンが採食した植物の種数を示す。半野生個体は予想以上に様々な植物種の果実(Wild Fruits)や葉(Leaf)などを採食していることが明らかになった。採食植物種数の合計は、Mentoko の調査地で得られた結果と同

程度であった。東南アジアには一斉開花と呼ばれる数年に一度、多くの樹種が一斉に開花・結実する現象がある。このため数年未満の調査では、この一斉開花が調査期間に含まれていたかどうかで、オランウータンの採食種数が大きく変動する。本研究では調査期間中には、一斉開花は起こらなかった。本調査期間中に一斉開花が起こらなかったことも加味すると、半野生個体は野生個体と同程度に多様な食物を採食しているといえる。

Table 3.3 に調査期間中に採食しているのが観察され同定できた植物の種名と、それらの植物の野生での採食の報告の有無を示す。ほぼ半数は、野生で採食の報告がない植物であり、このことから半野生個体が食物として「正しい」植物を選ぶことができないでいる、という可能性も考えられる。しかし野生個体でも採食植物の種類は非常に多様であり、複数の調査地で報告された採食植物、合計 502 種中で共通する採食植物はわずか 36 種である、との報告もある(Rodman, 1988)。このような違いは、調査地によって植生が異なっていること、調査期間や調査方法も異なっていることが、主な要因となっている可能性が高い(Rodman, 1988)。半野生個体の結果も野生個体と同様の理由で異なっている可能性が高い。半野生個体もセピロク保護林に自生する植物の中から採食可能なものを探し出して採食している可能性が高く、調査期間が長くなり、一斉開花時にも調査が行われれば、野生と共通する採食植物種が増加すると考えられる。

つまり、母親による養育期間が野生個体に較べて短い半野生個体でも、成長に伴い、野生個体と比較しても遜色無いほど多様な野生植物を同程度に利用できるようなことが明らかになった。

3. 2. 4 一日の移動距離と利用地域

Fig. 3.7.は、1 日の移動距離を半野生個体と野生個体で比較したものである。半野

生個体の移動距離は、野生個体のほぼ 2 倍になっている。半野生個体と野生個体では移動に費やす時間がほとんど同じであるのに (Fig. 3.2.)、移動距離が大きく違うのは、給餌台付近及び給餌台と給餌台の間にロープが張られていることが原因と考えられる。このロープは森林にリリースされたばかりの小さなオランウータンが森の中で移動できるように訓練するために張られたものであるが、実際には全ての年齢の個体が利用している。

また、半野生個体は複数の給餌台の間を往復することが多い。Fig. 3.8.に Adult Female、Adolescent Male、Juvenile の典型的な一日の移動の様子を示す。それぞれの個体がロープを使って給餌台の間を往復していることがわかる。Juvenile と Adolescent Male は給餌台周辺に留まり、他個体と社会的遊びなどを行い、地面の上に横になって休息することが多い。一方 Adult Female は給餌台から遠ざかり、ロープのない場所で樹上を移動することもある。Adult Female はこれらの給餌台から離れた場所で、野生の果実や葉など野生の食物を採食し、枝を折り敷いて昼用の巣を作って休息する。

半野生個体は 1 日 2 回の給餌時間の前後に、ロープを伝って給餌台を訪れ、2 ヶ所の給餌台の間を往復することもある (Fig. 3.8.)。また次々と複数の給餌台を連続して訪問し、餌を探すこともある。しかし野生個体では特定の 2 ヶ所の間を往復することは稀であり、同じ食物パッチ (果実や葉など食物がある場所) を 1 日に何度も訪れることはない (Utami et al, 1997)。そのかわりに 1 ヶ所の食物パッチに長時間滞在し、採食を続けることが多い (Mitani et al, 1991)。複数の給餌台で 1 日 2 回給餌があるという状況が、半野生個体に長距離の移動を促している要因であると考えられる。

しかし半野生個体と野生個体で Active Budget に占める移動時間の割合はほとんど変わらない (Fig. 3.2.)。半野生個体はロープを使うことが多いので (Fig. 3.9.)、ロープを使うと樹上を移動するのに比べて、短時間に効率よく移動できると考えられる。

事実、オランウータンは樹上性の動物としては最も体重が重い(オス 80kg、メス 40kg)ため、森林内で移動する時に使えるルートが限定されている、との指摘もある(Mackinnon, 1974,)。またPovinelli and Cant, 1995は、「大きな体で樹上を移動するためには自分の体重や運動能力を客観的に把握する能力が必要とされるので、樹上移動が大型類人猿における高い知性の進化を促した」という仮説を提唱している。このように野生での樹上移動は困難を伴うのに比べ、ロープを使って移動することはずっと容易であると考えられる。

3. 2. 5 空間利用

Fig. 3.9.に半野生個体の空間利用を示す。野生個体では Flanged-Male(体が大きく、顔の両側に張り出しのあるオトナオス)以外の個体は地上に下りることはない(Cant, 1987)。しかし半野生個体では Juvenile と Adolescent は一日の半分近くを地上や給餌台、ロープの上で過ごしていた。一方、Adult Female は一日の 80%以上を樹上で過ごし、Adolescent Female も一日の 60%以上を樹上で過ごすことから、少なくともメスでは成長に伴って樹上で過ごす時間が長くなると考えられる。

3. 2. 6 半野生個体特有の行動

半野生個体では観察されるが、野生個体では今まで報告がない「吐き戻し」という行動がある(Rogers and Kaplan, 1994)。これは一度食べて胃の中にある消化途中の食物を吐き出して、また食べる行動であり、吐き出すことと食べることが何回も繰り返される(Fig. 3.10b)。主に給餌されたバナナなどを食べた後に行うが、給餌時間の後に集中して起きるわけではない(Fig. 3.10a)。これは給餌時間以外にも給餌台に残っているバナナの皮などの食べカスを食べているためだと考えられる。

半野生個体での吐き戻し行動では、葉を皿のように使う道具使用が報告されている(Rogers and Kaplan, 1994)。そこで本研究では道具使用の性や成長段階による違いを調べた。その結果 Juvenile と Adolescent Male では葉よりも自分自身の腕や手、コンクリートや給餌台などの人工物の上に吐き戻すことが多かったが、Adolescent Female と Adult Female では、8 割以上の吐き戻し行動で道具を使用することが明らかになった(Fig.3.11.)。

また他個体が吐き戻した物を力づくで奪う「強奪」も頻繁に観察された。多くの場合、吐き戻した個体を押しのけて、コンクリートの上などに吐き戻された物を、別な個体が食べていた。吐き戻しを行った個体はこのような強奪に抵抗を示し、吐き戻した物を口いっぱいを含んだまま、強奪者から逃げることもしばしば観察された。このような「強奪」はすべての性・年齢の個体で観察され、Adult Female が Adolescent Male の口から吐き戻しを「吸い取って」強奪していた例もあった。

吐き戻しは全ての年齢の個体が行っていたが、2 個体だけ吐き戻しができない個体が観察された。この2 個体はどちらも3 歳でリハビリセンターに収容され、ケージで飼育されることなく、すぐに森林にリリースされた個体だった。しかしこの 2 頭のうち 1 頭は「吐き戻された物」自体には強い関心を示し、他個体が吐き戻したものを奪って食べているのが頻繁に観察された。さらにこの個体は自分で吐き戻しを試みる「練習」をしているのが度々目撃され、森林にリリースされてから1 年後には吐き戻しができるようになった。またリハビリセンター出身の母親に育てられ、ケージで飼育された経験がない 2 個体も吐き戻しを行っていたことから、機会があれば学習される行動であることは明らかである。

吐き戻し行動は飼育下でもよく観察され、これは野生に比べて採食できる時間や機会が少ないこと、飼育によるストレス等が原因と考えられている(Prkins, 1997)。しかし半野生個体では周囲に葉などの食物が豊富にあり、オランウータンの自由度もずっと

高いため、飼育下に比べればストレスも少ないと考えられる。本調査の結果からも、吐き戻し行動はストレスなどのネガティブな要因で起きる行動というよりも、「吐き出した物」そのものがオランウータンにとって非常に魅力的な食べ物であるためだと考えられる。吐き戻される食物は主にバナナであり、野生では与えられているバナナと同じような味や食感の果実を食べる機会が少ないために、吐き戻しが行われていない可能性が考えられる。

母親がコドモに「離乳食」として吐き戻しを与えているのではないか、という説もある (Rogers and Kaplan, 1994)。しかしオランウータンが野生下または飼育下でこのような行動をしたという確かな記録はない。本調査でも吐き戻しをする母親が、コドモに吐き戻しを「与える」ことは観察されなかった。

これらの結果から「吐き出した物」そのものにオランウータンを惹きつける味や食感がある可能性が高いと考えられる。今までは「吐き戻し」は単なる異常行動と見なされていたが、本研究での観察からは、むしろオランウータンの食物の好みや生態に関する、手がかりとなる可能性を示唆していると考えられる。

3. 2. 7 巣作り

Fig. 3.12. に半野生個体の巣(ベッド)作り行動を示す。「no nesting」は巣を作るのが観察されなかった個体、「occasionally」は巣を作るのが観察された個体、「usually」は常に巣を作って寝ることが確認された個体である。Adult Female は毎日必ず巣を作って寝たが、Juvenile や Adolescent は巣を作ることができるにも関わらず、今は使われていない古い建物の中や給餌台の上など人工物の上で寝ることも多かった。

野生個体では 2 歳で巣を作れるようになるが、母親から独立する 7 歳頃までは母親の作った巣で休む。そして母親から独立した後は、毎日自分で新しい巣を作って寝る (Horr, 1975)。また昼寝用の巣を作る場合や、古い巣を再利用する例も報告されてい

る。半野生個体でも昼寝用の巣を作ることや、古い巣の上に新しく枝を敷いて、その中で休むことが観察された。

オランウータンの巣作りは本能的な行動で、飼育下でも草や麻袋を敷いて、巣を作るような行動を示すことがある。しかし野生での観察から、上手く巣を作れるようになるためには学習と練習が必要であると言われている(Sabater et al, 1997)。野生ではコドモは母親の巣作りを見て巣の作り方を学習すると考えられている。半野生個体では年上の個体や同年齢の他個体の巣作り行動を見ることと、自ら練習することで巣作りができるようになると考えられる。これは、ある個体が巣を作った後に、別な個体がこの巣の中に入り、休息する、あるいは巣を作り直す、といったことが度々観察されたことから、裏付けられると考えられる。

3. 3 森林にリリース後の個体の動向

森林にリリースされた後の個体は、直ちに森の中に入って給餌台に全く来ない個体もいれば、何年間も給餌台を訪れる個体もいる。このようなリリース後の個体の動向を明らかにし、こうした違いが生じる原因について考察する

3. 3. 1 給餌台に来なくなるまでの期間と入所年齢

Fig. 3.13.に調査期間中に観察した半野生個体が、それぞれリリース後何日間給餌台に来ていたかを、次の3つに分類して示した：(1)6ヶ月未満(2)6ヶ月以上-2年未満(3)2年以上。この結果からリリース後6ヶ月以内に給餌台に来なくなる個体が14%いる一方で、2年以上給餌台に依存している個体も48%になることが明らかになった。森林にリリースされる年齢は全て3歳前後であるため、各個体の年齢が給餌台への依存期間を決めているとはいえない。また給餌台に来る期間に有意な性差は検出されなかった。

このような給餌台への依存期間の違いが生じる原因としては、実の母親と一緒に暮ら

していた期間の長さが影響している可能性が考えられる。つまり森の中で母親と長く一緒に暮らした個体ほど、森林の中で生活する術(移動、食物、巣作りなど)を知っているので、給餌に依存する期間が短くなるとことも考えられる。そこでリハビリセンターに収容された時の年齢と給餌台に来なくなるまでの期間の関係を調べた(Fig 3.14.)。その結果、収容時の年齢と給餌への依存期間の間には相関がないことが明らかになった。つまり母親と一緒に森林で暮らした経験がほとんどない個体でも、リリース後 6 ヶ月以内に給餌台に来なくなった個体が 18%いた一方で、母親と 3 年以上一緒に暮らした経験のある個体でも、47%の個体が 2 年以上給餌に依存することが明らかになった。

Fig 3.15. に同時に森林にリリースされた 5 個体のリリース前とリリース後の動向を示す。この結果からもリリース前の履歴(収容年齢、飼育されていた期間、性、リリース時の年齢)からリリース後の動向を予測することはできないことは明かである。本研究では、リリース直後に給餌に来なくなった個体の行動を十分長期にわたって観察することができなかったため、リリース後の給餌への依存期間の長さを決定している真の要因を明らかにすることはできなかった。

リリース直後(6 ヶ月以内)に給餌に来なくなった個体がその後、森林内で無事生存しているかどうかは明かではない。しかしリリース後 1 年以上経ってから給餌に来なくなった個体は、森林内で自活できている可能性が高い。例えば 2002 年 5 月 26 日に森林にリリースされた SYAM(Table 3.2.参照)という個体は、給餌に来ていた間も森林内で野生の果実や葉を食べ、巣を作っていた。SYAM はリリース当初は毎日に給餌台に来ていたが、徐々に給餌に来ない期間が長くなり、2003 年 7 月 13 日を最後に給餌台に戻ってくることはなかった。このような個体は給餌台に来なくなった後も、森林内で生存している可能性が非常に高いと考えられる。

また 2 年以上給餌に来ている個体の中には、調査期間中に数週間から数ヶ月、給餌台に現れない個体もいた。これらの個体は少なくともその期間は給餌に頼らず、自

力で野生の食物を探すことが出来ていたと考えられる。さらに調査中に給餌台に見慣れない個体が現れたことがあり、SORC の職員に確認したところ、数年前にリリースして給餌に来なくなった個体であることが判明した。つまりこの個体は数年間、給餌に頼らず森の中で生活し、給餌台周辺に一度戻ってきたと考えられる。この個体はすぐにいなくなってしまったため追跡して観察することはできなかったが、目撃された時は半野生個体の Adolescent と連れだって移動していた。

過去には、SORC 出身のメスが 1 歳 6 ヶ月の赤ん坊を連れて給餌台に戻ってきた例もある (Fig. 3.17)。これらの個体は少なくとも数年間は、自力で野生の食物を探し、生存していたと考えられる。さらに他のリハビリセンターで森林にリリースされた個体が 2 年以上後に生存が確認され、健康状態も良好であったことが報告されている (Russon, 1997)。

またセピロク保護林内には給餌に全く依存していない野生個体も生息しており、リハビリセンターの職員による目撃例も多数ある。本調査でも Adult Female を追跡中に、リハビリセンターから 1.6km のところでオスのロングコールを聞いた例があった。森林にリリースされた直後に給餌台に来なくなった個体も、こうした野生個体の後をついていくことで、野生の食物を学習できる可能性が考えられる。

さらに近隣のプランテーションでオランウータンが発見され、リハビリセンターに通報されることがある (調査期間中に確認された通報は 4 件)。これらのオランウータンの中には SORC からリリースされた個体も含まれていた (4 件中 3 件は半野生個体、1 件は SORC に記録のない個体)。以上から、セピロク保護林が海とプランテーションに囲まれて孤立している生息地であるとはいえ、プランテーションの中を移動し、他の生息地に出て行く個体がいる可能性も否定できないと考えられる。

3. 3. 2 給餌台に来る Adult Female で観察された出生性比の偏り

森林にリリース後、給餌台に恒常的に来ていた個体の中には、出産して赤ん坊を連れて給餌に来るようになる個体もいる。このような赤ん坊の性比を調べてみたところ、15 頭中 13 頭がメスである、という著しい出生性比の偏りが観察された (Fig. 3.16)。それに対して、野生個体の性比と等しいと考えられるリハビリセンターへの入所個体 (672 頭) の性比や動物園での出生性比は、いずれもほぼ 1:1 であることから、リハビリセンターでの出生性比は明らかにメスに偏っているといえる。

哺乳類では、「(順位が高くて) 栄養条件のよい母親はオスを産み、条件の悪い母親はメスを産む」という仮説が提唱されている (Trivers and Willard, 1973)。例えばアカシカでは母親が群れ内で順位が高く、栄養状態が良い個体はオスを生み、順位が低く栄養状態の悪い個体はメスを生むとの報告がある (Guinness et al, 1978)。アカシカではオスはハーレムを形成し、大きく強いオスほどたくさんのコドモを残せるので、栄養状態が良い個体は体の大きなオスを生む傾向があると考えられている (Guinness et al, 1978)。オランウータンも性的二型が大きな種で、オスの出生体重はメスのほぼ 1.3 倍になるとの報告がある (Fooden and Izor, 1983)。また出生後の成長過程においても、オスの方が同年齢のメスよりも常に体重が重い (Hens, 2003; Hens, 2005; Leigh, 1995) ので、栄養状態が悪い母親がオスを出産し、育てることはより困難である可能性が高い。

半野生個体の Adult Female は給餌だけでなく、野生の食物も採食している (Fig. 3.6.)。本調査地で出生性比の偏りが観察された時期には、合計 8 頭の Adult Female が給餌に来ていた (Fig. 3.17.)。またこれらの Adult Female が出産したコドモ 15 頭のうち 8 頭は病死している。母親 8 頭のうち 2 頭も病気になり、リハビリセンターに再収容された (1 頭は回復して別の保護区に移送されたが、もう 1 頭は病死した)。

以上から本調査地で観察された出生性比の偏りは、Adult Female の栄養状態が

悪かったことが原因である可能性が考えられる。Adult Female の数が多いために、給餌台周辺で野生の食物をめぐる競合が強くなり、十分な野生の食物を摂取できなかった個体が、オスよりも体の小さいメスの赤ん坊を出産していたと考えられる。多くの赤ん坊が死亡していることや Adult Female 自身が病気になっていることも、この仮説を裏付けると考えられる。さらに最大で 8 頭いた Adult Female が、病死や他の保護区への移送などで 2 頭にまで減少したところ、1 頭の Adult Female がオスの赤ん坊を出産したことも、この仮説を支持すると考えられる (Fig. 3.17)。

オランウータンでは今までこのような出生性比の偏りの報告はなく、本研究が初めての報告である。さらにチンパンジーやゴリラなど他の大型類人猿でもこのような出生性比の偏りの報告はない。ヒトでも栄養状態が良い時は男の子が生まれるという説もあるが (Cogwill and Johnson, 1971; Smith and Kunz, 1976)、十分には確かめられていない。このような状況の中で、オランウータンで著しい出生性比の偏りが見られたことは非常に興味深い事例である。

また近年、オランウータンの生息環境は著しく破壊されており、野生下でも栄養状態が悪いメスが増えている可能性は高い。このような状況下で出生性比の偏りがすでに生じているのなら、オランウータンの個体群の存続に多大な影響を与えることも考えられる。

3. 4. 結論

半野生個体では、採食品目、Active Budget (行動時間配分)、空間利用、巣作りなど、重要な行動に関しては野生個体との違いは予想以上に少なかった。森林にリリースされたばかりの若い個体は、食物を給餌に依存する傾向が強く、樹上よりも地上や給餌台上にいたが多かった。しかし成長に伴って、これらの違いは小さくなり、より野生個体に近くなっていくことが明らかになった。また、リリース後の個体の動向や、リ

ハビリセンター周辺での捕獲、目撃情報からも半野生個体が野生復帰できている可能性は高いと考えられる。ただし給餌に来ているオトナメスでの出生性比の偏りや吐き戻し行動の伝搬など、リハビリ環境に改善の余地があることを示唆する事実も明らかとなった。

参考文献

- Bosi E, Karesh W, Andau M, Tambing E, Komiji J. 1997. Orangutan Nest Counts Using a Helicopter at Tabin and Sepilok, Sabah, Malaysia.
- Cant JGH. 1987. Positional behavior of female Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*). *American Journal of Primatology* 12:71-90.
- Cogwill UM, Johnson J, H. B. 1971. Grain prices and vital statistics in a portuguese rural parish, 1671-1720. *J Biosoc Sci* 3:321-329.
- Fooden J, Izor R. 1983. Growth curves, dental emergence norms, and supplementary morphological observations in Known-Age Captive Orangutans. *American Journal of Primatology* 5:285-301.
- Galdikas B. 1995. Social and reproductive behavior of wild adolscent female orangutans. In: Nadler RD, Galdikas BFM, Sheeran LK, Rosen N, editors. *The Neglected Ape*: Plenum Press. p 163-182.
- Guinness F, Albon S, Clutton-Brock T. 1978. Factors affecting reproduction in red deer (*Cervus elaphus*) hinds on Rhum. *J Reprod Fert* 54:325-334.
- Hens SM. 2003. Growth and sexual dimorphism in orangutan crania: A three-dimensional approach. *American Journal of Physical Anthropology* 121:19- 29.
- Hens SM. 2005. Ontogeny of craniofacial sexual dimorphism in the orangutan (*Pongo pygmaeus*). I: Face and palate. *American Journal of Primatology* 65(2):149 - 166.
- Horr DA. 1975. The Borneo orang-utan: Population structure and dynamics in relationship to ecology and reproductive strategy. In: Rosenblum LA, editor. *Primate behavior: developments in field and laboratory research*. New York: Academic Press. p 307-323.
- Leigh SR. 1995. Socioecology and ontogeny of sexual dimorphism in anthoropoid primates. *American journal of physical anthropology* 97:339-356.
- Mackinnon J. 1974. The Behaviour and Ecology of Wild Orang-Utans (*Pongo Pygmaeus*). *Animal Behavior* 22:27089.
- Mitani JC, Grether GF, Rodman PS, Priatna D. 1991. Associations among wild orang-utans: sociality, passive aggregations or chance? *Animal Behavior* 42:33-46.
- Povinelli DJ, Cant JGH. 1995. Arboreal clambering and the evolution of self-conception. *Quart Rev Biol* 70:393-421.
- Prkins L. 1997. SSP Husbandry Manual. Chicago: Lincoln Park Zoo.
- Rijksen HD. 1978. A Field Study on Sumatran Orang utans (*Pongo pygmaeus abelli*,

- Lesson 1827). Ecology, Behavior and Conservation. Veenaman H, Wageningen Z, editors.
- Rijksen HD, Meijaard E. 1999. Our vanishing relative The status of wild orang-utans at the close of the twentieth century.
- Rodman PS. 1988. Diversity and Consistency in Ecology and Behavior. Orang-utan Biology:31-51.
- Rogers L, Kaplan G. 1994. A new form of tool use by orang-utans in Sabah, East Malaysia. *Folia primatologica: international journal of primatology* 63:50-52.
- Russon AE. 1997. Exploiting the expertise of others. In: Whiten A, Byrne RW, editors. *Machiavellian Intelligence II*. Cambridge: Cambridge University Press. p 174-206.
- Sabater PJ, Joaquim J, Jordi S. 1997. Did the First Hominids Build Nests? *Current Anthropology* 38(5):914-916.
- Smith JE, Kunz PR. 1976. Polygyny and fertility in nineteenth - century America. *Population studies* 30:465-480.
- Trivers RL, Willard DE. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179:90-92.
- Utami S, Wich S, Sterck E, van Hooft J. 1997. Food competition between wild orangutan in large fig trees. *International Journal of Primatology* 18:909-927.

Table 3.1. Field Studies of Orangutan

	Ketambe	Tanjung Puting	Mentoko	Ulu Segama	Sukau	Sepilok
Forest Type	フタバガキ混雑林 イチジクの巨木が多い	フタバガキ混雑林 フタバガキが少なく、小さい	フタバガキ混雑林 ボルネオテツボクが多い	フタバガキ混雑林 イチジクが少ない	二次林 樹が低く、小さい	フタバガキ混雑林 ボルネオテツボクが多い
Landscape	石灰岩の急峻な丘	低地、湿地	川沿いの段丘	丘、多数の小川	川沿いの湿地	低地
Altitude	300-1000m	30m以下	20-320m	245-1823m	60-110m	30~50m
Rainfall	3000mm	3819mm	2365mm	3810mm	3000mm	3100mm
Duration	3years	4years	2year	1year 3.5mths	1year	8 months (3year)
Publication	Rijksen, 1978	Galdikas, 1979,1981,1982,1984,1985ab	Rodman, 1973, 1984; Mitani 1985ab	Mackinnon, 1974	Lackman-Ancorenaz, 1999	Kuze, 2002

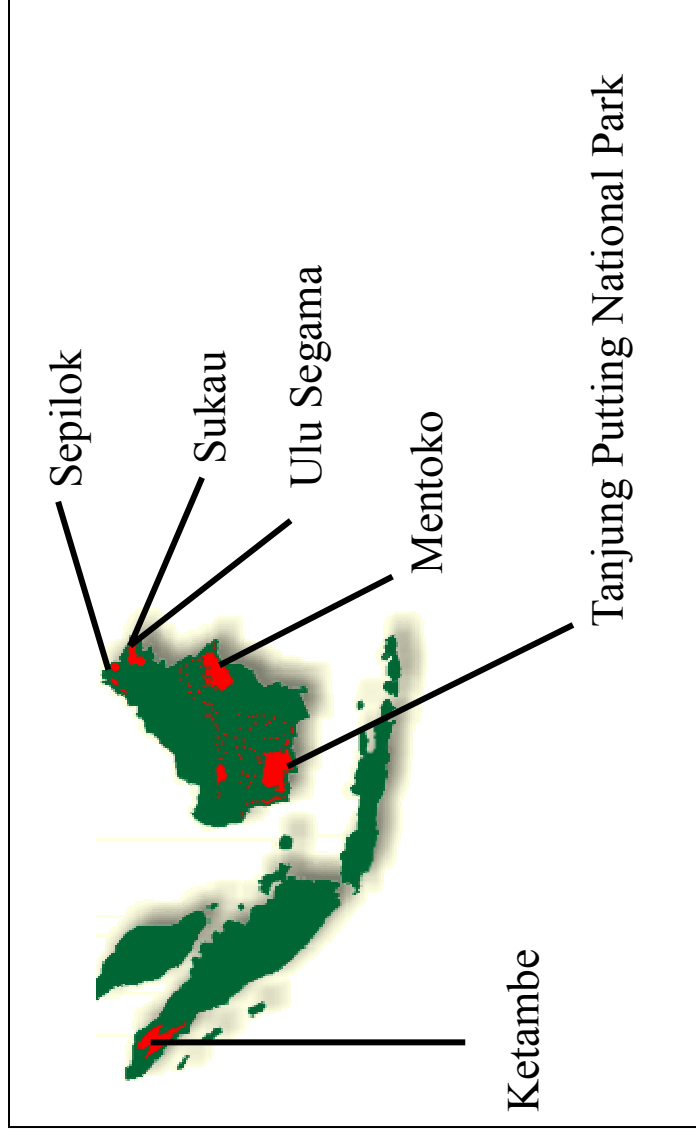


Fig. 3.1. Study sites of Orangutan.

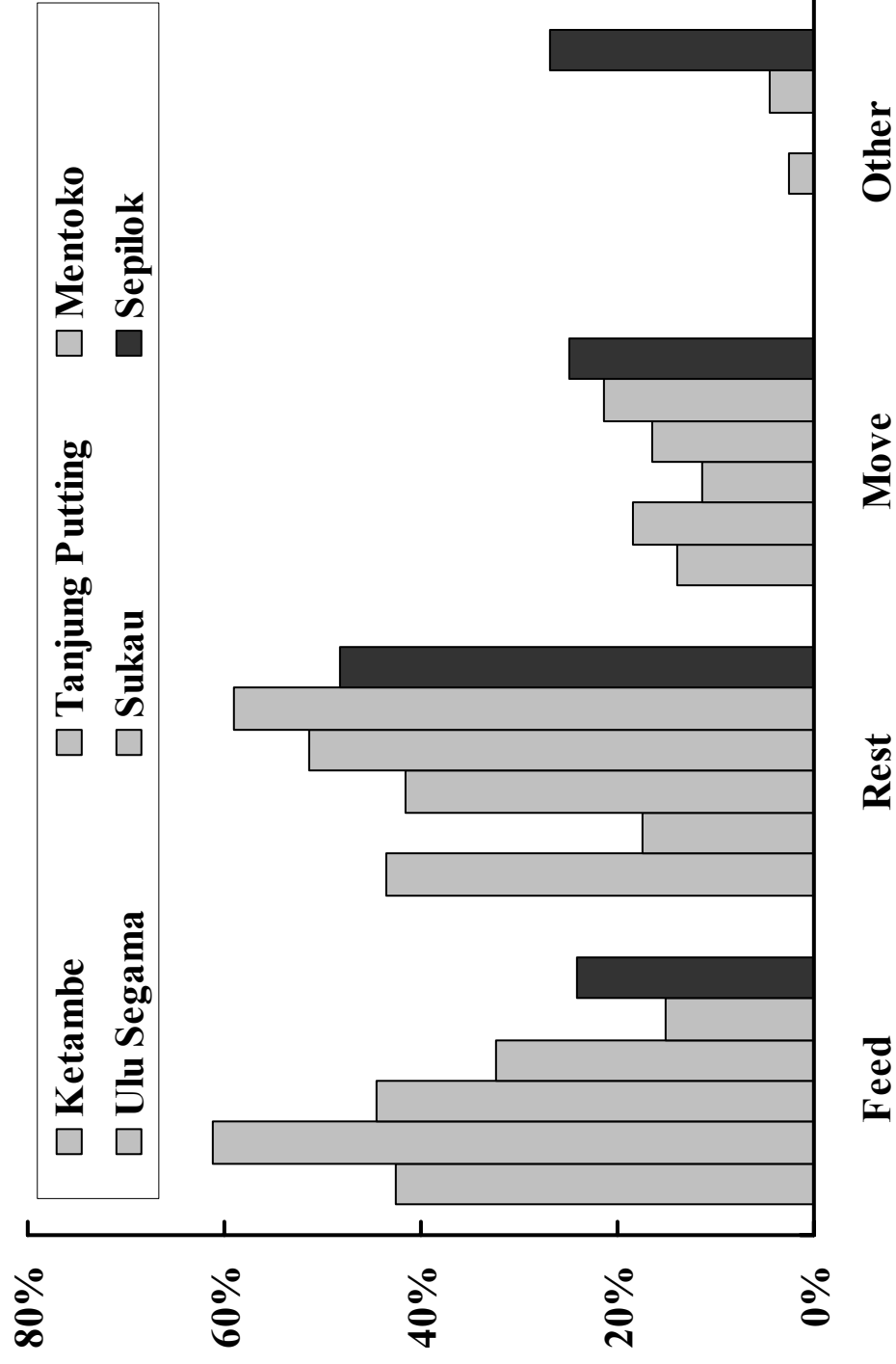


Fig. 3.2. Active Budget

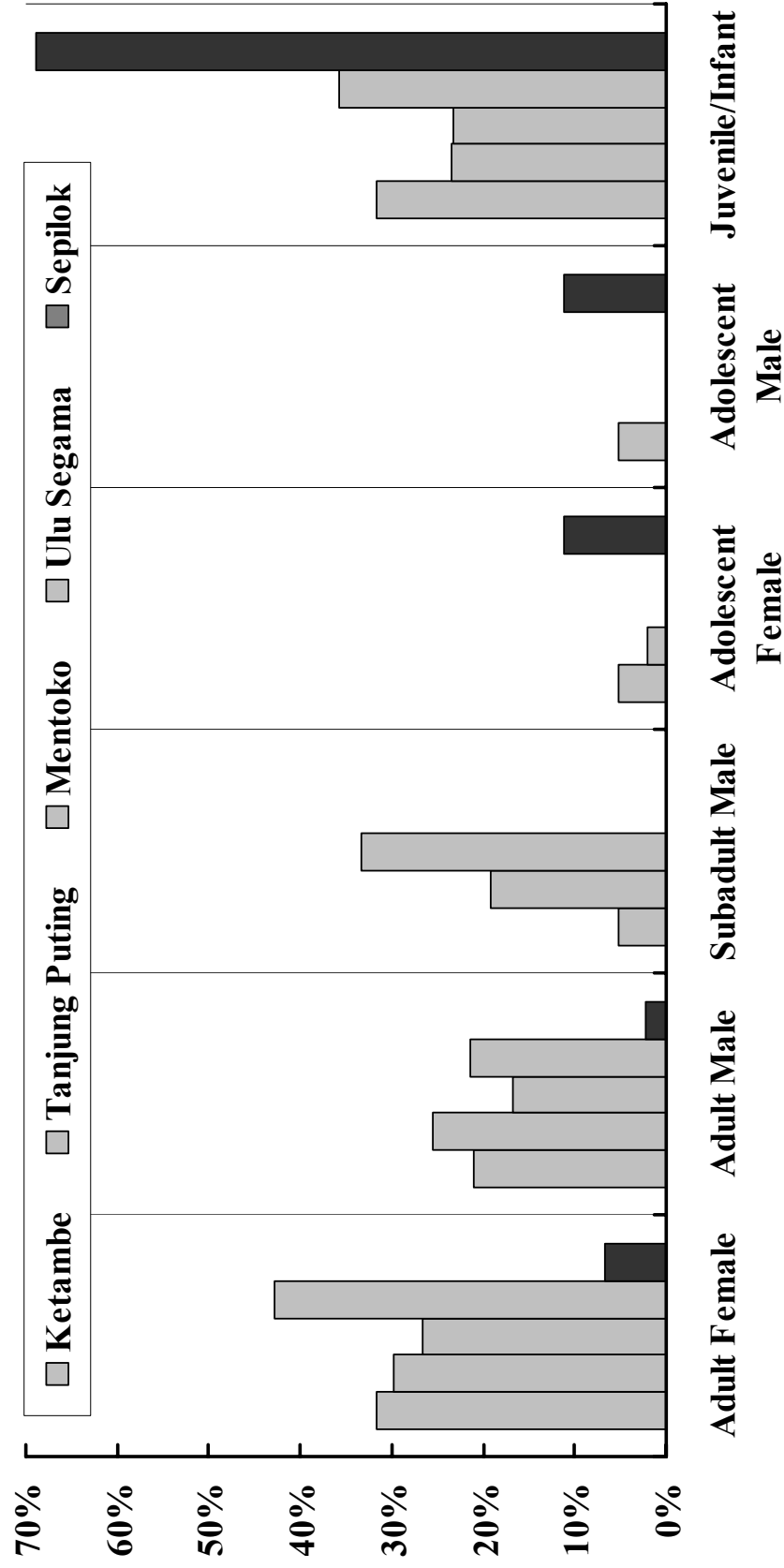


Fig. 3.3. Age composition of population

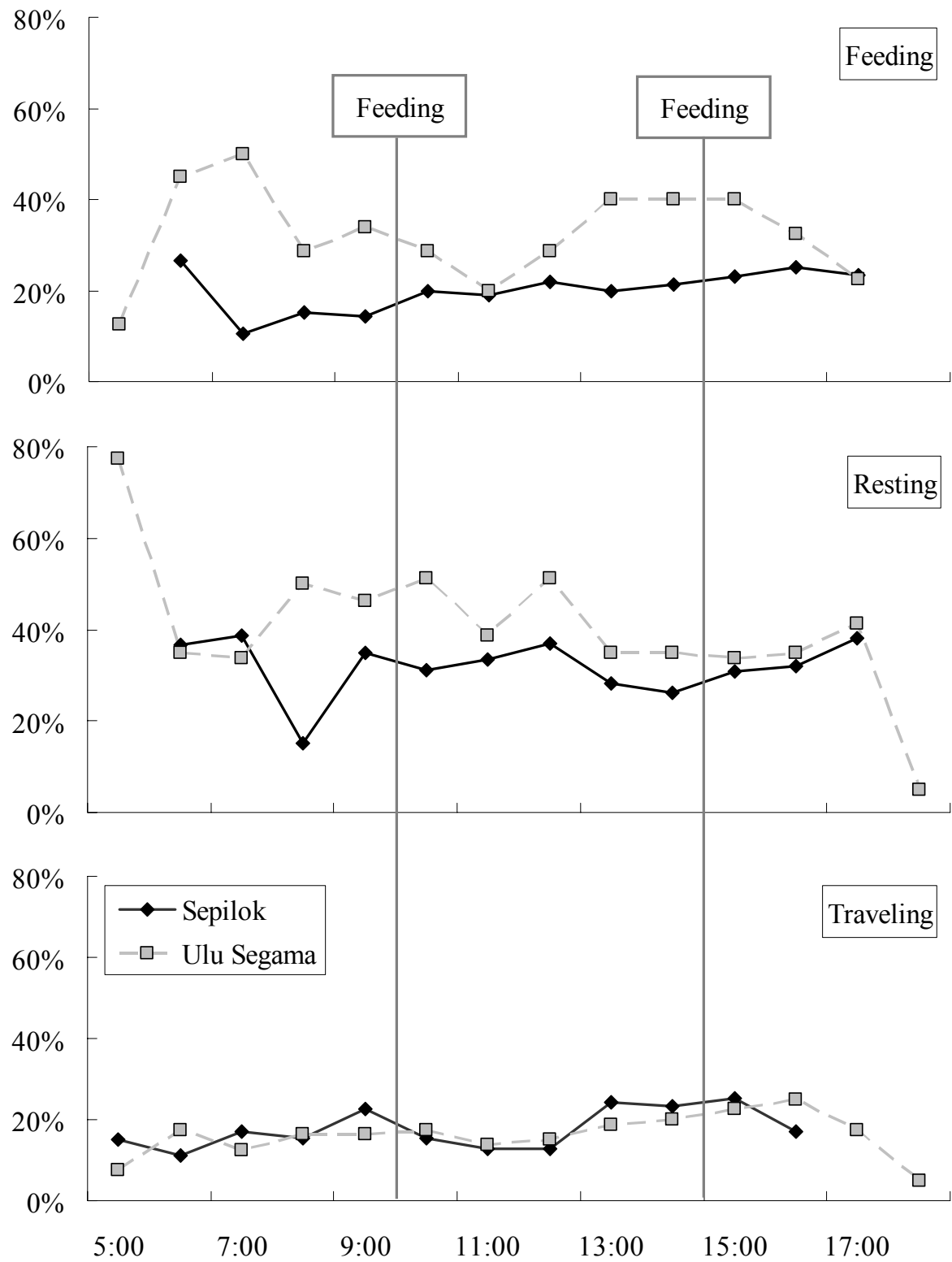


Fig. 3.4. Time schedule.

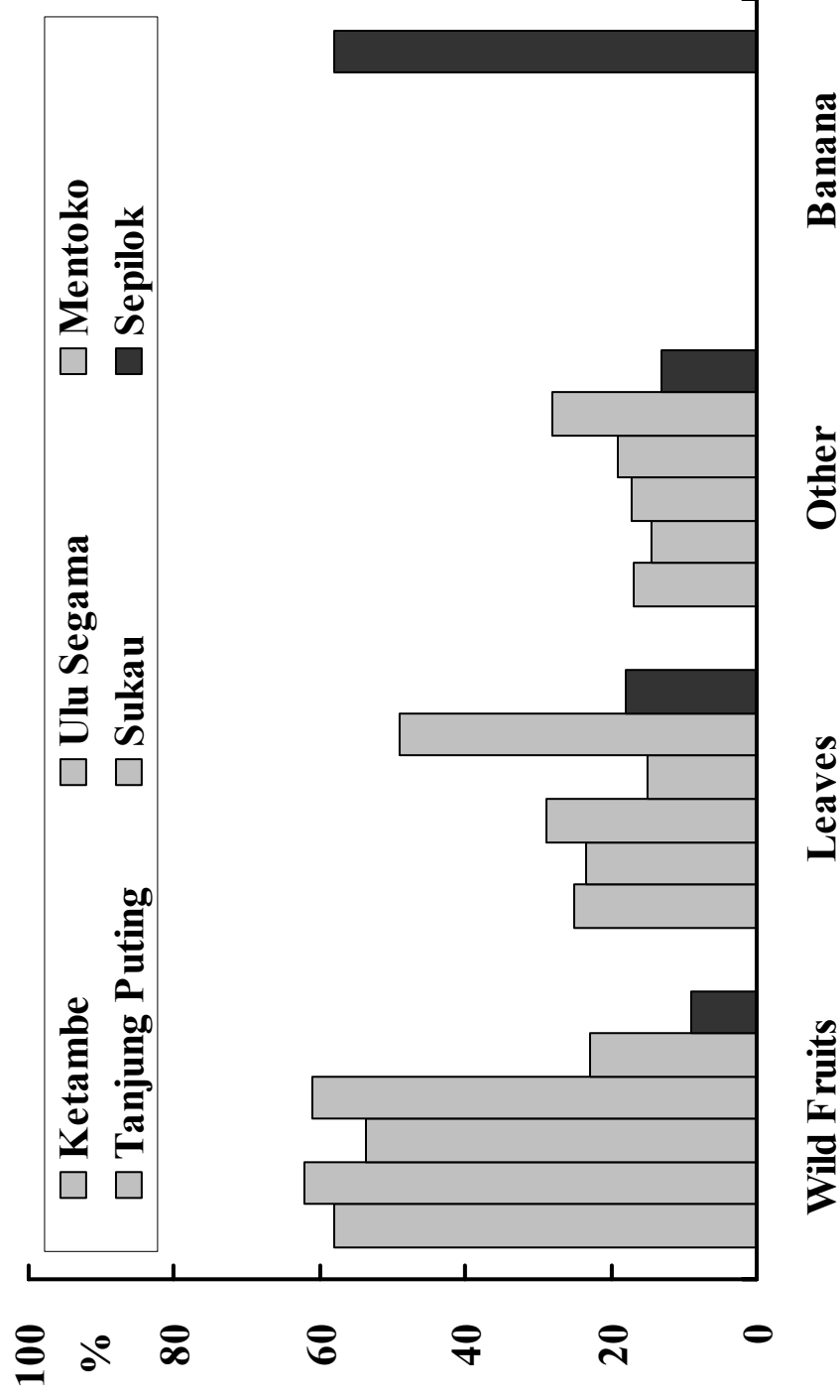


Fig. 3.5. .Food composition of wild and semi-wild

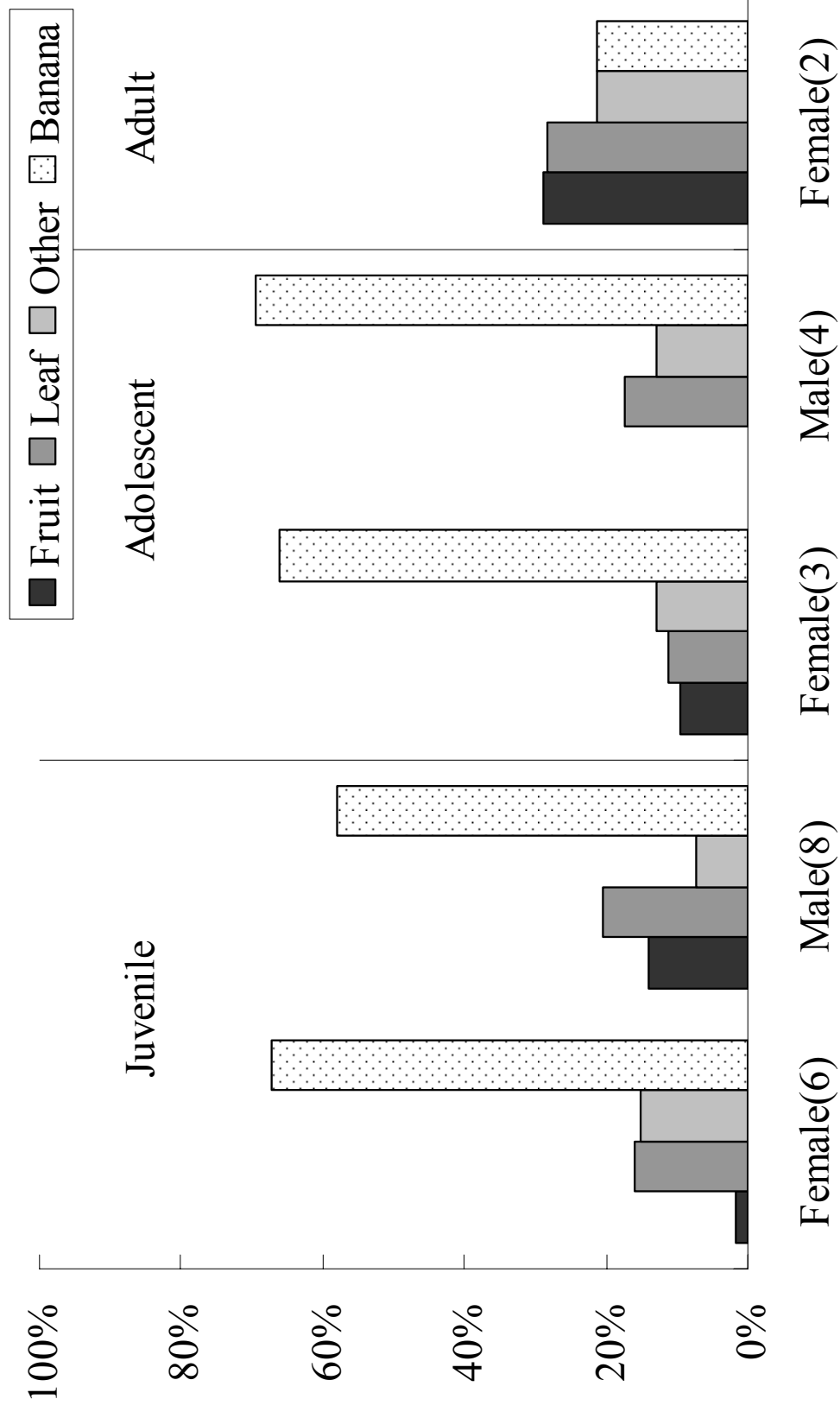


Fig. 3.6. Food composition in each age-sex class.

Table 3.2. Identified species from which food types were taken

	Ketambe	Ulu Segama	Mentoko	Tanjung Putting	Sukau	Sepilok
Fruits	86	97	17	144	46	12
Leaves	25	4	16	47	89	18
Bark	5	2	15	45	46	6
Other	1	6	1	14	5	3
Total	117	109	49	250	186	39
Research Period	3years	1year 3.5mths	2year	4years	1year	8months (3years)

Table. 3.3. Food plant of orangutan in Sepilok.

No	Family	Genus	Species	Local Name	Life	Part	Previous Report
1	ALANGIACEAE	Alangium	javanicum	Kondolon	tr	b/s	
2	ANACARDIACEAE	Gluta	sp.	Rengas air	tr	lv	
3	ANACARDIACEAE	Semecarpus, Melanocyla, Swintonia	sp.	Rengas	tr	lv	
4	ANACARDIACEAE	Mangifera	quadrifida	mangga hutan	tr	lv	L:Ku
5	BOMBACACEAE	Bombax	sp.	Tambaluang	li	lv	R:Su
6	DIPTEROCARPACEAE	Hopea	sp.	Selangan	tr	b/s	
7	DIPTEROCARPACEAE	Parashorea	malaanonan	Urat mata daun licin	tr	sd	
8	DIPTEROCARPACEAE	Parashorea	sp.	Urat mata	tr	fr, lv	
9	DIPTEROCARPACEAE	Parashorea	tomentella	Urat mata beludu	tr	lv	
10	DIPTEROCARPACEAE	Shorea	acuminatissima	Seraya kuning runcing	tr	b/s	
11	DIPTEROCARPACEAE	Shorea	argentifolia	Seraya daun mas	tr	sd	
12	DIPTEROCARPACEAE	Shorea	johorensis	Seraya majau	tr	lv	
13	DIPTEROCARPACEAE	Shorea	myrionerva	Seraya urat banyak	tr	lv	
14	DIPTEROCARPACEAE	Shorea	sp.	Seraya kuning	tr	st	
15	DIPTEROCARPACEAE	Shorea	sp.	Seraya	tr	lv	
16	EBENACEAE	Diospyros	sp.	Kaya malam	tr	lv, fr	
17	EUPHORBIACEAE	Baccaurea	bracteata	Tampai paya	tr	lv	
18	EUPHORBIACEAE	Baccaurea	macrocarpa	Tampalang	li	lv	NG:JL
19	EUPHORBIACEAE	Baccaurea	perviflora or stipulata	Kunau-kunau	tr		NG:JL
20	EUPHORBIACEAE	Glochidion	borneensis	Obah nasi	li	b/s	
21	EUPHORBIACEAE	Glochidion	rubrum	Obah nasi	li	lv, fr	
22	EUPHORBIACEAE	Macaranga	gigantea	Merkubong	tr	fr	
23	GUTTIFERAE	Garcinia	sp.	Kandis	tr	lv	G:TP; M:Su; R:Su
24	LAURACEAE	Eusideroxylon	zwageri	Belian	tr	lv	G:TP
25	LEGUMINOSAE	Derris	heferophylla		tr	fr	
26	MELIACEAE	Aglaia	elliptica	Lantupak jambu	tr	b/s	R:Su
27	MELIACEAE	Aglaia	sp.	Lantupak	tr	b/s	
28	MELIACEAE	Aglaia	squamulosa or Aglaia spp.	Langsat-langsar	tr	fr	G:TP; M:US; L:K
29	MELIACEAE	Dysoxylon	sp.	Littan	tr	lv	M:US
30	MOLACACEAE	Scorodocarpus	borneensis	Bawang hutan	tr	lv, fr	
31	RUBIACEAE	Neolamarckia	cadamba	Laran	tr	fr	
32	RUBIACEAE	Timonius	flarescens	Tapai apai	tr	fr	G:TP
33	TILIACEAE	Microcos	crassifolia	Kerodong damak-damak	tr	fl	M:US
34				Cakarayan		fl	
35				Kilas putih?	tr	lv	

tr:tree; li:liana in Life. b/s: bark/sap; fr:fruit; lv:leave; fl:flower; sd:seed; st:stem in Part. R:Su Rijkssen(1978): Ketambe; G:TP Galdikas(1988): Tanjung Putting; L:Ku Leighton(1993): Kutai; M:SuMackinnon(1974): North Sumatra; M:US Mackinnon(1974): Ulu Segama in Previous Report.

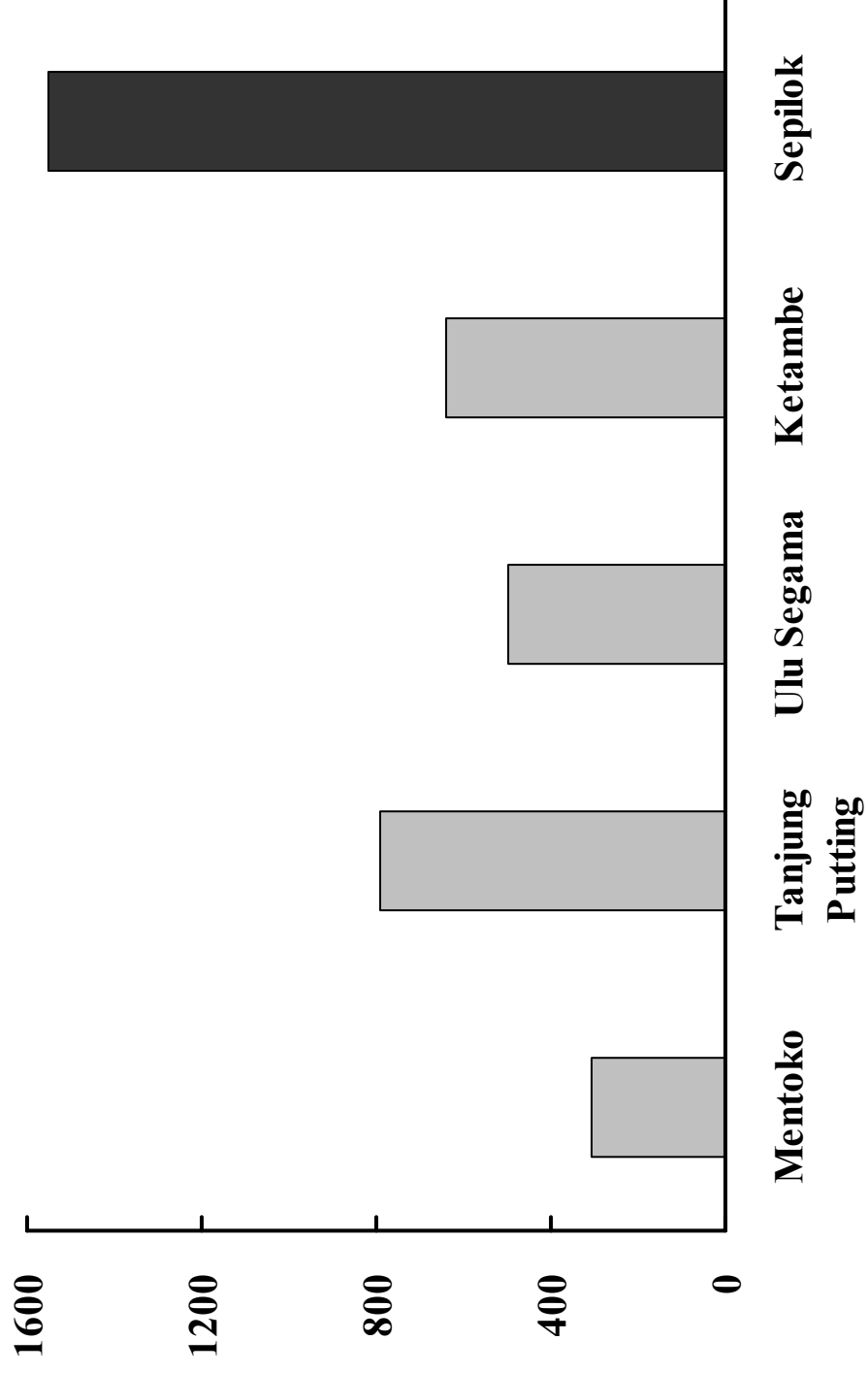
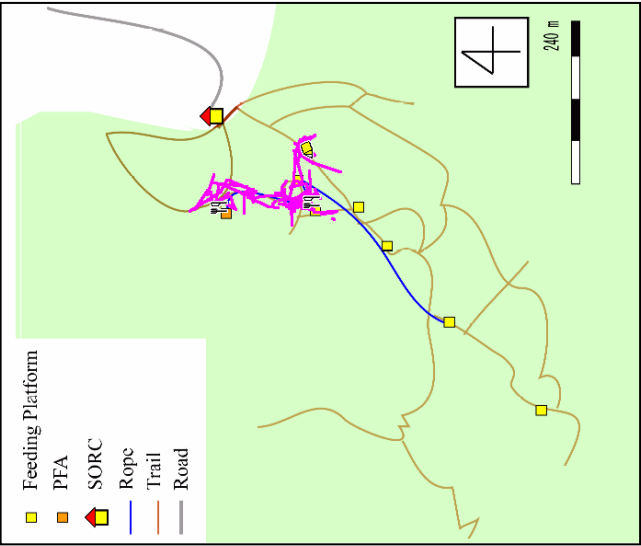
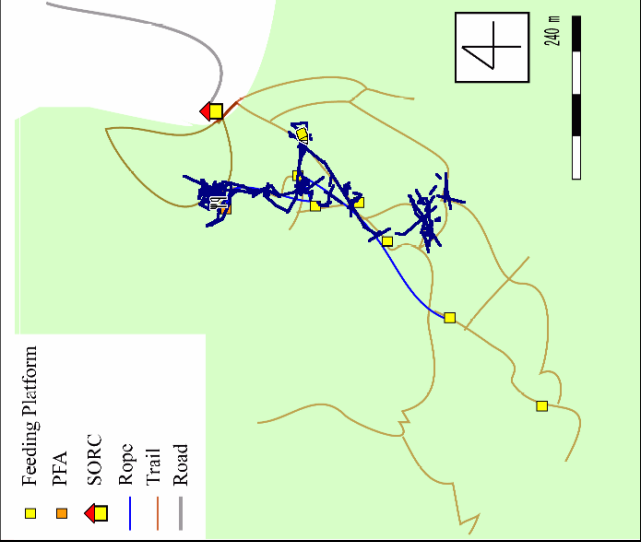


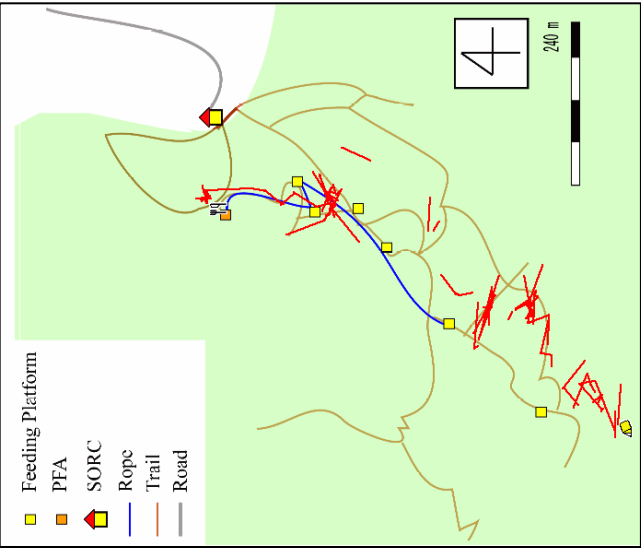
Fig. 3.7. Lengths of daily travel paths.



a: Juvenile Female



b: Adolescent Male



c: Adult Female

Fig. 3.8. Daily travel paths. 🏠: Platform given food; 🐛: nest or sleeping point at the end of the day.

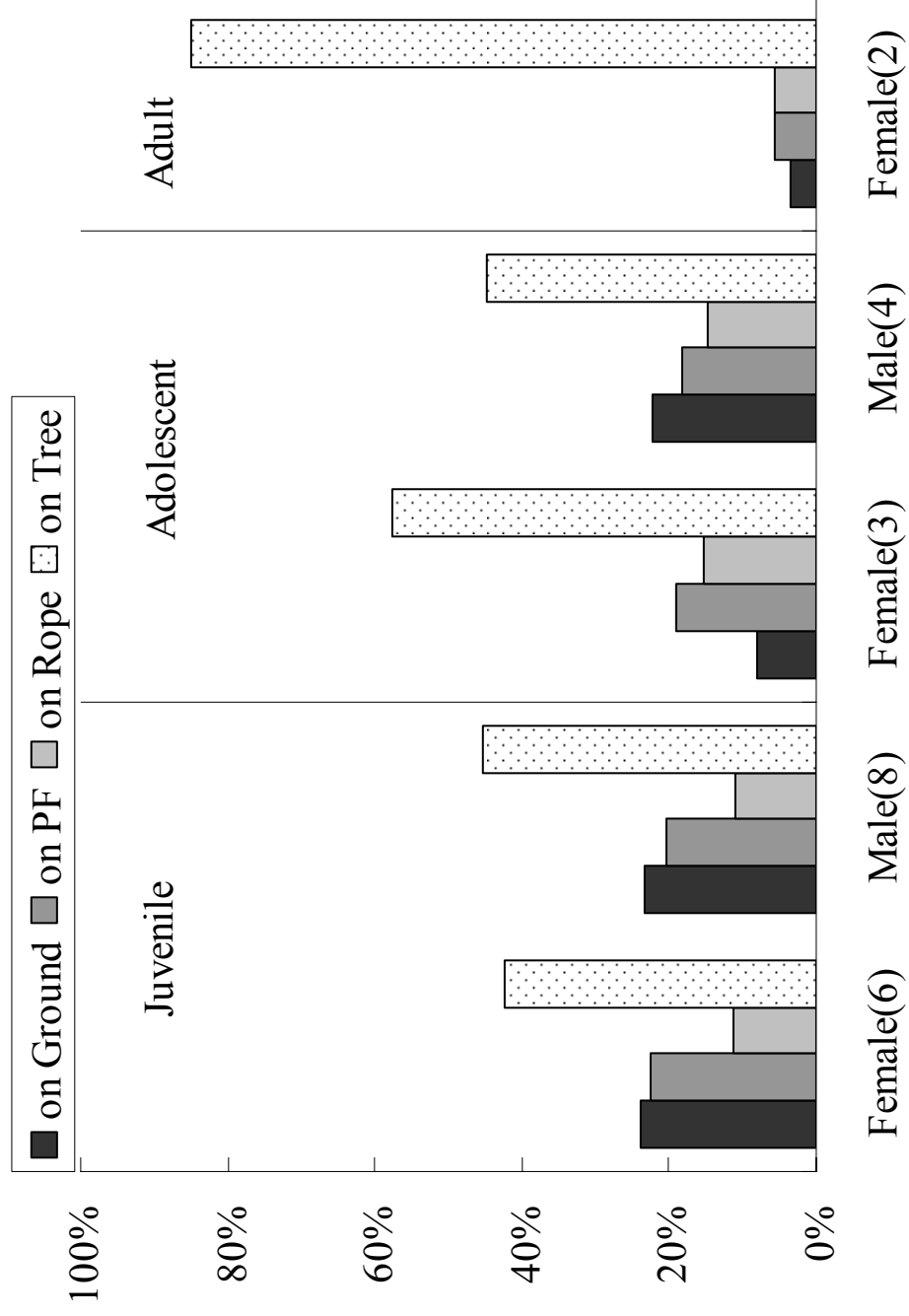


Fig. 3.9. Utilization of space.

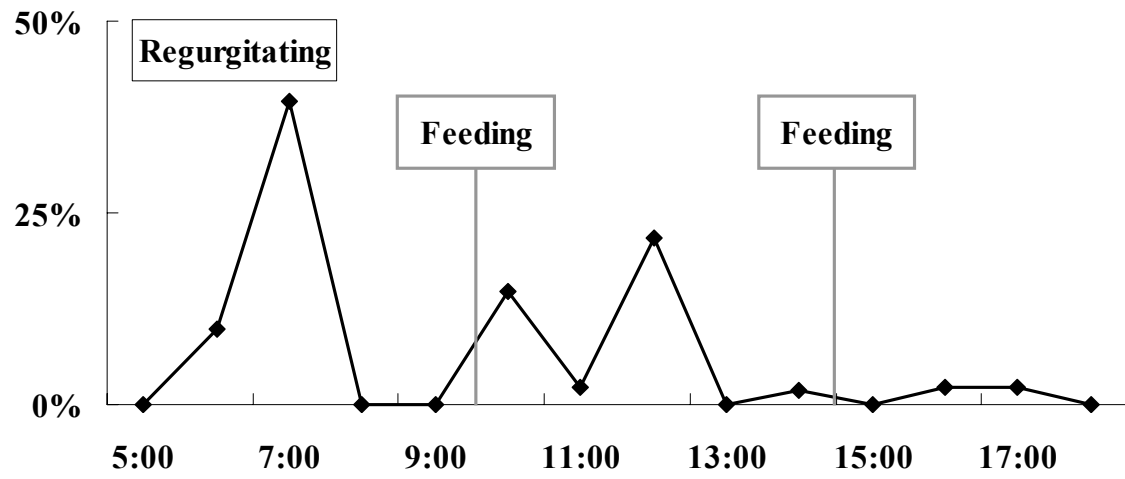


Fig. 3.10a. Frequency of Regurgitating.



Fig. 3.10b. Regurgitating.

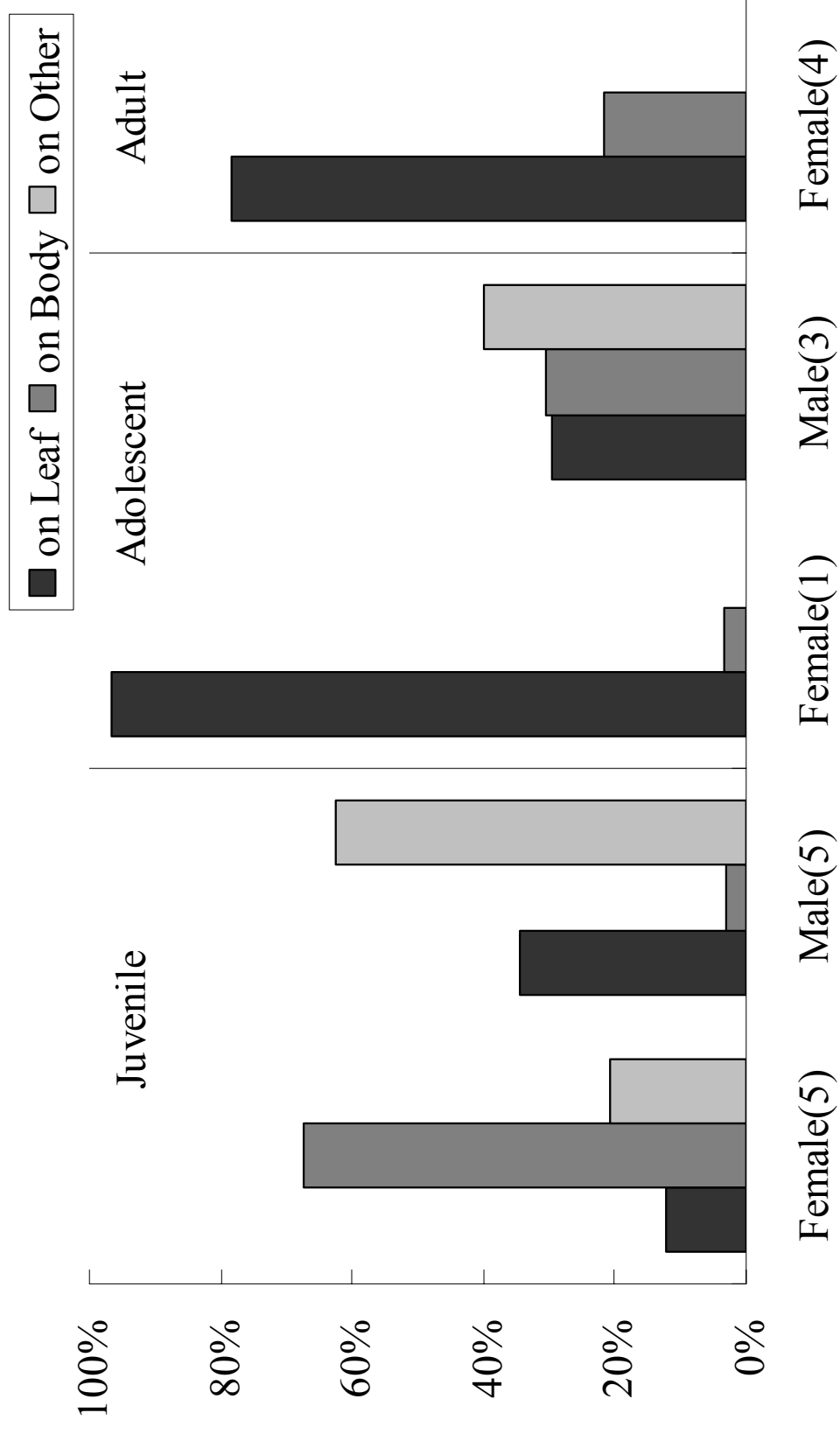


Fig. 3.11. Tool-use in regurgitating.

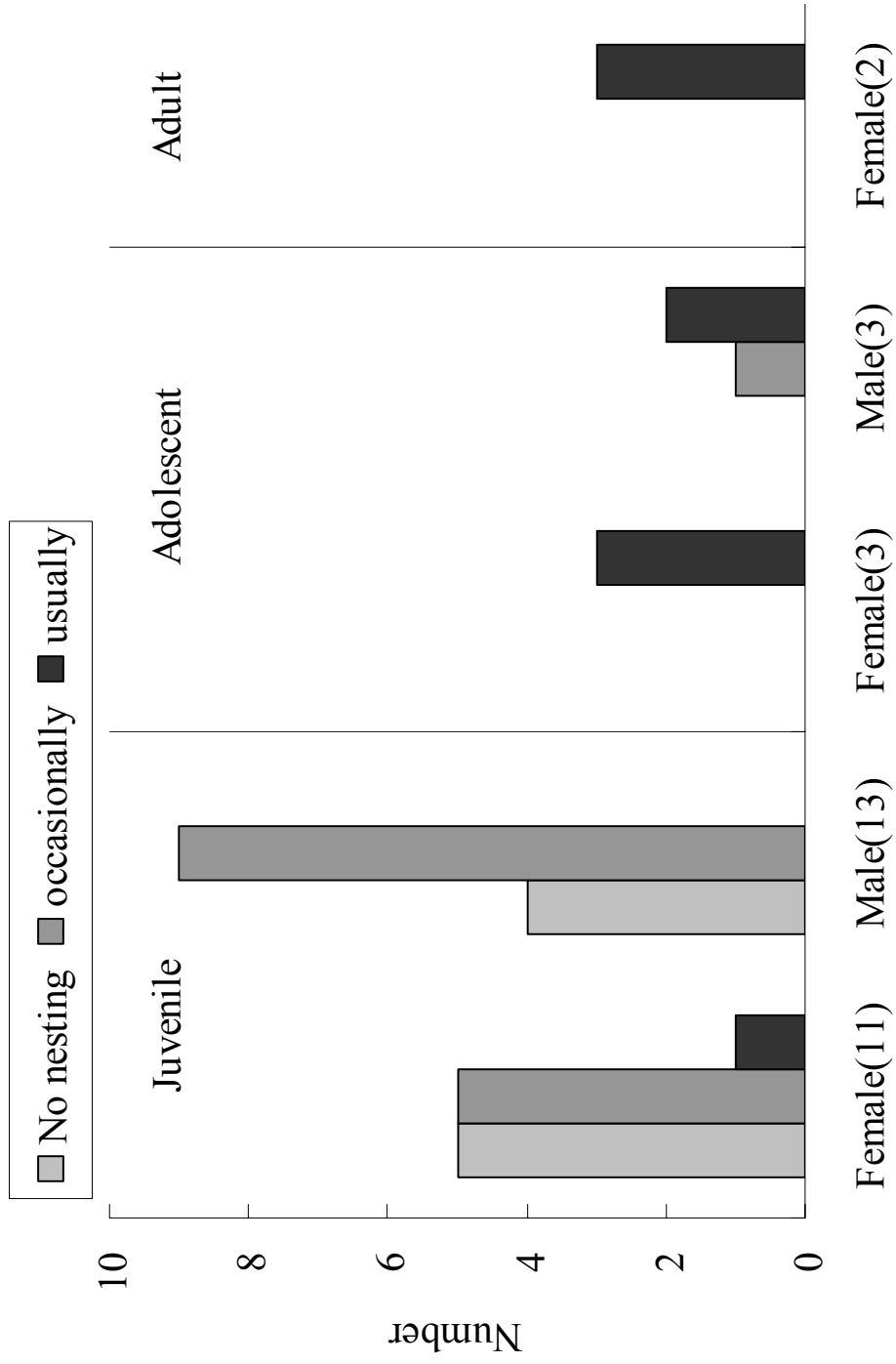


Fig. 3.12. Nesting Behavior.

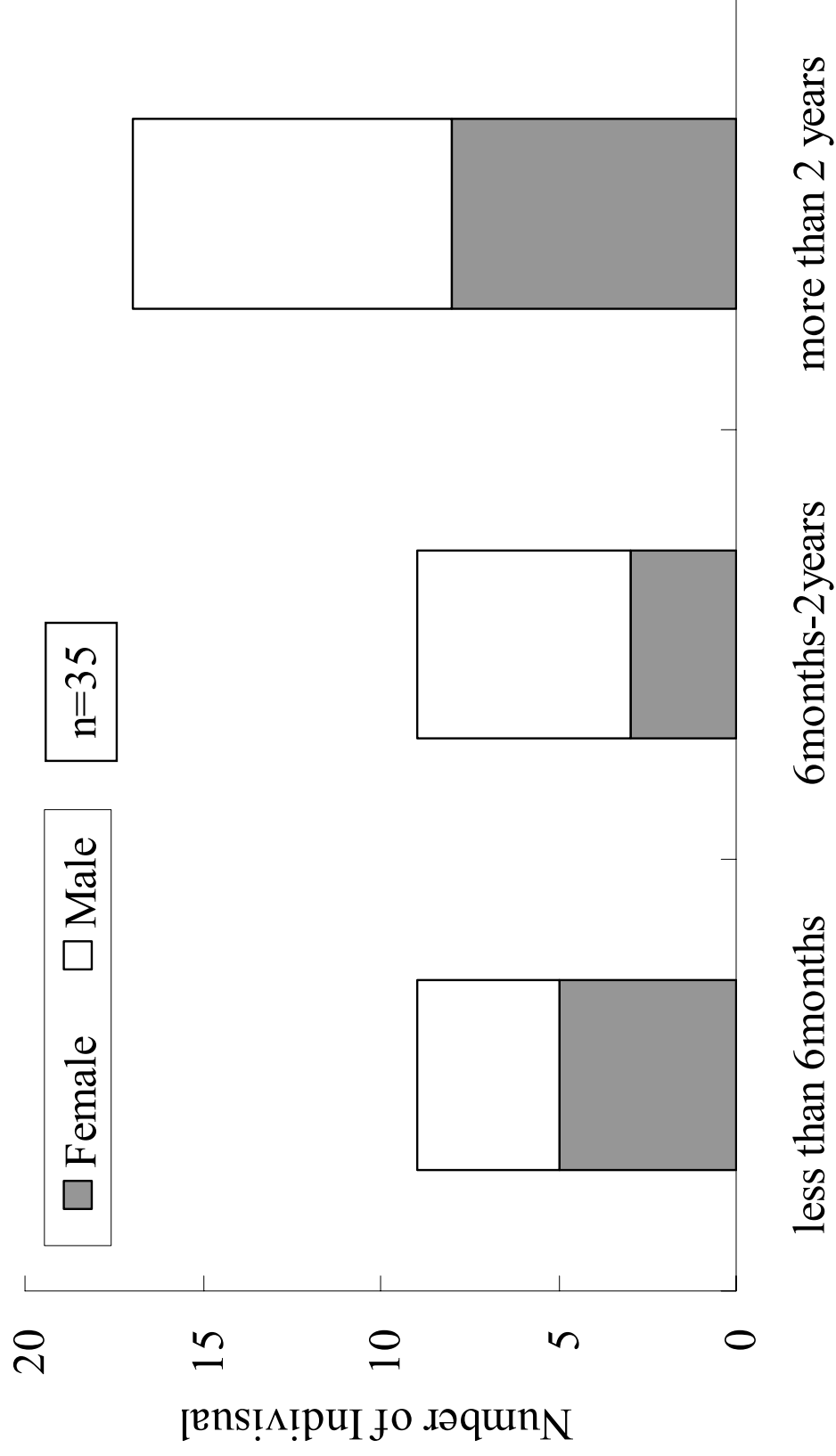


Fig. 3.13. Duration of dependence of feeding.

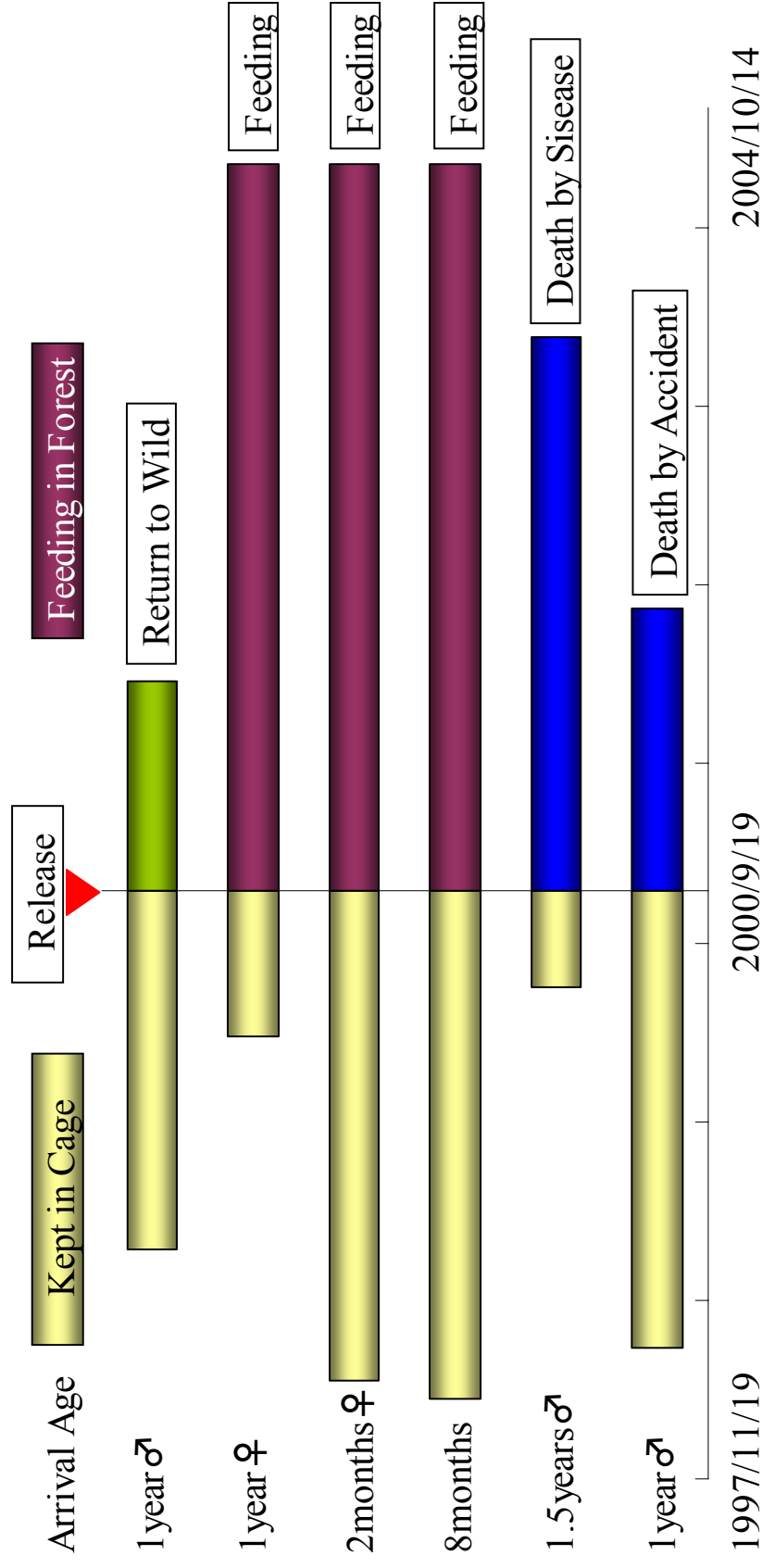


Fig. 3.15. Individual case records before and after release.

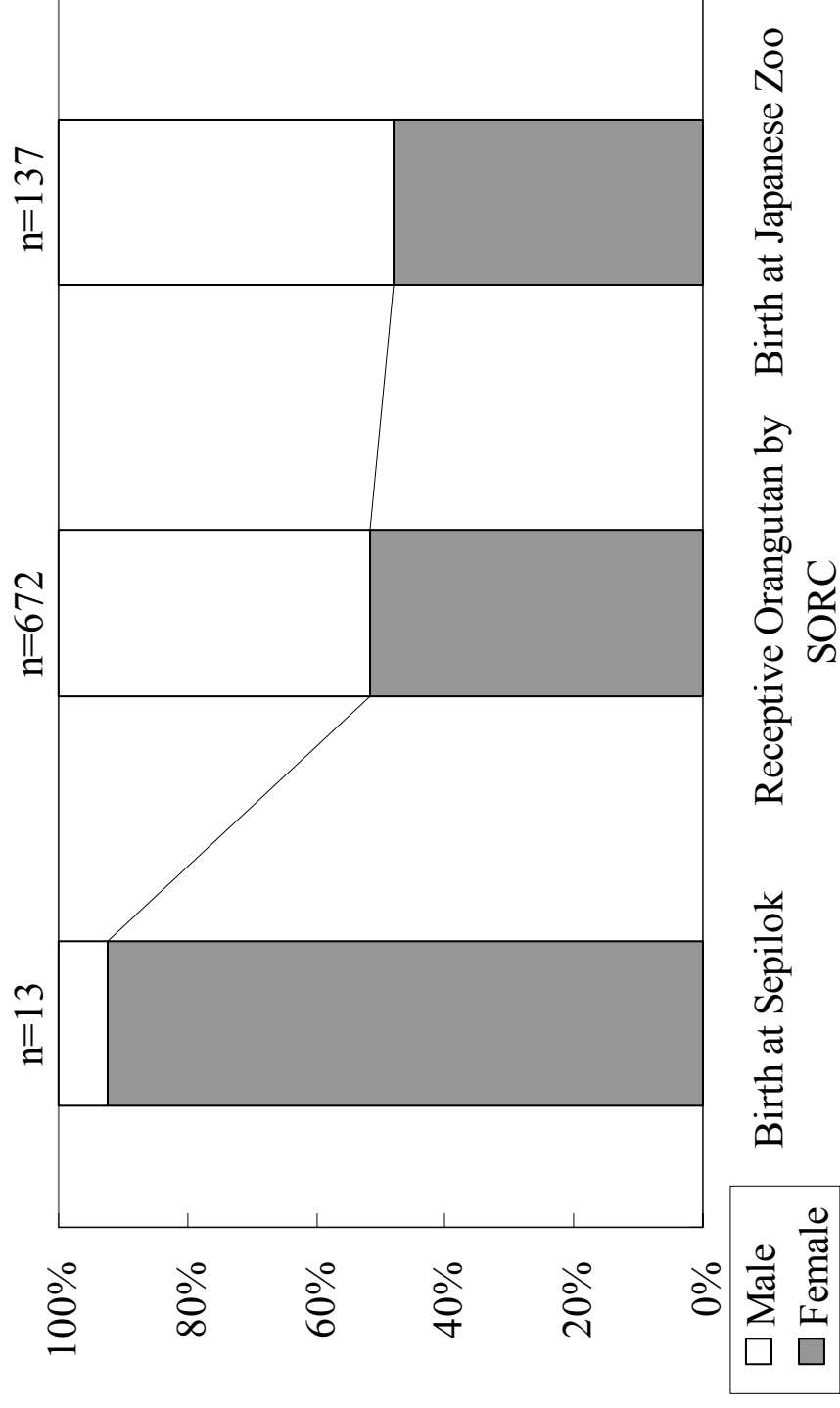


Fig. 3.16. Birth sex ratio.

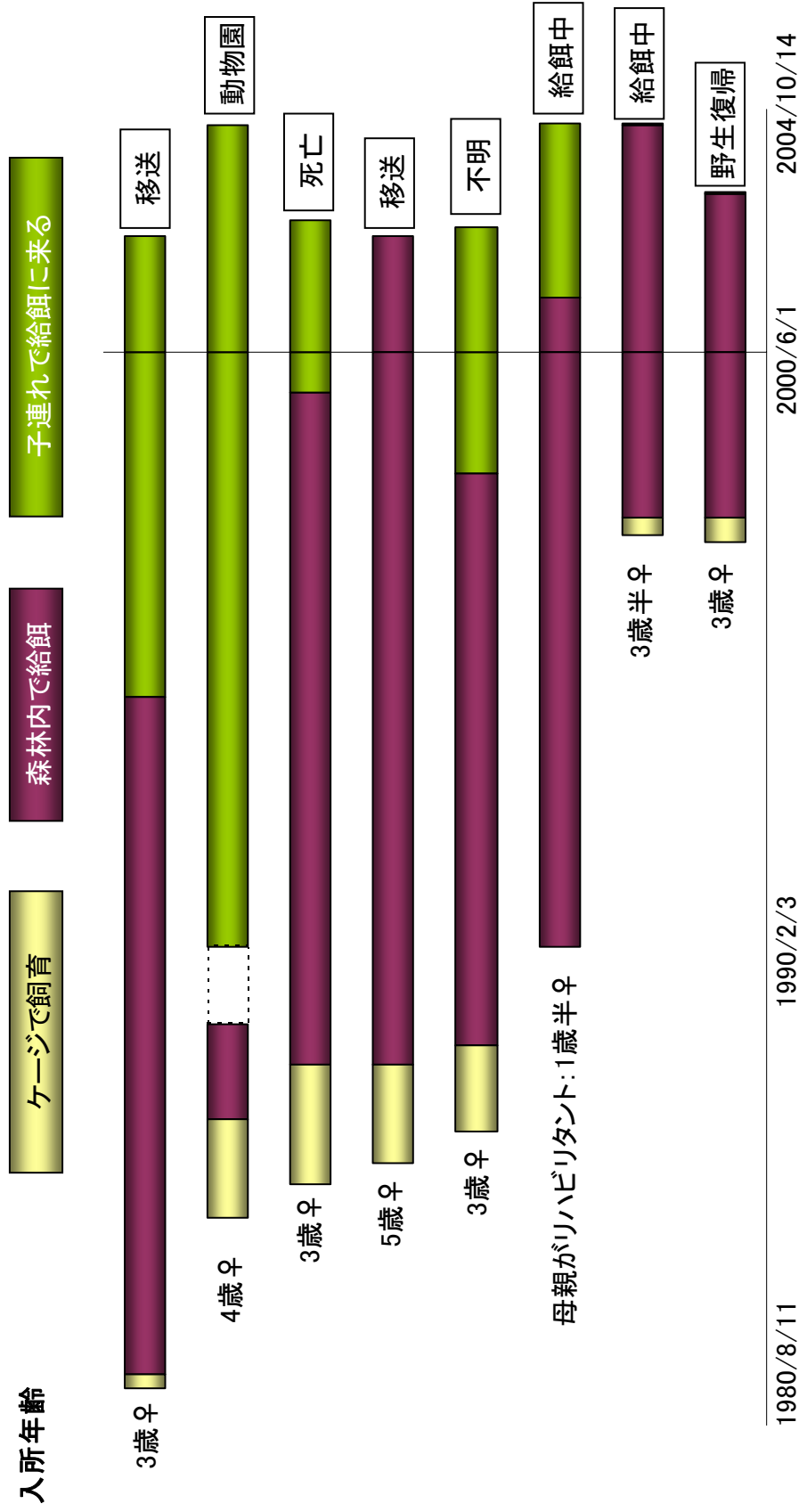


Fig. 3.17. History of adult females in Sepilok.

第 4 章

性および成長段階による 社会行動の違い

第4章 性および成長段階による社会行動の違い

4.1. 本研究の目的

本研究では性および成長段階によるオランウータンの社会行動の違いを明らかにし、他の大型類人猿と比較する。

4.2. 結果

4.2.1 性および成長段階による Active Budget の違い

Fig. 4.1.に性および成長段階による Active Budget (活動の時間配分)の違いを示す。この図から Juvenile Male (コドモのオス)と Adolescent Male (ワカオス)では同世代のメスに比べて social behavior (社会行動)の割合が有意に高いことがわかる(二項検定; $p < 0.001$)。つまり半野生個体では、Juvenile と Adolescent の Male は、同世代の Female より社会行動に多くの時間を費やしていることが明らかになった。一方、Female は社会行動に費やす時間が少ない分、Juvenile では resting (休息)、Adolescent では feeding (採食)に Male より多くの時間を使っていることがわかった ($p < 0.001$)。

Fig. 4.2.は半野生個体と野生個体の Active Budget の比較である。野生では、Juvenile と Adolescent を区別する基準が研究者によって異なっている場合があったので、母親から独立している immature (未成熟個体)として一緒に取り扱った。

半野生個体の Adult Female では、Other (採食、休息、移動以外の行動; 社会行動や一人遊び、セルフグルーミングなど)の頻度が高く、Feed (採食)がやや低頻度になっている以外は、野生個体の Adult Female とほとんど変わらなかった。一方 Adolescent (Juvenile)では、野生個体に比べて Feed の頻度が低く、社会行動を含む Other (採食、休息、移動以外の行動)の頻度が高くなっていた。

半野生個体の Adolescent (Juvenile)では、採食時間の8割はバナナなど給餌で与

えられる食物を食べていた (Fig. 3.6)。さらに Juvenile Male と Female、Adolescent Male では Feed の頻度が低かったことから、給餌で与えられる食物によって、短時間で十分な量を採食することが可能になっていることが考えられる。その結果、半野生個体では野生個体が採食に費やしている時間を、Juvenile Female と Adult Female は休息に費やし、Juvenile Male と Adolescent Male は社会行動に費やしていると考えられる。一方 Adolescent Female は移動を繰り返し、採食を続けているといえる。

4. 2. 2 性および成長段階による社会行動の違い

Fig. 4.3. に性および成長段階による社会行動の違いを示す。Juvenile Male と Adolescent Male では、同世代の Female に比べ Wrestling (レスリング) の頻度が高い。また Adolescent Male と Female では Sexual Interaction (性的交渉) の頻度も高い。

Wrestling のような激しい運動を伴う他個体との社会的な遊びには、将来の繁殖や対捕食者、あるいは同種との闘争のために運動能力を鍛える機能があると言われている (Motor-training hypothesis; 運動練習仮説)。またオランウータンでは、Male が Female を押さえつけて強制的に交尾することが珍しくない (Galdikas, 1984; Horr, 1975)。以上から半野生個体で観察された社会的遊びにおける性差は、こうしたオランウータンの繁殖行動と関連している可能性が高いと考えられる。

Adolescent では Male、Female とも Sexual Interaction (性的交渉) の頻度が高かった。しかし調査中に観察された Sexual Interaction は、ほとんどが Adolescent Male が Adolescent Female を押さえつけて強制的に交尾しようとする行動だった。Adolescent Female はたいていこれに抵抗して、悲鳴のような声をあげる。Adolescent Female が逃げることに成功する場合もあるが、途中であきらめて抵抗を止めることもあった。つまり、Adolescent Female の社会的交渉の大部分を占める Sexual Interaction は Male に強いられたものであり、自発的な社会的交渉ではなかった。

Adolescent Male の行う社会的交渉の大部分は、Juvenile Male や他の Adolescent Male と行う Wrestling と、Adolescent Female に対する交尾の働きかけ、という積極的な社会的交渉であった。以上の事実は、Adolescent Male では同性や異性の個体と積極的に社会的交渉を行う傾向が、Adolescent Female より強いことを示している。

4. 2. 3 攻撃的な社会行動

半野生個体の社会行動では、強制的な交尾をのぞくと、攻撃的な行動はほとんど観察されなかった。明らかな攻撃が観察されたのは 1 例のみで、MARIKO という Adult Female が BRITT という Juvenile Female を攻撃し、噛みついて給餌台から突き落としたことがあった (Table 2.2. 参照)。BRITT は大きな怪我を負うことはなく、給餌台から逃走し、MARIKO は給餌台で採食を続けた。直接観察できなかったが、別な Adult Female (GONDIPOT) が Juvenile を追いかけて噛みつき、怪我を負わせた例が調査中に 4 例あった。GONDIPOT は非常に攻撃的な個体で、オランウータンだけでなく SORC の職員や観光客を襲い、怪我を負わせている。Adult Female は個体によっては非常に攻撃的であり、そうではない個体も、給餌台での採食時には攻撃的になる可能性があると考えられる。一方で、給餌台に Adult Female がいる時には、Juvenile や Adolescent が給餌台から少し離れた場所から Adult Female を凝視する行動が観察されている。攻撃的な個体や、個体が攻撃的になりやすい給餌台周辺では、Juvenile や Adolescent も慎重に行動することで、攻撃を避けている可能性が考えられる。このような凝視行動について 5 章でさらに詳しく分析する。

4. 2. 4 グループサイズ

Fig. 4.4. に平均グループサイズ (3m 以内にいた他個体の数) の性および成長段階

による違いを示す。全体として平均グループサイズには大きな違いが見られなかった。AdolescentとJuvenileでは社会行動の頻度、特にWrestlingの頻度に大きな性差があった。しかしJuvenile MaleとJuvenile Femaleでは、平均グループサイズは1.7頭でほぼ同じだった。またAdolescentでも、Adolescent Maleの平均グループサイズは1.9頭、Adolescent Femaleでは1.8頭で、Juvenileと同様に大きな性差は見られなかった。一方で、社会行動の頻度が最も低かったAdult Femaleでは、平均グループサイズが最も小さく1.2頭であった。

Fig. 4.5.に性および成長段階による、単独性の違いを示す。Adult Femaleは80%以上の時間を単独で過ごしていたが、JuvenileとAdolescentではMale、Femaleともに50%前後であった。社会行動の頻度が最も高いAdolescent Maleでは、有意差は検出されなかったが、単独でいる頻度が41%と最も低かった。

以上からJuvenileとAdolescentでは、社会行動の頻度には顕著な性差があるが、平均グループサイズも、単独でいる頻度にも、MaleとFemaleで有意な差は見られなかった。Juvenile Femaleは他個体と一緒にいても、Wrestlingなどの社会行動を行うよりも、休息している頻度が高いと考えられる。一方Adolescent Femaleでは採食の時間が長いので、採食中に他個体が近くにいることが多いと考えられる。またAdolescent Maleは、Wrestlingを行う頻度が高く、Adolescent Femaleに強制的な交尾を仕掛けるなど、積極的に社会行動を行っているために、社会行動の頻度が高くなっていると考えられる。一方でAdultは単独で過ごす頻度が圧倒的に高く、Adultになるとオランウータン本来の単独性の性質が顕著に現れてくると考えられる。

4. 2. 5 最近接個体の性および成長段階

Fig. 4.6.に性および成長段階によるNearest Neighbor(最近接個体;3m以内にいた他個体のうち、フォーカス個体の最も近くにいた個体)の違いを示す。この分析では、

その個体が積極的にある性や成長段階の個体を選択もしくは避けているかどうかを判定するために、観察個体群の性比や年齢構成からの偏りを表す Nearest Neighbor Index (NNI) を用いた。

$$NNI(B) = \frac{fa(B)}{Pa(B)}$$

分類群 B (例: Adolescent Female) が個体 a の Nearest Neighbor になる期待値 $Pa(B)$ は観察個体群の性比と年齢構成から算出した。 $fa(B)$ は個体 a の Nearest Neighbor に、分類群 B が占める割合である。フォーカス個体が観察個体群の性比や年齢構成に応じてランダムに様々な性、年齢の個体と一緒にいる場合は $NNI(B)=1$ となる。またその個体がある分類群 (B) を避けている (避けられている) のなら $NNI(B)<1$ となり、反対にある分類群 (B) と好んで (好まれて) 一緒にいる場合は $NNI(B)>1$ となる。個体ごとの $NNI(B)$ を、各分類群で平均し、 $Pa(B)$ と $fa(B)$ が有意に異なっているかどうか検定した (二項検定)。この結果をもとに、性や成長段階によって Nearest Neighbor にどのような違いがあるのかを明らかにした。

まず Juvenile Male は Juvenile Female と一緒にいる頻度が有意に高く ($p<0.01$)、Adolescent Female、Adult Female と一緒にいる頻度が有意に低かった ($p<0.001$)。同様に Juvenile Female は Juvenile Male と一緒にいる頻度が高く、Adolescent Female、Adult Female と一緒にいる頻度が有意に低かった ($p<0.001$)。つまり、Juvenile は Juvenile 同士、特に異性個体と一緒にいることが多く、Adolescent Female や Adult Female の近くにはいない傾向があった。

Adolescent Male に関しては、特に一緒にいる分類群も、特に避けている分類群もない、という結果が得られた。また全ての分類群 (Juvenile、Adolescent、Adult Female) で Adolescent Male の NNI が 1 以上であったことから、Adolescent Male はどの分類群からも避けられていない、と考えられる。

一方 Adolescent Female 同士と一緒にいる頻度は有意に低く ($p<0.05$)、Adult

Female 同士が一緒にいる頻度も低かったので、成長した Female 同士は避けあっている傾向が見られると言える。以上から半野生個体は、給餌台など他個体と一緒にいる機会は多いが、一緒にいる個体はかなり限定されていること、Adolescent Male は社会性が強く、様々な性や年齢群と一緒にいるのに対して、成長した Female は互いに避けあい、Juvenile が近くにいることも少ないなど、単独性が強いことが明らかになった。

また Adult Female や Adolescent Female は Juvenile が近くにいることを許容していない可能性も考えられる。

Adult Female は基本的に単独でいる頻度が高いことから、他個体が近くにいることを許容しない可能性が考えられる。また Adult Female 同士の間では特に野生の食物をめぐる競争が強い可能性が高いので(第 3 章参照)、同年齢の個体が近くにいることを許容していない、とも考えられる。

一方 Adolescent Male は Wrestling と交尾への欲求から社会行動の頻度が高くなっており、また Adult Female も同世代の Adult Female に比べれば、野生の食物を食べる頻度が低い Adolescent Male が近くにいることは、許容している可能性も考えられる。

Adolescent Female 同士が一緒にいる頻度が低いのは、Adult Female 同士と同様に、野生の食物をめぐる争いがある可能性が考えられる。Adolescent Female は Adult Female とよく似た行動特性を示し、野生の食物を食べる頻度が高い(Fig. 4.5)ので、Adult Female と Adolescent Female は互いに相手を避け合っている可能性が考えられる。

4. 3 考察

4. 3. 1 野生個体の社会行動との比較

野生ではオランウータンは、ほとんどの時間を単独で過ごす(社会行動があるのは全観察時間の 2%以下)、半野生個体はそれに比べるとはるかに高い頻度で、他個

体と一緒にいることが明らかになった(平均 10%、最も頻度が高い Adolescent Male で 17%)。一方、例えば母親がいなくとも Juvenile は Adolescent に比べて社会行動の頻度が低く、単独または 2 頭で行動していることが多いことが明らかになった。また Adult は単独性が非常に強く、社会行動の頻度が低いことも明らかになった。

Adolescent Female が野生オランウータンの社会では、最も社会行動の頻度が高いと言われていた。Adolescent Female は他個体と連れだって行動し、グルーミングなどの社会交渉を行う頻度が、他の分類群(Adult Female、Adult Male、Subadult Male)に比べて高いことが報告されている(Galdikas, 1995; Rijksen, 1978)。しかし本研究の結果からはむしろ Adolescent Male の方が社会的であることが明らかになった。さらにこのような性による行動の違いは、かなり小さなころから顕著で、Juvenile Male が Juvenile Female よりも高い頻度で社会行動を行っていることが明らかになった。グループサイズ及び最近接個体の分析結果から、Juvenile では他個体と交渉を持つ機会自体には性差はないが、Juvenile Male の方がより積極的に社会行動を持っている可能性が高い。

野生個体では Male は Female より長い時間遊ぶという報告もある(Rijksen, 1978)が、定量的なデータはほとんどない。また野生では Juvenile は母親に依存して移動するため、Juvenile の行動はその母親によって大きく制限されている。そのため、Juvenile 自身の行動特性を知ることは難しく、Juvenile を対象とした観察もほとんど行われていない(Galdikas, 1985a)。

一方飼育個体では、Adolescent Male、Adolescent Female、Juvenile Male の間での遊びでは、Adolescent Male からの誘いかけによる Wrestling が多いという報告がある(Maple; 1980)。しかし本研究で明らかになったような Juvenile の時からの顕著な性差は報告されていなかった。オランウータンは出産間隔が長く(7 年 1 回、1 頭を出産)、成長するのに時間もかかるため(性成熟に達するのは Female で 10 歳、Male で 15 歳

頃)、飼育下であっても多数の Juvenile や Adolescent の間での社会行動を観察することは難しい。このために若い個体でも行動特性に顕著な違いがあることが、今まで明らかにになっていなかったと考えられる。

半野生個体の Adolescent Female は Adolescent Male に比べて単独で行動することが多く、他個体との社会行動の頻度が低かった。野生では Adolescent Female がオランウータンの社会の中で最も社交的な存在であると言われてきたが、Adolescent Female が社会行動の相手として最も好むのは Adult Male だと報告されている (Galdikas, 1995; Rijksen, 1978)。しかし本調査では Adult Male がほとんどいなかった (Fig. 3.3.) ので、このような調査地における年齢構成の特殊性が Adolescent Female の行動に影響している可能性も高いと考えられる。

同様に Adolescent Male の社会行動の頻度も調査地における年齢構成の特殊性が影響している可能性が高い。野生個体では Subadult Male (調査地によっては Adolescent Male を含む、ワカオスや社会的に劣位の Male) は Flanged Male (顔の両側にフランジが発達した優位なオトナ Male) を避けて行動すると言われている (Galdikas, 1985c; Utami *et.al.*, 1997)。調査期間中には Adolescent Male の行動を規制する要因となる Adult Male (Flanged Male) がいない期間が長かったために、Adolescent Male が自由に振る舞うことができ、その結果彼らの本来の社会性が発揮された可能性がある。

オランウータンの飼育個体では複数の Adolescent Male が一緒に飼育されることがほとんどないために、このような彼が本来持っている社交性が今までほとんど報告されていなかった可能性が高い。

オランウータンの野生個体では、独り立ちした後も成長した娘は母親の近くで生活している例が報告されている (Galdikas, 1995) が、息子に関してはこのような報告はない。母親から独立した後の Male の行動を観察する機会が Female に比べて少ないこ

とも、Adolescent Male の社会性の高さが今まで発見されなかった一因である可能性はある。実際 Galdikas(1985a)が Tanjung Putting で 4 年間行った現地調査では、Adolescent Male の観察時間は最も少なく、全体のわずか 1%に過ぎなかった (Adolescent Female の観察時間は 8%)。

オランウータンの Adolescent は白いまぶたを持ち、頭の毛がこの時期に生え替わる、という Male と Female で共通する特徴を備えており、性による顔形態の違いが大きいオランウータンにおいては、Adolescent は比較的性差が小さい成長段階にある (Kuze et al, 2005)。これらのことも考え合わせると、Adolescent Male がオランウータンの社会において潜在的には最も社会的な存在である、という可能性は非常に高いと考えられる。

4. 3. 2 アフリカ大型類人猿の社会行動との比較

他の大型類人猿でも若い個体はオトナに比べて社会行動の頻度が高いことが報告されている (Bloomsmith et al, 1994; Maple and Zucker, 1978; Watts and Pusey, 1993)。ゴリラ、チンパンジーなど他の大型類人猿では、オランウータンと同様な Juvenile Male と Adolescent Male の高い社会性、特に社会的遊びへの積極性が報告されている (Goodall, 1986; Nishida, 1970; Yamagiwa, 1987)。飼育下のゴリラの Infant、チンパンジーの Juvenile や Adolescent では、Male よりも Female で Wrestling (レスリング) の頻度が高くなることが報告されている (Bloomsmith et al, 1994; Maestripieri and Ross, 2004)。

Wrestling のような激しい運動を伴う他個体との社会的な遊びには、将来の繁殖や対捕食者、あるいは同種との闘争のために運動能力を鍛える機能があると言われている (Motor-training hypothesis; 運動練習仮説) (Fagen, 1981)。またオランウータンやゴリラのような性的二型が大きい (Female と Male の体の大きさが違う) 種では、運動能力

を鍛えるためには同性の方が遊び相手としては適しているため、社会的な遊びには性差が現れる可能性が高いと言われている (Smith, 1982)。

Maestripieri らは、(2004)飼育下ゴリラの遊びに関する研究から、Male が Female の約 2 倍の頻度で遊び、さらに Male から遊びの誘いかけをするのが Female より有意多く、Male 同士で遊ぶ傾向があることを明らかにした。これらの結果は、ゴリラのコドモにおける遊びが、将来の繁殖や対捕食者や、同種との闘争のために運動能力を鍛える機能があることを支持する、としている (Maestripieri and Ross, 2004)。

オランウータンで観察された社会的遊びに見られる顕著な性差も、同様の仮説で説明できると考えられる。オランウータンはゴリラと同様に性的二型が大きい種であり、しかも Male が Female を押さえつけて強制的に交尾することが多い。また野生下でも発情した Female をめぐって、Adult Male 同士が激しい闘争を行った例が報告されている (Galdikas, 1985a; Knott, 1998)。こうした将来の繁殖行動ために、オランウータンの Male では幼い頃から Wrestling への強い欲求があると考えられる。

参考文献

- Bloomsmith MA, Pazol KA, Alford PL. 1994. Juvenile and adolescent chimpanzee behavioral development in complex groups. *Applied Animal Behaviour Science* 39:73-87.
- Fagen R. 1981. *Animal play behaviour*. New York: Oxford University Press.
- Galdikas B. 1995. Social and reproductive behavior of wild adolescent female orangutans. In: Nadler RD, Galdikas BFM, Sheeran LK, Rosen N, editors. *The Neglected Ape*: Plenum Press. p 163-182.
- Galdikas BMF. 1985a. Orangutan Sociality at Tanjung Putting. *American Journal of Primatology* 9:101-119.
- Galdikas BMF. 1985c. Subadult male orangutan sociality and reproductive behavior at Tanjung Putting. *American journal of primatology* 8:87-99.
- Goodall J. 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Knott CD. 1998 Orangutans in the wild. *National Geographic*:30-57.
- Kuze N, Malim TP, Kohshima S. 2005. Developmental changes in the facial morphology of the Borneo orangutan (*Pongo pygmaeus*): possible signals in visual communication. *American Journal of Primatology* 65(4):353 - 376.
- Maestriperi D, Ross SR. 2004. Sex differences in play among western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) infants: Implications for adult behavior and social structure. *American Journal of Physical Anthropology* 123(1):52-61.
- Maple T, Zucker EL. 1978. *Ethological Studies of Play Behavior in Captive Great Apes*. *Social Play in Primates*. p 113-142.
- Nishida T. 1970. Social behavior and relationship among wild chimpanzee of Mahali mountains. *Primates: journal of primatology* 11:47-87.
- Rijksen HD. 1978. A Field Study on Sumatran Orang utans (*Pongo pygmaeus abelli*, Lesson 1827). *Ecology, Behavior and Conservation*. Veenaman H, Wageningen Z, editors.
- Smith P. 1982. Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play. *Behav Brain Sci* 5:139-184.
- Watts DP, Pusey AE. 1993. Behavior of juvenile and adolescent great apes. In: Pereira ME, Fairbanks. LA, editors. *Juvenile primates: life history, development, and behavior*: Oxford University Press. p 148-167.
- Yamagiwa J. 1987. Intra- and Inter-group Interactions of All-male Group of Virunga Mountain Gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). *Primates* 28(1):1-30.

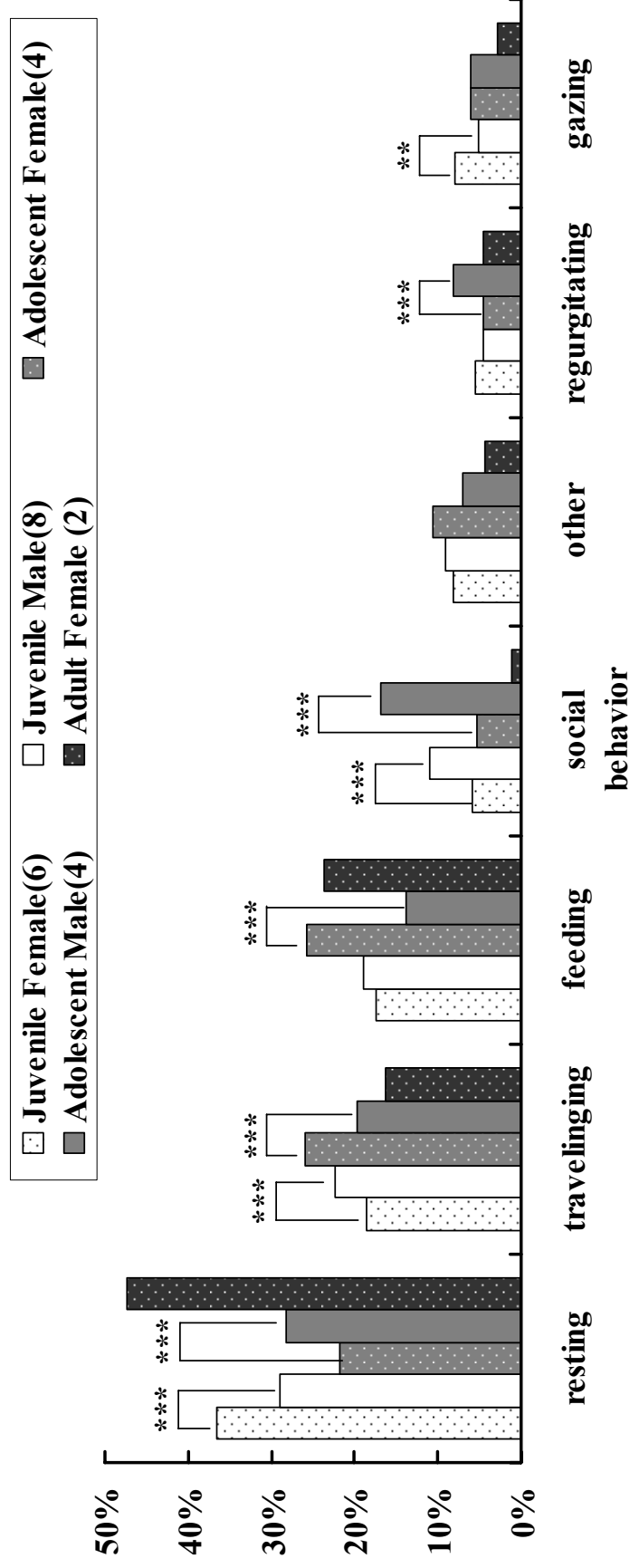
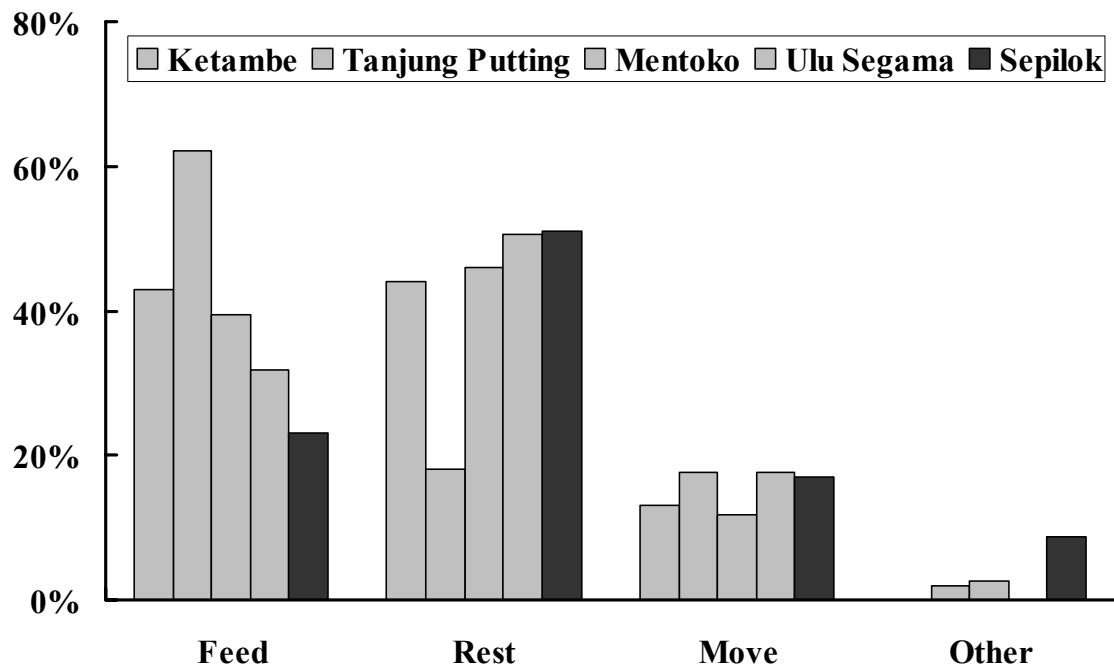
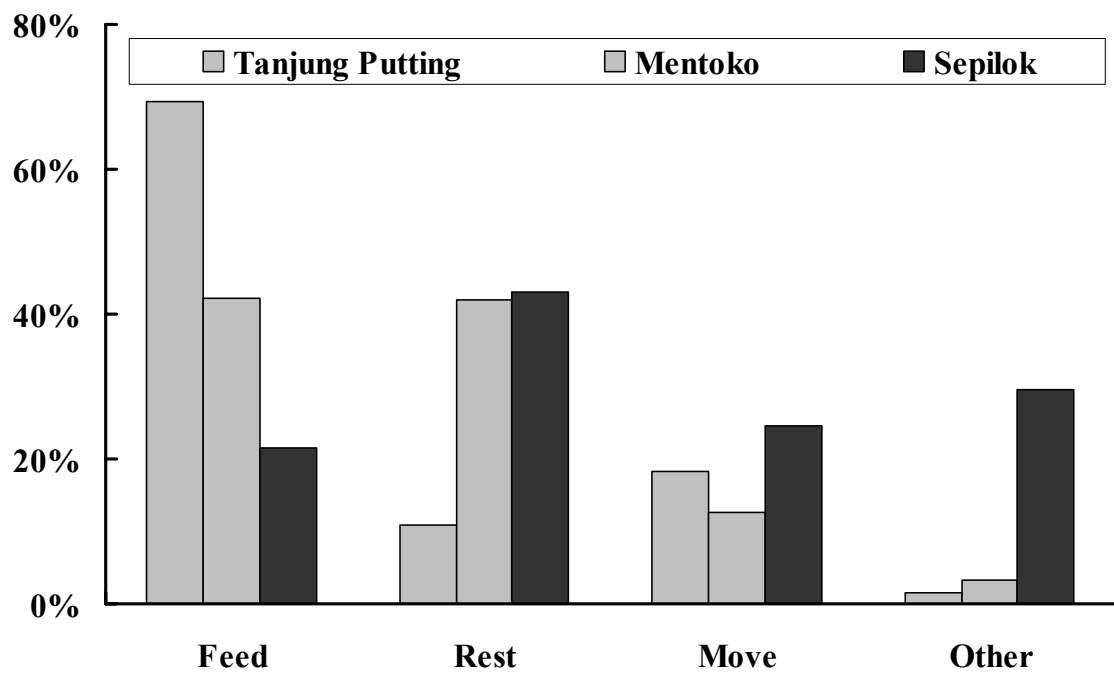


Fig. 4.1. Active Budget in each age class. ***: $P < 0.001$. Number in () means number of individual in each age-sex class.



a. Adult Female



b. Immature (Adolescent and Juvenile)

Fig. 4.2. Active Budget of wild and semi-wild.

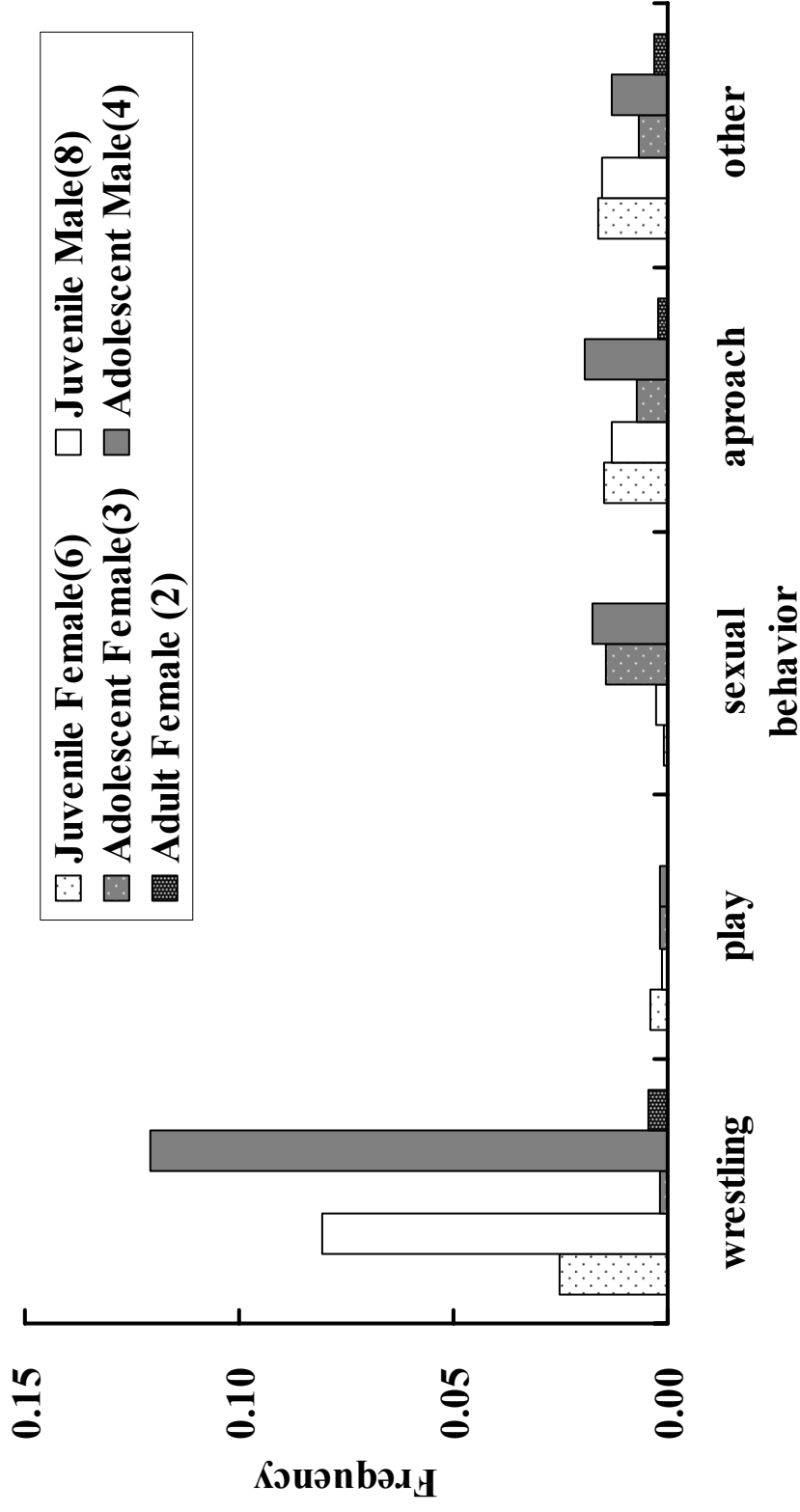


Fig. 4.3. Social Behavior in each age class. Number in () means number of individual in each Age-Sex Class.

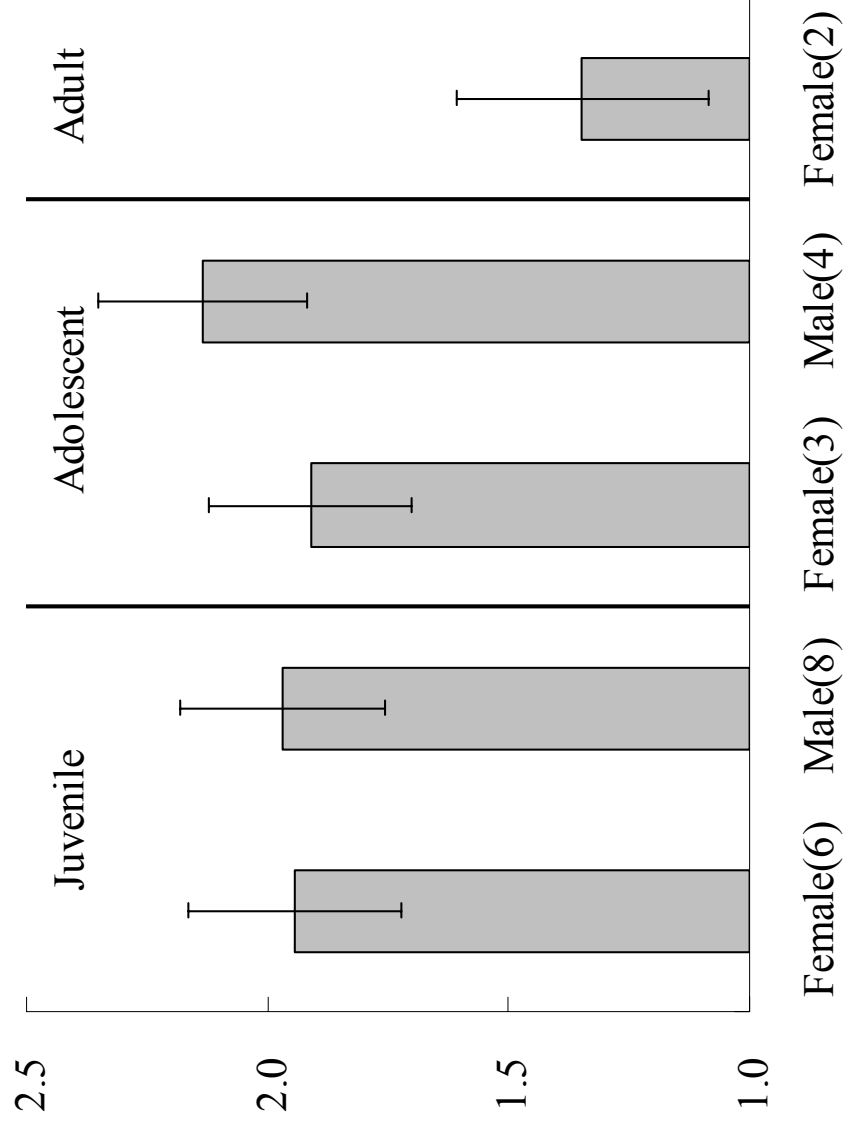


Fig. 4.4. Group Size. Number in () means number of individual in each age-sex class.

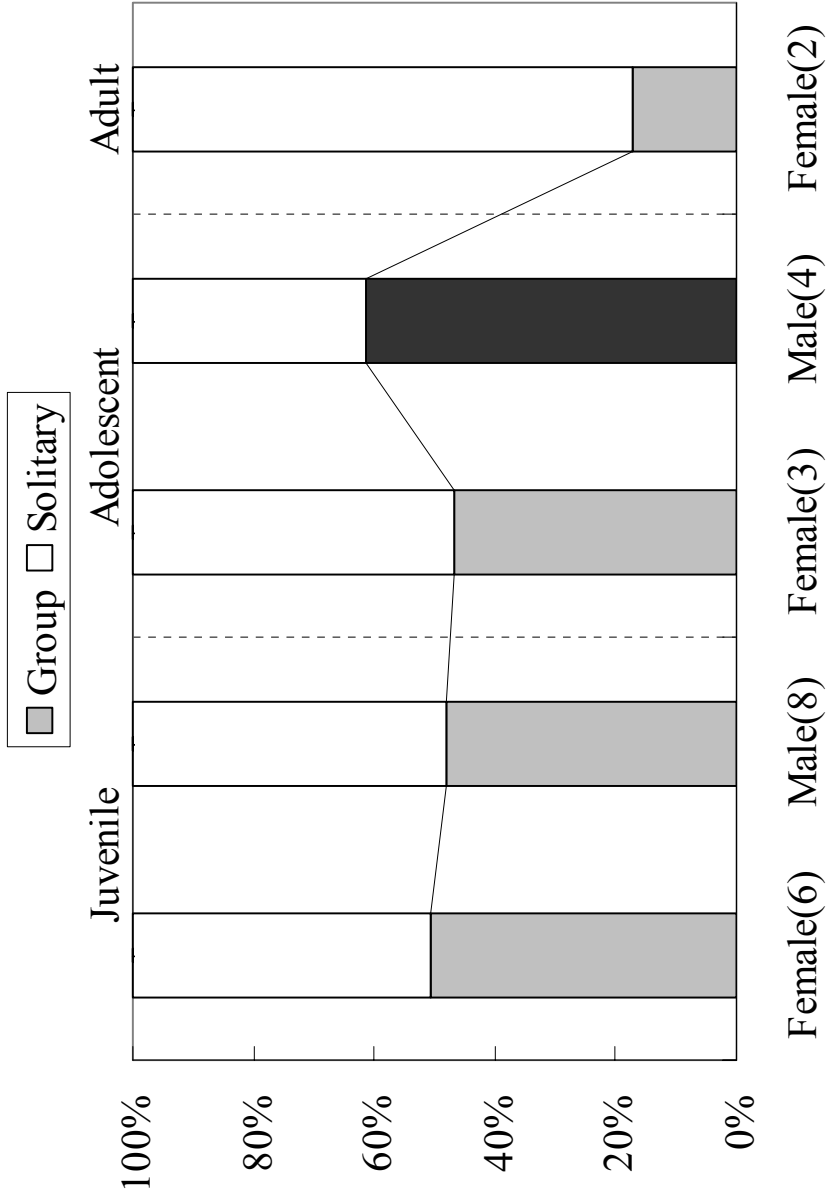


Fig. 4.5. Solitary in each age class. Number in () means number of individual in each age-sex class.

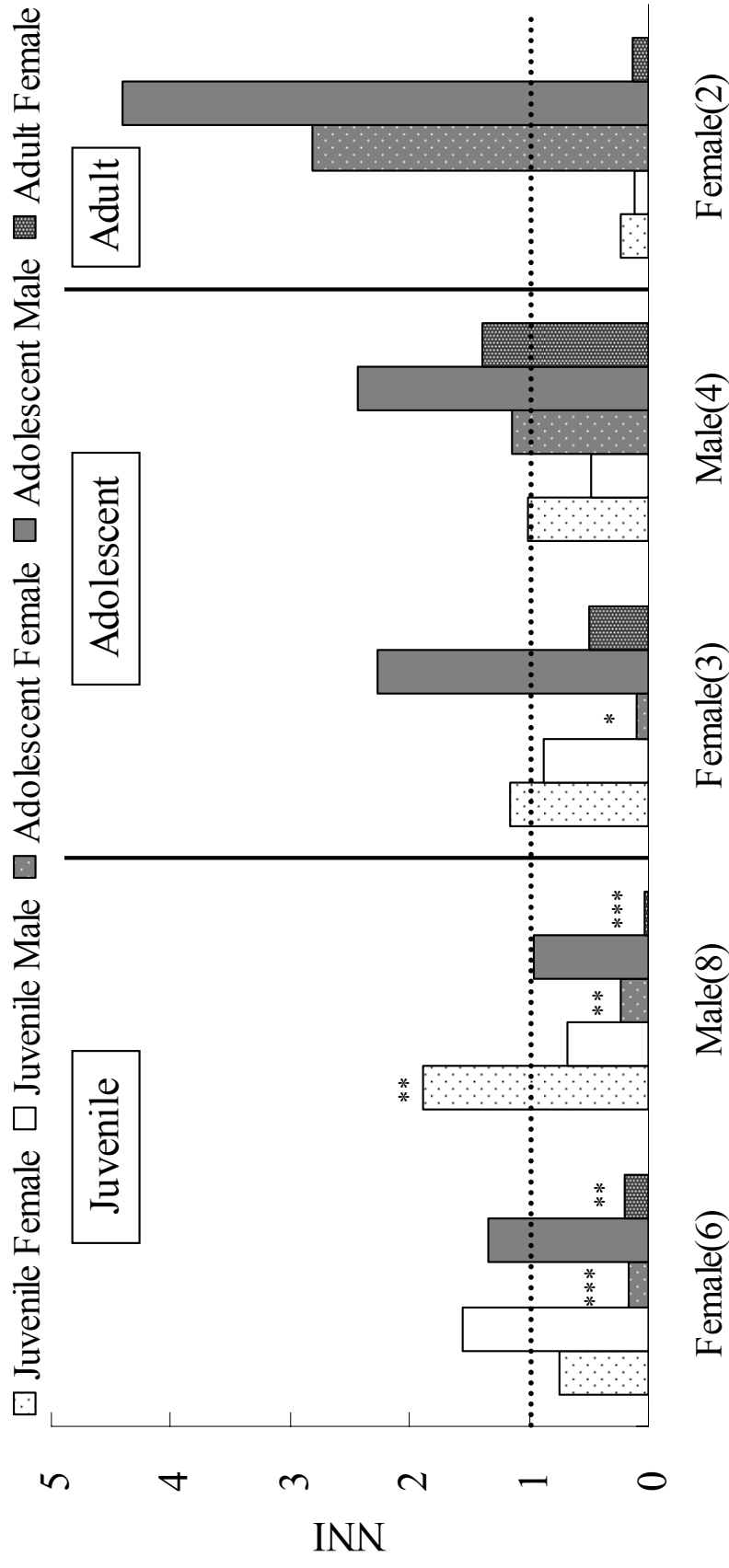


Fig. 4.6. Nearest Neighbor in each age class. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.
Number in () means number of individual in each age-sex class.

第 5 章

凝視行動

第5章 凝視行動

5.1 背景

5.1.1 顔形態の社会的機能と視覚コミュニケーション

オランウータンでは顔形態が成長や社会的地位に伴って大きく変化する (Mackinnon, 1974; Rijksen, 1978; Schultz, 1941)。成熟したオトナのオスには「フランジ」と呼ばれる大きな張り出しが顔の両側にできるが、これは優位なオス(強いオス)でしか発達しない。同種の同性個体が社会的地位によって、このように大きく異なる形態を持つ哺乳類は、オランウータンとマンドリルしか知られていない (Delgado and van Schaik, 2000)。

さらに、オランウータンでは、メスやコドモの顔形態にも成長に伴う大きな変化が見られる。オランウータンのコドモには目及び口周辺に大きな明色部分があるが、口周辺の明色部分は離乳後にあたる3歳から暗色化が始まり、母親から独立する7歳までに暗色化がほぼ完了する。目周辺の明色部分は、口周辺に比べて暗色化するのが遅く、7歳を過ぎて母親から独立した Adolescent (ワカモノ; 8~10歳) も明色のまぶたを持っている。明色のまぶたはオスでは15歳までに暗色化するが、メスでは出産した後も20歳を超えるまでは明色のままである。

また目及び口周辺の明色部分だけでなく、頭髪の形状も大きく変化する。母親に依存するコドモの時期には、頭髪は短くまばらで直立している (Infant-Hair)。しかし Adolescent の時期にこれらの頭髪は一度抜け落ち、長く密なオトナの毛 (Adult Hair) に生え替わる。

このようにオランウータンにはコドモ、ワカモノ、若いオトナメス、社会的に優位なオスと劣位なオス、という特定の社会的な発達段階にあることを示す特徴的な形態があり、それが視覚信号として社会的に機能している可能性がある (Kuze et al, 2005)。このよ

うな視覚信号が利用されている可能性が高い社会行動として、他個体を長時間見つめる行動、つまり凝視行動に注目し分析を行った。

5. 2 凝視行動の特性

5. 2. 1 凝視行動の定義

オランウータンには、長時間体の動きを止めて他個体をじっと見つめる顕著な行動パターンがある。本研究では、凝視行動を「体を静止した状態で、他個体に対して3秒以上視線を固定する行動」と定義して観察を行った。観察の結果、オランウータンの凝視行動は「30 cmより離れた他個体を凝視する:Staring」、「相手の顔の 30 cm以内に自分の顔を近づけて相手を凝視する:Peering」、「互いに相手の顔を凝視する:Mutual Gazing」の3タイプに分類できることがわかった。

5. 2. 2 分析方法

フォーカス個体の 3m 以内に他個体がいる場合にビデオで撮影し、凝視行動及びその前後の行動を記録した。凝視行動を行った主体を「Subject」、凝視された個体を「Object」とし、「視線の判別方法」「Subject(誰が)」「Object(誰を)」「(凝視されている時の)Objectの行動」「継続時間」「Subjectの凝視後の行動」を一人の観察者がコマ送り再生してビデオから読み取り、測定した。

視線の判別は、次の3段階の方法で行った。Subjectの顔と体の向き、Subjectのまぶたの向き、Subjectの瞳の向き、からObjectを判定した。KaplanとRogers(2000)はオランウータンが「横目」(対象から顔をそむけて、目だけを横に動かして見る)でカメラや人間の観察者を見ると報告している。そこで本研究では、顔と体の向きから判断する場合は、Subjectの顔がObjectの方を向き、かつSubjectが横目で見るができる他

個体がない場合、のみを分析した。

凝視行動は同じ対象に対して繰り返される傾向が見られたため、以下の分析では同じ Object に対して繰り返し行われた凝視行動については、最初の 1 回のみを取り出して分析した。また凝視後の行動については、最後の凝視行動の後に行われた行動を「Subject の凝視後の行動」として分析に用いた。つまり、同じ個体に対して 3 回凝視行動が繰り返された場合には、1 回目の凝視行動から Object と Object の行動を読み取り、3 回目の凝視行動の後に行われた行動を「Subject の凝視後の行動」とした。

また凝視行動の Object を分析するために、いつも近くにいる個体といない個体のどちらが Object として選択されているのかを判定するために、4 章で算出した Nearest Neighbor をもとに計算した Gazing Object Index (GOI) を用いた。

$$GOI(B) = \log \frac{fa(B)}{Pa(B)}$$

分類群 B (例: Adolescent Female) が個体 a の Nearest Neighbor になる期待値 $Pa(B)$ は 4 章で算出した Nearest Neighbor の比率を用いた。 $fa(B)$ は凝視行動を行った Subject (a) の Object に、分類群 B が占める割合である。Subject (a) の近くにいる個体 (Nearest Neighbor になる頻度が高い個体) を分類群に関わらずランダムに凝視していた場合は $GOI(B)=0$ となる。またその個体が分類群 (B) を近くにいる頻度が高いにもかかわらず、あまり凝視していないのなら $GOI(B)<0$ となり、反対に近くにいる頻度が低いのに分類群 (B) を選択的に凝視している場合は $GOI(B)>0$ となる。個体ごとの $GOI(B)$ を、各分類群で平均し、Nearest Neighbor の比率 $Pa(B)$ と $fa(B)$ が有意に異なっているかどうか検定した (二項検定)。この結果をもとに、性や成長段階によって Gazing の Object にどのような違いがあるのかを明らかにした。

5. 2. 3 凝視行動の特性 (継続時間、頻度)

Fig. 5.1 に 3 種の凝視行動の継続時間を示した。Staring は最長 104 秒、Peering は

最長 60 秒行われたが、平均継続時間はともに 9 秒間であった。Mutual Gazing は最長 18 秒、平均 6 秒間だった。この結果から 3 種の凝視行動が、非常に長時間継続する顕著な行動パターンであることがわかる。

Fig. 5.2 に 3 種の凝視行動の頻度を示した。Staring と Peering はともに 2 時間に 1 回の頻度で観察された。総観察時間 474 時間のうち Staring は 360 例、Peering は 255 例観察された。一方、Mutual Gazing は 7 例しか観察されず、非常に稀な行動であった。

また Staring と Peering は短時間に繰り返される傾向があった。そこで 1 回の凝視行動後、10 秒以内に同じ Object に対して同じ凝視行動が繰り返された回数を調べた。Staring は最大 5 回、平均 1.36 ± 0.04 回、Peering は最大 7 回、平均 1.35 ± 0.05 回行われていた。またこの繰り返し回数には性及び年齢による違いは観察されなかった。

以上よりオランウータンの Staring と Peering は 2 時間に 1 回の頻度で、平均 9 秒間継続される、非常に顕著な行動であることが明らかになった。また Mutual Gazing は非常に稀で継続時間も短い行動であることが明らかになった。

5. 3 Staring の特性

5. 3. 1 性および成長段階による Staring の頻度と継続時間の違い

Fig. 5.3. に性及び成長段階による Staring の継続時間の違いを示す。Juvenile や Adolescent に比べて Adult Female の Staring は継続時間が有意に長い傾向が見られた (t 検定, $p < 0.01$)。一方、Juvenile と Adolescent には性及び成長段階による継続時間の違いが見られなかった。

Fig. 5.4. に性及び成長段階による Staring の頻度の違いを示す。この図から Juvenile でも Adolescent でも、Female よりも Male の方が Staring の頻度が有意に高いことがわ

かる(t 検定, $p<0.05$)。

Juvenile と Adolescent では、Female よりも Male の方が社会交渉の頻度が高かったが、以上より、Staring という緩やかな社会行動を行う頻度も Male の方が高いことがわかった。また Adult は Juvenile や Adolescent より社会交渉の頻度が低く、Staring の頻度も低かったが、1 回の Staring の継続時間は Juvenile や Adolescent よりも長いことがわかった。

5. 3. 2 性及び成長段階による Staring の Object 個体の違い

Fig. 5.5.に Staring の Object の性及び成長段階による違いを示す。この図では、GOI (B)=0 なら、近くにいる個体 (Nearest Neighbor になる頻度が高い個体) をランダムに凝視していた、GOI (B)>0 ならその分類群 (B) を選択的に凝視していた、また、GOI (B)<0 なら選択的に凝視しなかったと推定できる。

Juvenile は Adolescent Female と Adult Female を有意に高い頻度で Staring していた(二項検定, $p<0.001$)。一方、近くいることが多い Juvenile 同士、特に異性個体を Staring する頻度は有意に低かった($p<0.001$)。つまり Juvenile は同世代ではなく、特に年長のメス個体を選択的に Staring していることがわかった。

Adolescent Male は、Adolescent Female を有意に高い頻度で Staring していた($p<0.001$)。一方、Adolescent Female は他の Adolescent Female を有意に高い頻度で Staring していた($p<0.001$)。また、Adolescent はオスもメスもほとんど Juvenile を Staring していなかった($p<0.001$)。Adult Female は Adolescent Female を高頻度で Staring する一方($p<0.001$)、Adolescent Male と Juvenile Male は低頻度でしか Staring していないことが明らかになった($p<0.001$)。つまり、コドモが年長 (Adolescent と Adult) のメス個体を高頻度で Staring するのに対して、年長個体はコドモをほとんど Staring しないこと、年長個体ではオスは異性を、メスは同性を主に Staring していること

がわかった。

コドモが年長のメス個体を高頻度で Staring するのは、第 4 章で述べたように、年長のメスは単独性が強く、他個体の接近に非寛容的である傾向があるため、Juvenile は離れた場所からこれらの個体を Staring し、慎重に近づく、または接近を回避している可能性が考えられる。Adolescent Male は、交尾相手として関心があるので、Adolescent Female を Staring する頻度が高いと考えられる。

一方 Adolescent Female と Adult Female は Juvenile を Staring する頻度が非常に低い。Adolescent Female と Adult Female は Juvenile にほとんど関心がないと考えられる。同時に Adolescent Female と Adult Female は、互いに相手を Staring しており、相手への関心が非常に高いと考えられる。Adolescent Female と Adult Female は、互いに避けてあっている傾向があるので、Staring することで相手を注意深く観察し、接近を回避している可能性が考えられる。

5. 3. 3 Staring の Object の行動

Fig.5.6. は Staring の Object 個体がとっていた行動の割合を、その行動の Active Budget 中の割合とともに示したものである。Staring が相手の行動と無関係に行われているとすると、その行動の割合は Active Budget 中の割合と同程度になるはずであり、その差が大きいほど選択的に Staring の Object とされていることになる。この図から Feeding (採食) 中の個体や Regurgitating (吐き戻し) 中の個体、他個体と Social Interaction (社会交渉) を行っている個体、Solo-play (一人遊び) をしている個体が、選択的に Staring されており、一方 Resting (休息中) や Traveling (移動中) の個体は Active Budget 中の割合から予想されるよりも Staring の Object になることが少なかった。

Fig. 5.7. 性及び成長段階による Object の行動の違いを示す。Adolescent Male と

Female の間で、顕著な違いが観察された。Adolescent Male は Social Interaction や、Solo-Play をしている個体を高い頻度で Staring し、Feeding をしている個体を Staring する頻度が低い。反対に Adolescent Female は Feeding 中の個体を Staring する頻度が高く、Social Interaction している個体を Staring する頻度が低く、Solo-Play している個体への Staring は観察されなかった。

以上から Staring の Object に関しては、Object の性や成長段階だけでなく、Object の行動にも、Subject の性や成長段階によって違いが見られることが明らかになった。

5. 3. 4 Staring 後の行動

Fig. 5.8. に Staring 後の Subject の行動の割合を、その行動の Active Budget 中の割合とともに示したものである。Object に近づいたり、後を追ったりする社会的交渉 (Social Interaction) や相手から食物を奪う行動 (Forcible Takeover of food)、別の個体や物に対する Staring が Active Budget から予想される割合より多く起こっており、逆に、移動してその場から離れる行動は期待値よりすくないことがわかる。つまり、Staring 後には、同じ場所にとどまって、関心のある他個体に接近したり、働きかけたり、注意を向ける行動が多いと考えられる。

5. 3. 5 Staring の特性(まとめと考察)

本研究の結果、Staring はオランウータンの関心を反映する、顕著な行動であることが明らかになった。一般に霊長類では他個体を Staring することは、威嚇の意味をもつ行動であると言われている (Goodall, 1986; Goodenough et al, 1993)。オランウータンのように 10 秒間も他個体を Staring することは、他の霊長類では闘争につながる可能性が高い。しかしオランウータンでは、単独性の強い Adult Female など、近づくことが難しい(あるいは互いに避け合っている)個体を Staring する傾向がある。

Adult Female や Adolescent Female は単独性が強く、他個体に非寛容であるので、Juvenile はこれらの個体が近くにいる時には、常にその行動に注意をはらっていると考えられる。また Juvenile Female より社会交渉を行う頻度が高い Juvenile Male の方が Staring を行う頻度が高いことから、他個体への関心の高さが Staring の頻度にも反映されていると考えられる。

Adolescent Male は Active Budget でも社会交渉の割合が高かったが、Staring でも社会交渉をしている他個体を特に高い頻度で Staring している。また Solo-Play している個体を Staring する頻度が高く、Feeding している個体を Staring する頻度が低いなど、Adolescent Male は採食よりも社会交渉や遊びに強い関心を持っていると考えられる。また、Adolescent Male の Staring は特に異性である Adolescent Female に向けられており、性的関心を反映していると考えられる。

これとは反対に、Adolescent Female では Active Budget に占める Feeding の割合が高かったが、Feeding に対する Staring の頻度も高かった。また Adolescent Female は Staring 後に食物の強奪を行う頻度が最も高かった。Adolescent Female は Adolescent Male とは反対に、Social Interaction よりも Feeding に関心が高いと考えられる。また、Adolescent Female の Staring は特に同性である Adolescent Female に向けられており、同性間で食物の奪い合いが激しいことを反映していると考えられる。

一方で、Adult Female は Staring を行う頻度は Juvenile や Adolescent に比べて低いが、特に社会交渉を行っている個体を Staring する傾向が見られた。このような Adult Female の Staring は Adolescent Male が Adolescent Female に強制交尾をしようとしていた時に行われることが多かった。

以上から Staring は、それぞれの個体が何に関心を持っているのかを示す、指標となりうる行動であると考えられる。

5. 4 Peering の特性

5. 4. 1 Peering の特性と性および年齢による違い

Fig. 5.9.に性及び成長段階による Peering の頻度の違いを示す。Juvenile では、Female よりも Male で Peering の頻度が有意に高くなっている(t 検定, $p < 0.05$)。また、有意差は検出されなかったが Adolescent でも Female よりも Male で Peering の頻度が高い傾向がみられた。

Fig. 5.10.に性及び成長段階による Peering の継続時間の違いを示す。Adult Female は Juvenile や Adolescent に比べて継続時間が有意に長かった(一元配置分散分析, $p < 0.01$)。一方、Juvenile と Adolescent には性及び成長段階による継続時間の違いは見られなかった。

以上より、Juvenile と Adolescent では、Female よりも Male の方が社会交渉の頻度の高かったが、Peering という社会行動も Male の方が高頻度で行うと言える。また Juvenile や Adolescent より社会交渉の頻度が低かった Adult では、Staring と同様に Peering でも、その頻度は Juvenile や Adolescent より低い、1 回の継続時間が長い傾向が見られた。

5. 4. 2 性及び成長段階による Peering の Object の違い

Fig. 5.11.に性及び年齢による Peering の Object となった個体の違いを示す。各分類分の個体が、ある分類分の個体を選択的に Peering いるかどうかを判定するために、Staring と同様に、Gazing Object Index (GOI)を用いて分析を行った。

その結果、全ての個体が Adolescent Female に対して選択的に Peering している一方で、Juvenile はほとんど Peering されていないことが明らかになった。

Juvenile は Adolescent Female と Adult Female に対して選択的に Peering していた

(二項検定, $p < 0.001$)。一方、最も近くにいることが多い Juvenile 同士、特に異性個体を Peering する傾向は有意に低かった ($p < 0.001$)。同様に Adolescent Male は Adult Female を、Adolescent Female は他の Adolescent Female を選択的に Staring する有意な傾向を見せた (Female $p < 0.001$, Male $p < 0.01$)。一方で Adolescent も Adult Female もほとんど Juvenile を Staring していなかった ($p < 0.05$)。また Adult Female は Adolescent Female を選択的に Staring する一方、Adolescent Male と Juvenile Male はあまり Staring しないことが明らかになった。

5. 4. 3 Peering の Object の行動

Fig.5.12 に Peering の Object の行動と平均 Active Budget を示す。Feeding (採食) している個体に対して高い頻度で Peering を行っていた一方、Resting (休息) している個体に対して Peering を行う頻度は低かった。

また Fig. 5. Subject の性や成長段階による、Object の行動の違いを示す。どの個体も Feeding 中の個体を Peering する頻度が非常に高い。

5. 4. 4 Peering 後の行動

Fig.5.13. に Peering 後の Subject の行動を平均 Active Budget とともに示す。Peering 後には Feeding (採食)、Gazing (凝視行動) と Social Interaction (社会交渉) の頻度が高い傾向がみられた。Peering 後の Feeding のほとんどは、Subject が Object の近くにとどまって、同じ食物を食べるという行動であった。また通常は稀にしか観察されない、Forcible take over of food (強奪; Object から主に食べ物を取り上げる行動) も観察されている。Forcible take over of food 15 例中 6 例が Adolescent Female によるものだった。

5. 4. 5 Peering の特性(まとめと考察)

Peering も Staring と同様に、Adult Female と Adolescent Female に対して行われる頻度が高く、Object が Feeding をしている時に最も高頻度で観察された。観察対象の半野生個体では、年少の個体ほど劣位であり、年長の個体ほど優位だったので、Peering は劣位な個体が優位な個体に対して行うことが多いといえる。つまり、劣位な Juvenile から優位な Adult Female や Adolescent Female に対して行うことが多く、その逆は少ない。また Adolescent Female と Adult Female は優位であると同時に単独性が強い(排他的な)個体でもある。Adolescent Female と Adult Female が互いに Staring を行っているのは、単独性の強い個体同士が相手を避けるために行っているとも考えられる。

優位な個体や単独性の強い個体の近くにいるためには、Peering を行って、相手から接近に対する寛容性を引き出す、つまり、そばにいることを相手に許してもらう、あるいは近くにいっても良いかとの確認が必要である可能性が考えられる。また通常はなかなか接近できないこれらの個体に対して、もともと Juvenile は強い関心を持っており、彼らの近くに留まって社会交渉を行いたい、という欲求を持っている可能性も考えられる。しかし Adolescent Female と Adult Female は Juvenile のこうした欲求に寛容でない場合が多く、Juvenile の欲求がかなえられることが少ないと考えられる。調査でも Juvenile が Adolescent Female を Peering していると、Adolescent Female が手で Juvenile をはいたり、押しやったりする行動が観察されたことからその可能性が高いと考えられる。

また、Adolescent Female は Peering 後に食物の強奪を行う頻度が高かったことから、Peering には食物をねだる意味もあると考えられる。Peering 後には Social Contact (接触を伴う社会交渉) が起きる頻度も高いことから、食物だけでなく社会交渉を懇願する意味もあると考えられる。

チンパンジー、ゴリラ、ボノボなどでも Peering は劣位な個体が優位な個体に対して

行うことが多く、採食時に高い頻度で観察され、Peering 後はほとんどの場合、近接して同じ物を食べる、といった行動が観察されている。また Peering 後に食物の授受(採食場所の授受)や社会交渉が起きる場合もあることから、「近接することへの寛容」や「食物・遊びなどの社会的な交渉」を劣位個体が優位個体に対して求める行動として機能しているのではないかとされている (Idani, 1995; Stevens et al, 2005; Yamagiwa, 1992)。本研究の結果明らかになったオランウータンの Peering の特徴は、アフリカ大型類人猿での報告とよく一致している。Peering は大型類人猿に広く共通するコミュニケーションの様式であると考えられる。

通常群れで生活する他の大型類人猿では、グルーミング(毛づくろい)や劣位個体から優位個体への挨拶行動(特有の身振りと音声)が頻繁に行われている (Goodall, 1986; Mori, 1984)。しかしオランウータンでは、今までの研究でも(野生下および飼育下)、本研究でもグルーミングや挨拶行動はほとんど観察されていない (Galdikas, 1985a; Mackinnon, 1974)。通常単独で生活するオランウータンは、グルーミングや挨拶行動を行わない一方で、群れで生活する他の大型類人猿と同様の Peering を行っているという本研究の結果は、ヒトや大型類人猿でのコミュニケーションの進化を考えるうえで、非常に興味深い結果であるといえる。

一方アフリカ大型類人猿で、闘争の前後にも Peering が観察され、Peering には仲裁や宥めの機能があるのではないかと指摘されている (Idani, 1995; Yamagiwa, 1992)。本研究では、闘争行動がほとんど観察されなかったため、オランウータンでも Peering に仲裁やなだめの機能があるかどうかは、確かめることができなかった。しかし、凝集性が強く、集団でいる頻度が高いアフリカ大型類人猿に比べて、オランウータンは単独性が強く、野生下でも激しい攻撃や闘争はほとんど観察されていない。以上からオランウータンでは仲裁や宥めのために Peering が行われる可能性は、非常に低いと考えられる。

5. 5 Mutual Gazing の特性

5. 5. 1 Mutual Gazing の Object と行動及び「Mutual Gazing 後の行動」

Table 5.1.に Mutual Gazing 7 例の組合せ及び Mutual Gazing 後の行動を示す。7 例中 6 例に Adolescent Male が関わっており、この結果からも Adolescent Male の社会性の高さがうかがえる。Mutual Gazing の後にレスリングが開始された例が 2 例、片方の個体が相手から食物を取った例が 1 例あった。他には片方が立ち去った例が 2 例あり、特に 1 例ではそれまで続けていたレスリングを止めて Mutual Gazing した後、片方が立ち去った。もう一つの例では、Mutual Gazing の後で、Juvenile Male が Adult Female の視線を追視する、ということが行われた。Mutual Gazing の前後で行動が変わらなかった例は 1 例しかなかった。

以上から Mutual Gazing にも遊びなどの社会交渉や食物の懇願、という社会的な機能がある可能性が考えられる。一方で Mutual Gazing の頻度は Peering や Staring に比べて非常に低かった。Kaplan (2000) はオランウータンのカメラに対する凝視行動を分析し、オランウータンは「横目」(Object から顔をそむけて、目だけを横に動かして見る行動)を行うと報告している。本研究でも、Peering 時には、のぞきこまれている Object の個体が横目を使って Subject から目をそらしていることが頻繁に観察された (42%, 瞳の位置が確認できた 105 例中 45 例)。したがって、オランウータンでは Mutual Gazing は避けられている可能性があると考えられる。

5. 6 考察

5. 6. 1 オランウータンの凝視行動の特徴

本研究の結果、オランウータンが他個体を凝視する行動、Staring と Peering は、それ

ぞれ 2 時間に 1 回の頻度で、平均 9 秒間継続される、非常に顕著な行動であることが明らかになった。また Mutual Gazing は非常に稀で継続時間も短い行動であることが明らかになった。Staring と Peering という社会行動の頻度にも、Juvenile と Adolescent 段階で Male の方が Female より高いという性差があり、この事実も若いオスの社会性の高さを示している。

Staring では Object (対象) の行動が、Subject (主体) の性や成長段階によって異なっていた。Adolescent Male は採食している個体を Staring する頻度が低い一方で、社会交渉をしている個体を高い頻度で Staring していた。これは Adolescent Male が採食よりも遊びや社会交渉に強い関心を持っていることを反映していると考えられる。これとは反対に、Adolescent Female では社会交渉をしている個体を Staring する頻度は低い、採食している個体を Staring する頻度が高かった。これは Adolescent Female が社会交渉よりも Feeding に関心が高いとことを反映していると考えられる。また Staring とは対照的に、Peering ではこうした Subject の性や成長段階によって Object の行動が異なるという傾向がほとんど見られず、60% が採食している Object を Peering していた。

さらに Staring 後は、その場にとどまり、Gazing が繰り返される傾向があった。一方 Peering 後には Object に近接した状態で一緒に採食する、という行動の頻度が最も高く、食物の強奪や接触を伴う社会交渉も観察された。

以上より Staring は、それぞれの個体が何に関心を持っているのかを反映した行動であると考えられ、Peering は「近接することへの寛容」や「食物や接触を伴う社会交渉」を劣位個体が優位個体に対して求める行動として機能していると考えられる。

参考文献

- Delgado JRA, van Schaik CP. 2000. The behavioral ecology and conservation of the orangutan (*Pongo pygmaeus*): A tale of two islands. *Evolutionary Anthropology* 9(5):201-218.
- Galdikas BMF. 1985a. Orangutan Sociality at Tanjung Putting. *American Journal of Primatology* 9:101-119.
- Goodall J. 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Goodenough JC, McGuire B, Wallace R. 1993. *Perspectives on Animal Behavior*. New York: Wiley.
- Idani Gi. 1995. Function of Peering Behavior Among Bonobos. *Primates* 36(3):377-383.
- Kuze N, Malim TP, Kohshima S. 2005. Developmental changes in the facial morphology of the Borneo orangutan (*Pongo pygmaeus*): possible signals in visual communication. *American Journal of Primatology* 65(4):353 - 376.
- Mackinnon J. 1974. The Behaviour and Ecology of Wild Orang-Utans (*Pongo Pygmaeus*). *Animal Behavior* 22:270-89.
- Mori A. 1984. An ethological study of Pygmy Chimpanzees in Wamba, Zaïre: A comparison with Chimpanzees. *Primates* 25(3):255-278.
- Rijksen HD. 1978. A Field Study on Sumatran Orang utans (*Pongo pygmaeus abelli*, Lesson 1827). *Ecology, Behavior and Conservation*. Veenaman H, Wageningen Z, editors.
- Schultz A. 1941. Growth and Development of the Orang-Utan. *Contributions to Embryology* 182:59-111.
- Stevens JM, Vervaecke H, de Vries H, van Elsacker L. 2005. Peering is not a formal indicator of subordination in bonobos (*Pan paniscus*). *Am J Primatol* 65(3):255-267.
- Yamagiwa J. 1992. Functional Analysis of Social Staring Behavior in an All-male Group of Mountain Gorollas. *Primates* 33(4):523-544.

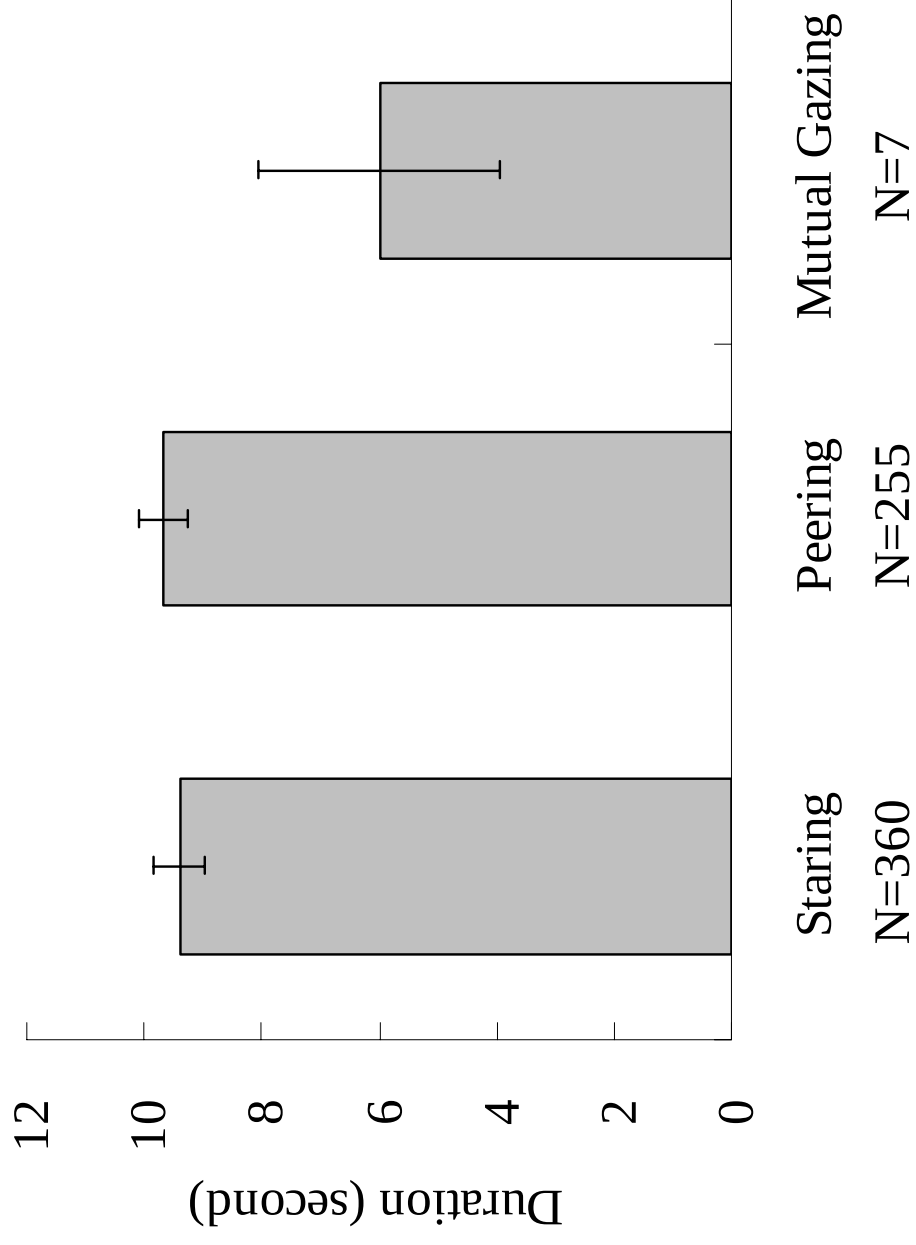


Fig. 5.1. Duration of Gazing.

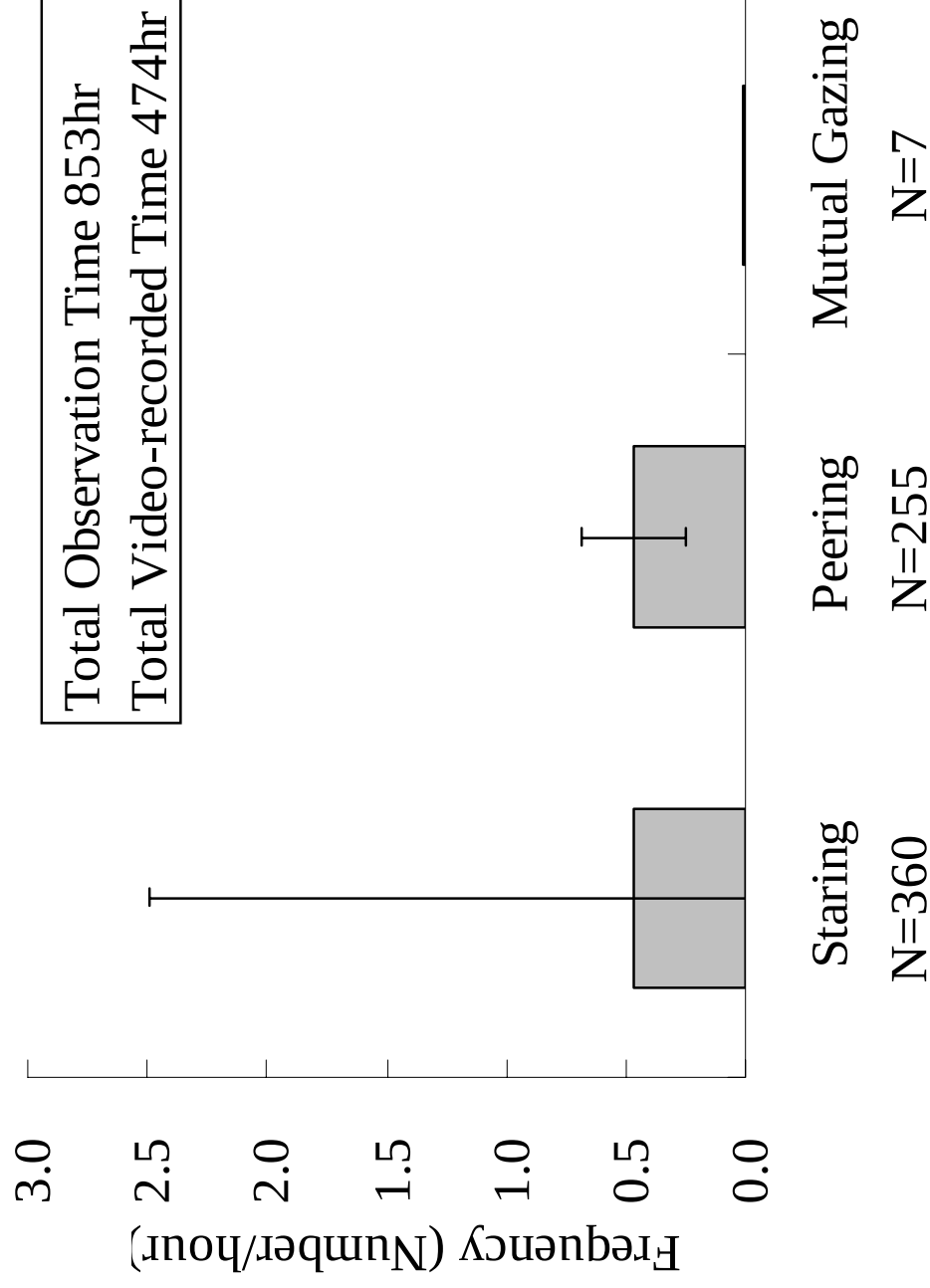


Fig. 5.2. Frequency of Gazing.

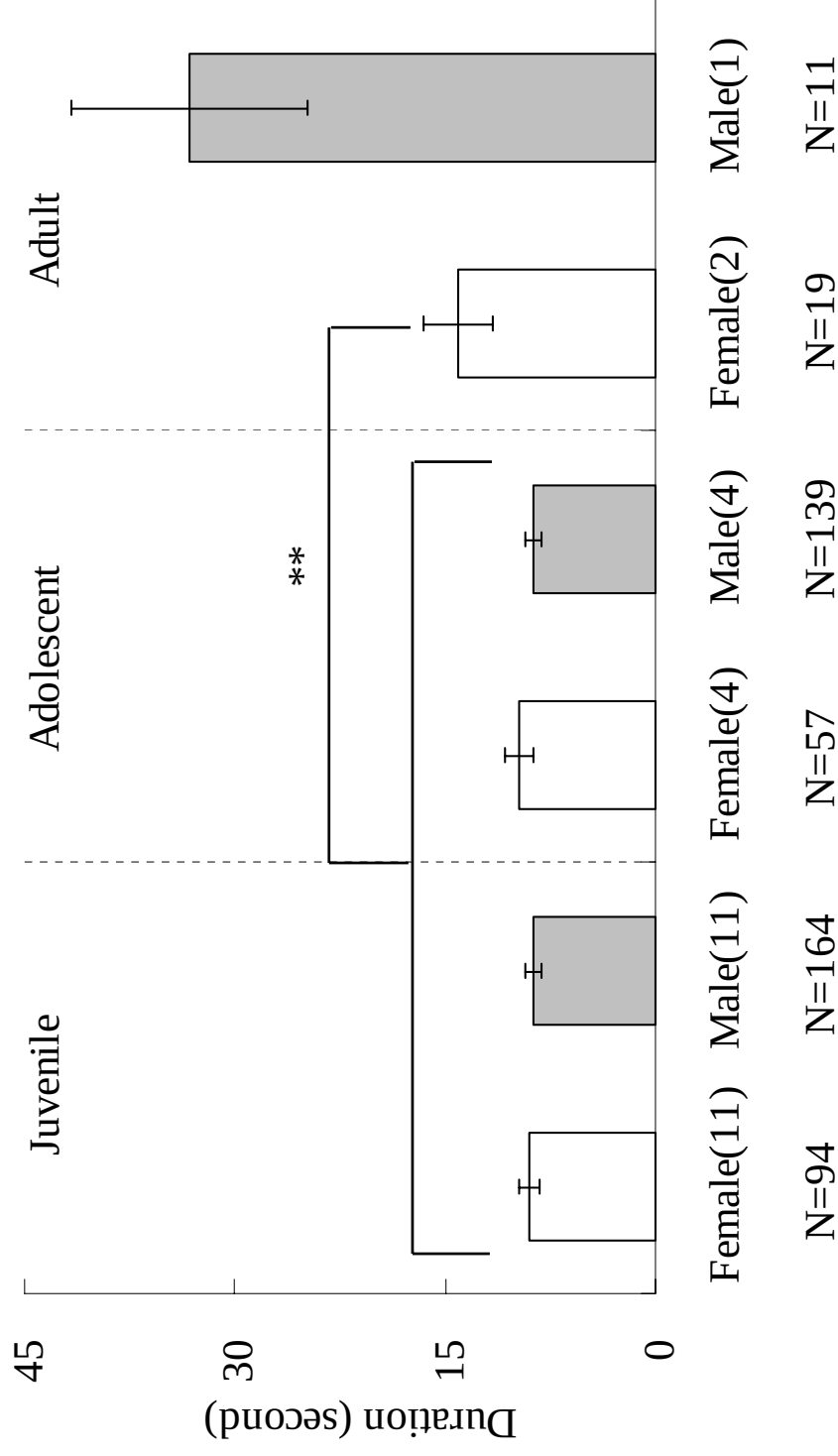


Fig. 5.3. Duration of Staring in each Age-Sex Class. **: P<0.01. Number in () means number of individual in each Age-Sex Class.

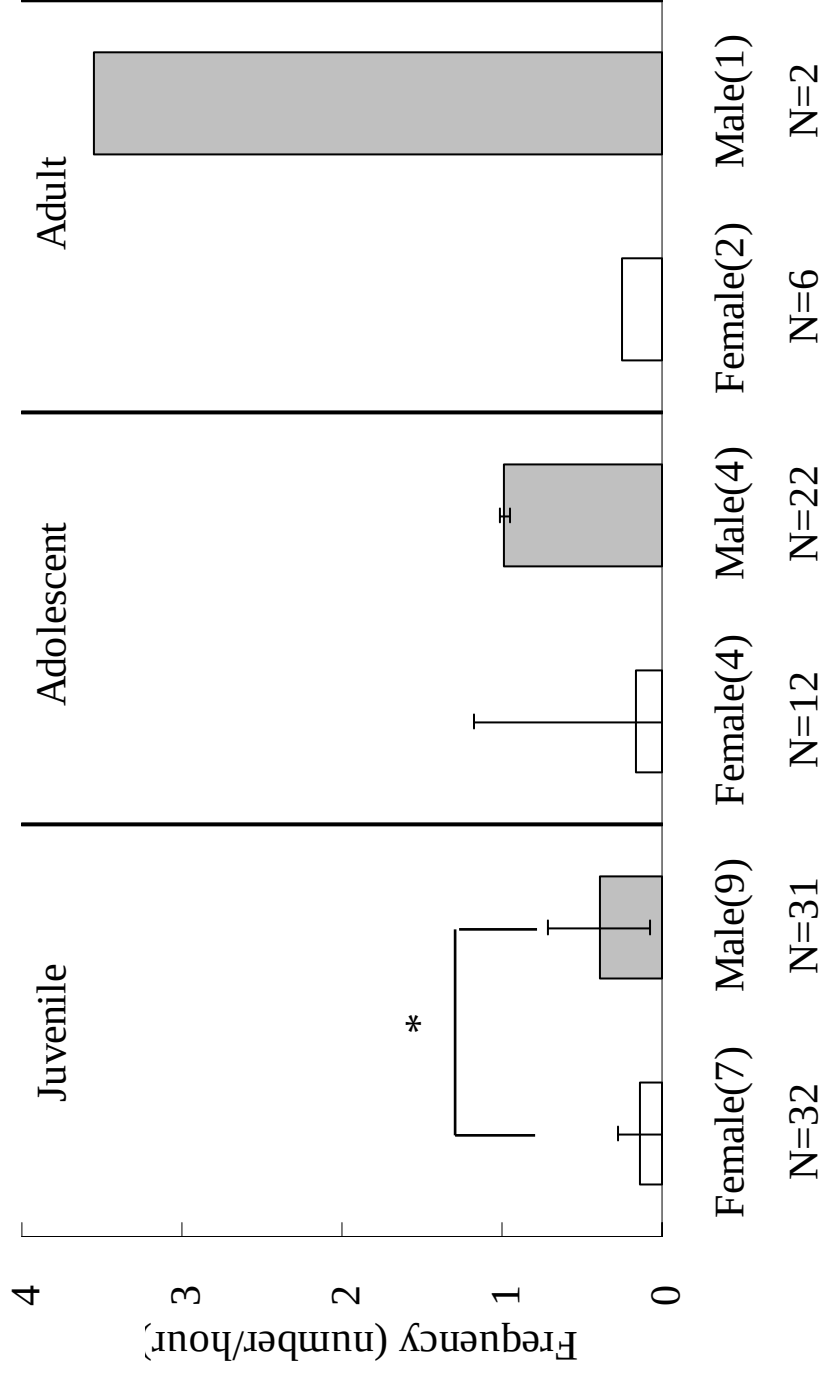


Fig. 5.4. Frequency of Staring in each Age-Sex Class. *: $P < 0.05$. Number in () means number of individual in each Age-Sex Class.

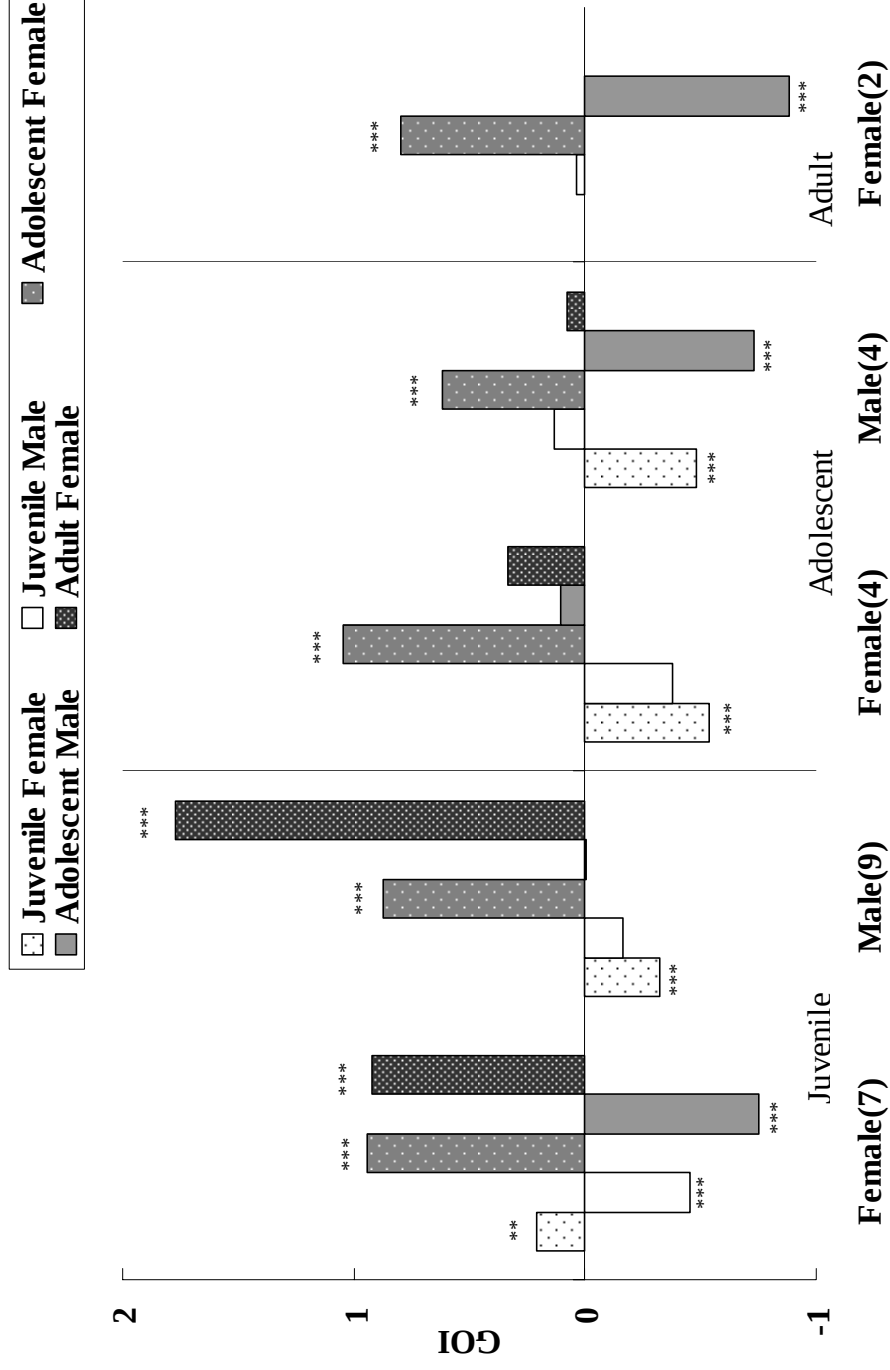


Fig. 5.5.Object of Staring. : $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. Number in () means number of individual in each age-sex class.

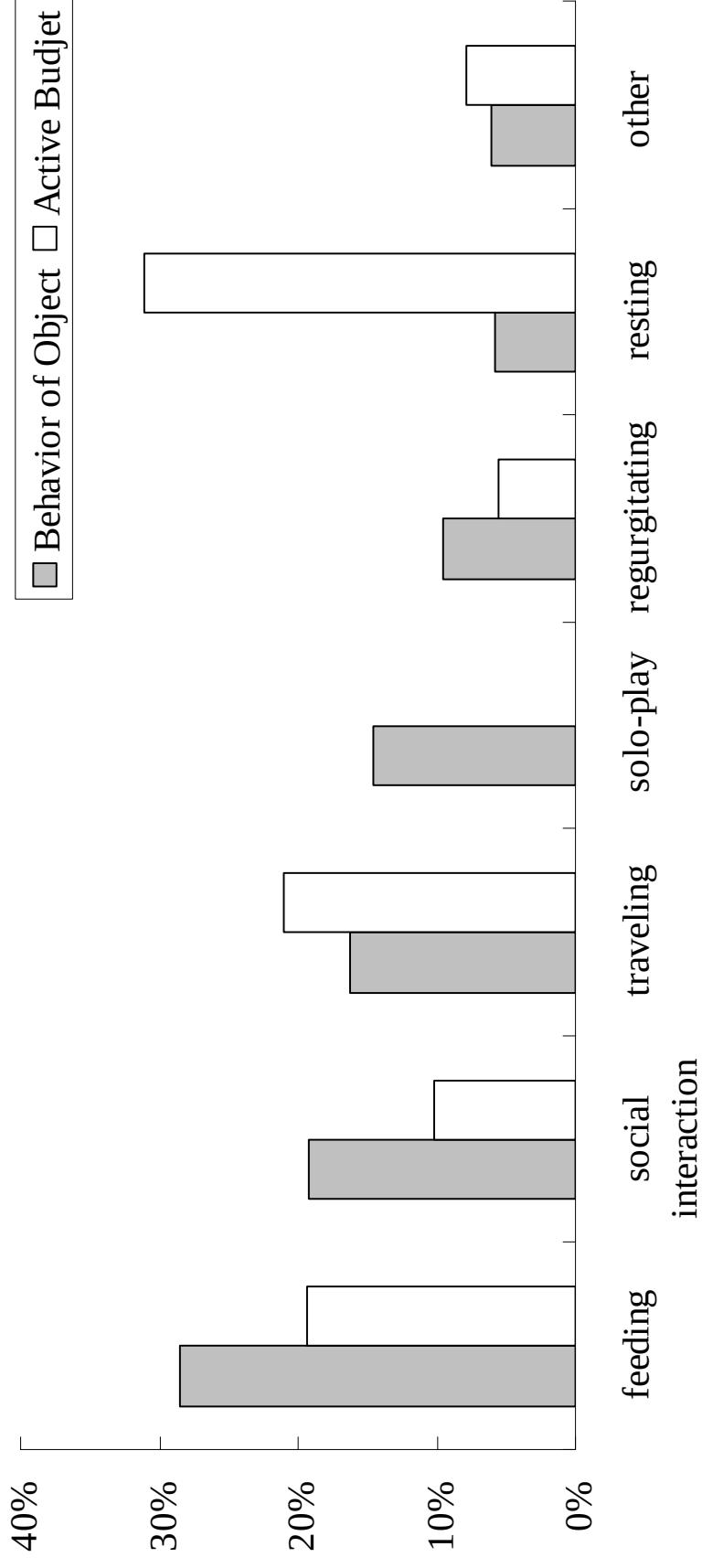


Fig. 5.6. Behavior of Object in Staring.

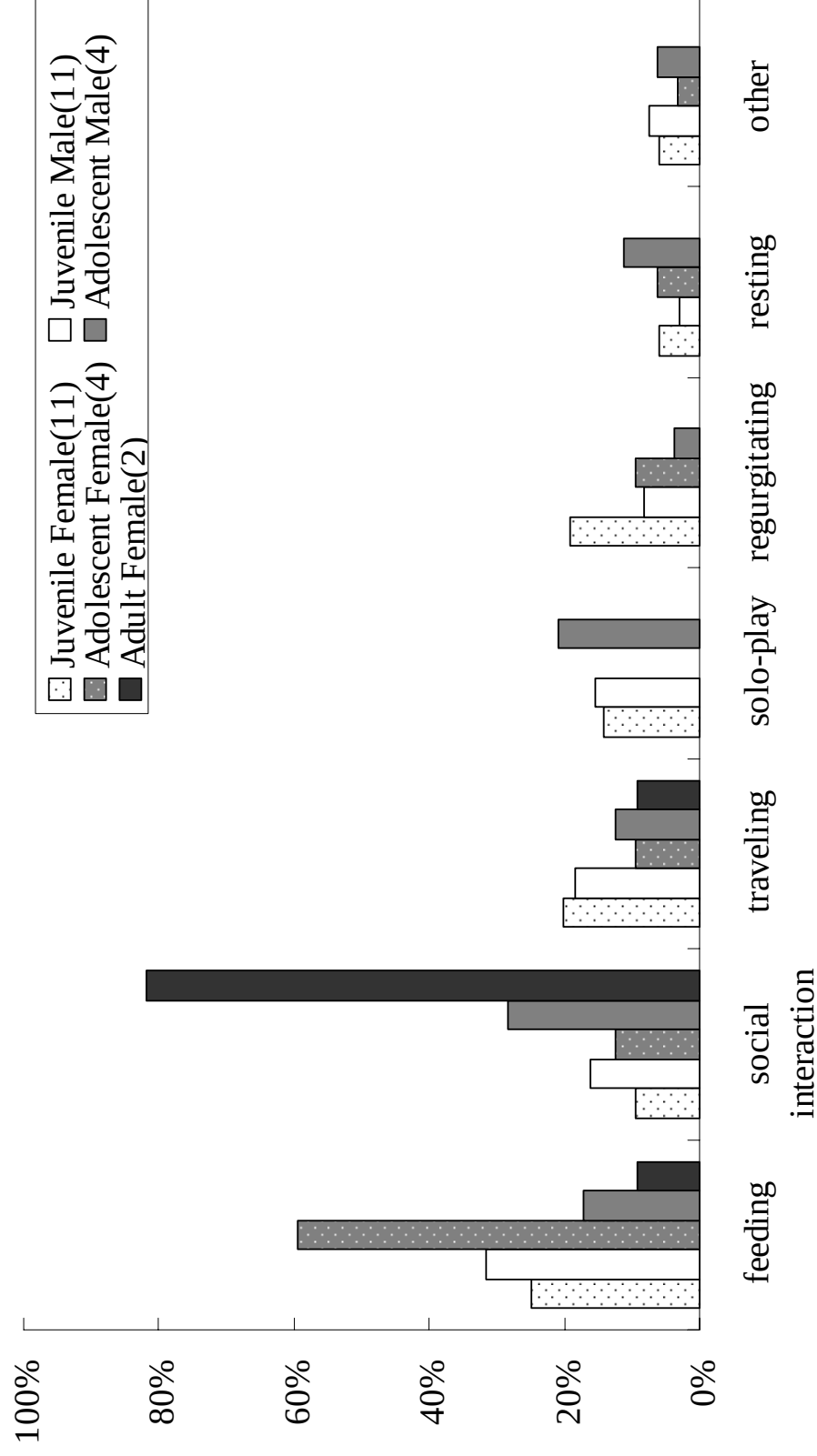


Fig. 5.7. Behavior of Object in each age class. Number in () means number of individual in each age-sex class.

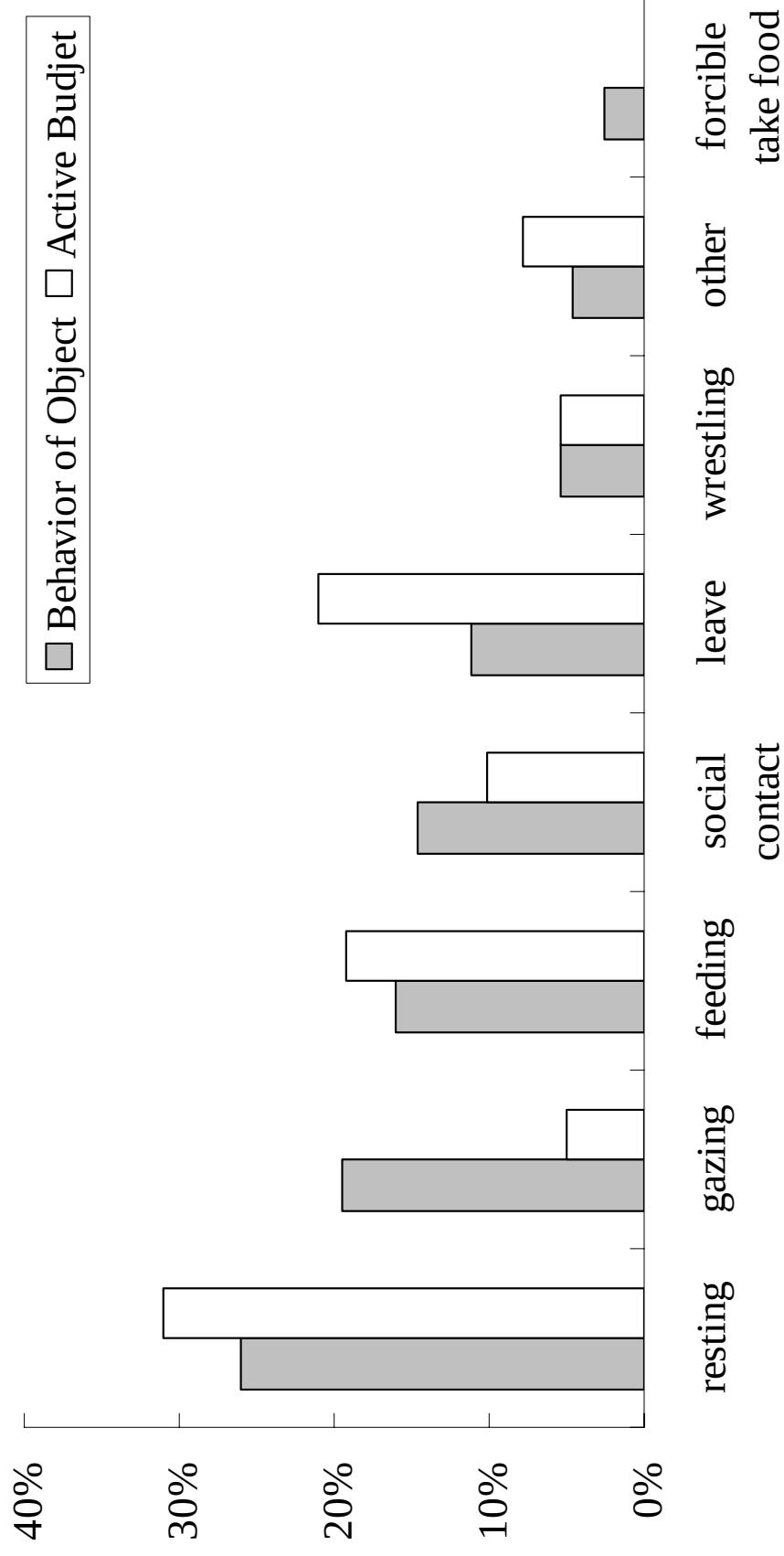


Fig. 5.8. Behavior of Subject after Staring.

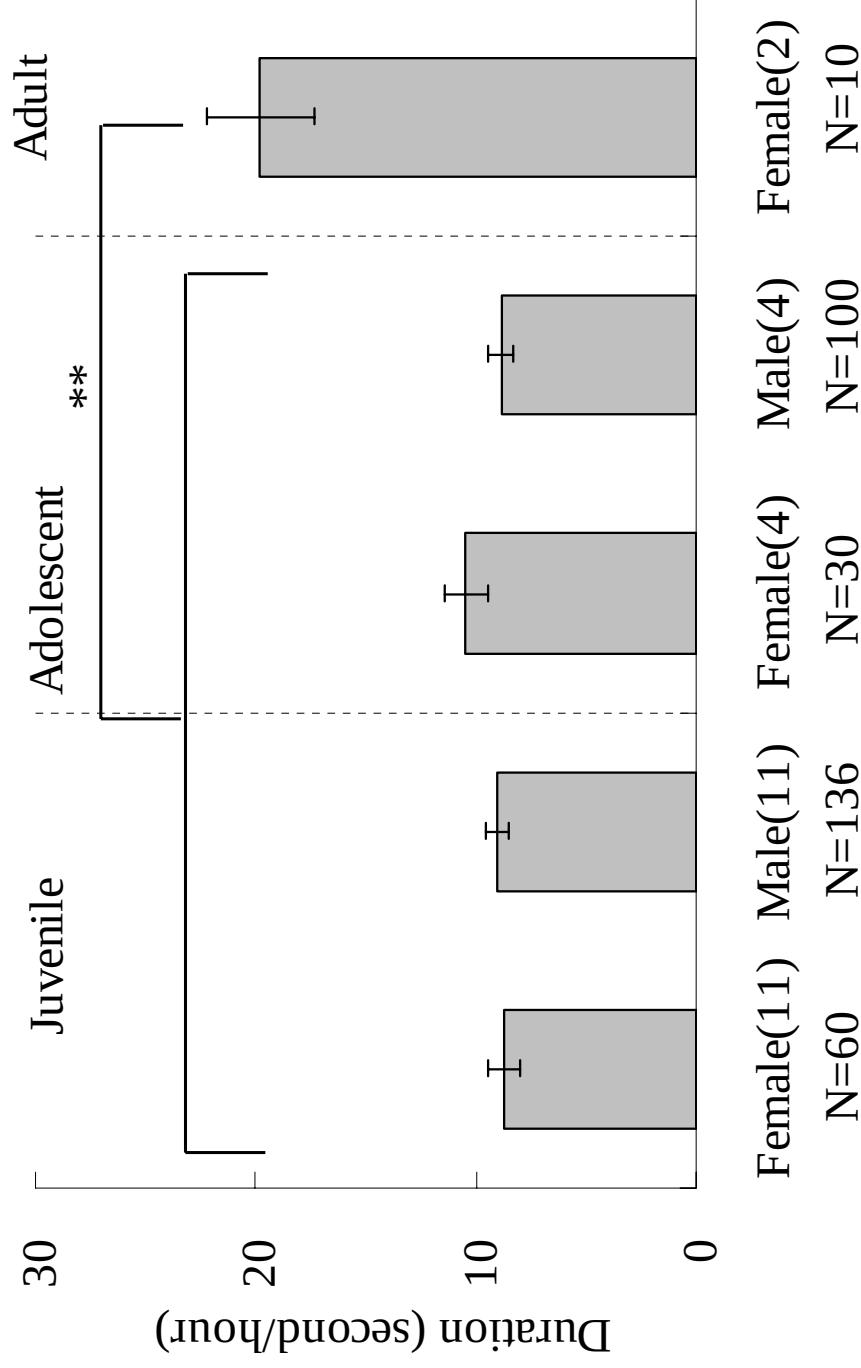


Fig. 5.9. Duration of Peering. in each Age-Sex Class. **: $P < 0.01$. Number in () means number of individual in each Age-Sex Class.

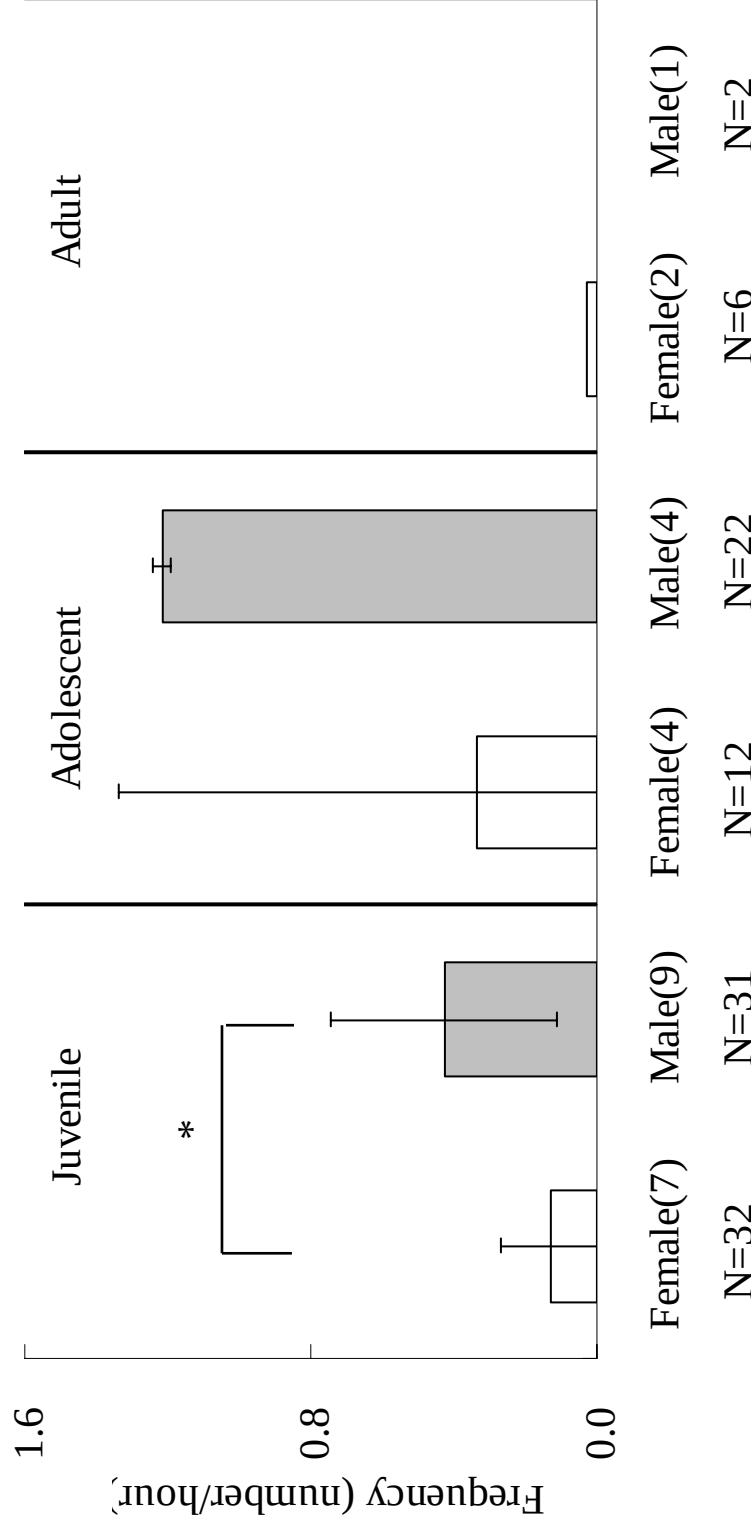


Fig. 5.10. Frequency of Peering in each age class. *: $P < 0.05$. Number in () means number of individual in each age-sex class.

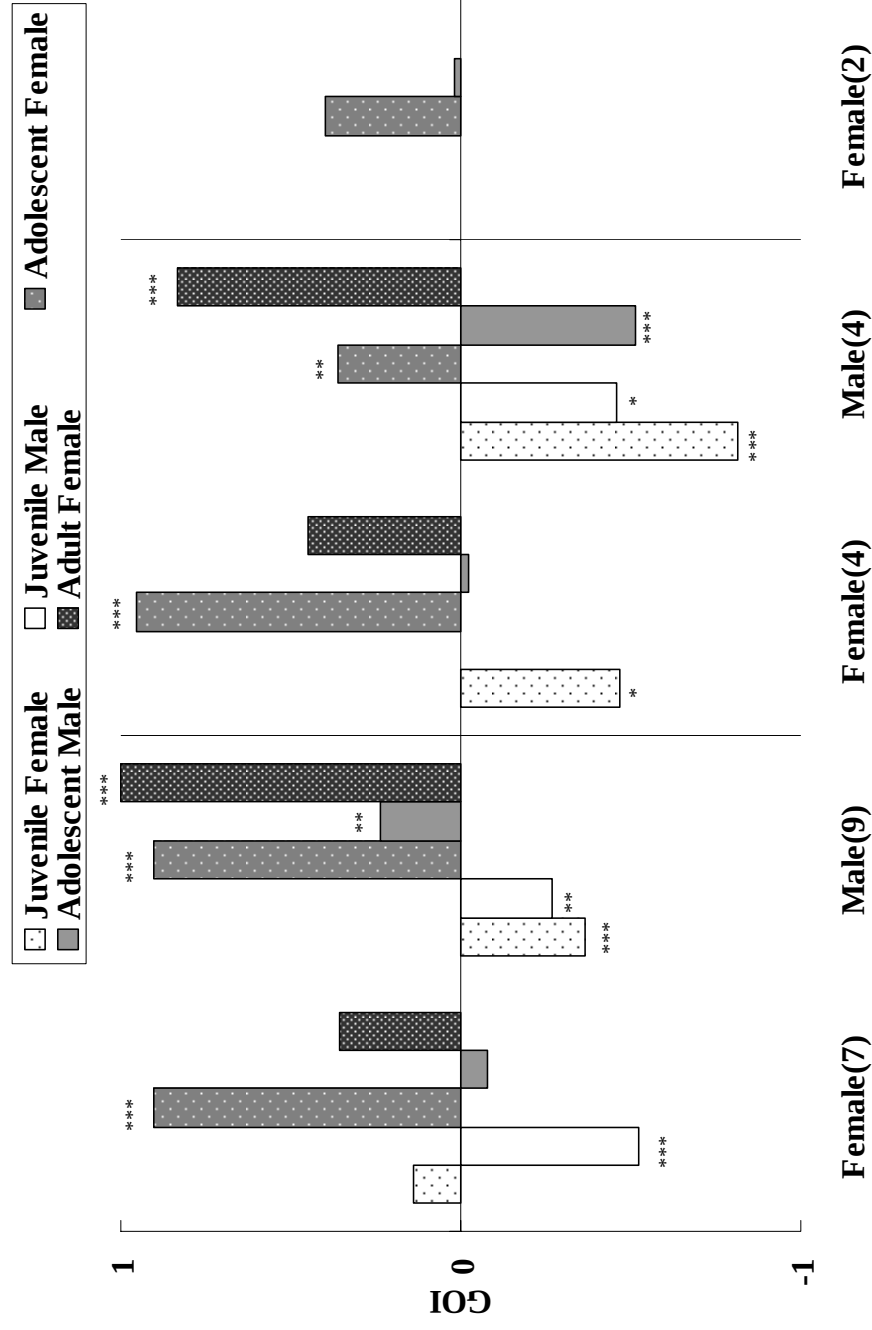


Fig. 5.11. Object of Peering. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. Number in () means number of individual in each age-sex class.

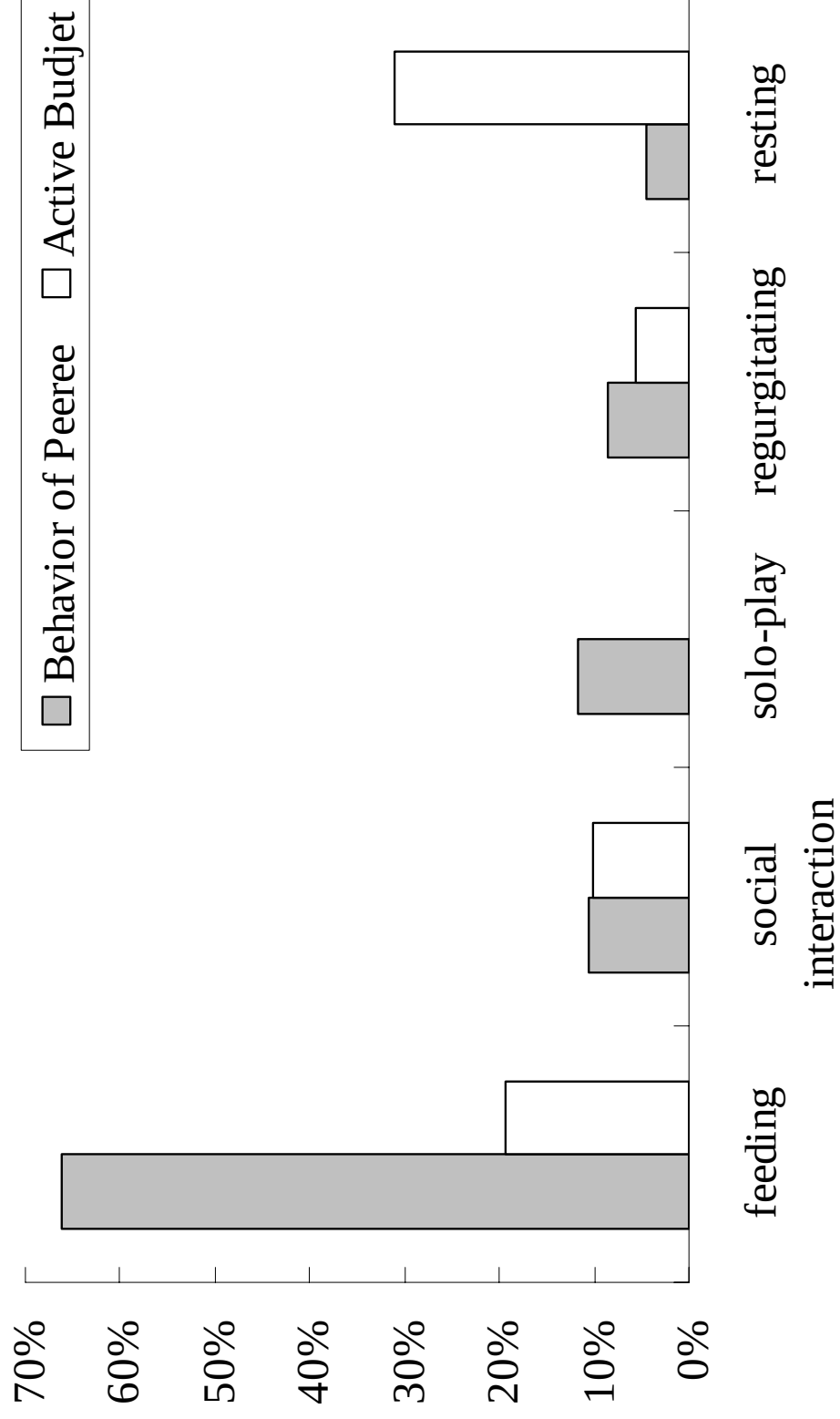


Fig. 5.12. Behavior of Object in Peering

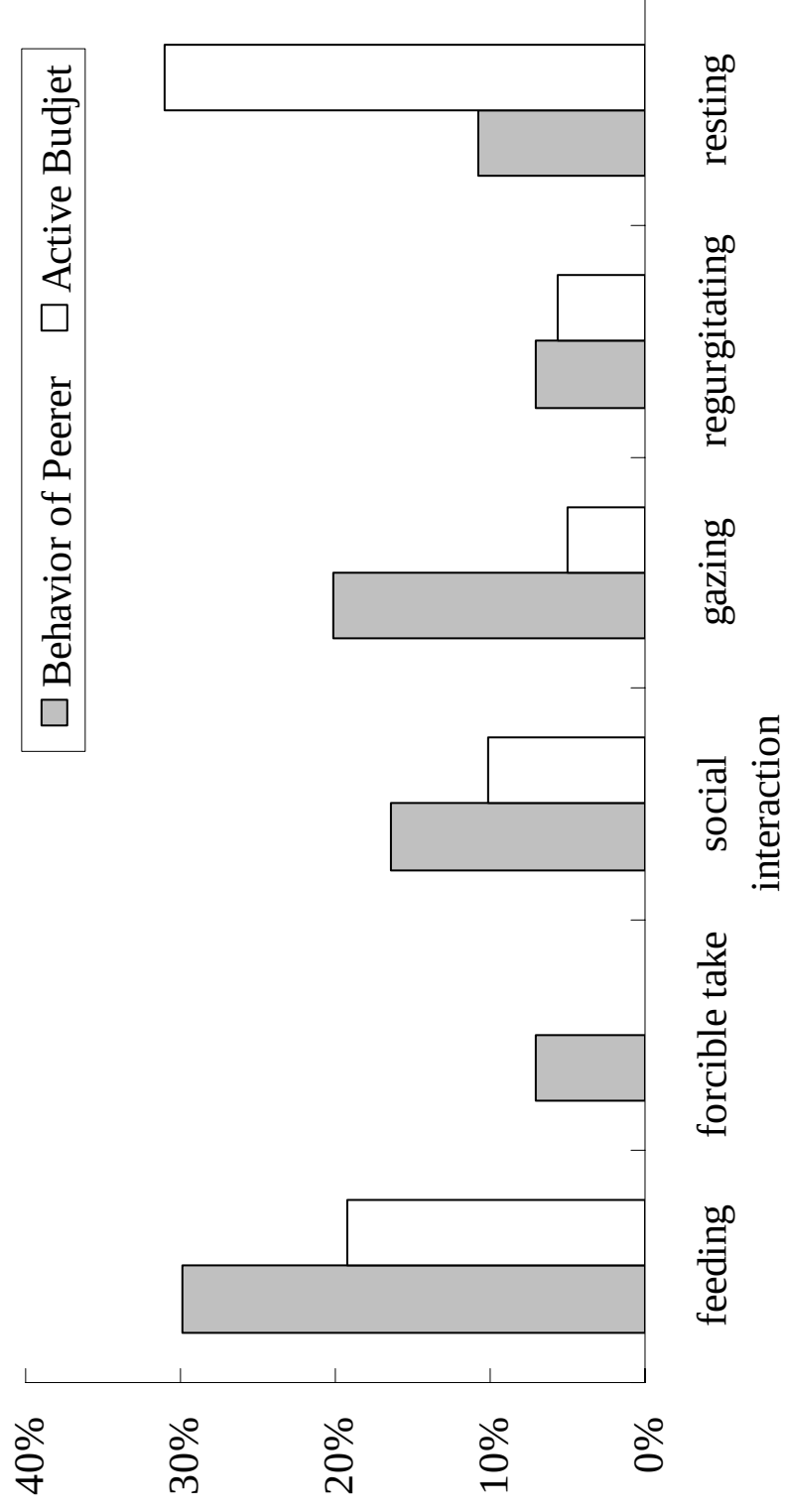


Fig. 5.13. Behavior of Subject after Peering.

第 6 章

総括

第6章 総括

6.1 総括

本研究では、野生復帰事業によって森に放され、給餌を受けながら森の中で自由に生活している半野生オランウータンを調査することで、野生復帰事業の改善に必要な情報を得るとともに、彼らの行動を詳細に分析し、他の大型類人猿と比較することによって、彼らの行動特性、特に野生下では観察が難しい社会行動と視覚コミュニケーションの特性を明らかにすることを目的に研究を行った。本研究で対象とした半野生オランウータンは、採食品目、Active Budget（行動時間配分）、空間利用、巣作りなど、重要な行動に関しては野生個体との違いは予想以上に少なかった。一方、今まで社会性が高いと言われていたワカメスよりもワカオスの方が社会行動を高頻度で行うことが明らかになった。これは野生下ではオスのオトナによって抑制されているワカオス本来の高い社会性が発揮されたと考えられる。またこのような社会行動の性差は、コドモの頃から顕著であることも明らかになった。さらに社会行動の一種と考えられる他個体に対する凝視行動において、オス特にワカオスが低い頻度で行っていることも明らかになった。離れたところから凝視する Staring は、それぞれの個体が何に関心を持っているのかを反映した行動であると考えられ、30cm 以内の距離から他個体を凝視する Peering は「近接することへの寛容」や「食物や接触を伴う社会交渉」を劣位個体が優位個体に対して求める行動として機能していると考えられた。

これらのオランウータンの行動特性をアフリカ大型類人猿と比較した結果、オスがメスより社会行動の頻度が高いこと、及び Peering が持つ社会的機能については、よく一致していた。オランウータンは単独性が強く、群居性のアフリカ大型類人猿とは大きく異なる社会生活を営んでいるにも関わらず、オスの社会性の高さや視覚コミュニケーションの重要性及びそれらの普遍性が示唆されたといえる。また Staring が個体の関心

を示す指標となる行動であることが明らかになったので、**Staring** に注目して野生オランウータンや他の大型類人猿の野外研究を進めていくことで、彼らの社会行動やコミュニケーションについて新しい知見が得られるものと期待できる。

このように本研究の結果は、野生復帰事業の有効性と問題点を示すとともに、オランウータンの社会行動と視覚コミュニケーションについて、新たな知見を提供するものとなった。これらの結果はオランウータンの野生復帰事業の改良に役立つとともに、野生オランウータン研究に新たな視点をもたらし、ヒトと大型類人猿の社会行動やコミュニケーションの理解に貢献できるものとする。

6. 2 本論文に関する原著論文

[1] Noko Kuze, Titol Peter Malim and Shiro Kohshima. (2005)

Developmental changes in facial morphology of the Borneo Orangutan (*Pongo pygmaeus*): Possible signals in visual communication.

American Journal of Primatology 65(4), p353 - 376.

(第 5 章)

[2] 久世濃子 (2004) マレーシア・サバ州におけるオランウータンの調査と保護の現状. 霊長類研究 20 号 p77-80

(第 3 章)

6. 3 本論文に関する国際会議における発表

- [1] Noko Kuze (Yasuno), Titol Peter Malim, Maryati Mohamed and Shiro Kohshima
How orangutans react to tree-climbing observers?
Abstracts of the 19th Congress of the International Primatological Society. p
314-315
(2002 Aug. Beijing, China)

(第 3 章)

- [2] Noko Kuze, Titol Peter Malim, Maryati Mohamed and Shiro Kohshima
Characteristic of Gazing Behaviour in Orangutans.
Folia Primatologica 75(supp1), p 290-291
20th Congress of the International Primatological Society
(2004 Aug. Torino, Italy).

(第 5 章)

6. 4 本論文に関するその他の発表

- [1] 久世濃子, 平田聡
オランウータンの「まわり道」選択—予備的な実験の報告
2004 年度日本霊長類学会第 20 回大会 (2004 年 7 月, 犬山). (第 3 章)

- [2] 久世濃子, 幸島司郎
「樹上の観察者に対してオランウータンはどのように反応するか?」
日本霊長類学会 18 回大会 (2002 年 7 月 東京). (第 3 章)

- [3] 久世濃子, 幸島司郎
「オランウータンの凝視行動」
日本霊長類学会 19 回大会 (2003 年 6 月 仙台). (第 5 章)

- [4] 久世濃子, 幸島司郎
「オランウータンとチンパンジーにおける『他個体を見る行動』について」
動物行動学会 20 回大会 (2001 年 11 月 京都). (第 5 章)

6. 5 その他の論文等

[1] 2005/3/12 社会「天王寺動物園」朝日新聞 夕刊(解説).

謝辞

マレーシアでの調査では、共同研究者であるサバ州野生生物局の Titol Peter Malim 氏、サバ大学の Henry Bernard 博士、Maryati Mohamed 博士から多大な援助をいただきましたこと、深く感謝いたします。

Sepilok Orangutan Rehabilitation Centre (SORC) では、主要な調査地として 3 年にわたってお世話になりました。Sen Nathan 所長、Symphorosa L.F. Sipangkui 所長、Sylvia Alsisto 女史には、SORC の設備の使用、調査補助者の手配等に尽力していただきました。SORC の職員の皆様には大変お世話になりましたが、特に、Ahmad Salim Sukuk 氏、Beddy Tiun 氏 Dusain Bungkok 氏には、貴重なアドバイスや情報をいただくとともに観察にもご協力頂きました。心より御礼申し上げます。

植物標本の同定を下さいました Sepilok Forest Research Center の Joan T. Pereira 女史には深く感謝致します。Forest Research Center Resthouse の Kerry 女史、Q. K. Chin 氏にもお世話になりました。青年海外協力隊員の佐藤(山本)純栄さんには、公私にわたって数々のご援助、ご助言をいただきました。心より感謝しています。

本論文を審査いただき有益なご助言を賜りました東京工業大学生命理工学研究科生体システム専攻教授 本川達雄先生、同助教授 齊藤佑尚先生、同助教授 田中幹子先生、生命理工学研究科生物プロセス専攻教授 濱口幸久先生に深く感謝いたします。

幸島司郎助教授には指導教官として研究の道筋を示して頂くとともに、研究活動を継続するなかで必然的に生ずる様々な問題に対して、熱意ある御指導と詳細にわたる御助言を頂き、心から深く感謝します。また植竹淳さん、金森朝子さん、酒井麻衣さんら幸島研究室の方々にもご助言頂きました。幸島研究室の教務補佐員 小川やよいさん、赤坂真悠さんには研究のサポートをしていただきました。心よりお礼申し上げます。

最後に、日々見守り、励ましてくれた母 保野旺子、義父 久世勇、義母 久世仁子に深く感謝します。夫 久世智の多大な援助と叱咤激励、有益な助言に心より感謝します。

なおこの研究は、財団法人 東京動物園協会「動物園ゴリラ基金」、財団法人 住友財団「環境研究助成」、「四方記念地球環境保全研究助成基金」の資金的援助を受けて行いました。

平成 17 年 9 月 久世 濃子