

〔研究ノート〕

Alouatta pigra の生態学的位置について

木 村 光 伸

はじめに

真猿類Anthropoideaは霊長類Primatesの中で原猿類Prosimiiの一部の分類群から生じた大きな系統群である。真猿類は18世紀にGeoffroy-Saint-Hilaireによってアジア・アフリカ(旧世界)に生息するものと中南米(新世界)に生息するものとに二大別された。

ホエザル属Genus *Alouatta* はメキシコ・ユカタン半島からアルゼンチン北部に到る広大な地域に分布している新世界のサル類、すなわち広鼻猿類Platyrrhiniに属するサルの一分類群である(Groves, 2001)。1971年度(昭和46年度)に当時の文部省科学研究費補助金の支援によって日本モンキーセンター第1次アマゾン学術調査隊(代表:伊沢紘生)が組織されて以来、われわれはコロンビア中部のアマゾン・オリノコ川上流域に広がる熱帯雨林数か所において、上記ホエザルを含む多種の広鼻猿類の生態学的・行動学的・社会学的調査を実施し、多くの成果を上げてきた(Izawa, 1975に始まる一連の調査報告など; 木村, 1978に始まる複数の調査報告など)。われわれは1975年にコロンビア自然資源庁(現コロンビア環境省)の許可のもとにコロンビア中部・メタ県のカレナ国立公園内に恒常的な調査地を設定し、1975-78および1986-2002の二期にわたって調査地に生息する7種の霊長類の生態学的調査を継続しておこなった。その結果、フサオマキザ

ル*Cebus apella*, フンボルトウーリーモンキー*Lagothrix lagothricha*, ケナガクモザル*Ateles belzebuth*, アカホエザル*Alouatta seniculus*についての詳細な社会生態学的資料を得たうえで、コモンスザル*Saimiri sciureus*, ヨザル*Aotus trivirgatus*, ダスキーティティ*Callicebus moloch*においても生態・社会に関する基本情報を蓄積することに成功した。このようにマカレナ調査地に同所的に生息する7種のサルの生息分布状況と、それぞれの種がその地へ到ったことに関係する分布のあり方は、地域の生態構造を考察するうえで重要な情報を与えるものである(木村, 2005)。たとえばアマゾン川流域の多くの地域において複数種のサル類が同所的に生息する。しかしその組み合わせには「そうでなくてはならない」という客観的な蓋然性があるわけではない。むしろ個々の種が主体的に環境を選び取り、その結果と他の近縁種との相互関係から相対的に決定されてきた分布域が属レベルで個別に存在するのであって、われわれはそれらが重なり合った、いわば総体としての自然を見ているにすぎないのであろう。

そういう前提で霊長類の分布を見ていると、一つの地域における同所的な複数種の関係も大切だが、同属の近縁種がどのように分布を連ねて拡大していったのかということの意味のほうに強く惹かれるようになる。そこで、マカレナという狭隘な地域にこだわることから離れて、たとえばホエザル属のサルたちの分布がどう

表1. ホエザル属の分類

Family Atelidae Gray, 1825		
Genus <i>Alouatta</i> Lacépède, 1799		
<i>Alouatta palliata</i> group		
<i>Alouatta pigra</i> Lawrence, 1933	Guatemalan Black Howler	(2010年度調査対象)
<i>Alouatta palliata</i> Gray, 1849	Mantled Howler	(1987年パナマBCIで観察)
<i>Alouatta coibensis</i> Thomas, 1902	Coiba Island Howler	
<i>Alouatta seniculus</i> group		
<i>Alouatta seniculus</i> Linnaeus, 1766	Venezuelan Red Howler	
<i>Alouatta seniculus seniculus</i> Linnaeus, 1766		(マカレナ調査地で生息・長期調査)
<i>Alouatta seniculus arctoidea</i> Cabrera, 1940		
<i>Alouatta macconnelli</i> Elliot, 1910		
<i>Alouatta sara</i> Elliot, 1910		
<i>Alouatta belzebul</i> Linnaeus, 1766		
<i>Alouatta nigerrima</i> Lönnberg, 1941		
<i>Alouatta guariba</i> Humboldt, 1812		
<i>Alouatta guariba guariba</i> Homboldt, 1812		
<i>Aloiatta guariba clamitans</i> Cabrera, 1940		
<i>Alouatta caraya</i> group		
<i>Alouatta caraya</i> Hunboldt, 1812	(1995年のパンタナール調査で観察, 同定は不確実)	

(Groves, 2001 の分類を一部改変)

なっているのかという視点で、広鼻猿類の生態に迫ってみようと考えたのである。

ホエザルの分布をモデルに

すでに述べたように、われわれは上記のような定点での継続調査から、熱帯林の一地域における霊長類の生息特性を描いてきた (Nishimura et al., 1995)。しかし、それぞれの種は近縁種と境界を持ちつつ異所的に分布域を広げ、それらすべての種の生息域の全体像として属レベルの分布を示している。その全体を取ってみれば、冒頭に述べたような広鼻猿類の広大な分布の広がりとなっており、そこに旧世界ザルと総称される狭鼻猿類 Catarrhini とは4,000万年もの間、異なった進

化の歴史を歩んできた霊長類の「固有の生活史」を認めることができるだろう。そして同時にどんなに異なった道を辿ったとしても変わることのない霊長類の「系統としての本性」をも見出すことになるのではないだろうか。

ホエザル属 *Alouatta* sp. は、広鼻猿類の中でもっとも広い分布域を持ち、分類学的には大きく3グループに分類され、さらにそれぞれに複数の種と亜種を含んでいる。ここでは Groves (2001) の分類に依拠して論を展開することにしたのだが、実際には Genus *Alouatta* の系統関係は十分には詳らかにはなっていない。近年では分子系統学的に検討するという論文がいくつか提出されており、種間の遺伝的な距離をもとに分岐の順序を推定する試みもおこなわれつつある (Cortés-Ortiz et al., 2003)。さらに

mtDNAの解析を利用して、Genus *Alouatta* の種間および種内分散形式を推定しようとする試みもある (Martins et al., 2011)。

私の関心は多種に分化したホエザル属 *Alouatta* sp. が持つ社会性とそれにもとづいて形成されているはずの社会構造の多様性にあるのだが、これまで詳細な観察ができたのはマカレナのアカホエザル *Alouatta seniculus* (写真1参照) とパナマのバロ・コロラド島 (BCI) に生息するマントホエザル *Alouatta palliata* の2種にすぎない。

ホエザル社会の一般的特徴—マカレナでの観察から—

マカレナ調査地では13群のアカホエザルの集団が調査され、その個体数の推移がおおむね判明しているものが4群存在する。

私はMN-2群と呼称されている群れを1987年から2002年まで継続的に観察してきた (Kimura, 1993, 1997, 1999; Yumoto et al., 1999)。そこで特徴的なのは、オトナオスがつねに1頭しか存在しないか、2頭存在するとしてもその間には年齢差があって (それは同時にからだの大きさの違いでもある)、必ず年長個体だけが群れの中での交尾に関与しているということである。実はMN-2群に隣接して生息しているMN-1群では1986年から2000年までの期間に少なくとも4度のオスの交代劇があって、そのたびにあかんぼうを消失すること (この現象はオトナオスによる子殺し *Infanticides* であり、最近では、霊長類に限らず単雄群の哺乳類社会ではしばしば観察されている) が生じている。その結果、集団サイズはMN-2群よりもつねに小さく、10頭を超えたことはほとんどなかったのではないかと考え

られ、最終的にこの群れは消滅したと思われる (伊沢紘生の情報による)。それに比べて見るとMN-2群では集団サイズの変動は比較的安定していて、11頭から14頭の間を推移し、その変動の主たる要因はあかんぼうの出産と2歳未満でのかれらの消失によるところが大きいと考えられた (Kimura, 1993)。



写真1. コロンビア・マカレナ調査地に生息するアカホエザル

ところでこれまでに記述した2群のアカホエザルの東側にMN-4群と呼称される1群が生息しており、1992年から1993年にかけてコロンビアのロスアンデス大学 *Universidad de los Andes* の生物学科の学生たちが卒業研究のために、われわれの指導下で、調査をおこなっていた。以下の記述は当時の学生たちから報告を得た木村の記録 (Field Note の記載) による。当時のMN-4群はマカレナ調査地の中では最大の個体数を有していて1993年1月には16頭になっていた。その構成の詳細は明らかではないのだが少なくとも複数のオトナオスがいたと推測されている。ところが同年の3月に入って、学生たちがおかしなことを報告し始めたのである。群れがいなくなって、同所には別の小さな群れが存在しているらしい。私が学生たちの証言をまとめた結果、MN-4群は3月以前に2群

に分裂し、1群は8頭、もう1群は6頭から構成されているらしい（したがって2頭は行方不明である）ということが明らかとなった。その後はかれらに関する調査が実施されず、集団の分裂という社会的には大きな問題を含む事例は曖昧なままに取り残されてしまったのである。

不確定な要素をたくさん含みながらも、これらの事例観察から、われわれはアカホエザルの群れの社会構成に関する知見を得たといえよう。それをまとめると、アカホエザルの社会構成は、①オス・メスの両性からなる、②少なくとも集団内で性的交渉をもつオスは1頭であるが、同時にそれ以外のオトナオスがいることは必ずしも妨げられない（ただし集団内では性的関係をもつことができない）、③オトナのメスは複数存在する、④メスは生まれた群れに一生涯とどまっていることが一般的である、⑤あかんぼうの出産は季節性を持たないか限られているが、私の観察では1・2月と8・9月に比較集中して見られている、⑥あかんぼうの死亡率は極めて高く、生後2年未満におよそ75%を消失する。アカホエザルではこのような人口学的理由から群れサイズが大きくなれないということが考えられるが、MN-4群の分裂を検証すると、それ以外の理由、すなわち集団構成メンバー自体の内的状況が大きな集団を形成しえない何かを有しているという可能性を排除することができないのである。

マントホエザルの奇妙な社会構造

私は1987年の4月から10月にかけての6か月間、スミソニアン熱帯研究所 *Smithsonian Tropical Research Institute (STRI)* の客員研究員として、中米パナマの運河地帯のガトゥン湖にあるバロ・コロラド島 (BCI) でマントホエ

ザル *Alouatta palliata* の生態調査に従事した。BCIではKatharine Miltonが長期にわたる観察研究をおこなっており (Milton, 1982 など)、マントホエザルの生態はすでに解明されたかのように考えられていた。しかし私は、マントホエザルの社会構造やそれを支えている社会的行動の詳細については、Milton らはほとんど関心を持っておらず、したがってわれわれがやるような個体識別にもとづく調査が皆無であることを知って、かれらとは異なった視点での研究が可能であると確信したのである。

Milton らはBCIに生息するマントホエザルのセンサスを実施して、その総数を65群1250~1350頭であると推測している (Milton, 1982)。そこから得られる平均群れサイズは23.0頭であり、さらにかれらの推定ではマントホエザルは植生の違いを超えて全島にほぼ均一に分布していると判断している。それに対して私の調査ではBCIの北東尾根部に生息する3群の資料から、群れサイズはH群が16頭、E群が11頭、S群が18頭という結果を得た。さらにそれぞれの群れにはオトナオスが、H群で4頭、E群で3頭、S群で4頭それぞれ複数確認されたのである。これはマカレナで得た「ホエザルは基本的には単雄群社会を形成する」という基本原則と著しい相違を見せている。そこで、私はH群を集中的に観察することで、複数のオトナオスがいるような集団ではどのような社会の内部構造が認められるのかを確かめようとしたのである。結果はすでに日本人類学会や本学研究年報で報告されている (木村, 1994) から詳述することは避けるが、少なくとも私が観察することができたマントホエザルの群れでは、内部に2つの小集団が半独立的に存在し、その中ではオス間の関係はアカホエザルと同様であることが確認されたのである。つまりマ

ントホエザルの大きな群れはアカホエザルの群れを重合したものであると推測されたのであった。この事実についてはBCIにおいて追試的研究が実施されていないので、確立した結論とはなっていないが、他の地域のホエザルには大きな集団が見られないことなどから、BCIのホエザル特有の現象ではないかということも考えられる。

以上の調査結果を総合すれば、やはりホエザルは一般に単雄群であり、比較的小さな個体数でしか集団を形成しにくいのではないかとと思われる。ところでホエザル属が生息する最北端にはマントホエザル*Alouatta palliata*とグアテマラクロホエザル*Alouatta pigra*が近接して生息していると考えられている。そこで、今回(2010調査)は*A. pigra*に焦点を当てた調査をおこなおうとしたのであった。

メキシコとグアテマラの*Alouatta pigra*について

*Alouatta pigra*に関する詳細な生態調査はこれまでほとんどおこなわれてこなかったが、断片的に報告されている情報によれば、かれらの群れの個体数はアカホエザルなどよりも小さいと推察されている。私の把握している複数の情報から見ても、個体数は1頭から8頭程度であって、10頭を超えるような群れの報告はない。平均サイズにすればおそらく5~6頭といったところではないだろうか。

私は2010年6月下旬から7月上旬にかけてメキシコのカリブ海側、ベラクルス州からタバスコ州を経てユカタン州までの森林地帯を踏査してきた。調査対象としたメキシコ東部の森林地帯は予想以上に開発が著しく(写真2参照)、中型以上の哺乳類の生息環境としては良好とは



写真2. ユカタン半島タバスコ州の森林と開発状況



写真3. タバスコ州ビジャエルモッサ近郊の熱帯林

いえないように思われたが、道路が延伸されていない地域もまだまだ残存している(写真3参照)ので、そのあたりを詳細に検討する必要があると考えられた。そういう事情もあって、ここでは残念ながら野生の*A. pigra*を観察することはできなかったが、ユカタン州の州都メリダの動物園で放飼場に飼育されている*A. pigra*を観察する機会を得ることができた。

メリダ動物園には1群4頭のグアテマラクロホエザル*Alouatta pigra*が飼育されていた。構成はオトナオス1頭、オトナメス2頭、未成熟のオス1頭であった。個体間の関係は、オスだけがつねに単独で行動し(写真4)、休息時にも他の個体に近接することはなかった(写真



写真4. ユカタン州メリダの動物園で飼育されているメキシコクロホエザルのオス



写真5. ユカタン州メリダで飼育されているメキシコクロホエザルのオス（写真4と同一個体）

5)。メスどうしは未成熟のオスも含めて3頭で近接することもあれば、3頭中の2頭がくっつくように近接したり、1個体が移動すると他の個体があつたを追跡するような行動がしばしば観察され、オトナオスを除く個体間の社会的距離は安定して近接しているように思われた。

メリダでの観察は1日のみであったし、何よりも飼育下であるということから、これまで私が観察してきた他種との比較を試みることはできないが、*A. pigra*の行動の基本は理解できたように思われる。今後、メキシコ、グアテマラにおいてその後の野外調査で得た他の資料を検証することで、さらにかねらの生態学的な位置



写真6. ユカタン州メリダで飼育されているメキシコクロホエザルのオトナメス（左）と未成熟オス（右）

づけを明らかにすることができるだろう。

本報告は私のホエザル研究の方向性を示唆するものとして、未熟なままに研究ノートとして公表するものである。

謝 辞

このノートの基礎となった観察は2010年度名古屋学院大学在外研修（中期）の成果の一部である。学部創設初年度であるにもかかわらず、在外研修の機会を与えてくださったリハビリテーション学部教員各位と、つねに研究を支援して下さる総合研究所関係各位に、心よりお礼申し上げる次第である。

文 献

- Cortes-Ortiz, L., E. Bermingham, C. Rico, E. Rodriguez-Luna, I. Sampaio and M. Ruiz-Garcia, 2003. Molecular systematics and biogeography of the neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 64–81.

- Ellsworth, J. and G. A. Hoelzer, 2006. Genetic evidence on the historical biogeography of central american howler monkeys. In: Lehman, S. M. and J. G. Fleagle (eds) *Primate Biogeography*, Springer, New York.
- Groves, C., 2001. *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press.
- Izawa, K., 1975. Foods and feeding behavior of monkeys in upper Amazon basin. *Primates*, 16: 295–316.
- 木村光伸, 1978. フサオマキザルを追って. モンキー, 21(1/2) : 14–21.
- Kimura, K., 1993. Demographic approach to the social group of wild red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Field Studies of New World Monkey, La Macarena, Colombia*. 7: 29–34.
- 木村光伸, 1994. マントホエザルの集団構造についての一試論. 名古屋学院大学研究年報, 7 : 139–146.
- Kimura, K., 1997. Males' life history and their social relations of wild red howler monkeys. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 11: 35–40.
- Kimura, K., 1999. Home ranges and inter-group relations among the wild red howler monkeys. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 13: 19–24.
- 木村光伸, 2005. マカレナの森と7種のサル—熱帯林における霊長類の同所性・歴史性・多様性をめぐって—. 名古屋学院大学論集 人文・自然科学篇, 41(2) : 1–20.
- Martins, F. M., C. Gifalli-Iughetti, C. P. Koiffman and E. E. Harris, 2011. Coalescent analysis of mtDNA indicates Pleistocene divergence among three species of howler monkey (*Alouatta* sp.) and population subdivision within the Atlantic Coastal Forest species, *A. guariba*. *Primates*, 52: 77–87.
- Milton, K., 1982. Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population. In: *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press.
- Nishimura, A., K. Izawa and K. Kimura, 1995. Long-term studies of primates at La Macarena, Colombia. *Primate Conservation*, 16: 7–14.
- Yumoto, T., K. Kimura and A. Nishimura, 1999. Estimation of retention time and distances of seed dispersed by two monkey species, *Alouatta seniculus* and *Lagothrix lagotricha*, in a Colombian forest. *Ecological Research*, 14: 179–191.