

題目

室内飼育カニクイザルの繁殖および性行動に関する  
心理・行動学的基礎研究

日本女子大学人間社会研究科 心理学専攻

小林 麻衣子

## 目次

題目 .....	1
室内飼育カニクイザルの繁殖および性行動に関する心理・行動学的基礎研究.....	1
第1章 序論.....	4
第1節 生物の配偶者選択.....	6
1-1 配偶者選択の概念 .....	6
1-2 繁殖成功度という考え方.....	7
1-3 昆虫の性選択、精子間競争と繁殖成功度について .....	8
1-4 ペア外交尾について .....	9
1-5 オスの行動的適応 .....	11
1-6 一夫一妻制の生物 .....	12
1-7 交尾前のメスの選択.....	12
1-8 交尾後のメスの選択.....	14
第2節 霊長類の配偶者選択 .....	17
2-1 霊長類の社会構成について .....	17
2-2 霊長類の配偶者選択.....	19
2-3 霊長類のメスの配偶者選択.....	20
2-4 霊長類における順位と配偶者選択の関連 .....	22
2-5 メスの乱交 .....	26
2-6 現段階の課題.....	27
第3節 本研究の目的と構成 .....	29
第2章 カニクイザルの性成熟に関する発達過程 .....	31
方法.....	33
被験個体.....	33
雌雄同居 .....	35
統計解析 .....	35
結果.....	37
考察.....	48
第3章 交配場面において妊娠しやすいメスとその年齢、体重、過去の妊娠回数に関する研究 .....	52
方法.....	54
交配方法.....	54
データ収集と統計解析 .....	55
結果.....	56
考察.....	60
第4章 交配場面における経産メスと未経産メスの行動特性に関する比較研究.....	62

方法.....	63
同居方法.....	64
交尾の成立の判定方法.....	65
行動観察.....	66
解析.....	68
結果.....	69
考察.....	72
第5章 交配場面におけるフェロモン様物質の機能に関する研究.....	75
方法.....	77
サンプリング方法および解析方法.....	77
同定および定量.....	78
結果.....	79
考察.....	83
第6章 総合的考察.....	85
References.....	89
謝辞.....	107

## 第1章 序論

ヒトを含む生物は子孫を残すという行動の動因を持つ。そして、多くの種において配偶者、ヒトでいう婚姻関係を結ぶ相手を選択する。その選択基準は合理的でかつ、適応的であるとされている。加えて、社会的順位が異性の選好に影響するといった、ヒト社会でも見られるような現象も観察されており、ヒトの行動の進化過程に多くの知見を与えてくれる。本研究は、心理・行動学的手法により、霊長類の配偶者選択を通じてヒトの行動の原点を探求することを目的としている。

心理・行動学的研究の主要な研究課題は行動が発現するメカニズムを、生活体の内部の条件と生活体のおかれた環境の条件を分析して明らかにし、それを体系化することである。いうまでもなく、人間や動物の行動は、その構造と機能に支えられている。発達には受胎から始まる連続的過程であり、構造と機能はおかれた環境との不断の機能的連関を通じて発達する。

動物の行動研究と人間の心理学研究の間の相互作用は古くからなされている。例えば、Lorenz が発見した刻印付け(imprinting)という現象について人間の乳児で検討したGray の論文が発表されたことで(Gray, 1958)、刻印付けが心理学的観点から注目されるようになった。1950年代にはHarlowがアカゲザルを用いた研究により、Bowlbyの提唱した愛着行動(Bowlby, 1958)が起こることを確認した(Harlow & Zimmerman, 1959)。

行動を研究するにあたり、Tinbergen (1975)は4つのアプローチがあると論じた。①行動の機能を明らかにする。比較行動学では、まず動物が何のためにその行動をするのかを探求する。究極的には、子孫を残す上でどれほどその個体を有利にするのか、すなわち個体の適応度を高めるのかの観点から、行動の機能を説明しようとするものである。②行動のメカニズムを明らかにする。動物の行動がどのような原因によって発生するのかについて、外的な刺激、内的な衝動、さらに刺激に対する反応の体内メカニズムなどから説明をする。③行動の個体発達を明らかにする。比較行動学では、プログラムされ



た行動が、成熟する過程で環境との情報のやり取りをしながら発現してくる考える。行動の学習についても、脳神経系の発達によって可能になる。そこで、ある行動が個体発達のどの時点で発現し、適応過程の中で変容していくのかを明らかにしようとしている。④行動の系統発達を明らかにする。最も比較行動学らしい目的であるが、ある行動がどのようにして進化してきたのかを系統的に説明しようとする。行動は化石として残らないので、現存動物の行動を比較することによって、行動の系統発達を明らかにしようとしている(小山, 2016)。Alcock (1989)は動物行動学のアプローチをするにあたり、How の問いと Why の問いという区分をしている。上のティンバーゲンの4つの目的に対応づけると、前者はメカニズム研究と発達研究に相当する、より微視的な問いであり、後者が適応研究と進化研究に相当する(J. 長谷川, 2005)。

本研究は、3つの目的を持って実験を行った。系統発生的に近縁な霊長類を用いて、配偶者選択に関する行動がどの様に進化してきたのか、どの様にして個体の適応度を高めているのかを理解すること。行動発現に関わるメカニズムや、身体の働きを明らかにすること。配偶関係に至るための、社会関係を成立させるプロセスや要因をさぐること。これら3つの目的により、ヒトの心理、行動のメカニズムの解明に寄与できることが期待される。

## 第1節 生物の配偶者選択

生物を対象とした研究をするにあたり、Darwin から始まる科学的な生殖生物学から最近の動向について概観を述べる。

### 1-1 配偶者選択の概念

Darwin は自然淘汰と進化についてのべた。彼は雌雄の形質の違いに着目し、自然淘汰によって多くの子孫を残すまで生き延びる個体が選択されるとのべた。生き延びるうえで明らかに不利な形質や行動はいかにして自然淘汰によって進化したのだろうか。具体的には、オスのクジャクが自然界では目立ちすぎる羽を維持するためには多大な投資が必要となるであろう。なぜなら目立つことはすなわち捕食者から視認の危険性を増大させることと直結してしまう。雌雄を区別する差、いわゆる性的二型と呼ばれる形態的な差異、行動的な特徴がメスをめぐるオス間の競争によるものであることは明確であった。それにもかかわらず、派手な羽や肉垂といったオスの多くの特徴はオスの闘争能力とは関係がないと考えていた。このような特徴の説明として、彼はメスがある種の審美眼を持ち、魅力的なオスと交尾しようとするのだと考えた。しかし、なぜそのような働きがあるのかについてはわからなかった。

このように、配偶者選択は①オス間の競争 ②メスによる選択の二つの要素をもつ (Darwin, 1901)。配偶者選択の理論は、自然淘汰理論の一部であるにも関わらず、1930年代まで進化生物学者に認められなかった。彼の理論は雌雄間の競争はメスを得るためであり、それが働くのは個体が配偶者を得るという点においてのみであると仮定されていた。メスの選択は誰とペアを形成するか、あるいは交尾するかという意思決定にかかわるものである。Darwin の見解では、配偶者を得てしまえばそれで配偶者選択は完了するとされていた。

交尾前の配偶者選択は、オスがメスをめぐり争い、メスがその中からオスを選択する。

同様に、交尾後にも配偶者選択は起きており、メスの卵子を受精させようとする複数のオスの精子間での競争（精子競争）と、メスによる複数の精子の中からの選択（精子選択）からなるものである。これらは定義上、メスは繁殖周期のあいだに複数のオスから精子を受け取った場合にのみおこるとされているものだ（Birkhead, 2000）。

## 1-2 繁殖成功度という考え方

Trivers は様々な種の詳細な行動観察をもってして、投資理論を構築した。1972 年の論文では子への親の貢献度と繁殖成功度の数学的な分析がされている。繁殖成功度とは個体にかかるコストが少なくかつ多くの子孫を残せた場合を繁殖成功度が高いと定義づけられる。そして、彼はなぜある個体は他の個体よりもはるかに多くの子孫を残すのかという疑問に対し、繁殖成功度が最高の個体を最低の個体の差が大きければ大きいほど配偶者選択の力が強く働くと考えた。

基本的な考え方として、それぞれの性が子孫を作り出し養育することにかかる努力の総量、いわば子への親の貢献度が高い性が配偶者選択の強さを決定しているのである。どちらの性であれ、子どもの養育により少なく投資し、かつ子どもの生存が保たれたほうが最高の繁殖成功を達成することを示した(Trivers, 1972)。とはいえ、配偶子がもう一方の性の配偶子よりも圧倒的に数が少ない場合、子育てにかかる時間的、エネルギー的な労力が多い場合、子育てに伴い自身が外敵に脅かされる危険性が増大する場合は投資量が多い性とならざるを得ない。Trivers はオスとメスによる親の投資は種によってその相対量が異なっており、その違いが両性の外見上の違いと一致していることを指摘した。そして、貢献度が高い性は異性を選択する権利をもつ。最大の投資をする方の性がもう一方の性にとっての制限要因になっており、もう一方の性はまだ配偶可能な相手をめぐってさらに猛烈に争う必要がある。

これにより、少数の受容可能なメスをめぐってオス間の競争は激化し、メスはどのオ

スと交尾をするか選ぶようになる。その結果、全てのメスは精液を受け取り子どもをもうけるが、オスの繁殖成功度は個体により異なってしまう。一部のオスが交尾を独占し、ほかのオスは全く子孫を残すことができないという現象もおこりうる。オス間の競争と、メスによる選択という2つの要因により、闘争能力が高く、メスに好まれる外見をしたオスが選択されるということになる。長谷川はクジャクを例に具体的に原理を述べている。オスとメスが同数いるクジャクの集団を仮定する。オスとメスの羽飾りと行動は彼らの投資パターンと同じくらい異なっており、オスのクジャクは数百万個の精子を提供するだけで、あとは何もしない。しかしメスのクジャクは栄養に富んだ卵を産み、温め、雛がふ化した後も数週間にわたって世話をする、メスは一度精液を受け取るともう交尾はしない。メスはオスがディスプレイをしている場所を去り、子どもを育てるための場所を探す。対照的にオスのクジャクはあるメスに精子を提供した後も、さらなるメスを探し、数分も立たずに同じことを繰り返そうとする。オスは子育てにかかわらないため、繁殖期間はずっとメスを探してさまようことになる。そして、性的に活発なオスの数は性的に受容的な繁殖期のメスの数を常に上回る(M. 長谷川, 2005)。

### 1-3 昆虫の性選択、精子間競争と繁殖成功度について

現在に至る生殖生物学的な研究が広く受け入れられるようになるため、詳細な観察や実験が行われたのは昆虫が始まりであった。

ミバエについての研究によると、ミバエの繁殖成功度を測るために目の色の違いを遺伝子マーカーに用い、父子判定と行動観察を実施した。オスは交尾するメスの数が多ければ多いほど繁殖成功度が上昇した一方で、メスは一度の交尾で十分に繁殖成功度を得たのだった(Bateman, 1948)。

フンバエは複数のオスとかわるがわる交尾をすることをParkerは発見した。この行動は精子間競争と呼ばれ、あるメスの卵子の受精をめぐる異なるオスの精液どうしの競

争と定義し、進化における重要性をのべた(Eberhard, 1996; Parker, 1974; Simmons, 2001)。Darwin は配偶者の獲得への競争に焦点を当てたが、Parker が注目したのは受精の獲得のための競争であった。受精の直前まで、配偶者選択は継続していると考察した。Parker はもしメスが1個体以上のオスと交尾するなら、配偶者選択によって選ばれるのはほとんどの卵子を受精させたオスだろう。オスがこの受精戦争に勝つためには、より多くの精子を注入する、あるいはより速く泳ぐ精子やライバルの精子を不能にするような精子を持つという手段が考えられる。

配偶者選択は、先に他のオスに精子を注入されたメスを受精させるのに成功させることと、自分が精液を注入したメスをほかのオスによる受精から防ぐことに対しても働くと考えられる。複数のメスと交尾をすると、多くの子孫を残せる可能性が増加するだろう。しかし、配偶相手を寝取られることの損失も大きくなり、もし、自身の子ではない子育てを行うことになった場合、かなりの時間とエネルギーの損失となってしまう。

オスの精子競争が激化した結果、オスの繁殖成功度を高めるような特徴が進化する。例えば、オスがより多量の射精を行う。メスの不貞を防ぐ行動をとるようになる、などがあげられる。子の父親であることをより確実にするようなオスが淘汰において有利になる。そのような行動が配偶者選択にとって有利になると、その戦略を出し抜くような別の方法を見つけたオスが選択されるようになり、行動や生態の進化が起きているのだろう。

#### 1-4 ペア外交尾について

オスは積極的で、放浪癖があり、配偶相手を求めてエネルギーを浪費する。メスは消極的で定住性があり、配偶相手を待ってエネルギーを節約する。オスにとっては性交が重要であるが、メスにとってはその結果が重要である。この考え方は、Darwin 以来、1980 年代まで影響を与え続けた。精子競争の考え方が発展したにも関わらず、多くの

研究対象が昆虫であり、ヒトや哺乳類とはかけ離れているため、昆虫の動機がどのように成り立っているのか考えることをしなかったのだ(Birkhead, 2000)。このような状態に大きな変化をもたらしたのは、鳥類の精子競争の調査が開始されたことであつた。メスはしばしば積極的に、複数の配偶者を探していることが明らかになった。メスの視点から見た行動生態学への関心が増大したのは、フェミニズム運動の働きもあつたと考えられる。

1985 年、DNA-typing 法が確立され、特定の個体を父親と判定できるようになった。生物学者は個体間の父子関係を詳しく知るために多くの種のサンプリングをし、研究実績が積み上げられてきた。カタツムリ、ミツバチ、ダニ、クモ、カエル、トカゲ、ヘビ、哺乳類において、複数のオスが父親である場合が示され、メスが同時に複数のオスと交尾するという行動観察を裏付ける結果となった。例えば、一夫一妻制の鳥類におけるペア外の子どもは、種の 70%ほどでみられるということ、ペア外の交尾によって子どもの父親になる割合は 0 から 76%にのぼり、種間でのばらつきが大きいことが示された(Birkhead & Møller, 1998)。ペア外交尾により、オスは一切の子育てをしないこととなり、自身の妻も寝取られる危険性が増す。しかし、いくつかの研究は、ペア外受精を確保したオスは自身の妻との子を残しているという結果を得ている。いわば、ペア外交尾は魅力的なオスの繁殖成功度を増加させ、魅力的ではないオスの成功度を減少させることが明らかとなった。ペア外交尾は結果として、集団内のオスの繁殖成功度のばらつきを増大させてしまう。この個体による差は、いわば淘汰の材料となっており、進化の原動力となっているのだろう(Birkhead & Møller, 1998)。

性的二型が大きな種ほど、ペア外の不貞が多いことが明らかになっている。例えば、ツバメのオスはメスよりも尾羽が長い。このようなメスよりも派手な羽は繁殖成功度を上昇させ、自然淘汰によって選択され続けることとなる(Møller & Birkhead, 1994)。鳥の雌雄の違いに関していえば、精子競争を介した配偶者選択がその原因になっている

と考えられる。

#### 1-5 オスの行動的適応

前述のペア外の不貞が増加するにつれ、オスも行動的な進化に迫られることとなった。オスが子どもの父親であることを確実にするために、オスは配偶者防衛を始めたのであった。配偶者防衛には二つの精子競争への適応行動が見受けられる。まずは他のオスと交尾をすることを阻止することである。メスが受精可能な時期を通してその近くで他のオスを排除すれば、おのずと自らが父である可能性は高まるであろう。もう一つは、メスと頻繁に交尾をすることである。なぜならば、ほかのどのオスよりも多く配偶者のメスに精子を送り込めば、そのオスが父親になる可能性は最大になる。どちらの方法もメスが受精する時期、いわば排卵期にのみ監視、もしくは頻繁な交尾をすればよい。キイロフンバエのオスの防衛は射精直後から卵が受精するまでの短期間に限られる。交尾は約 40 分間続き、その後メスが産卵する 20 分間、オスはメスの背に乗りメスを監視し続ける。キイロフンバエに関していえば、最後にメスと交尾したオスの精子が最も有利であるという特徴を持つ(Parker, 1974)。一方で、最初のオスが受精させる機会が高い淡水エビにおいては、メスが交尾の準備が整うまでの数日間、配偶者を補足しておく(Jormalainen, 1998)。

どちらの方策をとるのが最善かはその種の採食能力や交尾にかかる時間に依存する。例えば、同じマカクに属するニホンザルとカニクイザルでは交尾の様式が大きく異なる。ニホンザルはマウンティングを 30 秒ごとに数回から数十回繰り返し、最終的に約 9 分かけて射精へと至る。一方で、カニクイザルは、メスにマウンティングするや否や射精に至る。チンパンジーもカニクイザル同様に交尾の終了までに 10 秒とかからない種である。榎本は、チンパンジーの射精効率が高い理由は交尾の間外敵に襲われる危険性が高いためではなく、決まった配偶者がおらず、同時期に複数等のメスと交尾する必要がある

あるからだとしている。射精効率が良いオスほど、交尾回数が多く、結果として多くの子孫を残すために淘汰が起こった結果としている(榎本, 1998)。加えて、睾丸のサイズも精子の生成率の優れた予測変数になる。チンパンジーは体における睾丸の相対的サイズが大きく、その原因がより多くの精子を生成する必要がある、メスの交尾行動の乱交性に起因していると考えられている。哺乳類、鳥類だけではなく、チョウ、魚類、トカゲにおいても激しい精子競争にさらされている種ほど、体のサイズと比較して睾丸のサイズも大きくなる(Birkhead, 2000)。

#### 1-6 一夫一妻制の生物

鳥類が生涯一夫一妻制であることは否定され、様々な研究者が一夫一妻制の生物を探した。ラセンウジバエ(Birkhead, 1998)、タツノオトシゴ、ヨウジウオ(Jones & Avise, 1997; Jones, Kvarnemo, Moore, Simmons, & Avise, 1998)野生のカリフォルニアシロマウス、ハクチョウが生涯一夫一妻制を貫く。このような種は雌雄の性的二型が少なく、体の大きさにも差が少なく、オスによる子どもの世話が子の生存にとって極めて重要な役割を果たすことが明らかになっている。マントヒヒは特殊な例である。彼らは性的な一雄多雌のグループを作るが、行動観察でメスは特定のオスとのみ交尾をするといわれてきた(Kummer, 1997)。

#### 1-7 交尾前のメスの選択

多くの種においてメスが配偶者選択の選択権を持つことは論理的にも明らかであり、もちろん繁殖成功への十分な証拠も存在する(Anderson, 1994; Petrie & Williams, 1993)。何度も述べているように、鳥類では派手なオス、歌のうまいオスがメスから選択されている。爬虫類の研究でも大きな個体がメスに選択される、カエルでは求婚の歌が上手な個体がメスから選択されるようだ。一方でヒトに最も近縁な霊長類はどうだろ



うか。霊長類の社会構造を考えると、順位は、攻撃性や社会的接触における優勢同様に、食物獲得、水資源および配偶者やグルーミング相手の優先権を持つことを示す。いわば高順位オス個体は他のオスよりも交尾に関するアドバンテージを持つということだ。フサオマキザル、ベニガオザル (Bauers & Hearn, 1994)、野生のベルベットモンキー (Keddy, 1986) やハイネズミキツネザルでオスの順位と交尾の独占が報告されている。また、Dixon and Martin (2013) はサルや類人猿における放飼場と飼育環境下で行われたオスの順位と交尾の成功に関して正相関を見出した。Dixon は圧倒的多数の種において複雄複雌の群れを形成することは明らかであり、群れ内に複数のオスが存在することから、彼らの順位関係の測定が求められると述べた。一夫多妻の種においては、一般的にオスが1頭でメス達の群れを守り、群れを守る間は交尾に有利であると考察した。マンドリルの研究より、群れの中で “顕著で例外的な最上位個体” は年1度の繁殖期において全ての性成熟したメスと交尾を行っており、全射精回数の70%は彼が占めていた。彼は他のオスよりも突出して優れた繁殖成功を残した。さらに、DNA-typing 研究よりその群で生まれた子の父である事も認められた (Dixon & Martin, 2013)。メスのオランウータンはフリンジの発達したオスに魅力を感じるようで、小さく群れに属さない放浪中のオスの交尾の誘いは拒絶する (Mitani, 1985)。

霊長類の最新の研究では、少なくとも一部の種ではメスが複数のオスと交尾する事が明らかである (Kappeler, 1997)。ほとんどのガラゴ、スレンダーロリス (Nekaris & Bearder, 2007)、ドワーフキツネザル (Kappeler, 1997)) においても複雄複雌の社会システムをもつ事が明らかである。これら種ではオスの交尾成功と順位は何の役割も果たしていない。メスは複数のオスと交尾し、メスの生殖器内で精子間競争が起こっている可能性がある。

#### 1-8 交尾後のメスの選択

昆虫から鳥類、哺乳類まで数多くの種が複数のオスと交尾をすることが示された。霊長類ではマントヒヒの行動研究より、メスが高順位オスの警戒の目を盗み、岩陰に隠れて追従オス（下位）にグルーミングおよび交尾を行うために、メスはとても注意深い策略を用いることが分かっている(Zinner, Krebs, Schrod, & Kaumanns, 2006)。ボノボにおける一部の高順位オスの交尾成功を高めるということは必ずしも繁殖成功を約束するものではない。Gerloff, Hartung, Fruth, Hohmann, and Tautz (1999)はDNA-typing研究により、放飼場のボノボにおける高順位オスは、おおよそ高順位メスの息子であり、高い繁殖成功を持つ事を報告した。しかしオス間の順位の違いは明らかにされず、直線的ではなかった。Gerloff らは3頭のオスをカテゴリ1（高順位）とし、他の3頭のオスをカテゴリ2（低順位）とした。DNA-typing 研究により、カテゴリ1の2頭のオスはほとんどの子の父である事が分かったが、カテゴリ2の3頭のオスも少なくとも1頭の子を残していた。カテゴリ1の1頭のオスの子は生まれなかった。この結果から繁殖成功においてオスの順位ただ一つが影響するというよりも、複数の配偶者の存在、精子間競争が働く交尾システムから成り立っている可能性が示唆される (Dixson & Martin, 2013)。また、メスの巧妙な戦略として、メスの選択とオスの監視行動が同時に起こるため、メスは月経周期における非排卵期に下位のオスと交尾を行い、排卵期には最も高順位のオスと交尾を行う。このような月経周期に依存する選好の変化は、人間における異性への選好研究でも明らかになっており、たくさんのオスから親による投資を引き出すメスの戦略ともとれるだろう (Penn, 2002)。

親による投資に関して言及すると、哺乳類の中でも最も子育てに勢力を費やしている種はサルといっても過言ではない。ウマやウシなど被捕食動物では、母体で十分に成長してから生まれ、その後の成長も早い。例えばウシは生まれた時から目が開き、ものの1時間で立つことができる。そして、わずか3歳で体重が約1トンの大人へと成長する。

ひ弱で逃げ足の遅い子どもは捕食者に狙われやすいため、そのような時期は極力短縮した生態である。一方で、捕食者であるライオンやトラは赤ちゃんが未熟な状態で生まれ、出生後の成長もゆっくりとしている。このような種とは異なり、サルは木の上で生活をしているために、捕食者がとても少なく、そのため子どもが成熟するまで時間がかかる(榎本, 1998)。Trivers の投資理論に当てはめれば、育児に多大な時間を要し、加えてメスが一人で育児をする霊長類は、強力なメスの配偶者選択が働くことは疑う余地がない。Trivers は鳥類のつがい外交尾の観察からこのような現象を想定しており、いわばメスに選択されないオスは他のオスよりもメスに投資することにより、メスとの交尾という利益を享受する可能性があると考えられる。ハゴロモカラスでは、ペア外交尾をしたメスは捕食者からの損失が少ないことが明らかになっている(Gray, 1997)。また、アデリーペンギンのメスでもペア外の交尾による報酬を受け取ることが知られている(Hunter & Davis, 1998)。霊長類でいうと、オスからメスへの毛づくろい行動や外敵からの保護、ボノボで観察されているエサの分配がそれにあたるのではないかと考えられる(de Waal, 1995)。

これまで述べてきたのはメスが複数のオスと交尾を行う直接的な利益についてである。最後に、日々最も発展している分野であり、メスですらも子どもの父親がだれであるかをコントロールできておらず、その適応的意義は解明されていない間接的な利益について考えていく。まず、メスが複数のオスを交尾により得られる利益、遺伝的相補性、いわば遺伝子の和合の影響が考えられる(Bishop, Jones, & Noble, 1996; Delph & Havens, 1998)。クシクラゲの研究によると、卵子がまるで精子を選択するかのように機能していることが明らかになった。メスによる隠された選択の可能性が示唆され、細胞レベルでの性選択の議論が沸き起こることになった(Carré, Rouvière, & Sardet, 1991)。スナカナヘビを用いた実験では、DNA-typing を用い、まずメスは複数のオスと交尾をするメスほど繁殖に成功すること。さらに、メスの DNA 構成と最も異なっている

オスが父親になることが明らかになった。遺伝的に近縁な個体との交尾は避けられる機構が働くことはしばしば見受けられるが（山極，1994）、それが射精後に起こっていることは新しい発見であった。クサリヘビ、ササゲゾウムシでも同様の研究がなされ、遺伝子構成と精子選択の関係が明らかになっている（Wilson, Tubman, Eady, & Robertson, 1997）。また、イエネズミではMHC（主要組織適合性抗原複合体）が母親と異なる父と交尾をすることにより、この生存能力を高めるといった結果が示されており、その指標は尿中に含まれるにおい物質であるようだ（Potts, Manning, & Wakeland, 1991）。ただし、いまだ和合性のあるMHCと不和合性のMHCの間に生存能力の差があるのかは明らかにされてはいない。

## 第2節 霊長類の配偶者選択

本研究対象である霊長類における彼らの社会生活、生殖生物学的研究、行動学的知見について記述する。

### 2-1 霊長類の社会構成について

伊谷(1977)は霊長類が夜行性から昼行性へと進化するに伴い、単独生活から集団生活へ移行したことを示し、集団生活をする真猿類の単位集団を一对の雌雄からなるペア型と、単雄複雌あるいは複雄複雌の構成を持つ群れ型とに分類した。彼が類人猿と他の真猿類の社会構造を峻別するに至った理由を説明する。ニホンザルをはじめとする真猿類の多くは、オスだけが集団間を移動する母系的な特徴を持っている。生物学的な血縁の認知が確かな母と娘は、集団内でまとまりあって血縁個体からなる集団を作る。子育てがほとんど一方的にメスの手に委ねられているこれらの母系社会では、血縁関係にあるメス同士が協力しあって生きていくのは、自らと子孫の生存条件を向上させるために至極当然の傾向である。同時期の1970年代に個体識別に基づく野外観察が進み始めており、タンザニアのチンパンジーとヴィルンガ火山群のマウンテンゴリラでは、オスではなくメスが集団間を渡り歩く事実を解明した。

ペア型と群れ型の社会の違いで伊谷(1977)が着目したのは、単位集団をメスがでるかでないかという点であった。それはまたメスが同性との共存を許容するかしないかという違いでもあった。集団生活を営む霊長類には、オスが一時的に、あるいは長期間にわたって単独生活をする種が多くみられる。しかしメスが単独生活をする種はほとんど見当たらない。進化の過程で集団生活へ移行した真猿類では他個体と集団で共存する事がメスに課せられた必須の条件であるともいえる。哺乳類にはメスだけが安定した集団を作って暮らし、繁殖期になるとオスを受け入れる社会形態を持つ種が多くみられる。繁殖上の負担の多いメスは、単独でオスと持続的な関係を結ぶより母系集団でオスたち

と一時的な関係を結ぶ方がはるかに利点が多いと考えられる。

マカクやヒヒの群れは母系社会であり、高順位なメスの娘は高順位を得て、同様に娘たちの繁殖の成功に正の影響を与える (Gomendio, 1990; Harcourt, 1987)。反対にオスは性成熟とともに群れを移り、交尾の機会を巡って同性と争うとされる。メスが複数のオスと交尾関係を結ぶ乱交型の交尾形式を持つニホンザルでは、父親と娘という認知は生まれえない。実際に DNA-typing 法により父親を調べた結果では、生物学的な父親と娘の間に子どもが生まれている。このような種では、父親と娘のインセストは心理的な機構よりもメイトアウトにより回避されていると考えられる。メイトアウトとは母系性を持つ霊長類社会において、オスが一つの集団に長期滞在しない特徴である。メイトアウトにより、結果的にインセストが回避されたと解釈することが現実的である (山極, 1994)。

一夫多妻の霊長類において、例えばゴリラやジェラダヒヒやハヌマーンラングールの移住オスは新しい一夫多妻の群れを見つけメスを獲得するか、先住オスを追いだし支配権を得るしかない。霊長類の集団は普遍的なインセストの回避がみられる外婚の単位であり、類人猿には集団同士がある程度親和的な交渉を結ぶ近隣関係がみられるだろうと予測されている。そして今西 (1961) は一夫多妻的なゴリラの集団には、母親と息子だけでなく、父親と娘の間にもインセストが回避されていることを想定してゴリラの集団を類家族と名づけた。類家族とは個体の移出入という点では母系的なニホンザルの群れに似ていた。思春期に達した息子は親の元を離れ、単独生活になり、他集団へ移る。しかし娘は集団を離れず、外から加入してくる若いオスと配偶関係を結ぶ、集団は2頭の年齢の異なるオスと配偶関係を持つ複数のメスからなる大きな類家族へと発展していく。この仮説を今西は自ら“入り婿説”と呼んでいる。

## 2-2 霊長類の配偶者選択

原則として霊長類を含む哺乳類ではメスが配偶者選択をする戦略を持つ。この理論の根底には Trivers の研究がある (Trivers, 1972)。彼は親による投資量が多いほうの性が、配偶者選択をする権利を持つと主張した。霊長類では、オスよりもメスの方が子育てにかかるメス自身のコストが高く、時間の拘束が多くなるためメスがオスを選ぶとされている。一方オスは、配偶者選択をせず、配偶者を最大にするべく戦略をとる (Gowaty, 1997)。前述したメスとは異なり、オスは子育てに参加しないため、時間的制約も無い。多くのメスに子孫を産み育てて貰うことこそが効率的に自らの遺伝子を後世に残す戦略であると考えられる。この雌雄間の戦略は相反し、葛藤する。このため雌雄は自らの繁殖成功度を最大にするため、配偶者選択や繁殖戦略はとても混乱した難しい問題となっている (Nikitopoulos, Heistermann, de Vries, van Hooff, & Sterck, 2005)。この入り組んだメカニズムを解明するにあたり、多くの研究はメス による配偶者選択に焦点を当ててきた。

多くの研究は、環境の影響や神経内分泌メカニズムにより成長し第二性徴が発現すると報告している。しかし、霊長類における交尾戦略が遺伝的に決定している可能性、もしくは単一の行動戦略が個の寿命を通して首尾一貫している可能性は無いといった立場もある (Dixon & Martin, 2013)。この環境の影響は同時に行動にも重要な因果関係をもたらす。例えばオランウータンにおいて、目立った形態的対比や差異がフレンジを持つオスと持たないオスとの間には存在する。一部の動物種の特にオスにおいて、遺伝的多型が形態学的差や相互的な繁殖戦略を決定している重要な役割をになう。この現象の例を上げると、性成熟した優位なオスはより大きく、人目につかないような“隠れ潜む”オスはより小さくなる (Oliveira, Taborsky, & Brockmann, 2008)。哺乳類では遺伝的多型は魚類のような影響は与えないが、野生のソーア羊において 15% のオスが小さいもしくは“傷ついた”角をもつ。そのような角の雄羊は他個体よりも権力が無い

め、交尾戦略としてはメスが日和見で交尾を受容してくれるのを待つほかない。また、象において遺伝的には不一致な牙のない個体が産まれることがある。一般的に牙のないオスは、オス間の競争においては不利であると考えられる(Dixson & Martin, 2013)。

### 2-3 霊長類のメスの配偶者選択

動物におけるメスの選択の存在について論争が絶えないにもかかわらず、繁殖成功への影響の十分な証拠は存在する (Anderson, 1994)。特に鳥類における研究ではクジャクの眼状紋など雄々しい性的装飾をもつ事がメスの選択に影響をする結果が示されてきた(Petrie & Williams, 1993)。伝統的に霊長類研究者はオス間の競争と順位が交尾成功の決定要因として考えてきた。そして、多くの霊長類においてメスが配偶者選択を行う証拠が蓄積してきた(Manson, 2007)。したがってメスは交尾を積極的にせがむ可能性があり (Beach, 1976)、他のオスを受け入れている間、特定のオスとの交尾を拒否する可能性もある。

オスの雄々しい特徴(形態や行動も含む)がメスの選好に影響を与える可能性がある。ごくわずかな霊長類研究は雄々しさとメスの選択と関連がある事を示した。Waitt et al. (2003) はメスのアカゲザルを用い、飼育下のオスの顔写真を見せ、オスの顔が赤みを増した時にメスの画像注視時間が長くなることを示した。マンドリルにおいては、メスは最も鮮やかな色を持つオスに交尾を求めた(Setchell, 2005)。“オスの顔の鮮やかさ secondary sexual colouration”から本質的な“オスの順位”の影響を議論するのは難しい。しかしこれら2つの性質は密接に絡み合っている。霊長類に関係する限りは、子孫への遺伝的利益を最大にする事においてメスの選択の重要性を測定することはあまり難しくない。さらに、雄々しい装飾や行動は寄生虫への抵抗に関連する情報(Hamilton & Zuk, 1982)、あるいは遺伝的質の良さと考えられる。

たくさんの研究がメスは高順位オスを配偶者として選択する証拠を示してきた。特に



良い例として、フサオマキザルにおける放飼場や飼育環境下のどちらでもメスは高順位オスとの交尾をしつこく要求した (Fragaszy, Visalberghi, & Fedigan, 2004)。しかしメスの選択とオスの監視行動が同時に起こる結果から、メスは月経周期における非排卵期に下位のオスと交尾を行い、排卵期には最も高順位のオスと交尾を行う。このような月経周期に依存する選好の変化は、ヒトにおける異性への選好研究でも明らかになっている (Penn, 2002)。Keddy (1986) は野生のベルベットモンキーの観察より高順位オスへのメスの選好を示した。さらに高順位メスはより選択が可能であり、例えば下位オスによる交尾行動の要求を拒否する事例も観察されている。

西アフリカ、タイの森林に住むチンパンジーにおいて、Stumpf and Boesch (2004) は 2 グループのメスを対象とした研究を行った。オス 4 頭中、最高ランクオスと最低ランクオスへの選好が 1 事例のみ観察された、第 2 グループでは高順位オスへの選好はみられなかった。マントヒヒ行動の広域的な研究より、メスが高順位オスの警戒の目を盗み、岩陰に隠れて追従オス (下位) にグルーミングおよび交尾を行うために、メスはとても注意深い策略を用いることが分かっている。このようなマントヒヒの一夫多妻における制限され閉ざされたコロニーにおいては、メスは交尾戦略と配偶者選択を相互に展開する。飼育環境下でのマントヒヒは若いオス (4-5 歳) が明らかに多くの子をもうける事が観察された (Zinner et al., 2006)。野生群において Swedell (2015) はしばしばリーダーではない若いオスとメスが交尾を行うことを観察している。

オスの順位はメスの選好の保証とはならないかもしれない。Perloe (1992) はメス達が群の中の 2 頭の高順位オスとの交尾を拒否した事例を記述している。その時メス達は特定の若い中ランクオスとの交尾関係を保持していた。Perloe はこの事例を年長のオスは明らかにメス達の母親と交尾を行っているため、インセストの回避メカニズムが働いた結果の現れではないかと推測している。これと同様の構造は、メスが新しく群れに移住してきた近親交配の可能性が低い新参のオスを選択するバイアスが働くと考えら

れる。

様々な種においてメス達はその種の社会集団の成熟間近の若いオスよりも成熟したオスと交尾を行うようだ。オランウータンではフリンジの発達したオスに惹きつけられる。しかし、小さく群れに属さない放浪中のオスの交尾の誘いは拒絶する (Galdikas, 1985; Mitani, 1985)。この事例は不幸にも単婚システムの種を鑑みても例がない。このメカニズムはインドリ、ヨザル、マーモセット、タマリンやテナガザルにおける配偶者選択の背景となっており、未だ良く解明されていない。単婚の鳥類のように、メスの選択は上述してきたプロセスの一端を担う可能性がある (Dixon & Martin, 2013)。

#### 2-4 霊長類における順位と配偶者選択の関連

霊長類の社会構造研究を受け、順位概念は明暗をはらんだ歴史を持つ。順位は、攻撃性や社会的接触における優勢同様に、食物獲得、水資源および配偶者やグルーミング相手の優先権を持つことを示す (Maslow, 1936)。しかし、このような主張の量的な実験は順位の定義全体を支えることは無く、議論が絶えない。研究の余地はあるものの、攻撃行動、性行動、グルーミングや他の行動パターンとその群内での順位との相関を示した実験も多くある。例をあげると、飼育下のタラポアンにおいては、明らかな攻撃行動と順位制度の関係性は測定が可能である。もし社会的・性的表現やマウントが攻撃的な出来事の後には起こるとしたら、それは一般的に攻撃提示によって社会的・性的表現の総量が予測可能であることとなる。低順位のタラポアンはより頻繁に高順位個体を “glance (一瞥する)”。反対に攻撃的遭遇において、“見つめる” 行動を測定すると高順位個体に多くみられる (Keverne, Leonard, Scruton, & Young, 1978)。マンドリルにおける接近・回避行動同様に (Wickings & Dixon, 1992)、ヒヒでも接近と回避行動を測定すると、それらは順位と関連がある。

群れの順位の枠組みにおいて、オスの地位によりどのような事態がおこるのだろうか。

例えば、関係性を反映するのか（もしくは行動的測定と相関する）、交尾の成功に影響を与えるのだろうか。このような疑問が湧いてくる。もし交尾の成功が子孫の数により反映される繁殖の成功を解釈するものと考えるなら、オス間の競争や交尾の成功は信じるべく適切な根拠として関連する (Darwin, 1901)。霊長類においてオスの順位が交尾の成功に影響する度合いについては、多くの議論がある (Ellis, 1995)。類人猿の 75 集団についてオスの順位と交尾の成功における比較分析によると、Cowlshaw and Dunbar (1991) は同年齢オスの順位と交尾の成功間には統計的有意な正の相関があると結論づけた。Dixon and Martin (2013) はサルや類人猿における放飼場と飼育環境下で行われた、オスの順位と交尾の成功に関して正相関を見出した論文をまとめた。圧倒的多数の種において複雄複雌の群れを形成することは明らかであり、群れ内に複数のオスが存在することから、彼らの順位関係の測定が求められる。一夫多妻の種においては、一般的にオスが 1 頭でメス達の群れを守り、群れを守る間は交尾に有利であると考察した。しかし一夫多妻の場合は、ジェラダヒヒやハヌマーンラングールに見られるような一夫多妻への新しいオスの加入することにより、新しいオスが“地位を引き継ぐ”影響を考慮に入れる必要がある。この現象はパタスモンキーでも見られる (Cords, 2000)。

昼行性の一夫多妻を作る類人猿とは反対に、夜行性の原猿であるガラゴ、ポト、ネズミキツネザルのオスでは、繁殖可能で人気のあるメスのテリトリーは重なり合っており、彼らは交尾状況下で統制されていると考えられている。最新の研究では、少なくとも一部の種ではメスが複数のオスと交尾する事が明らかである (Kappeler, 1997)。ほとんどのガラゴ、スレンダーロリス (Nekaris & Bearder, 2007)、ドワーフキツネザル (Kappeler, 1997)、これら種ではオスの交尾成功と順位は何の役割も果たしていない。ハイネズミキツネザルにおける実験室実験では、成熟したオスは攻撃的支配制度を形作り、同時に高順位オスは明らかに交尾の優先権を持ち、繁殖に成功している。

飼育タラポアンにおける、最上位オスだけがメスと交尾が観察され、強力な順位の影

響が示唆される。タラポアンは性成熟したメスは一貫してオスよりも高順位であるため珍しい社会構造を持つ(Dixon, Scruton, & Herbert, 1975)。野生環境下では、多くのオスタラポアンは例年の繁殖期間に性的に活動的になり、オスの順位影響は知られていない(Rowell & Dixon, 1975)。配偶者選択におけるメスの影響や交尾頻度はフサオマキザルやウーリークモザルなど多くの霊長類種の野生環境下での研究が行われてきた(Fragaszy et al., 2004)。

オスの順位が交尾の成功に与える影響の2つ目の例を提示する。準放飼場のオスだけの群れを用いたマンドリルの研究より、6頭のオスマンドリル間で直線的階級が明らかであった(3頭の成熟したオスと3頭の未成熟オス)。オス間の順位で攻撃的な支配力と回避と立ち退き行動(the avoidance/displacement)に相関がみられた。その群外では他の3頭の性成熟したオスが単独もしくは半単独環境下にて飼育されていた。彼らの順位はオス間で認識可能で、最も高順位の単独飼育されたオスは、グループを総合してもやはり“顕著で例外的な最上位個体”であった。彼らにおける交尾の成功は明らかに順位と関連があった。上述した例外的な最上位個体は、年1度の繁殖期において全ての性成熟したメスと交尾を行っており、全射精回数の70%は彼が占めていた。彼は他のオスよりも突出して優れた繁殖成功を残した。さらに、DNA-typing 研究よりその群で生まれた子の父である事も認められた(Dixon, Bossi, & Wickings, 1993)。そこでは、群居していない(群れに属さない)オスは性的活性をしないが、群居していないオスの中でも最上位個体だけは6頭のメスと交尾しており、総射精回数の7%はその個体が占めていた。群れ内の低順位オスと同様に、成熟間近のオスでも交尾の成功はほとんど見られなかった。この例より、このオスの順位と交尾成功の分析に成熟間近のオスが含まれることで、観測された結果を誇張している可能性が説明できる。一部の研究者達は分析対象に成熟間近のオス個体が含まれる場合の、交尾成功と順位の間の特相にはバイアスがかかっているとして反論している。そこで、Cowlishaw and Dunbar (1991)はこ

の成熟間近のオス個体についての問題を比較分析している。成熟間近の個体を統制し、成熟したオスの順位だけを解析対象とした場合、オスの順位と交尾成功には依然として正の相関がみられた。

興味深い2つ目の事実は、マンドリルにおける“non-fatted”オスがメスと交尾する能力を持つ事である。Non-fatted オスとは、群を持つオスよりも二次的な性的装飾が未発達で、血漿テストステロン値が低い傾向がある (Setchell & Dixon, 2001; Wickings & Dixon, 1992)。この結果から、グループを総合した中で高順位を獲得できなかったオス (non-fatted オス) が代替の交尾戦略を用いている可能性が示唆される。高順位を得られなかったオス達は異なる社会、性的戦略や繁殖発達の経路の構築を目的としている可能性がある。そしてこの戦略は発達の過程において変化する可能性も同時に持っている。

ボノボにおけるオスの順位と交尾成功の例を提示する。チンパンジーと違い、オスのボノボはメスとの交尾関係の形成や特定のメスの所有 (即ち、高順位オスによるメスの防衛) がみられる。しかし Kano and Ono-Vineberg (1992) は、一部の放飼場におけるボノボのオスは性的活性がみられるにもかかわらず、オスの順位と交尾成功の間には正の相関がみられることを見出した。興味深いことに、この結果は成熟間近のオス個体が解析対象に含まれるため、オスの順位と交尾成功の相関がみられたとは考えていない。成熟したオス 14 個体だけを用いて解析した場合の方が統計的有意差は大きかった。最新の研究では、Surbeck, Mundry, and Hohmann (2011) は放飼場のボノボにおいて、オスの順位と交尾成功は正の相関があると結論づけている。しかし著者らは、低順位オスの母が群れ内に存在する場合、低順位オスの交尾成功は増加する現象を発見した。母の成熟した息子たちへの援助は、配偶者への接近を促進する可能性がある (Surbeck et al., 2011)。

オスの順位と性的活動間の関連を示す、最後の例を示す。18 頭の成熟したオスを

含む飼育された群の研究では、4頭の高順位オスは観測された交尾行動の87%を占めていた。ベニガオザルの研究では、このような高順位オスの存在は低順位オスの交尾行動を抑制する結果が示された。DNA-typing 研究ではベニガオザルの高順位オスは大多数の子の父親である事が確認された (Bauers & Hearn, 1994)。

様々な霊長類における、オスの順位と交尾成功の間に正の相関が認められたにもかかわらず、意味を誤解している可能性があり、この現象はいたるところで見られる。オスの順位により交尾の利益を得ることの裏付けを間違って行ってきた可能性がある (Dixson & Martin, 2013)。

## 2-5 メスの乱交

ここまで多くの研究を示してきたが、低順位オスが交尾を行っている事実や、精子間競争の可能性も示唆されオスの順位のみでこれら現象を説明するのは困難であった。この現象を説明するに当たり、注目されたのが“乱交”であった。Trivers (1972)は鳥類の研究から、一夫一妻制のカップルから生まれた子どもが“社会的父親”とは別に生物学的父親が存在するつがい外交尾を示した。メスが配偶者以外と交尾を行う利点について、彼は親の投資理論を用いて説明を行っている。鳥類の95%は一夫一妻制であるが、DNA-typing 研究からつがい外交尾、およびつがい外父性の両方が、70%で確認されている (Birkhead & Møller, 1998)。これら事実は、配偶システムを考える枠組みに大きな疑問を投げかけた。これまで一夫一妻と一夫多妻とを分け、一夫多妻ではオス間の競争が激しくなり、メスにより選択されやすいオスが存在すると仮定してきた。しかし一夫一妻でもそれは表向きの社会的な一夫一妻制に過ぎず、メスは目立たない場所で配偶者選択を行っていたと考えられる (M. 長谷川, 2005)。

霊長類で乱交を示した例を提示する。Nikitopoulos et al. (2005) は性成熟した飼育下のカニクイザルを用いて、オスの順位とメスの選好の関連を測定するべく

Pair-choice-test を考案し実施した。その結果、オスの順位とメスの選好に関連は見られず、むしろメスは乱交である結果が示された。乱交にはメスにとって適応的な側面を持つ。乱交は精子間競争やメスのひそかな選択を可能にするために必須である。乱交によりメスは複数のオスからの投資を引き出し、養育を容易にする戦略とも考えられている (Birkhead, 2000; Havlicek, Roberts, & Flegr, 2005)。

## 2-6 現段階の課題

霊長類の配偶者選択は今まで多くの研究が成されてきた。しかし上述したように、環境要因、順位要因、母親の順位要因、等多くの影響が考えられ、さらに霊長類の性行動は雌雄間で葛藤しており、折り合いをつけるように成り立っている (Nikitopoulos et al., 2005)。全ての要因を網羅しながら研究を行うのはとても困難を伴う事は明らかである。歴史的に順位と配偶者選択には多くの研究が費やされてきたが、近年では DNA-typing の技法により順位とは無関係に交尾行動が見られるメスの“乱交”戦略が多くの霊長類で見られる事が分かり、乱交になる理由いわば戦略を説明する研究間に相違がみられる。結果間の相違をもたらす根底にも、霊長類社会の持つ複雑さと雌雄の戦略の葛藤があるに違いない。

しかし、一方でメスが交尾の選択権を持つ前提 (Gowaty, 1997) は多くの研究で用いられてきた。オスによるメス選好は存在しないのだろうか。投資理論上、オスは選択をせず、可能な限り多くのメスと交尾を行うことこそが適応だと仮定される。しかし、野生のチンパンジーにおける研究では、オスは年長のメスを選好する結果が示された (Muller, Thompson, & Wrangham, 2006)。同様のオスによる配偶者選択が飼育下のマカクでも示されており、オスは若いメスよりも年長のメスを選好し、経産の年長メスは高い繁殖成功であった (Anderson, 1986)。もし、オスの配偶者選択を仮定し雌雄の配偶者選択を研究する場合は、今まで以上に複雑で難しいものになるであろう。オスは特に

順位の影響が採食、体格や、攻撃性に顕著に表れる。この問題を解明するにあたり、雌雄共に個体間に生じる社会的要因を排除し、統制された実験環境下を用いる必要性があると筆者は考える。もちろん、霊長類は社会性の動物であり、野生環境下で順位要因を排除することは不可能であり、順位を考慮に入れず霊長類の配偶者選択行動の全てを明らかにすることはできないだろう。de Waal（2007）は動物の行動を研究するということは、とどのつまり解釈するということであるが、解釈が間違っているかもしれないという感情には、絶えず悩まされるものだ、と述べている。動物の研究は過剰解釈あるいは沈黙の両極端なシーソーの上で成り立っている。そして行動の研究は、これらの両極端な態度の間のシーソーの上に成り立つと記している。

本研究は先行研究における大前提の“解釈”を検証対象とし、今後研究を行う必要性があると考えている。今まで示してきた通り、多くの霊長類研究は“メスによるオス選択”という観点で繁殖相手の選好を研究してきた。本研究では霊長類の“オスによるメス選択はあるのか”という霊長類の繁殖相手研究の根本部に着目し実験を行った。



### 第3節 本研究の目的と構成

本研究は飼育環境下のカニクイザルの配偶者選択に関する一連の研究を総括したものである。一言で動物といっても野生動物、いわゆるペットに分類される飼育動物や、学術的研究目的および種の保存が目的の動物園での飼育動物、研究に重要であるとして飼いならされ、合目的に育成・繁殖・生産された動物としての実験動物といった分類で定義することができる(和, 1982)。研究対象とするカニクイザルは国立研究開発法人医薬基盤・健康・栄養研究所霊長類医科学研究センター (Tsukuba Primate Research Center, National Institutes of Biomedical Innovation, Health and Nutrition: TPRC) にて繁殖および育成された個体であり、いわば実験動物である。TPRC は約 40 年前から医科学研究や国家ワクチンの検定のために実験用サル類を生産してきた。サル類は系統発生的にヒトに近縁であり、かつ生理的にもヒトに似ている点が多いことは、それ自体サル類の重要な特性である。また、なんといっても代用ヒトになりえる動物は非常に貴重な存在であるといえる(和, 1982)。加えて、彼らのもつ極めて複雑な社会構造はヒトの心理・行動の系統発生を考えるうえで貴重な情報となり得るだろう。

サルを実験動物として扱うにあたり、温度や湿度や照明などを一定にした飼育室で、一定の飼料により飼育される。1980 年代に和が述べたように、当時国立予防衛生研究所と呼ばれていた現在の TPRC では、実験室生まれのサルが生産されており、野生のサルと比較して様々な長所を持つ反面、交尾ができない、妊娠して出産した子どもの哺育ができない、その他さまざまな行動上の欠陥が散見されていた。サルの繁殖行動の異常に関して、Harlow, Dodsworth, and Harlow (1965) は初期の経験が社会的発達へ与える影響について研究した。隔離飼育ザルが交尾行動に異常をきたすことを示しており、交尾ができない個体に関して心理学的な考察がなされた。TPRC では現在も原因究明と、交尾行動の改善を通して繁殖効率向上に努めている。

そもそも、交尾行動に異常をきたすといっても、TPRC のコロニーにおいてどのよう

な頻度で発現しているのか、何かしら共通性があるのか、実態の調査から始める必要があった。まず、2章にて繁殖に関する基礎データの収集し、カニクイザルの性成熟に関する発達過程を明確にした。3章では大規模データより交配場面において妊娠しやすいメスの特徴を解析し、4章で実験的に交配を設定し妊娠のしやすい個体としにくい個体では雌雄同居中にどのような行動の違いがあるのかを比較した。最後、5章では妊娠しやすいメス個体の持つフェロモン様物質の検討をした。

## 第2章 カニクイザルの性成熟に関する発達過程

サル類はヒトと同様の疾病、例えば肝炎、ポリオに罹患するため古くからワクチン検定をはじめとした医薬研究にて利用されてきた。加えて、月経周期を持ち、子宮内膜症などの疾病モデルとなり、不妊治療やその他生殖医療のための研究にも多く使用されてきた (Archer, 2004; Cline et al., 2001; Kaplan & Manuck, 2004)。約 200 種あるといわれているサル類の中でも、基礎データが豊富なアカゲザル、カニクイザルなどのマカ属サルが多く研究に貢献している (Dixson & Martin, 2013; Robinson & Goy, 1986)。アカゲザル、カニクイザルに関する生殖生理、生殖行動に関する報告も多く、月経周期はそれぞれ、25.5-29.5 日 (Robinson & Goy, 1986) および  $29 \pm 4$  日 (Kobayashi, Koyama, Yasutomi, & Sankai, 2015) でほとんど同じである。しかし、アカゲザルは繁殖シーズンを有しているが、カニクイザルは季節に関係なく繁殖可能な動物である。このように、類似しているところと異なるところを理解したうえで実験動物として研究に用いる必要がある。

身長、体重の発育状況は学童期では特に大切であり、それは霊長類でも同様といえよう。身長加速現象は身体の成長機構に参加する間脳ないし大脳辺縁系における緊張水準の上昇を示唆する。つまり、この現象は心理・生理的あり方の変化を意味する。発達とは、本来それぞれ速度を異にする心的・体制的諸次元が相互に多様な発達連鎖の関係を保ちながら展開していく過程であると定義できよう (澤田, 1982)。矢野 (2016) は、発達心理学は、心理学の中でも最も生物学に関連が深い。それは、発達の概念が生物学の個体発生を研究対象としているからである、と述べている。繁殖行動を対象とするうえで、被験個体の性成熟、いわば個体発達の一部を明らかにすべきと考えた。本章ではカニクイザルを対象として初潮と妊娠する能力の関係を明らかにするために、性成熟や身体の発達に関する基礎的なデータを解析した。

一般的に、初潮は性成熟の指標として用いられている。月経初来のためには、生殖器が機能していることが前提となり、その生殖器を生理的にコントロールする内分泌機能も同時に完成していなければならない。そういった観点では初潮は性成熟の指標といえるが、サルの月経周期が安定するまでには、初潮後さらに期間が必要である。同様の報告がヒトでもあげられている。2014 年の研究によるとヒトの初潮は 12 歳とされている(甲斐村 & 上田, 2014)。しかし、これらの発育開始時期や完了までの期間には個人差がある。排卵性の月経周期は初経当初 から見られることはほとんどなく、徐々に確立されるものであることがわかってきている(松本 & 北村, 2004; 福岡, 2008)。ヒトの場合は月経随伴症状として、多くの女性が月経困難症を呈していると報告されている。思春期の月経困難症は、多くは原発月経困難症であり、初経後 2~3 年経って、排卵周期がみられるようになってから起きることが多い。しかし、無排卵周期の際に起こる場合もあり、この場合の月経困難症は、子宮発育不全の子宮腔内に経血が溜まり、これが硬く閉鎖している頸管を通過する際の刺激によって起こるとされる。また、また無月経の要因として一定限度以上の減食による痩せ、環境などのストレス、過度のスポーツなどが挙げられる(檜原 & 宮川, 2000)。

多くの研究者は、サル類の性成熟に関して経験上の情報を有していると思われるが、詳細な情報を示した報告はほとんどない。アカゲザルにおいては、Wilén and Naftolin (1976) らがホルモンに依存した性周期の変遷を報告した。また、Bercovitch and Goy (1990) は初潮年齢が平均 29.8 月齢であることを明らかにした。カニクイザルでは、初潮発来時期、その後、妊娠を得るまでの基礎データを示した報告はほとんど見られない。

本研究では、排卵時期にあわせて雌雄同居するという方法での繁殖成績を解析に用いた。Yoshida, Hanari, Fujimoto, and Sankai (2010) らはカニクイザルの性ホルモン動態を解析し、月経から数えて 8~15 日の間に約 60% のカニクイザルで排卵が認められ、

交配の最適日は月経後 12 日目であると報告している。そこで、本研究では、月経初日から数えて 11～13 日を含む 3 日間、雌雄を同居させて繁殖を試みた。

カニクイザルの成長のもっとも単純で信頼できるデータが体重変動である。Jayo, Jerome, Lees, Rankin, and Weaver (1994)はカニクイザルを young (3.7-6.4 years)、adult (6.5-10.5 years)、mature (10.5-22.0 years)と 3 つの期間に分類し、体重の増加と骨密度上昇を示した。このように体重を指標とした解析は多くの研究者により成されてきたが、初潮を加味した解析はなされていない。初潮前後はメスにとって大きな身体の変化をもたらす起点と考えられる。

本実験で注目したのは 3 つの時期への到達年齢とそのときの体重である。まずは、これまで明確に示されてこなかったカニクイザルの初潮時期に注目した。さらにその後、定期的な月経周期を示すまでにどの程度の日数を要するかを解析した。最後にいつ妊娠を得ることが可能かに着目し、性成熟のベースラインを明らかにすることを目的とした。

## 方法

### 被験个体

本研究は、TPRC で繁殖、育成されたメスのカニクイザル 45 頭を対象として実施した。TPRC では、以下のような人為的コントロールの下でサル類の繁殖、育成が行われている。TPRC で性成熟した全ての個体は、ステンレスケージ(横幅 0.5m×奥行き 0.8 m×高さ 0.9m)により飼育されている (Figure 2-1)。隣り合わせのケージは連結できるようにデザインされ、複数のケージの連結も可能である。飼育室の温度は 25℃±3 を保持されている。換気は 1 時間あたり 12 回となるよう空調設定されており、室内灯は午前 7 時から午後 7 時までの 12 時間点灯し、残りの 12 時間は消灯となっている。カニクイザルは毎朝 100 グラムのリンゴと 70～100 グラムの固形飼料が与えられ、飲料水は常時摂取することができるようになっている。

カニクイザルは、毎日動物技術者により元気、食欲、便の状態、月経出血の有無という4項目について観察され、その記録はコンピュータ管理されている。個体に何らかの異常を認めた場合は、獣医師による適切な処置を受けるシステムとなっている。TPRCのサルは離乳後、年齢や体重が近い個体2から3頭で複数頭による飼育をされている。このような飼育が約2歳まで継続し、その後メンスを的確に観察するため一頭毎の飼育に移行する。メスはメンスが観察され、かつ動物技術者の判断により交配に適しているとされた場合は、雌雄同居を設定し、妊娠、出産を繰り返す。

月経出血はケージの下で床面での出血痕を観察することで記録された。それに加え、微生物学的に制御された健康な実験動物を提供するため、約2年に1回の頻度で血液検査などの獣医師による健康検査が行われている。また、体重測定は、このような健康検査時を含め、交配時に行われるケージ移動の際など麻酔を使用したときに、実施され記録されている(Tsuchida, Yoshida, Sankai, & Yasutomi, 2008)。

妊娠診断は超音波診断装置により、同居初日から数えて3から5週目に行われた。妊娠の成否はおおよそ3週目で判断可能であり、5週目では胎児心拍が正確かつ明瞭に確認することができる。実際の手順としては、5～10 mg/kg量の塩酸ケタミンを筋肉内投与し、麻酔下のカニクイザルの下腹部にエコーゼリーを塗り、超音波診断装置のプローブをあてて子宮を探し、角度を変えて操作しながら子宮内腔を検索した。妊娠していれば、子宮内腔に暗い陰影の胎嚢が認められ、胎児が5週齢前後であれば、明瞭な心拍が確認できる。一方、非妊娠時の子宮内腔は、超音波画像では中心部に明瞭な横一本線が認められる。



Figure 2-1 飼育中のサル

#### 雌雄同居

月経が確認されたメスは可能な限りオスとの同居をセットした。同居するスペースがない、同居するオスがいないなどの事情で一部、同居をセットできない場合もあった。対象個体は、確認した月経 771 回中（不定期的な月経も含まれる）378 回においてオスと同居させた。雌雄の同居日は、メスの月経出血後 11 日目から開始した。雌雄同居させる前日に、体重測定および目視、触診による保定検診を行い健康状態良好と判断されたメスをオスの隣のケージに移動した。なお、移動に伴う一連の作業は、ケタミン麻酔下で実施した。交配のための雌雄の同居は、雌雄隣りあわせにある 2 個のケージを連結して行った。

#### 統計解析

メスの初潮 (First Menstrual)、定期的な月経獲得 (The Start of regular Menstruation) 及び初妊娠 (First Pregnancy) に関する過程を解析するため、2002 年か

ら 2009 年に出生した個体でかつ、2014 年 11 月までに初めての妊娠を経験している個体を選出した。解析に使用した用語の定義は Table 2-1 に示した。

**Table 2-1 使用語の定義**

Periods	Definitions
First Menstruation (Menarche)	<p>Age in Days 初潮におけるメンスの初発日を初潮日齢とした。</p> <p>Weight at First Menses* 初潮日齢に最も近い体重計測データを採用した。</p>
The Start of Regular Menstruation	<p>Age in Days 定期的な月経の初発日齢は、月経が <math>25 \pm 5</math> 日以内に二度確認された場合の最初のメンス日とした。</p> <p>Weight* 定期的な月経の日齢に最も近い体重計測データを採用した。</p>
First Pregnancy	<p>Age in Days 妊娠日齢は最終雌雄同居日の初日と定義された（雌雄同居日は排卵期であり、受精可能である）。</p> <p>Weight* 初めての妊娠日齢に最も近い体重計測データを採用した。</p>

\* もし体重が対象とする日の前後 3 カ月以内に計測されていた場合は、そのデータ



を使用した。しかし、サル体重が対象日の3か月以内に計測されていなかった場合は、対象日の前後の体重データの平均値を採用した。

研究対象とした45個体の初潮から初めての妊娠を得るまでの情報をFigure 2-2に示した。なお、この図を作るにあたり、Table 2-1に示した定義のほかに、初潮から交配日までの日数のデータを使用した。交配日は、交配をセットした初日と定義した。

被験個体の日齢及び体重に関して、First Menstruation

から The Start of Regular Menstruation、The Start of Regular Menstruation から First Pregnancy、First Menstruation から First Pregnancy 間の日齢および体重に関する差の検定を行うため、MCMC法を用いたベイズ分析を実施した。分析には以下のURLのプログラムを使用した。

<http://y-okamoto-psy1949.la.coocan.jp/bayesian/NormalOneVar/> (2016年11月1日)

## 結果

Figure 2-2に初潮、定期的な月経獲得、さらに初めての妊娠について個体ごとに示した。Animal. No. 7、13、18、19と35（全体の11%にあたる）は定期的な月経以前に妊娠が認められた個体で、定期的な月経日齢を算出することができず、データから除外した。また、初潮のあとすぐに定期的な月経を示した個体は45例中わずか4例（9%；Animal. No. 12、17、31、44）のみであった。定期的な月経獲得以前に交配をセットした例は19あり、そのうち5ケースで妊娠が認められ、妊娠率は26%であった（5/19）。定期的な月経獲得以前に交配をセットした残り74%は、定期的な月経を獲得したのちに妊娠した。一方で、定期的な月経を示してかつ、オスとの初めての同居で妊娠した個体は、40例（定期的な月経を示す前に妊娠した5例を除く）のうち3例（8%；Animal. No. 32、36、38）であり、残り37例（92%）は複数回の月経でオスと同居したのちに妊娠した。

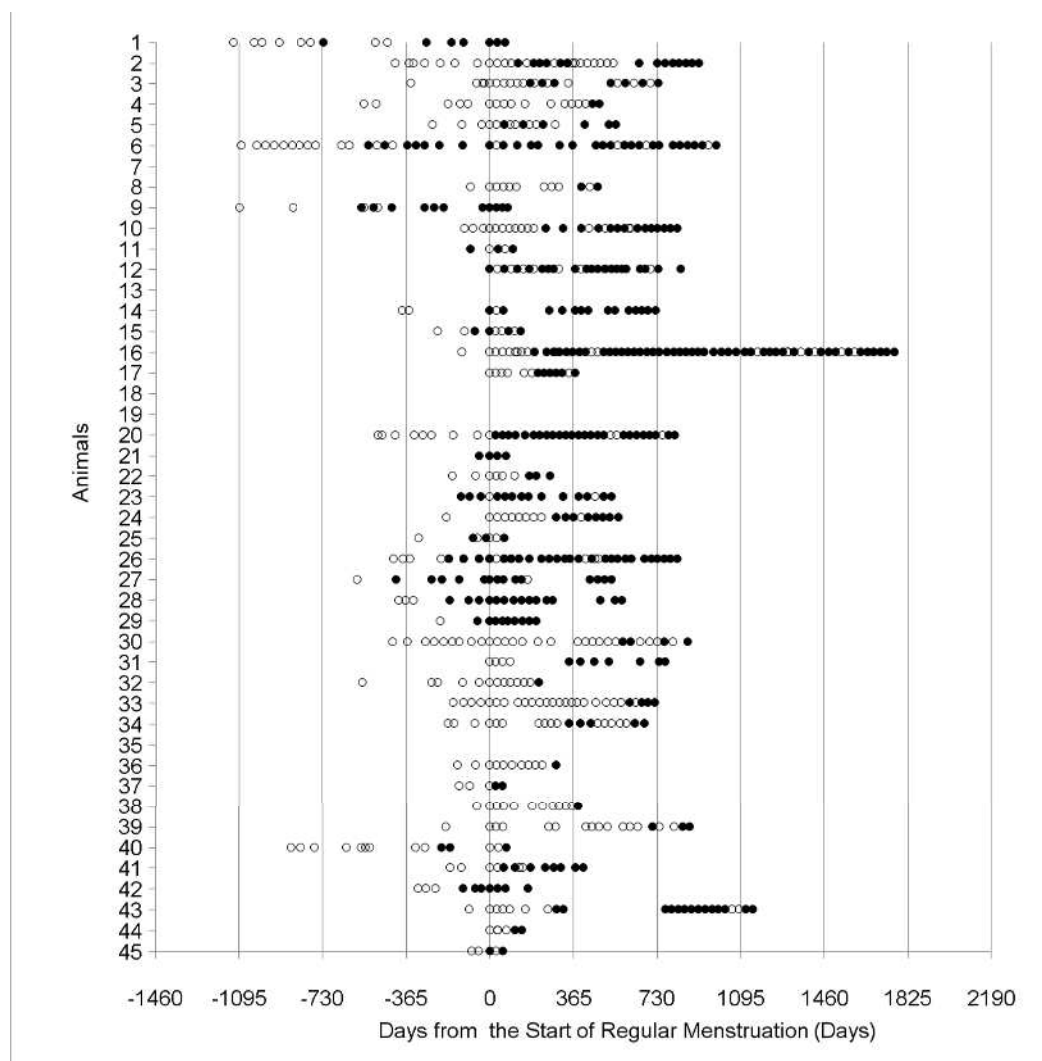


Figure 2-2 45 個体の初潮から初妊娠までの事例

横軸は初潮からの日数をしめしており、0 を定期的な月経獲得時とした。○は月経を示しており、●は月経後に雌雄同居が設定された場合を示した。各個体の最初の○は初潮を示しており、最後の●は妊娠を示している。加えて、定期的な月経以前に妊娠したため、定期的な月経のデータを取れなかった、Animal. No. 7, 13, 18, 19 と 35 は欠損値とした。

Table 2-2 は初潮初来時 (First Menstruation)、定期的な月経周期を獲得した時 (Start of Regular Menstruation)、初妊娠時 (First Pregnancy)における日齢の平均値を示した。カニクイザルにおける初潮発来時期の平均年齢は 3 歳 2 ヶ月齢(1,164.15

日齡)であった。また、定期的な月経を認めた時期の平均は3歳11ヶ月(1452.8日齡)であった。初潮から定期的な月経周期を認めるまでには、約9ヶ月(282.5日)かかった。

初妊娠時期の平均は5歳4ヶ月(1970.28日齡)であった。すなわち、定期的な月経周期を示してから、初妊娠に至るまでには約1年4ヶ月(495.9日)を要した。初潮から初妊娠までには、2年以上を要した。

Table 2-2 初潮、定期的な月経の初来、初妊娠に関する年齢データ (n=40)

	Average	Standard	Minimum	Maximum	Quartile		
	Age	Deviation					
	(Days)				25	Median	75
<b>First Menstruation</b>	1164.15	216.95	637	1568	989.25	1148.00	1255.50
<b>Start of Regular Menstruation</b>	1451.625	334.84	832	2675	1251.75	1406.50	1547.00
<b>First Pregnancy</b>	1970.28	428.7	1421	3233	1605.75	1975.00	2220.25

Figure 2-3 は A 初潮初来時 (First Menstruation)、B 定期的な月経周期を獲得した時 (Start of Regular Menstruation)、C 初妊娠時 (First Pregnancy) の日齢に関してヒストグラムを描いた。また、経過時間の比較を行うため、D 定期的な月経獲得時－初潮発来時、E 初妊娠時－定期的な月経獲得時、F 初妊娠時－初潮初来時に関するヒストグラムを描いた。D、E、F のそれぞれの平均値は 287.48 日齢、518.65 日齢、816.13 日齢となった。

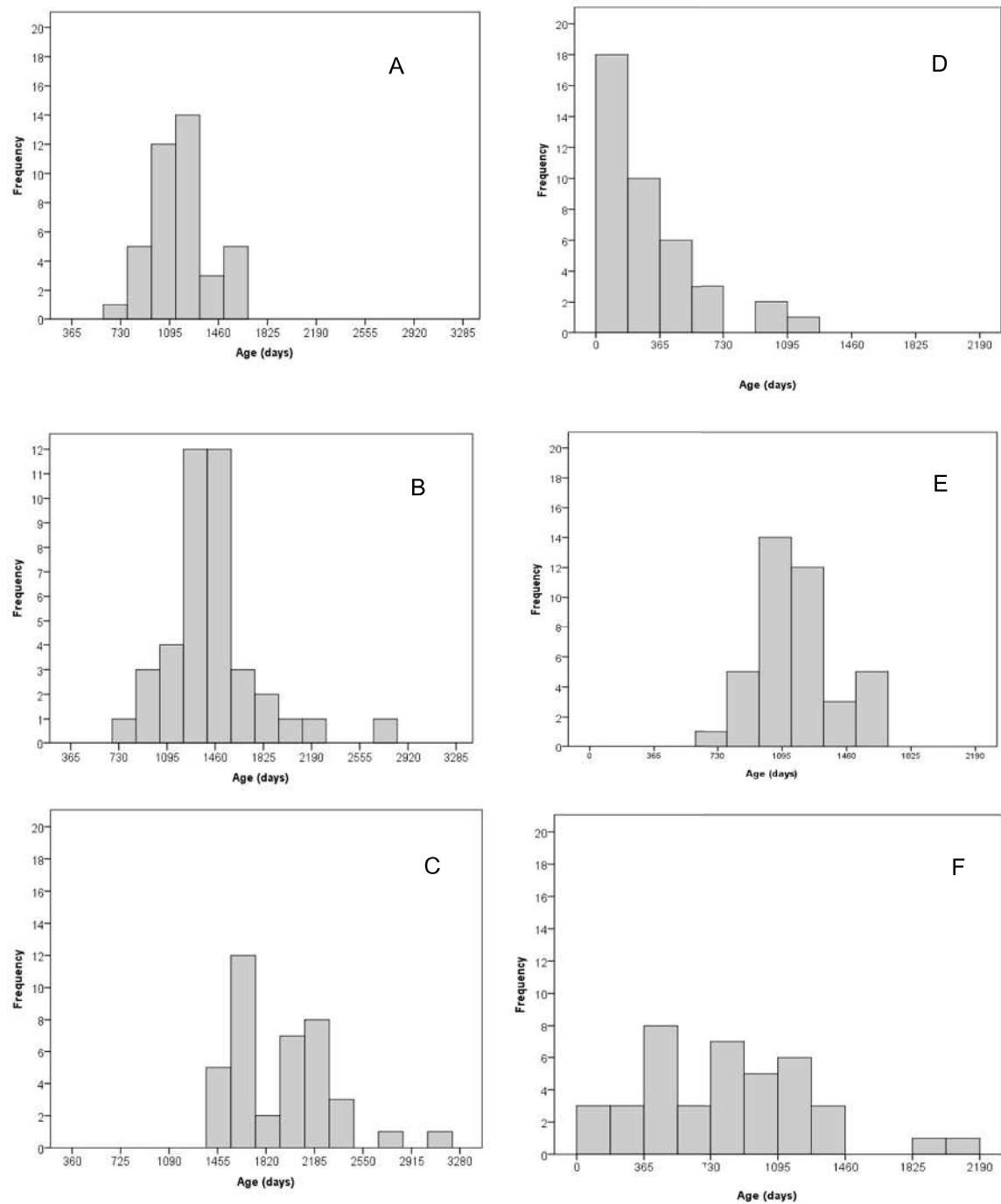
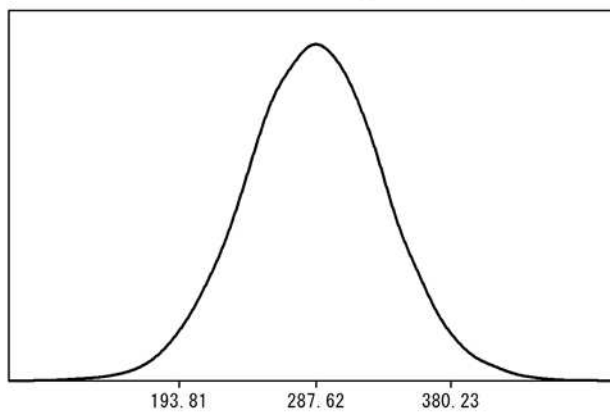


Figure 2-3 年齢の分布

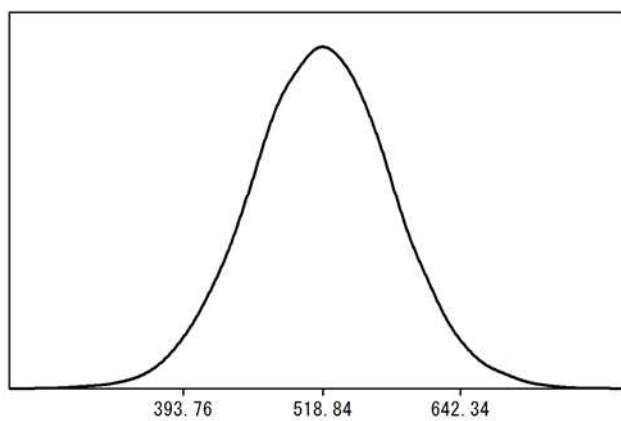
A は初潮初来日齢 (n=40)、B は定期的な月経の初来日齢 (n=40)、C は初妊娠日齢 (n=40)、D は初潮から定期的な月経獲得までの経過日数、E は定期的な月経から初妊娠までの経過日数、そして F は初潮から初妊娠までの経過日数のヒストグラムを示した。

Figure 2-4 でベイズによる確信区間を推定した。その結果、初潮から定期的な月経までは MAP 287.62 日 (95% CI: 193.8, 380.23)、定期的な月経から初めての妊娠までは MAP 518.84 日 (95% CI : 393.76, 642.34)、初潮から初めての妊娠までは MAP 806.35 日 (95% CI: 653.02, 957.75) という結果を得られた。

First menstruation to The start of regular menstruation



The start of regular menstruation to First pregnancy



First menstruation to First pregnancy

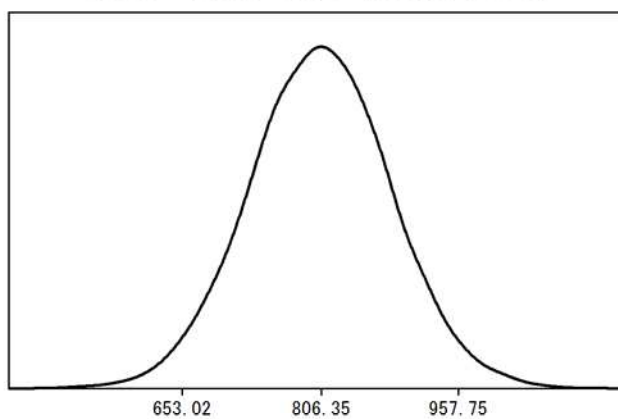


Figure 2-4 日齢を対象とした平均値の事後分布

Table 2-3 は体重に関する初潮時、定期的な月経時、初妊娠時の平均値を示した。体重は初潮から定期的な月経周期を獲得するまでの間に 0.22k g、定期的な月経周期を示してから、初妊娠時までに 0.29k g の増加があった。初潮から初めての妊娠までは 0.51k g 増量しており、これは初潮時体重の 21%にあたる。

Table 2-3 初潮、定期的な月経の初来、初妊娠に関する体重データ (n=40)

	Average Weight (kg)	Standard Deviation	Minimum	Maximum	Quartile		
					25	Median	75
First Menstruation	2.34	0.3	1.65	3.04	2.14	2.33	2.5
Start of Regular Menstruation	2.56	0.37	1.94	3.83	2.34	2.5	2.7
First Pregnancy	2.87	0.37	2.34	3.79	2.59	2.76	3.08

Figure 2-5 はA初潮初来時 (First Menstruation)、B定期的な月経周期を獲得した時(Start of Regular Menstruation)、C初妊娠時 (First Pregnancy)の体重に関してヒストグラムを記述した。また、体重変化を分析するため、D定期的な月経獲得時－初潮発来時、E初妊娠時－定期的な月経獲得時、F初妊娠時－初潮初来時の変化量をヒストグラムに描いた。D、E、Fのそれぞれの平均値は 0.22kg、0.31kg、0.53kg となった。



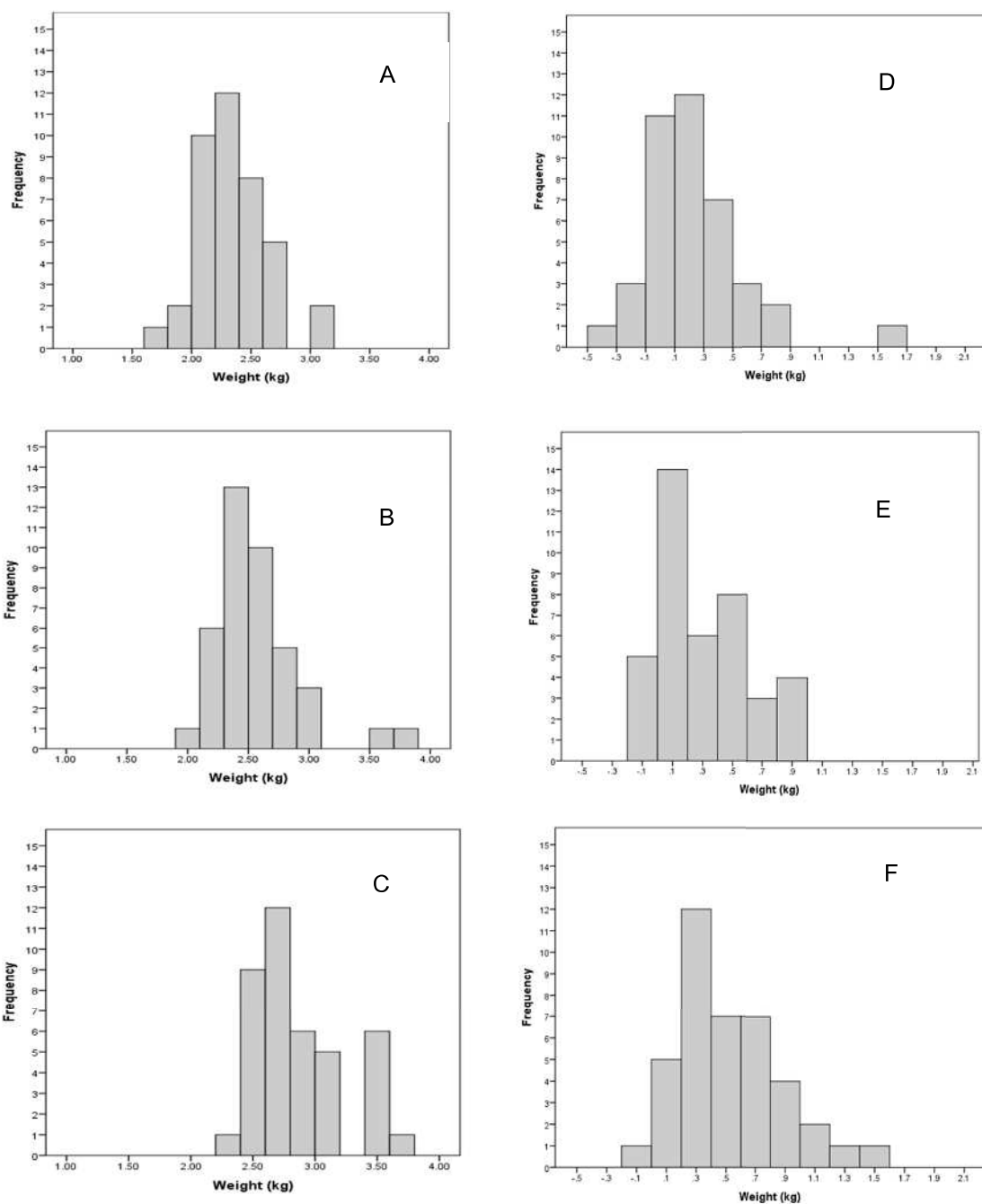
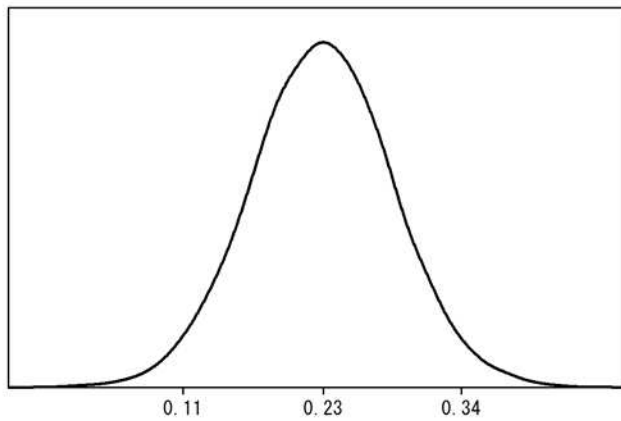


Figure 2-5 体重の分布

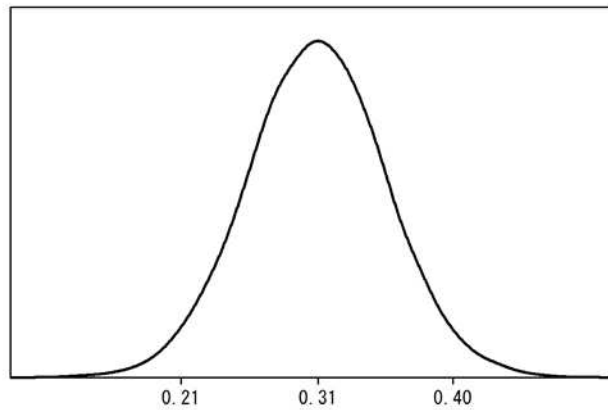
Aは初潮初来体重 (n=40)、Bは定期的な月経の初来体重 (n=40)、Cは初妊娠体重 (n=40)、Dは初潮から定期的な月経獲得までの体重変化、Eは定期的な月経から初妊娠までの体重変化、そしてFは初潮から初妊娠までの体重の変化をヒストグラムにより示した。

Figure 2-6 はベイズによる確信区間を推定した。その結果、初潮から定期的な月経までは MAP 0.23kg (95% CI: 0.11, 0.34)、定期的な月経から初めての妊娠までは MAP 0.31kg (95% CI: 0.21, 0.40)、初潮から初めての妊娠までは MAP 0.53kg (95% CI: 0.42, 0.64) という結果を得られた。

First menstruation to The start of regular menstruation



The start of regular menstruation to First pregnancy



First menstruation to First pregnancy

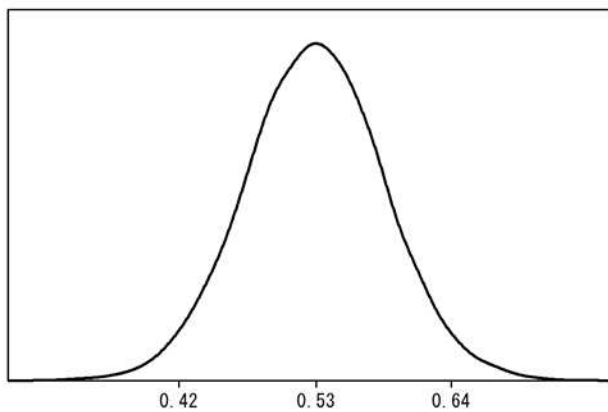


Figure 2-6 体重を対象とした平均値の事後分布

## 考察

本研究は、メスの性成熟に関する 3 つの periods すなわち初潮、定期的な月経周期獲得および初めての妊娠のそれぞれの日齢と体重に焦点をあてた解析を行った。本研究で解析対象としたカニクイザルはすべて、出生年月日、初潮日、月経日が明らかな個体であり、解析には日齢を用いている。サル類を対象とした縦断的な解析は困難なことが多いが、本研究ではそれを日齢単位で実施しており、本研究の特徴の一つと言える。

飼育カニクイザルの初潮は平均 1,164.15 日齢 (38 カ月齢、約 3 歳 2 カ月) で発現し、その時の体重は 2.34kg であった。また、初潮発来最小値は 600 日齢以上、かつ体重 1500g 以上であった。日齢、体重のいずれの条件も重要であり、初潮発来にはこの二つの条件が揃う必要があると考えられる。カニクイザルと同じマカカ属であるアカゲザルの平均初潮発現日齢は 29.8 カ月齢 (Bercovitch & Goy, 1990)、飼育下では 26 カ月齢 (Tanner, Wilson, & Rudman, 1990) と報告されており、カニクイザルよりも若齢であった。ただし、そのときの体重に関する報告はなく、残念ながらこの 2 種を比較することができない。また、カニクイザルが周年繁殖動物であるのに対し、アカゲザルは季節繁殖動物であり、繁殖システムが明らかに異なる。すなわち、この 2 種については、それぞれの特性として報告する意義は大きいと考えられる。

今回の研究により、初潮が確認されたカニクイザルがすぐに規則正しい月経周期を示すわけではないということが明確に示された。定期的な月経周期を示す時期は、平均 1,451.63 日齢であり、そのときの体重は 2.56kg であることが示された。すなわち、初潮を認めてから 287 日も経過しており、体重は、0.2kg も増加している。解析から導かれる MAP によると 287.62 日の経過かつ MAP 0.23kg の増加と推定された。このことは、初潮発来後も明らかに身体的成長が進んでいたことを示しており、生殖器も合わせて繁殖に適した状態に近づいた可能性がある。なお、定期的な月経獲得は 800 日齢以上、かつ体重 2kg 以上で観測された。加えて、初潮直後より定期的な月経を示す個体は全体

の 8%とわずかで、残りの 92%の個体はそれぞれ一定期間を経たのち定期的な月経を示すようになっている。この期間は繁殖能力を獲得していくうえで極めて重要な成長過程であると考えている。

定期的な月経を示す個体は妊娠するための条件を獲得したと考えたが、その後の妊娠について解析したところ、初めての妊娠は、平均妊娠日齢及び体重はそれぞれ 1,970.28 日齢、2.87kg であり、定期的な月経周期を示すようになったあと 519 日も経過していた。また、体重の増加は 0.31kg であった。定期的な月経獲得時と初めての妊娠時の区間を解析したところ、MAP 518.84 日経過と MAP 0.31kg の増加が推定された。Bercovitch and Goy (1990) は排卵を伴わない月経出血について報告しており、排卵と初潮は分けて考えるべきだと結論付けている。本実験結果からも、初潮を確認した場合でも、妊娠するための必須条件である排卵を伴っていない可能性が示唆される。加えて、定期的な月経を獲得した個体ですら、妊娠するための条件をすべて獲得したとは言えない可能性もある。初妊娠の最小値は、1400 日齢以上、体重は 2.3kg 以上の個体で確認されていることから、妊娠に必要な身体成長の下限と仮定できる。

Kobayashi et al. (2015) も性成熟後も年齢上昇に伴い体重が増加することを示している。ヒトにおいても同様の現象が見られ 10 から 16 歳の、思春期の体重上昇率は最大である。TPRC の研究者や飼育管理者は日々の観察において、メスが 5 歳齢前後に脂肪を蓄えふっくらとした体つきになることを確認している。アカゲザルにおいても初潮前後の adolescent における体重増加はめざましい(Wilen & Naftolin, 1976)。3 歳（初潮）から 4 歳（定期的な月経獲得）までの期間に生殖器官の成長を完了させ、その後 1 年間を要してホルモンの影響により脂肪を蓄えはじめる性成熟過程がうかがえる。初妊娠年齢の平均が 5 歳であることと合わせて考えると、脂肪の蓄積時期と初めての妊娠時期が関連している可能性がある。ただし、脂肪が蓄積したから妊娠したのか、妊娠できる状況になった内分泌等の何らかの要因が脂肪蓄積を促進したのかはわからない。いず

れにせよ、妊娠から分娩に至るまでの生殖現象は、明らかにメスのエネルギーを必要とするものであり、脂肪蓄積のタイミングで妊娠することは意義があると考えられる。

初潮から初めての妊娠までには MAP 806.35 日の経過と MAP 0.53kg の増量が推定値であった。2 年以上を要し、約 0.5k g の体重の増量があったことになる。0.5k g は初潮時の平均体重の 21%にあたり、初潮後に大きな身体的変化があったことは明らかである。性成熟の完了には、卵巢、子宮などの生殖器の完成とともに、LH（黄体形ホルモン）や FSH（卵胞刺激ホルモン）といったゴナドトロピンを分泌する脳が機能しなければならない。さらに、内分学的に正あるいは負のフィードバック機構が働くことで、定期的な月経を認めるようになるだろう（福岡，2008）。すなわち、定期的な月経を示すことが性成熟の完了と言えるのかもしれない。しかし、定期的な月経を示しているにも関わらず、オスとの初めての同居で妊娠した個体は、12%であり、残り 88%は複数回の月経でオスと同居したのちに妊娠している。この結果は、生殖器の完成だけが妊娠に必要な要因ではないことを示唆している。カニクイザルは幼少期からマウンティング行動などを示すことが知られている（Tomaszycki, Davis, Gouzoules, & Wallen, 2001）。本研究で使用了カニクイザルは単独飼育期間が長く、野生や群れで飼育されている個体よりも社会経験が少なくなってしまう。Harlow, Dodsworth, and Harlow (1965)は幼少期社会経験が生殖行動に与える影響を述べた。TPRC でも Harlow の研究をもとに 2 歳までは複数頭で同居させ、社会的経験得られるよう配慮している。しかし、2 歳から性成熟にかけての期間の社会的経験の乏しさは明白であり、彼らの発達にどのような影響を与えているのかはわからない。また、アカゲザルの最初の排卵は 2.5 歳(912 日齢)もしくは 3.5 歳(1277 日齢)とされている。この 1 年の隔たりは季節性の繁殖期を持つためである。しかし、この現象を Schwartz, Wilson, Walker, and Collins (1985)は、初めての排卵年齢と彼らの社会的順位が正の相関関係をもつからであると考察している。社会的順位の影響を考慮し、彼らの順位と性的発達の関連性に関してさらなる研究をすべきであ

ろう。

ヒトでは、発達加速現象が前傾することで心理的成熟までの時差を拡大するとされている(澤田, 1982)。初潮という性成熟の指標と、心の未成熟期間の増大により性的問題行動が低年齢化し、増加している(桑田, 1994)。サルでも行動などからフルアダルトの獲得を指標に心理的成熟に関する研究をすべきだろう。ヒトでは体重減少による無月経などが報告されており(Frisch, 1990)、サルの初潮初来と月経に必要な発達の最低ラインを提示できたと考えている。また、性成熟をただ単に初潮により定義するのではなく、研究目的に沿った指標を使う必要があると考える。なぜなら、初潮を提示していても無排卵である場合は、妊娠能力を持たない可能性が高い。本研究結果は、後に続く実験における性発達年齢の基準として採用し、個体選別に使用した。

### 第3章 交配場面において妊娠しやすいメスとその年齢、体重、過去の妊娠回数に関する研究

オスの繁殖成功はより子孫を残すことで測定できる。一方で、ヒトを含む霊長類のメスの繁殖成功はオス由来のより良い遺伝子を得ること、また安全に子孫を育てることが求められる (Penn, 2002)。しかしながら、霊長類における多くの研究はメスが繁殖における優先権をもち、配偶者の選択権を持つとされている (Anderson, 1986; Muller et al., 2006; Parga, 2006)。

霊長類における配偶者選択研究の多くは社会的順位に関してなされてきた。多くの研究者は、オスは高い社会的順位を持つメスを選択すると述べた (Ellis, 1995; Gowaty, 1997; Huffman, 1991; Manson, 1992; Small, 1989)。社会的に高い順位を持つオスは良い遺伝子をもつとされ (Folstad & Karter, 1992)、健康の状態も良い場合が多い (Waynforth, Hurtado, & Hill, 1998)。一方で、一部の研究者はオスの順位とメスの配偶者の選択は無関係と主張した (Bercovitch, 1995; Nikitopoulos et al., 2005)。

オスの配偶者選択に関する論文はあまり多くない。Bercovitch (1997) は配偶者の選択よりも、子孫の生存こそが繁殖戦略にとって重要であると述べている。また、オスは経産経験を持ち、より年長の子孫の生存率が高いメスを選択する (Berenstain & Wade, 1983; de Ruiter, van Hooff, & Scheffrahn, 1994; Girard-Buttoz et al., 2014; Keddy-Hector, 1992; Kuester & Paul, 1996; Muller et al., 2006)。

本章では、TPRC に蓄積された繁殖データの解析を実施することで、オスによるメス選択の傾向を見出すことを目的とした。メスの持つ特性がオスの選好に関わっており、メスの妊娠を導くと仮定した。メスの特性に関して、身体的、生理的要因として、メスの過去の妊娠回数、年齢、体重に関して着目し、同繁殖システムにおいて妊娠したメスと妊娠しなかったメスを比較した。過去の妊娠回数と年齢は上述した通りオスのメス選好に関わる要因と考えられる。加えて、体重は健康さを判断するうえで良い指標となる



(Bercovitch, 1997)。

本実験で室内飼育環境下のカニクイザルを用い、オス同士の競争や個体間の社会的順位関係を取り除いた、純粋な雌雄一対一同居システムを設定した。また、この同居システムは、オスが2頭のメスのうち1頭と1日ごと交互に同居する、隔日同居の側面を持つ。同時期にオスが2頭のメスと同居するため、2頭のメスを比較することができた。

## 方法

性成熟したオス 47 頭、メス 94 頭のカニクイザルを使用した。すべての個体は TPRC にて繁殖、および飼育された個体であり、ほとんどのオスはすでに子を持ち、繁殖能力を確認された個体を使用した。TPRC は NIH の基準を満たした飼育環境を整えている。

大人の個体はケージ(横幅 0.5m×奥行き 0.8m×高さ 0.9m)により飼育されていた。ケージはステンレスのメッシュ製であった。飼育室は長方形でケージが飼育室の左右に設置されていた。飼育室の温度は  $25 \pm 3^{\circ}\text{C}$  に保たれており、湿度は 50 から 60% の間であった。換気は 1 時間に 12 回行われていた。室内灯は午前 7 時から午後 7 時までの 12 時間点灯し、残りの 12 時間は消灯していた。カニクイザルは毎日 100 グラムのリングゴと 70~100 グラムの固形飼料を与えられた。飲料水は常時摂取可能であった。

TPRC のカニクイザルは毎日飼育管理者により体調のチェックを受け、もし異常が観察された場合は、獣医による適切な治療を受けた。さらに、定期的に体重・身体測定を受け、同時に予防接種や血液検査も行われ管理されていた。

## 交配方法

TPRC ではいくつかの交配方法を採用している。本実験では、隔日同居交配というオス 1 頭が 2 頭のうちの 1 頭のメスと、交互に丸一日同居する方式を採用した。この方法は同じオスと同時期に 2 頭のメスを同居させられるため、両メスを比較することに適しているため採用した。メスの年齢、体重、過去の経産回数は統制せず設定した。雌雄同居は最短で 35 日間、最大 99 日間続いた。メスの月経周期が  $29 \pm 4.3$  日であることから、月経が正常なメスは、おおよそひと月に一度排卵期を持つことになる。また、メスの TPRC での妊娠期間は平均して 165 日である。

オスはメスのうち一頭と同居することになり、同居は雌雄間のケージの仕切り板を外し、二つのケージを連結することで行った。メスたちが同居することはなかった。メス

の妊娠はエコーにて判断され、同居開始から 35 日目、70 日目、98 日目、加えて同居終了後 5 週目にも実施された。初回の妊娠診断である 35 日目はメスの一月経周期を含んでおり、両メスともに排卵期にオスと雌雄同居したことになる。また、妊娠診断は麻酔下で行い、同時に体重測定も行った。

メスの妊娠が確認できたとき、隔日同居は解消された。もし妊娠が確認できなかった場合は同居が継続となり、最大で約 3 か月間同居は継続され、3 か月経過時点で同居は解消された。

本実験は医薬基盤研究所の倫理委員会の承認のもと実施した。

#### データ収集と統計解析

2008 年から 2011 年までの隔日同居交配 47 交配分を解析の対象とした。メスの妊娠を独立変数とし、この独立変数は妊娠したメス (Pregnant) と妊娠しなかったメス (Non-Pregnant) の 2 つのグループを含んだ。また、従属変数としてメスの過去の妊娠回数 (Past Gravidity: 同居開始までに妊娠した回数) 年齢 (Age: 同居開始時の年齢を採用した) と体重 (Weight: 同居開始時に計測した体重を採用した) を使用した。メスの年齢は 3 から 19 歳、過去の妊娠回数は 0 から 11 回、体重は 2.41 から 7.77kg の範囲であった。

メスの妊娠の有無を独立変数、年齢、体重、過去の妊娠回数を従属変数とした、回帰分析を実施した。加えて、これまで一度も妊娠をしたことがないメスに関して、妊娠の有無を独立変数、体重と年齢を従属変数とした、一要因の分散分析を実施した。すべての解析は統計解析ソフト IBM SPSS Statistics 21 を使用した。

## 結果

まず初めに、使用した変数間の関係性を明らかにするために相関分析を実施した。年齢、体重、過去の妊娠回数に関して、47 交配分、いわば 94 頭のメスの相関係数を Table 3-1 に示した。すべての変数間に正の相関がみられ、年齢と過去の妊娠回数間が最も強い相関を持っていた。年齢と体重には弱い相関がみられた。要するに、年長になるほど過去の妊娠回数が多くなり、体重も増加した。

Table 3-1 年齢、過去の妊娠回数、体重に関する相関関係

	Age	Past Gravidity	Weight
Age	—	0.85 **	0.60 **
Past Gravidity		—	0.66 **
Weight			—

$df = 1 \text{ \& } 92$ , \*\* =  $p < .01$ .  $n=94$ .

Table 3-2 は妊娠メスと妊娠しなかったメス間の比較をした。その結果妊娠したメスは妊娠しなかったメスよりも過去の妊娠回数を多く持ち、また年齢も高くなった。

Table 3-2 妊娠に影響する要因：年齢、過去の妊娠回数、体重 (logistic regression analysis).

	Pregnant Females (n = 47)	Non-pregnant Females (n = 47)	
	Mean $\pm$ SD	Mean $\pm$ SD	Odds ratio (95% CI)
Age	8.3 $\pm$ 3.8	8.0 $\pm$ 2.9	0.61 ( 0.45-0.83) *
Past Gravidity	2.3 $\pm$ 2.6	1.0 $\pm$ 1.5	2.48 (1.50-4.10) **
Weight (g)	3491.6 $\pm$ 901.8	3196.8 $\pm$ 557.3	1.00 (1.00-1.00) <i>n. s</i>

\*\* =  $p < .001$ . \* =  $p < .05$ . n=94.

*n. s.* = not significant, SD = Standard Deviation

過去の妊娠回数が、次の妊娠に強い影響を与えることから、過去の妊娠回数を持つ個体（30 交配 60 頭）と過去に妊娠経験を持たない個体（17 交配 34 頭）に分けて再度分析を実施した。その結果、過去の妊娠経験を持つ個体の交配では過去の妊娠回数が妊娠を予測する変数であった (Table 3-3)。

Table 3-3 経産メスの妊娠への影響：年齢、過去の妊娠回数、体重 (logistic regression analysis).

	Pregnant Females (multiparous, n = 30) Mean $\pm$ SD	Non-pregnant Females (n = 30) Mean $\pm$ SD	Odds ratio (95% CI)
Age	10.1 $\pm$ 3.5	8.4 $\pm$ 2.6	0.68 (0.46-1.00) *
Past Gravidity	3.6 $\pm$ 2.4	1.2 $\pm$ 1.5	3.01 (1.58-5.75) **
Weight (g)	3772.7 $\pm$ 978.6	3291.3 $\pm$ 601.1	1.00 (0.99-1.00) <i>n. s.</i>

\*\* =  $p < .001$ . \* =  $p < .05$ . n = 60.

*n. s.* = not significant, SD = Standard Deviation

次に、過去に妊娠経験を持たない個体の解析を分散分析により実施した結果、初めて妊娠したメスは、妊娠しなかったメスよりも若い特徴を持っていた (Table 3-4)。

Table 3-4 初めて妊娠したメスと同交配で妊娠しなかったメスの分散分析による年齢と体重の比較

	Pregnant Females (nulliparous, n = 17)	Non-pregnant Females (n = 17)	
	Mean $\pm$ SD	Mean $\pm$ SD	F
Age	5.2 $\pm$ 1.1	7.1 $\pm$ 3.1	5.62*
Weight (g)	2994.1 $\pm$ 414.1	3030.0 $\pm$ 421.8	0.59 <i>n. s.</i>

\* =  $p < .05.$ , n = 34.

*n. s.* = not significant. SD = Standard Deviation

## 考察

本実験は妊娠と3要因、年齢、体重と過去の妊娠回数の関係性を解析した。TPRCにおいて初潮後メスの年齢が上昇し、年齢上昇に伴い過去の妊娠回数も上昇することもある。これら情報より本実験において年齢が最も大きな要因となることは明白であり、また、年齢の上昇とともに妊娠の成功度も上昇することが示されている (Anderson, 1986; Gardin, Jerome, Jayo, & Weaver, 1989; Muller et al., 2006)。

3要因は相関関係にあり、回帰分析より過去の妊娠回数や年齢が妊娠の可能性を上昇させることが示された。体重は妊娠に対して影響を与えておらず、TPRCの同量のエサを与える飼育環境がこのような結果を導いたのではないかと考えられる。

メスの過去の妊娠回数は強い影響を持つため、過去の妊娠経験を持つ経産メスと妊娠経験を持たない未経産メスの初めての妊娠のケースを分けて解析を実施した。まず、経産メスのグループではより年長のメスが妊娠しやすいという結果を得たが、一方で未経産メスのグループではより若齢のメスが妊娠をするという年齢の影響が逆転する現象がみられた。

一般的に交尾はメスがオスを受け入れ、もしメスが拒絶した場合、交尾は成立しないと考えられている。隔日同居交配においてはメスが一性周期以上を通してオスと同居するため、すべてのメスが交尾し、妊娠するチャンスがあったと考えられる。しかし、結果は妊娠したメスと妊娠しなかったメスの群に分かれ、妊娠しやすいメスに特徴が見出された。本実験結果はメスの選択よりもむしろ、オスによる選択が働き、メスの妊娠に偏りが生じているのではないかと考えられる。

隔日同居交配ではオスは隔日で2頭のうちの一方と同居するため、オスは片方もしくは両方のメスと交尾可能な同居システムである。本実験結果がオスによる選択を示した結果であると結論付けるにあたり、以下にてその繁殖的利点を述べる。実験結果は未経産メスにおいては若い場合が初めての妊娠を得やすいことが分かった。オスが未経産で



あっても若いメスを選択することは意味があり、同様に、メスにとっても若齢で妊娠しその後も妊娠を繰り返すということは、雌雄ともに繁殖戦略上有利であると考えられる。

オスにとって、より安全に定期的に妊娠し子どもを産み育てているメスを選択することは重要であり、オスの選択は生物学的により子どもを残すために重要な戦略であると考えられる(Trivers, 1972)。本実験では社会的順位要因を排除した実験系を作成したが、サルは社会的順位がなくとも彼らの繁殖能力を判断し、より高い繁殖能力を持つ個体を選択する機構を持つのではないだろうか。このような戦略は雌雄ともに彼らの繁殖成功度上昇に寄与しているだろう。

本実験結果はオスが繁殖戦略の一環としてメスを選択する可能性を示唆した。しかし、オスがどのようにしてメスの繁殖能力の差を見分けているのかが明らかになっていない。加えて、雌雄どちらが交尾を先導するのか明らかになっていない。これら疑問に対し、次の章にて言及していく。

#### 第4章 交配場面における経産メスと未経産メスの行動特性に関する比較研究

多くの研究が進化の影響によるオス同士の競争やメスの配偶者選択に言及してきた (Anderson, 1994; Hill, 1990; Møller, 1988; Ryan, 1980; Sullivan, 1987)。霊長類においては、オスはその遺伝的優位性を求めてメスから選択されると考察されており (Folstad & Karter, 1992; Havlicek et al., 2005)、例えば遺伝的優位性は彼らの健康状態を反映し (Waynforth et al., 1998)、社会的順位にもかかわってくる (Ellis, 1995; Gowaty, 1997; Huffman, 1991; Manson, 1992; Small, 1989)。このような研究はヒトでも見られている (Penn, 2002)。オスの配偶者選択はダーウィンの時代からなされているが、いまだ解明できていない部分が多い (Bonduriansky, 2001)。霊長類におけるオスの配偶者選択に関する研究は多くはない。しかし、それら研究によるとオスは多産で高順位かつ年長のメスを選択すると述べられている (Berenstain & Wade, 1983; de Ruiter et al., 1994; Girard-Buttoz et al., 2014; Keddy-Hector, 1992; Kuester & Paul, 1996)。本実験ではオスの配偶者選択に関して実験系を作成した。第3章にて、データの統計解析によりメスの過去の妊娠回数は次回の妊娠を予測する変数となりうること、年齢も影響を与えるが、未経産メスに関しては若いメスがより初回妊娠しやすいという結果を得た。これら結果をオスがより妊娠に適したメスを選択した結果であり、オスの繁殖戦略が働いた結果であると考察している (Kobayashi et al., 2015)。このような経産経験が豊富なメスを選択する現象はチンパンジーやアカゲザルでも観察されている (Anderson, 1986; Muller et al., 2006; Paul, 2002)。経産メスは高い繁殖成功度を持つため、オスに選択されやすいと考えられる。この考え方は Trivers の親の投資理論 (Trivers, 1972) から説明可能であり、オスは彼らの繁殖成功度を上昇させるために子育ての実績のない未経産メスよりも、経産メスを選択すると考えられる (i. e. 高い子孫の生存率)。

加えて、性周期も彼らの交尾行動に強い影響を与える。いくつかの種のオスはメスの

妊娠可能時期に交尾をするための努力をすることが観察されている (Thompson & Wrangham, 2008; Weingrill, Lycett, Barrett, Hill, & Henzi, 2003)。性皮の腫れが多くの霊長類では観察されるが、この期間にオスによる配偶者選択が激化すると一般的に言われている。性皮が最大になる時が排卵期であり、いわば受精（妊娠）できる期間といえよう。例えば、組織が濡れたり、性器周辺が腫れたり、肌が明るく色づいたり、といった特徴がみられる (Napier & Napier, 1994)。旧世界ザルでもこのような特徴がみられ、性皮の腫れはヒヒ、ブタオザル、マンガベイ、チンパンジーやタラポインで観察されている。いくつかの研究は大きな性皮はオスに好まれることを示唆している (Domb & Pagel, 2001; Higham, Semple, MacLarnon, Heistermann, & Ross, 2009; Huchard et al., 2009; Napier & Napier, 1994)。カニクイザルにおける月経周期は 29 日 ± 4 日であり (Kobayashi et al., 2015)、彼らの性皮の腫れ、色の変化は観察できない。しかし、オスはメスの妊娠可能時期を認識している可能性がある (Engelhardt, Hodges, Niemitz, & Heistermann, 2005; Engelhardt et al., 2004)。言い換えれば、メスの性周期の変化は視覚的に見出せないといえる。Yoshida et al. (2010) はカニクイザルの FSH は月経後 10 から 11 日目に増加し、排卵期はそれから 1 から 2 日遅れることを示した。この研究から、メスの排卵期は飼育管理者による観察はできないが、妊娠を得るための雌雄同居の最適時期は月経後 12 日目であることが明らかになった。また、メスの月経周期は約一月であるため、その間に一度は排卵期が含まれることも示唆している。

しかし、オスがメスの繁殖能力を見分けるような特性を持つかについては証拠が見つからない。従って、本実験ではオスがメスの経産、未経産を見分けて雌雄同居中の行動を変化させるのか、交尾行動の頻度は異なるのかに関して、雌雄一対一同居を用いた比較実験を実施した。この実験方法は経産メスが未経産メスよりも、オスに選好されるのか否かが明らかにできると考えている。

## 方法

## 被験個体

本実験では 12 頭のオス(年齢は 7 から 25 歳; 体重は 3.57kg から 6.97kg)と 24 頭のメス(年齢は 5 から 16 歳まで; 体重は 2.60kg から 4.20kg)のカニクイザルを使用した。全ての個体は TPRC で生まれ、育成された。

ほとんどのオスは既に子どもを産ませており、繁殖能力が確認された個体を使用した。メスは初潮および定期的な月経が確認された個体のみを使用し、経産メス 12 頭と未経産メス 12 頭を選別した。すべての実験は TPRC の倫理委員会の承認を得て実施した。全ての性成熟した個体は、単独で飼育されていた(横 0.5 m×高さ 0.8 m high×奥行 0.9 m; ステンレスメッシュ製)。換気は 1 時間に 12 回行われ、7 時から 19 時までの間証明が点灯していた。全ての個体は同量の食事を毎日与えられ(100g の果物と、70~100 グラムの固形飼料)、飲水は常時可能であった。全ての個体は、毎日飼育管理者による観察を受け、下痢、食欲不振、身体の異常および月経に関して記録された(Tsuchida et al., 2008)。

## 同居方法

本実験では隔日同居交配を使用した。この隔日同居交配は 1 頭のオスが 2 頭のメスと一日おきに交互に同居する交配方法であり、2 頭のメスが同時期に同じオスと同居するため、メスの比較がしやすいという特徴をもつ。実験にあたり、経産メス—オス—経産メス、経産メス—オス—未経産メス、未経産メス—オス—未経産メスといった 3 種類のパターンを設定した。2 頭のメス間の年齢差は平均で 2 歳以内にとどめた。雌雄同居の終了は両メスともに 2 度のメンスが観察された場合、もしくはどちらか一方のメスが妊娠した場合とした。妊娠診断は同居開始から 35 日目、70 日目に実施された。このため、同居終了の最短は開始日から 35 日目以降となるので、正常な月経周期をもつメスならば 1 度以上の妊娠できる期間を含むと想定される。

### 交尾の成立の判定方法

交尾成立の判定法は、生理食塩水をゾンデによりメスの膣内に入れ膣内洗浄液を採取 (Figure 4-1: 膣スメアの採取)、及び冷蔵庫にて保管した。洗浄液はセルカウンターに注入され、顕微鏡により観察した。セルカウンター内に精子が見られた場合を交尾が成立、見られなかった場合を交尾の未成立と定義した (Figure 4-2)。



Figure 4-1 ゾンデを用いた膣スメア採取

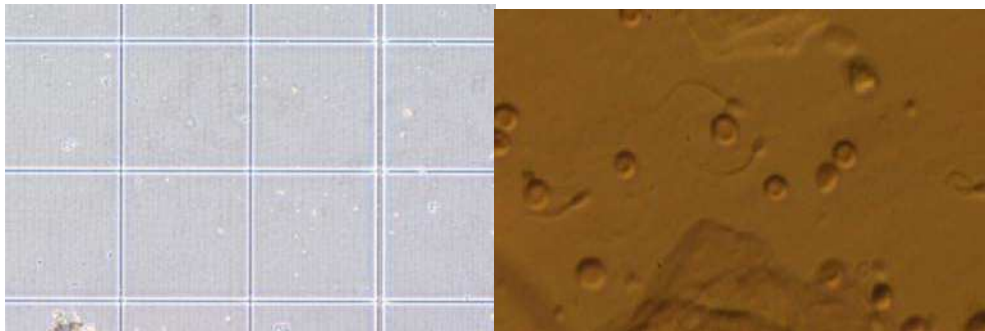


Figure 4-2 セルカウンターの顕微鏡写真（左）精子が見られない場合、（右）精子が見られた場合

#### 行動観察

行動観察は未経産メスーオスー経産メスのグループに対し実施し、各交配とも毎週 1 時間のビデオ撮影を実施した。未経産メスとオスのビデオデータが 20 時間分、経産メスとオスのビデオデータが 20 時間分収集され、計 40 時間分のビデオを解析対象とした。行動観察は、個体追跡法および 10 秒ごとのワンゼロサンプリングを実施した (Lehner, 1998)。性行動に直接関わる 8 項目の行動を解析対象とし、Table 4-1 に定義を提示した。

Table 4-1 行動定義

Class of Behavior	Behaviors	Definition
Sexual Behavior	Mounting	オスが交尾のためにメスの背に乗る行動。
	Observation of female genitals	オスがメスの性器に顔を近づけ、においをかぐ、接触するなどの行動。
	Female presenting	メスが自身の尻尾を上げ、オスに性器を見せつける。
	Female grooming of male	メスがオスの毛づくろいをする行動。
Social Affinity	Male grooming of female	オスがメスの毛づくろいをする行動。
	Social contact	雌雄が身体的の一部が接触し、静止している。
Individual Behavior	Stereotypy by male	オスが3回以上同じ行動を繰り返す (e. g., repetitive swaying, pacing, circling, bouncing, and/or rocking)。
	Stereotypy by female	メスが3回以上同じ行動を繰り返す (e. g., repetitive swaying, pacing, circling, bouncing, and/or rocking)。

## 解析

交尾成立に関する頻度（交尾成立日数／メスの同居日数）を算出し、オスと経産メスの同居における交尾成立頻度とオスと未経産メスの同居の交尾成立頻度を比較した。解析はアークサイン変換後のデータを一要因分散分析により実施した (Forsgren, Amundsen, Borg, & Bjelvenmark, 2004)。解析には IBM SPSS Statistic 21 を使用した。

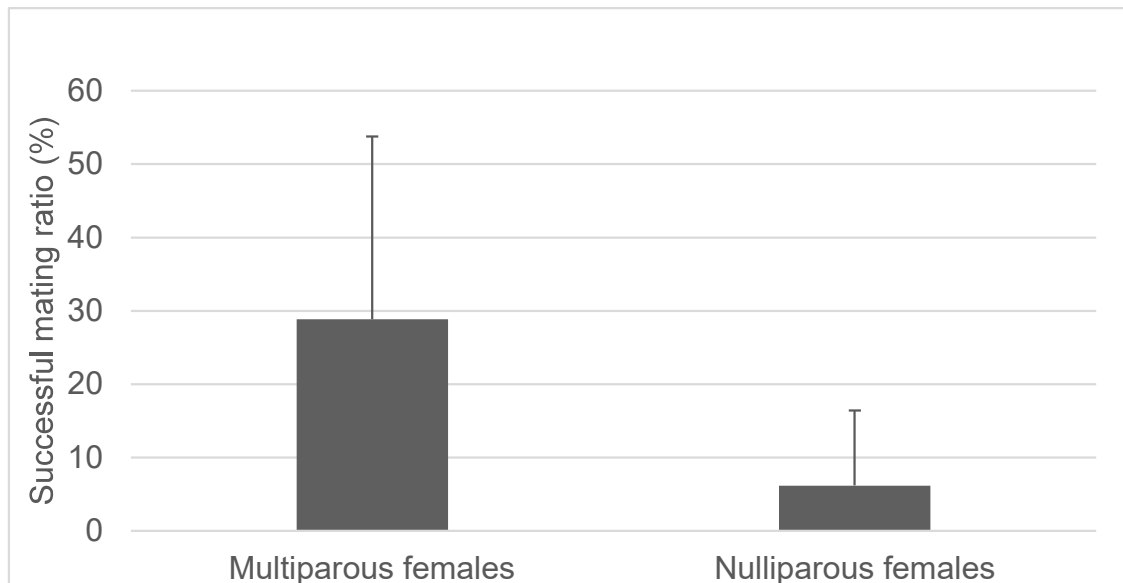
また、全てのメスに関して、雌雄同居中に一度も交尾が見られなかったケースをピックアップし、一度も交尾をしなかった動物数 (never-mating animals) に関して経産メスと未経産メスの比較を行った。この解析は母比率の差の検定により行い、統計ソフト R Version 3.3.0 の prop. test を使用した (Yamamoto, 2013)。

経産メス、未経産メスのともに 20 時間ずつの雌雄同居を記録したビデオデータはウェルチの t 検定により解析され、統計ソフトは IBM SPSS Statistic 21 を使用した。



## 結果

まず初めに、交尾の成立に関して経産メス (Multiparous) と未経産メス (Nulliparous) を比較した。Figure 4-3 に示したアークサイン変換による分散分析によると、経産メスでは同居日数の 29% で交尾がみられるが、一方で未経産メスでのそれは 6% にとどまった ( $F_{1,22}=7.80$ ,  $p=.01$ )。



\* $p<.05$ ,  $n=24$  (Nulliparous 12 and Multiparous 12)

**Figure 4-3 経産メスと未経産メスの交尾成立率の比較**

Table 4-2 では経産、未経産メス共に雌雄同居中一度も交尾の成立しなかった個体数に関して母比率の比較を行った。未経産メスでは 66.7% で同居中一度も交尾がみられず、一方で経産メスでは 25% で交尾がみられなかった ( $p=.04$ )。

Table 4-2 経産メスと未経産メスの一度も交尾をしなかった比率

	Multiparous Females	Nulliparous Females	Chi-Squared
Never-Mating Animals (%)	25.0	66.7	4.2*

\* $p < .05$ ,  $n = 24$  (Nulliparous 12 and Multiparous 12)

Table 4-3 では経産メスと未経産メスの1時間ごとの行動頻度を示した。その結果、マウンティング、オスがメスの性器を観察する行動、メスのプレゼンティング行動で経産メスの頻度が多いことが示された(各  $p = .03$ 、 $p = .01$ 、 $p = .05$ )。また、有意傾向ではあるが、オスがメスにグルーミングする行動において、経産メスとオス間で行動頻度が高かった( $p = .06$ )。

Table 4-3 Welch' s t-test による経産メスと未経産メスの行動の比較

Behaviors	Multiparous Females	Nulliparous Females	T
	Mean±SD	Mean±SD	
Mounting	2.2±3.8	0.1±0.3	5.80*
Observation of Female Genitals	2.2±2.5	0.4±0.9	8.60**
Female Presenting	3.3±5.3	0.7±1.3	4.33*
Female Grooming of Male	25.8±43.3	18.6±29.0	0.36 <i>n. s</i>
Male Grooming of Female	18.5±33.3	2.4±4.4	3.93 <sup>+</sup>
Social Contact	83.2±147.3	51.8±100.1	0.59 <i>n. s</i>
Stereotypy by Male	26.0±63.7	6.0±8.8	1.84 <i>n. s</i>
Stereotypy by Female	0.8±2.9	4.9±10.3	2.27 <i>n. s</i>

+  $p < .10$ , \*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$ , *n. s*=not significant. Mean shows times the behavior occurred per hour.

## 考察

本実験はメスの選好よりもオスの配偶者選択があるのか否かに関して、実験系を作成した。雌雄同居の際の交尾行動の成否を膣スメアという手法により可能にした。また、メスが二度のメンスを確認するまで雌雄同居を実施したため、一性周期以上に渡る同居を行った。

経産メスと未経産メスに関して交尾の成立頻度に関して比較をしたところ、経産メスでは雌雄同居日数の 29% で交尾が成立していた一方で、未経産メスではわずか 6% にとどまった。ある経産メスのケースではほとんど毎日膣内から精子が見つかった。いわば、未経産メスは定期的な月経が確認されているにも関わらず、交尾成立が圧倒的に低頻度であるといえよう。

雌雄同居中に一度でも交尾をしたか否かに関して、経産メスは 66.7% が交尾をしていた一方で、未経産メスは一月経周期以上の同居期間を以てしても 25% しか交尾が成立していなかった。要するに、未経産メスの 75% は長期間雌雄同居を設定しても一度も交尾を行わないことが明らかとなった。

行動観察の結果から、性行動に関わる 3 種の行動 (mounting, observing female genitals, female presenting) はオスと経産メスの同居中に多く観察された。オスがメスの性器を観察する行動やメスが性器を見せつける行動は、マウンティングにつながる一連の行動といっても過言ではない。しばしば、メスのプレゼンティングの後にオスがメスの性器を観察する行動をみせ、その後マウンティングに発展した。加えて、オスがメスをグルーミングする行動に関して、経産メスとオスが同居している場合に頻繁に観察された。興味深いことに、メスがオスをグルーミングする行動に関しては、経産、未経産による差はみられなかった。これら結果は、両メス (経産、未経産メス) とともにオスとの社会的関係を築いていると示唆される。グルーミング行動は交尾の機会を増加させる (Clarke, Halliday, Barrett, & Henzi, 2010; Gumert, 2007; Koyama, Caws, &

Aureli, 2012)。これら研究を考慮に入れると、未経産メスはオスとの交尾行動がなかったにも関わらずグルーミングをしていた。一方で、オスは経産メスとの交尾という報酬を得るためにメスに対しグルーミングをしていたのではないかと考えられる。

オスは経産メスを選好していた可能性がある。彼らにとってそれは有効な繁殖戦略である。第一に、オスは自ら子育てにはかかわらないながらも、子孫の生存は繁殖成功度に直結する。研究者は、オスが経産かつ年長で高い子孫の生存度を持つメスを選好することを指摘している。(Muller et al., 2006)。また、年長のメスは経産回数が高くなりがちである(Anderson, 1986; Kobayashi et al., 2015)。加えて、高い経産率は妊娠能力の高さとメスの子孫の生存率の高さを意味する(Domb & Pagel, 2001)。これらは、オスにとってより容易かつ定期的に妊娠し、子どもを安全に産み育てることができるメスを配偶者選択することの生物学的重要性を示している。この理論は、Triversの親の投資理論上有効であると考えられる。(Trivers, 1972)。

本研究では社会的順位要因を排除したシステムを作成した(Kobayashi et al., 2015)。しかし、カニクイザルの両性にとって社会的順位が配偶者選択に強い影響力を持つ。オスの霊長類はより年長の、経産回数が多いメスを好むと同時に、そのようなメスは高順位である場合が多い(Anderson, 1986; Keddy-Hector, 1992; Paul, 2002)。このようなメスの子どもはより生存率が高いため、結果としてオスの繁殖性成功度を上昇させるだろう。研究者達は、高順位個体を母に持つ娘や息子は母親の順位を受け継ぎ、子どもたちも高順位になり、繁殖成功度が高くなると述べている(Gerloff et al., 1999; Kuesterl & Arnemann, 1992; D. G. Smith & Smith, 1988; van Noordwijk & van Schaik, 1999)。したがって、オスは高順位のメスを配偶者選択することで、長期的な利益得られるといえる(Paul, 2002)。今後の研究では、社会的順位要因を含めた実験系を組み、オスによる配偶者選択に関して詳細な検討をする必要があるだろう。

結論として、本研究はオスのカニクイザルはメスの経産や未経産を見分け、オスの

繁殖利益を享受するために経産メスを配偶者選択していることを示唆している (Berenstain & Wade, 1983; de Ruiter et al., 1994; Girard-Buttoz et al., 2014; Keddy-Hector, 1992; Kuester & Paul, 1996)。しかしながら、オスがどのようにしてメスの経産を見分けているのか明らかにすることができなかった。カニクイザルでは排卵期に性皮の変化がみられず、身体の見視による判断はできない。しかし、オスはメスが受容的な排卵期を知覚しているようである (Engelhardt et al., 2005; Engelhardt et al., 2004)。メスの排卵期にオスの交尾行動を誘引する化学物質を分泌しているのか否かは明らかになっていない。これら課題は霊長類の配偶者選択研究を発展させるうえで重要であると考えられ、より良い実験系の作製が必要であろう。

## 第5章 交配場面におけるフェロモン様物質の機能に関する研究

本章では、カニクイザルの交尾を誘引するフェロモン様物質に関してその存在を検討することを目的とした。

フェロモンとはその特異的な反応の違いによってリリーサーフェロモン(Releaser pheromone: 解発フェロモン)とプライマーフェロモン(Primer pheromone: 引き金フェロモン)といった2つのタイプに分けられる。無脊椎動物から哺乳類まで幅広い種でフェロモンが同定されているが、本研究では特に性行動を促進する物質に関して着目した。例えば、オスのアカハライモリが放出するソデフリンという物質は、イモリの腹部肛門腺から分泌され、繁殖期のメスを誘引するリリーサーフェロモンとしての働きを持つ(Kikuyama, Toyoda, Ohmiya, & Matsuda, 1995)。同様にアメリカガーターヘビはメスがオスの交尾行動を誘導するリリーサーフェロモンを分泌していると考えられているが、その性フェロモンの同定には至っていない。

フェロモンを受容する機関として鋤鼻(ヤコブソン器官)があげられる。鋤鼻器は両生類、爬虫類、哺乳類に見られるが、類人猿やヒトでは鋤鼻器の痕跡が認められる程度で機能的な鋤鼻は存在しない(近藤, 小川, 菊水, 富原, & 山田, 2010)。しかしながら、いくつかの霊長類に関して情報化学物質が作用するという研究が存在する(de la Barco-Trillo, Sacha, Dubay, & Drea, 2012)。例えば、ガラゴ(Crewe, Burger, Le Roux, & Katsir, 1979)、キツネザル(Hayes, Morelli, & Wright, 2006; Hayes, Morelli, & Wright, 2004; Palagi & Dapporto, 2006)、フクロウザル(MacDonald, Fernandez - duque, Evans, & Hagey, 2008)、マーモセットやタマリン(Epple et al., 1987; T. E. Smith, Tomlinson, Mlotkiewicz, & Abbott, 2001)、マカク(Curtis, Ballantine, Keverne, Bonsall, & Michael, 1971)、マンドリル(Setchell et al., 2010)があげられる。霊長類の交尾を誘引するフェロモンについては古くから研究がなされている。Michael and Keverne (1968)はメスのアカゲザルの膺の中で卵巣ホルモンによって生成された化

学物質がオスの性的関心を高める作用を果たしているとし、その化学物質をカプリンと名付けた。カプリンは酢酸、プロピオン酸、n-ブチル酸、イソブチル酸、イソバレリア酸から構成されている。その後、カプリンの他にメスの膣内の短鎖脂肪酸 ( $C_2-C_6$ ) に焦点を当てた研究もなされている (Clarke, Barrett, & Henzi, 2009; Fox, 1982; Semple & Higham, 2013)。ヒトを対象とした実験では、カプリンの添加により、女性を魅力的であると判断したという結果が示されている (Williams & Jacobson, 2016)。

これまでカニクイザルの生殖生理、繁殖データの解析、繁殖行動の解析を実施してきた。繁殖データの解析結果を裏付けるような行動データを得ており、雌雄が交尾行動に至るためにメスが性器を見せつける、またはオスが自らメスの尻尾を持ち上げて彼女の性器周辺を観察、なめる、においをかぐような行動がみられた。メスが性器を見せつける行動とオスがメスの性器を観察するような行動は一連の行動と言え、雌雄ともに性行動のきっかけになりえる。膣内容物がオスの性行動を促進させる例は様々な種で報告されており、バッフアロー (Rajananarayanan & Archunan, 2004)、ハムスター (Singer, Clancy, Macrides, & Agosta, 1984)、ヒツジ (Signoret, 1991)、ウシ (Weidong, Clement, & Klemm, 1995) で明らかとなっている (Sankar & Archunan, 2011)。また、オスのアカゲザルは青年期のメスのプレゼンティング行動を無視し、大人のメスのプレゼンティングになびく (Perry & Manson, 1995) といった行動もみられ、オスがメスの性的魅力度を判断して交尾に至る可能性も示唆される。アカゲザルが微量な化学物質への高い感受性を持っていることは明らかであり (正高, 1989)、同種のカニクイザルでも同様の機構を持つことは大いに考えられる。

以上を踏まえ、オスの交尾行動を誘引する化学的物質として短鎖脂肪酸に焦点を当て、メスの膣内脂肪酸の同定及び、オス惹きつける要因としての経産回数と短鎖脂肪酸量の関連を明らかにした。



## 方法

TPRC にて繁殖および育成されたメスのカニクイザルを対象とし、月経後 8 日から 10 日の卵胞期の個体 16 頭を使用した。飼育管理方法は第 2 章と同様であった。サンプリング時の年齢および、過去の妊娠回数を解析にもちいた。

### サンプリング方法および解析方法

綿棒によりメスの膣内をぬぐい(Figure 5-1)、チューブにて密封後、 $-30$  度の冷蔵庫にて冷凍保存した。1m l のメタノールにより綿棒からサンプルを抽出し、GC-MS (QP-5050, Shimadzu)にて分析をした。温度上昇プログラムはカラムオープン  $40^{\circ}\text{C}$  を 4 分間維持し、 $15^{\circ}\text{C}/\text{分}$  で  $250^{\circ}\text{C}$  まで昇温させ、 $250^{\circ}\text{C}$  で 10 分間維持した。キャリアガスはヘリウムを用いた(Sankar & Archunan, 2011)。



Figure 5-1 綿棒での膣スミア採取

## 同定および定量

G Lサイエンス社製低級遊離脂肪酸（低級脂肪酸 C1 から C8）との溶出時間とマススペクトルの比較により同定を行った。Figure 5-2 は標準品とサンプルのリテンションタイム(横軸)を比較した結果、左から酢酸、プロピオン酸、酪酸を同定した。

酢酸、プロピオン酸、酪酸の 3 種類について Figure 5-2 のような各試料のピーク面積により各脂肪酸量の算出を行った。得られた脂肪酸のデータは Spearman の順位相関により年齢と経産回数との関連を解析した。統計解析には IBM SPSS Statistic 23 を使用した。

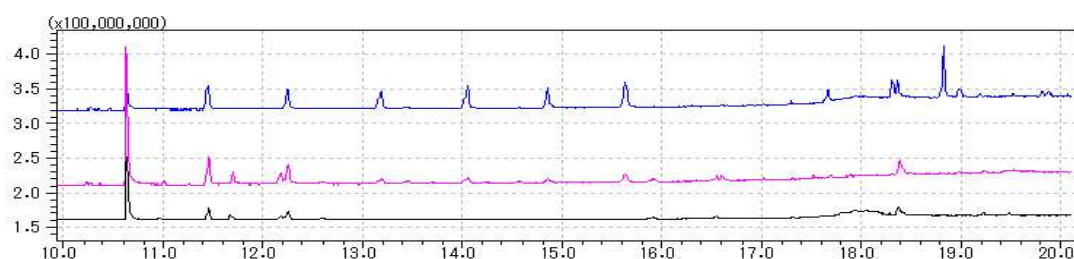


Figure 5-2 標準品（青）サンプル、標準品の混合溶液（ピンク）とサンプル（黒）のマススペクトラム

## 結果

GC-MS による臍内容物の解析の結果、15/16 頭から検出できたのが酢酸、酪酸、プロピオン酸の 3 種類であった。そのため、15 頭を解析対象とした。Figure 5-3 は年齢と各脂肪酸の相関関係を示した。その結果、解析対象としたすべての脂肪酸と年齢との間に有意な正の相関がみられ（酢酸  $r=.82$ 、プロピオン酸  $r=.69$ 、酪酸  $r=.64$ ）、年齢上昇とともに臍内の脂肪酸量が増加した。

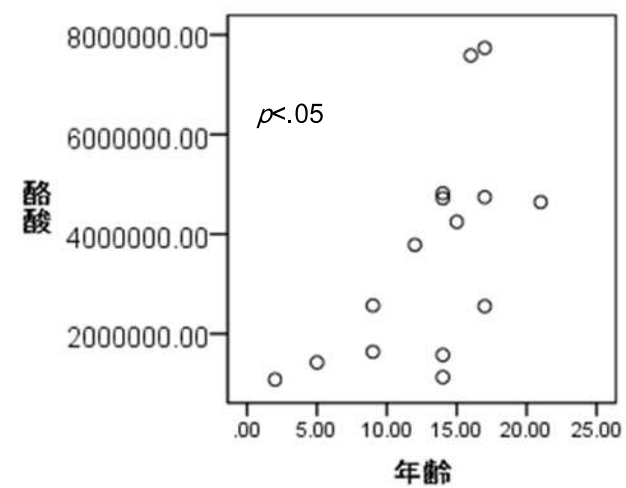
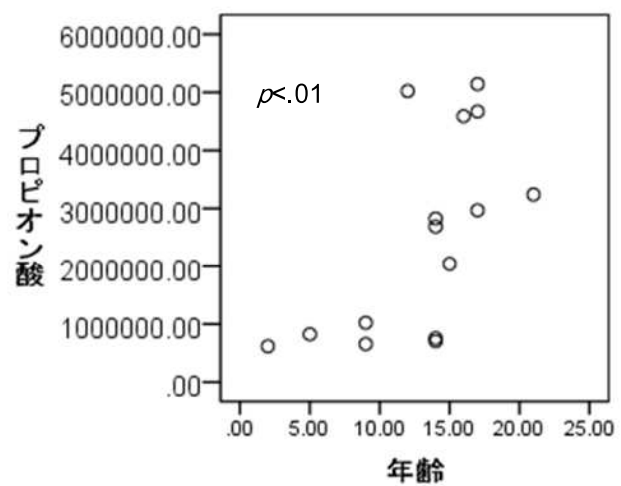
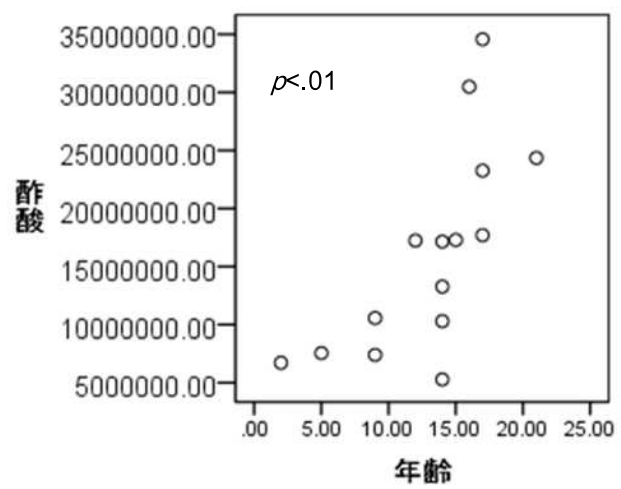


Figure 5-3 年齢と各脂肪酸の散布図

得られたデータは GCMS により算出されたピーク面積のため縦軸の単位は記載していない。

Figure 5-4 は経産回数と各脂肪酸量について相関関係を算出した。その結果、酪酸と経産回数との間で有意な正の相関傾向 ( $r=.45$ ) がみられた。

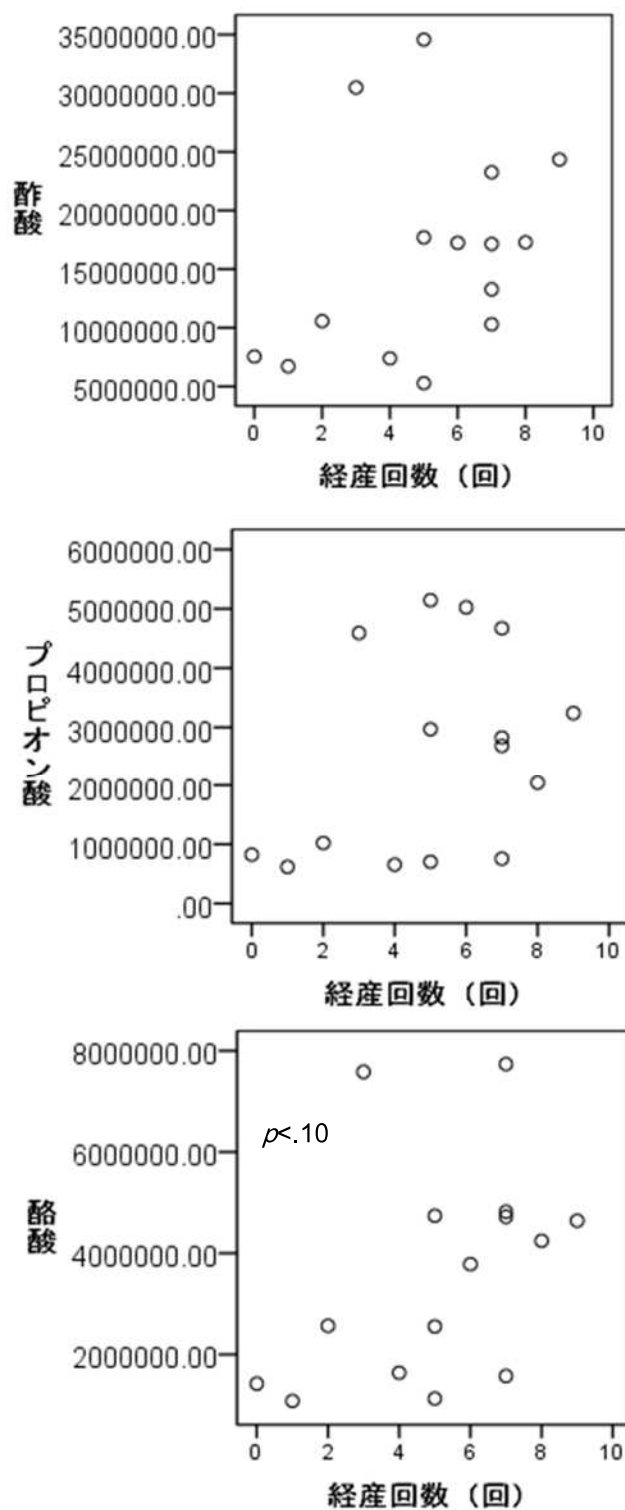


Figure 5-4 経産回数と脂肪酸の散布図

得られたデータは GCMS により算出されたピーク面積のため縦軸の単位は記載していない。

## 考察

オスのカニクイザルはメスの発情周期のステージを主ににおいを手掛かりにして調べている可能性がある。4章にてオスと経産メスの同居中にオスがメスの性器を観察する行動やメスが性器を見せつける行動が多く観察された。これらは、マウンティングにつながる一連の行動といっても過言ではない。しばしば、メスのプレゼンティングの後にオスがメスの性器を観察する行動をみせ、その後マウンティングに発展した。このように、オスは性的な探査行動としてメスの外陰部や肛門をよく嗅ぐことから、性器分泌物中に発情周期の手がかりとなるニオイが存在していると仮説を立てた。本実験の目的は、脂肪酸がフェロモン様物質として働く可能性を検討するために、カニクイザルの膈内脂肪酸量と彼女たちの年齢や経産回数の関連性を明らかにすることであった。結果より、解析対象とした酢酸、酪酸、プロピオン酸において年齢と正の相関をもち、いわば年齢上昇とともにこれら脂肪酸の分泌量が増加する可能性が示唆された。経産回数に関しては、酪酸とのみ関連がみられた。

本実験結果は、発情期中ににおい濃度が高まるとした報告や脂肪酸を添加した個体へのオスの選好性が高まる (Clarke et al., 2009; Fox, 1982; Semple & Higham, 2013; Williams & Jacobson, 2016) といった結果と同様に、年長かつ経産回数が多い個体はオスに配偶者選択され (Kobayashi et al., 2015)、オスの選択要因の一つとして脂肪酸量を手掛かりにしている可能性が強く示唆された。

本実験では3種類の脂肪酸を使用した。特筆すべきは経産回数と相関傾向が見られた酪酸である。そもそも脂肪酸の生産には膈内細菌が関与しており、エストロゲン濃度が上昇し、黄体ホルモンにより濃度が低下する (竹村, 小笹, 塗師, & 原田, 2001)。従来、膈内は乳酸菌が定着しており、膈内はそれら菌によって生産される乳酸によって酸性に保たれている。また、乳酸菌の主要産物とされる乳酸を酪酸に変換する腸内細菌が存在する (梅崎, 2011)。加えて、膈カンジタ症については、膈内に共存する乳酸菌が

その発症に防衛的に働くことと、菌叢生成が広く認められている。しかしながら、その有効性の発現機序は環境の酸性度が関与していると推定はされているものの、確かな根拠はない(安部 et al., 2011)。いわば、酪酸が多いということはもともとの乳酸菌量が多い可能性があり、膣内のフローラが感染症に対し強い可能性がある。加えて、早産が起こる原因として、細菌性膣炎が子宮内へ波及する、いわゆる上行性感染による絨毛膜羊膜炎 (chorioamnionitis: CAM) が重要である。起因菌としてウレアプラズマ属細菌、マイコプラズマ属細菌など多くの細菌が分離されている。これらの細菌は、一般的には低病原性ないしは非病原性細菌として分類される。これらの細菌は、通常は乳酸桿菌による膣内の正常フローラが優位な状況下では、その活動性が抑制されている。しかし、何らかの原因によって膣内正常フローラが破綻すると、これらの弱い細菌が活動性(病原性)を獲得し、CAMの成因となると考えられている(柳原, 2006)。いわば正常な出産のためにも膣内フローラが重要といえよう。加えて、酪酸が生物学的に重要なものとしてダニの知覚標識となる(von Uexküll, 2005)、といった研究にもあるように酪酸を知覚することでより免疫的に強靱な、もしくは健康な個体を選別できるのかもしれない。オスが膣内脂肪酸量を指標とした配偶者選択を働かせ、彼らの繁殖成功度を高めている可能性が示唆された。



## 第6章 総合的考察

本章では、これまでに実施してきた研究の総括を行う。初めに、被験個体の年齢を基礎とした性成熟についてまとめていきたい。まず、個体の発生を発達的にとらえるために性的な発達過程を明らかにした。初潮後に月経が安定し、その後初めての妊娠に至る身体発達の過程を示した。1980年代に和はカニクイザルと同じマカク属のニホンザルの初潮について、生態学者がその初潮時期を述べてきたが、ヒトと同じく個体差が大きい、または彼らの住環境、採食環境に大きく左右されるためデータの裏に考えられる要因を加味すべきと述べている。事実、紹介されていた初潮年齢は最も若い個体で1歳半、最も年長の個体で2歳半から3歳と範囲があった。本研究では平均初潮年齢は3歳2カ月と結論付けた（和，1982）。同一の飼育環境、エサの量といった可能な限り画一な環境下での性成熟を示すことができたことは意義のあるデータであるといえよう。また、後の章に続く実験においても、被験個体である飼育サルを理解するための基礎となるデータとなった。第3章にて、隔日同居交配と呼ばれるメス2頭とオス1頭を使用する交配のデータをもとに、メスの妊娠の有無を独立変数にメスの個体情報（年齢、過去の妊娠回数、体重）を従属変数とした回帰分析を実施した。その結果、年齢と過去の妊娠回数が妊娠を予測する変数となり得ることが明らかとなった。また、過去に妊娠経験のないメスにおいてはより若いメスが妊娠するという結果を得た。ここで、2章で述べた初めての妊娠年齢と3章での初めての妊娠年齢を比較すると、前者は5歳4カ月齢、後者は約5歳2カ月齢とほぼ同様の結果が得られた。和（1982）はニホンザルの性成熟に関して3.5歳ころに初潮がみられ、1年間期間を要して、5歳の出産期に初産が多いと述べており、生理的には成熟への道を踏み出しているが、行動上の未成熟さのためにうまく交尾ができなかった可能性を考察している。本研究で示したカニクイザルのデータと和のデータを比較しても初潮年齢、初産年齢（本研究では初妊娠年齢）がほとんど同時期であった。本実験でも、初潮後の行動上の未成熟の可能性を考え、第4章にて行動観

察を実施した。その結果、未経産メスの66%は一月経周期以上の雌雄同居期間を設定しても交尾が成立していなかった。和（1982）の言う行動的な未成熟さが明確に示されたわけだが、メスは社会的な行動といわれているグルーミング行動をオスに対ししており、交尾だけが成立していなかった。加えて、第2章にて初めての妊娠に至る過程において、92%のメスが複数回オスと出合わせ、雌雄同居を設定して後に妊娠に至るというデータからも、経験の影響がうかがえる。しかし、具体的な性行動の成熟過程は一連の研究からは明らかになっておらず、どのように未経産メスが交尾行動を発達させていくのかはさらなる研究の余地が残されている。

次に、本研究は一連の実験結果から、オスによる配偶者選択の影響を考察してきた。第3章にて統計によるデータの解析から、メスの経産が次回の妊娠を予測する変数となり得ることを明らかにした。続く第4章にて、行動観察を実施したところ、雌雄同居を設定した場合、未経産メスは66.7%の交配で交尾の成立がみられない一方で、経産メスのそれは25%にとどまることが分かった。加えて、経産メスは同居日数の約30%で交尾をしており、いわば頻繁にオスと交尾をしていた。雌雄の行動を見てみると、マウンティングやオスがメスの性器を観察する行動、メスのプレゼンティング行動など、交尾に直結する行動は経産メスとオスの間で行動頻度が高かった。興味深いことに、オスからメスへのグルーミング行動は経産メスとオスとの間で多く観察されており、オスも経産メスへとアプローチの一環としてグルーミング行動をしていたと考えられる（Koyama et al., 2012）。妊娠しやすい、より経産回数の多いメスを選択し、配偶することはオスの繁殖成功度を上昇させるだろう。

4章までのデータ解析と実験で経産メスの妊孕性（大辞泉第二版より、妊娠のしやすさ。高齢になると低下するとされる。）の高さと、オスからのアプローチの多さ述べ、その原因としてオスの配偶者選択が働いている可能性を示唆した。オスは経産メスと頻繁に交尾をし、子を残すべく働きかけているのではないかと考察をした。カニクイザル

の経産回数を予測するうえで、伝統的に指標としているのはメスの乳首の長さである。なぜならば、授乳の際に子ザルに乳首が引っ張られることによって、伸びてしまうのだ。しかし、オスがヒトと同様の指標を以てしてメスの経産を見分けているとは到底考えられない。また、彼らの排卵時期に関しても目視では確認できず、月経の周期に頼るほかない。このような妊娠できうる期間であり、かつ経産経験を持つといったメスをオスはどうか判断しているようだ。交尾に至る行動観察から、オスがメスの性器周辺においていかぐ、または観察するような行動に着目し、フェロモン様物質と交尾の誘因の関連性を仮定した。5章にて経産メスがオスを引き付ける要因として、フェロモン様物質として働く可能性を持ついくつかの低級脂肪酸に着目した。その結果、年齢や経産回数と酢酸、プロピオン酸、酪酸量が相関関係を持つことが明らかとなった。これまでの実験を総括すると、オスに選好される経産メスの特徴として、酢酸、プロピオン酸および酪酸量が多い体臭を持つことが示された。もちろん、これら脂肪酸がフェロモン様物質として働きうるのか、オスがにおいそのものを選好するのか、などまだ解決すべき課題は多い。しかし、我々ヒトが知覚できない能力を以てしてオスがメスの個体情報を読み取っている可能性があり、その一端を明らかにできたのではないかと考えている。酢酸、プロピオン酸や酪酸量が経産メスのほうが多い要因として、第一に単純な経年による体臭の増加、第二に膣内フローラ環境がにおいを規定している可能性が考えられる。経年による体臭の変化か、繁殖能力と関連があるのかを判別するためには、個体の縦断的なデータ収集や、出生から閉経、さらには老齢ザルまでを対象とした横断的なデータ収集が必要であろう。メスの生涯にわたる脂肪酸量とその時の個体の持つ特性を多次元的に解析することが望まれる。第二に考えられる膣内フローラに関しては膣内の菌のバランスに起因していることが予測され、彼女たちの免疫力、いわば健康状態の指標となる可能性がある。いわば、健康な個体をオスが知覚するための指標としている可能性が示唆されている。

最後に、本研究の展望と実用化に関して述べる。一連の研究により、経産メスの繁殖における優位性が明らかとなり、TPRCをはじめとした繁殖施設や動物園でのペアリングでの応用がなされている。4章で実施された行動観察により、未經産メスの交尾行動の未成立が明らかとなった。第2章で示した初産年齢の平均値を考慮に入れると、6歳から7歳の未經産メスは何らかの対策を試みなくては、交尾の成立に至らないだろうと予測される。氏か育ちか、雌雄どちらに問題があるのか、といった議論は残る。しかし、未經産メスはオスに対して社会的行動の一環であるグルーミングをしていることから、社会的な能力は備わっていると推察される。行動観察からも未經産メスの特別異常な行動は見られなかった。よって、オスの交尾行動を誘引するために未經産メスに脂肪酸を添加した実験を行い、交尾行動の促進が見られるか観察すべきであろう。加えて、オスはメスの膣内フローラから彼女たちの免疫力や健康を見極めている可能性があるため、単なる脂肪酸の添加だけではなく、メス自身の膣内フローラを改善するような投薬手法も検討すべきであると考ええる。また、ヒトを対象とした研究では、脂肪酸が男性の感じる女性への性的魅力度に影響を与える (Williams & Jacobson, 2016)、といった研究もなされている。しかし、その発動原理や脳への信号経路に関しては未だあきらかではないため、系統発生的にヒトに近縁なサルを使用した解剖学的研究が望まれるだろう。

本研究は、心理・行動学的立場から霊長類の配偶者選択にアプローチしてきた。性の発達研究を経て、性行動の動因、すなわち Tinbergen (1975) の述べた行動メカニズムの一端に迫れたと考えている。本研究が、ヒトでは性的魅力と表現される心理と行動メカニズムを解明する架け橋になればと願っている。ヒトの配偶者選択も、我々がまだ知り得ない能力によって意思決定をしているのかもしれない。

## References

- 安部, 茂., 二宮, 健太郎., 石島, 早苗., 高橋, 美貴., 丸山, 奈保., & 羽山, 和美.  
(2011). 口腔カンジダ症に対して改善効果が期待される機能食品. *Med Mycol Res*, 2(1), 15-20.
- Alcock, J. (1989). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach* (10 ed.): Sinauer Associates, Inc.
- Anderson, M. (1986). Female age: Male preference and reproductive success in primates. *International Journal of Primatology*, 7(3), 305-326.
- Anderson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Archer, D. F. (2004). Role of the nonhuman primate for research related to women's health. *ILAR journal*, 45(2), 212-219.
- del Barco-Trillo, J., Sacha, C. R., Dubay, G. R., & Drea, C. M. (2012). Eulemur, me lemur: the evolution of scent-signal complexity in a primate clade. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 367(1597), 1909-1922.
- Bateman, A. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity (Edinb)*, 2(3), 349-368.
- Bauers, K., & Hearn, J. (1994). Patterns of paternity in relation to male social rank in the stumptailed macaque, *Macaca arctoides*. *Behaviour*, 129(3), 149-176.
- Beach, F. A. (1976). Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and behavior*, 7(1), 105-138.
- Bercovitch, F. B. (1995). Female cooperation, consortship maintenance, and male

- mating success in savanna baboons. *Animal Behaviour*, 50(1), 137-149.
- Bercovitch, F. B. (1997). Reproductive strategies of rhesus macaques. *Primates*, 38(3), 247-263.
- Bercovitch, F. B., & Goy, R. W. (1990). The socioendocrinology of reproductive development and reproductive success in macaques. *Socioendocrinology of primate reproduction*, 59-93.
- Berenstain, L., & Wade, T. D. (1983). Intrasexual selection and male mating strategies in baboons and macaques. *International Journal of Primatology*, 4(2), 201-235.
- Birkhead, T. (1998). *Sperm competition in birds: mechanisms and function*.
- Birkhead, T. (2000). *Promiscuity: an evolutionary history of sperm competition*: Harvard University Press.
- Birkhead, T., & Møller, A. P. (1998). *Sperm competition and sexual selection*: Academic Press.
- Bishop, J. D., Jones, C. S., & Noble, L. R. (1996). Female control of paternity in the internally fertilizing compound ascidian *Diplosoma listerianum*. II. Investigation of male mating success using RAPD markers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263(1369), 401-407.
- Bonduriansky, R. (2001). The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews*, 76(3), 305-339.
- Bowlby, J. (1958). The nature of the child's tie to his mother. *The International journal of psycho-analysis*, 39, 350.
- Carré, D., Rouvière, C., & Sardet, C. (1991). In vitro fertilization in ctenophores: sperm entry, mitosis, and the establishment of bilateral

- symmetry in *Beroe ovata*. *Developmental biology*, 147(2), 381-391.
- Clarke, P. M., Barrett, L., & Henzi, S. (2009). What role do olfactory cues play in chacma baboon mating? *American Journal of Primatology*, 71(6), 493-502.
- Clarke, P. M. R., Halliday, J. E. B., Barrett, L., & Henzi, S. P. (2010). Chacma baboon mating markets: competitor suppression mediates the potential for intersexual exchange. *Behavioral Ecology*, 21(6), 1211-1220.
- Cline, J. M., Söderqvist, G., Register, T. C., Williams, J. K., Adams, M. R., & Von Schoultz, B. (2001). Assessment of hormonally active agents in the reproductive tract of female nonhuman primates. *Toxicol Pathol*, 29(1), 84-90.
- Cords, M. (2000). The number of males in guenon groups. In P. M. Kappeler (Ed.), *Primate males: Causes and consequences of variation in group composition* (pp. 84-96): Cambridge University Press.
- Cowlshaw, G., & Dunbar, R. I. (1991). Dominance rank and mating success in male primates. *Animal Behaviour*, 41(6), 1045-1056.
- Crewe, R., Burger, B., Le Roux, M., & Katsir, Z. (1979). Chemical constituents of the chest gland secretion of the thick-tailed galago (*Galago crassicaudatus*). *Journal of chemical ecology*, 5(5), 861-868.
- Curtis, R., Ballantine, J., Keverne, E., Bonsall, R., & Michael, R. P. (1971). Identification of primate sexual pheromones and the properties of synthetic attractants. *Nature*, Vol 232(5310), 396-398.
- Darwin, C. (1901). *The descent of man and selection in relation to sex* (Vol. 2): Murray.
- Delph, L. F., & Havens, K. (1998). Pollen competition in flowering plants. In T.

- R. Birkhead & A. Møller (Eds.), *Sperm competition and sexual selection* (Vol. 55, pp. 90): Academic Press.
- Dixson, A., Bossi, T., & Wickings, E. (1993). Male dominance and genetically determined reproductive success in the mandrill (*Mandrillus sphinx*). *Primates*, 34(4), 525–532.
- Dixson, A., & Martin, R. (2013). *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Humans*: Oxford Univ Pr.
- Dixson, A., Scruton, D. M., & Herbert, J. (1975). Behaviour of the talapoin monkey (*Miopithecus talapoin*) studied in groups, in the laboratory. *Journal of Zoology*, 176(2), 177–210.
- Domb, L. G., & Pagel, M. (2001). Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature*, 410(6825), 204–206.
- Eberhard, W. G. (1996). *Female control: sexual selection by cryptic female choice*: Princeton University Press.
- Ellis, L. (1995). Dominance and reproductive success among nonhuman animals: A cross-species comparison. *Evolution and Human Behavior*, 16(4), 257–333.
- Engelhardt, A., Hodges, J. K., Niemitz, C., & Heistermann, M. (2005). Female sexual behavior, but not sex skin swelling, reliably indicates the timing of the fertile phase in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Hormones and behavior*, 47(2), 195–204.
- Engelhardt, A., Pfeifer, J.-B., Heistermann, M., Niemitz, C., van Hooff, J. A., & Hodges, J. K. (2004). Assessment of female reproductive status by male longtailed macaques, *Macaca fascicularis*, under natural conditions. *Animal Behaviour*, 67(5), 915–924.



- 榎本, 知郎. (1998). 性・愛・結婚: 霊長類学からのアプローチ: 丸善.
- Epple, G., Belcher, A., Greenfield, K., Scolnick, L., Smith, A., Kuderling, I., & Zeller, U. (1987). *Making sense out of scents-species-differences in scent glands, scent marking behavior and scent mark composition in the Callitrichidae*. Paper presented at the International Journal of Primatology.
- Frisch, R. E. (1990). The right weight: Body fat, menarche and ovulation. *Baillière's Clinical Obstetrics and Gynaecology*, 4(3), 419-439.
- Folstad, I., & Karter, A. J. (1992). Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist*, 603-622.
- Forsgren, E., Amundsen, T., Borg, Å. A., & Bjelvenmark, J. (2004). Unusually dynamic sex roles in a fish. *Nature*, 429(6991), 551-554.
- Fox, G. J. (1982). Potentials for pheromones in chimpanzee vaginal fatty acids. *Folia Primatologica*, 37(3-4), 255-266.
- Fragaszy, D., Visalberghi, E., & Fedigan, L. (2004). Life history and demography *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus*: University of Cambridge Press, UK.
- Galdikas, B. M. (1985). Adult male sociality and reproductive tactics among orangutans at Tanjung Puting. *Folia Primatologica*, 45(1), 9-24.
- Gardin, J. F., Jerome, C. P., Jayo, M. J., & Weaver, D. S. (1989). Maternal factors affecting reproduction in a breeding colony of cynomolgus macaques (*Macaca fascicularis*). *Laboratory animal science*, 39(3), 205-212.
- Gerloff, U., Hartung, B., Fruth, B., Hohmann, G., & Tautz, D. (1999). Intracommunity relationships, dispersal pattern and paternity success in

- a wild living community of Bonobos (*Pan paniscus*) determined from DNA analysis of faecal samples. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1424), 1189–1195.
- Girard-Buttoz, C., Heistermann, M., Rahmi, E., Agil, M., Fauzan, P. A., & Engelhardt, A. (2014). Costs of and investment in mate-guarding in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): Influences of female characteristics and male-female social bonds. *International Journal of Primatology*, 35(3–4), 701–724.
- Gomendio, M. (1990). The influence of maternal rank and infant sex on maternal investment trends in rhesus macaques: birth sex ratios, inter-birth intervals and suckling patterns. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(5), 365–375.
- Gowaty, P. A. (1997). Sexual dialectics, sexual selection, and variation in reproductive behavior. *Feminism and evolutionary biology* (pp. 351–384): Springer.
- Gray, E. M. (1997). Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Animal Behaviour*, 53(3), 625–639.
- Gray, P. H. (1958). Theory and evidence of imprinting in human infants. *The Journal of Psychology*, 46(1), 155–166.
- Gumert, M. D. (2007). Payment for sex in a macaque mating market. *Animal Behaviour*, 74(6), 1655–1667.
- Hamilton, W. D., & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218(4570), 384–387.
- Harcourt, A. H. (1987). Dominance and fertility among female primates. *Journal*

- of Zoology*, 213(3), 471-487.
- Harlow, H. F., Dodsworth, R. O., & Harlow, M. K. (1965). Total social isolation in monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 54(1), 90-97.
- Harlow, H. F., & Zimmerman, R. R. (1959). Affectional Response in the Infant Monkeys. *Science*, 130(3373), 421-431.
- 長谷川, 寿一. (2005). 動物行動研究における適応論的アプローチの重要性. *動物心理学研究*, 55(1), 41-44.
- 長谷川, 真理子. (2005). *クジャクの雄はなぜ美しい?*: 紀伊国屋書店.
- Havlicek, J., Roberts, S. C., & Flegel, J. (2005). Women's preference for dominant male odour: effects of menstrual cycle and relationship status. *Biology letters*, 1(3), 256-259.
- Hayes, R., Andrew, Morelli, T. L., & Wright, P. C. (2006). Volatile components of lemur scent secretions vary throughout the year. *American Journal of Primatology*, 68(12), 1202-1207.
- Hayes, R. A., Morelli, T., & Wright, P. (2004). Anogenital gland secretions of Lemur catta and Propithecus verreauxi coquereli: a preliminary chemical examination. *American Journal of Primatology*, 63(2), 49-62.
- Higham, J. P., Semple, S., MacLarnon, A., Heistermann, M., & Ross, C. (2009). Female reproductive signaling, and male mating behavior, in the olive baboon. *Hormones and behavior*, 55(1), 60-67.
- Hill, G. E. (1990). Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*, 40(3), 563-572.
- Huchard, E., Courtiol, A., Benavides, J. A., Knapp, L. A., Raymond, M., & Cowlishaw, G. (2009). Can fertility signals lead to quality signals? Insights from

- the evolution of primate sexual swellings. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1663), 1889-1897.
- Huffman, M. A. (1991). Mate selection and partner preferences in female Japanese macaques. *The Monkeys of Arashiyama: Thirty-five years of Research in Japan and the West*, 101-122.
- 福岡, 秀興. (2008). 生殖器系. In 鈴木, 隆雄 & 衛藤, 隆 (Eds.), *からだの年齢辞典*: 朝倉書店.
- Hunter, F., & Davis, L. (1998). Female Adelie penguins acquire nest material from extrapair males after engaging in extrapair copulations. *The Auk*, 115(2), 526-528.
- 今西, 錦司. (1961). 人間家族の起源—プライマトロジーの立場から. *民俗学研究*, 25, 119-138.
- 伊谷, 純一郎. (1977). *霊長類の社会構造*: 共立出版.
- Jayo, M. J., Jerome, C. P., Lees, C. J., Rankin, S. E., & Weaver, D. S. (1994). Bone mass in female cynomolgus macaques: a cross-sectional and longitudinal study by age. *Calcified tissue international*, 54(3), 231-236.
- Jones, A. G., & Avise, J. C. (1997). Polygynandry in the dusky pipefish *Syngnathus floridae* revealed by microsatellite DNA markers. *Evolution*, 1611-1622.
- Jones, A. G., Kvarnemo, C., Moore, G. I., Simmons, L. W., & Avise, J. C. (1998). Microsatellite evidence for monogamy and sex - biased recombination in the Western Australian seahorse *Hippocampus angustus*. *Molecular ecology*, 7(11), 1497-1505.
- Jormalainen, V. (1998). Precopulatory mate guarding in crustaceans: male competitive strategy and intersexual conflict. *Quarterly Review of Biology*,

275-304.

甲斐村, 美智子., & 上田, 公代. (2014). 若年女性における月経随伴症状と関連要因が QOL へ及ぼす影響. *女性心身医学*, 18(3), 412-421.

Kano, T., & Ono-Vineberg, E. (1992). *The last ape: Pygmy chimpanzee behavior and ecology*: Stanford University Press

Kaplan, J. R., & Manuck, S. B. (2004). Ovarian dysfunction, stress, and disease: a primate continuum. *ILAR journal*, 45(2), 89-115.

Kappeler, P. M. (1997). Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(2), 115-127.

Keddy-Hector, A. C. (1992). Mate choice in non-human primates. *American Zoologist*, 32(1), 62-70.

Keddy, A. C. (1986). Female mate choice in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaeus*). *American Journal of Primatology*, 10(2), 125-134.

Keverne, E., Leonard, R., Scruton, D., & Young, S. (1978). Visual monitoring in social groups of talapoin monkeys (*Miopithecus talapoin*). *Animal Behaviour*, 26, 933-944.

Kikuyama, S., Toyoda, F., Ohmiya, Y., & Matsuda, K. (1995). Sodefrin: a female-attracting peptide pheromone in newt cloacal glands. *Science*, 267(5204), 1643.

Kobayashi, M. Y., Koyama, T., Yasutomi, Y., & Sankai, T. (2015). Age Influences Male's Mating Preferences for Multiparous and Nulliparous Females in the Laboratory-bred *Macaca Fascicularis*. *International Journal of Comparative Psychology*, 28(1).

- 近藤, 保彦., 小川, 園子., 菊水, 健史., 富原, 一哉., & 山田, 一夫. (2010). *脳とホルモンの行動学*: 西村書店.
- Koyama, N. F., Caws, C., & Aureli, F. (2012). Supply and demand predict male grooming of swollen females in captive chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 84(6), 1419-1425.
- 小山, 高正. (2016). 比較行動学からの示唆. In 田島, 信元. 岩立, 志津男 & 長崎, 勤 (Eds.), *新・発達心理学ハンドブック*: 福村出版.
- Kuester, J., & Paul, A. (1996). Female-female competition and male mate choice in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behaviour*, 133(9), 763-790.
- Kuesterl, A. P., & Arnemann, J. (1992). Maternal rank affects reproductive success of male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): evidence from DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(5), 337-341.
- Kummer, H. (1997). *In quest of the sacred baboon: A scientist's journey*: Princeton University Press.
- 桑田, 敏一. (1994 ). 人間教育としての性教育. In 松岡, 弘. 桑田, 敏一.& 山田, 智通 (Eds.), *21 世紀を創る子供と学校教育②*: ミネルヴァ書房.
- Lehner, P. N. (1998). *Handbook of ethological methods*: Cambridge University Press.
- Møller, A. P. (1988). Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, 332, 640-642.
- Møller, A., & Birkhead, T. (1994). The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution*, 1089-1100.
- MacDonald, E. A., Fernandez - duque, E., Evans, S., & Hagey, L. R. (2008). Sex, age, and family differences in the chemical composition of owl monkey (*Aotus nancymae*) subcaudal scent secretions. *American Journal of Primatology*,

- 70(1), 12-18.
- Manson, J. H. (1992). Measuring female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. *Animal Behaviour*, 44, 405-416.
- Manson, J. H. (2007). Mate choice. In C. J. Campbell (Ed.), *Primates in perspective* (pp. 447-463): Oxford University Press.
- 正高, 信男. (1989). 霊長類の匂いによるコミュニケーションについて. *霊長類研究*, 5(2), 121-128.
- Maslow, A. H. (1936). The role of dominance in the social and sexual behavior of infra-human primates: I. Observations at Vilas Park Zoo. *The Pedagogical Seminary and Journal of Genetic Psychology*, 48(2), 261-277.
- 松本, 清一., & 北村, 邦夫. (2004). 思春期婦人科外来 診療・ケアの基本から実際まで: 文光堂.
- Michael, R., & Keverne, E. (1968). Pheromones in the communication of sexual status in primates. *Nature*, 218(5143), 746-749.
- Mitani, J. C. (1985). Mating behaviour of male orangutans in the Kutai Game Reserve, Indonesia. *Animal Behaviour*, 33(2), 392-402.
- Muller, M. N., Thompson, M. E., & Wrangham, R. W. (2006). Male chimpanzees prefer mating with old females. *Current Biology*, 16(22), 2234-2238.
- Napier, J. R., & Napier, P. H. (1994). *The natural history of the primates*: MIT Press.
- 檜原, 久司., & 宮川, 勇生. (2000). 思春期の続発無月経. *日本産科婦人科学雑誌*, 52(1).
- Nekaris, A., & Bearder, S. K. (2007). The Lorisiform primates of Asia and mainland Africa. In C. Campbell, A. Fuentes, K. Mackinnon & M. Panger (Eds.), *Primates*

- in Perspective*. (pp. 24-45). New York: Oxford University Press.
- 和, 秀雄. (1982). ニホンザル性の生理. 東京: どうぶつ社.
- Nikitopoulos, E., Heistermann, M., de Vries, H., van Hooff, J. A. R. A. M., & Sterck, E. H. M. (2005). A pair choice test to identify female mating pattern relative to ovulation in longtailed macaques, *Macaca fascicularis*. *British Journal of Animal Behaviour*, 70(6), 1283-1296.
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, 40(1), 105-130.
- Oliveira, R. F., Taborsky, M., & Brockmann, H. J. (2008). *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*: Cambridge University Press.
- Palagi, E., & Dapporto, L. (2006). Beyond odor discrimination: demonstrating individual recognition by scent in Lemur catta. *Chem Senses*, 31(5), 437-443.
- Parga, J. A. (2006). Male mate choice in Lemur catta. *International Journal of Primatology*, 27(1), 107-131.
- Parker, G. (1974). The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). IX. Spatial distribution of fertilization rates and evolution of male search strategy within the reproductive area. *Evolution*, 93-108.
- Paul, A. (2002). Sexual selection and mate choice. *International Journal of Primatology*, 23(4), 877-904.
- Penn, D. J. (2002). The scent of genetic compatibility: Sexual selection and the major histocompatibility complex. *Ethology*, 108(1), 1-21.



- Perloe, S. I. (1992). Male mating competition, female choice and dominance in a free ranging group of Japanese macaques. *Primates*, 33(3), 289-304.
- Perry, S., & Manson, J. H. (1995). A comparison of the mating behavior of adolescent and adult female rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, 36(1), 27-39.
- Petrie, M., & Williams, A. (1993). Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 251(1331), 127-131.
- Potts, W. K., Manning, C. J., & Wakeland, E. K. (1991). Mating patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. *Nature*, 352, 619-621.
- Rajanarayanan, S., & Archunan, G. (2004). Occurrence of flehmen in male buffaloes (*Bubalus bubalis*) with special reference to estrus. *Theriogenology*, 61(5), 861-866.
- Robinson, J. A., & Goy, R. W. (1986). Steroid hormones and the ovarian cycle. *Comparative primate biology*, 3, 63-91.
- Rowell, T., & Dixson, A. (1975). Changes in social organization during the breeding season of wild talapoin monkeys. *Journal of reproduction and fertility*, 43(3), 419-434.
- de Ruiter, J. R., Van Hooff, J. A., & Scheffrahn, W. (1994). Social and genetic aspects of paternity in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour*, 129(3), 203-224.
- Ryan, M. J. (1980). Female mate choice in a neotropical frog. *Science*, 209 (4455), 523-525.
- Sankar, R., & Archunan, G. (2011). Gas chromatographic/mass spectrometric

- analysis of volatile metabolites in bovine vaginal fluid and assessment of their bioactivity. *Int J Anal Chem*, 2011, 256106.
- 澤田, 昭. (1982). 発達加速現象の研究 現代青少年の発達加速: 創元社.
- Schwartz, S. M., Wilson, M. E., Walker, M. L., & Collins, D. C. (1985). Social and growth correlates of puberty onset in female rhesus monkeys. *Nutrition & Behavior*, Vol 2(4), 225-232.
- Semple, S., & Higham, J. P. (2013). Primate signals: Current issues and perspectives. *American Journal of Primatology*, 75(7), 613-620.
- Setchell, J. M. (2005). Do female mandrills prefer brightly colored males? *International Journal of Primatology*, 26(4), 715-735.
- Setchell, J. M., & Dixon, A. F. (2001). Arrested development of secondary sexual adornments in subordinate adult male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Am J Phys Anthropol*, 115(3), 245-252.
- Setchell, J. M., Vaglio, S., Moggi-Cecchi, J., Boscaro, F., Calamai, L., & Knapp, L. A. (2010). Chemical composition of scent-gland secretions in an old world monkey (*Mandrillus sphinx*): influence of sex, male status, and individual identity. *Chem Senses*, 35(3), 205-220.
- Signoret, J. (1991). Sexual pheromones in the domestic sheep: importance and limits in the regulation of reproductive physiology. *The Journal of steroid biochemistry and molecular biology*, 39(4), 639-645.
- Simmons, L. W. (2001). *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*: Princeton University Press.
- Singer, A. G., Clancy, A. N., Macrides, F., & Agosta, W. C. (1984). Chemical studies of hamster vaginal discharge: male behavioral responses to a high molecular

- weight fraction require physical contact. *Physiology & behavior*, 33(4), 645–651.
- Small, M. F. (1989). Female choice in nonhuman primates. *Am J Phys Anthropol*, 32(S10), 103–127.
- Smith, D. G., & Smith, S. (1988). Parental rank and reproductive success of natal rhesus males. *Animal Behaviour*, 36(2), 554–562.
- Smith, T. E., Tomlinson, A. J., Mlotkiewicz, J. A., & Abbott, D. H. (2001). Female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*) can be identified from the chemical composition of their scent marks. *Chem Senses*, 26(5), 449–458.
- Stumpf, R. M., & Boesch, C. (2004). Does promiscuous mating preclude female choice? Female sexual strategies in chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of the Taï National Park, Côte d' . *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(5), 511–524.
- Sullivan, B. K. (1987). Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). III. Seasonal variation in male mating success. *Animal Behaviour*, 35(3), 912–919.
- Surbeck, M., Mundry, R., & Hohmann, G. (2011). Mothers matter! Maternal support, dominance status and mating success in male bonobos (*Pan paniscus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1705), 590–598.
- Swedell, L. (2015). *Strategies of Sex and Survival in Female Hamadryas Baboons: Through a Female Lens*: Routledge.
- Tanner, J., Wilson, M., & Rudman, C. (1990). Pubertal growth spurt in the female rhesus monkey: relation to menarche and skeletal maturation. *American*

- Journal of Human Biology*, 2(2), 101-106.
- 竹村, 勇司., 小笹, 直子., 塗師, 憲太郎., & 原田, 史. (2001). 繁殖季節における同種動物の身体各部位のニオイに対する雄ヒツジの反応性. *日本生気象学会雑誌*, 38(3), 89-106.
- Thompson, M. E., & Wrangham, R. W. (2008). Male mating interest varies with female fecundity in *Pan troglodytes schweinfurthii* of Kanyawara, Kibale National Park. *International Journal of Primatology*, 29(4), 885-905.
- Tinbergen, N. (1975). *本能の研究* (永野, 為武. Trans.): 三共出版.
- Tomaszycki, M. L., Davis, J. E., Gouzoules, H., & Wallen, K. (2001). Sex differences in infant rhesus macaque separation-rejection vocalizations and effects of prenatal androgens. *Hormones and behavior*, 39(4), 267-276.
- Trivers, R. (1972). *Parental investment and sexual selection*. Chicago: Biological Laboratories, Harvard University.
- Tsuchida, J., Yoshida, T., Sankai, T., & Yasutomi, Y. (2008). Maternal behavior of laboratory-born, individually reared long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science : JAALAS*, 47(5), 29-34.
- 梅崎, 良則. (2011). プロバイオティクス製品登場の歴史的背景と期待される今後の展開. *腸内細菌学雑誌*, 25(3), 157-164.
- Waite, C., Little, A. C., Wolfensohn, S., Honess, P., Brown, A. P., Buchanan-Smith, H. M., & Perrett, D. I. (2003). Evidence from rhesus macaques suggests that male coloration plays a role in female primate mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(Suppl 2), S144-S146.

- de Waal, F. (1995). Bonobo sex and society. *Scientific american*, 272(3), 82.
- de Waal, F. (2007). *Chimpanzee politics: Power and sex among apes*: JHU Press.
- Waynforth, D., Hurtado, A. M., & Hill, K. (1998). Environmentally contingent reproductive strategies in Mayan and Ache males. *Evolution and Human Behavior*, 19(6), 369–385.
- Weidong, M., Clement, B., & Klemm, W. (1995). Cyclic changes in volatile constituents of bovine vaginal secretions. *Journal of chemical ecology*, 21(12), 1895–1906.
- Weingrill, T., Lycett, J. E., Barrett, L., Hill, R. A., & Henzi, S. P. (2003). Male consortship behaviour in chacma baboons: the role of demographic factors and female conceptive probabilities. *Behaviour*, 140(3), 405–427.
- Wickings, E., & Dixon, A. (1992). Testicular function, secondary sexual development, and social status in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Physiology & behavior*, 52(5), 909–916.
- Wilén, R., & Naftolin, F. (1976). Age, weight and weight gain in the individual pubertal female rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Biology of reproduction*, 15(3), 356–360.
- Williams, M. N., & Jacobson, A. (2016). Effect of Copulins on Rating of Female Attractiveness, Mate-Guarding, and Self-Perceived Sexual Desirability. *Evolutionary Psychology*, 14(2).
- Wilson, N., Tubman, S. C., Eady, P. E., & Robertson, G. W. (1997). Female genotype affects male success in sperm competition. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1387), 1491–1495.
- 山極, 寿一. (1994). *家族の起源: 父性の登場*: 東京大学出版会.

- Yamamoto, T. (2013). Development of a Settlement Device for Aquaculture of the Boring Giant Clam *Tridacna crocea* and Proposal of an Optimal Non-Perforated Aquaculture Technique. *Aquaculture Science*, 61(1), 055-060.
- 矢野, 喜夫. (2016). 発達の生物学的基礎. In 田島, 信元. 岩立, 志津男 & 長崎, 勤. (Eds.), *新・発達心理学ハンドブック* (pp. 20-30): 福村出版.
- 柳原, 格. (2006). プロバイオティクスと未病 1 周産期におけるプロバイオティクスの重要性. *日本未病システム学会雑誌*, 12(1), 40-42.
- Yoshida, T., Hanari, K., Fujimoto, K., & Sankai, T. (2010). Female Reproduction Characteristics in a Large-Scale Breeding Colony of *Cynomolgus* Monkeys (*Macaca fascicularis*). *Experimental Animals*, 59(2), 251-254.
- von Uexküll, J (2005). *生物から見た世界* (日高, 敏隆., & 羽田, 節子. trans.): 岩波文庫.
- Zinner, D., Krebs, E., Schrod, A., & Kaumanns, W. (2006). Early sexual maturity in male hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) and its reproductive implications. *Am J Phys Anthropol*, 129(4), 584-590.

## 謝辞

本研究を遂行するにあたり、多くの方にあたたかいご指導頂きましたこと、ここに深く御礼申し上げます。学部時代から8年もの間、根気強く育てて下さいました日本女子大学、小山高正教授には言葉では言い尽くせないほどの感謝の気持ちで一杯です。本当にありがとうございました。最後まで良い学生にはなれず申し訳なく思っています。また、筑波の霊長類医科学研究センターでご指導下さいました、山海 直主任研究員にも感謝しております。どんな実験もポジティブに受けとめて下さり、実行できるよう尽力して下さいました。これからは研究費を取れる研究者になれるよう頑張ります。統計解析に関して、ご指導下さいました日本女子大学、岡本安晴教授にもこの場をかりて御礼申し上げます。いつもアポ無しで研究室のドアを叩いた私を温かく迎え入れ、ご指導下さいましてありがとうございます。今後とも、論文作成や新しい解析でお世話になるとと思いますが、どうぞよろしくお願いいたします。また、ガスクロマトグラフィーの解析に関して、操作の指導から解析までご指導下さいました薬用植物資源研究センター、刈野裕之研究員に感謝申し上げます。化学の知識が全くなく、薬品の扱いにも不慣れな私を温かくご指導下さいました。ありがとうございます。

サルの飼育管理と私の研究のサポートをして下さいました、予防衛生協会の東郷さま、大津さまを初めとしたアニマルテクニシャンの皆さまにも大変お世話になりました。彼らのサポートなくして研究は成し得ませんでした。本当にありがとうございます。

最後に、数ヶ月間家事を放棄した私を支え、日々の仕事と家の管理をしてくれた主人と、毎日私を癒やしてくれた愛猫に感謝を捧げ終わりとさせて頂きます。