

2021 年度学会賞受賞者

## リス類における行動生態学：音声コミュニケーションについて

田村典子

森林総合研究所多摩森林科学園

### 行動生態学と音声研究

動物がなぜ、そのような行動をとるのか？という問いに対して、Tinbergenは4つのアプローチ（機構、発生、機能、系統）を挙げた。行動生態学はそのうちの‘機能’、すなわち、その行動が生存や繁殖においてどのような意味を持っているのかを取り扱う。その前提として、「動物の行動はその個体（その遺伝子）の生存あるいは繁殖に有利なものであるはずだ」という考えに基づく。しかし、有利な行動とは必ずしも固定されたものではなく、他個体や他種との関係の中で、時間的にも空間的にも変化するものである。このように、捉えづらな動物の行動の意味を理解するうえで、行動生態学は手引きとなる多くの理論を提示してきた。私は行動生態学が多くの理論を展開した1980年代に大学、大学院時代を過ごし、説得力のある配偶戦略や最適採餌戦略の理論におそらく洗脳された。その後の研究生活の中でもずっと、動物の行動の意味を理解したいという単純な欲求が、研究の動機であり続けている。

その中で、いまだに興味を絶えない研究分野の一つが音声コミュニケーションである。音声コミュニケーションは動物の行動の中でも、定量評価がしやすい利点がある。音声に関する研究はスペクトログラムによる音声解析や録音機器の高性能化にともなって、1960年代から進んだ。特に、行動生態学の発展と相まって、1970年から1980年代に基盤となる理論的・実践的研究成果が次々に報告された。たとえば、発信者にとって不利益に思えるジリス類の警戒音声が進化した背景には、周囲に暮らす血縁個体が利益を得ること、すなわち血縁淘汰説で説明できることが明らかになった (Sherman 1977)。また、カエル類のオスの求愛音声は体サイズを明確に反映し、メスの配偶者選択の手掛かりとなる (Ryan 1983)。鳥類のさえざりは同種認識や繁殖縄張りの維持の機能を

持つが、同時にコストもあるため、環境の中で伝搬しやすい音響特性あるいは捕食者に定位されにくい音響特性を持つように進化している (Marten and Marler 1977)。これらの興味深い仮説に対して、その後、実証的な研究が蓄積されている。哺乳類では主に人間の言語進化を理解する側面から霊長類で多くの研究が行われてきたが (香田 2014)、行動生態学的な視点ではコウモリ目やクジラ目を除いて研究は乏しく、多くの種で音声レポートを記載するにとどまっている。

### 研究対象としてのリス類

齧歯目リス科は系統学的な研究によると大きく5つの亜科に分けられる (Mercer and Roth 2003 ; Steppan et al. 2004)。このうち行動研究の多くは、地上性の昼行性リス類15属が含まれる Xerinae という亜科で行われている (McRae 2020)。なかでも、北米やヨーロッパの草原に生息する観察が容易なマーモット属 (*Marmota*)、プレーリードック属 (*Cynomys*)、ジリス属 (*Spermophilus*) で音声を含めた行動生態学的研究が進められてきた。日本に生息する樹上性で昼行性のニホンリス (*Sciurus lis*) やエゾリス (*S. vulgaris*)、滑空性で夜行性のムササビ (*Petaurista leucogenys*) やモモンガ類 (*Pteromys momonga*, *P. volans*) はいずれも Sciurinae という一つの亜科に属する。この中にはユーラシア大陸や北米大陸の冷温帯林に分布する樹上性あるいは滑空性リス類20属が含まれる。外来種として日本に定着しているクリハラリス (*Callosciurus erythraeus*) が属するハイガシラリス属は Callosciurinae というさらに別の亜科で、この中には東南アジア地域の熱帯から亜熱帯の森林に生息する14属が含まれる。

地上性のリス類に比べて、森林にすむ樹上性あるいは滑空性リス類では行動研究は勿論のこと、その他の生態

学的知見も乏しい (Koprowski and Nandini 2008). 本稿では知見が乏しい東南アジア原産の樹上性リス類であるハイガシラリス属の音声研究について紹介しながら、哺乳類における音声コミュニケーションが、鳥類など他の研究対象と同様、興味深い発見に満ちていることをお伝えしたい。

### 多様な警戒音声と語彙

クリハラリスは本来、東南アジアから中国大陸南部にかけて広く分布する種である。日本には主に台湾 (浜松市では大陸由来が混在) から導入され、特定外来生物として定着し、生態系、農林業、人間生活への被害が問題になっている (日本哺乳類学会 2017)。果実や種子を主食とするが、花、新芽、樹液、昆虫類、鳥卵など多様な食物を利用することができ、原産地でも定着した日本においても行動圏はメスでは 1 ha 以下、オスでは 5 ha 以下と狭い。個体同士の行動圏が重複するため、生息密度は 1 ha あたり 3~4 頭と高密度である (Tamura 2015)。巣立った子のうちメスでは約 60% が、オスでは約 10% が母の行動圏に近接して定着する (Tamura et al. 1989)。

私は卒業研究として 1982 年から、本種が外来生物として定着した神奈川県鎌倉市で、調査を始めた。観察の中で本種が警戒音声を頻繁に発していること、警戒音声には大きく 3 タイプあることに気付いた (図 1)。地面を徘徊するイエネコ (*Felis catus*) に対しては、木の安全な場所に避難してからしゃがまれた雑音の声を規則的に

発し続ける。猛禽類やカラス (*Corvus* sp.) が上を飛ぶと、大きな声を一声だけ発する。アオダイショウ (*Elaphe climacphora*) が木に登ってくると、高音で鳴きながらへびに攻撃を仕掛ける (Tamura 1995)。これらの音声は、近くのリスに異なる反応を誘発する。イエネコに対する音声を聞いたリスたちは樹上に避難するし、猛禽類への音声を聞けばすぐに静止する。へび類への音声を聞くと近寄り、一緒に攻撃を行う。つまり、リスはその時の気分で適当に音声を出しているのではなく、それぞれの危険に対応した特有の音声を発し、それを聞いた周囲のリスは、音声の違いをもとに適した反応を示した。

リス類の巧みな音声利用に興味を持ち、博士課程終了後にマレーシアの熱帯林に生息する 3 種のリス類 (*Callosciurus notatus*, *C. nigrovittatus*, *C. caniceps*) の調査を始めた。これらのリス類はクリハラリスと同じハイガシラリス属に属し、マレーシア半島部の低地林では同所的に生息する中型の樹上性リスである。林縁部に多いのが *C. notatus*、森林内に多いのが *C. nigrovittatus*、川沿いなどの低木が密集した林に多いのが *C. caniceps* であるが、同じ木で 3 種が同時に餌を食べていることもある。1,170 時間の観察の中で、地上からの捕食者に対する音声を 22 回、空中からの捕食者に対する音声を 18 回、へび類へのモビングを 13 回録音し、音響特性を解析した。その結果、この 3 種もクリハラリス同様、捕食者のタイプごとに異なる音響特性をもつ音声を使い分けていることが明らかになった (Tamura and Yong 1993)。

これが世界初の報告であれば快挙なのだが、すでに警

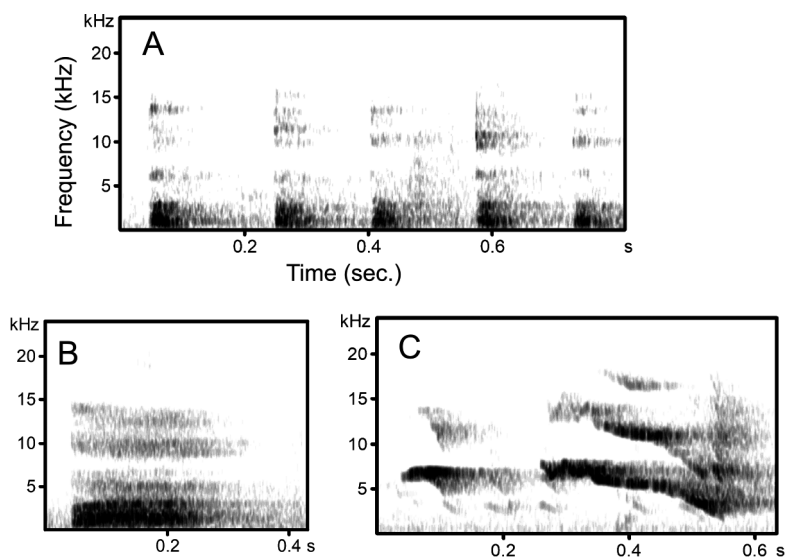


図 1. クリハラリス (*Callosciurus erythraeus*) による 3 タイプの警戒音声のスペクトログラム。A. 地上からの捕食者への警戒音声, B. 空中からの捕食者への警戒音声, C. へび類に対する警戒音声。

警戒音を捕食者ごとに使い分けるといふ現象は1980年にサバンナモンキー（グリベットモンキー, *Chlorocebus aethiops*）で報告されていた（Seyfarth et al. 1980）. サバンナモンキーは、ヒョウ、タカ類、ヘビ類に対して異なる音声を出し、天敵を実際には見えていない群れの他個体は、録音された音声だけを聞いてもそれぞれに適した避難行動をとることが実験的に証明された。この研究は、動物の音声にも人間の言葉の起源ともいえる語彙が存在することを示した画期的なものである。

しかし、同時代に多く発表された地上性リス類の警戒音声については、これと異なる結果になった。そもそも、地上性リス類では警戒音声は自己防衛なのか利他行動なのかという論争が続いている。リチャードソンジリス（*Urocitellus richardsonii*）やガニソンプレーリドック（*Cynomys gunnisoni*）では、包括的な血縁度（母子だけではなく兄弟などの血縁個体も含む）と警戒音声の頻度が相関することから、警戒音声は利他行動として進化したと考えられた（e.g., Sherman 1977; Hoogland 1996）。一方、キバラマーモット（*Marmota flaviventris*）を対象としたBlumsteinらは、利他行動という解釈に疑問を持ち、自己防衛の可能性（捕食者への威嚇として音声を発している）を示唆している（Blumstein and Armitage 1998）。Blumsteinは209種の齧歯目を比較し、社会性は関係なく昼行性の種で警戒音声が発達していることから、本来は捕食者への威嚇として進化したと考察している（Blumstein 2007）。警戒音声が利他行動なのか自己防衛なのか、生息環境、体のサイズ、捕食者のタイプ、社会構造などが異なる多様な地上性リス類の結果はまちまちであり、どちらか一方であるという結論はいまだに出ていない（Diggins 2021）。

捕食者のタイプに対応した警戒音声と語彙の進化の可能性についても、地上性リス類では対象種あるいは研究者によって意見が分かれる。これまでに調査された地上性リス類22種のうち、食肉類と猛禽類への警戒音声が異なるとされているものは1種、捕食対象ではなく緊急性や危険度で音声が変わるという結果が8種、その両方が考えられるのが7種、不明が6種を占める（McRae 2020）。地上性リス類では、サバンナモンキーやハイガシラリス属とは違って、音響特性と捕食者の対応は必ずしも明確ではないと言えそうである。地上性リス類は、食肉類に対しても、猛禽類に対しても、地中の穴を避難場所として利用するため、樹上性の種に比べて対捕食者行動のバリエーションは少ない。そして、受信者の情報として重要なのはどれだけ危険が迫っているかという緊急性や危険度であるというわけだ。

ハイガシラリス属は、地上性リス類とは異なり、見通しが悪い熱帯林に生息する。捕食者の種や数が多いことは、警戒音声の頻度の高さからうかがえる。そして、タイプが異なる捕食者に対して、それぞれ異なる対捕食者行動（食肉類には逃避、猛禽類には静止、ヘビ類には攻撃）が求められる。周囲の個体は、枝や葉に遮られて必ずしも捕食者が見えない。それでもいち早く適切な行動をとるために、捕食者に応じて異なる音声信号は良く機能している。警戒音声の進化の過程で、自己防衛、利他行動、どちらがどのように関与したかは分からないが、少なくともハイガシラリス属では周囲に生息する個体が警戒音声の情報を利用し恩恵を受けている。サバンナモンキーと同様、ハイガシラリス属の警戒音声は特定の情報を示す語彙を持っていると言えるのではないだろうか。

### 警戒音声のだまし利用

クリハラリスは、配偶行動においても音声信号を巧みに利用する。リス科の配偶システムは一夫一妻制のシラガマーモット（*Marmota caligata*）や一夫多妻制のキバラマーモットなど一部の例外を除いて、ほとんどの種はオスもメスも複数個体と配偶する乱婚制である（田村1991）。乱婚制の種ではメスの発情ピークに複数のオスがそのメスの行動圏に集まり、交尾を先取りしようと激しい追いかけあいを繰り返す。クリハラリスは高密度なので、集まるオスは10頭以上となり、配偶競争はとりわけ激しい。しかし、やみくもに体力戦を交えるわけではなく、音声を使う。集まったオスたちはメスの行動圏のあちこちで「コキコキコキ」という独特の求愛音声を出して存在をアピールする（図2）。メスが寄ってくると近くのオスが追いかけあい、その中で順位の高いオスがメスを独占して交尾する。交尾したオスは低音の吠え声を規則的に発し続ける。この声が継続する間、交尾したメスや他のオスは静止する。平均17分間の交尾後音声が終わるとまた、メスは動き出し、あちこちでオスの求愛音声が始まる。これを繰り返し、メスは平均8頭のオスと順番に交尾した（Tamura et al. 1988）。

交尾後にオスが出す音声は地上からの捕食者に対する警戒音声とよく似ていた。実際に録音して音響特性を計測すると、いずれの変数においても、二つの音声に差は認められなかった。そこで、交尾したオスは警戒音声を使うことで、周囲にいるメスやオスの動きを止め、交尾後ガードをしているのではないかという仮説がうかんだ。メスが交尾直後に静止することで交尾栓が固まる時間を確保し、自分の子を残す確率を上げているのかもし

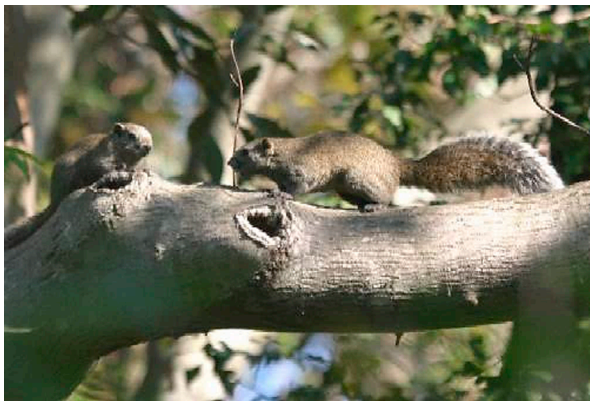


図2. 配偶行動においてクリハラリスのオスは求愛音声を出しメスを誘引する（神奈川県鎌倉市で撮影）。

れない。実際には捕食者はいないのに、警戒音声を出すことによって周囲の個体の行動を操作している、いわゆる「だまし」とも考えられる。そこで、本当に警戒音声と交尾後音声が区別できないのかどうか、実験的に調べることにした。野外の高さ約1mの給餌台に餌を置きクリハラリスを誘引する（注：特定外来生物として、個体数管理をすすめている神奈川県では現在、このような給餌実験は許可されない）。リスが給餌台や地面に降りて餌を食べているときに、スピーカーから音声を再生する。警戒音声、交尾後音声、コントロール音（同音量の雑音）の3タイプで反応を比較した。その結果、コントロール音ではリスの行動に変化はなかったが、警戒音声と交尾後音声では、再生がはじまるとすぐに地面や給餌台から周囲の木の上に飛び移って静止した。警戒音声と交尾後音声における反応には差が認められなかったため、リスは二つの音声を区別できないことが明らかになった（Tamura 1995）。クリハラリスのオスが音声を用いて他個体の行動を操作するという事実は確かめられた。ただ、我々がイメージする人間の「だまし」には心理的な動機が存在するが、それと全く同じものをクリハラリスに当てはめることはできない。

交尾の後にオスが他のオスを追い払いながらメスをガードする行動はリス科では一般的である（Diggins 2021）。そのときに音声を利用する種はオグロプレーリードック（*Cynomys ludovicianus*）やアイダホジリス（*Urocyon v. brunneus*）など少数である。コロンビアジリス（*U. columbianus*）でも交尾後に音声を発するが、その音響特性は警戒音声と同じで、音声再生実験での反応も両者に差がないことが明らかになった（Manno et al. 2007）。しかし、実際の交尾行動において、音声によって警戒姿勢をとることはほとんどないことから、同じ音



図3. 見通しの良い草原に生息するコロンビアジリス（*Urocyon columbianus*）（アメリカ合衆国・モンタナ州で撮影）。

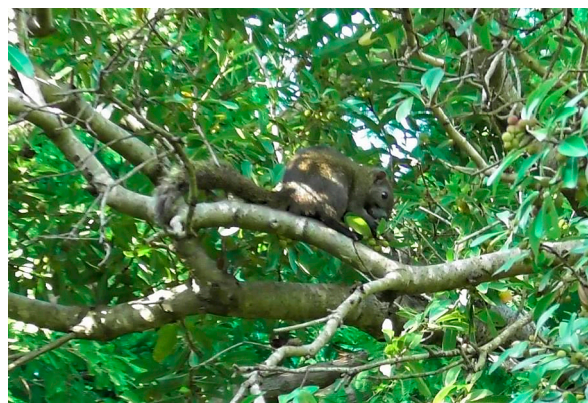


図4. 見通しの悪い森の中にひそむクリハラリス（中華人民共和国・成都で撮影）。

声でも状況を見て警戒をする必要がないことを判断でき、交尾後音声に「だまし」の機能はないと考察している。さらに、サバンナモンキーなどの霊長類と同じように（Cheney and Seyfarth 1988）、リチャードソンジリスでは警戒音声に個体差があり、その差をもとにジリスたちは発信者を知り、警戒音声の信頼性をはかる尺度としている可能性も報告されている（Hare and Atkins 2001）。

本来、音声コミュニケーションは発信者の出す情報の信頼性によって成り立っているはずであり、「だまし」は非常にまれである。「だまし」が成り立つ数少ない条件は、音声情報を信じないと高いコストを払うことになる場合や、受信者がものごとの真偽を判断できない場合である（Wheeler 2009）。クリハラリスとジリスが違う点は、視界が利かない森林では、草原のように捕食者の存否を把握できないことである（図3、4）。また、クリハラリスの生息する環境では日常的に捕食者が潜んでいる可能性が高く、特に交尾行動の最中に音声によって頻

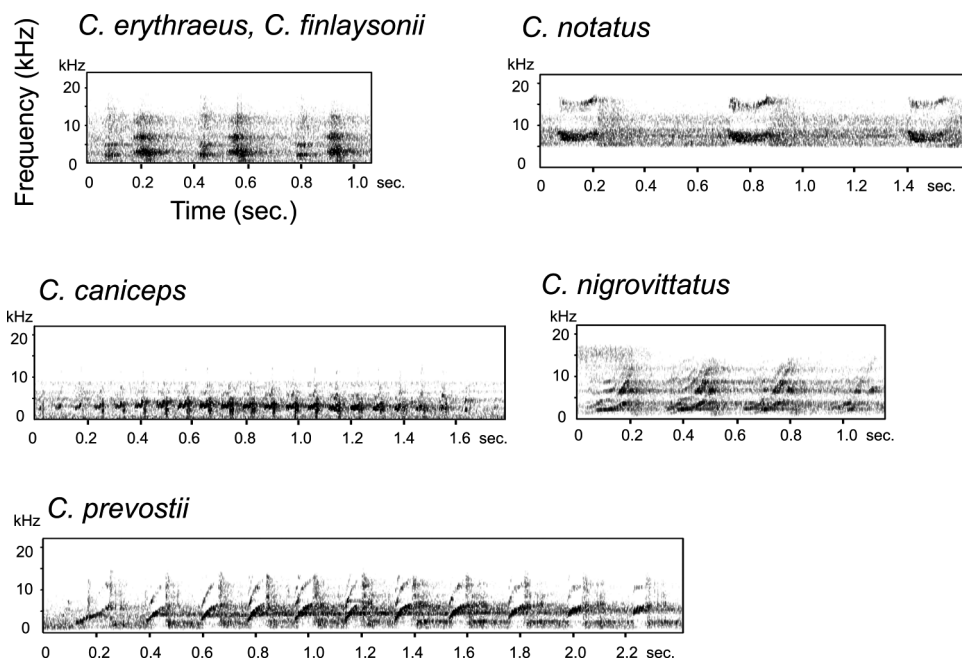


図5. ハイガシラリス属6種の求愛音声のスペクトログラム。

繁に捕食者が誘引されることも事実である。こうした条件がそろっていることから、クリハラリスでは「だまし」を疑う行動は起こりにくいのかもかもしれない。多くの野生動物では我々が想像している以上に音声による情報収集や、その音声情報に基づく行動決定が行われている。それと付随して、受け手の行動を操作するような音声の利用も起こりうる (Bro-Jørgensen and Pangle 2010)。それは、人間と短絡的に比較できないが、広い意味で「だまし」と言えるのではないだろうか。

### 求愛音声の進化

鳥のさえずりは種によって異なり、同じ地域に住む近縁な種の間で同種認識の機能を果たすことは良く知られている (Emlen 1972)。鳥類では姿が見えなくても、むしろ、さえずり声をもとに種を同定し、生息確認することが一般的ですらある。哺乳類でも、繁殖縄張りの誇示やメスを誘引するために音声を利用する種があるが、同種認識の機能について研究された事例はほとんどない。ハイガシラリス属は、東南アジア地域の熱帯林には同所的に複数種が生息している。私が調査をしたマレーシア半島部からタイ平野では、6種のハイガシラリス属が分布し、このうち、2種から最大5種が同じ森林に確認された。近縁種が同じハビタットに共存する状況は、鳥類と似ている。配偶行動を観察してみると、6種の求愛音

声はそれぞれ一聞して全く異なることが分かった。録音してスペクトログラムで比較してみると、種ごとの違いが視覚的に明確になる (図5)。実際に、同じ森林に生息する別の種は、交尾の日に求愛音声に誘引されることはなく、集まってきて鳴きかわすのは同種の個体だけであった。この求愛音声の音響特性が種間でどの程度違うのかを数値化するために、音の構成要素の数、長さ、間隔、一連の声の長さ、最大周波数、周波数変調などの変数を計測し、判別分析及びクラスター分析を行った。その結果、6種のうち4種は97%の高い判別正解率であり、求愛音声の種の確認に利用可能であることが示された。ただし、*Callosciurus erythraeus* と *C. finlaysonii* の2種間は66%の低い判別率であった。また、クラスター分析による音響特性の類似度はミトコンドリア DNA の *cyt-b* による系統関係と相同であることが明らかになった (Boonkhaw et al. 2017)。そして、遺伝的にも *C. erythraeus* と *C. finlaysonii* が別種として区別不可能である結果は一致した。毛色や大きさなどの外部形質において地域や個体間で変異があり、種の分類が混乱しているハイガシラリス属において、求愛音声の種の境界を決定する重要な形質である可能性が示された。求愛音声は配偶行動の中で、同種確認のプロセスとして機能し、同じ地域に生息する近縁種との生殖隔離機構としても働いている。そのため、遺伝的な差と音響特性の差は相同であったと考えられる (Tamura et al. 2018)。

そこで次に、分類が混乱している *C. erythraeus* と *C. finlaysonii* 種群の中で、求愛音声の地域変異を調べることにした。タイ3か所、ベトナム2か所、中国大陸3か所、台湾2か所の合計10か所で配偶行動を観察し、求愛声を録音した。7つの音響変数を用いて解析したところ、これらの地域の求愛音声は大きく4タイプに分けられ、それらは互いに95%の判別正解率であった (Tamura et al. 2021)。1タイプ目は、分布域の西側 (タイや中国大陸西部) で、音の繰り返し数が少なく、間隔が広いのんびりした声である。2タイプ目は中国東部で、音の繰り返し数は多く、間隔は狭く、周波数が高い。3タイプ目は台湾で、音の繰り返し数は多く、間隔は狭く、周波数が低い。4タイプ目はベトナム南部で、音の繰り返し数がさらに多く、間隔はさらに狭い。

このような求愛音声の地域的な違いが、同種認識をゆがめることはないのだろうか?そこで、異なる地域の音声聞かせて、反応を比較する音声再生実験を行ってみた。実験場所は神奈川県鎌倉市の山林で、ここには1950年代から台湾由来のクリハラリスが定着している。ここで、台湾、ベトナム、タイ、東中国の4タイプの音をそれぞれ30回ずつ再生し、リスが集まってくるか、あるいは鳴き返してくるかを調べた。1回の再生は15分間とし、重複実験にならないように、それぞれ300m以上離れた場所で再生を行った。いずれの音声に対してもリスは集まり、あるいは鳴き返したが、やはり、台湾の声に対してもっとも頻繁に反応した。タイで録音したゆっくりした求愛音声に対してはもっとも反応が少なかった。実験的にさらに音の速度や間隔を変えていくと、次第に反応しなくなることも明らかになった。したがって、求愛音声の地域差が開いていくと、配偶行動において同種個体を誘引する機能を失い、生殖隔離さらに種分化につながる可能性もあることが示された (Tamura et al. 2021)。

では、なぜ地域差が生じたのか?哺乳類も含め多くの動物群において、地域個体群の間で音声が変わる事例が報告されている。方言のように文化伝達あるいは学習によって後天的に地域差が作り出される場合もあるが、体のサイズ (発声器官のサイズ) や遺伝的な基盤がある生得的な差異もある (Wilkins et al. 2013)。鳥類や両生類では音響特性の地域差の原因として、生態的選択 (Bowman 1979)、性選択 (Boul et al. 2007)、中立説 (Irwin et al. 2008) などが示唆されているが、必ずしも一つの要因のみで説明されるわけでもない。哺乳類でもたとえば、ザトウクジラ (*Megaptera novaeangliae*) では、独特の音声 (ソング) が文化伝達され、地域集団間で差が生

じる可能性が指摘されている (Zandberg et al. 2021)。また、キクガシラコウモリ属 (*Rhinolophus*) 3種では同所的に生息する種でエコロケーションコールの周波数帯の重複を避けるように分化し、形質置換の結果、地域差が生じることが知られている (Russo et al. 2007)。オアハカチャイロマウス (*Scotinomys teguina*) というあまり馴染みのない齧歯目は、「歌うネズミ 'singing mouse'」という英名を持ち、音声研究の世界では有名である。この種では、音声の地域差には適応的な意味はなく、地理的あるいは遺伝的距離と相関するため、偶然に違いが生じているという中立説が示唆されている (Campbell et al. 2010)。

クリハラリスの音声の地域差がどのような要因で生じたのかは今後の課題として残っている。広域分布する本種では生息環境の違いに応じて伝搬しやすい音響特性を用いた結果として差が生じた可能性がある。あるいは、近縁種 *C. caniceps* が同所的に分布する西側地域では形質置換によって速度が遅い音声に変わった可能性もありそうである。はたしてどのような要因がリスの求愛音声の地域差に効いているのか、今後も研究を続けていきたい。

### クリハラリスとニホンリス

東南アジアのハイガシラリス属の話ばかりしてきたが、意外にもリス科の音声研究の空白地帯は *Sciurinae* 亜科である。冷温帯の森林に生息する *Sciurinae* の種は、多くの研究者が生態学の研究対象としてきた。北米に分布するキツネリス (*S. niger*)、アベルトリス (*S. aberiti*)、ハイロリス (*S. carolinensis*) などで音声レパートリーの記載はされているが (Zelley 1971; Farentinos 1974; Lishak 1982)、社会関係の中で音声が変わるような利用され、どのような機能を持つかについての詳細な研究はない。日本の本州と四国に固有なニホンリスや北海道に生息するエゾリスについても、音声についての詳細な研究がない。確かに日本の山林を歩いていてもリスの音声を聞く機会はほとんどないことから、研究は難しいことが予想される。クリハラリスは姿が見えなくても、にぎやかな声が聞こえるのに対し、ニホンリスはまるで忍者のように姿も声もない (図6)。しかし実は、ニホンリスも音声で互いにコミュニケーションをしている。特に交尾の日には、複数のオスが発情したメスを追いかけ、甲高い声が聞こえる (図7)。しかし、この声は周波数が高く、クリハラリスと違って人間にとっては聞き取りにくい。聞こえないのは人間ばかりではなく、高い周波数

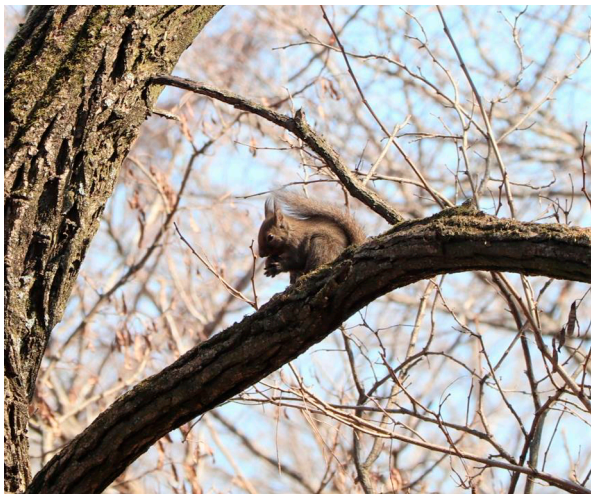


図6. オニグルミの木の上でクルミを食べるニホンリス (*Sciurus lis*) (長野県茅野市で撮影)。

の音は減衰しやすく、遠くまでは届かない。なぜ、ニホンリスは伝搬効率が悪い高い声を出すのだろうか？

ニホンリスの交尾行動を観察すると、クリハラリスとの違いが分かる。ニホンリスはメスが発情すると複数のオスが寄ってくるが、クリハラリスのように10頭以上も集まることはない。ニホンリスの行動圏はクリハラリスよりも広く、オスでは6 ha ~ 40 ha もあり、行動圏の重複も少ないためである (Tamura 2004)。集まったオスは音声でメスを誘引するのではなく、直接メスに接近する。オス同士は追いかけあいによって優劣を決し、もっとも順位の高い個体がメスに追従する。その時に高周波の音声を発しながら、メスに近寄る。ニホンリスはクリハラリスと違って、音声でメスを遠くから誘引するのではなく、メスの近くに寄ってから至近距離で音声を出すため、伝搬効率が良い低周波音を出す必要はない。むしろ、猛禽類には聞き取りにくいとされている、高周波音のほうが都合がよい (Yamazaki et al. 2004)。また、ニホ

ンリスのオスはクリハラリスのように交尾後に鳴くことはなく、交尾後はメスのそばに留まり、他のオスが近寄らないように追い払い続ける。ニホンリスが棲む森林は熱帯林ほど見通しが悪いわけではなく、ニホンリスのオスは音声に依存せず、クリハラリスとは異なる方法で配偶競争を繰り広げている。熱帯林と冷温帯林では森林環境が大きく異なり、おそらくそれに応じて樹上性リス類の社会構造や配偶行動が異なっている。配偶行動における音声の利用状況も異なり、さらにそれが音響特性にも影響している可能性がある。

しかし、冷温帯域の樹上性リス類が熱帯林のリス類に比べて音声を利用していないかという点、そういうことではない。「盗聴 (eavesdropping)」という行動は、他の種が出した音声を盗み聞きし、その情報を利用することである (Magrath et al. 2015)。冷温帯域の樹上性リス類では鳥類の音声を聞き取り、それを利用するという多くの報告がある (Schmidt and Ostfeld 2008 ; Lilly et al. 2019)。自身では音声を発することが少ないニホンリスでも、周囲の音には常に気を配り、カラ類 (Paridae) やホシガラス (*Nucifraga caryocatactes*) など鳥類の警戒音声に反応して、素早く物陰に避難する行動が観察される。野生動物は我々が思う以上に複雑な音の世界を持っていて、それを解明することは彼らの驚くべき能力を知ることにつながるのではないだろうか。

## おわりに

音声コミュニケーションは哺乳類学会ではマイナーな研究分野であるが、興味深いトピックスも多いので、この場を借りてご紹介させていただいた。こうした行動生態学の研究は直ちに保全や管理につながるわけではないため、予算確保も難しく、継続はかなり困難である。まずは研究者個人の意欲と根気が原動力であったことは間違いないが、それだけではこれまで研究は続けられな

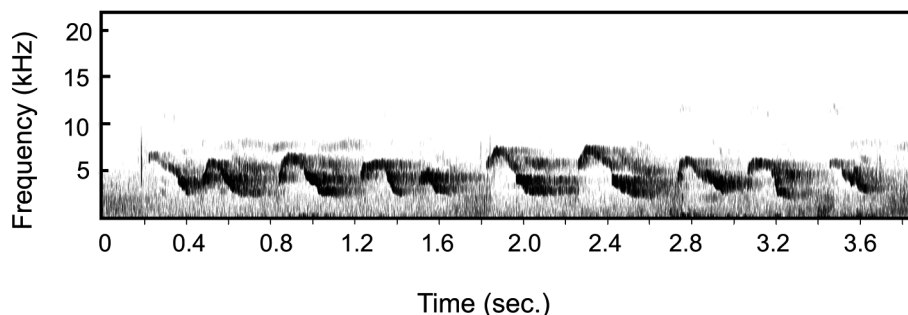


図7. ニホンリスのオスによる交尾時の音声のスペクトログラム。

かったのも事実である。職場、学会、国内外の共同研究者、そして家族など多くの方々のご理解とご指導があったことは私にとって一番の幸運だったと思っている。日本哺乳類学会は日本及び周辺アジア地域の哺乳類に関する多様な研究成果を発表し、勉強できる貴重な場であると思う。私自身も40年近くの長い間、学会を通じて多くのことを学ばせていただいた。今後も、多様な研究が紹介され、多様な刺激を受けられるような活気ある場であり続けることを願っている。

## 引用文献

- Blumstein, D. T. 2007. The evolution, function, and meaning of marmot alarm communication. *Advances in the Study of Behavior* 37: 371–401.
- Blumstein, D. T. and Armitage, K. B. 1998. Why do yellow-bellied marmots call? *Animal Behaviour* 56: 1053–1055.
- Boonkhw, P., Prayoon, U., Kanchanasaka, B., Hayashi, F. and Tamura, N. 2017. Colour polymorphism and genetic relationships among twelve subspecies of *Callosciurus finlaysonii* in Thailand. *Mammalian Biology* 85: 6–13.
- Boul, K. E., Chris Funk, W., Darst, C. R., Cannatella, D. C. and Ryan, M. J. 2007. Sexual selection drives speciation in an Amazonian frog. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 399–406.
- Bowman, R. I. 1979. Adaptive morphology of song dialects in Darwin's finches. *Journal für Ornithologie* 120: 353–389.
- Bro-Jørgensen, J. and Pangle, W. M. 2010. Male topi antelopes alarm snort deceptively to retain females for mating. *The American Naturalist* 176: E33–E39.
- Campbell, P., Pasch, B., Pino, J. L., Crino, O. L., Phillips, M. and Phelps, S. M. 2010. Geographic variation in the songs of neotropical singing mice: testing the relative importance of drift and local adaptation. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 64: 1955–1972.
- Diggins, C. A. 2021. Behaviors associated with vocal communication of squirrels. *Ecosphere* 12: e03572.
- Emlen, S. T. 1972. An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour* 41: 130–171.
- Farentinos, R. C. 1974. Social communication of the tassel-eared squirrel (*Sciurus aberti*): A descriptive analysis. *Ethology* 34: 441–458.
- Hare, J. F. and Atkins, B. A. 2001. The squirrel that cried wolf: reliability detection by juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 108–112.
- Hoogland, J. L. 1996. Why do Gunnison's prairie dogs give anti-predator calls? *Animal Behaviour* 51: 871–880.
- Irwin, D. E., Thimban, M. P. and Irwin, J. H. 2008. Call divergence is correlated with geographic and genetic distance in greenish warblers (*Phylloscopus trochiloides*): a strong role for stochasticity in signal evolution? *Journal of Evolutionary Biology* 21: 435–448.
- 香田啓貴. 2014. 霊長類の音声コミュニケーションの研究はヒトの言語進化の理解にこれからも貢献できるのか? *霊長類研究* 30: 121–136.
- Koprowski, J. L. and Nandini, R. 2008. Global hotspots and knowledge gaps for tree and flying squirrels. *Current Science* 95: 851–856.
- Lilly, M. V., Lucore, E. C. and Tarvin, K. A. 2019. Eavesdropping grey squirrels infer safety from bird chatter. *PLoS ONE* 14: e0221279.
- Lishak, R. S. 1982. Gray squirrel mating calls: a spectrographic and ontogenetic analysis. *Journal of Mammalogy* 63: 661–663.
- Magrath, R. D., Haff, T. M., Fallow, P. M. and Radford, A. N. 2015. Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biological Reviews* 90: 560–586.
- Manno, T. G., Nesterova, A. P., DeBarbieri, L. M., Kennedy, S. E., Wright, K. S. and Dobson, F. S. 2007. Why do male Columbian ground squirrels give a mating call? *Animal Behaviour* 74: 1319–1327.
- Marten, K. and Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2: 271–290.
- McRae, T. R. 2020. A review of squirrel alarm-calling behavior: What we know and what we do not know about how predator attributes affect alarm calls. *Animal Behavior and Cognition* 7: 168–190.
- Mercer, J. M. and Roth, V. L. 2003. The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* 299: 1568–1572.
- 日本哺乳類学会. 2017. 特定外来生物クリハラリス(タイワンリス)等による農林業被害・生態系被害防止のための対策推進についての要望書. <https://www.mammalogy.jp/doc/20171212.pdf>
- Russo, D., Mucedda, M., Bello, M., Biscardi, S., Pidinchedda, E. and Jones, G. 2007. Divergent echolocation call frequencies in insular rhinolophids (Chiroptera): a case of character displacement? *Journal of Biogeography* 34: 2129–2138.
- Ryan, M. J. 1983. Sexual selection and communication in a neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. *Evolution* 37: 261–272.
- Schmidt, K. A. and Ostfeld, R. S. 2008. Eavesdropping squirrels reduce their future value of food under the perceived presence of cache robbers. *The American Naturalist* 171: 386–393.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. and Marler, P. 1980. Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science* 210: 801–803.
- Sherman, P. W. 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* 197: 1246–1253.
- Steppan, S. J., Storz, B. L. and Hoffmann, R. S. 2004. Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 703–719.
- 田村典子. 1991. リス亜目の配偶システム. *遺伝* 45: 46–50.
- Tamura, N. 1995. Postcopulatory mate guarding by vocalization in the Formosan squirrel. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 377–386.



- Tamura, N. 2004. Effects of habitat mosaic on home range size of the Japanese squirrel, *Sciurus lis*. *Mammal Study* 29: 9–14.
- Tamura, N. 2015. *Callosciurus erythraeus* (Pallas, 1779). In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa, D. Fukui and T. Saitoh, eds.) *The Wild Mammals of Japan*, Second edition, pp. 196–197. Shoukadoh Book Sellers and the Mammal Society of Japan, Kyoto.
- Tamura, N., Boonkhaw, P., Prayoon, U., Kanchanasaka, B. and Hayashi, F. 2018. Mating calls are a sensitive indicator of phylogenetic relationships in tropical tree squirrels (*Callosciurus* spp.). *Mammalian Biology* 93: 198–206.
- Tamura, N., Boonkhaw, P., Prayoon, U., Phan, Q. T., Yu, P., Liu, X. and Hayashi, F. 2021. Geographical variation in squirrel mating calls and their recognition limits in the widely distributed species complex. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 75: 1–15.
- Tamura, N., Hayashi, F. and Miyashita, K. 1988. Dominance hierarchy and mating behavior of the Formosan squirrel, *Callosciurus erythraeus taiwanensis*. *Journal of Mammalogy* 69: 320–331.
- Tamura, N., Hayashi, F. and Miyashita, K. 1989. Spacing and kinship in the Formosan squirrel living in different habitats. *Oecologia* 79: 344–352.
- Tamura, N. and Yong, H. S. 1993. Vocalizations in response to predators in three species of Malaysian *Callosciurus* (Sciuridae). *Journal of Mammalogy* 74: 703–714.
- Wheeler, B. C. 2009. Monkeys crying wolf? Tufted capuchin monkeys use anti-predator calls to usurp resources from conspecifics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 3013–3018.
- Wilkins, M. R., Seddon, N. and Safran, R. J. 2013. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 156–166.
- Yamazaki, Y., Yamada, H., Murofushi, M., Momose, H. and Okanoya, K. 2004. Estimation of hearing range in raptors using unconditioned responses. *Ornithological Science* 3: 85–92.
- Zandberg, L., Lachlan, R. F., Lamoni, L. and Garland, E. C. 2021. Global cultural evolutionary model of humpback whale song. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 376: 20200242.
- Zelley, R. A. 1971. The sounds of the fox squirrel, *Sciurus niger rufiventer*. *Journal of Mammalogy* 52: 597–604.

---

Noriko Tamura: Behavioral ecology in squirrels: on vocal communication

著者：田村典子，〒193-0843 東京都八王子市廿里町 1833-81 森林総合研究所多摩森林科学園 ✉haya@ffpri.affrc.go.jp