

たてがみ  
**ライオンの鬘にかかる性淘汰と気温の影響**

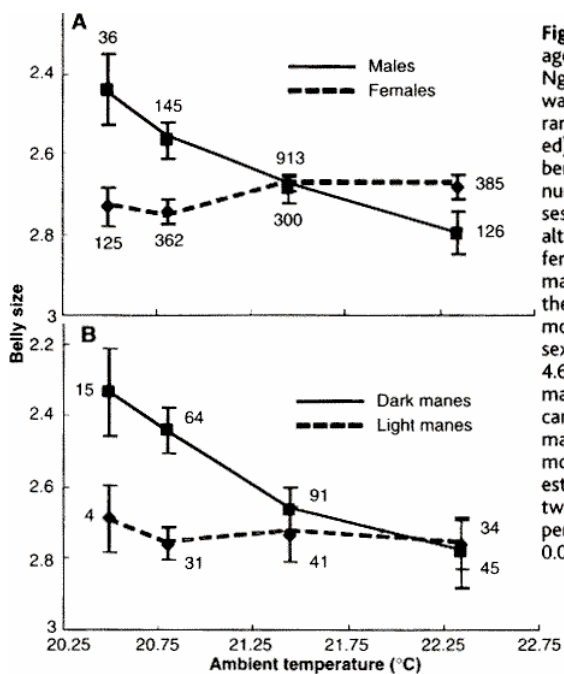
West PM, Packer C (2002) Sexual selection, Temperature, and the Lion's Mane. Science 297: 1339-1343.

**はじめに**

性淘汰にさらされている形質は、その個体の健康度や活発さの指標となり、環境ストレスへの抵抗性が判断できる。形態は環境要因に大きく依存するので、遺伝的要因や繁殖力以上に環境の影響を反映している場合がある。環境変動によって形質のコストも変動するので、(コストが高まるので)性的な装飾が失われたり、種自体が減んでしまう場合もある(Moen et al. 1999)。現在、人間による環境の激変によって、性的な行動が変化した例が既にある。その形質が、環境への適応や繁殖成功にどれ程度関与しているかにもよるが、性選択されている形質は、元来遺伝的にも変化しやすい。

本報では、アフリカライオンの鬘にかかる進化生態学的要因を検証した。鬘は、思春期のオスに発現する形質で変異が大きく、以前から性選択されていると言われてきた。鬘は、暑い地域の個体群ほど小さく、明るい色になるので、気温( $T_a$ )に強く影響されている。遺伝的な影響を示唆する報告もあるが、涼しい地域に移動すると、鬘がのびて色濃くなることも知られている。

我々は、ンゴロンゴロ・クレーターとセレンゲティ国立公園で、1996-2001年におよそ300頭のライオンを調査した。また、個体群動態や、写真や行動観察は1964年から記録してきた。ライオンは、社会性があり、明確なテリトリーを持つ。オスは1-9頭の連合を組み、闘争の末、1-18頭のメスが作るプライドを占有する。プライドを他のオス連合から奪った場合には、メスとの繁殖を早めるために、離乳していない仔を殺し、それより大きい仔は群から追い出してしまう。連合を組むオス間にも、



合を組むオス間にも、メスを巡って競争がおこり、他のオスとの交尾を制限するので、メスの配偶者選択は制限されている。しかし、繁殖はプライドの乗っ取りの時期に合わせて行われるので、オスよりも発情メスの方が多く見られる。その際、オスは1頭のメスだけをガードするので、余ったメスは自由にオスを選べる。

ライオンの爪と歯

は致命的な武器となりえるので、鬘が首や肩を防御するために進化したという説もある。だが、特に首や肩が狙われているとか、首や肩の傷がより深刻だということに、さしたる証拠はない。また、鬘はライオン特有であり、防具説には一般性もない。そのため、鬘は性的な形質である可能性がある。栄養失調になると、毛は色が褪せ、張りがなくなる。また、テストステロンは攻撃性だけでなく、毛の成長やメラニンの生産にも影響している。更に、思春期前に去勢すると、鬘は成長しない。

**写真解析**

1964-2000年までに撮影した写真を用い、568頭の亜成獣と成獣のオスを解析した。

・血中のテストステロン濃度は年齢とともに増加するが、鬘の長さや色の濃さも共に増していく(Fig.1)。それでも、成熟後には鬘の長さも色の濃さも月レベルで変動する(Fig.S1)。

・4才以上の313頭の成獣で解析した限りでは、鬘の形質には遺伝的な影響がみられなかった。一方で多重回帰の結果、年齢・傷・テストステロン濃度・栄養状態・気温が有意に影響していた(Table 1)。鬘は深い傷を負うと短くなり、テストステロン濃度が高いと色が濃くなる傾向があった。

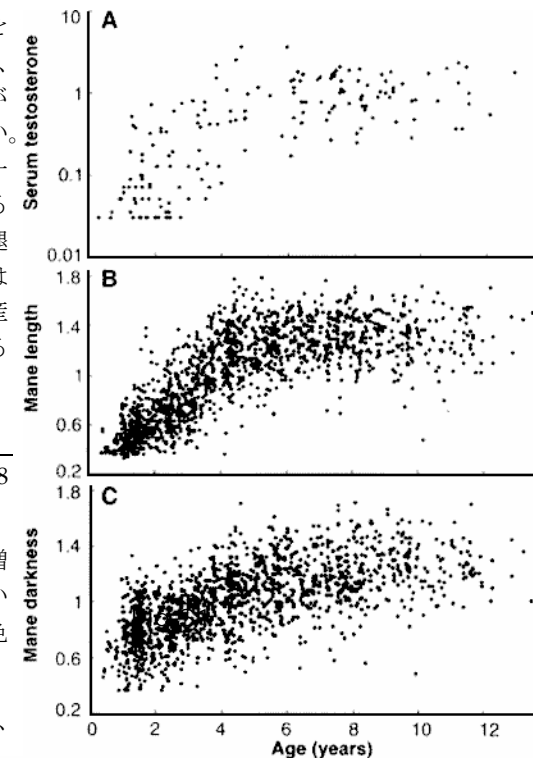
ンゴロンゴロ・クレーター(通年餌が供給されている)では、色の濃いオスほど多くの餌を摂取していた(Fig.2)。また、涼しい地域・季節ほど黒く、涼しい年に成熟したオスほど毛が長かった。

短い鬘 → 低い闘争能力・悪い健康状態  
色の濃い鬘 → 高いテストステロン濃度・良好な健康状態

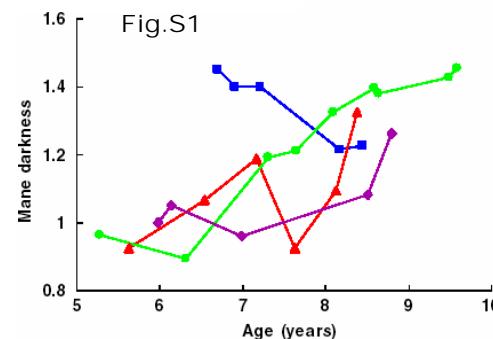
ライオンは、この情報をどのように利用しているのか? オスの繁殖成績は、連合の中でも偏る。

**メスの咆哮への反応**

・初めて聞くメスの咆哮の音声を、2-3頭のオス聞かせて行動を観察した。



**Fig. 1. Mane development patterns. (A) Serum testosterone increases from around 1 to 4 years of age. (B) Mane hair begins growth around 1 year of age and reaches full size around 4 years. (C) Manes become darker with age, but mane color varies from the earliest stages of development. Graphs include multiple observations of each male, and values for length and color have been normalized (14).**



・鬣の黒いオスほど、スピーカーに接近していた(N=13 連合, G=16,  $p<0.05$ )。この際、鬣の長さはあまり関係なかった。

※メスは優位なオスを選択することで、子供を守ってもらえるという直接的利益がある。加えて、栄養状態のいいオスほど、キリンやアフリカスイギュウなどを捕らえられ、より長くプライドを養える。我らの長年に渡る調査でも、色の濃い鬣のオスの方が、あぶれメスとより頻繁に交尾していた(13/14 例,  $p<0.01$ )が、鬣の長さは関係なかった(7/14 例)。

## 等身大モデルへの反応

・鬣の色と長さを変えた、等身大のオス・モデルを設置して、行動を観察した。

・オスはモデルに近づいて、後に回り込んで様子を見る行動をししばしば見せたが、メスはあまり関心を示さなかった。それでも、メスがモデルの前で体をくねらせる性的な行動が、1 例観察できた。

・オスは 5 例中 5 例、明るい鬣に接近し、10 例中 9 例短い鬣に接近していた( $p=0.022$ )。

☞ 年上でより健康なオスを避けて、闘争のコストを減らす。

・メスは 10 例中 9 例、より色の濃い鬣のオスに接近していたが( $p=0.022$ )、長い鬣に接近したのは 10 例中 7 例で有意差はなかった。

☞ 年上でより健康なオスを選び、直接的(仔の保護・餌の供給)な利益を得る。

## 生活史データ

・色の濃い鬣をもったオスは、傷を負っても 1 年以上生き延びる可能性が高い(Table 2)。色の濃い鬣のオスを作る連合は、プライドを長く占有できていたし、そこでは新生児が傷を負いにくく、生存率も高かった(Table 2)。

・しかし、鬣の色の効果は必ずしも単純ではなく、セレンゲティ国立公園では、むしろ色の濃い鬣の仔ほど死亡率が高かった(Table 2)。☞ ンゴロンゴロ・クレーターでは、オスが大きな餌から成獣メスだけを追い払うので、幼獣の餌が増えた。一方、小さな餌が多いセレンゲティのような平野では、幼獣の摂食機会が減ってしまう(?)。

## 気温の影響

・哺乳類は一般的に、冬には毛足が長く、色が濃い毛皮を纏う。

・ンゴロンゴロ・クレーターの底は寒冷な高地に囲まれているが、セレンゲティの林地は温かく

**Table 1.** Variables influencing mane characteristics of adult males in Ngorongoro and Serengeti. Models are multiple regression; all variables are also significant in univariate analyses. Data were analyzed with the SAS system for

Windows software, release 8.02. Both length and darkness are associated with male condition and environmental factors. Full model statistics are presented on the top row of each model.

Independent variable	Mane length		Dependent variable	$r^2$	F	n
	t	P				
Male born in Serengeti woodlands	-3.07	0.0026	Mane length	0.2848	13.44	126
Mane darkness*	2.96	0.0037				
Annual temperature between age 3 to 4 years†	-2.09	0.0387				
Male injured at time of photo	-2.08	0.0398				
Independent variable	Mane darkness		Dependent variable	$r^2$	F	n
	t	P				
Male born/resident in Ngorongoro Crater‡	4.47	0.0000	Mane darkness	0.4533	24.42	114
Average temperature during month of photo§	-4.14	0.0001				
Male born in Serengeti woodlands	-3.64	0.0004				
Log of male's age when photographed	2.49	0.0144	Mane darkness	0.1599	7.37	68
Male resident on Serengeti plains	-3.20	0.0021				
Log titer serum testosterone	2.49	0.0155				

\*Mane color was included because dark mane hairs are significantly thicker than light hairs (14) and presumably less vulnerable to breakage. †Yearly deviations from average temperature from 1960 to 2000 [data are from the Goddard Institute of Space Studies ([www.giss.nasa.gov](http://www.giss.nasa.gov))]. ‡All resident males in Ngorongoro were also born there. §Average monthly temperature calculated using a 10-year data set collected at Serengeti Wildlife Research Center. ||These results are reported separately because of the reduction in sample size. Habitat effects on mane darkness are expressed here as a negative correlation between darkness and residency on the plains.

**Table 2.** Fitness parameters associated with mane darkness. All variables are significant in univariate analyses unless otherwise noted. Males with darker manes have superior survival and competitive abilities, resulting in overall increases in offspring fitness. Full model statistics are presented on the top row of each model. \*Not significant by univariate analysis.

Logistic regression of male's 12-month survival after being wounded						
Independent variable	Coefficient/SEM	P	Dependent variable	n		
Male's age when wounded	-3.6	0.0003	Annual survival	110 wounded males		
Number of males in coalition	2.35	0.0187				
Mane darkness	2.17	0.0300				
Linear regression of coalition's lifelong tenure						
Independent variable	t	P	Dependent variable	t	$r^2$	F
Number of males in coalition	8.63	0.0000	Lifelong tenure	71 coalitions	0.549	43.58
Average mane darkness	2.03	0.0463				
Logistic regression of yearling survival to age 2						
Independent variable	Coefficient/SEM	P	Dependent variable	n		
Yearling's exposure to male takeover	-1.2239	0.0000	Survival from 1 to 2 years	443 yearlings		
Average mane darkness of paternal coalition	2.7837	0.0247				
Maternal survival to yearling's 2nd b'day	1.1983	0.0314				
Logistic regression of yearling risk of wounding						
Number of males in paternal coalition	5.23	0.0000	Risk of wounding	585 yearlings		
Average mane darkness of paternal coalition*	-2.76	0.0059				
Linear regression of litter survival						
Independent variable	t	P	Dependent variable	n	$r^2$	F
Ngorongoro Crater						
Litter's exposure to male takeover	-4.65	0.0000	Survival to 1 year	155 litters	0.149	14.51
Average mane darkness of paternal coalition	2.99	0.0033				
Serengeti Plains						
Litter's exposure to male takeover	-3.66	0.0004	Survival to 1 year	143 litters	0.147	13.27
Average mane darkness of paternal coalition	-3.33	0.0009				

湿潤なビクトリア湖に隣接している。そのため、ンゴロンゴロの成獣オスは色の濃い鬣を持ち、セレンゲティ出身のオスは鬣が短い傾向がある(Table 1)。

・気温変動にも有意な影響があり、寒い年ほど鬣は黒っぽく、温かい年に成熟したオスは毛が短かった(Table 1)。

・体が大きいオスライオンは、体積に対して表面積が小さくなるので、暑さに対する影響を受けやすい。そこで、上記の2地域に加えて、オスが鬣を持っていないツァボ国立公園のオスの体表温度を測定した。すると、ンゴロンゴロとセレンゲティではオスの方が体表温度が高かったが、ツァボでは差がなかった(Table 3)。

☞ 鬣があると体が熱くなりやすい。

・色の濃い鬣は金色の毛よりも密度が高く(n=18, p<0.0001)、毛は密な方が保温力がある。そのため、色の濃い鬣のオスは、体表温度が高い(Table 3)。また体表温度と睾丸の温度は相関し、睾丸の温度が高いほど精子の形成は阻害される(Table 3)。そのため、(近親交配を考慮しても)色の濃い鬣のオスは異型精子を多く持っていた(n=15, p=0.0177)。

・体表温度は腹部が大きくても上昇するので(Table 3)、大きな餌を食べることもコストになりえる。実際、ンゴロンゴロの色の濃い鬣のオスは、最も暑い季節にはあまり食事をしていなかった(Fig.2)。

**考察**

・鬣の長さや色はともにオスの質を示していたが、主に色の方が指標として用いられていた。プライドの保有期間や子供の生存率も、鬣の色だけが相関していた。オスは、(初対面の)モデル実験では長さにも反応していたが、連合内での順位には関係なかった。メスはいずれの実験でも、鬣の色にしか反応していなかった。鬣の色濃さはテストステロン濃度と相関があり、テストステロン濃度は様々な関連形質に影響している。まず、テストステロン濃度が高いと敵を殺傷する時に優位になるので、餌にありつきやすい。また、テストステロン濃度が高いほど、代謝が活発になるので体表温度が上がる。そのため、色の濃いオスは熱のコストを受けやすいが、そのコストに対する抵抗性をもっていると思われる。また、本報では鬣の色に遺伝的基盤を見いだせなかったが、(少しでも遺伝的基盤があれば)鬣の色を選択することで、メスは間接的な利益も受けるだろう。

・今回調査した地域では、2080年までに気温が1.3-4.6℃上昇すると言われている。したがって、鬣はより短く、薄い色になっていく可能性がある。性的な形質に対する気温の影響はまだ調査されていないが、体が大きく熱ストレスを受けやすい動物では存在する可能性がある。

**Table 3.** Infrared measurements of  $T_s$  of males and females  $\geq$  age 3.5 years. Maned males are hotter than females, and males with dark manes and full bellies have the highest  $T_s$ . Full model statistics are presented on the top row of each model.

Independent variable		Serengeti/Ngorongoro $T_s$ : males versus females				
	t	P	Dependent variable	$r^2$	F	n
$T_a$	7.956	0.0000	$T_s$	0.6668	29.02	28 males and 15 females
Distance from camera to animal	-3.118	0.0034				
Male versus female	2.196	0.0341				
		Tsavo $T_s$ : males versus females				
$T_a$	4.593	0.0007	$T_s$	0.7562	28.914	5 males and 5 females
Male versus female	-0.4252	n.s.	$T_s$			
		Serengeti/Ngorongoro: male $T_s$				
$T_a$	4.334	0.0000	Male $T_s$	0.7138	23.44	28 males
Distance from camera to animal	-3.178	0.0162				
Mane darkness	3.922	0.0020				
Belly size*	-2.419	0.0340	Male $T_s$	0.8444	21.36	16 males
$T_a$	4.334	0.0012				
Distance from camera to animal	-3.178	0.0088				
Mane darkness	3.922	0.0024				
		Serengeti/Ngorongoro: testicular $T_s$				
Male $T_s$	4.194	0.0018	Testicular $T_s$	0.6013	17.59	12 males

\*Model reported separately because of sample size reduction.

Fig.S2

