

学位論文題名

Feeding and Ranging Behaviors of
Proboscis Monkey *Nasalis larvatus* in Sabah, Malaysia

(マレーシア・サバ州におけるテングザルの採食行動と遊動)

学位論文内容の要旨

テングザルはマングローブ林や泥炭林といった林内での調査が困難な地域を生息地として好むため、過去の研究の多くは彼らが川岸にいる間の行動を可能な限りボートから観察するという手法が主流であった。そのためこのサル在林内での採食行動や遊動の詳細な研究は、ほとんどなされていない。本研究では、林内までテングザルの追跡が可能な川辺林を調査地として選び、彼らの林内における採食行動と遊動を明らかにすることを主な目的とした。

2005年5月～2006年5月の間、マレーシア・サバ州のキナバタンガン川支流のマナングル川流域で調査を行った。テングザルの採食行動を調べる上で、彼らの食物となる調査区内の植物のフェノロジーを把握することは重要なことである。そこでマナングル川の河口から4kmまでの区間の両川岸に500mの長さのトレイルを500m間隔で合計16本設け、各トレイルの両側1m以内にある、胸高直径10cm以上の木本(1645本)と直径5cm以上の蔓(497本)すべてにタグを取り付け同定した(46科、124属、180種)。そして、それらの木、蔓の各部位(若葉、花、果実)の状態を毎月一度記録することで、調査地内の果実と葉の生産量の目安とした。

テングザルの詳細な行動を記録するために、テングザルの単雄群を一群選定し(BE群:オトナ・オス1、オトナ・メス6、コドモ5、アカンボウ4 計16頭)、人付けと個体識別を行い、群れのオトナ・オスとオトナ・メスを終日個体追跡した(06:00～18:30)。また、個体追跡によるデータ収集に加え、テングザルが必ず川岸で眠るという習性を利用して、調査地に生息するBE群以外のテングザルグループの分布状態を把握するため、ボートによる川からのセンサスを夕方(16:00～19:00)行った(6-22回/月)。

BE群の泊まり場は、他のテングザルグループの泊まり場と大幅に重複していることがわかったが、泊まり場である川岸においては他の群との際立った敵対交渉は見られなかった。また、BE群の泊まり場として好まれた川岸は比較的川幅が狭く、対岸へ川に落ちずにジャンプして渡れる確率の高い場所だとわかった。これは、テングザルにとっての天敵であるウンピョウによる夜間の襲撃に備えてのことであると示唆された。

個体追跡による総観察時間は3,506時間となり、休息、採食、移動への時間割合配分は、76%、20%、4%であった。また、総採食時間の葉、果実、花への時間割合配分は66%、26%、8%となった。全体としてはテングザルの葉食性の強さが示されたが、月毎の採食内容の割合変化を見てみると果実の採食割合

が若葉の採食割合を上回り、果実食性が非常に強い時期もあった。テングザルの果実の採食割合は、採食品目の月毎の多様度指数の変動と負の相関があることも示され、果実の採食がテングザルの採食活動に影響を及ぼしていることが明らかになった。また、テングザルが果実を採食する時には、種子を最もよく好んで摂取していた。

テングザルの一日の活動リズム中で、採食のピークは15:00-17:00の間で見られた。テングザルは、食べ物の消化に50時間以上もの長い時間を要するため、眠る前に多くの量を採食し、眠っている間の時間を消化のために有効的に利用しているものと考えられる。

テングザルは、調査期間を通して合計で188種の植物(55科127属)に加えシロアリの巣を採食した。テングザルが実際に費やした各植物種への採食時間と、月に1度の植生調査から得られたアベイラビリティーの量を基に算出した採食時間の期待値との間には大きな違いが見られた。このことは、テングザルが食べ物を選択して採食していることを示している。例えば、*Mallotus muticus*、*Ficus binnendijkii*、*Crudia reticulata*、*Lophopyxis maingayii*などの植物は非常に強い先好性が確認された。

テングザルの糞の内容物を調べたところ、イチジクなどの種子サイズが小さく、比較的堅い種子が糞中から見つかった。先行研究においては、テングザルの糞から種子は見つからないと言われていたにもかかわらず、本研究の結果からは、テングザルが特定の種における種子散布者であることが示唆された。

調査期間を通してBE群は140haの範囲を遊動し、最大で800m川岸から離れて移動した。BE群の遊動域の中でコアとなっていた場所は、川渡りがよく行われる場所と果実のアベイラビリティーの高い場所であった。また、テングザルは一日に220m-1,734m(平均799m)の範囲で移動し、一日の移動距離は果実のアベイラビリティー量と負の相関を示した。つまりテングザルは、果実が豊富な時期には移動距離を減少させるということが明らかとなった。テングザルの移動距離は、果実による影響が強いことが示された一方で、*Cynometra ramiflora*や*Carallia brachiata*といった数種類の植物種の若葉は果実と同様にテングザルに非常に好まれた。これらの木が芽吹く時期には、テングザルは1週間にもわたって、これらの木を基点として行動した。

先行研究ではどんなときも必ず川岸に戻って眠ると考えられてきたテングザルだが、雨季による洪水で林内が川岸から1kmにもわたり浸水した時期においては、林内で眠ることが観察された。これは、陸上性の捕食者・ウンピョウが浸水した林内へ侵入できなくなったことで、テングザルが川岸まで戻って眠る必要性がなくなったために引き起こされたと行動であると考えられた。

以上の結果より、季節によっては、テングザルが非常に高い果実食(種子食)を示すことや、これまで考えられていたよりもはるかに幅広い食性を持つことが明らかになった。また、このような果実への先好性があるために、テングザルの遊動が林内の果実のアベイラビリティーに影響されていることがわかった。果実の採食は、このサル種の採食行動と遊動に影響を与えるKey factorの一つであるといえる。さらに、泊まり場の選択をはじめとするテングザルの遊動には、川岸と林内両方でのこのサルを取り巻く捕食圧が大きく関わっていることも示唆された。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 東 正 剛
副 査 教 授 岩 熊 敏 夫
副 査 准教授 揚 妻 直 樹
副 査 教 授 渡 邊 邦 夫 (京都大学霊長類研究所)
副 査 教 授 山 極 寿 一 (京都大学大学院理学
研究科)

学位論文題名

Feeding and Ranging Behaviors of Proboscis Monkey *Nasalis larvatus* in Sabah, Malaysia

(マレーシア・サバ州におけるテングザルの採食行動と遊動)

テングザルはボルネオ島のマングローブや河畔林に生息し、研究例は多くない。数少ない研究も、船上からの観察に基づくものがほとんどで、森林内部での行動を調査した例はほとんどない。申請者は、マレーシア・サバ州東部のキナバタンガン川支流のマナングル川約 6km の範囲において、オトナ・オス 1 頭とオトナ・メス 6 頭およびそのコドモから成る単雄群を 13 ヶ月間追跡調査し、特に森林内における採食行動と遊動について膨大なデータを収集し、詳しい解析を行った。森林内での行動をこれほど詳細に研究した例はなく、研究の独創性は非常に高いと評価できる。

申請者は、本格的な追跡調査を開始する前に、2005 年 1 月～4 月の 4 ヶ月間、追跡するグループを慎重に選定したが、人間による追跡に怯えないグループをみつけたことが、この野外研究を成功に導いた第一の原因と言えるだろう。2005 年 5 月からは研究補助員 2 名とともに 1 日約 12 時間の追跡を開始し、調査が終了した 2006 年 5 月までの追跡時間はオトナ・オス 1968 時間、オトナ・メス 1539 時間、合計 3507 時間にも及んでいる。また、申請者は川沿い 500m 間隔で、兩岸に 200～500m のトレイルを設置し(合計 16 トレイル、総延長 7150m)、トレイル沿い幅 3m の範囲内にある 1646 本の樹木 (DBH>10cm) と 497 本の蔓植物 (直径>5cm) にタグを付け、毎月そのフェノロジーを記録することにより、餌資源量の季節変動も明らかにしている。河畔林の林床は土壌が柔らかく、しばしば歩行が困難であることを思えば、このフィールドワークはかなり過酷なものであったと想像され、これによって得られたデータは極めて貴重なものと言える。

追跡調査では、行動を休息、採食、移動、その他 (毛づくろいと交尾) に分けて記録し、

総追跡時間における割合は、休息 76.4%、採食 19.5%、移動 3.5%、その他 0.6%であった。採食時間に占める各餌メニューの割合は若葉 65.9%、果実 25.9%、花 7.7%、その他（成熟葉、木の皮、シロアリの巣）0.5%であり、資源量が圧倒的に多い若葉の割合が一番高かったが、総月平均採食時間の季節変動は果実にかけた時間と有意な正の相関を示した。Shannon-Wiener 指数で求めた餌種の月あたり多様度は 2.28~3.37 であり、その季節変動は果実の採餌時間割合と有意な負の相関を示した。さらに、1日あたりの移動距離は 220~1734m で、その季節変動は果実生産量と有意な負の相関を示した。これまで、テングザルの行動を規定する主な要因として若葉を重視する説と果実を重視する説とがあったが、本調査結果は果実食説を強く支持するものである。過去の研究が主に船上からの観察に基づくものであることから、申請者が得た結論は説得力がある。また、13ヶ月にわたる追跡結果から、このグループの行動圏を 138.3ha と推定している。これは、マングローブ林における推定値などに比べると狭いが、実際に追跡して得た値であり、信頼性が高い。

申請者は追跡調査で得た食性データと植生調査で得られた餌資源量を比較し、*Ficus binnendijkii* や *Mallotus muticus* などの果実、*Antidesma thwaitesianum* などの花、*Cynometra ramiflora* などの若葉がテングザルに好んで食べられていることを明らかにした。これまで、テングザルの採食物選好性はイベントサンプリングによる調査がほとんどで、綿密な資源量調査から各餌種の availability を求めて採食時間と比較・検定したのは本研究が初めてであり、高く評価できる。また、果実の採食に費やした 177.2 時間に占める割合は、未熟果実 90.4%、成熟果実 9.6%であり、いずれも食べられたのはほとんど種子だった。これまでも、テングザルは胃に共生生物をもつことから、糖分の多い果肉をあまり食べないことは知られていたが、今回の結果はそれを定量的に裏付けている。また、400個の糞を分析し、*Ficus* spp., *Antidesma thwaitesianum*, *Nouclea subdita* の種子を見つけた。これまで、テングザルの胃は種子も消化すると言われていたが、今回の発見によりテングザルが一部の植物の種子散布に貢献していることが初めて示唆された。

これまで、テングザルは夕方までには必ず川辺に戻り、河畔の樹上で寝ると考えられており、船上からの調査が多いのはそのためである。しかし、申請者は、雨季に林床が灌水すると、テングザルは川辺に戻らず、林内でも寝ることを初めて明らかにした。ウンピョウによる子供の捕食を 2 回観察したこと、川辺で寝る時には川幅が狭く、すぐに対岸へ逃げられる場所が選ばれ易いこと、林内で寝る場合も樹上からの見通しのよいギャップ地が選ばれ易いことなどから、泊まり場の設置が捕食者回避に基づいていると推測しており、今後の検証を要するものの、独創的なアイデアである。また、長期にわたる追跡にもかかわらず、対象とした群れが林内において他の群れに出会ったのはわずかに 3 回だけで、いずれの場合もオスは他の群れを追い払った。川辺ではほとんど敵対的な行動が見られないので、テングザルの群れ同士は極めて平和的で、重層社会を形成している可能性が高いと考えられてきたが、申請者の研究結果はこれまでの常識を覆すものである。

審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせて、申請者が博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。