

結実状態の年次変動が競争を介して
ニホンザルの個体群パラメータに及ぼす影響

辻 大和

2007

博士論文

結実状態の年次変動が競合を介して
ニホンザルの個体群パラメータに及ぼす影響

辻 大和

東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム学専攻

生物多様性科学研究室

2007

目次

第1章 序論	1
第2章 調査地および調査対象	7
2-1. 調査対象	7
2-2. 調査地の気候と植生	8
2-3. 金華山島のニホンザルの研究史	9
第3章 堅果類の結実およびニホンザルの食性の年次的な変動	11
3-1. 序	11
3-2. 方法	13
3-2-1. サルの食性	13
3-2-2. 堅果類の結実量およびエネルギー生産量の推定	14
3-2-3. 統計処理	16
3-3. 結果	16
3-3-1. 食性の月変化	16
3-3-2. 食性の年次的な変化	17
3-3-3. 堅果類の結実およびエネルギー生産量の年次的な変動	18
3-4. 考察	19
第4章 ニホンザルのエネルギーバランスとタンパク質バランス：消化率の重要性	23
4-1. 序	23
4-2. 方法	25
4-2-1. 行動観察	25
4-2-2. 採食品目の採集と栄養分析	26
4-2-3. 食物消化率の推定	27

4-2-4. 採食成功の推定	……	29
4-2-5. 栄養要求量の推定	……	30
4-2-6. 消化率が食物摂取量と栄養状態に与える影響	……	31
4-2-7. 統計処理	……	31
4-3. 結果	……	32
4-3-1. 日摂取乾燥重量と食物構成	……	32
4-3-2. 食物タイプ間での採食単位重量、含水率、栄養成分、消化率の違い	……	32
4-3-3. 栄養摂取量、エネルギーバランス、タンパク質バランス	……	33
4-3-4. 食物のタイプと食物摂取量、エネルギーバランス、タンパク質バランスの関係	……	34
4-4. 考察	……	35
4-4-1. 金華山島のニホンザルのエネルギーバランスとタンパク質バランス	……	35
4-4-2. 栄養摂取量、エネルギーバランスおよびタンパク質バランスに貢献する食物品目	……	37
4-4-3. 将来的な課題	……	38
第5章 結実の年変動がニホンザルの群れ内競争を介して個体群パラメータに与える影響	……	40
5-1. 序	……	40
5-2. 方法	……	45
5-2-1. 調査対象	……	45
5-2-2. 結実量、採食パッチ数、堅果類のアベイラビリティ	……	45
5-2-3. 行動観察	……	45

5-2-4. 個体群パラメータ47
5-2-5. 統計処理48
5-3. 結果49
5-3-1. 結実量、採食パッチ数、堅果類の供給量50
5-3-2. 順位関係50
5-3-3. 攻撃的な交渉のタイプ51
5-3-4. 攻撃的な交渉が生じる状況51
5-3-5. 順位と食物の多様性の関係52
5-3-6. 順位とアクティビティバジェットの関係52
5-3-7. 順位と堅果類パッチへの滞在時間の関係53
5-3-8. 順位と採食単位速度の関係53
5-3-9. 順位と近接個体数の関係54
5-3-10. 順位と日代謝可能エネルギー摂取量の関係54
5-3-11. 順位と個体群パラメータの関係55
5-4. 考察56
第6章 総合考察64
6-1. 各章のまとめ64
6-2. 個体群生態学における本研究の意義65
謝辞68
引用文献71
要旨98

第1章 序論

20世紀初頭に Elton [1924] がさまざまな動物の個体群サイズの周期的な変動データの事例を紹介して以来、個体群動態をもたらす要因の解明は多くの個体群生態学者の関心を引き続けてきた研究テーマであった [Krebs, 1996; Saether, 1997]。これまで個体群動態を説明する数々の仮説が提示されるとともに、その検証作業が進められてきた [reviewed by Krebs, 1996]。

動物の個体群サイズは各個体の出産、死亡、移出、移入の差し引きで表わされるので、これらのパラメータに影響する要因が個体群サイズに影響すると考えられる。このような要因は、個体群を取りまく環境に由来するもの（外的要因）と、個体間の相互作用に由来するもの（内的要因）の2つに大別される [Krebs, 1996]。外的要因には i) 気候 [e.g., Elton, 1924; Meck et al., 1987; Sinclair et al., 1993]、ii) 食物 [e.g., Krebs et al., 1986; Boutin, 1990]、iii) 捕食 [e.g., Peck et al., 1992; Hanski, 1993]、iv) 疾病 [e.g., Elton, 1924; Hanya et al., 2004] などがあり、内的要因には v) ストレス [e.g., Christian, 1950; Festa-Bianchet, 1989]、vi) 個体間の直接的な交渉（競合）による繁殖抑制 [e.g., Chitty, 1960; Charnov & Finerty, 1980] などがある。v) と vi) は密度の増加に伴う同種他個体との相互作用が死亡や移動の要因であるという点で共通するが、前者が脳下垂体・副腎系のホルモン刺激を伴うのに対して後者は伴わないという点で異なる [Krebs, 1996]。vi) はさらに、その機構を個体群内の血縁度の高さの違いに求める立場と、個体群の構成要員の状況依存的な行動の違いに求める立場の2つに分けられる [Krebs, 1996]。

1960年代から1980年代の前半にかけて、自然状態での観察あるいは実験的な手法を用いて個体群サイズの変動に影響する外的要因を検出する研究が盛んに行われ、各要因が個別に、ないし複合的に個体群サイズに影響することが判ってきた [e.g., Desy & Batzli, 1989; Pech et al., 1992; Krebs et al., 1995]。しかし個体群サイズの決定機構は種ごと、個体群ごとに

変化し、また影響の程度は同じ個体群においてさえ多様に変化するため、外的要因と個体群サイズの関係を一一般化する理論はまだ提示されていない。いっぽう内的要因については、飼育下で個体群サイズへの影響を示した報告はあるものの [e.g., Rivier et al., 1986; Patterson & Vessey, 1973]、ストレスによる副腎重量の増加が見られないという、予想とは矛盾する結果を得た報告もあることや、個体群内の血縁度の高さの短期間での変化を疑問視する研究者もおり [e.g., Ims, 1989; Kawata, 1990]、その重要性についての議論が続いている [reviewed by Krebs, 1996]。

ところで、1980年代初頭までの個体群生態学は実験生物学の影響を色濃く受け、個体の形質を均一と仮定したうえで生態現象を理解しようとする傾向が強くなり、それゆえ個体差ないステータス（たとえば性や年齢、社会的順位、生理状態）間の違いを正面から議論する研究はほとんどなかった [Ims, 1989]。そのような状況で、Lominicki [1978] はこのような属性の違いに注目して個体群レベルの現象を理解するアプローチの有効性を主張し、個体間の資源分配の不均一性の重要性を強調した。これを嚆矢として、1980年代半ばから、ステータスの区別が比較的容易な大型の動物を対象とした野外研究が報告されるようになった [e.g., Festa-Bianchet, 1989; Both & Visser, 2000; Clutton-Brock et al., 1997; Clutton-Brock & Pemberton, 2004]。対象の大型動物は概して長寿命であるため、要求される調査期間が長くなるを得ないという問題点はあったものの [Gaillard et al., 1998]、これらの研究により、個体群パラメータに与える密度の影響が個体ごと、ステータスごとに異なることがごく一般的であり、またその違いが個体群サイズに与える影響が従来考えられていた以上に重要であることが明らかとなった。たとえばスコットランド・ラム島のアカシカ (*Cervus elaphus*) の授乳メスは非出産メスに比べて翌年の生存率や出産率が低く [Clutton-Brock et al., 1983, 1989]、母親の出産率は年齢や出産日、前回出産した子供の性別などから影響を受けた [Clutton-Brock et al., 1983, see also Murie & Dobson, 1987]。また高順位個体は低順位個体に比べて出産率が高く、成獣死亡率や新生児死亡率は逆に低かった [Clutton-Brock et al., 1984]。

また Clutton-Brock et al. [1997] によれば、生息密度の増加に対してラム島のアカシカは出産率の低下という反応を示したのに対し、同じくスコットランド・セントキルダ島のソイシープ (*Ovis aries*) は若齢個体の死亡率の上昇という反応を示し、このことはそれぞれアカシカの個体群サイズの長期的な安定化とソイシープの個体群サイズの周期的な変動をもたらした。また授乳中のオオツノヒツジ (*Ovis canadensis*) の寄生虫 (*Protostrongylus* spp.) 感染率は高く、この傾向はオスを出産した場合により強かった。これは妊娠および出産に伴う免疫力の低下の結果だと考えられている [Festa-Bianchet, 1989]。

やや遅れて、より小型の動物についても個体の違いが個体群全体に与える影響を調べた研究が見られるようになった。たとえばキバラマーモット (*Marmota flaviventris*) [Oli & Armitage, 2003] やヤチネズミ (*Clethrionomys rufocanus*) [Kawata, 1987] では競合能力の高い個体が食物ないし空間を独占的に利用することによって劣位個体の繁殖が抑制されていた。鳥類では、ミヤコドリ (*Haematopus ostralegus*) は年齢や採食方法によって個体ごとに採食効率が異なり、その違いが採食場所の利用様式の違いに反映されていた [Caldow et al., 1997]。またアカライチョウ (*Lagopus lagopus*) では、縄張りオスの個体数と移入オスの個体数で攻撃的な交渉の程度が変化し、それが個体群サイズを調整していた [Watson et al., 1994]。以上のような研究の蓄積により、1990年代になると、動物の個体群サイズは、ある状況における各個体の個体群パラメータの総体として [e.g., Clutton-Brock, 1988, Sutherland, 1996]、そして個体群動態はその時間的な変化として理解すべきであるという認識が生態学者の間に広がってきた [大串・斉藤, 1997]。

長期的な調査によって、動物にとっての外的要因、とくに食物環境は経時的に変化し、その変化が動物の行動様式の変化を引き起こすことが明らかにされた [Boutin, 1990]。たとえば食物環境が良くなると、行動圏が小さくなり、また重複利用の程度が大きくなる [Ostfeld, 1986; Ims, 1987; Lee & Hauser, 1998; Valenzuela & Macdonald, 2002]、個体間交渉が穏やかになる [Monaghan & Metcalfe, 1985; Ims, 1987] などの応答が見られる。多くの動物では

利用可能な食物の種類や量が季節的、年次的に変化する [e.g., Jensen, 1982; Wolff, 1996; Ostfeld et al., 1996; Sidorovich et al., 2006]。それゆえ、このような食物供給の経時的変化は採食成功を通じて個体群パラメータに反映されると予想される。

社会的な動物の場合、食物を巡る各個体の要求は、同じグループに属する他個体の要求としばしば重複し、それは時として競合という形で具現化する。競合のタイプや強さは資源の供給状態（量や分布様式）で決まり、食物が局所的に集中していたり、密度が低く採食場所間の距離が離れたりするような場合には集団内の個体間の直接的な競合（コンテスト型、ないし干渉型競合） [Nicholson, 1954; Isbell, 1991] や間接的な競合（スクランブル型競合） [Nicholson, 1954; Isbell, 1991] が強くなり、とくに前者は採食成功や繁殖成功のステータス間の違いを拡大する [e.g., Tilson & Hamilton, 1984; Janson & van Schaik, 1988]。たとえばアナグマ (*Meles meles*) では、主要食物であるノウサギ (*Oryctolagus cuniculus*) の生息密度が減少すると、優位個体が劣位個体をウサギの多い場所から追い出すようになり、結果として採食成功に順位間の変化が生じた [Revilla & Palomares, 2001]。

それゆえ、集団を構成するそれぞれの個体が食物を巡る競合から受ける影響が個体群パラメータ、ひいては個体群動態に与える影響を明らかにするためには、資源の供給状態を考慮に入れ、食物という外的要因と、食物を巡る競合という内的な要因を結びつける必要がある。しかしこれまでの個体群生態学は、競合が食物の供給状態によって生みだされ、採食成功や繁殖成功にステータス間の差をもたらすという認識に欠けていたため、食物要因と集団内の競合は個別に扱われることが多かった [ただし Illius et al., 1997]。じっさい、これまでに実施された給餌実験の多くは食物の分布様式を考慮せず、多くの場合は食物が局所的に集中した状態で与えられていたため [Boutin, 1990]、高順位個体が高い採食成功を収め、個体群サイズにより強く影響した可能性がある。

ニホンザル (*Macaca fuscata*) は母系の群れで生活する霊長類で、群れの個体間に直線的な順位関係がある [川村, 1958]。野生状態のニホンザルでは、交尾期の栄養状態が発情や妊

娠の維持に影響し [森光, 1997; Takahashi, 2002b]、さらに交尾期の脂肪蓄積量はメス個体自身の生存に影響するので [Nakayama et al., 1999]、秋の採食成功は翌年の出産や新生児の生死にとって重要と考えられる [斉藤・伊沢, 1997; Suzuki et al., 1998]。彼らの分布の北限にあたる冷温帯では、主要食物である堅果類の結実状態が年次的に変化する [e.g., Hiroki & Matsubara, 1995; 梶ら, 2001]。木の分布や樹冠サイズは樹種ごとにさまざま、堅果類を利用する際の群れ内競争の程度も年次的に変化すると予想される。ニホンザルの順位と個体群パラメータの影響についてはこれまでにいくつかの研究例があるが [e.g., Itoigawa et al., 1992, Wolfe, 1984; Gouzoules et al., 1982; Fedigan et al., 1986; Takahata et al., 1998]、その多くは餌づけ状態での研究であり、野生状態での両者の関係は Takahata et al. [1998] を除いては調べられていない（なお、Takahata et al. [1998] によれば、出産率、初産齢、新生児死亡率はともに順位差がないという結果だった）。餌づけ中止前後の個体群パラメータを比較した Sugiyama & Osawa [1982a] や Mori [1979b] は、食物環境の長期的な変化が順位と個体群パラメータの関係性の変化を引き起こすことを報告しており、食物環境の経時変化が群れ内の競争を介して各順位個体の個体群パラメータに影響する可能性が高い。

宮城県金華山島に生息するニホンザルは、秋から冬にかけて複数種の堅果類を主要食物とする [伊沢, 2004]。堅果類生産樹種の分布様式 [Tsuji & Takatsuki, 2004] や堅果類の栄養価 [Nakagawa, 1997a] は樹種ごとに異なり、結実の周期も樹種ごとに異なるため [伊沢, 2004]、繁殖期の食物環境は質、量ともに大きく年次変動する。また、島嶼個体群であるためサルが利用できる食物が限られており、結実の豊凶とサルの食性の関係を調べやすいこと、対象群が人付けされているので至近距離の観察で詳細な行動データを収集できること [伊沢, 2000]、対象とする群れが過去 20 年以上にわたって継続調査されているので各個体の血縁関係がすでに分かっていること [杉浦, 1999] など、この島のニホンザルは好条件を備えている。

このような背景から、本研究は金華山島のニホンザルを対象に「食物資源の供給状態の

時間的変動が群れ内の競合を介して各順位個体の個体群パラメータに影響する」という仮説を検証することを目的とした。本論文は、本章（第 1 章）を含む全 6 章で構成される。第 2 章では、調査地の金華山島および調査対象のサルについて概説する。第 3 章では、食物環境の年次変化に伴う食性の変化を確認する。第 4 章では、採食成功の評価に不可欠なエネルギーバランスおよびタンパク質バランスの推定法の改良を試みる。第 5 章では、食物資源の供給状態の年次的な変動が各順位個体の行動および採食成功への影響を介して個体群パラメータに及ぼす影響を確認する。第 6 章では、第 3 章から第 5 章までの結果に基づいて総合的な考察を行う。とくに個体群生態学において、ある要因から受ける影響の大きさを個体ごと・ステータスごとに評価する手法の重要性、ならびに個体間・ステータス間の差を生み出す生態学的な要因を的確に把握することの重要性について考察する。なお、本研究の内容のうち、金華山島のニホンザルの群れの基礎的な情報は、高槻成紀とともに *Ecological Research* 誌に公表した [Tsuji & Takatsuki, 2004]。また第 3 章の内容は藤田志歩、杉浦秀樹、斉藤千映美、高槻成紀との共同研究であり、成果は *American Journal of Primatology* 誌に発表した [Tsuji et al., 2006]。そして第 4 章の内容は風張一長谷川喜子、北原正彦、高槻成紀との共同研究であり、成果は *Primates* 誌に投稿し、現在査読中である。

第2章 調査地および調査対象

2-1. 調査対象

ニホンザルは本州、四国、九州およびその属島に生息し、分布の北限を青森県下北半島 (N 41° 30′)、南限を鹿児島県屋久島 (N 30° 30′) とする。ニホンザルはヒトを除く現生霊長類でもっとも高緯度に分布する種として知られている。現生霊長類の多くが熱帯地域から亜熱帯地域にかけて生息するなか、四季の明瞭な温帯地域に生息するニホンザルは特異な存在といえる。

ニホンザルは、秋から初冬を交尾期、春から夏を出産期とする明確な季節繁殖者である [Kawai et al., 1967]。妊娠期間は約 173 日で、基本的に 1 産 1 子である [和, 1982]。野生状態では 5-6 歳から出産を開始する [Sugiyama & Osawa, 1982a; Fukuda, 1988]。出産個体のうち、新生児が半年以上生存した個体は翌年の出産率が著しく低い [e.g., Tanaka et al., 1970; Scucchi, 1984; Fedigan et al., 1986; Itoigawa et al., 1992]、これは繁殖に関連するホルモンの活動ならびに繁殖行動が抑制されるためである [Mitsunaga et al., 1994]。出産時の性比はほぼ 1:1 で、母親の年齢によって変化しない [e.g., Watanabe et al., 1992; Koyama et al., 1992; Itoigawa et al., 1992]。出産率は性成熟後に上昇し、20 歳以上になると急激に減少する [Sugiyama & Osawa, 1982a; Koyama et al., 1992]。これは老化に伴う繁殖生理機能の低下が原因と考えられている [Takahata et al., 1995]。寿命は飼育下では 27-32 年 [e.g., Fedigan & Zohar, 1997; Takahata et al., 1995; Koyama et al., 1992; Itoigawa et al., 1992]、野生状態では 20 年程度 [e.g., Fukuda, 1988; Takahata et al., 1998] である。

ニホンザルは植物を主とする雑食性で、植物の採食部位は葉、枝、果実、種子、花、樹液、樹脂、樹皮、芽などさまざまである [e.g., Suzuki, 1965; 上原, 1977; Wada & Ichiki, 1980; Iwamoto, 1982; Hill, 1997; 小金沢, 1997; Hanya, 2004a; 伊沢, 2004]。地域によっては海藻や貝

類 [松岡, 2000; 伊沢, 2004]、魚やタコ [Watanabe, 1989]、トカゲやカエル [Suzuki et al., 1990; 伊沢, 2004]、鳥類の卵、農作物 [e.g., 千々岩, 2004; 吉田, 2006] など採食する。

ニホンザルの社会は、複数のオスと複数のメスが構成する群れと、「離れオス」で構成される [杉山, 1990]。メスは基本的に出自の群れで一生を過ごすのに対し [ただし Sugiyama & Osawa, 1982b; 福田, 1983; Fukuda, 1988] オスは生後 4-5 年で出自の群れを出る [Sugiyama & Osawa; 1982a, Sprague et al., 1998]。オスの生活史については不明な部分が多いが、一生の間に複数の群れを移動したり、あるいは単独ないしオスグループで過ごしたりすると考えられている [Fukuda, 1988; Takahashi, 2002a]。群れの内部では血縁の近いメス個体ほど親和的で、家系ごとのまとまりが見られる [Takahashi, 1997]。家系間、そして家系内に直線的な順位関係があり、その関係は基本的に安定している。年齢や体サイズと順位に関連性がないという点で、社会性食肉類 (例: ブチハイエナ (*Crocuta crocuta*), Frank [1986]) と共通している。娘は母親に告ぐ順位を占め、妹のほうが姉よりも優位になるという原則 [川村, 1958] が多くの群れで認められている [e.g., Koyama, 1967; 森ら, 1977]。個体数が増加すると、群れは分裂することがある [Furuya, 1968; Maruhashi, 1982; 伊沢, 1999]。

2-2. 調査地の気候と植生

金華山島 (N 38° 16', E 141° 35') は、対岸の牡鹿半島から最短距離で約 700m 離れた、南北約 5.1km、東西約 3.7km、面積約 9.6 km²、最高点が海拔 445m の島である。年平均気温は 11.8 °C、年間降水量は約 1,120 mm (2000 年–2005 年の平均値) で、雨量は初夏と秋に多く冬に少ない (Fig. 2-1)。雪は降るものの積もることはほとんどない。

島の大部分は、ブナ (*Fagus crenata*) を中心にシデ類 (*Carpinus* spp.)、ヤマハンノキ (*Alnus hirsuta*)、カエデ類 (*Acer* spp.) などからなる落葉広葉樹林と、モミ (*Abies firma*)、アカマツ (*Pinus densiflora*) などの針葉樹林で覆われている。森林は宗教上の理由から原生状態で残っている [吉井・吉岡, 1949]。高密度に生息しているニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食圧の

影響で林床の幼木が育たないために、低木層および亜高木層はほとんど発達していない [Takatsuki & Gorai, 1994; Takatsuki & Hirabuki, 1998]、わずかに見られる植物の多くはニホンジカの採食圧に対して物理的・化学的な防御手段を備えているか、あるいは採食圧に対する耐性を備えた植物である [高槻, 1989, 2006]。この島には神社があり、時期によっては数多くの観光客が訪れるが、活動は神社周辺に限定されており、また現在農業や林業は営まれていない。

2-3. 金華山島のニホンザルの研究史

金華山島のニホンザルの生態学的な調査は、1959年以降複数の研究者によって断片的に行われてきた [吉場, 1959; 伊沢, 1963; 東ら, 1967; 向後, 1976; 好広, 1980]。1982年からは当時宮城教育大学の伊沢紘生を中心とした調査が継続されている [伊沢, 1983]。この島には2005年11月現在で6群212頭のニホンザルが生息している (伊沢, 私信)。この島の個体の生息密度 (約20頭・km⁻²) は他地域 (1.3-11.5頭・km⁻²) と比べて高く [calculated from Takasaki, 1981]、隣り合う群れ間の行動圏は重複する [伊沢, 1983; Maruhashi et al., 1998]。しかし群れ同士の遭遇頻度は低く、また群れ間の交渉も穏やかなものが多い [Saito et al., 1998; Sugiura et al., 2000]。交尾期は9-12月で、多くの個体が10-11月にかけて妊娠し、翌年の4-6月にかけて出産する [伊沢, 1983; Fujita et al., 2004]。メスの初産齢は平均7.05歳 (n=20) である [Takahata et al., 1998]。

本研究で対象としたのは、島の北西部に行動圏を持つA群のサル (群れサイズ: 約30-40頭) である。この群れは1982年以来人付けされおり、出産や死亡などの個体群パラメータの情報が長期にわたって収集されている [杉浦, 1999]。行動圏面積は島の北西部約3km²で、海岸部から山頂までを含む [Tsuji & Takatsuki, 2004; Fig. 2-1]。行動圏は、基本的には低標高部がモミシデ林、高標高部がブナ林で覆われているが [吉井・吉岡, 1949]、一部ではシバを優占種とする草原群落やシキミ (*Illicium anisatum*) を優占種とする低木林がある [Hiroki

et al., 1971]。A群の食性は、他の群れに比べて海岸部の食物（海藻類、貝類）の利用頻度が低いこと、そして島の中で北西部だけに生育するカヤ (*Torreya nucifera*) の利用頻度が高いこと [伊沢, 1999] を除き、島の個体群のそれを代表すると考えられる。

金華山 A 群のサルを対象として、これまでに採食成功の季節変化 [Nakagawa, 1989b; Nakagawa, 1997a]、採食行動の時間的变化 [Nakagawa, 1989a] が調べられたほか、彼らの食物環境が春と秋に良好で夏と冬に悪いことが明らかにされている。また Agetsuma & Nakagawa [1998] は食性と行動の時間配分を植性の異なる屋久島の個体群と比較した。食物環境の年次変化と繁殖パラメータの関係については、これまでに斉藤・伊沢 [1997]、Suzuki et al. [1998]、Takahashi [2002b] などの報告がある。

第3章 堅果類の結実およびニホンザルの食性の年次的な変動

3-1. 序

動物の採食成功は栄養状態を通じて個体群パラメータに影響するため [Bronson, 1989]、採食成功の評価の基礎となる食性の把握は生態学的に重要な課題である。気温や降水量などの外的環境の時間的な変化は植物のフェノロジーに影響するため、植物の資源量は季節的に変化する [e.g., Parker et al., 1999; Hanya, 2004a]。さらに、植物に依存する植食性昆虫類やげっ歯類など、肉食性の動物の食物となる小型動物の生物資源量も季節的に変化する [Bartel & Knowton, 2005; Sidorovich et al., 2006]。いっぽう、動植物の生育適地は種ごとに異なるのが普通であるから、食物資源の分布様式も季節的に変化すると考えられる [e.g., Gautier-Hion et al., 1981; Chapman et al., 1995]。このような食物資源の時間的、空間的な変化は、それに依存する多くの動物の食性 [e.g., Kuo & Lee, 2003; Vernes et al., 2004] や土地利用 [e.g., Vedder, 1984; Harrison, 1985; Lee & Hauser, 1998] に影響を与える。

食物となる動植物の資源量は季節的に変化するだけでなく年次的にも変化する。その典型例が、動物の周期的な大発生 [Elton, 1924; Krebs, 1996] や結実の豊凶現象 [Goodrum, 1971; Kelly, 1994; Koenig et al., 1994] である。たとえばアカギツネ (*Vulpes vulpes*) の冬期の主要食物は有蹄類の凍死体だが、ハタネズミ (*Microtus* spp.) が大発生した年には主要食物が凍死体からハタネズミに変化した [Sidorovich et al., 2006]。イエローストーン国立公園ではヒグマ (*Ursus arctos*) は通常年では脂肪分に富む *Pinus albicaulis* の種子を採食するが、この種子が利用できない年は食物がイネ科植物に変化した [Mattson et al., 1991; 1992]。同様に、ニホンツキノワグマ (*Ursus thibetanus japonicus*) は秋に堅果類を主要食物とするが、樹種の豊凶に応じて利用する堅果の種類を変更したという [溝口ら, 1996; Hashimoto et al., 2003]。これらの先行研究は、短期間の調査では動物の食性について誤った結論を導く危険性を示しているだけではなく、動物の食性を把握するためには食性と食物の供給量の情報の関連

付けが重要であることを示唆する。しかし、これまでの長期研究は食性のみを扱った報告がほとんどで [e.g., キイロヒヒ (*Papio cynocephalus*) [Norton et al., 1987]; チンパンジー (*Pan troglodytes*) とゴリラ (*Gorilla gorilla*) [Tutin & Fernandez, 1993]; ホオジロマンガベイ (*Cercopithecus albigena*) [Waser, 1977]; ハナグマ (*Nasua nasua*) [Alves-Costa et al., 2004]; ホックギツネ (*Alopex lagopus*) [Anthony et al., 2000]、資源量の情報も併せて示した研究例は少なかった (but see Ben-David et al. [1997])。

ニホンザルの場合も、とくに冷温帯においては食物資源の供給量が季節的に大きく変化するために [Agetsuma, 1995; Hanya, 2004a]、食性が季節変化する [e.g., Suzuki, 1965; 小金沢, 1997; Agetsuma, 1995; Hanya, 2004a]。これはサルの土地利用 [Agetsuma & Noma, 1995; Watanuki & Nakayama, 1993; 泉山, 1994; Tsuji & Takatsuki, 2004] にも影響し、土地利用は栄養状態に影響するから繁殖スケジュールも季節性をもつことになる [Fujita et al., 2004]。すなわち、交尾期である秋は食物の供給量が一年を通じてもっとも高いが、冬は食物資源の供給量が一年を通じてもっとも乏しい。また冬には雪がサルの移動を妨げるので [Watanuki & Nakayama, 1993]、サルは移動を控えてエネルギーの消費を抑える [Agetsuma, 1995; Nakagawa, 1997a]。下北半島の個体群では、体重が冬期に 17%も減少するが [Nakayama et al., 1999]、これは秋に蓄積した体脂肪量に相当するという [Hamada et al., 2003]。このように、秋の食物供給は個体群パラメータに影響する主要因と考えられる。

第 1 章でも述べたように、金華山島のニホンザル個体群は、秋に堅果類、とくにブナ (*Fagus crenata*)、ケヤキ (*Zelkova serrata*)、シデ類 (*Carpinus* spp.)、カヤ (*Torreya nucifera*) の堅果を採食する [伊沢, 2004]。これらの樹種の結実量は年次的に大きく変化する [e.g., ブナ: 武田, 1992; Hiroki & Matsubara, 1995; 梶ら, 2001; Suzuki et al., 2005; ケヤキ: 引田・金川, 1991; シデ類: Shibata et al., 1998]。さらに、木の分布様式 [Tsuji & Takatsuki, 2004] や堅果類の栄養価 [Nakagawa, 1997a] も樹種ごとに異なる。それゆえ、堅果類の結実の年次変化に応じてサルの食性も年次変化すると予想される。また、食性の年次変化は、本研究で明らか

にしようとしている「食物資源を巡る競争を介した個体群パラメータへの影響」の前提条件である。そこで本章では、堅果類の結実の年次変動がサルの食性に年次的な変動をもたらすのか否かを明らかにする。

3-2. 方法

3-2-1. サルの食性

サルの食性のデータは1997年から2005年にかけてのべ44ヶ月間、断続的に収集した。サンプリング法として、フォーカルアニマル・サンプリング法とスキヤニング法 [Martin & Bateson, 1990] を併用した。フォーカルアニマル・サンプリング法では1分毎に追跡個体の成獣メスの行動を記録した(1997年9月から1999年10月と、2004年2月から2005年5月まで、総サンプリング時間:239日間で1180時間)。追跡個体は2-6時間ごとに変更した。追跡個体の採食(探索、処理、咀嚼などの一連の行動を指す)が見られた場合、食物品目も併せて記録した。いっぽうスキヤニング法では10分間隔で5分間のスキヤニングを行い、視界内のすべての個体(ただし授乳中の新生児は除く)の行動を記録した(2000年5月から2003年12月にかけて、総サンプリング時間:144日間で1276時間)。採食個体が一回のスキヤニング中に複数の品目を採食した場合は、最初の品目を記録した。食物品目は、堅果類(ブナ、ケヤキ、シデ類、カヤ、その他)、堅果以外の果実と種子、葉、花、芽、樹皮、草本類、キノコ類、動物類(昆虫類、クモ類、カサガイ類^a、巻貝類^b、タゴガエル(*Rana tagoi tagoi*)など)、その他(樹液、樹脂、海藻類、土、未同定品目)という10のカテゴリに分けた。

分析に際しては、中川 [1997b] が収集したA群の成獣メスの観察データ(1984年11月

^aコガモガイ(*Lottia kogamogai*)、コウダカアオガイ(*Nipponacmea concinna*)、カモガイ(*Lottia dorsuosa*)、ベッコウガサ(*Cellana grata*)、マツバガイ(*Cellana nigrolineata*)など(佐々木、私信)。

^bタマキビ(*Littorina brevicula*)、クロタマキビ(*Littorina sitkana*)、イシダタミ(*Monodonta labio confusa*)、クロツケガイ(*Monodonta neritoides*)、クボガイ(*Chlorostoma lischkei*)など(佐々木、私信)。

から 1992 年 8 月) (総観察時間 : 169 日間で 1499 時間) も加えた。サルの食性の年次的な変化は、重複指数 (Overlap Index, OI) [Whittaker & Fairbanks, 1958] で評価した。重複指数 (OI) は式 3-1 で表され、0 (完全に異なる) から 100 (完全に重複する) の間の値をとる :

$$OI = \left(1 - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |P_{i,a} - P_{i,b}| \right) \times 100 \quad \text{式 3-1}$$

$P_{i,a}$ および $P_{i,b}$ は食品目ないし食物カテゴリ i の、年 a および年 b の採食時間割合 (0~1) をそれぞれ示す。年変動の重複指数 (OI) は、食品目についての値および食物カテゴリについての値の両方を算出した。

3-2-2. 堅果類の結実量およびエネルギー生産量の推定

2000 年の秋から 2003 年の夏にかけて、主要な堅果類生産樹種 (ブナ、ケヤキ、シデ類、カヤ) の樹冠下に種子トラップ (開口部面積 : 0.20m^2) を複数回に分けて設置した (最終的には各樹種につき $n=10$)。2000/2001 年から 2006/2007 年にかけての 7 年間、8 月から翌年の 3 月にかけて、ほぼ一月に一回の頻度で落下物を回収した。カヤを除く 3 樹種の堅果は、その一部にサルにとって食物としての価値のない「しいな」や虫害を受けた堅果を含んでいるので [e.g., Hiroki & Matsubara, 1995; Shibata et al. 1998; 梶ら, 2001] その健全率 (v) を評価する必要がある。ブナとカヤについては結実が見られたすべての年で、落下した全ての堅果を割って健全率 (v) を調べた。ケヤキおよびシデ類については、2005/2006 年の各回の内容物回収時に 10 個のトラップすべてから 100 個の堅果をランダムにサンプリングして健全率 (v) を調べ、その平均値を他の年の健全率 (v) と仮定した。2000/2001 年および 2001/2002 年のカヤ結実データには、南正人氏が設置したカヤの種子トラップ (開口部面積 : 0.12m^2 , $n=3$) の結果も加えた。なお、これらの健全率は、種子トラップという保存性の良い条件におかれた堅果のデータから求めたものであるから、値が過大に評価されている可能性がある。

c_i を行動圏内の種 i の樹冠の総面積 (m^2)、 d_i を種子トラップのデータから求めた種 i の堅

果類の落下密度 (m^{-2})、 GE_i を種 i の堅果類の単位重量当たりの総エネルギー含有量 ($kcal \cdot g^{-1}$)、 FUW_i を種 i の堅果類の採食単位重量 (g)、 v_i を種 i の健全率 (%) とすると、種 i によるエネルギー生産量 (kcal) e_i は式 3-2 で表される。

$$e_i = c_i \times d_i \times GE_i \times FUW_i \times v_i \quad \text{式 3-2}$$

c_i は行動圏内の木の生育本数にその樹種の樹冠面積を掛け合わせるにより求めた。3 樹種 (ブナ、ケヤキ、カヤ) の行動圏内の生育本数を推定するために、以下のような方法を用いた。まず Tsuji & Takatsuki [2004] に基づいて A 群の行動圏を 50m×50m のグリッドに区切り、樹冠の被度の違いから各グリッドをそれぞれの樹種について「高被度」(H, 被度 50%以上)、「低被度」(L, 被度 50%未満)、「なし」(被度 0%) の 3 段階に分けた。次いで、高被度グリッド (H) (n=4) に生えているシデおよびカヤの木の本数を記録した。高被度グリッド (H) (n=4) に生えているブナの生育本数は Takatsuki & Gorai [1994] から推定した。ブナとシデ類に関しては、低被度グリッド (L) 内の生育本数は高被度グリッド (H) 内の生育本数の半分と推定した。ケヤキ (高被度グリッド (H) と低被度グリッド (L) の両方) とカヤ (低被度グリッド (L)) に関してはグリッド内の生育本数が少ないため、行動観察中に見つけ次第、直接場所を記録した。各樹種の平均的な樹冠面積を推定するため、行動圏内でランダムに選択したサンプル木 (n=10-38) について、幹から樹冠の先端までの距離を東西南北の各方向で調べ、その平均値を樹冠半径 (m) として面積 (m^2) を求めた。堅果類の総エネルギー含有量 (GE) は先行研究の値を使用した (ブナ:中川, 未発表; ケヤキ: Nakagawa [1990]; シデ類: Nakagawa [1997a]; カヤ: Nakagawa [1997a])。なお、ここで用いたケヤキとシデのエネルギー含有量 (GE) の数値は健全堅果とそれ以外の堅果を含めた分析値ではないため、実際の値よりも過小評価されている可能性がある。堅果類の採食単位重量 (FUW) も先行研究のデータを用いた (ブナとケヤキ: 中川, 未発表; シデ類とカヤ: Nakagawa [1997a])。4 樹種の生態学的特性を Table3-1 にまとめた。

したがって、A 群の行動圏面積 (326.5ha) を HR とすると、ある年に、堅果類によって生

産される 1ha 当たりのエネルギー量 ($\text{kcal}\cdot\text{ha}^{-1}$) (E) は次のようになる。

$$E = \sum e_i / HR \quad \text{式 3-2'}$$

3-2-3. 統計処理

堅果類の結実量が異なる年の間で等しいかどうかを、Kruskal-Wallis 検定で検定した。結実量の指標として、2000 年～2006 年までの種子トラップのデータを用いた。多重比較には Scheffe 法を用いた。結実量と秋の採食時間割合の間に関係性があるかどうかを Mantel 検定 [Manly, 1997] で検定した。重複指数 (OI) が季節的に変化するかどうか、およびその事後検定は、重複指数 (OI) のデータの独立性を考慮してランダムイゼーション検定 [Manly, 1997] で検定した。具体的には、1984 年から 2005 年までの採食データをもとに算出した重複指数 (OI) を各季節にランダムに割り振り、そのデータセットから F 比を算出するという作業を 1000 回繰り返して F 比の分布 (ランダムイゼーション分布) を作成した。実際の F 比がランダムイゼーション分布の上位 5% の範囲内に含まれた場合、重複指数 (OI) に季節変化があると結論した。最後に、重複指数 (OI) のばらつきが季節的に変化するかどうかを、逆正弦変換 [Grafen & Hails, 2002] した重複指数 (OI) の値を Levene 検定 [Schultz, 1985] で検定した。重複指数 (OI) のばらつきは、サルの食性の安定性の指標として用いた。多重比較には Scheffe 法を用いた。なお、有意水準 $\alpha=0.05$ とした。

3-3. 結果

3-3-1. 食性の月変化

Fig. 3-1 に、A 群のサルの食物構成の月変化を示す。サルの主要食物のうち、葉は 4～8 月に、花は 3～6 月に、種子と堅果類以外の果実は 8～1 月に、堅果類は 8～3 月に多く採食されていた。動物類とキノコ類は 5～10 月に採食され、採食割合は低いものの芽と樹皮は 12～4 月に採食された。草本類は一年を通じて採食されたが、その割合は 4～11 月に低く、

12～3月に高かった。

3-3-2. 食性の年次的な変化

食物構成の月変化 (Fig. 3-1) に基づき、一年を春 (5～6月)、夏 (7～8月)、秋 (9～11月)、冬 (12～4月) の4つの季節に分けた。そして、20%を超える採食時間割合をいずれかの季節に一度でも示した食物カテゴリを「主要食物カテゴリ」と定義し、各季節の主要な食物カテゴリの採食時間割合の年変化を Fig. 3-2 にまとめた。春の採食時間割合はどの食物カテゴリも安定しており、ばらつきは小さかったが、1992/1993年には草本類の採食が見られず、また2004/2005年には花の採食が見られなかった。夏の各食物カテゴリの採食時間割合は年次的に安定しており、ばらつきは小さかったが、1992/1993年にはサルはブナの堅果を多く採食し、また2002/2003年には堅果類以外の果実類、とくにクマヤナギ (*Berchemia racemosa*) の果実を多く採食した。秋には堅果類が高い割合で採食されたが、その種構成は年によって異なっており、1984/1985年と2002/2003年にはブナを、1986/1987年、2000/2001年、2003/2004年にはケヤキを、1986/1987年、2000/2001年、2003/2004年にはシデ類を、1985/1986年、1997/1998年、1999/2000年、2001/2002年、2004/2005年にはカヤを多く採食した。果実類の採食時間割合の大部分はクマノミズキ (*Swida macrophylla*)、レモンエゴマ (*Perilla frutescens*)、ノイバラ (*Rosa multiflora*)、ガマズミ (*Viburnum dilatatum*) の4種だった。冬は食物構成の年次的な変化が顕著で、カテゴリレベルの食性変化が見られた。サルは1984/1985年にはブナを、2000/2001年と2003/2004年にはシデ類を多く採食したが、1985/1986年、1986/1987年、2001/2002年、2003/2004年、2004/2005年には草本類を多く採食した。さらに1997/1998年と2001/2002年には花の採食時間割合が大きかった。

採食品目レベルでの重複指数 (*OI*) は、春の値が他の季節の値より高かったが、有意差はなかった (ランダムイゼーション検定, $F_{3,120}=3.79$, $P>0.05$, Fig. 3-3a)。しかし重複指数 (*OI*) のばらつきの程度は季節間で有意に異なっていた (Levene 検定, $F_{3,120}=8.39$, $P<0.0001$)。多重

比較の結果、春の重複指数 (OI) のばらつきは他のいずれの季節の重複指数 (OI) のばらつきより小さく、また秋の重複指数 (OI) のばらつきは冬の重複指数 (OI) のばらつきより小さかった (Scheffe 法, $P<0.05$, Fig. 3-3a)。

いっぽう、カテゴリレベルでの重複指数 (OI) の季節変化は統計的に有意であった (ランダムイゼーション検定, $F_{3,120}=14.44$, $P<0.0001$)。春の重複指数 (OI) は秋、冬の季節の重複指数 (OI) より大きく、また秋の重複指数 (OI) は夏の重複指数 (OI) より大きかった (ランダムイゼーション検定, $P<0.05$, Fig. 3-3b)。また、重複指数 (OI) のばらつきは季節間で有意に異なり (Levene 検定, $F_{3,120}=8.22$, $P<0.0001$)、とくに春と秋の重複指数 (OI) のばらつきは冬の重複指数 (OI) のばらつきより小さかった (Scheffe 法, $P<0.05$, Fig. 3-3b)。

3-3-3. 堅果類の結実およびエネルギー生産量の年次的な変動

堅果類の結実量は年変動が大きく (Fig. 3-4a)、検定の結果、すべての樹種で結実量に有意な年次差が認められた (Kruskal-Wallis 検定, $df=6$, ブナ: $H=27.18$, $P<0.001$; ケヤキ: $H=44.49$, $P<0.001$; シデ類: $H=46.82$, $P<0.001$; カヤ: $H=14.42$, $P=0.025$)。多重比較の結果、シデ類の2000/2001年の結実量は2001/2002年、2002/2003年、2004/2005年、2006/2007年の結実量に比べてそれぞれ有意に多く (Scheffe 法, $P<0.05$)、また2003/2004年の結実量は2002/2003年の結実量に比べて有意に多かった ($P<0.05$)。結実樹種の組み合わせは年毎に変化した: 2000/2001年はケヤキとシデ類、2001/2002年、2004/2005年、2006/2007年はカヤ、2002/2003年はブナとカヤ、2003/2004年と2005/2006年はすべての樹種が結実した (Fig. 3-4a)。

A 群の行動圏内における堅果類のエネルギー生産量は、すべての樹種が結実した2005/2006年にもっとも高く ($1042.8 \times 10^3 \text{kcal} \cdot \text{ha}^{-1}$)、ケヤキとシデが共に豊作だった2000/2001年 ($166.8 \times 10^3 \text{kcal} \cdot \text{ha}^{-1}$) と2003/2004年 ($131.2 \times 10^3 \text{kcal} \cdot \text{ha}^{-1}$) がそれに次ぎ、カヤだけが結実した2001/2002年 ($35.0 \times 10^3 \text{kcal} \cdot \text{ha}^{-1}$)、2004/2005年 ($12.3 \times 10^3 \text{kcal} \cdot \text{ha}^{-1}$)、2006/2007年 ($3.4 \times 10^3 \text{kcal} \cdot \text{ha}^{-1}$) に低かった (Fig. 3-4b)。2002/2003年はすべての樹種が結実

したにも関わらず、エネルギー生産量は低かった ($25.4 \times 10^3 \text{ kcal} \cdot \text{ha}^{-1}$)。なお、ブナの健全率 (v) は、2000/2001 年が 5.6%、2002/2003 年が 5.4%、そして 2005/2006 年が 75.3% だった。また、2005/2006 年のケヤキおよびシデの堅果の健全率 (v) の推定値はそれぞれ 62.2% と 88.3% だった。

堅果類の結実と、秋と冬に選択される堅果類の順位には明瞭な関係があった。2000/2001 年にケヤキとシデが結実した場合、サルは秋にケヤキを中心に採食し、冬にシデを採食した。2001/2002 年と 2004/2005 年にカヤが結実すると、サルは秋にカヤに依存するが、冬には草本類が主要食物となった。2002/2003 年にブナとカヤが結実すると、サルはブナを中心に採食した (ただし、種子トラップのデータから、これらはほとんどがしいなだったと考えられる)。2003/2004 年にすべての樹種が結実すると、サルはケヤキ、カヤ、シデ類を秋に採食し、シデ類を冬に採食した。2003/2004 年にはブナの堅果はほとんど採食しなかったが、同じくすべての樹種が結実した 2005/2006 年には、サルは秋にブナを中心に採食し、ケヤキ、シデ類、カヤはほとんど採食しなかった。このうち、2000/2001 年から 2004/2005 年についての各樹種の結実量と採食時間割合との関係性は有意だった (Mantel 検定, $r=0.79$, $P=0.009$, Fig. 3-2)。

3-4. 考察

冷温帯のサルの生存にとって、冬は厳しい季節だと考えられており [Suzuki, 1965; Wada & Ichiki, 1980]、このことは Nakagawa [1989b] によって定量的に示された。サルは冬期に、樹皮や冬芽など栄養価の低い、ないし採食効率の低い食物の採食を強いられる [e.g., Suzuki, 1965; Wada & Ichiki, 1980; Nakayama et al., 1999]。それは金華山の個体群でも同様であり、サルは冬期に草本類や木本の樹皮、冬芽を採食する [向後, 1976; Nakagawa 1989b]。これらの食物は栄養価が低く [Nakagawa, 1989b]、食物環境の厳しさは冬期の死亡率の高さ [伊沢, 2005] に反映されるとされてきた。しかし、本章における長期データに基づく解析は、年に

よってはサルが冬期にも栄養価の高い堅果類を採食できることを示していた。堅果をつける樹種の生態学的な特徴は樹種によって異なり (Table 3-1)、また利用可能な堅果類の組み合わせも年ごとに異なる (Fig. 3-4a)。それゆえ、冬期の食物環境は非常に厳しい年 (e.g., 2001/2002 年, 2002/2003 年, 2004/2005 年, 2006/2007 年, 秋のエネルギー生産量: $3\text{-}35\times 10^3$ kcal \cdot ha $^{-1}$) から良好な年 (e.g., 2005/2006 年, 秋のエネルギー生産量: 1043×10^3 kcal \cdot ha $^{-1}$) まで多様に変化する。

サルにとっての夏の食物の供給量が秋や春に比べて低いため [e.g., Agetsuma, 1995; Hanya, 2004a]、夏の食物環境は悪いと考えられてきた [Nakagawa, 1997a]。しかし本章のデータは、サルが夏でも年によっては脂肪含有率の高いブナの堅果を利用できることがあり (Fig. 3-2)、夏の食物環境も年次的に変化することを示した。

秋はサルが何かしらの堅果類を利用できたため (Fig. 3-2)、主要食物が堅果類が中心であるという点では安定していた (Fig. 3-3a)。しかし、品目レベルでの食性は秋から冬にかけて年次的に変化し、たとえばケヤキとシデ類が共に結実した 2000/2001 年には、サルは秋にはケヤキを好んで採食したが冬にはシデ類を多く採食した (Fig. 3-2)。このような、結実樹種の組み合わせと食性との関係は、樹種の生態学的な特性と堅果類のエネルギー摂取速度が影響していると考えられる。それぞれの樹種の生産する堅果のエネルギー摂取速度は、ブナが約 3.0 kcal \cdot min $^{-1}$ (Nakagawa [1989a] より計算)、カヤが 2.7 kcal \cdot min $^{-1}$ [Nakagawa, 1997a]、ケヤキが約 1.7 kcal \cdot min $^{-1}$ (Saito [1996] の図より計算)、シデ類が約 1.2 kcal \cdot min $^{-1}$ (Saito [1996] の図より計算) だったが、サルはエネルギー摂取速度の高い堅果をより好む傾向があった。たとえばブナが豊作だった 1984/1985 年や 2005/2006 年には、サルはブナを翌年まで採食し続けた [Nakagawa, 1989a; 辻, 個人的観察]。ブナが利用できない場合、サルはカヤおよびケヤキを選択した。しかしカヤの樹冠サイズは小さく、またケヤキの生育本数が少ないので (Table 3-1)、サルはこれらの堅果を秋のうちに食べつくしてしまう (Fig. 5-2a)。その場合、サルの主要食物はシデ類にシフトした。そして、シデ類さえ利用できない場合、サルは草

本類を「代替食物」 [Hanya, 2004a] として利用した。このような食物構成の年次的な変化 [Figs. 3-3b and 3-4a] は、サル土地利用や行動時間配分、ひいては栄養要求量に影響を与えらるると考えられるが [Nakagawa, 1989a]、その程度は栄養摂取量との収支で考えた場合にはほとんど影響しないと考えられ、秋の食物環境は脂肪蓄積の時期として年次的に安定していると考えられる。

春は多くの植物が生長を開始し、サルはタンパク質含有率の高い若葉を利用できるため [e.g., 伊沢, 2004; 小金沢, 1997; Wada & Ichiki, 1980]、食物環境の良い季節だと考えられている。本章のデータは、サルが春にどの年も葉を高い割合で採食し (Figs. 3-1, 3-2)、春の食性が年次的に安定であること (Fig. 3-3) を示した。春は出産期、授乳期に当たるので、春の食性の安定性は個体群サイズの維持に貢献していると考えられる。じっさい先行研究のいくつかは春の新生児死亡率が他の季節に比べて低いと報告しており [e.g., Fukuda, 1988; 伊沢, 2005; Soumah & Yokota, 1992]、この考えを支持する。

Nakagawa [1997a] はエネルギー摂取の観点から、冷温帯のニホンザルの栄養状態は秋にもっとも良好で、春がそれに次ぎ、夏と冬の栄養状態が悪いとした。彼の結論は広く受け入れられ、先行研究のいくつかは彼の結論に基づいて議論を進めている [e.g., Watanuki & Nakayama, 1993; Agetsuma, 1995; Nakayama et al., 1999]。しかし、本章では夏と冬の採食時間が常に同じではないこと、そしてこれらの時期には採食成功や栄養状態が年毎に変化する可能性を示唆する結果を得た。したがって、各季節の食性は、春を除いては堅果類の結実によって年毎に変化するということを認識すべきである。

温帯地域の動物の食性の季節変化が食物の供給量から影響を受けることは以前から知られていたが [Hanya, 2004a; Kuo & Lee, 2003; Vernes et al., 2004]、本研究は、食性の時間的変化が年次的にも生じていることを明らかにした。それゆえ、動物の食性を短期間の調査に基づいて一般化することは危険であり [see also Mattson et al., 1991, 1992]、また食性の把握には、Ben-David et al. [1997] が指摘しているように、食性と食物の供給量の同時かつ長期

的なモニタリングが必要である。

第4章 ニホンザルのエネルギーバランスとタンパク質バランス：消化率の重要性

4.1 序

栄養状態は動物の健康、成長、繁殖に影響する主要因であり [Lee, 1987]、それゆえ動物は栄養状態を最大化しようとする。とくに季節繁殖者の場合、メスの栄養状態は繁殖成功に直結するため [Koenig et al., 1997]、この時期に栄養状態をできるだけ良くしておくことは重要である。ゆえに、動物の土地利用、食物選択、採食時間などの採食生態は、この要求を満たすものとなっているはずである [Parker et al., 1999]。とくにエネルギーとタンパク質は、その栄養状態への貢献が明らかなため [Milton, 1979; Oftedal, 1991]、栄養成分の中でも数多くの研究がなされている。

栄養状態は栄養摂取量と栄養要求量の差として評価され [Parker et al., 1999]、たとえばエネルギーの場合、日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) が日エネルギー要求量 (*DEE*) を満たしていればエネルギーバランス (*DEI-DEE*) は良いと評価される [Dasilva, 1992]。これまで、多くの野生動物を対象に栄養状態の評価がなされてきた [e.g., Owen-Smith & Cooper, 1989; Parker et al., 1999]。霊長類でもここ 20-30 年の間に行動観察によって多くの種の栄養状態の評価がなされ (e.g., アイアイ (*Daubentonia madagascariensis*): [Sterling et al., 1994]; ゴールデンライオンタマリン (*Leontopithecus rosalia*): [Miller et al., 2006]; クロシコロブス (*Colobus polykomos*): [Dasilva, 1992]; パタスモンキー (*Erythrocebus patas*) とサバンナモンキー (*Cercopithecus aethiops*): [Nakagawa, 2000]; ニホンザル (*Macaca fuscata*): [Iwamoto, 1982; 岩本, 1997; Nakagawa, 1989b]; ゲラダヒヒ (*Theropithecus gelada*): [Iwamoto, 1979]; ゴリラ (*Gorilla gorilla*): [Goodall, 1977]; オランウータン (*Pongo pygmaeus*): [Knott, 1998])、その概要は明らかになっている。

消化率はたとえば葉や果実など、食物タイプ間で異なる (e.g., Milton & Demnant [1988]; Edwards & Ullrey [1999]; Remis & Dierenfeld [2004])。さらに、消化率は食物を構成する栄養

成分ごとにも異なる (Watkins et al. [1985]; Dierenfeld et al. [1992]; Kirkpatrick et al. [2001]; Campbell et al. [2004])。たとえば、ある固形飼料に対するマカク属 (アカゲザル (*Macaca mulatta*) とニホンザル (*M. fuscata*)) の見かけのタンパク質消化率 (%APD) と見かけの中性デタージェント繊維 (NDF) 消化率は、前者の 62.1%に対して後者は 46.3%だった [Sakaguchi et al., 1991]。栄養成分間での消化率の違いは、消化に関わる酵素や二次化合物の作用の程度の違いに由来すると考えられている [Robbins et al., 1987a, b]。それゆえ、採食成功の推定にあたり、消化率は成分ごとに正確に評価すべきである。

食物品目ごと、栄養成分ごとの消化率の違いを考慮したうえでエネルギーバランスやタンパク質バランスを評価する試みは有蹄類では比較的多くなされ [e.g., *Tragelaphus strepsiceros*: Owen-Smith & Cooper, 1989; *Odocoileus hemionus*: Parker et al., 1999, reviewed by Topps, 1997]、栄養学的な制限要因も明らかになってきた。しかしながら、霊長類ではそのような研究はこれまでほとんどなく、多くの研究では消化率を一定として扱ってきた。たとえばクロシコロブスではエネルギー消化率は Watkins et al. [1985] の給餌実験に基づいて一律に 85%と仮定しており [Dasilva, 1992]、ニホンザルでも野生の食物の消化率は一律に 50-70%と仮定されてきた [Iwamoto, 1974, 1978; Mori, 1979a; Nakagawa, 1989b; Soumah & Yokota, 1991]。Iwamoto [1988] は粗繊維含有率と乾重消化率の関係式を提案したが、これはわずか2つの給餌実験 [Iwamoto, 1978, Mori, 1979a] に基づく式であり、その妥当性には疑問が呈されていた [Nakagawa, 1997a]。霊長類の各栄養成分の消化率についての情報の乏しさゆえに、霊長類の栄養摂取量や栄養状態 (エネルギーバランス、タンパク質バランス) についての我々の理解は限られている。

居村 [1998] はニホンザルの成獣メスを対象に *in vivo* 消化試験 [Robbins, 1993] を行い、複数の食物の乾重消化率および各栄養成分 (エネルギー、タンパク質) の見かけの消化率を調べた。彼女の実験により、ニホンザルの栄養状態およびその季節変化を従来よりも高い精度で評価することが可能となった。

本章は、1) 食物の消化率の厳密な評価がニホンザルの栄養摂取量と栄養状態（エネルギーバランスとタンパク質バランス）に与える影響を明らかにすること、2) ニホンザルの栄養摂取量および栄養状態の季節変化を明らかにすること、3) ニホンザルのエネルギーバランスおよびタンパク質バランスに貢献する食物を明らかにすることを目的とする。

4-2. 方法

4-2-1. 行動観察

本章における金華山のニホンザル A 群の行動観察は、2004 年 6 月から 2005 年 5 月までの 1 年間、計 88 日間（総観察時間：659 時間）にわたって毎月行った（Table 4-1）。追跡対象個体のうち、2004 年 6 月の調査開始時には 3 頭が授乳中であり、また 2005 年 5 月に 1 頭が出産した。さらに 3 頭が調査期間中に群れから消失し、この個体は死亡したと推測される。群れが早朝前日のねぐらを出発してから夕方その日のねぐらに到着するまで追跡を続け、その間に行動観察を行った。フォーカルアニマル・サンプリング法 [Martin & Bateson, 1990] による 2-5 時間の個体追跡を 1 回の「観察セッション」と定義し、期間中に計 164 セッションを実施した（Table 4-1）。セッション終了時に追跡個体を変更し、1 日に 1-3 セッションを実施した。行動は 1 分間隔の瞬間サンプリング [Martin & Bateson, 1986] により、採食、移動、休息、社会的行動、その他の 5 つに分けて記録した。なお、Agetsuma [1995] に従い、採食と移動を合わせて「動的」な行動、それ以外の行動を合わせて「静的」な行動と定義した。採食（食物を口に入れる、咀嚼する、探索するなどの一連の行動と定義）がみられた場合には、食物品目も併せて記録した。食物品目は、木本植物、草本類、キノコ類、動物類、その他という 5 のカテゴリに分けた。また採食中に採食単位摂取速度（FR）をできる限り記録した。ここでいう「採食単位」とは、果実なら一個、葉なら一枚など、明確に区別できる摂取量を指す。さらに木本植物は種名および採食部位（堅果類、漿果類、種子、葉、花、芽、樹皮）も記録した。樹皮の採食単位については、冬期の樹皮採食の大部分を

占める [Tsuji & Takatsuki, 2004] サンショウ (*Zanthoxylum piperitum*) の樹皮についての食痕の計測結果 ($n=3$) から約 90 mm^2 と推定した。草本類はできる限り種名と採食部位を記録したが、このうち地上部 (葉、茎、花、種子を含む) が採食される種は部位をほとんど同定できなかつたため、まとめて扱った。追跡個体が樹上や崖などの観察困難な場所で採食していた場合は、食物品目とサンプリング・ポイント数のみを記録し、後述の方法でその時間内の採食単位数を推定した。採食個数を直接観察できた場合と観察できなかった場合の比率は月により異なるが、いずれのセッションにおいても観察時間の半分以上は直接観察に基づいて採食個数を記録できた。同じ月に同一個体を複数回追跡した場合はデータを平均した。

4-2-2. 採食品目の採集と栄養分析

各月の調査終了直後に、その月に採食が確認された食物品目・部位を採集した。同じ種、採食部位であっても栄養価は季節的に変化することが知られているので [Iwamoto, 1982; Parker et al., 1999]、採集した季節 (季節の区分は 4-3-3 で定義) が異なる場合はそれぞれを独立した品目として扱った。全調査期間中に分析した 121 品目は期間中の全採食品目 (146 品目) の 80%以上、また各月の採食割合の 90%以上を占める。サンプルは $60 - 70^\circ\text{C}$ で約 48 時間乾燥し、採食単位重量 (*FUW*) ($n=5$) を測定したのちに食品用ミルで粉砕した。粉末サンプルを繊維分測定装置 (FIBERTEC I 1010, Foss Tecator, Höganäs, Sweden) で中性デタージェント溶液を用いて 1 時間煮沸したものを 110°C で約 8 時間乾燥させたのち、 500°C のマッフル炉で 3 時間燃焼させ、燃焼による消失分を中性デタージェント繊維分含有率 (%*NDF*)、残存分を粗灰分含有率 (%*CA*) とみなした [Goering & van Soest, 1970]。粗タンパク質含有率 (%*CP*) は N.C.アナライザー (SUMIGRAPH NC-900, 住化分析センター) を用いて窒素含有率を算出し、その値に窒素係数 6.25 を乗じて求めた。粗脂肪含有率 (%*CL*) は粉末サンプルをソックスレー脂肪抽出装置 (SOXTEC AVANTI 2050, Foss Tecator, Höganäs, Sweden) でジ

エチルエーテルを溶媒として 80 分間抽出して求めた。以上の各項目は最低 2 回測定し、平均値を各栄養成分の含有率とした。食品目 i の単位重量当たりの総エネルギー含有量 (GE_i) ($\text{kcal}\cdot\text{g}^{-1}$) は炭水化物含有率 ($\%CH: 100-[\%CP_i+\%CL_i+\%CA_i]$)、粗タンパク質含有率 ($\%CP$)、粗脂肪含有率 ($\%CL$) の値にそれぞれ 0.0415, 0.0565, 0.0940 ($\text{kcal}\cdot\text{g}^{-1}$) [Maynard et al., 1979] を乗じて求めた。

4-2-3. 食物消化率の推定

各栄養成分の消化率は、栄養成分含有率と *in vivo* 消化試験の結果を用いることにより、多項式で予測できる [e.g., Mould & Robbins, 1982; Robbins et al., 1987b]。予測式を導くために、居村 [1998] のデータ (Appendix 2) を用いて重回帰分析 (変数増加法) を行った。式の詳細は Appendix 1 に示した。

1) エネルギー消化率

式 A-1 の決定係数は高かったため ($r^2=0.743$)、本章では、金華山島のニホンザルが採食する植物の見かけのエネルギー消化率 ($\%AED$) を式 A-1 から推定した。ただし、居村 [1998] はキノコ類と動物類の消化率を分析していないため、他の文献からこれらの食品目の見かけのエネルギー消化率 ($\%AED$) の値を推定する必要がある。他の哺乳動物におけるキノコ類の見かけのエネルギー消化率 ($\%AED$) としては、ジリス (*Spermophilus saturatus*) で約 60% (ただし乾重消化率として) [Cork & Kenagy, 1989], ハタネズミ (*Clethrionomys californicus*) で 65.4% [Claridge et al., 1999], ムササビ (*Glaucomys sabrinus*) で 61.7% [Claridge et al., 1999] などが報告されている。そこで本章ではこれらを参考にキノコ類の見かけのエネルギー消化率 ($\%AED$) を 60.0%とした。いっぽう、動物類の見かけのエネルギー消化率 ($\%AED$) としては、Pritchard & Robbins [1990] が中-大型雑食動物を対象に求めた推定式

$$\%AED = 104.16 - 1.08 \times \%TDF \quad \text{式 4-1}$$

を採用した。ここで%TDF は総食物繊維量（不溶性繊維分と可溶性繊維分の合計）を表す [NRC, 2003]。本章では総食物繊維量 (%TDF) の含有量を評価していないため、NDF 含有率 (%NDF) をその代用値として用いた。動物類では不溶性繊維分（キチンが中心）に比べて可溶性繊維分の含有率が低いため [NRC, 2003 の Table 12-1]、この方法は妥当と考えられた。

2) タンパク質消化率

Appendix 1 の式 A-2 は決定係数が低く ($r^2=0.263$)、また統計的に有意ではないため、見かけのタンパク質消化率 (%APD) を推定する式としては不適當である。本章では代替的に、居村 [1998] の行った実験と同じ採食部位に対しては実験結果の値を見かけタンパク質消化率 (%APD) の値として用いた。すなわち、葉（シュートを含む）、樹皮、果実類（未熟果実を含む）、堅果の見かけのタンパク質消化率 (%APD) はそれぞれ 48.52% [(47.97 + 49.06) / 2], 65.79%, 20.37% [(-8.64 + 63.79 + 5.95) / 3], 32.73% [(60.08 + 5.37) / 2] となる。その他の植物性食物の見かけのタンパク質消化率 (%APD) は、これらの消化率の平均値、すなわち 41.85% [(48.52 + 65.79 + 20.37 + 32.73) / 4] とした。居村 [1998] の分析した食物タイプと本章で分析した食物タイプは重複しているので (Table 4-2, Appendix 2)、この方法は妥当だと考えられた。キノコ類および動物類の見かけのタンパク質消化率 (%APD) は、エネルギー消化率の場合と同様に先行研究から値を推定した。キノコ類の窒素含有率自体は高いが、その多くは孢子ないし細胞壁中にタンパク質以外の形で含まれているため、動物が消化可能な窒素量は少ない [Cork & Kenagy, 1989; Claridge et al., 1999]。Hanson et al. [2006] も、霊長類によるキノコ類の消化率は低いと推測している。他の動物を対象にしたキノコ類の見かけのタンパク質消化率 (%APD) のデータとしては、ジリスで約 50% [Cork & Kenagy, 1989], ハタネズミで 34.8% [Claridge et al., 1999], ムササビで 11.4% [Claridge et al., 1999] などが報告されている。そこで本章ではこれらを参考にしてキノコ類の見かけのタンパク質消化率 (%APD) を 30.0%と仮定した。また、動物類の見かけのタンパク質消化率 (%APD) の推定には Pritchard & Robbins [1990] が中型—大型の雑食性の動物を対象とした給餌実験

から求めた式 4-2 を採用した。

$$\%APD = -9.77 + 1.01 \times \%CP \quad \text{式 4-2}$$

なお、この式で見かけのタンパク質消化率 (%APD) が 0 を下回った場合、値は 0 として計算した。

4-2-4. 採食成功の推定

月 e の観察セッション d から推定した日摂取乾燥重量 ($DI_{d,e}$; $\text{g} \cdot \text{day}^{-1}$)、日代謝可能エネルギー摂取量 ($DEI_{d,e}$; $\text{kcal} \cdot \text{day}^{-1}$)、および日可消化タンパク質摂取量 ($DPI_{d,e}$; $\text{g} \cdot \text{day}^{-1}$) は、Nakagawa [2000] を修正した、式 4-3~4-5 で求められる。

$$DI_{d,e} = \sum_{i=1}^n [FUW_i (FU_{i,d} + FR_{i,d} \times FT_{i,d})] \times \frac{AT_e}{OT_d} \quad \text{式 4-3}$$

$$DEI_{d,e} = \sum_{i=1}^n \left[FUW_{i,d} (FU_{i,d} + FR_{i,d} \times FT_{i,d}) \times GE_i \times \frac{\%AED}{100} \right] \times \frac{AT_e}{OT_d} \times 0.90 \quad \text{式 4-4}$$

$$DEI_{d,e} = \sum_{i=1}^n \left[FUW_{i,d} (FU_{i,d} + FR_{i,d} \times FT_{i,d}) \times \frac{\%CP}{100} \times \frac{\%APD}{100} \right] \times \frac{AT_e}{OT_d} \quad \text{式 4-5}$$

ただし、

$\%AED_i$: 食品目 i ($1 \leq i \leq n$) の見かけのエネルギー消化率 (%)

$\%APD_i$: 食品目 i の見かけのタンパク質消化率 (%)

$FR_{i,d}$: 観察セッション d 中の食品目 i の 1 分間当たりの採食単位数

$FT_{i,d}$: 観察セッション d 中に食品目 i を採食したサンプリング・ポイント数のうち採食単位数 ($FU_{i,d}$) を直接観察から計測できたポイント数を引いた値

$FU_{i,d}$: 観察セッション d 中の直接観察で記録した食品目 i ($1 \leq i \leq n$) の採食単位数

FUW_i : 食品目 i の採食単位重量 (g)

GE_i : 食品目 i の総エネルギー含有量 ($\text{kcal} \cdot \text{g}^{-1}$)

AT_e : 月 e の活動時間 (min)

OT_d : セッション d の観察時間 (min)

である。このうち、代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) とは、可消化エネルギー量から尿、ガスとしての消失分を差し引いたエネルギー量である [Robbins, 1993; NRC, 2003]。本章では Sterling et al. [1994] にしたがって排泄による消失分を 10% と仮定し、式 4-4 の最後に 0.90 を乗じた。 $FR_{i,d}$ と $FT_{i,d}$ は追跡個体の観察条件が悪いときの採食単位数の推定に用いた [Nakagawa, 1997a, 2000]。 AT_e は月 e の群れの「動的」な活動時間 (移動+採食) 割合に、調査地に近い仙台 (38°16' N, 140°52' E) の月 e の日長時間 (Table 4-1, データソース: 国立天文台, <http://www.nao.ac.jp/>) を乗じて求めた。2 時間未満の観察セッションは解析から除外し、合計 154 セッションのデータ (観察時間: 648 時間) を解析に用いた。

4-2-5. 栄養要求量の推定

本章では、Dasilva [1992] がクロシロコロブス (*Colobus polycomos*) を対象に行った方法と同様に、日エネルギー要求量 (*DEE*) を 2 つの水準で推定した: 最大値 (DEE_{max} : kcal·day⁻¹) は Iwamoto [1988] や Nagy & Milton [1979] に基づき、基礎代謝量 ($BMR=70 \times BW^{0.75}$) の 2 倍とした。なお、金華山島のサルは捕獲による体重測定ができないため、成獣メスの年平均体重 (BW) は Nakagawa [1989b] にしたがって 8.0 kg とした。すなわち、

$$DEE_{max} = 2 \times BMR = 140 \times BW^{0.75} = 666.0 \quad \text{式 4-6}$$

である。月 e の日エネルギー要求量の最小値 (DEE_{emin} : kcal·day⁻¹) は、van Schaik & van Noordwijk [1985] の方法、すなわち、各行動の消費エネルギー量 (kcal·min⁻¹) と、月 e の A 群のサルの平均活動時間割合 (Table 4-1) から推定した。睡眠中 (1440-[feeding + moving + resting + grooming])、毛づくろい中、休息中、採食中、移動中の一分間当たりの消費エネルギー量 (kcal·min⁻¹) は、それぞれ基礎代謝量 ($70 \times BW^{0.75}/1440 = 0.231$ kcal·min⁻¹) の 1.0 倍, 1.3 倍, 2.1 倍, 2.9 倍とした。この方法はエネルギー要求量をやや過小評価するという問題点もあるが [Nagy, 1989; Nagy & Milton, 1979]、動物の活動性の違いがエネルギー要求量に与える影響を季節間で比較できるという利点がある [Dasilva, 1992]。

同様に、日タンパク質要求量 (DPR) も2つの水準で推定した: 最大値 (DPR_{max} : $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$) は、Robbins & Gavan [1966] が飼育下のアカゲザル (*Macaca mulatta*) に消化率 83.4%の飼料を与えた時の窒素平衡試験の結果 ($2.54 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$) から、Milton [1979] にしたがって式 4-7 で推定した。

$$DPR_{max} = \frac{2.54 \times BW}{0.834} = 24.36 \quad \text{式 4-7}$$

そして、月 e のタンパク質要求量の最小値 (DPR_{emin} : $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$) は代謝性糞窒素 (MFN) と内因性尿窒素 (EUN) の和から求めた [Robbins, 1993, p178-180, see also Parker et al., 1999] :

$$\begin{aligned} DPR_{emin} &= \left[1.04 \times \frac{DI_e}{1000} + 0.160 \times BW^{0.75} \right] \times 6.25 \\ &= \left[1.04 \times \frac{DI_e}{1000} + 0.761 \right] \times 6.25 \end{aligned} \quad \text{式 4-8}$$

日エネルギー要求量 (DEE)、日タンパク質要求量 (DPR) とともに、実際の要求量は max と min の間にあると推測される。したがって、エネルギーやタンパク質の摂取量が max を上回れば栄養状態は良く、 min を下回れば栄養状態は悪いと推測される。

4-2-6. 消化率が食物摂取量と栄養状態に与える影響

消化率の厳密な評価が食物摂取量や栄養状態に与える影響を明らかにするため、Nakagawa [1989] にしたがって、消化率を品目、部位に関わらず一律 55.0%としたとき (すなわち、式 4-4, 式 4-5 の% AED , % APD はそれぞれ 55.0 となる) の食物摂取量と栄養状態 (エネルギーバランス、タンパク質バランス) を計算し、この値を、消化率を厳密に評価した場合の値と比較した。

4-2-7. 統計処理

栄養成分の食品目間の比較には一元配置分散分析を用いた。検定に先立って割合データを逆正弦変換し、また多重比較には Scheffe 法を用いた。消化率の評価が食物摂取量およ

び栄養状態（エネルギーバランス、タンパク質バランス）に与える影響は、Wilcoxon 検定で評価した。食物摂取量と栄養状態（エネルギーバランス、タンパク質バランス）の季節間の比較は一元配置分散分析を用いて検定した。各食物タイプの摂取量と 1) 食物摂取量 (DI, DEI, DPI)、2) エネルギーバランス ($DEI-DEE_{max}, DEI-DEE_{min}$)、3) タンパク質バランス ($DPI-DPR_{max}, DPI-DPR_{min}$) の関連性は、1)、2)、3) のそれぞれを目的変数、各食物タイプの月ごとの摂取量を説明変数として重回帰分析（変数増加法）で評価した。いずれの解析も有意水準 $\alpha=0.05$ とした。

4-3. 結果

4-3-1. 日摂取乾燥重量と食物構成

日摂取乾燥重量 (DI) は 10~11 月と 4 月に多く、約 400 g を摂取したが、5~6 月、9 月、12 月の日摂取乾燥重量 (DI) は約 200 g と少なかった (Fig. 4-1)。6~7 月は葉の採食量が多く、7 月はキノコ類の採食量が多かった。8 月には葉の採食量が減少し果実の採食量が増大した。9~10 月は堅果類（とくにカヤ）の採食量が増加し、10 月にはキノコ類の採食量も増加した。11 月にはキノコ類のほか草本類の採食量も多かった。12~3 月にかけては草本類の採食量が多く、1 月には芽、1~3 月は樹皮の採食量も多かった。4 月になると食物構成は急激に変化し、花（とくにブナ）の採食量が増加し、また 5 月には葉の採食量が増加した。動物類と種子はいずれも採食重量割合が低く、採食重量割合が 10% を越えた月は一度もなかった。

4-3-2. 食物タイプ間での採食単位重量、含水率、栄養成分、消化率の違い

各食物品目の採食単位重量 (FUW)、含水率、栄養成分、およびみかけの消化率の分析結果を Table 4-2 にまとめた。見かけのタンパク質消化率 ($\%APD$) を除くすべての項目で、食物タイプ間に有意な差が見られた（一元配置分散分析, $F_{9,111}=2.28-16.83, P<0.05$ ）：堅果類は

採食単位重量 (*FUW*)、総非構造性炭水化物含有率 (*%TNC*)、見かけのエネルギー消化率 (*%AED*) の値が高く、含水率、粗灰分含有率 (*%CA*)、*NDF* 含有率 (*%NDF*) の値が低かった。動物類は含水率と粗タンパク含有率 (*%CP*)、総エネルギー含有量 (*GE*) の値が高く、見かけのエネルギー消化率 (*%AED*) の値が低かった。果実類は含水率と見かけのエネルギー消化率 (*%AED*) の値が高く、粗灰分含有率 (*%CA*) の値が低かった。種子は粗脂肪含有率 (*%CL*) と総エネルギー含有量 (*GE*) の値が高く含水率と見かけのエネルギー消化率 (*%AED*) の値が低かった。キノコ類は含水率と粗灰分含有率 (*%CA*) の値が高かった。葉と芽は粗タンパク質含有率 (*%CP*) の値が比較的高いこと、草本類は粗灰分含有率 (*%CA*) の値が高いこと、そして樹皮は含水率が低いことを除いては特徴がなかった。

4-3-3. 栄養摂取量、エネルギーバランス、タンパク質バランス

日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) は 4 月と 10~11 月に高く、これらの月は 800 kcal·day⁻¹ 以上を摂取した (Fig. 4-2a)。4 月、7~8 月、10~11 月には日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) が *DEE_{max}* を上回り、エネルギーバランスは良好だったのに対し、12~3 月、5~6 月、9 月は日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) が *DEE_{min}* を下回り、エネルギーバランスは悪かった (Fig. 4-2a)。Fig. 4-1 に基づいて、一年を春 (5~6 月、葉を中心に採食)、夏 (7~8 月、葉とキノコ類を中心に採食)、秋 (9~11 月、堅果類とキノコ類を中心に採食)、冬 (12~3 月、芽、樹皮、草本類を中心に採食)、初春 (4 月、花を中心に採食) の 5 つの季節に分け、季節間で日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) とエネルギーバランス (*DEI-DEE_{max}*, *DEI-DEE_{min}*) を比較したところ、いずれの項目も季節間で有意差が見られた (一元配置分散分析, *DEI*: $F_{4,109}=7.01$, $P<0.001$; *DEI-DEE_{max}*: $F_{4,109}=7.01$, $P<0.001$; *DEI-DEE_{min}*: $F_{4,109}=7.16$, $P<0.001$)。多重比較の結果、各項目について春と秋、冬と秋の間に有意差が見られた (Scheffe 法, $P<0.05$)。

日可消化タンパク質摂取量 (*DPI*) は 4 月と 7 月に高く、このときは 20 g·day⁻¹ 以上摂取し

たが、9月と12-1月の摂取量は $10 \text{ g}\cdot\text{day}^{-1}$ 以下と非常に低かった (Fig. 4-2b)。4月のみは日可消化タンパク質摂取量 (DPI) が DPR_{max} を上回り、タンパク質バランスが良好だったが、他の月は DPR_{min} を上回ったものの DPR_{max} を下回り、タンパク質バランスは良くも悪くもないと評価された (Fig. 4-2b)。季節間で日可消化タンパク質摂取量 (DPI) とタンパク質バランス ($DPI-DPR_{max}$, $DPI-DPR_{min}$) を比較したところ、いずれの項目でも季節間で有意差が見られた (一元配置分散分析, DPI : $F_{4,109}=9.13$, $P<0.001$; $DPI-DPR_{max}$: $F_{4,109}=9.13$, $P<0.001$; $DPI-DPR_{min}$: $F_{4,109}=8.45$, $P<0.001$)。また、各項目について初春と他の季節の間で有意な差が見られた (Scheffe 法, $P<0.05$)。

消化率を厳密に評価した場合、日代謝可能エネルギー摂取量 (DEI) とエネルギーバランス ($DEI-DEE_{max}$, $DEI-DEE_{min}$) の値は、1月を除いて消化率を一律に 55.0%とした場合よりも高く、9月、1月、3月を除く全ての月でその差は有意だった (Wilcoxon 検定, $P<0.05$) (Table 4-3)。いっぽう、消化率を厳密に評価した場合の日可消化タンパク質摂取量 (DPI) とタンパク質バランス ($DPI-DPR_{max}$, $DPI-DPR_{min}$) の値は、全ての月で消化率を一律に 55.0%とした場合よりも低く (Table 4-2)、その差は6月、9月、3月を除いて有意だった (Wilcoxon 検定, $P<0.05$)。しかし、栄養摂取量、エネルギーバランス、タンパク質バランスともに、季節変化は消化率の精度の違いによらず同様のパターンを示した (Table 4-3)。

4-3-4. 食物のタイプと食物摂取量、エネルギーバランス、タンパク質バランスの関係

重回帰分析の結果を Table 4-4 にまとめた。日摂取乾燥重量 (DI) には芽とキノコ類の摂取量が有意な正の影響 ($P<0.01$) を、日代謝可能エネルギー摂取量 (DEI) には葉、種子、動物類、花、草本類、キノコ類の摂取量が正の影響を ($P<0.01$)、そして日可消化タンパク質摂取量 (DPI) には、葉、動物類、花が有意な正の影響を ($P<0.05$)、果実の摂取量が有意な負の影響 ($P<0.05$) を与えていた。エネルギーバランスについては、種子の摂取量が $DEI-DEE_{max}$, $DEI-DEE_{min}$ ともに有意な正の影響を ($P<0.05$)、樹皮の摂取量が有意な負の影響

($P < 0.05$) を与えていた。また、 $DEI-DEE_{min}$ については、花の摂取量が有意な正の影響 ($P < 0.05$) を与えていた。そして、タンパク質バランスについては、 $DPI-DPR_{max}$ では果実類と草本類の摂取量が有意な負の影響 ($P < 0.05$) を与えていたのに対して、 $DPI-DPR_{min}$ では、葉、樹皮、キノコ類の摂取量が有意な正の影響 ($P < 0.05$) を、そして芽の摂取量が有意な負の影響 ($P < 0.05$) を与えていた。

4-4. 考察

4-4-1. 金華山のニホンザルのエネルギーバランスとタンパク質バランス

本章の結果は、消化率を品目・栄養成分によらず一定とする従来の方法 (Nakagawa [1989b]) では、日代謝可能エネルギー摂取量 (DEI) およびエネルギーバランス ($DEI-DEE_{max}$, $DEI-DEE_{min}$) を過小に評価するのに対し、日可消化タンパク質摂取量 (DPI) およびタンパク質バランス ($DPI-DPR_{max}$, $DPI-DPR_{min}$) を過大に評価することを明らかにした (Table 4-3)。それゆえ、各月の栄養摂取量や栄養状態 (エネルギーバランス、タンパク質バランス) を評価するには、消化率の厳密な推定は有効である。ただし、本章ではキノコ類や動物類の消化率を、他の動物の値から推定したため (e.g., Cork & Kenagy [1989]; Pritchard & Robbins [1990]; Claridge et al. [1999])、これが結果に影響した可能性もある。将来的にはニホンザルを対象に消化試験を行い、これらの消化率を評価したうえで最終的な結論を出す必要がある。

秋 (9-11 月) は金華山島のニホンザル個体群の交尾期に当たる [Fujita et al., 2004]。ニホンザルでは交尾期の脂肪蓄積が妊娠の成否や妊娠状態の維持に影響することが知られており [森光, 1997]、また交尾期の脂肪蓄積は冬期の生存率にも影響する [Nakayama et al., 1999]。したがって、秋のエネルギーバランス ($DEI-DEE$) や早春のタンパク質バランス ($DPI-DPR$) は、繁殖と生存を通じて個体群動態に影響すると考えられる。食物環境の良好な時期に脂肪を蓄積してその後に備えるという特徴はオランウータン (*Pongo pygmaeus*) [Knott, 1998]

ヤクロシロコロブス (*Colobus polycomos*) [Dasilva, 1992]、ゴールデンライオンタマリン (*Leontopithecus rosalia*) [Miller et al., 2006] と類似しており、霊長類に共通する特徴と考えられる。

いっぽう、新葉が展開し花が咲く初春 (4月) はエネルギーバランス (*DEI-DEE*)、タンパク質バランス (*DPI-DPR*) がともに良好だった (Fig. 4-2)。このことは、冬を乗り切った個体の栄養状態の回復や、未成熟個体の成長に貢献すると推測される。また、早春は金華山島のニホンザルにとって出産期の始まりに当たるが [Fujita et al., 2004]、授乳時のエネルギーやタンパク質要求量は通常時の 1.4~1.5 倍とされているので [Portman, 1970; Millar, 1978]、タンパク質バランス (*DPI-DPR*) の良さは、出産した個体の栄養回復となり、新生児の初期死亡率の低下に貢献している可能性がある。

ニホンザルの栄養状態について、Nakagawa [1997a] が、総エネルギー摂取量は春 (5月) と秋 (10月) に高く夏 (8月) と冬 (2月) に低く、また総タンパク質摂取量は春 (5月) に格段に高く他の季節に低いとし、またエネルギーバランス (*DEI-DEE*) とタンパク質バランス (*DPI-DPR*) は秋に良好で冬に悪いと報告している [Nakagawa, 1989b]。これに対して本章では、日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) やエネルギーバランスは早春 (4月) と秋 (10-11月) に高く夏 (7-8月) がそれに次ぎ、春 (5-6月) と冬 (12-3月) に低かった (Fig. 4-2a) という違いがあり、また、日可消化タンパク質摂取量 (*DPI*) やタンパク質バランスが明らかに高かったのは早春 (4月) のみであり、特に後者については4月以外の月は良くも悪くもなかった (Fig. 4-2b)。消化率を厳密に評価した場合と、消化率を一律に 55.0%とした場合でこれらのパラメータの季節変化のパターンが同じだったため (Table 4-3)、この違いが両研究の間で消化率の精度が異なっていたために生じたとは考えにくい。この違いが生じた要因としては、先行研究と本章の間の調査実施時期の違いが挙げられる。Nakagawa [1997] によれば春の調査は5月上旬に実施されたが、本章では5月の調査は下旬に実施された。この時期は多くの植物が短い期間で開花、開葉するため、食物環境が急激に変化する。

Agetsuma & Noma [1995] によれば、サルは食物環境の急激な変化に対して食物をシフトさせて対応するので、春の調査時期の数週間のずれが食物摂取量やエネルギーバランス、タンパク質バランスの評価に影響した可能性は十分に考えられる。もしそうだとすれば、Nakagawa [1997] の5月のデータは本章の5月よりもむしろ4月の食物環境に近かったと考えられる。

4-4-2. 栄養摂取量、エネルギーバランスおよびタンパク質バランスに貢献する食物品目

Nakagawa [1997a] は、金華山島のニホンザルに関して 1) 総エネルギー摂取量はエネルギー摂取速度から影響を受け、エネルギー摂取速度は乾重摂取速度から影響を受けること、2) 総タンパク質摂取量はタンパク質摂取速度から影響を受け、タンパク質摂取速度は粗タンパク質含有率 (%CP) から影響を受けることを示した。これを受けて Nakagawa [1997a] は、総エネルギー摂取量を高める方法は、単位採食重量 (*FUW*) の大きい食物ないし単位採食速度 (*FR*) の高い食物を集中的に利用して乾重摂取速度ひいてはエネルギー摂取速度を上げることであり (see also Sterling et al. [1994])、また総タンパク質摂取量を高める方法は粗タンパク質含有率 (%CP) の高い食物を集中的に採食してタンパク質摂取速度を上げることであると述べた。

我々の結果は、基本的には彼の結論を支持した：日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) と結果としてのエネルギーバランスに正の影響を与えていたのは種子で (Table 4-4)、これは種子の単位採食重量 (*FUW*) の大きさに由来した。また、日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) には他にも葉、動物類、草本類、キノコ類の採食量が影響したが、このうち動物類とキノコ類は単位採食重量 (*FUW*) が大きかった (Table 4-4)。それゆえ、日代謝可能エネルギー摂取量とエネルギーバランスは単位採食重量 (*FUW*) から説明できた。ところで、単位採食重量 (*FUW*) の小さい花の採食も日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) に正の影響を与えていた (Table 4-4)。この場合、ブナ (*Fagus crenata*) の花の単位採食速度 (*FR*) の高さが単位採

食重量 (*FUW*) の小ささをカバーしていたと考えられる。

いっぽう、日可消化タンパク質摂取量 (*DPI*) と結果としてのタンパク質バランスに正の影響を与えていたのは葉の採食量であり、負の影響を与えていたのは果実の採食量だった。前者は粗タンパク質含有率 (*%CP*) が高く、後者は低いという特徴があった (Table 4-2)。日可消化タンパク質摂取量 (*DPI*) には他にも動物類、草本類の採食量が、そしてタンパク質バランスには花、樹皮、キノコ類の採食量が正の影響を与えていたが、これらの食物タイプの多くは粗タンパク質含有率 (*%CP*) が高かった (Table 4-2)。また、タンパク質バランスに負の影響を与えたのは草本類と芽の採食量だったが、これらの食物タイプは単位採食重量 (*FUW*) が小さかった。

以上より、日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) やエネルギーバランスに貢献するのは単位採食重量 (*FUW*) が大きい食物、ないし単位採食速度 (*FR*) の高い食物であり、日可消化タンパク質摂取量 (*DPI*) やタンパク質バランスに貢献するのは粗タンパク質含有率 (*%CP*) の高い食物であると結論できる。

4-4-3. 将来的な課題

本章では、居村 [1998] に基づいて見かけの消化率の推定を試みた。重回帰分析は、非構造性炭水化物含有率 (*%TNC*) を見かけのエネルギー消化率 (*%AED*) の説明変数として選択した (Appendix 2)。いくつかの先行研究は、非構造性炭水化物含有率 (*%TNC*) が見かけのエネルギー消化率 (*%AED*) に与える正の影響を見出しているため [e.g., Mould & Robbins, 1982; Hanley et al., 1992]、式 A-1 の本章への適用は妥当だと考えられる。一方、見かけのタンパク質消化率 (*%APD*) を推定する式 A-2 は統計的に有意ではなく、また決定係数 (r^2) も低かったため、本章ではこの式を適用できなかった。式 A-2 の決定係数 (r^2) が低かった理由として、タンニンなど見かけのタンパク質消化率 (*%APD*) を低下させる二次化合物の含有率の違いを考慮に入れていなかったことが挙げられる。二次化合物の影響を評

価した研究は他の動物では報告があるが [e.g., *Odocoileus hemionus*: Robbins et al., 1987a; Hanley et al., 1992; *Apodemus speciosus*: Shimada and Saitoh, 2003]、ニホンザルでは残念ながらまだ研究例がない。

年次的な変異も調べる必要がある。本章の結果は 1 年間の調査に基づくものであるが、堅果類の結実は年次的に変化し、これがサルの食性に影響する [Tsuji et al., 2006; 第 3 章]。それゆえ、サルのエネルギーバランスとタンパク質バランスも年次的に変化するであろう。成獣メスの 2004-2005 年の出産率 (1/17 = 5.9%) は例年の出産率 (1983-1994 のデータ : 35.3%) [Takahata et al., 1998] よりも低かったので、サルの栄養状態も例年より悪かったと推測される。それゆえ、本章で得られた結果を一般化することについては注意が必要である。