

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 10 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2010～2013

課題番号：22687002

研究課題名(和文) 東南アジア熱帯林での一斉結実に対する大型動物の反応

研究課題名(英文) Response by large mammals to mast fruiting in southeast Asian tropical forests

研究代表者

半谷 吾郎 (Hanya, Goro)

京都大学・霊長類研究所・准教授

研究者番号：4044492

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 8,700,000円、(間接経費) 2,610,000円

研究成果の概要(和文)：ボルネオ島のダナムバレー森林保護区・キナバタンガン下流生物サンクチュアリ・タビン野生動物保護区の三つの調査地で、カメラトラップによる大型動物密度のモニタリングを行った。調査開始当初に一斉結実が見られた。いずれの調査地でも、一斉結実期にヒゲイノシシの新生児の撮影頻度、および複数個体が撮影される頻度が増加した。また、過去の申請者の調査で、霊長類の中で、オランウータンだけが、結実期に数を増やすことが分かっている。これらの結果から、一斉結実に対し、ヒゲイノシシのように、それに合わせて繁殖を行ったり、オランウータンのようにそれに合わせてよそから移住してくるといった、数の反応を示す種がいることが分かった。

研究成果の概要(英文)：I monitored the population changes of large terrestrial mammals using camera traps in three study sites in Sabah, Borneo (Danum Valley, Kinabatangan and Tabin). In all the study sites, large-scale mast fruiting was observed at the beginning of our research. In all the study sites, the proportion of photos including infants or multiple individuals of bearded pigs increased at the time of mast fruiting but such tendency was observed for other species. Among primates, only orangutans increased their number in response to increased fruiting intensity. These facts suggest that only a minority of the large mammal species show numerical response to mast fruiting, such as increased reproduction in bearded pigs and migration in orangutans.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：大型動物 一斉開花 一斉結実 ボルネオ島 霊長類 東南アジア カメラトラップ

### 1. 研究開始当初の背景

東南アジア熱帯は、数年に一度一斉開花、それに続く大量結実という現象が見られ、それ以外の時期の果実生産は低調である。東南アジア熱帯林での群集レベルでの開花・結実フェノロジーの研究は 1990 年代後半以降、大きく進展し、一斉開花の頻度と規模、一斉開花を引き起こす気象要因などについては明らかになってきた。一斉開花は、その森林に生息する動物にも大きな影響を与えるが、とくに訪花昆虫相の変化について詳しく調べられてきた。一方、一斉開花の後に一斉に生産される果実を採食する動物、とくに霊長類などの大型動物の反応についてはほとんど分かっていない。

東南アジアの一斉開花・一斉結実は、好適な期間がごく短く、好適でない時期が長く続くという非常に珍しい季節変化のパターンである。このような季節変化に動物が対処するのに、不適な時期の資源利用効率を上げるのと、好適な時期の資源資源利用効率を上げるのという、ふたつの方法が考えられる。生息環境の変化に対する生物の反応は、数の反応と、機能の反応に分けることができる。食物条件が向上して個体数が増えるのが数の反応であり、それに応じて食性を変化させるのが機能の反応である。ごく短期間で繁殖を行う昆虫などと異なり、大型動物は繁殖によってすぐ数を増やすことは通常できないが、移動の能力の高い種であれば、移出入によってすみやかに数の反応が起こることはありうる。また、機能の反応によって栄養状態が改善して繁殖が盛んになり、遅延して数の反応が起こることも考えられる。機能の反応によって、好適化した食物資源を個体レベルでは効率的に利用できたとしても、数の反応で個体数を増やす動物の方が、種間競争で有利に立ち、個体群レベルではより効率的に好適化した食物資源を利用しているといえるだろう。このように、独特な季節変化のパターンを持つ東南アジア熱帯林は、季節性に対する対処法として、どのような戦略がありうるのかを明らかにする上で、絶好の調査地である。

### 2. 研究の目的

本研究では、他の大陸に見られない一斉結実が見られる東南アジア熱帯林で、オランウータンなどの大型動物が、果実生産の季節性に対して、どのように反応しているのかを明らかにし、結実の季節性に対する反応の違いが、異種の共存に貢献しているという仮説を検証する。マレーシア領ボルネオ島・サバ州東部にあるダナムバレー森林保護区、タピン野生動物保護区、キナバタンガン下流生物サンクチュアリの 3 か所の調査地、全体でおおよそ直線距離 150km のスケールで調査を行う。対象は霊長類とマレーグマ、ゾウ、ヒゲイノシシなど、ほかの果実食性大型動物である。

大型動物の密度センサスと結実フェノロジーの調査を行い、食物の利用可能性の変動に応じて密度を変動させる、つまり大規模な移住や、食物の増加に対応した繁殖を行う種がいるのか、を明らかにする。また、詳細な行動観察が可能なダナムバレー森林保護区内のレッドリーフモンキーと、キナバタンガン下流生物サンクチュアリのプタオザルに関しては、行動観察による詳しい調査を行い、霊長類各種が、結実の季節変化に対応して、どのように食性や行動圏利用などの行動を変化させているのかを明らかにする。前者が数の反応、後者が機能の反応を調べることになる。これらの資料を基に、一斉開花・結実に対する大型動物の反応を、各種で比較する。これらの結果を元に、どの種が結実期・非結実期に有利なのかを考察し、熱帯林での多種大型動物共存のメカニズムを考察する。

### 3. 研究の方法

大型動物密度の季節・空間変異、食物利用可能性、霊長類の行動観察の三つについて、野外調査によって資料を収集した。また、本研究期間よりも前の 2006 年から 2008 年に、研究代表者がダナムバレー森林保護区で収集したクリイロコノハザルの行動同観察資料についても分析を行い、あわせて考察の対象とした。具体的な調査項目は以下のとおりである。1. 密度センサス:地上性・夜行性の動物の目視による確認は難しいため、調査路近傍に自動撮影カメラを設置し、カメラ撮影頻度を密度の代理指標とする。2. 果実センサス:1 か月に 1 回、決められた調査路を歩いて、結実している木の数と種名を記録する。5. 行動観察:ダナムバレー森林保護区に生息するクリイロコノハザル、およびキナバタンガン下流生物サンクチュアリに生息するプタオザルを対象とする。それぞれの種の集団朝 6 時から午後 4 時まで追跡し、10 分に一回、各個体の行動(休息、移動、採食、毛づくろい)、各個体がいる位置の地面からの高さや樹高、位置を記録する。位置の測定には GPS を用いる。採食の場合には採食部位を記録し、標本を収集して種を同定する。プタオザルについては直接追跡することが困難であるため、捕獲して電波発信機および GPS テレメトリを装着し、間接的手法によって追跡を行う。

### 4. 研究成果

#### (1) 調査期間中の結実

ダナムバレー森林保護区・キナバタンガン下流生物サンクチュアリ・タピン野生動物保護区の三つの調査地で、カメラトラップによる大型動物密度のモニタリングを平成 22 年 5 月から 7 月に開始した。調査開始当初の平成 22 年に一斉結実が見られ、これは調査地であるサバ州東部では、過去 10 年間で最大のものであると考えられる。3 箇所の調査地いずれでも一斉結実が起こっ

たが、ダナムバレーとタピンでは比較的規模が大きく、キナバタンガンでは小規模だった。

(2) 数の反応

撮影された種のうち、いずれの調査地でも撮影頻度の高かったヒゲイノシシ、ホエジカ、スイロク、マメジカ、プタオザルについて、撮影頻度、新生児の写っている写真の割合、複数個体の写っている写真の割合を、結実期と非結実期で比較した。いずれの調査地でも、一斉結実期にヒゲイノシシの新生児の撮影頻度、および複数個体が撮影される頻度が増加した。撮影頻度は、増える調査地がある一方で、変化しない調査地もあった。その他の4種については、個体数や繁殖の増加は確認されなかった。このことから、ヒゲイノシシのみが、一斉結実に合わせて繁殖を行い、また集合性を増加させていることが分かった。一斉結実期には、最大で9頭もの個体が一度に撮影されることがあり、多くの個体が集合して広く動き回ることによって、撮影頻度が上昇したものと考えられる。

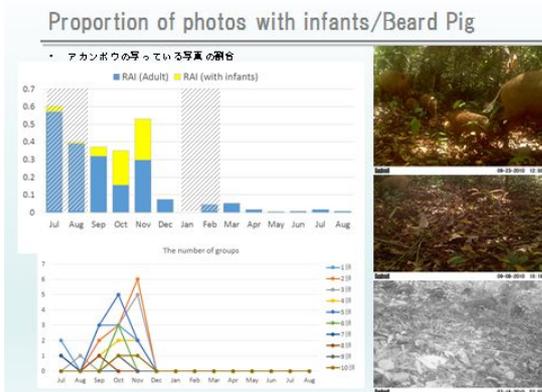


図 1. ダナムバレー森林保護区でのヒゲイノシシの数の反応。一斉結実（網掛け部分）の後にアカンボウを持った写真の割合（黄色部分）が増える。

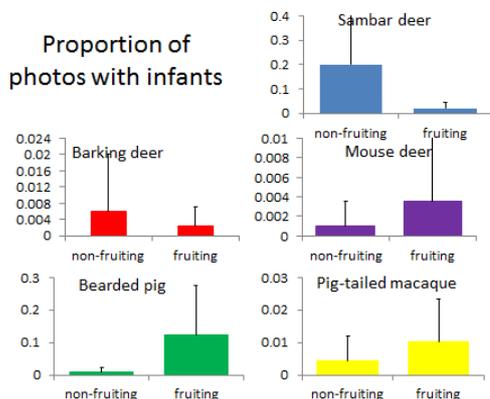


図 2. タピン動物保護区での主要5種の数の反応。ヒゲイノシシ（緑）のみが、結実期になると新生児を持った写真の割合が

増える。

Proportions of photos with infants

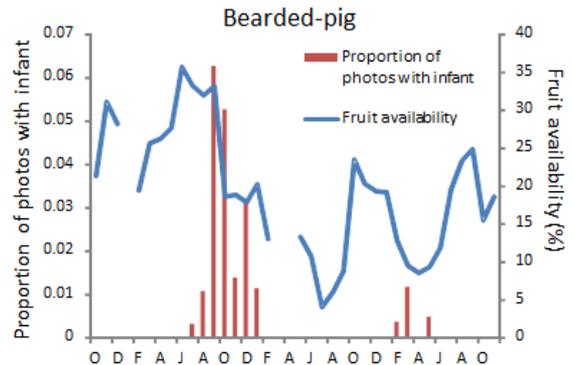


図 3. キナバタンガン下流生物サンクチュアリでの結実とヒゲイノシシのアカンボウが撮影される割合。結実の後半になるとアカンボウが撮影されることが分かる。

すでに、過去の申請者の調査で、霊長類の中で、オランウータンだけが、結実期に数を増やすことが分かっている。オランウータンのメスは7年に1回しか子供を産むことができないので、これは繁殖によるものではなく、移住によるものと考えられる。

Result 2: Seasonal changes of primate abundance: no clear pattern, except orangutans

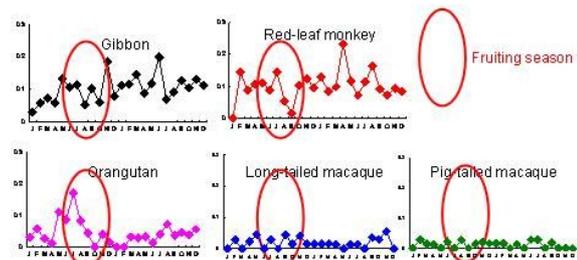


図 4. ダナムバレー森林保護区での霊長類の数の変化。

これらの結果から、一斉結実に対し、ヒゲイノシシのように、それに合わせて繁殖を行ったり、オランウータンのようにそれに合わせてよそから移住してくるといった、数の反応を示す種がいることが分かった。一方で、ほかの多くの種はそのような明確な数の反応を示さなかった。数の反応を起こすためには、オランウータンであれば別に場所に移住するといった大きな行動の変化を強いられるし、ヒゲイノシシであればそれに合わせて素早く発情周期などをコントロールする必要がある。一斉結実はいつ起きるかが予測不可能なため、それに頼って数を変化させるような大きな行動・生理

の変化を起こすのは、危険の大きな戦略なのかもしれない。

### (3)機能の反応

ダナムバレー森林保護区のクリイロコノハザルを対象にして、一斉結実に対する機能の反応を調査した。結実木が多いと、種子の採食が増加し、結実木が少ないと、新葉の採食が増加した。とくに、*Spatholobus macropterus* というマメ科のつるの新葉が極めて重要で、全採食時間の 27.9%、新葉採食時間の 6 割以上を占めた。この食物が、好適な食物である種子がない時期にクリイロコノハザルの生存を支えているフォールバック食物であると言える。

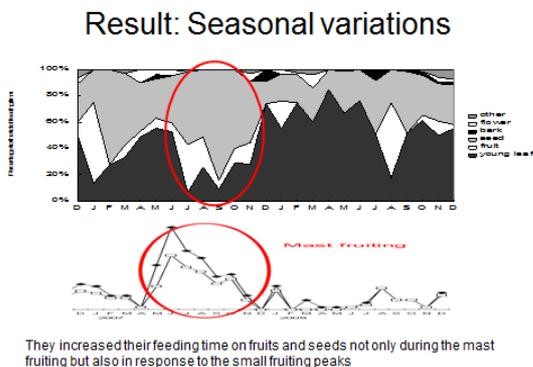


図 5. クリイロコノハザルの食性の季節変化 (上) と結実フェノロジー (下)

一方で、結実木の数が増加しても、植物一種あたりの種子採食時間、および植物一個体あたりの種子採食時間は変化がなかった。これは、一斉結実によって、捕食者飽和が起こり、一種あたり、もしくは一個体あたりの趣旨捕食は減るとする、捕食者飽和仮説に反する結果が得られた。

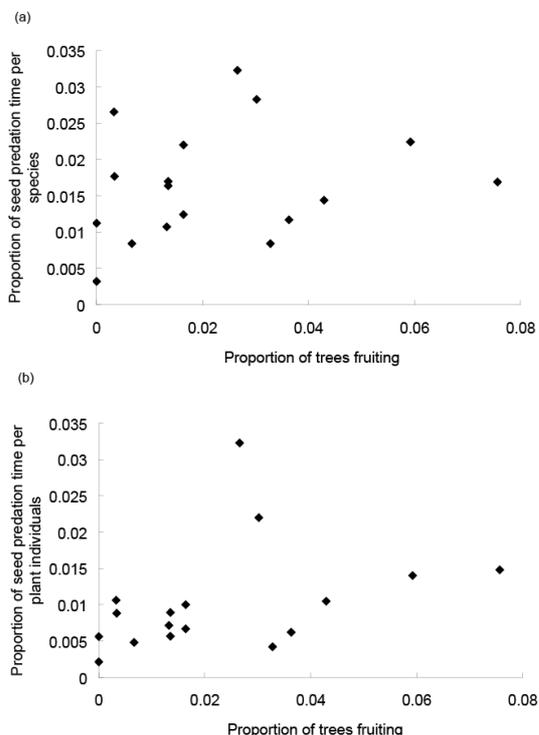


図 6. 一斉結実に対するクリイロコノハザルの機能の反応。植物 1 種あたりの種子採食時間 (上) と植物 1 個体あたりの種子採食時間 (下)

捕食者飽和仮説が本種に当てはまらなかったのは、クリイロコノハザルの機能の反応が非常に大きく、種子採食時間の季節間変異が 18 倍にも上ること、果実欠乏期にも *Spatholobus macropterus* の新葉という、生存を支えるフォールバック食物があり、数が減らないことが理由であると考えられる。

このほかに、キナバタンガン下流生物サンクチュアリでブタオザルの調査を行ったが、現在まだ資料の分析中である。

### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 16 件)

Matsuda I, Tuuga A, Bernard H, Sugau J & Hanya G (2013) Leaf selection by two Bornean colobine monkeys in relation to plant chemistry and abundance. *Scientific Reports*3: 1873. DOI:10.1038/srep01873

Sha JCM & Hanya G (2013) Temporal food resource correlates to the behavior and ecology of food-enhanced long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Mammal Study* 38: 163-175. DOI: 10.3106/041.038.0305

Tsuji Y, Hanya G & Grueter CC (2013) Feeding strategies of primates in temperate and alpine forests: a comparison of Asian macaques and colobines. *Primates* 54: 201-215. DOI: 0.1007/s10329-013-0359-1

Otani Y, Yoshihiro S, Takahata Y, Zamma K, Nagai M, Kanie M, Hayaishi S, Fujino M, Sugaya K, Sudo M, Amanai S, Kaneda M, Tachikawa Y, Fukunaga Y, Okahisa Y, Higashi K & Hanya G (2013) Density of Japanese macaque (*Macaca fuscata yakui*) males ranging alone: seasonal and regional variation in male cohesiveness with the group. *Mammal Study* 38: 105-115. DOI: 10.3106/041.038.0206

Sha JCM & Hanya G (2013) Diet, activity, habitat use and ranging of two neighboring groups of food-enhanced long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*75: 581-592. DOI: 10.1002/ajp.22137

Hanya G, Tsuji Y & Grueter CC (2013) Fruiting and flushing phenology in Asian tropical and temperate forests: implications for primate ecology. *Primates* 54: 101-110. DOI: 10.1007/s10329-012-0341-3.

Hanya G & Chapman CA (2013) Linking feeding ecology and population abundance: a review of food resource limitation on primates. *Ecological Research* 28: 183-190. DOI: 10.1007/s11284-012-1012-y

Hanya G & Bernard H (2013) Functional response to fruiting seasonality by a primate seed predator, red leaf monkey (*Presbytis rubicunda*). *Tropical Ecology* 54: 383-395.  
[http://www.tropecol.com/pdf/open/PDF\\_54\\_3/11-Hanya%20%20Bernard.pdf](http://www.tropecol.com/pdf/open/PDF_54_3/11-Hanya%20%20Bernard.pdf)

Sawada A, Clauss M, Sakaguchi E & Hanya G (2012) A pilot study on the ontogeny of digestive physiology in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Mammalian Biology* 77: 455-458. DOI: 10.1016/j.mambio.2012.06.002

Hanya G & Bernard H (2012) Fallback foods of red leaf monkey (*Presbytis rubicunda*) in Danum Valley, Borneo. *International Journal of Primatology* 33: 322-337. DOI: 10.1007/s10764-012-9580-9

Hanya G & Aiba S (2011) Annual periodicity in fruiting in temperate forests in Yakushima, Japan. *Forestry Studies in China*. 13: 112-122. DOI: 10.1007/s11632-011-0206-7

Hanya G, Ménard N, Qarro M, Ibn Tattou M, Fuse M, Vallet D, Yamada A, Go M, Takafumi H, Tsujino R, Agetsuma N & Wada K (2011) Dietary adaptations of temperate primates: comparisons of Japanese and Barbary macaques. *Primates*. 52: 187-198. DOI: 10.1007/s10329-011-0239-5

Sawada A, Sakaguchi E & Hanya G (2011) Digesta passage time, digestibility, and total gut fill in captive Japanese macaques (*Macaca fuscata*): effects of food type and food intake level. *International Journal of Primatology* 32: 390-405. DOI: 10.1007/s10764-010-9476-5

Hanya G Stevenson P, van Noordwijk M, Wong ST, Kanamori T, Kuze N, Aiba S, Chapman CA & van Schaik C (2011) Seasonality in fruit availability affects frugivorous primate

biomass and species richness. *Ecography* 34: 1009-1017. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06775.x

Hanya G & Aiba S (2010) Fruit fall in five warm- and cool-temperate forests in Yakushima, Japan. *Forestry Studies in China* 12: 184-192. DOI: 10.1007/s11632-010-0403-9

Hanya G & Aiba S (2010) Fruit fall in tropical and temperate forests: implications for frugivore diversity. *Ecological Research* 25: 1081-1090. DOI: 10.1007/s11284-010-0733-z

[学会発表](計 18 件)

栗原洋介, 半谷吾郎(2014)小さい群れは長距離移動する? -屋久島海岸域に生息するニホンザルにおける採食行動の群間比較- 第 61 回日本生態学会大会(2014/3, 広島)

安藤温子, 鈴木節子, 堀越和夫, 鈴木創, 梅原祥子, 半谷吾郎, 村山美穂, 井鷲裕司 (2014) 絶滅危惧種アカガシラカラスバトの採食生態: DNA バーコーディングを用いたアプローチ 第 61 回日本生態学会大会(2014/3, 広島)

澤田晶子, 福田真嗣, 半谷吾郎(2014)野生ニホンザルの腸内細菌叢解析: サンプル保存方法による影響の比較 第 61 回日本生態学会大会(2014/3, 広島)

浜田飛鳥・半谷吾郎(2013)屋久島のアコウ果実を採食する果実食者群集の季節変化第 29 回日本霊長類学会大会・日本哺乳類学会 2013 年度合同大会(2013/9, 岡山)

大谷洋介, 澤田晶子, 半谷吾郎(2013) ニホンザルのオスは集団からの一時離脱を繰り返し, 集団形成コストを補償する 第 29 回日本霊長類学会大会・日本哺乳類学会 2013 年度合同大会(2013/9, 岡山)

澤田晶子, 半谷吾郎(2013)ニホンザルはどのような食物をめくって争うのか 第 60 回日本生態学会大会(2013/3, 静岡)

澤田晶子, 佐藤博俊, 井上英治, 大谷洋介, 半谷吾郎(2012)ニホンザルは毒キノコを忌避しているのか: キノコの属性と採食行動パターン 第 28 回日本霊長類学会大会(2012/7, 名古屋)

Otani Y., Sawada A., Hanya G (2012) Ranging behavior of male Japanese macaques 第 59 回日本生態学会・第 5 回 EAFES(東アジア生態学会連合)大会

(2012/03, 大津).

Hanya, G (2012) Mammal abundance affects the distribution of terrestrial blood-feeding leeches in Yakushima 日本生態学会第 50 回大会 (2012/03/21, 大津).

半谷吾郎, Pablo Stevenson, Maria van Noordwijk, Wong Te Siew, 金森朝子、久世濃子、相場慎一郎、Colin A. Chapman, Carel van Schaik (2011) 果実生産の季節性が果実食霊長類のバイオマスと種数に影響する 第 27 回日本霊長類学会大会 (2011/07/17, 犬山).

澤田晶子、半谷吾郎 (2011) 屋久島におけるニホンザルのキノコ食行動 第 27 回日本霊長類学会大会 (2011/07/17, 犬山).

大谷洋介, 澤田晶子, 半谷吾郎 (2011) ニホンザル雄の集団からの一時孤立行動 日本哺乳類学会 2011 年度学術大会 (2011/09, 宮崎).

半谷吾郎 (2011) 一斉結実に対する動物の反応: ボルネオ島サバ州のレッドリーフモンキーの場合. 第 58 回日本生態学会大会 (2011 年 3 月 11 日, 札幌).

大谷洋介, 澤田晶子, 半谷吾郎 (2011) ニホンザルの雄はなぜ群れを離れるのか: 採食、繁殖戦略の観点から. 日本生態学会第 58 回大会 (2011/03, 札幌)

澤田晶子, 坂口英, 半谷吾郎 (2011) 大きいことは良いことか - ニホンザルにおける体サイズと消化率の関係. 日本生態学会第 58 回大会 (2011 年 3 月, 札幌)

Sawada A, Sakaguchi E and Hanya G (2010) The effects of food type and intake level on digesta passage time and digestibility in Japanese macaques. The 23rd Congress of the International Primatological Society (2010/09, Kyoto)

Otani Y, Hanya G (2010) Estimating the density of solitary Japanese macaques in Yakushima. The 23rd Congress of the International Primatological Society (2010/09, Kyoto).

Hanya G. (2010) Out of the tropics: Ecological adaptations of temperate primates. The 23rd Congress of the International Primatological Society (2010/09, Kyoto)

{ 図書 } (計 0 件)

{ 産業財産権 }  
出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

{ その他 }  
ホームページ等  
<http://www.pri.kyoto-u.ac.jp/shakai-seitai/ecolcons/hanya/index.html>

6 . 研究組織  
(1) 研究代表者  
半谷吾郎 (HANYA GORO)  
京都大学・霊長類研究所・准教授  
研究者番号 : 40444492

(2) 研究分担者  
なし

(3) 連携研究者  
なし