

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 6 日現在

機関番号：14301

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2012～2013

課題番号：24657170

研究課題名(和文) 夜間行動観察への挑戦：霊長類初の反芻行動の適応的意義と対捕食者戦略の解明

研究課題名(英文) Challenge of the night-time observation on diurnal primates: Investigation on the first observed rumination behaviour and anti-predator strategy in proboscis monkeys

研究代表者

松田 一希 (Matsuda, Ikki)

京都大学・霊長類研究所・助教

研究者番号：90533480

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円、(間接経費) 930,000円

研究成果の概要(和文)：テングザルの食物選択においては、同様の消化機構を有するが反芻行動が観察されていない他の霊長類種と大きな違いは見られなかった。一方で、糞の粒度の比較からは、テングザルが夜間にコンスタントに反芻行動をしている可能性を示唆する有力な結果が得られた。事実、夜間により高頻度で反芻行動を行っていることが、夜間行動をビデオ録画することにより明らかになった。また、野生下のテングザルは飼育下のテングザルに比べて、夜間により頻繁に覚醒と睡眠を繰り返しており、これは野生下のサルがより高い捕食圧に曝されている結果の行動であると解釈できた。

研究成果の概要(英文)：Colobine monkeys including proboscis monkeys tended to prefer leaves containing higher protein levels, although more abundant plant species were chosen within the preferred species, suggesting that there is no specific food preferences between the primates with rumination (i.e. proboscis monkey) and non-rumination (other primates) behaviours. Based on the comparisons of the discrete mean faecal particle size among non-human primates, we represented circumstantial evidence for regular use of rumination in proboscis monkeys probably during the night-time. Indeed, their rumination behaviours were more frequently recorded during the night-time than during the day-time.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：人類学・自然人類学

キーワード：夜間観察 霊長類 テングザル 捕食者 糞粒度

1. 研究開始当初の背景

昼行性霊長類の研究では、夜間はただ眠るだけの採食や社会行動に有効活用できない時間だと考えられてきた。だが夜間にも消化活動は続けられており、より捕食の危機に曝され易いのも夜間である。時間をどう利用するかは、野生動物の活動の重要な制限要因であり、生涯の半分を過ごす泊まり場での時間を有効に利用することは、動物の適応度に大きく影響する。

テングザルが属するコロブス亜科は葉食に特化し、偶蹄類のような前胃発酵消化を行う。それ故、消化に要する長い時間がこの分類群の活動制限要因であり、夜間はその消化のための有効な時間だと考えられる。事実テングザルでは、夕方により多くの食物を摂取し、夜間の時間を消化にあてるという戦略が見られる。本種では申請者が、低頻度だが霊長類初の反芻行動を発見し、世界的な注目を集めたが、本行動の適応的意義は未だ明確ではない。だが、本行動の大半は早朝に観察されており、むしろ夜間に本行動を頻発し、消化効率を高めている可能性が高いと考えられる。つまり、夜間観察から反芻行動の真の頻度を確定し、消化効率との間に正の相関性を示すことで、本行動の適応的意義を証明できるだろう。

捕食圧の危険が高まるのは夜である。霊長類の泊まり場選択と捕食圧の影響を議論する研究は多いが、夜間の行動研究は極めて稀である。テングザルでも申請者が、捕食者であるウンピョウを避けるために、泊まり場を選択していることを報告している。飼育下のナマケモノは、16時間を睡眠に費やすといわれていたが、野生では10時間しか寝ておらず、この違いは捕食圧と関連しているといわれている。野生テングザルも、飼育下と比して、捕食者の襲撃に備え、睡眠と覚醒をより短い間隔で繰り返しているかもしれない。

テングザルは、視界のよい川沿いの木で必ず眠る上に、申請者が長期で観察を続けた種であるため、夜間の行動観察には適した種だといえる。

2. 研究の目的

夜間観察から、テングザルで観察された世界初の霊長類反芻行動の適応的意義と、対捕食者戦略の2点を検討することが本研究の目的である。

<テングザルで観察された世界初の霊長類反芻行動の適応的意義の解明>

テングザルの胃の構造が、類似した胃を持ちながら反芻行動が見られない他のコロブス

類や、果実食性に適応した他の霊長類種と比較して、いかに効率よく葉を吸収できる適応的進化を遂げたのかを定量的に明示し、その特徴を食べ物の選択性という観点からも議論する。

<捕食者戦略の解明>

今まで困難だと言われてきた捕食圧の定量化を試み、それが睡眠にどのように影響するのかを明示する。霊長類が最も捕食者からの危機に曝されるのは、夜間の寝ている間である。そこで、夜間の睡眠と覚醒の長さに着目し、野生個体と飼育個体でそれを比較することで捕食圧を評価する。

3. 研究の方法

本研究は、申請者が9年以上にわたり維持・管理を行っているキナバタンガン川下流域(マレーシア・サバ州)のスカウ村を拠点として行う。本調査地では、基礎的な生態学的資料が揃っており、且つ既に調査のための基盤が整っているために、研究を速やかに遂行できるという利点がある。

<テングザルで観察された世界初の霊長類反芻行動の適応的意義の解明>

食物の栄養分析と糞粒度の分析

テングザルの葉の選択性を、葉食に特化した他のコロブス類のサルと比較することで、テングザルの葉食行動の特性を明らかにする。具体的には、テングザルが採食した葉の栄養分やその資源量を調べることで、葉の選択性を見極め、得られたデータをもとに、既存の他のコロブス類の葉の選択性との比較も行う。

葉を消化することに特化した複胃を持つテングザルを含むコロブス類の糞の粒度は、他の単胃を持つ霊長類種の糞の粒度と比較して、より細かいものになっていることを明らかにするため(粒度が細かいということは、より効率的に食べ物を消化していることを意味する)、テングザルと他の同所性の霊長類5種の糞の粒度の分析を行う。また同時に、アフリカ産霊長類の糞粒度も測定し、野生霊長類全般の中での、テングザルの糞粒度サイズを議論する。分析において、糞サンプルは、電磁式篩振とう機を用いて異なる目開きの篩(4、2、1、0.5、0.25、0.125mm)で湿式篩分けして、乾燥させる。各目開きの篩を通過した粒度の割合を求め、糞の平均粒度を計算する。

夜間行動観察

テングザルの行動観察とデータ収集は、夕方にテングザルが川沿いの泊まり木に着いてから、翌朝、泊まり木を離れるまで行う(18:00 - 06:00)。テングザルの行動はまず、睡

眠中か覚醒中かを識別し、覚醒中の場合は、移動、反芻行動、採食、休息、社会交渉の5つに分類する。最終的には、糞の粒度と反芻行動の頻度の相関を算出する。

捕食者戦略の解明

野外個体群との比較のために、テングザルの飼育個体群の夜間の行動観察を行う。この観察は、シンガポール動物園で飼育されているテングザルで行う。夜間の観察方法は、基本的には野生個体群と同様の手法を用いる。野生下と飼育下でのデータをもとに、テングザルの睡眠と覚醒の間隔を比較・検討する。

4. 研究成果

<食物の栄養分析と糞粒度の分析>

テングザルの葉の選択性

テングザルが好んで食べる若葉（採食時間のトップ25種）と、一般種（植生調査区内で最も本数の多いトップ25種）の中でテングザルが食べない若葉の栄養分を比較した。比較した項目は、粗タンパク（crude protein）、粗繊維（crude NDF）、粗灰質（crude ash）、粗脂質（crude lipid）、タンニン（tannin）、資源量（abundance：植生調査区内での本数）である。一般化線形モデル（GLM）を使って、葉の選考性を評価した（食べられた種/食べられなかった種を従属変数、栄養成分を独立変数；二項分布）。その結果、テングザルの葉の選択性には、粗タンパク（正の相関）と資源量（負の相関）の影響が強いことが明らかになった（表1）。つまり、テングザルは葉を採食する際に、より粗タンパクの含有量の多い種を選択的に食べていることが明らか

表1 どのような栄養成分が、テングザルが食べる/食べないといった選択性に影響を与えているかをGLMによって評価した結果

	Coefficient	SE	Deviance	P (²)
whether monkeys decide upon the preferred young leaf species by the chemical properties and abundance				
(AICc= 39.7)				
(intercept)	-8.280	3.948	42.165	
Crude protein	26.049	13.343	37.803	0.037
Crude ash	81.443	44.817	36.861	0.332
Condensed tannin	2.569	1.528	35.325	0.215
Abundance	-0.039	0.017	27.295	0.005

になった。

テングザルが食べる葉の中の選択性

テングザルが食べる葉の中では、どういった要因が影響を及ぼしているのだろうか。テングザルが、各植物種の若葉の採食に費やす時間の違いを説明するために、どういった栄養

分が重要なのかをGLMによって分析した（テングザルが、各植物種に費やした時間を従属変数、栄養成分と資源量を独立変数；ガンマ分布；逆リンク関数）。その結果、若葉の採食時間割合を説明するモデルとして、資源量を考慮したものが最も適していることがわかった（表2）。つまり、実際にテングザルが森の中で多くの採食時間を費やす植物種は、より多く森の中に存在する種であることが明らかになった。

以上より、テングザルが食べる若葉の採食選択性には、タンパク質が重要である一方で、実際にどういった植物をより多く食べるのかについては、植物の資源量が最も重要であることが明らかとなったといえる。

表2 GLMによるベストフィットモデルの結果。葉の採食時間を説明する要因としては、餌資源量が最も重要な要因であることがわかった。つまり、資源量の多い植物ほど、テングザルはより多くの採食時間を費やしたといえる（符号がマイナスなのは、逆リンク関数を用いているため）

	Coefficient	SE	T	P
%Feeding time of young leaves (AICc=70.6)				
(intercept)	0.627	0.121	5.191	0.000
Abundance	-0.003	0.001	-2.569	0.018

他のコロブス類との比較

これらテングザルの結果を用いて、テングザルと同じボルネオ島に生息するマロンラングールとの採食戦略の比較を行なった。マロンラングールは、テングザルの生息する河畔林（二次林）とは異なり、低地フタバガキ林が優占する一次林に生息している。両種は同じコロブス亜科に属するサルで、同様の複胃を持つ葉食に特化したサルである。

マロンラングールについては、テングザルと同じように、葉の選択性にはタンパク質と資源量が重要であることが既に明らかになっている。そこでそれら既存のデータを用いて、両種の食べた若葉の栄養成分を比較した。しかし、その結果には有意な差は見られなかった（図1）。つまり、反芻行動が観察されているテングザル（Proboscis monkey）と、同様の消化システムを持つが、反芻行動が観察されていないマロンラングール（Red leaf monkey）においては、好んで採食する葉の栄養成分に差がないことが明らかになった。

しかし、両種の採食品目などを詳しく解析してみると、両種の採食戦略の違いが明白になった。まず、テングザルは一般種の中の全ての種を採食することが観察されている一方で（100%）、マロンラングールにおいては、わずか数種（20%）しか一般種を採食していなかった。また、採食品目の多様性（シャノン・ウィナーの多様度指数）に関して、テングザルはその多様度（ $H = 0.98$ ）が、マロンラングール（ $H = 0.52$ ）に比べて高いことが明らかになった。つまり、両種とも一見するとよく好んで食べる若葉より同等の栄養分を獲得しているが、それを獲得過程では、テングザルはより日和見的な採食戦略をとる一方、マロンラングールは、より厳選して食物を摂取する戦略をとっていることがわかった。

以上より、両種において葉の採食戦略は異なるものの、タンパク質が豊富、且つより資源の多い葉を好むという傾向は共通していることを明示した。本結果はテングザルが、同じ前胃を有する他のコロブス亜科のサルと比べても、その食物選択性には特別な違いがないことを示唆しているといえる。

糞の粒度分析

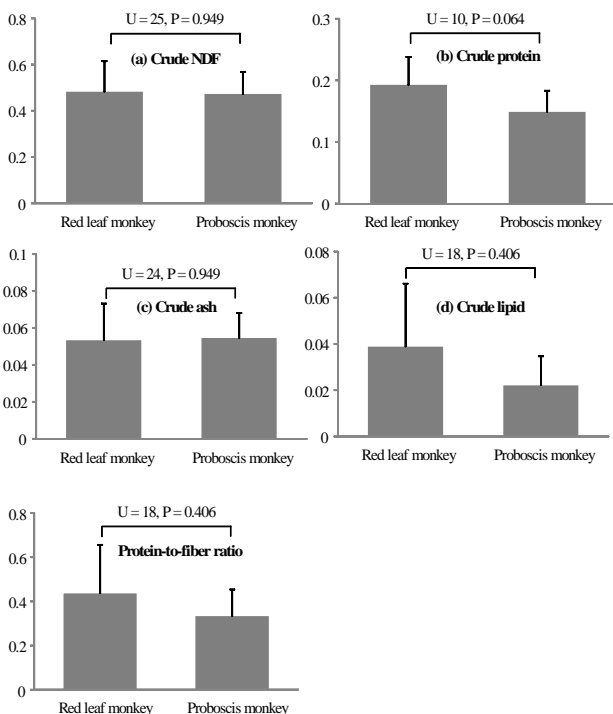


図1 クレイロリーフモンキー（red leaf monkey）と、テングザル（proboscis monkey）が採食した若葉の栄養分析の比較結果（縦軸は割合）。両種が採食した若葉の栄養分には、有意な差は見られなかった。

電磁式ふるい振とう機を用い、湿式篩分けにより、9つの粒度区画の皿に残った糞の残渣を計測した。中央粒度は、分析を行った全13種の霊長類の中でテングザル（0.53mm）が最も小さく、もっとも粒度の大きかったのはゴリラ（3.22mm）であった。特筆すべきは、テングザルと同様の胃の構造（複胃）を持つ、他のコロブス亜科のサルと比較しても、テングザルの中央粒度がもっとも小さかったことである。また、飼育下の単胃と複胃の哺乳類の糞粒度と比較しても、テングザルの粒度サイズは、反芻動物の糞粒度により類似していた（図2）。

これらの結果は、テングザルが比較的コンスタントに反芻行動を行っているだけではなく、他の反芻行動をしない霊長類種よりも、より効率的に食物を消化していることを示唆している。

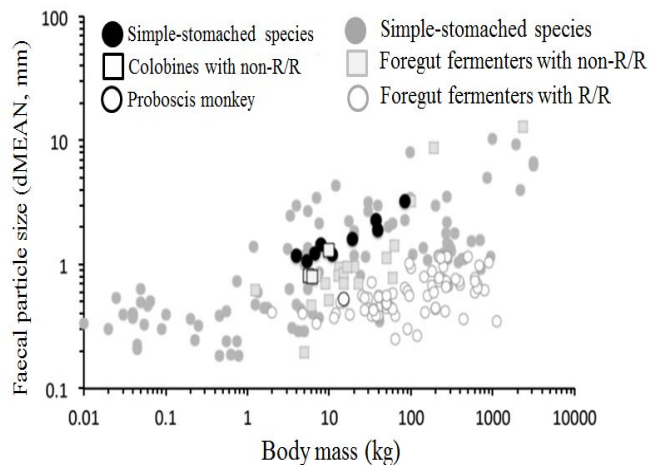


図2 テングザルの糞粒サイズが、前胃を有し且つ、反芻行動をする哺乳類のものに類似していることを示している。

夜間行動観察

夜間行動観察を行うための機材調整に多大な時間と資金を有したものの、最終的にはその手法を確立することに成功した（図3-a）。赤外線ライト2機で対象動物を照射し、赤外線を感じることができるビデオカメラで、野生テングザルの夜間の詳細行動を録画した（図3-b）。

録画した動画の詳細は、まだ分析途中ではあるが、連続録画に成功した10夜分（120時間ほどの録画時間）の観察データから、2度のテングザルの反芻行動を確認している（頻度：0.017回/時間）。出版済み論文における日中のテングザルの反芻行動の頻度は0.006回/時間であることから、テングザルが日中に比して、夜間により高頻度で反芻行動をしているかもしれないという当初の仮説を強く支持する結果が得られたといえる。またこの結果は、上述のテングザルの糞の粒度分析

結果とも矛盾しないものである。

(a)



(b)



図3 夜間行動観察を可能にした特殊機材 (a) と、それを使って録画した夜間のテングザル (b)。

< 捕食者戦略の解明 >

飼育下のテングザルの夜間行動は、シンガポール動物園の飼育個体で記録を行った。これも詳細な動画の解析を進めている段階ではあるが、野生の個体は夜間に高頻度で覚醒するのに対して、飼育個体ではその覚醒頻度が低いことが明らかとなった。本結果は、野生個体は飼育個体に比べてより高い捕食圧に曝されていることを示唆している。

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 9 件)

1. Matsuda I, Tuuga A, Bernard H, Furuichi T. Inter-individual relationships in proboscis monkeys: a preliminary comparison with other non-human primates. *Primates* 53:13-23 (2012).
2. Matsuda I, Zhang P, Swedell L, Mori U, Tuuga A, Bernard H, Sueur C. Comparisons of Inter-individual

Relationships among Non-human Primates Living in Multi-level Social Systems. *International Journal of Primatology* 33:1038-1053 (2012).

3. Grueter CC, Matsuda I, Zhang P, Zinner D. Multilevel societies in primates and other mammals: Introduction to the special issue. *International Journal of Primatology* 33:993-1001 (2012).
4. Otani Y, Tuuga A, Bernard H, Matsuda I. Opportunistic predation and predation-related events on long-tailed macaque and proboscis monkey in Kinabatangan, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Biology and Conservation*. 9 (2) 214-218 (2012).
5. Matsuda I, Tuuga A, Bernard H, Sugau J, Hanya G. Leaf Selection by Two Bornean Colobine Monkeys in Relation to Plant Chemistry and Abundance. *Scientific Reports* 3: 1873; DOI:10.1038/srep01873 (2013)
6. Matsuda I, Higashi S, Otani Y, Tuuga A, Bernard H, Corlett RT A short note on seed dispersal by colobines: The case of the proboscis monkey. *Integrative Zoology* 8: 395-399.
7. Matsuda I, Tuuga A, Hashimoto C, Bernard H, Yamagiwa J, Fritz J, Tsubokawa K, Yayota M, Murai T, Iwata Y, Clauss M. Faecal particle size in free-ranging primates supports 'rumination' strategy in the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *Oecologia* 174:1127-1137 (2014).
8. Matsuda I, Akiyama Y, Tuuga A, Bernard H, Clauss M. Daily Feeding Rhythm in Proboscis Monkeys: a preliminary comparison with other non-human primates. *Primates* 55:313-326 (2014).
9. Ancrenaz M, Sollmann R, Meijaard E, Hearn AJ, Ross J, Samejima H, Loken B, Cheyne SM, Stark DJ, Gardner PC, Goossens B, Mohamed A, Bohm T, Matsuda I, Nakabayasi M, Lee SK, Bernard H, Brodie I, Wich S, Fredriksson G, Hanya G, Harrison ME, Kanamori T, Kretzschmar P, Macdonald DW, Riger P, Spehar S, Ambu LN, Wilting A. Coming down from the trees: Is terrestrial activity in Bornean orangutans natural or disturbance driven?. *Scientific Reports* 4, 4024.

〔学会発表〕(計 5 件)

1. Matsuda I, Zhang P, Swedell L, Mori U, Tuuga A, Bernard H, Sueur C 「Comparisons of Inter-individual Relationships among Non-human Primates Living in Multi-level Social Systems」 XXIVth International

- Primatological Society Congress. カンクン
(メキシコ). 2012年8月
2. Matsuda I, Tuuga A, Bernard H, Kuze N, Kanamori T, Hanya G 「Diversity of flooded forests and the challenges and benefits of living in them」 XXIVth International Primatological Society Congress. カンクン (メキシコ). 2012年8月
 3. 松田一希, Zhang P, Swedell L, 森梅代, Tuuga A, Bernard H, Sueur C 「重層社会を形成するオナガザル科 4種の個体間関係の比較」第28回日本霊長類学会大会 名古屋 2012年7月
 4. 松田一希 「反芻するサル? ~ボルネオ島にテングザルを追う~」動物行動学会公開シンポジウム 奈良 2012年11月(招待講演)
 5. 松田一希, Augustine Tuuga, Henry Bernard, John Sugau, 半谷吾郎 「ボルネオ産コロブス2種の葉の選択性」 第29回日本霊長類学会大会 岡山 2013年9月

〔図書〕(計 2 件)

1. 松田一希. 個性的なテングザルを追って、人類社会の進化の謎に迫る. 中川尚史, 友永雅己, 山極寿一編, 日本のサル学のあした. 京都通信社 pp 92-97 (2012)
2. 松田一希. ボルネオ・サル紀行 - 妻と一緒に、テングザル研究. 村上貴裕, 佐藤宏明編, パワーエコロジー. 海游舎 pp 43-76 (2013)

〔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://www5.pf-x.net/~ikki-matsuda/research.htm>

1

6. 研究組織

(1)研究代表者

松田 一希 (MATSUDA IKKI)

京都大学霊長類研究所・特定助教

研究者番号: 90533480

(2)研究分担者

なし

(3)連携研究者

なし