

( 続紙 1 )

京都大学	博士 (地域研究)	氏名	RAZANAPARANY Tojotanjona Patrick
論文題目	Ecological Flexibility of the Common Brown Lemur ( <i>Eulemur fulvus</i> ) and Its Conservation in the Dry Deciduous Forest in Northwestern Madagascar (マダガスカル北西部の乾燥落葉樹林におけるチャイロキツネザル ( <i>Eulemur fulvus</i> ) の生態的柔軟性と保全)		
(論文内容の要旨)			
<p>Environmental conditions challenge organisms to develop survival strategies and adapt to distinct ecological niches. In animals, ecological flexibility in various behavioral traits, such as diet, social systems, and movement patterns, has also evolved to deal with dynamic environmental factors. One such behavioral strategy is an activity pattern shifted toward the daytime or nighttime; such temporal flexibility can mitigate stress and thus confers a survival advantage. Some primates are cathemeral and show significant activity during both the day and dark parts of the 24-h cycle, despite differences in diurnal and nocturnal niches. Cathemeral lemurs living in Madagascar retain intermediary traits between diurnal and nocturnal primates. The relat previous studies have analyzed their activity patterns to understand their temporal flexibility and the evolution of diurnality in primates. However, the determinants of cathemerality in Malagasy lemurs remain controversial, particularly due to new hypotheses arising from the discovery of many cathemeral lemurs living in various habitats. Temporal flexibility may allow cathemeral lemurs to persist in artificially disturbed and degraded forests. However, such ecological flexibility has rarely been considered in the context of wildlife conservation.</p> <p>To understand the temporal flexibility of Malagasy primates, the author studied the cathemerality of the common brown lemur (<i>Eulemur fulvus</i>) in Ampijoroa Forest Station, Ankarafantsika National Park (ANP) in northwestern Madagascar. In total, 46 all-day (6:00–18:00) and 33 all-night (18:00–6:00) behavioral observations of two lemur groups were made from July 2015 to March 2016, evenly distributed between the dry and wet seasons. The details of the study site and focal animal species are introduced in Chapter 1, and the effects of abiotic factors were examined in Chapter 2 to understand the proximate factors causing cathemeral activities. The brown lemurs were cathemeral regardless of the season. Their diurnal activity increased with day length and humidity, but decreased on days with high ambient temperatures and after new-moon nights. Their nocturnal activity increased on nights with short day lengths or full moons. Both diurnal and nocturnal activity decreased during heavy rainfall. These results indicate that photoperiod variation entrained the 24-h activity rhythm of brown lemurs as a zeitgeber, while moonlight facilitated lemur activity at night as a masking effect. As high daytime humidity occurred in the wet season, these findings suggest that high water availability mitigates daytime heat stress via evaporative cooling.</p> <p>Chapter 3 analyzes the 24-h feeding ecology of brown lemurs. Although the fruiting phenology of 817 trees of 26 species was characterized by seasonal variation in fruit availability,</p>			

brown lemurs modified their folivorous and frugivorous diet independent of fruit availability. During the wet season, they were mainly frugivorous regardless of the time of day. In the dry season, while the lemurs heavily consumed leaves (particularly the succulent, water-rich leaves of the orchid *Lissochilus rutenbergianus*) during daytime with low humidity and high temperatures, they mainly fed on fruit at night. This consumption of succulent leaves can be interpreted as a feeding strategy to improve water intake under dry/heat stress, while nocturnal frugivory can be understood as a modified behavior aimed at increasing energy intake.

To determine the adaptive significance of cathemerality in brown lemurs in Ankarafantsika, major hypotheses proposed elsewhere were assessed in Chapter 4. The activity patterns of brown lemurs in Ankarafantsika supported the hypotheses that cathemerality is an antipredator strategy to avoid diurnal raptors, and a thermoregulation strategy to avoid overheating when there are high ambient daytime temperatures. Moreover, the author proposed a novel hypothesis, i.e., that the cathemerality of brown lemurs living in tropical dry forests is probably due to a combination of strategies to cope with daytime dry/heat stress and meet energy intake requirements via nocturnal frugivorous activity.

In Chapter 5, the habitat of mid-sized lemurs, including brown lemurs, was examined in transect surveys in two types of forest habitat: forest managed by Madagascar National Parks and forest managed by local communities in ANP. A tree census was performed in 10 × 10 m quadrats in the two forest types to analyze the vegetation structure. The heads of local households were also interviewed to ascertain their understanding of forest management. Forests managed by the local communities had fewer large-stem trees than the park-managed forest. The species compositions of the tree communities also differed between the two types of forest. These findings indicate that community-managed forests can be categorized as secondary forests with environmental disturbance. Lemur census surveys confirmed the presence of medium-sized lemurs in both forests, although the encounter rate of lemurs, including brown lemurs, was lower in the community-managed forests. Based on the interviews and observations of human activity traces in the forests, the existence of illegal hunting, logging, and forest fires was confirmed in the community-managed forests. Those artificial environmental disturbances were probably responsible for the lower population densities of mid-sized lemurs in the community-managed forests.

This dissertation ends with a general discussion of current issues and suggestions for future lemur conservation work based on the observed ecological flexibility of brown lemurs and their population densities in different habitats in ANP. Cathemerality is an adaptive strategy that enhances the ecological flexibility of brown lemurs so that they can cope with variation in environmental conditions and fit within their niches. However, the persistence of brown lemurs in artificially degraded forests seems to be limited by high hunting pressure, the risk of forest fires, and fewer large trees and low food availability. Lemur conservation in community forests and buffer zones must consider the limits of ecological flexibility and tolerability of future environmental disturbances.

(論文審査の結果の要旨)

熱帯林における生物多様性保全では、人間活動により失われていく野生生物の厳正な保護が求められる一方、熱帯林の資源や生態系サービスを利用して暮らす地域住民との共存も必須の課題となっている。近年の保全政策では、持続的な人間活動を認める緩衝地帯を保護区内に設定するゾーニングシステムにより人間と野生生物との共存が試みられているが、原生林での生存に適応進化した野生生物がそうしたハビタットで生存可能か否かを検証した研究は少ない。この問いを検証するためには、その生物の生態における柔軟性を解明し、柔軟な生態を持つ生物が緩衝地帯で個体群を維持しているか否かを評価することが必須である。本論文の舞台となるマダガスカル熱帯林生態系は生物多様性ホットスポットに指定されており、研究対象となるキツネザル類は同国の野生生物保全のシンボルとなる絶滅危惧動物である。本論文はキツネザル類の生態的な柔軟性を検証し、緩衝地帯の森林におけるキツネザル類の保全および人間活動との共存のあり方について考察することを目的としている。

本論文の優れた学術的意義は以下の3点にまとめることができる。

第一の意義は、マダガスカル北西部アンカラファンツィカ国立公園に広がる乾燥落葉樹林の原生植生に生息する大型霊長類のチャイロキツネザル (*Eulemur fulvus*) に焦点を当て、変動する環境要因に対応する機能をもつと考えられている周日行性 (cathemerality)、すなわち昼と夜にわたる柔軟な活動の特性を評価した点にある。著者は乾季と雨季に渡る9カ月間のフィールドワークにおいて、連続12時間におよぶ終日終夜の追跡行動観察を繰り返し、気温や湿度、林冠開空度、果実量などの環境要因の季節的变化も同時に記録している。さらに日本におけるラボワークでは、高度な統計学を駆使したデータ解析および化学実験による食物の栄養分析を導入し、フィールドワークで得た行動データをより高い精度で解釈することに成功している。その結果、チャイロキツネザルの活動が太陽光や月光のサイクルや日長の季節変化によって時間生物学的に制御されていることや、高気温や乾燥などの体温調節上のストレスに対応して活動時間を変化させていることなどを明らかにした。採食行動の分析からは、暑くて乾燥した日中は多肉質の草本から水分を補給し、日中の草食では満たせなかったエネルギー要求を夜間の果実食によって補充することで昼夜の活動が成り立っていることを明らかにした。これらの成果は、乾季と雨季で劇的に変化する熱帯乾燥林に特有の環境ストレスに対して柔軟に行動パターンを変化させながら生存するチャイロキツネザルの周日行性の機能を解明しており、その学術的意義は高く評価される。

本論文の第二の意義は、1990年代より多くの研究者が盛んに議論しているマダガスカル特産霊長類の周日行性の適応的意義に関する論争に、新たな仮説を提唱したことにある。本論文が示唆する周日行性の適応的意義は、熱帯雨林における先行研究が提唱した

有力な仮説、すなわち季節的な食物の質の低下に伴って採食時間を増やすことで活動時間が昼夜に及ぶとする説明とは異なっている。そこで本論文は、複数の先行研究で議論されてきた環境要因を網羅的に多変量解析に組み込み、周日行性活動を引き起こす環境要因を統計学的に選択したところ、乾季における乾燥暑熱に対する体温調節行動と落葉した林内の昼行性猛禽類による捕食リスクを回避する行動に関する仮説を支持するに至った。本論文が提唱する日中の体温調節行動から夜間のエネルギー摂取行動に切り替える説明は、これまでにない新たな仮説となる。さらに先行研究による非排他的な仮説も考慮することで、周日行性が季節的および地域的に生じる様々な環境ストレスに対応するための柔軟な行動戦略であると議論したことも本論文の大きな功績といえる。

本論文の第三の意義として、厳正に保護された一次林および住民の持続的な生業活動が許可された緩衝地帯での二次林におけるキツネザル類の生息状況を比較分析したことが挙げられる。昼行性で大型のコクレルシファカ (*Propithecus coquereli*) や大きな群れを形成する周日行性のチャイロキツネザルは二次林では確認されず、雌雄ペアで暮らす周日行性のマンガースキツネザル (*Eulemur mangoz*) や夜間に単独で活動するキツネザル類が二次林で確認された。著者は植生構造や人為的活動の痕跡に関する調査、村人を対象としたインタビュー調査によって、火災による森林構造の変化に伴う餌資源量の減少やキツネザルを対象とした密猟などの二次林でキツネザル個体群が減少した要因を明らかにした。緩衝地帯での人間活動は周日行性キツネザルの環境攪乱への対応能力を上回っており、キツネザルの保全という側面では非持続的であると結論づけられた。考察部分では、人間と野生生物が共存するにはゾーニングシステムによる緩衝地帯の設置だけでなく、野生生物側の攪乱耐性を考慮して人間活動の在り方を見直す必要があると指摘している。社会学的なアプローチも導入し、国立公園内における狩猟や木材伐採、焼畑など、住民との信頼関係なしには聞き取りが難しい環境攪乱の実態を明らかにし、保護区域内の人間活動が野生動物の生息状況に与えるインパクトを検証している点は、非凡な研究遂行能力による優れた成果であると評価できる。

よって、本論文は、博士（地域研究）の学位論文として価値あるものと認める。また、令和3年1月29日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

なお、本論文は、京都大学学位規定第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、該当論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。