第8章

食物の種差と性差——パタスザルとタンタルスザル

中川尚史

アフリカ・カメルーンの乾燥地帯に同所的に住む霊長類、パタスザルとタンタルスザル。これら二種の霊長類では種によって性によって食物が異なる。なぜそうした差が生じるのだろうか。突き詰めて考えるうちに、新たな説が浮上した。

一　〝ミニ・アフリカ〟カメルーン

アフリカ大陸は西側が大きくえぐれた形をしているが、カメルーンはそのえぐれの最奥部を南端とし、およそ一二〇〇キロメートル北方のアフリカ第四の大湖チャド湖にまで達する南北に細長い国である。一二〇〇キロメートルと言えばおよそ本州を縦断するほどの距離に相当するが、その間にアフリカ大陸で見られる代表的な景観が凝縮されて展開されるため、ミニ・アフリカと称される。すなわち、南から順に、海岸部のマングローブ林とそれに続く熱帯多雨林、サバンナと森林がモザイク状に分布する移行帯をへてサバンナ、さらにはサヘルと呼ばれるステップにいたる。

このサヘル帯の北部、チャド湖まであとわずか八〇キロメートルの位置に面積二七平方キロメートルの小さな国立公園がある。カラマルエ国立公園である。年間降水量は平均五〇〇ミリメートル前後。日本で最も雨が多いと言われる三重県尾鷲の夏ひと月の降水量にも満たない。ただし、五月終わりから九月にかけての雨季に集中的に降るため、その間の降水量は梅雨時の日本の平均的な降水量並みである。とは言え、植物の生育は乾季の長さによって制限を受けるから、チャド湖へ注ぎ隣国チャドとの国境ともなっているシャリ川沿いに発達する川辺林を除けば、その大半はイネ科草本が優占する草原とその間に散在する疎開林である。ここに本章の主役たる二種の霊長類、パタスザルとタンタルスザルが住んでいる。

二　赤い色の大きなサルと緑色の小さなサル——土地利用様式の種差

パタスザル（以下、パタス）はスマートな体軀にすらりと伸びた長い四肢が特徴的なサルで、いかにも地上を駆けるのに適した体型をしている。現に車で追いかけたら、なんと時速五五キロメートルで走ったという。霊長類としてはもちろん最速の記録である。頭頂部から背中にかけての赤褐色の毛、白い口髭も印象的である。オトナ雄の体重はおよそ一二キログラム、体重六キログラム程度の雌の二倍近くにも達する。他方、タンタルスザル（以下、タンタルス）は、白くて長い頬毛をもつ真っ黒い顔のサルである。頭頂部から背中にかけての毛はパタスと対照的に灰緑色で、カメルーンの公用語の一つフランス語でサンジュ・ヴェール（ミドリザル）と呼ばれる。ちなみに、パタスのフランス語名はサンジュ・ルージュ、つまりアカザルである。パタスの雌よりさらにひと回り小さく、オトナ雄で体重五キログラム、オトナ雌で四キログラムである（写真8-1）。

外見的にこんなにも違うことから想像できるように、彼らの生活様式は大きく異なる。パタスはその長い四肢を生かして林から草原を抜けて別の林へ、さらに再び草原を徘徊するなど、一日四キロメートルから六キロメートルの距離を移動する。よって彼らの遊動域は草原も林も含んだ広い地域となり、一〇日間の遊動域ではおよそ二五〇ヘクタールから四〇〇ヘクタールに達する。それに対しタンタルスは、川辺林を中心に一〇〇ヘクタールに満たない小さな遊動域を構えている。一日の移動距離も三キロメートルに満たない[102]。

そんな具合だから、調査対象としている群れを探す際の労力に格段の違いが生じる。パタスの場合には車がなければ

写真 8-1　大型で四肢の長いパタスザル（写真中央より左のひときわ大きいのが雄，小型でアカンボウを抱いているのはすべて雌）と小型で四肢の短いタンタルスザル（写真中央より右で四肢で立っているのと後ろ姿が雄，残りの座っているのが雌）．本格的な調査に先立ち食物をまいて慣らしているところ．

容易でないが、タンタルスの場合は歩きで十分だ。しかも彼らは草原に長居せずに、遊動域内に数カ所あるお気に入りの林で採食や休息をすることが多く、そこさえ回ればたいていは見つけることができる。ただちょっとしたこつがいる。彼らが昼間、こんもりと葉が生い茂った樹上で強い陽射しを避けるように葉陰に隠れて休息に入ると、その姿を見つけるのは容易でない。パタスなら赤褐色の毛が目立つため一見してそこにいることがわかるのだが、タンタルスの灰緑色の体色は木々の緑に溶け込んでしまう。保護色の役割を果たしているかのようだ。だからタンタルスを探すときには、そこにいると信じて根気よくいろんな角度からその木を見上げることが肝要だ。では逆に、パタスはなぜこんな目立つ体色をしているのだろうか？　確かに彼らの赤褐色の体色は緑のなかでは浮き立ってしまう。しかし乾季に入り葉が枯れると、草原は一面、茶褐色の景観に変容し、パタスの体色と一体化する。もちろん雨季になって草原が緑色を呈するようになれば色的には目立ってしまうが、場所によっては人の身の丈にも達する草丈が彼らの姿を覆い隠してくれる。

三　アカシアや昆虫を好むパタスと種子や葉や花を好むタンタルス

――食物の種差

種によって利用する植生が違えば、当然食べるものも違ってくる。ただし、同じ種でも季節ごとに食物が変わってくるから、食物の種差を明らかにするためには同じ季節どうしで比較する必要がある。そこで私は、乾季初期に当たる一九八七年一一月、中期に当たる翌年の一月から二月、そして雨季の一九八九年七月から八月に、パタスとタンタルス、それぞれ一群のオトナ雄とオトナ雌の各一頭を選び、彼らが早朝泊り木から降り夕方遅くに泊り木に上るまで一日中ついて回り、「何」を「どれだけ」食べるかを記録することにした（ただし、残念ながらタンタルスについては乾季初期のデータがない）。「何」についてはその種名だけでなく、食べた部位を記録する。同じ植物種であっても、果実を食べることもあれば葉や花を食べることもあるからだ。「どれだけ」についてはふたつの尺度を用いて測ってみた。一つ目は時間、そしてもう一つは重さである。時間のほうは、食べはじめの時刻と食べ終わりの時刻がわかれば簡単に求まるが、重さについて実際に測定するのは、食べた果実や葉の数である。そして、あとで果実や葉を採集してきて、その一個、一枚の重さを測定して算出する。ただし、このときの重さは水分を差し引いた重さ、つまり乾燥重量である。

さて、いよいよ結果をご覧に入れることにしよう。しかし、一つ一つの食物についての結果をお見せしても全体の傾向が見えにくい。ここでは、動物性の食物についてはすべての種をひとまとめにして動物質という食物タイプとし、植物性の食物についてはその部位ごとにまとめてそれぞれ別タイプとして扱うことにする。また、季節によりサルの種類、

あるいはその性により、総採食時間、総採食重量が異なるので、総量に占める各食物タイプの占める割合をパーセントで表すことにする。

一見して読み取れるのは、時間を尺度とした場合（図8-1）も重量を尺度とした場合（図8-2）も、パタスは動物質・ガムを好み、逆にタンタルスは花・果実・葉を好む点である。この傾向は性・季節を問わずおおむね一貫している。ガムとは樹皮を傷つけるとその裂け目から分泌される糖質に富んだ半透明の物質で、我々に身近な例としてはサクラのそれがある。アカシアセネガルに代表されるネムノキ科アカシア属のガムはアラビアゴムと呼ばれ、水と混じれば粘り気をもつという性質を利用して、食品の増粘剤・印刷用のインキ・糊などとして広く用いられている。ちなみにタイヤなどのゴム製品の原料は、トウダイグサ科やクワ科に属する植物が傷つけられると分泌される物質であるが、こちらは白い乳液状を呈した石油と同様、炭化水素から成っており、見かけも成分もガムとはまったく別物である。話を元に戻そう。パタスは、アカシアセヤルとアカシアシエベリアナという二種のアカシアの同じ木を繰り返し訪れては、そのガムを食べる（写真8-2）。また、パタスの好物の動物質は草原を移動しながら捕まえる小型のバッタなどの昆虫が大半を占めているが、樹皮の裏側に隠れているトカゲや巣立ち前のスズメの雛、変わったところではヘビの脱皮皮など脊椎動物も含まれている。他方タンタルスが好む花には、パタスは一度も口にするのを見たことがない種もある。葉がこんもりと茂るため泊り木や日中の休息樹としてよく利用するタマリンダスインディカというジャケツイバラ科の花、長さ三〇センチメートルにも達するソーセージ型の実をつけることからソーセージツリーと呼ばれるノーゼンカズラ科に属するキゲリアアフリカーナの花である。また、葉ではタンタルスだけが食べる種はさらに多い。その多くは川辺や池の近くに生える草本類の葉だが、こうした場所からやや離れた草原にもたくさんあり、雨季になって伸びはじめたキビ属のイネ科植物の葉もタンタルスしか利用しない（写真8-3）。果実はどちらのサルにとっても主要食物タイプで食べる種もほ

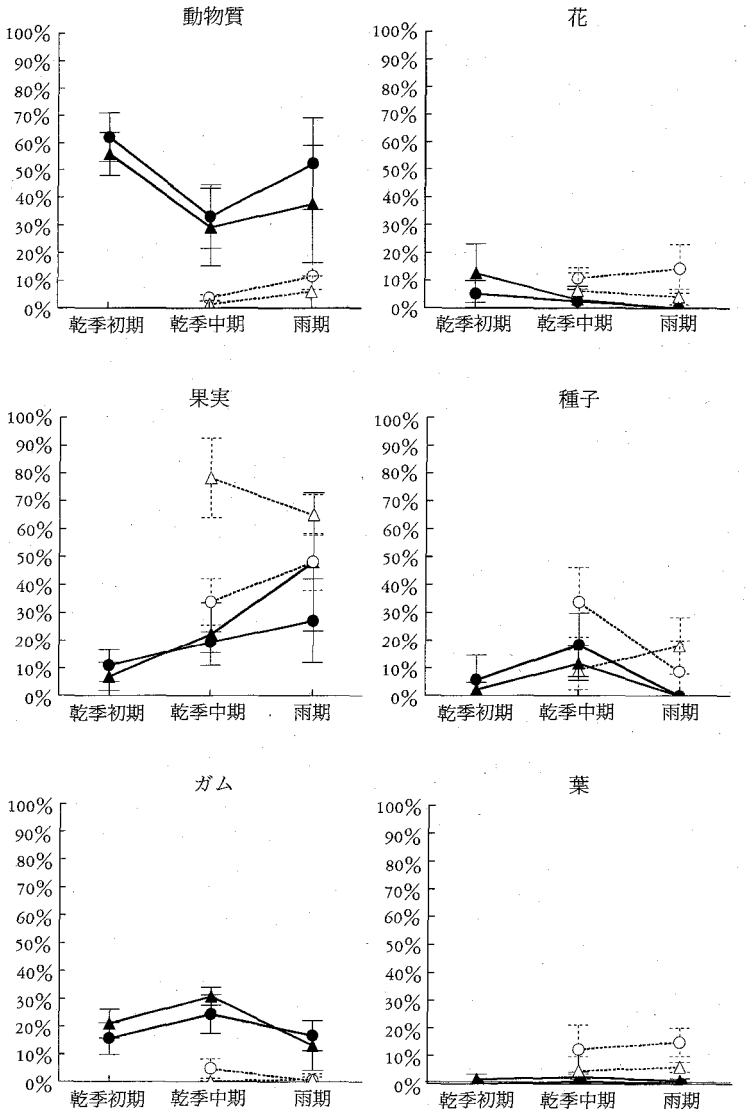

図 8-1　カラマルエ国立公園に住む 2 種のサルにおける，食物タイプごとの採食時間割合の種差，性差，および季節差．平均値±標準偏差．●—●：パタスザル雌；▲—▲：パタスザル雄；○…○：タンタルスザル雌；△…△：タンタルスザル雄．文献 163 の Figure 2 を改変．

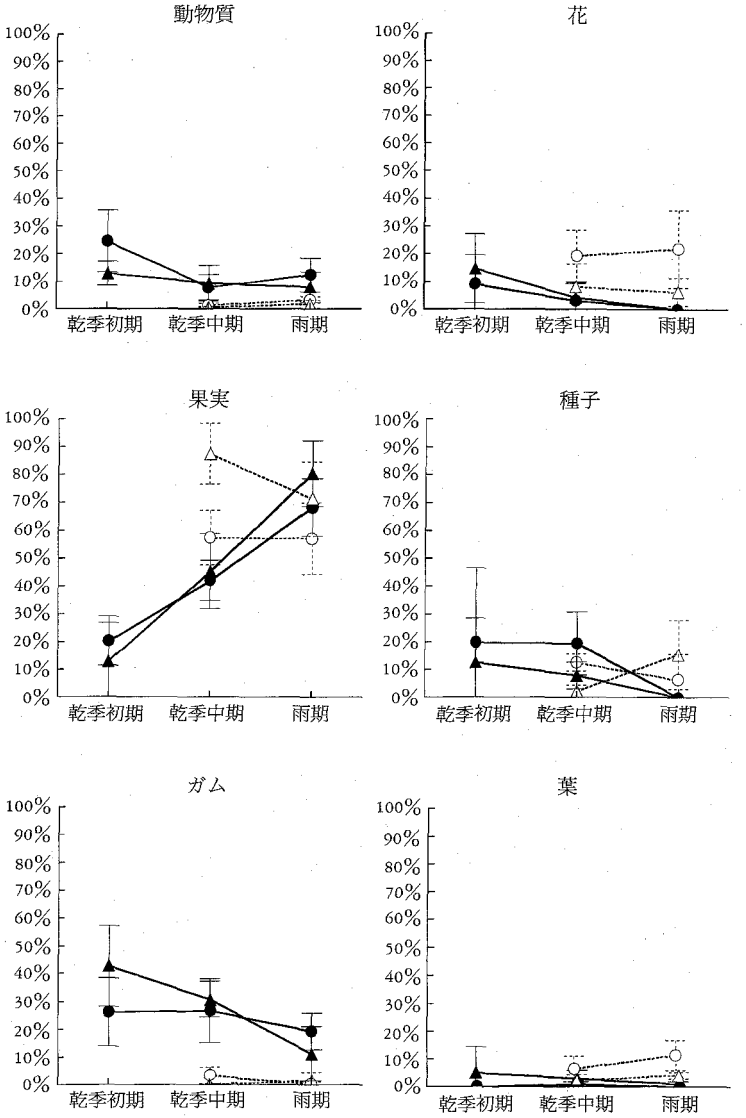

図 8-2　カラマルエ国立公園に住む 2 種のサルにおける，食物タイプごとの乾燥重量割合の種差，性差，および季節差．平均値±標準偏差．●—●：パタスザル雌；▲—▲：パタスザル雄；○…○：タンタルスザル雌；△…△：タンタルスザル雄．文献 163 の Figure 3 を改変．

ぼ共通しているのだが、前出のキゲリアアフリカーナのソーセージ型果実はタンタルスしか利用しない。彼らは歯と手を使って分厚く堅い果皮を懸命に剝がし、なかの繊維だらけの果肉をしがんでは繊維質の部分を吐き出しながら食べる。

残るは種子だが、これは季節により多少傾向が異なる。雨季にはタンタルスだけが種子を利用するのだが、乾季中期には、時間でみれば少なくとも雌についてはタンタルスのほうがよく利用するし、重量でみれば逆に雌雄ともパタスのほうがよく利用している。しかし食べる種子を詳しく見れば一定の傾向が見えてくる。実は乾季中期にパタスが食べる

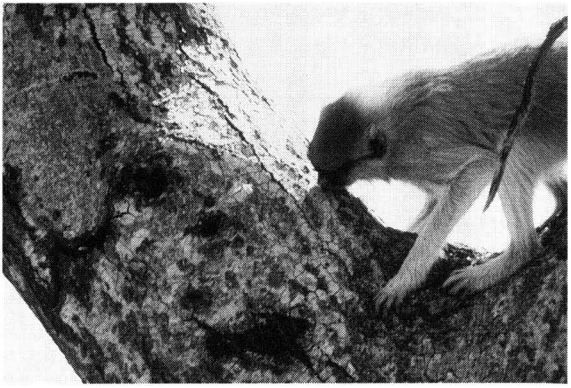

写真 8-2　アカシアシエベリアナのガムを採食中のパタスザルの雌.

写真 8-3　キビ属のイネ科草本の新葉を採食中のタンタルスザルの雌.

写真 8-4　アカシアセヤルの豆を採食中のパタスザルの雌.

種子のほとんどは、アカシアセヤルというアカシアの一種（写真 8-4）と、アカシアに近縁のファイデルビアアルビダの豆である。いずれも鞘からなかの豆だけを取り出して食べる。それに対しタンタルスはこれらの豆をあまり食べずに、ちょうどこの時期、南方から水を求めて大群で押し寄せるゾウたちの糞に混じっている種子を好む。糞をばらしては、時間をかけて熱心に探して食べる。残念ながらなんという種の植物か同定できていないが、豆でないことは確かである。他方、雨季にタンタルスが利用する種子のほとんどはソーセージツリーの種子である。先ほどタンタルスだけが繊維質の多い果肉をしがんでは吐き出しながら食べると述べたが、そこまでして食べることはないのにと思っていると、どうやら彼らのお目当てはむしろその種子のようである。このように見てくると、どうやら同じ種子といってもパタスは豆好きで、タンタルスは豆以外の種子がお好みのようだ。

ここで、各食物タイプの栄養成分に目をむけてみよう。果実やガムは糖質に富む動物にとってカロリー源であるのに対し、葉・花・動物質はタンパク質に富むタンパク源であると一般的に言われている。また、種子はデンプンに富むものと脂肪に富むものがあるがいずれにしてもカロリー源である。ただし豆だけはタンパク質に富む。この点をカラマエの二種のサルが食べる食物で確認しておこう（表 8-1）。果実やガムではタンパク質含有量は低いがカロリー含有量は高い。それに対し動物質、花、そして葉では、カロリー含有量の高さよりもタンパク質含有量の高さが目立つ。またこ

表8－1　カラマルエ国立公園のパタスザル，あるいはタンタルスザルによって採食される食物の，食物タイプ別タンパク質含有量[1]と利用可能カロリー含有量[1),2)]．

食物タイプ	種　類	タンパク質（%）	カロリー（kcal）
動物質	8	56.43±10.58	4.44±1.00
花	7	18.04±4.62	3.49±0.15
果実	8	8.04±3.79	3.50±0.33
種子（豆）	3	25.49±6.84	3.40±0.32
ガム	1	2.9	3.81
葉	11	22.31±6.00	3.23±0.32

1　乾燥重量に占める割合．
2　粗繊維を除いた炭水化物（可溶性炭水化物），タンパク質，脂肪の含有量に，それぞれ4，4，9を掛け合わせて合計することにより算出された値．
文献163のTable 2を改変．

の表にある種子はすべて豆だが，確かにカロリー含有量は低いもののタンパク質含有量は高くなっている。つまり，パタスはカロリー源として果実およびガムを，タンパク源として動物質とアカシア類の豆を主食としているのに対し，タンタルスはカロリー源として果実および豆以外の種子を，タンパク源として葉や花を主食としているのである。

では，そもそもパタスにとってのカロリー源はガムであって豆以外の種子でないのか。他方タンパク源は動物質や豆であって葉や花でないのだろうか？　これにはどうやら，食物の分布様式が関わっているようだ。パタスが食べる動物質とは草原を移動しながら捕まえる小型のバッタが大半を占めること，同じくパタスが食べるガムや豆とはおもにアカシアのそれであることを思い起こしてもらおう。実は，パタスがその豆やガムを好んで食べるアカシアセヤルは，タンタルスがその遊動域を構える川辺林近辺にはほとんどなく，そこから離れた草原の真ん中に塊まって分布している。また，パタスがガムを利用するアカシアシエベリアナの木は，タンタルスの遊動域内にも数多くあるものの小さな木が多く，大きな木は草原の真ん中に点在している。パタスはこうした点在した大きなアカシアを渡り歩いてガムを採食していた。次に思い出してもらいたいのは，前節で述べたこれら二種のサルの形態的な違いである。大型で四肢が長いパタスと，小型

で四肢の短いタンタルス。パタスは脚が長いだけでなく足も長い。日本語ではともにあしと読むから区別があいまいだが、脚は股関節から足首までを、足は足首から先を指す。さらに、パタスは後肢のかかとを上げて歩く。この結果パタスのストライドは非常に長くなり、長距離を敏速に移動する能力を獲得するにいたった[94]。パタスの移動に要するエネルギーは体重から予測されるよりも少なくてすむという報告もある[128]。そう、こうした高い移動能力こそが、パタスに草原内のそこここに分散して存在するバッタの採食を可能にし、草原を延々と移動しなければたどり着けないが、たどり着けば一度に多くの豆やガムが手に入るアカシアの大木や塊った場所の利用を可能にしたのである。さらに言えば、木の疎らな草原は地上性の捕食者に襲われる危険が高い。カラマルエにはライオンやヒョウなどの大型肉食獣はいない。だからこそ、私ものこのこ歩いてサルたちについて行って観察できるわけだ。だがジャッカルというキツネサイズのイヌ科の動物の数は多く、現にアカンボウが食べられるのをパタスとタンタルスでそれぞれ一度ずつ目撃している。また、数はごく少ないが、飛んでいる鳥をジャンプして捕らえることで有名な中型のネコ科のサバールキャットとブチハイエナも、潜在的な捕食者だろう。こうした捕食者に草原の真ん中で襲われても、パタスならその俊足を生かしてなんとか最寄りの木まで逃げおおせる確率は高そうだ。

四　妊娠・授乳のためにタンパク質に富む食物を好む雌——食物の性差その一

前節までで、パタスとタンタルスの食物の種差とその差が生じる理由についてお話した。本節以降は、同じ種のなかでも性、つまり雄と雌により若干食物が異なってくる点に焦点を当てていく。性差は種差ほど大きくないため、必ずし

も一貫した傾向が出ているとはかぎらないが、おおむね季節を問わず次に述べるような傾向がある（図8-1、図8-2参照）。パタス、タンタルス、いずれの種においても果実の割合は雄で高く雌で低い。逆に、昆虫の割合はいずれの種においても雌で高く雄で低い。さらに花や葉の類いはパタスはほとんど利用しないので、タンタルスだけに目をむければどちらも雌のほうが好む傾向にある。またパタスの食べる種子の割合は、季節を問わず雌で高く雄で低い。なお、乾季中期にパタスが食べる種子は、前述のとおりアカシアセヤルとアカシアに近縁のファイデルビアアルビダのいずれも豆だが、乾季前期の種子もコマツナギ属の草本の豆である。しかしタンタルスの食べる種子の割合は、いずれもその多くが豆以外の種子であるにもかかわらず、雨季には雄がより好み乾季中期には雌のほうが好む。ただし、乾季中期に若干量食べるアカシアセヤル、アカシアシエベリアナ、ファイデルビアアルビダの豆は、時間割合、重量割合ともにすべて雌のほうが高い。

では、前節と同じように各食物タイプの栄養成分と関連づけてみておこう。読者の皆さんは各食物タイプの栄養成分の特徴をすでにご存知のはずである。雄雌それぞれの個体がどんな栄養成分に富んだタイプの食物を好むか、ここで一時本書を置いて考えてみて欲しい。そう、雌が好む昆虫・葉・花は、すべてタンパク質に富むタイプの食物であり、雄が好む果実はカロリー含有量の高い食物である（表8-1参照）。実はこのような傾向は、インドリ・アカホエザル・ナキガオオマキザル・グエノン類・ホホジロマンガベイ・キイロヒヒなど、様々な霊長類で報告されている。

では、なぜ雌はタンパク質に富む食物を好み、雄はカロリー含有量の高い食物を好むのだろうか。その最も説得力のある説明は、雌は胎児の成長や出産後の授乳のために雄に比べ多くのタンパク質を必要とするので、タンパク質に富む食物を好み、その結果、相対的に雄はタンパク質の少ない食物を多く摂取する[25]、というものである。この説明が正しいとすれば、妊娠した雌や授乳中の雌でこそこうした好みが顕著に表れるはずである。シルクによれば、妊娠中のサバン

ナヒヒの雌は胎児が成長するにつれタンパク質に富む種子の採食時間割合が高くなり、逆に果実の割合が低くなるという。[206] また、コーズは、妊娠中か授乳中であるグエノン類の雌は、そのいずれでもない状態の雌に比べて昆虫の採食時間割合が高く、逆に果実の割合が低いことを明らかにした。[28] ゴーティエ・イオンとボインスキは、それぞれグエノン類とセアカリスザルにおいて、雌の昆虫や葉への嗜好性は出産季により顕著に表れることを示した。[50][16]

こうなると、私が調べた二種のサルの雌がそれぞれの調査時期に妊娠中だったのか授乳中だったのか、そのいずれでもなかったのかということが気になってくる。結論から言えば、パタスの雌は乾季中期に生後およそ一カ月のアカンボウを授乳中だったから、それに先立つ乾季初期においては妊娠中期だったことになる。またタンタルスの雌は、確認こそできなかったがおそらく雨季のデータ収集終了直後には出産したと考えられる。そう考えるのにはもちろん根拠がある。単にお腹が大きかったからというわけではない。タンタルスもパタスも明確な出産季をもつ、つまり出産が同一季節に集中してみられるサルで、[12][23] しかも両種ともにオトナの雌はほぼ毎年出産すると言われているからだ。[198] 注意深く読まれた方はここである事実に気づかれたことと思う。そう、ここカラマルエにおけるパタスの出産季は乾季中期に当たるのに対し、タンタルスのそれは雨季なのである。[12] そしていずれのサルも半年弱の妊娠期間をもつため、[23] パタスは雨季を交尾季とするのに対しタンタルスは乾季中期に交尾が見られる。[199] つまり、パタスとタンタルスで出産季と交尾季が完全に逆転しているのである。なぜこうした逆転現象が見られるのか。これがそもそも私が彼らを研究しはじめた本来の研究テーマなのだが、その紹介はまたの機会とさせていただき話を進める。では、それぞれの交尾季に当たるパタスにとっては雨季、タンタルスにとっては乾季中期に、それぞれの雌は授乳中だったのだろうか。答えはノーである。パタスの場合、調査対象雌にアカンボウはいたものの、出産後六カ月以降の授乳はわずかだと言われており、[22] またタンタルスの対象雌にはそもそもアカンボウがいなかった。

こう考えてくると、カラマルエのサルたちから得られた食物の性差に関する結果は、先ほどの説明に一致する面と矛盾する面が混在していることに気づく。出産季に当たるパタスにとっては乾季中期に、タンタルスにとっては雨季に、それぞれの雌が雄に比べてタンパク質に富むタイプの食物を好むという結果は、納得のいくものである。また、パタスの妊娠中期に当たる乾季初期に同様の結果が見られる点も良かろう。しかし雌がタンパク質に富むタイプの食物を好む傾向が、それぞれの交尾季に当たるパタスにとっては雨季、タンタルスにとっては乾季中期においても見られたことは、どう説明すればよいのだろうか？　それが次に解決すべき課題である。

五　交尾季に採食時間が短くなる雄——活動時間配分の性差

ここで積み残した課題に対する解答のヒントを提供しよう。図8-3は、パタスとタンタルスの雄雌それぞれが、それぞれの季節に採食と休息にどれだけの時間を費やしたかを示したものである。なおこのデータは食物のデータと同時並行的に収集した。雨季のパタスの雄の採食時間は同時期の雌に比べ、さらには雨季以外の雄に比べて極端に短い。他方、乾季中期のタンタルスの雄の採食時間は同時期の雌に比べ、雨季の雄に比べてやはり極端に短い。パタスの雨季、タンタルスの乾季中期とはどんな時期だったろう。そう、それぞれの交尾季である。どうやら交尾季には雄の採食時間が減少するようだ。

ショナーは動物全般にわたって次のような採食時間の性差が見られると予測している。雌はできるだけ多くのエネルギーを獲得できるように採食時間に多くの時間を割く。それに対し雄は繁殖行動に多くの時間をかけ、むしろ採食時間

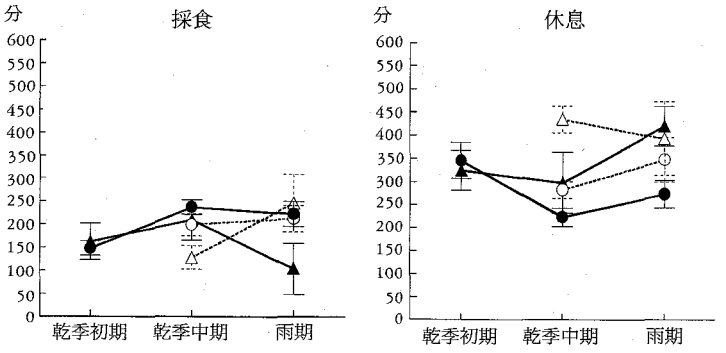

図 8-3　カラマルエ国立公園に住む 2 種のサルにおける，採食時間と休息時間の種差，性差，および季節差．平均値±標準偏差．●—●：パタスザル雌；▲—▲：パタスザル雄；○…○：タンタルスザル雌；△…△：タンタルスザル雄．文献 163 の Figure 1 を改変．

は短くしようとする。そして前者、つまり雌をエネルギー最大者（energy maximizer）、後者、つまり雄を時間最小者（time minimizer）と呼んだ[202]。では、なぜ雌は採食行動を優先させ雄は繁殖行動を優先させるのだろうか？　それは、そうすることがそれぞれの性にとって多くの子どもを残すために都合がよいからである。雄は精子という小さな配偶子を大量につくる性であり、雌は卵という大きな配偶子を少量作る性である。そのため雄は繁殖行動に努力を払い多くの雌と交尾することができれば、その分だけ多くの子どもを残すことが可能である。それに対して雌の残す子どもの数は、交尾する雄の数が増えても、卵という大きな配偶子をつくるのに時間がかかるので、すぐに頭打ちになってしまう。雌は大きな配偶子をつくらねばならないし、霊長類などの哺乳類では母乳によって子どもを育てねばならないから、雌の残す子どもの数はその栄養状態に強く依存することになる。

ショナーのこの予測は、ツリアブ・タキベラ・ブラックバード・アカシカ・サバンナヒヒなど、昆虫から哺乳類にいたるまで実に多様な動物でその妥当性が証明されている。さらに、雄が雌に比べて採食時間が短いという結果だけなら霊長類だけでも数多くの報告がある。では今挙げた研究で、雄は短くした採食時間を繁殖行動とは別のどうい

う行動に当てたかというと、その多くは休息行動である。そして、本章で紹介しているカラマルエのパタスとタンタルスの雄たちの場合も、交尾季に採食時間が短くなった分長くなったのは休息時間だった。交尾季（雨季）のパタスの雄の休息時間は同時期の雌に比べ、さらには雨季以外の雄に比べて長く、タンタルスの雄でもその休息時間は交尾季（乾季中期）の雌に比べ、また雨季の雄に比べて長かった（図8-3参照）。なお、交尾行動やそれに絡む攻撃行動などは交尾季でしか見られないのだが、データサンプリング期間中はその増加はわずかなものだった。

ただこの結果ではショナーの予測に一致した結果とは言えないのは明白である。雄が採食時間を短くするのは、多くの子どもを残すうえで食べること以上に重要な行動に時間を費やすためであり、その行動が雄の場合には繁殖行動であるという予測である。休息行動は、その字義どおりとれば繁殖行動でもなければ採食行動以上に重要な行動には思えない。しかし少なくとも本章では、休息という言葉を字義どおりとってもらわないでいただきたい。遅ればせながら本章における休息行動の定義を詳らかにすれば、自分で自分の体を毛づくろいする行動を除けば少なくとも手足の動きのないじっとした状態を指す。だから手足の動きさえ伴わなければ、字義どおりリラックスした休息だけでなく、何かを警戒して遠くを凝視したり、周囲を見回したり、捕食者に対して警戒音を発しているときなど、緊張した状態もこの休息というカテゴリーに含まれてしまっている。警戒音発声時くらいは区別できるが、警戒して遠くを凝視している場合とリラックスした状態でただ目を開けている場合との区別はなかなか容易でない。また警戒して周囲を見回しているとしても、捕食者を警戒しているのか別の雄や発情した雌の行動を見張っているのかとなると、ますますその区別は怪しくなる。後者だとすれば繁殖行動として位置づけることができるが、前者だとすればそうではない。こうした事情をご理解いただき、このあとはしばしデータのない話にお付き合いいただきたい。

さて私がどういう話をしたいか、読者はおわかりだろう。交尾季の雄の休息時間の増加の少なくとも一部は、繁殖行

写真 8-5　樹上で警戒中のパタスザルの雄.

動の増加を表しているに違いないという話だ。冒頭で述べるべきだったかもしれないが、パタスは一頭のオトナ雄（ハレム雄）および複数のオトナ雌、加えてその子どもたちからなる単雄複雌群を形成する。私はその群れ唯一のハレム雄の行動を記録していたわけだが、その雄が高い木の上に上がり周囲を見回すという行動が頻繁に観察された（写真 8-5）。この行動だけなら、前述のとおり捕食者を警戒しているのかもしれないが、交尾季になると木から駆け降りむかった先に別の雄がいることがよくある。こうした場合は明らかに、群れ内の発情雌と交尾することを目論んで接近してくる隣接した群れのハレム雄やどの群れにも属さない雄（群れ外雄）を警戒していると判断できる。こういう場合が実際にあるから、このような雄がまだ群れから遠く離れたところにいる場合や、いるかどうかただ用心している場合などは、樹上でじっとしていることも多かろう。

実は、交尾季のハレム雄の行動を記録した五日間のうちで、彼の行動は大きく変化した。最初の五日間は群れ外雄や隣接群の雄が群れのごく近くに接近することはまれで、彼らを撃退するのに実際使った時間は数分にすぎなかった。ところが四日目になると、隣接群と出会った際にその群れに群がっていた二頭の群れ外雄が接近しはじめ、彼らを追い駆け回すのに費やす時間は一〇分を超えた。さらに五日目になると、これまで一頭だった群れ内の発情雌が五頭になったのを知ってか知らずか、昨日接近してきた雄を含め合計六頭、同時に最大四頭の群れ外雄が群れに接近してきた。こうなっては樹上で警戒するなどという悠長な対抗策だけでは不十分で、ハレ

ム雄は群れ外雄の撃退に大忙し。彼を追い駆ける私も大忙し。明らかに彼らに攻撃を加えた時間だけでも三〇分を超え、それに伴いその前後で見られる移動時間もかなり増加した。つまり、多くの雄がより群れの近くまで接近するようになると、ハレム雄は単なる警戒行動でなく攻撃行動や移動に要する時間を増加させることになっていそうだ。なお先の発情雌たちはというと、群れ外雄から逃げるどころか彼らに擦り寄って行く。そんな身勝手な（？）発情雌五頭を、四頭の群れ外雄から防衛するのは至難の技だ。私が確認できただけでも五頭の雄に合計四度の交尾を許してしまう結果となった。ハレム雄の努力は報われていないように思えてならない。

他方タンタルスは、交尾季、非交尾季を問わず複雄複雌群を形成するから、群れ内に対抗しあう雄がいる。私が行動を記録していたのはそのうち順位の最も高い雄だが、この最優位雄の行動については、タンタルスと同じサバンナザルの一亜種であるベルベットに量的なデータがある。イズベルとヤングによれば、ベルベットの雄、とくに最優位雄は、捕食者や雌に接近してくる雄たちに対する警戒に要する時間が雌に比べて長い[93]のだという。以上のことから、カラマルエのパタスとタンタルスの雄で見られたそれぞれの交尾季における休息時間の増加の少なくとも一部は、自身の群れの雌と交尾すべく接近する雄を警戒する行動が増加するためであり、そのために彼らの採食時間が制限されることになったと考えるのが妥当だろう。

六　採食時間の不足を補うために速く食べられる食物を好む雄

――食物の性差その二

前々節の最後に提示した課題に戻ろう。交尾季においてさえ、雌がタンパク質に富むタイプの食物を、雄がカロリー含有量の高い果実を好む傾向が見られるのはなぜかという問いである。前節では、交尾季の雄は繁殖行動を優先させるため採食時間が短いというこの問いに対するヒントが与えられた。ではその短い時間で、多くの食物を摂取するために雄はどんな食物を選べばよいだろうか？　それは当然、速く食べることができる食物である。

表8-2は各食物タイプごとの採食速度、正確に言えば単位時間（分）当たりに摂取できる食物の乾燥重量の平均値を表している。パタスとタンタルスでは食べる食物種が若干異なるのに加え同じ食物種でも採食速度が異なるので、それぞれの種ごとに分けて示してある。表から最も採食速度が高い食物タイプは、いずれの種においても果実であることがわかる。パタスが雨季、つまりその交尾季に食べるカパリスコリンボーサというフウチョウソウ科の果実は、その分厚い果皮を剝きなかの種子も吐き出すので、実際に食べる果肉の重さを求めてみると一個の乾燥重量はなんと七グラムにも達する（写真8-6）。そのため、一分当たり七・六グラムもの果実を食べることができる。採食速度が格段に速いこの果実を除いても、パタスの食べる果実の採食速度の平均は〇・八八グラムと、依然最も高い値を示す。カパリスコリンボーサは雨季（出産季）にタンタルスも食べる。たまたま大きな果実に当たらなかったせいかもしれないが、その採食速度は一・四グラムである。タンタルスが交尾季、つまり乾季中期に採食し最も採食速度の高かった果実は、川辺林でも

表8－2　カラマルエ国立公園のパタスザルとタンタルスザルによって採食される食物の，食物タイプ別採食速度[1]．

食物タイプ	パタスザル		タンタルスザル	
	種数	採食速度（g/分）	種数	採食速度（g/分）
動物質	8	0.26±0.23	3	0.16±0.06
花	3	0.56±0.18	4	0.88±0.13
果実	7	1.85±2.38	7	0.98±0.31
種子（豆）	3	0.47±0.06	1	0.27
ガム	1	0.62	1	0.59
葉	2	0.60±0.26	9	0.32±0.15

1　単位時間（分）当たりに採食する乾燥重量．
文献163のTable 2を改変．

最も水際に近い場所で純林を形成するモレリアセネガレンシスというアカネ科の低木である。その大きさは〇・三六グラムとさほど大きくないが、たくさんあるため次から次に口に入れ採食速度は一・四グラムになる（写真8－7）。

こうして雄が交尾季に果実を好むのはその採食速度が高いためだとすれば、果実を食べることにより彼らの食物摂取量が高くなっているはずである。確認してみると、カロリー摂取量だけでなく果実では含有量の低いタンパク質の摂取量においてさえ、それぞれの種の交尾季における雄の値が同時期の雌の値とほぼ同じ値を示していた[164]。よって、交尾季の雄が果実を好むのはその高い採食速度のためであり、その副産物として相対的に雌では果実以外の食物を好むように見えるのだと言えそうである。

七　要約

第二部のテーマ「環境をどう利用しながら生きているか」について研究を遂行する際には、それぞれの種、さらにはそれぞれの性が、どんな食物を利用しているかを調べてみることは研究の第一歩であり基本中の基本である。そして得られた結果が、生存上あるいは繁殖上の観点から見ていかに理に適ったもの

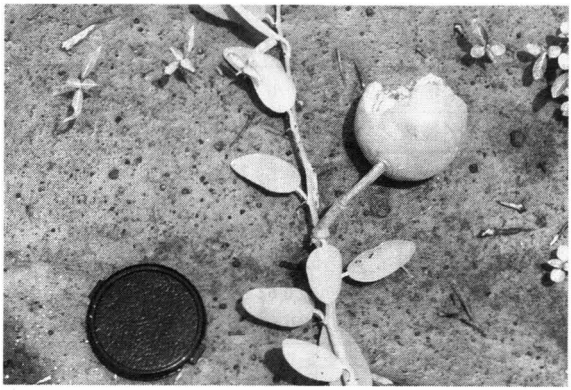

写真 8-6　パタスザルもタンタルスザルも採食するカパリスコリンボーサの果実.

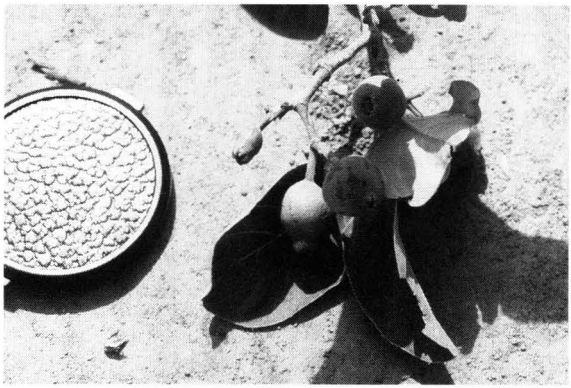

写真 8-7　タンタルスザルのみが採食するモレリアセネガレンシスの果実.

であるかを既存の理論や仮説に照らし合わせて熟考する。そのうえで既存の理論や仮説で説明できないことがあれば新たな仮説を提示する。本章では基本的なデータを基に比較法という生態研究の常套手段を用いて、こうした研究過程を読者とともにたどることができるよう配慮したつもりである。こうした私の意図を反芻していただく意味をこめて、最後に本章の内容を要約しておこう。

　カラマルエにおいて同所的に生息する二種の霊

長類のうち、パタスザルはカロリー源として果実およびアカシア類のガムを、タンパク源としては動物質とアカシア類の豆を主食としたのに対し、タンタルスザルはカロリー源として果実および豆以外の種子を、タンパク源として葉や花を主食としていた。このように両種の間で依存する食物タイプが大きく異なっていたが、いずれの種もうまい具合にカロリーに富む食物タイプとタンパク質に富むタイプを利用していたわけである。そしてこうした食性の種差は、長い四肢をもったパタスの高い移動能力によるものであると考えられた。他方、同時に食性の性差が認められ、いずれの種においても雌がタンパク質に富むタイプを好み、雄がカロリー含有量の高いタイプを好むという一貫した傾向が季節を問わず見られた。出産季におけるこうした傾向は、従来から言われているとおり妊娠・授乳に伴うタンパク質要求量の増加を満たすためと考えられたが、交尾季におけるこの傾向の説明原理としては不十分であった。そんななか、本章により明らかになったのは、交尾季において雄が果実を好むのは果実のカロリー含有量が高いこともあるが、むしろ重要なのはその採食速度が高いためなのである。雄は交尾季には採食よりも、自身の群れの雌と交尾しようと接近する雄を警戒するなど繁殖に関わる行動を優先するために、彼らの採食時間が制限されることから、短い時間に大量に食べることができるタイプの食物を好むのである。