第7章 ひなたぼっこをするサル

―温熱生態学のすすめ

揚妻直樹

動物園でも森のなかでもサルはダラダラとひなたぼっこをよくするものだ。日の光を浴びながらボーっとしてたり仲間どうしグルーミングしてる姿を見て、「サルは気楽でいいな」と感じた人も多いだろう。しかし、サルの生態と気温の関係を知れば、そのひなたぼっこに秘められたサルの切実な事情を理解することができるはずである。

一　哺乳類と温度

ヒトやサルを含め哺乳類は外気温が変わっても体温を一定に保つことができる。これにより体内の生理的反応をつねに最適な状態にし、高い活動性を保つことを可能にしている。この生理的な安定性は脳の発達をも促進し、哺乳類の高い情報処理能力を進化させた一因と考えられている。しかし、その一方で哺乳類は体温を保つために大量のエネルギーを消費するようになってしまった。哺乳類は外温（変温）動物である爬虫類に比べ、生命を維持するエネルギーは数倍も多く必要とするのである。

体温維持にかかるエネルギーは動物の体の大きさによって異なっている。体が大きくなれば、当然たくさんのエネルギーを必要とする。だが、必要エネルギーは単純に体重に比例して増加するわけではない[201]。体温は体の表面から奪われていくので、体温維持のエネルギー量は体の表面積に強く影響されると考えられる（表面積仮説）。大雑把にいって表面積は体長の二乗、体重・体積は三乗に比例する。ここから必要エネルギー量は体重の二／三乗、つまり〇・六七乗に比例して増加するはずである（図7-1上段）。乗数が一未満であることは、体重当たりの必要エネルギーを考えると軽い動物ほど相対的にエネルギーを多く必要とし、逆に重い動物ほど少ないエネルギーでまかなえることを意味している（図7-1下段）。ただし、実際にいろんな大きさの動物についてこれを測ってみると、体重の〇・六七乗ではなくおおむね〇・七五乗に比例して増加している。これは体を維持するエネルギーは単に体表からの熱損失だけから求められるものではなく、体の構造の力学的な強度などの面からも決まっているためと考えられている（弾性相似仮説・重力効果仮説）。

体温維持にかかるエネルギー出費に対し、哺乳類のような内温（恒温）動物は様々な適応性を発揮して体温の節約に努めている。その一つは生理的な適応である。例えば、低温条件におかれたときには体表近くの血管に流れる血液を減らしたり、対向流熱交換という方法で血液の熱を回収するなどして体温が体から逃げにくいようにする。[59] 一方、リスやコウモリなどは気温が低下してくると代謝を下げ、冬眠状態となることで体温維持の出費を減らす。もっともその間、彼らの体温は外気温に左右され活動もできないので内温動物としてのメリットは失われている。

二つ目としては形態的適応が挙げられる。寒冷な地方にいけばいくほど、耳や四肢など体の突起部分を小さくして体

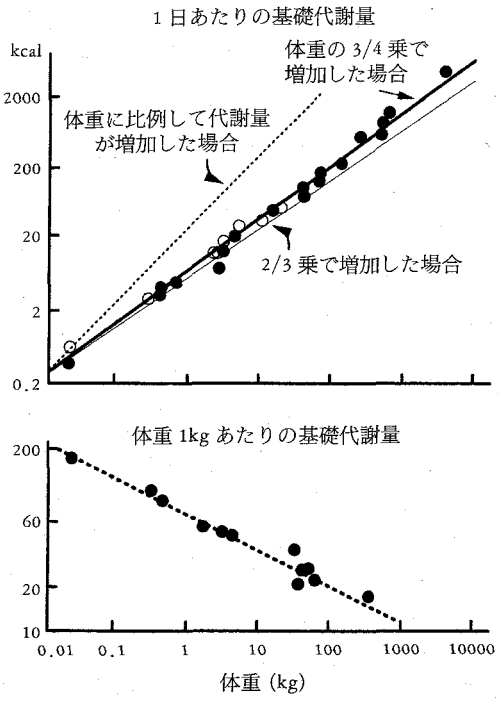

図 7-1　体重と1日あたりの基礎代謝量の関係（上段）．体重が増えると基礎代謝量も増加するが，単に比例するわけではない．したがって，体重 1kg あたりの基礎代謝量は体重増加により減少する（下段）．つまり，体重の重い動物は体重 1kg をまかなうのにより少ないエネルギーで足りているのである．文献 201 および文献 103 より改変．

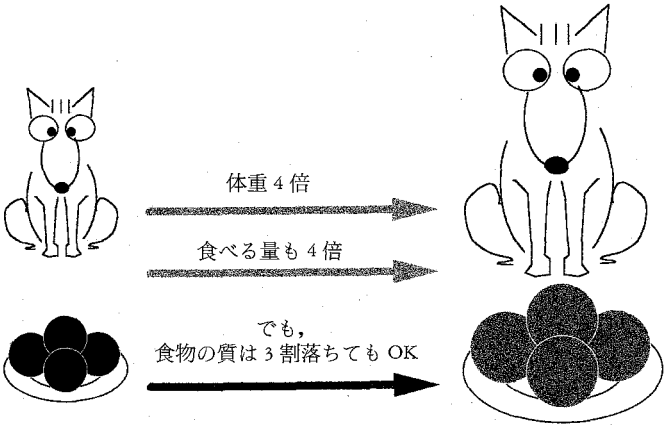

図 7-2　体重 2kg の動物が 4 倍に大きくなり（8kg）採食量も 4 倍に増えるとする．このとき，体重 1kg あたりをまかなうエネルギー量は 3 割も少なくなるので，それだけ質の悪い（単位重あたりのエネルギー量の低い）食物でも体を維持できる．

表面を狭くするというアレンの法則や、体を大きくすることで体重当たりの体表面積を減らすベルクマンの法則などは有名である。また、体毛も体温維持には重要な働きをする。日本の哺乳類などではおもに初夏に毛がわりがみられる。つまり、暑い時期には毛が短く、寒い時期に最も長くなるようにできているのである。

体温維持の適応の三つ目として行動面での適応がある。気温や風などの変動が少ない場所では体温維持エネルギーは少なくてよい。だから、泊まり場や休息所にはそのような場所が選ばれるはずである。また、仲間どうし抱きあって体温の損失を抑えるという集団的な保温行動もみられる。さらにエネルギー源としての食物をどのように食べるかにも、この問題が大きく関わっている。というのも先に示したとおり、体重の重い動物は軽い動物に比べ体重当たり少ないエネルギーで体を維持できるからである。もし採食量（重量・容量）が体重に比例するならば重い動物はより質の低い食物でも体を維持できるのである（図 7-2）[103]。これに対し、軽い動物は高質の食物を選択しなければならない。こ

のように体重当たりのエネルギー必要量が違うことで、食物の選択性も異なってくるはずである。

さて、ここではおもにニホンザルがどのようにして温度環境に適応しているのかについて見ていくことにする。ニホンザルは北は青森県下北半島から南は鹿児島県屋久島まで分布し（巻頭の調査地地図を参照）、また海岸部から標高三〇〇〇メートルの高山帯までの幅広い気候環境に生息している。ニホンザルの祖先がもとは熱帯に生息していたことを考えると、彼らが気温の低い地域に広まっていくには体温維持という壁が立ちふさがっていたはずである。ニホンザルはどんなやり方でこの壁をのり越えたのか考えてみよう。

二　気温適応のための体のしくみ

ニホンザルは一日にどのくらいのエネルギーが必要なのだろうか？　安静にしている八キログラムのサルが気温三〇度の場所にいる場合には約四四〇キロカロリーのエネルギーが消費される。この安静状態で三〇度というのがニホンザルにとって最もエネルギーが少なくて済む条件なのである。そして、この条件における必要エネルギーは基礎代謝率（basal metabolic rate）と呼ばれる。もちろん、運動すればさらにそれだけ多くエネルギーが必要となる。また、気温がこれより上がっても下がっても体温を一定に保つために余計にエネルギーが使われることになる。図7-3上段はニホンザルの消費エネルギー量と気温の関係を示している。[167] 気温三〇度のときに比べ五度では二・五倍もの体熱がつくり出されている。しかし、サルもただ気温に合わせてエネルギー出費を増やしているだけではない。彼らは気温が下がるにつれて体の表面に流れる血流量を減らし血液から奪われる熱を減らすなどして、体温を奪われにくくする。図7-3下段は体内

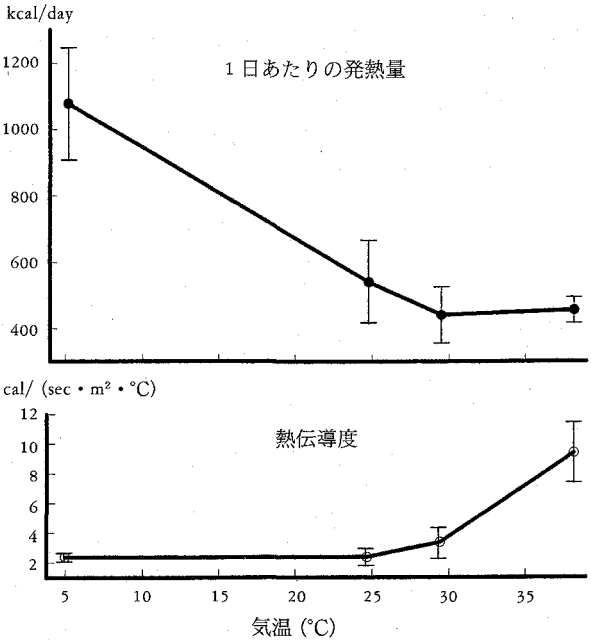

図 7-3　気温による1日あたりの発熱量の変化（上段）と熱伝導度の変化（下段）．気温が上がるにつれ発熱量が減少し，体温調整のためのエネルギー量が少なくてよくなる．ただし，38℃では発熱量はやや増加している．これに対し，体の熱の伝わりやすさは気温上昇とともに増加している．縦の棒は標準偏差．文献 167 を基に作成．

の熱の伝わりやすさ（熱伝導度：condactance）、つまり体温の奪われやすさを示している。暖かいときにはこの熱伝導度が高く、気温が下がるに連れて下がり、体温が奪われにくい体に変化する。この体温を外に漏らさない能力は日頃の生活環境によっても大きく異なる可能性がある。一定気温でずっと飼育されていたサルに比べ寒い野外で生活しているサルでは熱伝導度が低く、より熱を逃がしにくくなっているようである。

皮下脂肪も体温を保持するために一役かっている。寒冷地のニホンザルは秋口に果実などの高栄養の食物を多く食べるので体脂肪量が急激に増加する。その後、冬から春までにその脂肪を消費し、初夏に最低になる。[64] この体脂肪の蓄積は食物の少ない冬にむけて体に栄養を蓄えることと、皮下脂肪を増加させ体温を逃げにくくすることの二つの意味がある。

体毛は体温保持のために進化してきたと考えられる形質で、哺乳類の特徴の一つでもある。体毛は体表に断熱性の高

い空気の層を抱え込むのと同時に、体表付近の空気の対流を抑えて体温が逃げるのを妨げる。体毛を立てたり寝かせたりすることで、この空気の層の厚さを変えることができ、断熱性を調節することもある程度可能である。また、体毛の密度によっても断熱効果は変化すると考えられる。寒冷な下北にすんでいるサルの体毛密度は温暖な瀬戸内海の宮島や伊豆半島の波勝（巻頭の調査地地図を参照）のサルに比べ三割も高い。[83] これは寒さ対策の必要性の違いからきていると考えられる。

三　ひなたぼっこをするサル

❶ ひなたぼっことサルダンゴ

内温動物とはいえ哺乳類の体温はある程度は外気温の影響を受ける。それではニホンザルの体温は気温変動に対してどのように変化するだろうか？　これを知るには一日に何度も体温測定を繰り返さなくてはならない。ところが、サルの平熱を測るのはなかなか難しい。通常はサルを押さえつけたり、椅子に固定したり、痲酔をかけたりして測る。しかし、それでは彼らの日常の体温を測定することはできない。押さえつければサルは暴れて体温が上がるし、痲酔をかければサルの体温調節機能が変調をきたしてしまうからだ。そこで私たちの研究チームでは首輪に温度センサーと電波発信器を仕込み、測定結果を電波で飛ばし、遠くから受信できるようにした。これをサルに付けることにより、普通に活動しているサルの体温をいつでも測定できるようになった。そこで、気温変動の大きい屋外で飼育されている数十頭の

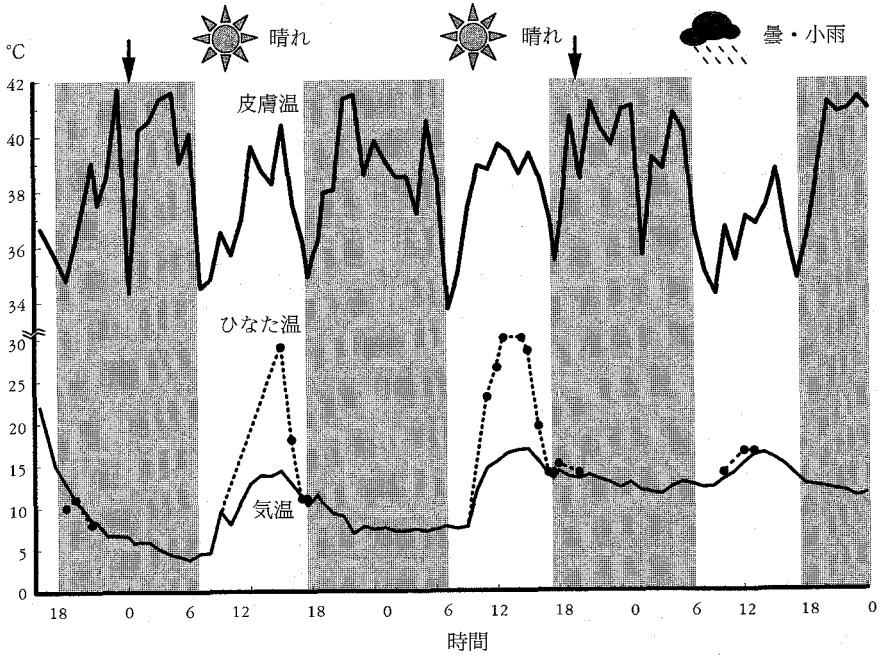

図 7-4　野外飼育のニホンザルの皮膚温の変化．ナマズとマンザイの 2 頭の平均値で表している．日の出や日没時とくらべて昼間（白ぬき部分）と夜間（網かけ部分）にそれぞれ皮膚温が高くなる．ただし，曇りの日ではあまり上がっていない．矢印は夜間にサルダンゴが解けたことを確認した時間．揚妻・東（英）・後藤，未発表データより．

ニホンザルの群れのなかから、ナマズとマンザイと呼ばれている雄二頭にこの首輪を取り付け体温（皮膚温）の日周変動を記録してみた。この実験は愛知県犬山市（巻頭の調査地地図を参照）で一一月に行い、実験期間の最低気温は三・八度、最高気温は一六・八度であった。

一日の体温変化を見てみると、朝に体温は急に下がり、その後は気温の上昇とともに上がっていく（図7-4）。そして夕方になり気温が下がってくると体温も低下した。しかし、日が暮れるとまた急に上昇し、次の朝まで高い状態が続いた。この体温の変動パターンは天気によっても違っている。雨の日は気温自体は高くとも昼の体温上昇はあまりはっきりしない。ところが、天

気がよく陽が射すと顕著に体温が上昇した。これはサルが日光を浴びて体温を高めた、すなわち「ひなたぼっこ」の効果によるものと考えられる。事実、図7-4ではひなたの気温の上昇パターンと同じように体温が上昇している。このようにサルはひなたぼっこをすることで太陽のエネルギーを直接体に取り込み、体温維持エネルギーを節約しているのである。

ところで、一番気温が低いはずの夜になぜサルの体温は高く保たれているのだろうか？　実はサルたちは寒いときにはお互い身を寄せあって塊り、ダンゴ状態（huddling）で過ごす。体を寄せあうことで寒い外気に触れる表面積を少なくすると同時に、お互いの体温を保温に利用しあっているわけである。夜間に何度か急激に体温の低下が見られる。サルたちは夜でも時々ケンカをしたり何かに驚いたりして、一時的にサルダンゴが解けることがある。そうなると一気に体温が低下してしまう。しかし、すぐにまたサルダンゴがつくり直されるので体温はもとに戻る。ひなたぼっこやサルダンゴによってどれだけエネルギーが節約できるのだろうか？　かなり大雑把に推定したところ、こうした行動によって一日の必要エネルギーの一割程度は節約しているようである。

写真 7-1　屋久島の野生ニホンザル母子.

❷　どこで休むか？

それでは野生のサルはひなたぼっこやサルダンゴをどのように活用して

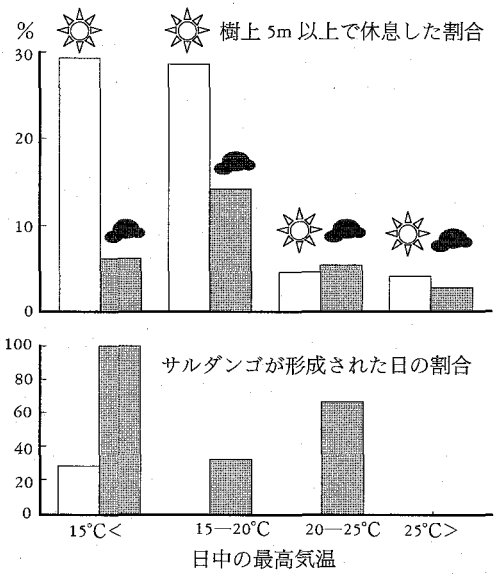

図 7-5　日中の最高気温・天気と樹上での休息割合（上段），サルダンゴ形成頻度（下段）の関係．樹上での休息は最高気温が 20°C 以下の晴れの日によく見られる．サルダンゴは最高気温 25°C以下の曇りの日か，晴れていても 15°C以下の日によく見られる．棒の上のマークは天気を表す．揚妻，未発表データより．

いるのだろうか？　野生のサルは自分でエサを見つけなくてはならない。だから昼間の時間の大半が移動や採食に費やされる。このときにはエサを探したり食べることが優先されるので基本的にサルはエサが多く得られる場所を利用する。一方、移動・採食以外の時間にはサルたちは休息やグルーミングなどしながら過ごす。これらの行動は捕食の危険など特に問題がなければ森のどこでやっても構わない。だとしたら、このときサルたちは最も体温維持のエネルギーが少なくてすむ場所を選んでいるはずである。そこで私は鹿児島県・屋久島（巻頭の調査地地図を参照）に生息するニホンザルの群れ、ハッパ群のメンバーを観察し、彼らが休息するときにどんな場所を選ぶのか調べてみた。

屋久島は南国だといっても冬は低地で三度くらいまで気温が下がる。おまけに季節風が強く体感気温はさらに低い。常緑広葉樹の森なので冬でも林床はあまり明るくならない。場所にもよるが樹冠の高さは五〜一五メートルである。こうした森のなかで日光を浴びるには木の上のほうまで登る必要がある。そこで、休息やグルーミングをしているサルが地上何メートルの樹上にいるか記録していった。

調べてみると、夏の晴れの日にサルたちは林床を休息場所に利用することがわかった（図7-5）。この森では夏の最高気温は三〇度を越えることはあまりないが、樹上の直射日光が当たる場所では三六度にもなる。ニホンザルにとってこれでは暑すぎるので、体温を下げるためのエネルギーが必要となってしまう。そんなときには、サルたちは木陰で過ごすわけである。気温が下がってくると天気の日にサルたちは樹上でひなたぼっこをするようになる。こうなると彼らはいったん木に登るとなかなか降りてこない。樹上の陽射しのなかでボーッとしたり、互いにグルーミングしあったりして気持ちが良さそうである。しかし、観察しているこっちは日陰にいるわけで、ブルブル震えながら彼らの休憩時間が早く終わることをひたすら祈ることになる。気温が低い曇りの日にはサルたちも作戦を変える。そのときはスペースのある地上に移って昼でもサルダンゴをつくる。そして移動・採食を再開するまで、みんなでひっしと抱きあって過ごすのである。このように彼らは気温と天気によって休息場所を上手に使い分け体温維持のためのエネルギーを節約している。

❸ 暑すぎたらどうするか？

ここまではおもに寒さに対する反応を見てきたが、夏の屋久島で見られたように暑すぎるというのも体温調節という観点から問題がある。体温が一定以上に上昇すると代謝や脳に悪影響が出てくる。したがって、暑すぎる場合には体を冷やす必要があり、そのためにエネルギーが費やされることになる。体のなかで生まれた熱を外に放射するために熱伝導度を高め、汗をかき、ハアハアあえぐことで唾液を気化させて体のなかの熱を放出する。[59] しかし、気温が体温より高くなってしまうと大気から熱が体内に逆流してしまう。こうなるともう一切の活動を止めて少しでも気温が低いところ

写真 7-2　ミドリザル.

でじっとしているしかない。屋久島ではそこまでは暑さが厳しくなく、サルの活動はそれほど制約されていない。事実、採食活動は暑い時期は樹上が多く、寒い時期は林床で多く行われており、休息場所とまったく逆である。このことから屋久島のサルで見られた休息場所選択はちょっとした「生活の知恵」程度といえる。しかし、熱帯地方に生息するサルにとっては、高温に対する行動の適応は「死活問題」となる。

ミドリザルはアフリカのサバンナに生息している小型のサルである。草原のなかに点在する小さな林が彼らのおもな採食場所となる。暑い季節の平均最高気温は林内で三四度、林の外だと四五度にもなる。これほど暑いときには体温調節のためのエネルギー出費がかさむので真昼に活動するのは得策でない。そこで彼らは昼間は木陰で休み、気温の低い朝と夕方に活動性を高めるようにしている。しかし、そのために一日のうちで移動・採食に使える時間が短くなり、食物を探し回る面積も狭くなってしまうという。[60] このように暑すぎる気候に対応するためにミドリザルの生活リズムや活動範囲が制約されている。

熱帯には昼は完全に活動を休止させて、夜に活動するサルもいる。彼らがなぜ夜行性なのかについてはいろいろな理由が考えられているが、体温調節エネルギーの節約というのもその一つである。彼らには低い代謝率（hypometabolism）と高い断熱性をもつものが多い。これらの特徴は夜行性の動物にとって体温調節の面から有利であると考えられている（体温調節仮説）。[121] 夜行性のサルは昼の暑い時間はじっとしていて体温調節のためのエネルギー出費をひかえる。代謝も低

いのでさらにエネルギーを節約できる。一方、気温が下がった夜間は体温が奪われやすくそのため熱をつくり出す必要がある。しかし、断熱性がいいことと夜間は活動していることで体が温まるので、体温維持のための出費も少なくてすむというわけである。このように昼夜逆転によってエネルギー出費を最少にしているものもいるのである。

四　気温と食物

ここまでは体温維持のためのエネルギー出費をいかに抑えるかを見てきた。しかし、出費が抑えられたからといってまったく無くなるわけではない。だから出費を補うためにエネルギーを補給する、つまり食物を食べる必要がある。とはいえ、その食物はただで手に入るわけではない。食物を探すためにはやはりエネルギーを使うことになる。つまり、動物は食物によって得られるエネルギーと、その食物を得るためのエネルギーのバランスを考えなくてはならないのである。ここからはサルたちが気温によって何をどのくらい食べるのか、どうやりくりしているかを見ていこう。

❶　気温と採食量の関係

もし気温が下がるなどして体温維持により多くのエネルギーが使われることになれば、それを補うように食物を多く食べる必要がある。私は気温をコントロールできる部屋でサルを飼育し、気温とエサの採食量の関係を調べてみた。実験台には雄のニホンザルのベム、ベラ、ベロとニホンザルの近縁種であるアカゲザルのカツキになってもらった。彼ら

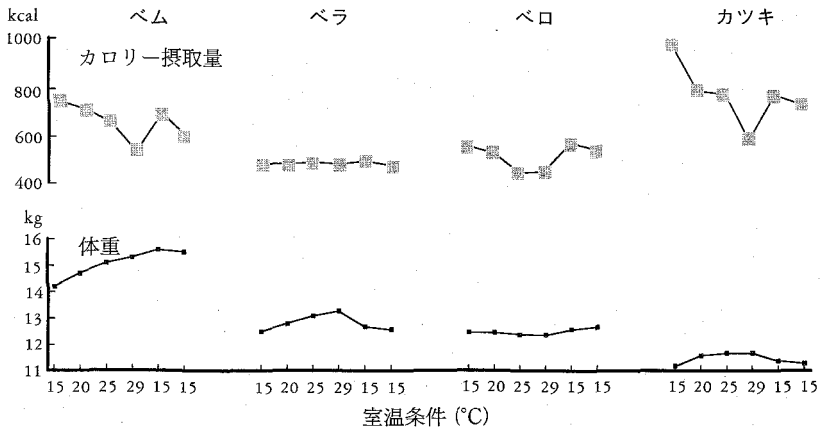

図 7-6　カロリー摂取量と気温の関係．ばらつきがあるもののベム・ベロ・カツキは気温が高くなると摂取量が減り，気温が低くなると摂取量が増えている．ベラの摂取量には変化はないが，体重は気温の上昇・下降に伴って増減している．文献 4 を基に改変．

に毎日一定量の人工食物を与えつづけ、四つの温度条件における彼らの採食量を計ってみた。[4] 動物はヒトと違って必要以上に食べることはあまりない。だから十分なエサがある状態では、彼らは必要量だけ食べ、あとは残すことになる。与えた量と残した量の差し引きで採食量がわかる。

この実験の結果、四頭中三頭のカロリー摂取量はおおむね気温が上がると減少し、気温が下がると増加していることがわかった（図7-6）。残りの一頭については摂取量はあまり変わらない。これは彼に与えた食物量が他のサルに比べ少なく、いつもほとんど食物を平らげていたからである。しかし、このサルの体重は気温上昇に合わせて増加し、低下に合わせて減少していた。ここからサルたちは気温低下によるエネルギー出費に応じて採食量を増やし、摂取エネルギーを増やしていたことが分る。そして十分な食物がない場合には、体に蓄えられたエネルギーを使っていたのである。

❷ 変動環境のなかで何を食べるか？

野生のサルでは気温と食物の関係はどのようになっているのだろうか？　野外では気温が変動するだけでなく、エサの量や質も季節や場所によって様々に変化する。この変動する環境のもとでサルたちはどんな食物を食べているのかを、再び屋久島のハッパ群のサルたちで見てみよう。[1][2]

彼らの食物は成熟葉・新葉・果実・種子・花・昆虫類（節足動物）などである。冬から春にかけては落下したドングリを集中的に採食することもある。一般に成熟葉は消化しにくい繊維質が多く含まれているために重さ当たりのカロリーが低い。これに対し、果実・種子・花・新葉は成熟葉に比べて高カロリーの食物である。このなかでサルの食物としては果実・成熟葉・落下ドングリが重要で、年間の採食割合はそれぞれ二八、一九、一八パーセントを占めている。図7-7には総採食時間に占める各食物が採食されていた割合と各食物の現存量の季節変化を示した。この図を見るかぎり、彼らは新葉・花・果実・種子など高カロリー食物が得られるときにはそれらを食べ、少ない時期には成熟葉を選択しているように見える。

しかし、話はそう単純ではない。彼らが何を食べるかについては各食物の現存量だけでなく、実は気温が大きな影響を与えているのである。食物現存量と気温が各食物の採食についてどれだけ影響を与えているか調べるために、重回帰分析という手法を用いた（図7-8）。まず、主要な食物である果実・成熟葉・落下ドングリについてみていこう。果実の採食では現存量の部分回帰係数がほぼゼロであった。これは果実がたくさんあろうと無かろうと、果実の採食にはあまり影響しないことを意味している。これに対し、気温の部分回帰係数は正の値となっている。これは気温が高ければよ

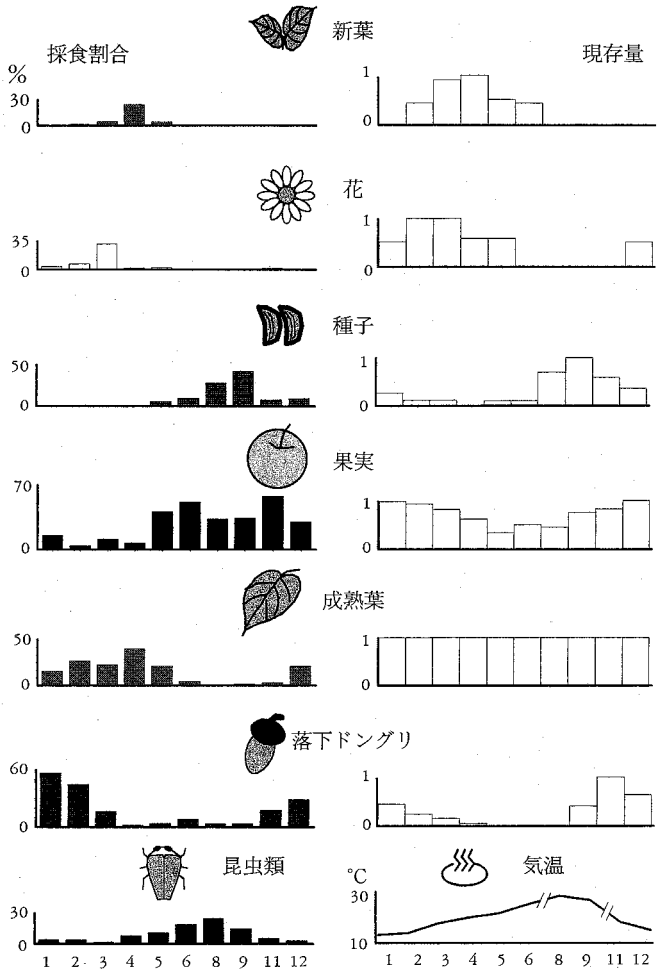

図 7-7　総採食時間のなかで各食物を採食していた割合（左）と各食物の現存量（右），および平均最高気温（右下）．現存量はそれぞれの食物が最も多い月を 1 とした場合の相対量で表している．なお，7 月と 10 月はデータが少なかったため示していない．また，昆虫類の現存量は計測していない．文献 1 を基に改変．

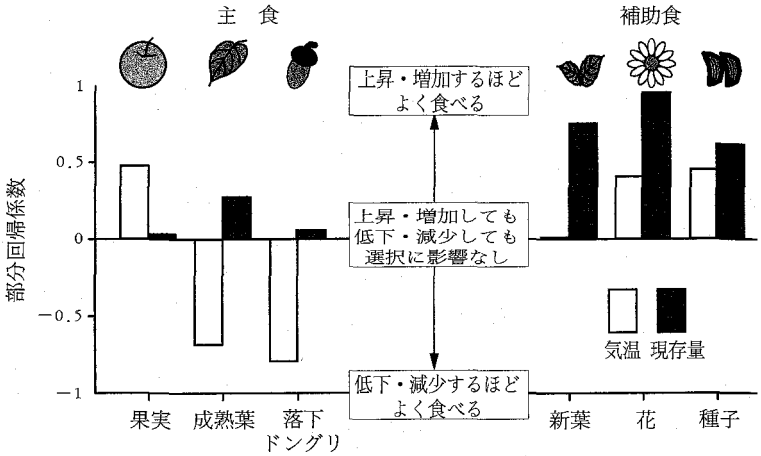

図 7-8　各食物の採食割合に対する気温と食物現存量の影響．気温の部分回帰係数が正である場合（果実・花・種子）は気温が上昇すると採食頻度が増し，係数が負である場合（成葉・落下ドングリ）は気温が低下すると採食頻度が増すことを意味する．また，係数がほぼゼロである場合（新葉）は気温がその食物の採食にあまり影響を与えていないことを示す．同様に現存量の部分回帰係数が正である場合（成熟葉・新葉・花・種子）は現存量増加により採食頻度が増し，ほぼゼロの場合（果実・落下ドングリ）は現存量がその採食にあまり影響していないことを意味する．文献 1 を基に改変．

り果実を採食することを示している。事実、果実の採食と現存量の変化をよく見てみると、現存量のピークは冬期であるのに対し、採食のピークは夏であり、あまり一致していない。もっとも、果実がまったくなければサルたちはそれを食べようがないので、果実の採食に現存量が効かないはずはない。しかし、この森では果実の現存量に変動があるもののつねに一定量以上存在するので、このような結果が起こりうるのである。一方、成熟葉と落下ドングリについては気温の部分回帰係数は負の値であった。つまりサルたちは気温が低くなると成熟葉や落下ドングリを多く採食するようになることを意味する。いずれにせよ、サルのおもな食物については現存量よりもむしろ気温のほうが大きな影響を与えているのである。同様の分析を新葉・花・種子について行ってみると、これらの食物については現

存量の影響がより強いことがわかった。つまりサルたちは補助食として季節的に得られる食物については気温に関係なく、それらが得られる時期に集中的に採食する。しかし、最も基盤となっている主食をどれだけ食べるかは気温によって左右されているわけである。

では、なぜ食物選択に気温が影響を与えるのだろうか？いくつか考え方があるが、その一つを紹介しよう。この問題を考える場合には食物の質ばかりでなく、森のなかでの見つけやすさも頭に入れておかねばならない。いくらカロリーが高い食物であっても、探すのに大変な労力がかかってしまうのなら食べる価値はない。だから食物の選択においては探索コストと食物の質のバランスを考えることが必要なのである。サルたちが採食する木の密度を推定したところ図7-9のようになった。成熟葉は質は低いが常緑樹林にはふんだんにあるので探すのに苦労しない。一方、果実・種子・花・新葉は質は高いがそれらをつけている木は少ないので、あちこち探し回らなければならない。

そこでまず気温の高い季節を考えてみよう。この時期は体温調節のエネルギーが少なくて済むので、摂取しなければならないエネルギーは少なくてよい。それを満たすだけのエネルギーは少々探索コストが高くても高カロリーの果実を

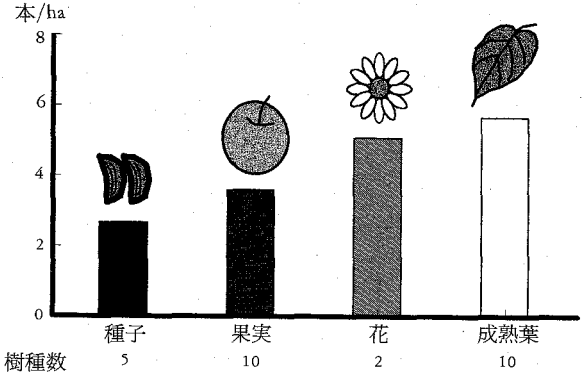

図7-9　種子・果実・花・成熟葉のおもな採食樹種について採食木となりうる木がどの程度あるのかを推定した．その結果，この森では成熟葉が採食される樹種の採食木は平均5.7本/haあるのに対し，果実が採食される樹種では3.6本/haしかないことがわかる．文献2を基に作成．

採食することでまかなうことができる。一方、気温が低くなってくると体温維持のためにエネルギーが多く必要となる。この増加した必要エネルギー量を果実だけで満たすにはかなりの果実を探さなければならない。しかし、一定量以上の果実を見つけるとなると、どうしても探索効率が悪くなり出費も多くかさんでしまう。また気温の低い時期に多く活動すると、より体力の消耗が激しいかもしれない。ところがサルたちが住む常緑樹林には成熟葉はいつでも豊富にある。成熟葉はカロリーが低くとも探索コストはあまりかからない。そうすると得られるカロリー量と探索コストの差、つまり純摂取カロリー量は図7-10のようになっていると考えられる。暖かい季節には相対的に果実を食べたほうが純利益が高いが、寒くなると探索の出費がかさみ純利益が落ち込む。一方、成熟葉の採食では純利益は気温にあまり影響されない。その結果、寒い季節では成熟葉も果実もそれほど変わらない値となる。結局、気温が高い時期には果実が採食されるが、低くなると成熟葉がよく採食されるようになるわけである。

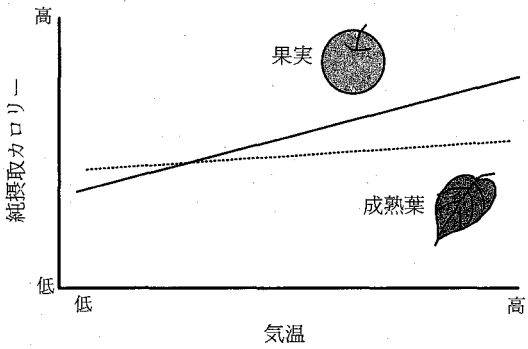

図 7-10　純摂取エネルギーは気温や食物によって変わる．探索コストが大きな果実は，気温が低くなり必要カロリーが増加してくると摂取効率が悪くなると考えられる．これに対し，成熟葉は探索コストが低いので気温の影響を受けにくい．

❸ 体のサイズと食物

体サイズの大きいほうが体重あたりの体表面積が狭く、奪われる体温も少ない。だから単位体重を維持するためのエネルギー量は少

なくてすむ。そのため体サイズの大きな動物は総摂取カロリーは多く必要なものの、食物の質は低くてもよいことを前に説明した。この体サイズと食性の関係は有蹄類において見出され、ジャーマン＝ベルの法則として知られている。[108]では、この法則は霊長類にも当てはまるのだろうか？　霊長類各種の体重と食性の関係を見ると体重が重くなるにつれ昆虫食から果実食、そして葉食へと徐々に食性が変わっていくことが分かる（図7-11[113]）。昆虫類は果実に比べると小さいし、チョロチョロ動くので捕まえるのに手間がかかる。だから大量に見つけるのは大変だが栄養価は高い。これは総カロリーは少なくてもいいから高栄養の食物を食べなくてはならない小さな動物に適した食物といえる。ついで果実は糖分などを含むので高栄養である。これに対し、成熟葉は低カロリーだが森林内に葉は大量にあるので探すのには苦労しない。つまり食物の栄養価と獲得コストはまったく逆の関係になっている。そして、霊長類でも体重が重くなるにつれ食性が昆虫食→果実食→葉食と、より現存量は多いが質の低い食物を採食するようになっており、ジャーマン＝ベルの法則があてはまっているのである。

これは種間にみられる体重と食性の関係だった。しかし、この法則に従えば同じ種であっても体の大きさの違いによって食性が異なるはずである。そこで屋久島のハッパ群について体の大きさと食性の関係を分析してみた。体の大きさの違いは個体差によっても生じるが、それよりも年齢や性による違いのほうが大きい。そこでサルの体のサイズを性年齢によってクラス分けし、それぞれのクラスの食性を調べてみた。クラスは一〇歳以上のオトナ雄、八歳以上のオトナ雌、二～四歳以下のコドモの三つに分けた。屋久島のサルの体重はきちんとは調べられていないが、雄クラスでだいたい一二キログラム、雌クラスで七キログラム、コドモクラスで四キログラムくらいである。

各クラスの食性を比べてみると、どのクラスでも果実・種子・花といった果実食の占める割合が高い。しかし、昆虫類の採食では体の小さなコドモクラスで割合が高い（図7-12）。一方、体の大きな雄クラスでは成熟葉を多く食べる傾向

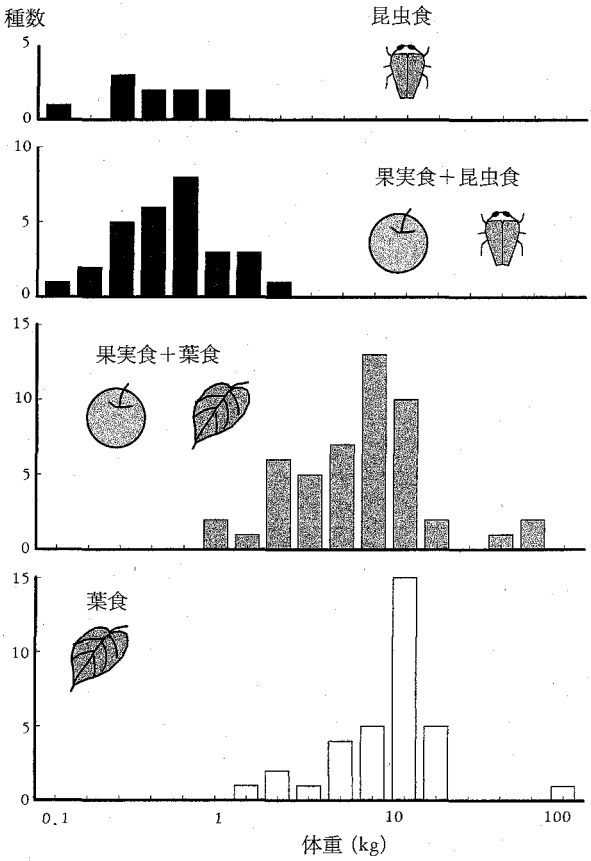

図 7-11　霊長類にみられる体重と食性の関係．それぞれの食性をもつ種が各体重クラスに何種類いるかを表している．体重が重くなるにつれ食性が徐々に昆虫食から果実食，葉食に変わっていく．文献 113 を改変．

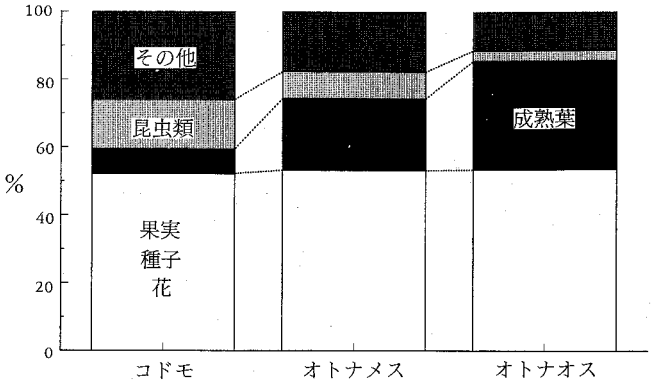

図 7-12　各体重クラスの食性．果実・種子・花の採食割合はあまり変わらないが，昆虫類についてはコドモ→雌→雄の順に減少し，成熟葉については順番が逆になっている．揚妻，未発表データより．

にある。そして、中位の雌クラスではその中間的な食性を示している。つまり同じ種であっても体が大きくなるにつれ昆虫食性が弱まり葉食性が強まるという体サイズと食性の関係が見出されるのである。

ただし、こうしたサルの性年齢クラスで食性が異なることについては往々にして別の説明がなされてきた。例えばコドモは体重が軽いので枝先にまで食物を探索することができるが、重いオトナにはそれができない。つまり、体の重い個体は利用できる空間が限定されており、その結果、食物も変わってくるというものである。しかし、私が観察したサルたちでは、樹上の高い部分（当然、枝も細くなると考えられる）をよく利用するのは体が重いオトナ雄で、コドモはむしろ地上で最も頻繁に採食している。だから体サイズによって利用可能な空間が制限されたために食性が変わっているわけではない。また、雌は妊娠したりコドモを育てるためにより多くのエネルギーやタンパク質を必要とする。そのために栄養価の高い食物を選択的に食べているという考えもある。しかし、雄にかぎって体重と食性を調べた研究からも、図7-12と同じような体サイズと食性の関係が得られている[57]。したがって、

同種内の食物の選択についてもジャーマン＝ベルの法則でかなり説明がつくと私は考えている。

五　温熱生態学のすすめ

サルたちは気温環境に対し、実に様々な方法で適応している。この気温環境に対する動物の生理・形態・行動・食性などの適応性を理解する研究分野は「温熱生態学」と呼ぶことができよう。ニホンザルの温熱生態学は今後展開できる余地が多く残されているといえる。例えば、寒いときにサルたちはダンゴ状態でお互いに体温保持を行う。このとき、個体どうしは非常に近くなる。普段は近づくとすぐにケンカばかりしている仲の悪い者どうしでも、くっつかなければならない。このジレンマを彼らはいったいどのように解決しているのだろうか？　また、雄は生まれた群れを離脱し一時的に単独生活する。そうなるといくら寒くてもサルダンゴをつくれないので、群れにいる個体よりもエネルギー出費がかなり増すことになる。ニホンザルでは一般に雄が雌よりも数が少ないのは雄の場合、単独生活時に体温維持のエネルギー出費がかさみ、そのために雌に比べ死亡率が高くなっているためかもしれない。こんなふうに気温環境はサル社会の基本的な部分にも大きな影響をおよぼしている可能性がある。また、熱帯に起源をもつにもかかわらず寒冷な土地にまで分布を広げたニホンザルにとって体温保持は重大問題となっていたはずである。熱帯に残ったニホンザルの近縁種の気温適応との比較を多角的に行うことで、ニホンザルの進化の道筋に新しい観点から光をあてられるはずだ。気温と生態の関係を問い直すことで、これまで誰も気がつかなかったニホンザルの意外な姿を見出すことになるだろう。