第2章 ホホジロマンガベイの採食行動と果実食ギルドにおける地位

丸橋珠樹

霊長類は、熱帯林の林冠で最大の重さをもつ動物系統群であり、種子散布と種子破壊の両面で植物との共進化が見られる。霊長類は熱帯林の生物多様性の維持保全にどのような役割を果たしているのだろうか。

ボッボボボ……と地鳴りのような声、ホホジロマンガベイ雄のなわばり音声が聞こえてくる。真っ黒な体に長い頬の毛が印象的なサルである。高い梢を木から木へ大きなジャンプを交えて活発に動き回り、観察者を気にもかけない豪胆な目つきをしている。

調査地はコンゴ共和国の北のはて、中央アフリカとコンゴが隣接する熱帯林であった。ヌアバレ・ンドキ国立公園は、地上最後の秘境あるいは動物の楽園ともいわれている。この公園設立やこの地域の保護活動を支えてきた柱の一つが、日本人による霊長類研究であった。

最も早くこの地域の重要性を指摘したのは、丹野正（弘前大学）であった。一九八三年、東アフリカの狩猟採集民であるムブティー人との比較を行うため、中央アフリカに新たなフィールドを求めて狩猟採集民であるバカ人の地を訪れた。ボマサという地名が伝えられ、「村の奥には入らずの森が広がり、動物は人を見たこともなく、ゴリラもチンパンジーもゾウもたくさんいるらしい」との情報が寄せられた。幅一キロメートル以上もの広い湿地帯が、人の侵入を拒む障壁となっているらしい。この情報を基に三谷雅純（兵庫人と自然の博物館）や黒田末寿（滋賀県立大学）らが霊長類の研究フィールドとして開発していった。この熱帯林には、ゴリラとチンパンジーが同所的に生息していて、近い将来、人づけの可能性があるかもしれない好適な調査地であることはすぐ判明した。三谷と黒田に続いて、鈴木滋、西原智昭、竹之下祐二らの大学院生が大型類人猿の長期連続調査を開始し、アフリカ大陸でも最も可能性の高い霊長類の研究フィールドとして成長していった。中央アフリカでゾウの研究に従事していたマイク・フェイやコンゴ人のR・オコ博士らと黒田、三谷らが協力してヌアバレ・ンドキ国立公園が創られていった。[21][146] 私がホホジロマンガベイを研究したのは一九九〇年と九六年の二度だった。

この森には、大型類人猿ではツェゴチンパンジー *Pan troglodytes troglodytes* とニシローランドゴリラ *Gorilla gorilla gorilla* が

生息している。葉食に特殊化したコロブス類としては、小さな群れをつくるクロシロコロブス *Colobus guereza* と数十頭もの大きな群れをつくるアカコロブス *Colobus badius* が生息している。グエノン類 *Cercopithecus* 属は体重三〜五キログラム程度の小型・中型のサルであるが、マンガベイ類 *Cercocebus* 属は体重一〇〜二〇キログラム以上の大型の樹上性霊長類である。マンガベイとしては、湿地林や川辺林が生息地であるアジルマンガベイ *Cercocebus galeritus agilis* と乾いた森林に生息しているホホジロマンガベイ *Cercocebus albigena* の二種が同所的に生息している。グエノン類としてはクチヒゲザル *Cercopithecus cephus*、オオハナジログエノン *Cercopithecus nictitans*、クラウンザル *Cercopithecus pogonias*、ブラザザル *Cercopithecus neglectus* が生息している。湿地林に生息するブラザザル以外の三種は、ホホジロマンガベイと同じ乾いた森林に生息している。

植物と動物が種子散布の利益と食糧としての果実で結ばれている関係では、複数の動物の生態や形態が、植物の果実や種子の一群の特徴と共進化している場合がある。このような関係は、拡散的共進化と呼ばれている。一種と一種との関係である種特異的な共進化とは違い、拡散的共進化では、関係する動物のグループと植物のグループはギルドと呼ばれる。*Cercopithecus* 属と *Cercocebus* 属は、主として果実を利用する昼行性霊長類のギルドである。しかし、ホホジロマンガベイは果実食者であるが、小型霊長類にはみられない未熟・完熟の種子食がみられる点で大いに異なっている。

本章では、まず調査地にどのような木がどれくらい生えているかを示し、ホホジロマンガベイがそれらをどのように利用したかを検討する。熱帯林には非常に数多くの木が他種多様に生えているが、群れがある期間に実際に利用する採食場所はごく少数にかぎられており、繰り返し利用していた。一本一本の木と群れとは強い関係で結ばれている。熱帯林では果実生産は季節を追って大きく変化しており、果実資源の変動に応じて食物構成を変化させていた。植物は種子をホホジロマンガベイに散布させる工夫が必要である一方、ホホジロマンガベイの種子食にも対抗しなければならない。長い年月をかけてホホジロマンガベイと植物との共進化の証拠を垣間みることができた。群れの細かな採食行動の分析

や記述のところをざっと読み飛ばし、まとめのところまで進んでいただいても構わない。彼らの遊動域内で彼らが利用する木はほんのわずかしかない点に注目して欲しい。

一　群れの人づけ

調査は、ともに一四頭からなるダント群とＫＤ３群で行った。ダンド群は川から遠く離れた内陸の混合林に生息しており、ＫＤ３群は川岸の *Gilbertiodendron* 林と混合林をともに利用する群れであった。ダンド群は一九九〇年の一月から二月の乾季に、ＫＤ３群は一九九六年の雨季八月に調査した。ちなみにダンドは現地の言葉でハリナシバチを意味しており、この群れの遊動域の真ん中でコンゴ人助手らとダンド（ハリナシバチ）の蜂蜜を賞味したことに由来している。カンダ（ＫＤ）群の名は調査キャンプが開かれた地名である。

人づけは意外なほど簡単にできてしまった。コンゴの面積は日本より少し狭い三四万平方キロメートルで、人口は一七〇万人にすぎない。首都ブラザビルと第二の都市ポンノワールにその大半が集中し森林地帯での人口密度は極端に低い。カメルーンとの国境を流れるサンガ川沿いのボマサ村が国立公園への入り口である。調査地までは、歩きとカヌーの旅で二泊三日かかかり、この森に入り込むのは密猟者以外まったくいない。大型類人猿の調査地としてキャンプの近くでは長年研究者が行き来していて、ホホジロマンガベイはほとんど人に馴れかかっていた。彼らが採食している木の下で観察しても逃げなくなるのに二週間ほどしかかからなかった。追跡する私が森の地形やサルの動きに慣れるのに、これくらいの時間は必要だった。

現地の森や動物に慣れているサル追跡のために雇ったコンゴ人助手（トラッカー）たちとともに群れを追跡し、群れが採食した木や蔓などの食物パッチにはナンバーテープを打ち付けてマークした。食物種の標本を採取し、彼らが食べた果実はその場で採集し果実の諸性質の計測を行った。作成した標本は、帰国時にブラザビルの植物標本庫で種同定を行った。群れを追跡していて利用樹が数十本に達したころ、遊動域を正確に把握するため調査路と樹木どうしの位置関係を測量して簡単な地図を作製した。幸い高低差がほとんどない平らな森が続き、増水しても渡れない川がほとんどない地形であり、大きなゾウ道を主要調査路として利用できた。

木を個体識別して調査を効率よく進めようと、新しく採食しているのを発見した木にはナンバーテープをつけていた。熱帯林では、狭い遊動域とはいえ木相互の位置関係を体で覚えることはなかなか難しい。新番号をと指示すると「この木にはこの前付けたじゃないか。ここだよ。」と驚かされるのが常であった。テープをつけたときには反対側から群れを追跡してきたのだった。トラッカーたちは紙の地図というものを理解していない独自の土地認識をもっているので、どの木へ行こうと伝えるのは難しかった。風の強い日に草を切ってその上に寝っころがってサルを観察した場所で会おうとか、ハチ蜜を採取したそばの倒木で会おうとか、転んでケガをした木などといえば互いに理解できた。小さな事件が積み重なり私にも彼らにも森がエピソードに満ちたものに変わっていった。こうしてあの木この木と区別しながら、木を単位としてサルを追跡できるようになっていった。

木やツルに果実が実っているときのように食物が団塊となっている場所は食物パッチと呼ばれる。サルの連続した採食行動は採食バウト（以下FBと略す）、採食した食物パッチは採食パッチと呼ぶことにする。群れの採食が始まるとその時間から五分間経過するたびに採食パッチで食べているサルの性や年齢を記録した。このような調査方法をスキャニング法という。スキャニング法で採食記録が得られた総個体数に対するある食物種やある木での採食個体数割合を利用率

として算出した。採食木には利用順位をつけ、その累積を計算して採食行動の構造を解析した。測量に基づいて記録された群れの移動経路や食物パッチの位置はデジタイザーで入力し、パッチ間の距離や移動速度を計算した。地図を一〇〇メートル区画に区切り一ヘクタール区画を単位として利用率などを算出した。

二　森にはたくさんの木が生えている

コンゴ北部の熱帯林はアフリカの熱帯林分布からすると縁辺に位置しており、雨量もさほど多くはなく、乾季も強く長い（図2-1参照）。ダンド群の調査期間はちょうど乾季の盛りにあたっていて、調査期間中四〇日間に雨らしい雨は一度も降らなかった。

調査地では四つの植生帯を明瞭に区別することができた。湿地林、湿地草原、*Gilbertiodendron* 林、混合林の四型である。湿地林は川のなかに成立する浸水林であり、湿地草原は *Hydrocharis* を主とする川岸の湿地に成立している草原である。*Gilbertiodendron* 林は川辺に沿って帯状に連続する純林である。混合林は多種で構成される林で、内部に大小様々な大きさのヤブや草原が混じっている。ホホジロマンガベイは湿地林と湿地草原に入ることはまったくなかった。

川沿いに発達する *Gilbertiodendron* 林では樹冠が連続しているが、混合林ではいくつかのタイプの林分や草原状植生がモザイクとなって林冠は大きく凹凸し不連続となっている。混合林のなかには、巨木が連なり林床も歩きやすい林分、*Gilbertiodendron* が数十本だけの小さな純林、林床には単子葉類がおい茂る樹がまばらに生えた林分、まったく樹木が見られずもぐり込むのもままならないヤブなどが複雑に組み合わさっている。そのため、ホホジロマンガベイが林冠を移動でき

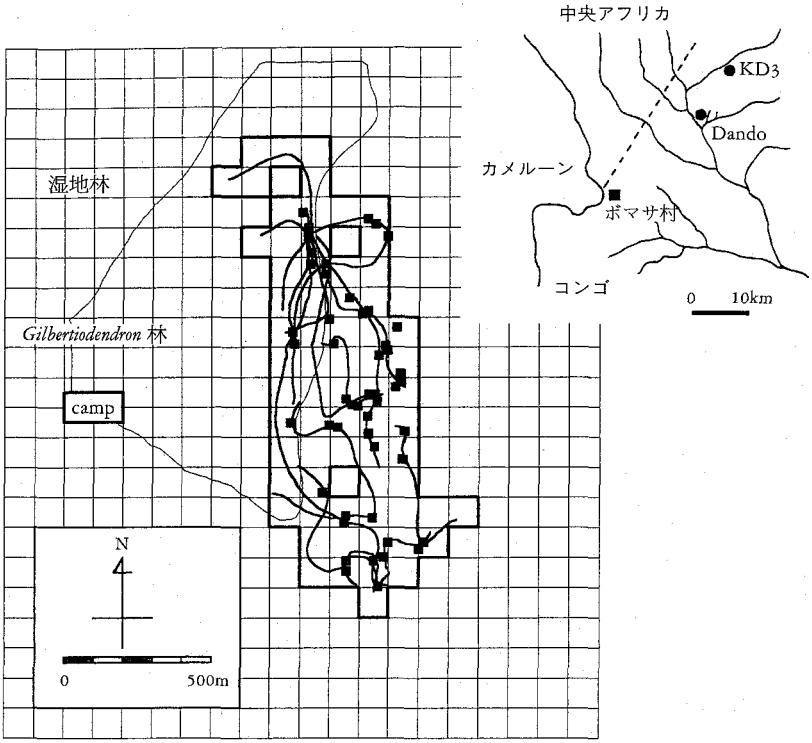

図 2-1　KD3 群の遊動ルートと採食パッチの位置図．毎日の遊動ルートと採食パッチが小さな■で示されている．一区画は，100 メートル四方である．川辺には *Gilbertiodendron* の純林が広がり，南と東には混合林が，北の川は大きな湿地林となっている．ヌアバレ・ンドキ国立公園内のカンダキャンプには，ボマサ村から一泊二日の行程である．ダンド群と KD3 群の調査域が図示されている．

る三次元ルートはごくかぎられている。この木のこの枝からは隣のあの木のあの枝に渡るしかないというような場所がいくつもあり、群れを追跡していて群れ構成を確認できる絶好の機会でもあった。

サルが利用する森にはいったい何本くらいの木があるのか、どんな森林構造になっているのかを調べた。人の胸の高さで測った木の太さである胸高直径が三〇センチメートル以上の樹について、調査線の両側五メートル、つまり幅一〇メートルに生育している樹の位置とサイズクラス（三〇センチメートル単位）を記録した。種の同定が可能なときには種名を記録し、トラッカーが述べる現地名も合わせて記録したが、種構成を議論できるほど正確なものとはならなかった。*Gilbertiodendron* 林では七二五メートル、混合林では九七五と八〇〇メートルの調査路を設置して調査した。

Gilbertiodendron 林の樹密度は一二〇本／ヘクタールであった。一方、混合林の密度は一九四本と一五八本であった。平均のサイズ構成は *Gilbertiodendron* 林のほうが大きく、最頻度クラスは *Gilbertiodendron* 林では九〇から一二〇センチメートルだったが、混合林では三〇から六〇センチメートルであった。

三　マンガベイが利用する木の数は少ない

ホホジロマンガベイがその遊動域で利用する木の割合は、一パーセント程度にすぎない（表2-1参照）。群れは一日に平均五・六本の木を採食のために訪れるにすぎず、数十日単位でみると、繰り返し訪れる二〇本ほどの木でほとんどすべての食糧を得ている。

KD3群が一三日間で利用した木やツル食物パッチは四六個だったが、ツルなどを除いて木だけに限定すると、三六

表 2-1　採食行動と土地利用に関する諸数値の KD3 群とダンド群の比較

群れ名	KD3	ダンド
頭数	14	14
生息環境	*Gilbertiodendron* 林と混合林	混合林
観察時間	93h36m	145h15m
群れ追跡日数	13 日	26 日
平均日観察時間	6h25min	5h35min
総追跡距離	9,059m	12,307m
遊動域 (ha)	68ha	52ha
採食 FB 数	65	208
採食木数	46 本	111 本
1 回利用木	34 本	67 本
3 回以上利用木	3 本	19 本
推定存在木数 (dbh＞30cm)	10800	9300
推定利用率	0.43%	1.2%
食物種数	16	25
上位 5 種の累計 (%)	90.3%	76.3%
10 種の累計	97.5%	93.2%
上位 5 本採食木の累計 (%)	50.1%	27.6%
10 本採食木の累計	76.3%	43.9%
20 本採食木の累計	91.0%	65.4%
一日の平均食物多様度	0.97	1.22
平均利用種数	3.62	4.73
平均利用木数	4.38	7.0
採食時間割合	24%	48%
一日観察移動距離	697m	473m
平均 FB 時間	27.3min	22.1min
平均 FB 間距離	191m	67m
移動速度	1.77m/min	1.41m/min
移動速度 (除く採食)	2.36m/min	2.99m/min
平均伴食個体数	3.1 頭	5.3 頭
単独 FB 数	16	32
FB 時間	11.9min	9.31min
伴食 FB	49	176
FB 時間	28.8min	24.5min

本の樹食物パッチを利用していた。ＫＤ３群の遊動域内にある三〇センチメートル以上の木の本数は推定一万八〇〇本となる。したがって、〇・四パーセントの樹が食物パッチとしてこの期間に選択されていたことになる。ダンド群の二六日間追跡での利用本数は、一一一本であった。ダンド群の遊動域では推定九三〇〇本なので、一・二パーセントとなった。一日群れを追跡していても、利用するのは五〜七パッチ程度にすぎず、群れはほんの少数の木で食糧を獲得していた。

木を単位とした利用からみると、群れが繰り返し利用する主要食物パッチがみられ、上位二〇本で大部分の採食が行われていた。ダンド群では、利用順位第一位から一〇位までの合計は全採食時間の四四パーセントを占めており、二〇本まででは六五パーセントだった。第一位の木には五回訪れ、全採食時間の六・六パーセントを占めていた。上位一〇本の木では三七回の利用がみられ、一本平均三・七回の訪問があったことになる。ＫＤ３群で同じように分析してみると、調査期間の短いせいもあって、上位一〇本で七六パーセントも占めていた。

群れが採食する食物種を利用順に累積してみると、上位五種でほとんどの採食時間が費やされていた。ダンド群の上位五種の累積は七六パーセント、ＫＤ３群では九〇パーセントにもなっていた。利用種数はそれぞれの群れで二五種と一六種も観察されるが主要食物は少ない。結論としては、サルの群れは主要食物種の数少ない木の利用を中核とし、広く動き回ってその他の多様な食糧資源を、少しずつ利用しているという採食戦略をもっていると考えられる。

四　利用する場所も少ない

森林利用率と採食構造の反映として、中核的利用域と周辺利用域とを明確に区別することができた。遊動域を一ヘクタールの区画に分けて通過回数や区画内の採食樹数や利用率を基に構造を調べた。一三日と追跡日数の少ないKD3群では、一日しか通過しなかった区画は三二にものぼっていた。二日利用が二二、三日以上利用は五区画にすぎなかった。区画と食物という視点からみてみると、六八ヘクタールの遊動域のうち四〇区画では食物パッチ利用がみられなかった。一つの食物パッチを含む区画は一五、二食物パッチを含む区画は八、三パッチが三、五パッチが一区画であった。遊動域のほとんどはただ通過するだけだが、食物パッチの集中する少数の区画は、何度も訪れ採食を繰り返す中核的利用域だといえる。

ダンド群では、二六日間の長いデーターがとれたのでこの群れの遊動を詳しく検討していくことにする。この観察期間で群れを総計一二・三キロメートル追跡した。ニホンザルだと早朝から夕刻まで移動を続けるが、ホホジロマンガベイは夕方四時を過ぎる頃になるとほとんど移動しなくなる。林内は徐々に暗くはなるが、林冠はまだ明るいのに採食も移動もやみ、眠りの体制に入ってしまう。朝も遅く、夕刻の場所からあまり移動していないので、樹の揺れ音や声で再発見が可能であった。幸い二月二日から二月一六日まで一五日間のダンド群の連続追跡ができた。観察を終えた場所から翌朝再発見した場所までの平均距離は二三七メートルであった。この連続一五日間の追跡について、夕刻に群れの観察を終えた場所から翌朝の再発見までの直線距離も加えて、一日の平均移動距離を推定すると七二九メートルであった。

あとで詳しく述べるが、ダンド群の遊動域にただ一本しかなかった*Holoptelea*を集中採食していたときには、翌朝もほぼ同じ場所で発見することができた。しかし、このような重要樹がある場合でも、その樹の周りで一日中じっとしているわけではなく、他の日と同様に森を移動して回り、また同じ木に戻って来るという行動を繰り返していた。

五　かぎられた木を繰り返し利用する

ダンド群は、調査期間中五二ヘクタールの遊動域を利用していた（図2-2参照）。遊動ルートをみるとわかるように、この群れの動きはいくつかの特定ルートと反復利用する木で特徴づけられていた。一本の木の実りが群れの遊動を劇的に変えていた。

群れが最もよく利用した*Holoptelea*の大木へのとりつきはただ一本のロープだった（写真2-1参照）。この巨木は大きなヤブの縁に位置し、孤立していた。ある日、群れがやけに緊張して普段は降りることもない低い樹林を伝って、その先のヤブにむかって行った。こんがらがったヤブをはい進んで小さなすき間から静かにのぞいてみると、群れは苦労していた。根元の小木のてっぺんに乗り樹を前後に揺すって反動をつけ、三メートルくらいジャンプして大木の幹に飛びついた。さらに、樹冠部から垂れ下がって幹にへばりついている*Ficus*（イチジクの仲間）の気根の端にとりつこうとしていた。手がかりのない高さ四〇メートル以上の*Holoptelea*で採食する唯一のロープであった。揺すり方を失敗するとヤブに落ちてしまい、またやり直し。コドモだけでは体重が軽くて飛び移るのに必要な反動を得られず、ジャンプ力もないので何度も失敗した。オトナといっしょに登って、ちゃっかりオトナのゆらしに便乗して飛び移る場合もみられた。

□ *Celtis zenkeri* (38)
○ *Eribroma oblonga* (9)
× *Capaifera mildbraedii* (4)
▲ *Chytrantus atroviolaceus* (3)
■ *Erythrophloeum suaveolens* (20)
● *Funtumia elastica* (8)
△ *Celtis adolfi-friderici* (3)
◇ 豆科 *shoot* (3)

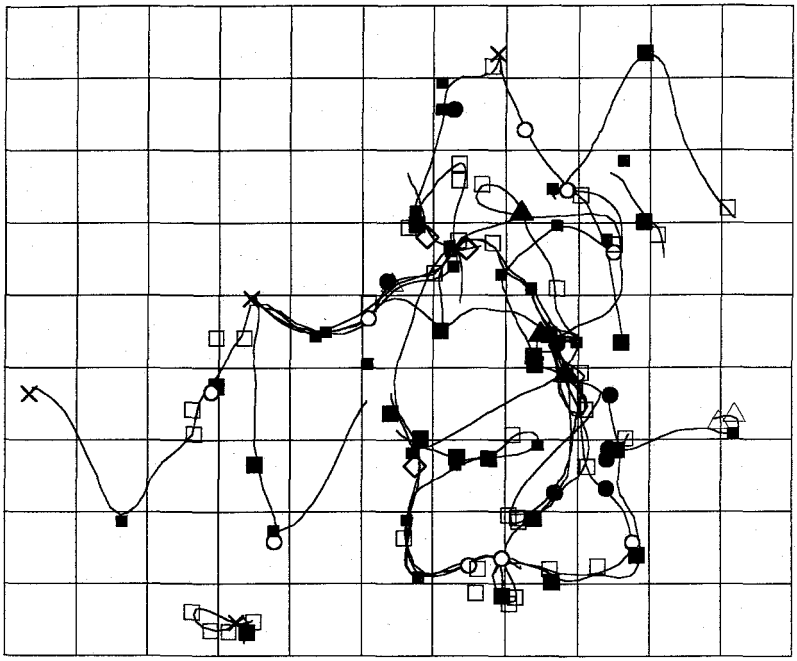

図 2-2　ダンド群の遊動ルートと利用食物パッチ．1990 年 1 月～3 月，26 日間 146 時間 15 分の追跡ルートを表示している．それぞれの種名は記号で示されており（　）内の数字はそれぞれの種の採食本数を示している．一区画は，100 メートル四方である．

写真 2-1　*Holoptelea grandis* の大木に飛び移って登ろうとしているホホジロマンガベイの雄.

この木へは九回の訪問がみられたが、採食した個体数の平均は七・七頭であった。全群一四頭がすべて登った場合もあったが平均すると群れの半分ほどで、結局うまくとりつけない個体も多かった。この木での採食が終わると隣の木の樹冠に、二〇メートルほどもの落差をもろともせず飛び出していく姿は勇壮でさえあった。このように、ある木での採食に利用する特定のルートやヤブを通過するために使う一列の樹などがあって、彼らの動きに慣れてくるとどこへむかおうとしているか推測できた。

遊動図からわかるように繰り返し利用樹がいくつもある。ダンド群は一一一本の木を利用したが、一回しか利用しなかった木は全体の六〇パーセントにあたる六七本、三回以上の利用がみられた木は一九本（一七パーセント）だった。主要食物は遊動域に一本しかなかったNdengo（五九番）で七回、*Holoptelea*（一三九番）で九回だった。*Ficus*（九五番）で四回、*Ficus*（一四〇番）で三回の再訪がみられた。*Chytrantus* では三本の利用がみられたが、そのうち一本に七回の利用が集中してい

た。面白いのは *Erythrophloeum*（一三八番）で、一〇回ものＦＢがみられた。この種は二〇本で四〇ＦＢがみられたが、とくにこの樹種への集中が目立ったのは *Holoptelea* と *Chytranthus* のすぐそばにあるかなり大きな木で、両種の集中利用の合間での利用だった。利用順位順に累積していくと、上位一〇本で四三・九パーセント、二〇本で六五・四パーセントという構造であった。このような主要木では、利用順位で下位の木に比べると、同時に同じ木で採食する伴食採食も多く、一回の採食時間も長かった。

木単位の利用でみると、短期間に連日してＦＢがみられる *Holoptlea*（一三九番）、*Erythrophloeum*（一三八番）、*Chytranthus*（一四一番）もあれば、ぽつりぽつりと、日にちを空けて利用する Ndengo（九六番）、*Capaifera*（九〇番）、*Irvingia*（六一番）などもある。*Erythrophloeum* の場合は、繰り返し訪問のみられるものと一回か二回の大量利用がみられるものとの二つの型がみられた。二〇本のうち三本で三回以上の利用がみられ、七本が二回利用、残りの一〇本が一回利用であった。この種は、林冠木の一つではあるが、*Eriboroma* や *Holoplelea* や *Capaifera* のような巨木になることはない木で、森のなかに多数分布している種である。エノキの仲間 *Celtis* の場合も同様の性質の木で、三八本のうち三回以上の繰り返し利用がみられたのは四本、二回利用は六本、あとの二八本では一回利用にすぎなかった。

六　利用する木を次々変えていく

食物メニューは一週間で急激な変化がみられ、ホホジロマンガベイは熱帯林の大きく変動する果実資源を追っていた。メニュー構成から、種子散布を行う果実利用者である一方、種子食も行い、未熟種子さえもよく利用する樹上性霊長類

であると位置づけられる。

ＫＤ３群の食物は一七種で構成されていた。それぞれの種を利用頻度順に並べると、第一位は *Celtis mildbraedii*、第二位は *Polyalthia suaveolens*、第三位は *Manilkara fouilloyana* だった。ほとんどすべては果実利用と種子利用であり、一種だけ花利用がみられた。葉の利用はこの期間にはまったくみられなかった。*Gilbertiodendron* 林を通過するときにはしばしば樹上で朽木を壊し、アリやシロアリを採食した。群れを追跡していると身の危険を感じるほどの大枝をマンガベイが落とすこともあった。落下した朽ち木や枯れ枝のなかにはアリやシロアリがいることから、この行動はアリやシロアリをねらっていることは明らかであった。混交林でも、枯れた蔓や小さな小枝をかじってアリを採取することが観察されたが、*Gilbertiodendron* 林のような大型の枯れ枝落下はほとんどみることはなかった。

ＫＤ３群の調査期間を一週間ずつの二期に分けて食物構成をみると、*Celtis mildbraedii* と *Manilkara fouilloyana* から *Polyalthia suaveolens* に急激に変化していた。それぞれの時期で、第一位と第二位の合計は六三パーセントを占め、一位から五位まででは九〇パーセントを越えていた。ＫＤ３群の果実利用を種子散布と種子食という視点からみると、七種が種子散布、九種が種子食だった。種子食の内訳をみると、未熟種子食が三種、完熟種子食が六種だった。利用頻度第一位の *Celtis mildbraedii* は完熟種子食、第二位の *Polyalthia suaveolens* は種子散布、第三位の *Manilkara fouilloyana* は未熟種子食、第四位の Euphorbiaceae（トウダイグサ科）は種子散布だった。

ダンド群の二五種の食物構成をみると、種子散布は一二種、種子食は七種、葉や花、その他の植物部位が六種だった。第一位は *Erythrophleum* で二七パーセント、続いて *Celtis* で二〇パーセント、*Eribroma* 一七、*Hopotelea* 九、Ndengo（現地名）四パーセントの順だった。第一位種は種子散布されるが、第二、三、四位種はすべて種子食であり、*Eribroma* は未熟種子食であった。

順位	利用%	種名（樹番号）
1	8.5%	*Holoptelea grandis* (139)
2	6.4%	*Eribroma oblonga* (96)
3	4.5%	*Celtis zenkeri* (137)
4	4.4%	Ndengo (59)
5	3.8%	*Erythrophloeum suaveolens* (33)
6	3.6%	*Eribroma oblonga* (97)
7	3.6%	*Ficus* sp. (95)
8	3.4%	*Erythrophloeum suaveolens* (138)
9	2.9%	*Erythrophloeum suaveolens* (89)
10	2.8%	*Irvingia gabonensis* (61)

観察日ごとの利用割合

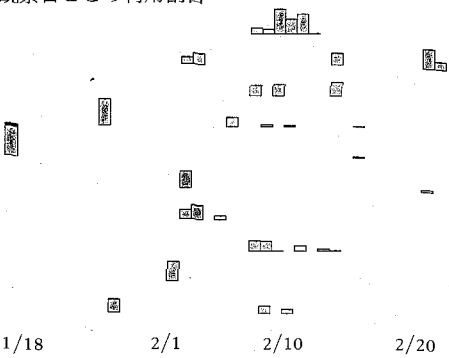

図 2-3　ダンド群の上位 10 位までの木の利用日変化図．利用順位順に，利用パーセント，（　）内には木の個体番号そして種名が示されており，横軸には一日ごとの利用割合が棒グラフで表されている．

ダンド群での四〇日間の食物変動をみると以下の三点を指摘できる（図2-3参照）。（一）一本の *Holoptelea* の結実が群れの採食を劇的に変化させた。（二）長期利用種もあるが次々と移り変わっていく果実資源を追いかけていた。（三）葉、若葉、若豆やシュート（長く伸びたつる状の若芽）といった、たった一度しか利用されない短期間だけ利用可能な食物資源もみられた。

調査期間を三区分、前期：一月一八日～二月四日、中期：二月五日～二月一三日、後期：二月一四日～二月二六日まで各期間ほぼ五〇時間の観察となるようにした。三期間を通じて、*Erythrophloeum* は二九、二四、二八パーセントと主要三種の一つであり、利用期間が長かった。一方、中期から後期に利用がみられたのは *Celtis* で中期三二、後期二八パーセントとそれぞれの期間で第一位種であった。*Capparis* と *Chytranthus* はこの時期に実りはじめて、利用が増加し、Ndengo は前期にほぼ終了していた。果実以外の利用として、マメ科の木のシュートと *Amphimas* (?)、二月二三日の若葉、二月六日の若い豆の若葉、一月二七日のマメ科の花、二月二日の虫食い（新シュートの髄中の幼虫）など、ある一日だけの利用がぽつんとある例がいくつもあった。

最も変わった様相をしていたのは *Eribroma* であった。群れはこの未

熟果実を九本で一八回利用した。前期は三〇パーセントで第一位、後期は二二パーセントで第三位種だったが、中期では〇パーセントだった。これは *Holoptelea* の中期第一位利用（三二パーセント）と相補的になっていた。*Holoptelea* は風散布型の果実をつける種で、未熟なうちはヤニが多くて採食されない。前述のように、木に登るには普段とまったく違った行動をとらなくてはならない。二月八日までは利用がまったくみられなかったのに二月九日から一四日まで連日利用され、一日単位の利用パーセントでみると、一五、一〇、六三、三八、五一パーセントと五日間連続して多量に採食したあと、二月一四日の一パーセントを最後にまったく利用しなくなった。風で種子が散布されはじめたのをサルたちはみてから *Ficus* の気根を伝う例年の手慣れた方法を思い出したのだろうか。この巨木に実った種子がはらはらと風で散布される光景のなか、群れは食べ急いでいた。

一方、*Eribroma* の採食はぴたりと止んでしまった。未熟な固い肥厚した果皮をかみ割り、まだ未熟な種子の白い種衣だけを採食した。種子はまだ柔らかく手で押しつぶせるくらいで、なかには透明な液体が入っている状態だった。熟せば核果の周りの黄色い種衣となる部分だけを食べていた。なかの液体には毒でも入っているのだろうか？　一個一個種子を破らないように処理するため時間がかかり、一時間以上も同じ樹に滞在する場合もあった。平均すると三九分（n＝一八）の長い滞在時間だった。他の主要食物、例えば *Erythrophloeum* で二四分（n＝四〇）、*Celtis* で一七分、*Capaifera* で一八分（n＝九）、*Chytranthus* で一二分（n＝一四）、Ndengo で二二分（n＝七）などだった。*Eribroma* への選好性は高いが処理時間がかかるため、逃すことのできない *Holoptelea* の実りに集中している間は *Eribroma* 利用を停止したのであろう。

七　サルと植物の相互作用から生まれるもの

霊長類は熱帯林の林冠に生きる種子散布者として最も重要な系統群である。[131] アマゾンでの生物現存量調査によれば、霊長類は樹冠部の種子散布者八五五キログラムのうち六五〇キログラム（七六パーセント）を占めていた。鳥類はサイズも多様で数百種にものぼるが、霊長類はわずかの種で構成されているにすぎない。一つの森では霊長類全種合わせても利用する果実種は一〇〇種強、熱帯林の植物多様性のなかでその一部の種子散布を担っているにすぎない。しかし、霊長類の消費する果実量は鳥に比べると格段に大量であり、植物との相互作用に強い関係が、つまり、霊長類との共進化現象がみられるに違いない。

ホホジロマンガベイの種子散布数を採食速度から推定してみた。Ndengoはクスノキ科の果実に似た構造をしていて、果皮が薄く果肉が種子回りにたくさんついている。サルは果皮も吐き出さず摂取し、種子は吐き出す。採食時には頬袋に入れてあとで移動しながら処理するが、樹から果実を口に入れる速度は二〇秒に一個程度であった。

*Erythrophleum*は、平均一五秒に一個の割で採食していた。この豆は独特の構造をしていて、霊長類の頬袋散布と密接に関係していると考えられる。乾季になると実るこの果実は図2-4に示したように下向きに鞘が裂開する。豆は一見乾いた種子が見えるだけで、最初は種子食をしているかのような印象であった。しかし、よく観察すると彼らは種子をいったん頬袋に入れてから吐き出しており、落下種子を拾い集めてやっと理解できた。種子の回りには、唾液で湿らせるとゼリー状の甘い可食部が付いていたのである（写真2-2参照）。彼らは頬袋から種子を取り出しながら、種子の周りのゼ

リーを歯でこそげ落としていたのだった。鞘は固く枝につき、ホホジロマンガベイが鞘を折取って採食することはほとんどなかった。鞘はいつまでも木に残り、サルは一鞘ごとのぞき込みなら種子を採取していた。この種は、鞘から種子を運び出されても鞘はついたまま、まだ資源があるかのごとく隠蔽しているとも考えられる。

Capaifera はジャケツイバラ科の豆で、熟して乾くと裂開し、一個の黒い種子を赤い種衣が取り巻いている果実である。種衣は種子の周りに付着した種子散布の報酬部分である。熟す前には鞘は異様に固く、ヤニを多量に集積していた。ホホジロマンガベイはかじるときにあごに力を入れ、鞘を苦労して噛み裂いた。多量のヤニのせいなのだろう、涎を垂ら

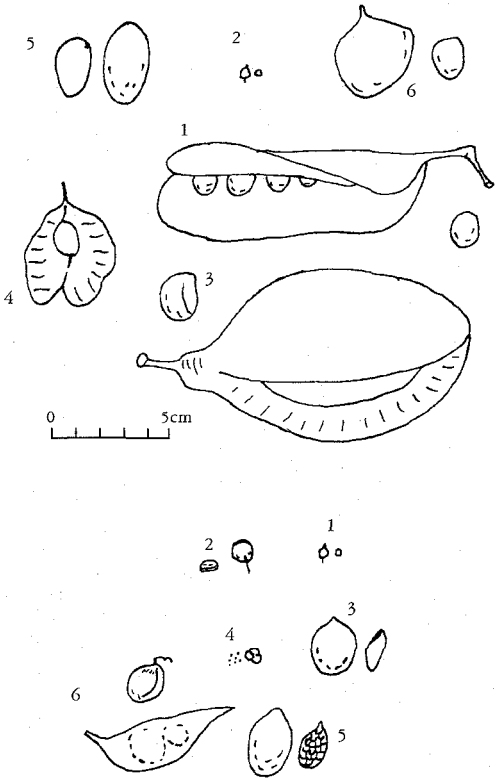

図 2-4　上段の一群の果実はダンド群，下段の一群の果実は KD3 群の上位 6 種の食物種．ダンド群では，1．*Erythrophloeum suaveolens*，2．*Celtis zenkeri*，3．*Eribroma oblonga*，4．*Holoptelea grandis*，5．Ndengo（現地名），6．*Capaifera mildbraedii*．KD3 群では，1．*Celtis mildbraedii*，2．*Polyalthia suaveolens*，3．*Manilkara fouilloyana*，4．Euphorbiaceae sp.，5．*Cissus dinklagei*，6．Caesalpiniaceae vine1．それぞれの果実と種子が同縮尺で図示されている．

しながら口回りを黒くしていた。熟す直前らしく、頬袋で処理して落下してきた黒い種子は固く、回りの赤い種衣だけがこそげ取られていた。採食速度は、このような処理を強いられるため二五秒に一個ほどだった。種子の堅さから推定して種子散布とした。この果実は熟して乾くと裂開し、硬かった鞘はヤニを失って軽く乾いた薄い鞘に変化してしまう。

Chytranthus は黄色に熟す果汁の多いサル型果実である。三陵の果実には一果実当たり三個の種子が入っていた。サルは種子回りの甘い可食部だけを採食していた。採食速度は一四秒に一個だった。

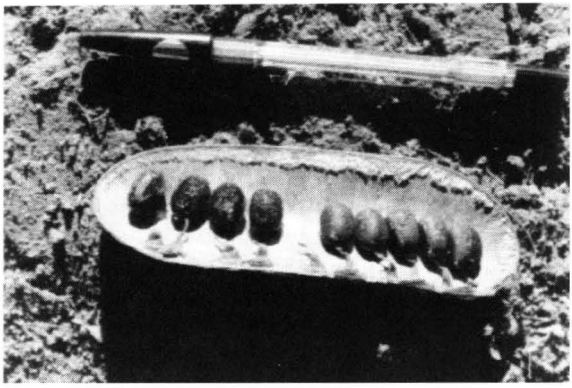

写真 2-2　*Erythrophloeum suaveolens* の果実．右は鞘を割った状態の乾いた可食部の自然のままの種子，左は人為的に水分を十分に含ませた種子の状況を同じ鞘にのせて写真撮影した．

この二六日間の観察で、これら四種の推定散布種子数は総計で三万八一四六個だった。遊動域面積は、五二ヘクタールなので、単純に計算すると一平方キロメートル当たり七万三四〇〇個ほど散布したことになり、一日一平方キロメートル当たり二八〇〇個ほどになった。

木単位でみてみると、Ndengo では三五四九個が持ち出され、一回のFBでは五〇七個の利用があったことになる。遊動域に一本しか見つからず、この木の周りには多数の Ndengo 種子が頬袋処理のために散布されたことになる。

Erythrophloeum では、木ごとに推定散布種子数が大きく相違するが、大量の場合には二〇〇〇から四〇〇〇個も散布された計算となる。興味深いのは、繰り返し利用があって多数散布される場合とたった一回の訪問で長時間採食し散布種子数が数千個に達する

場合のあることである。たくさん結実しているがまだサルの群れが訪れたことのなかった遊動域の縁辺の *Erythrophleum* の木では、一斉にサルの群れは採食してしまうのだろう。

Chrysanthus は林内の中木であり、サルは警戒しながら、高い樹冠から降りてきて採食していた。ある一本の木では七回もの訪問があり、一八〇〇個の種子持ち出しがみられた。*Capaifera* でも、多い場合には、一〇〇〇個を越す利用がみられている。

それぞれの木ごとの結実個数はまったく不明なので、サルによる利用割合を知ることはできないが、サルは多数の種子を散布しているのは確かである。遊動域に一本しかみつからないまれな種や数少ない種にとっては、霊長類は非常に優れた種子散布者である。多数の木が生息し多数の木が利用される *Erythrophleum* では、果実の特異な構造とサルに適応したと考えられる特異な報酬のため、サルをターゲット散布者として有効に利用しているとみなすことができる。*Erythrophleum* は、多様な種子散布戦略をもっているマメ科のなかでも類例のみられない乾いた甘い可食部という特異な種子散布の報酬をもっており、まさしく頬袋型霊長類と共進化した新たな果実の多様性の一つだろう。

八　マンガベイに種子を壊されない工夫

ダンド群の観察から推測すると、*Eriboroma* は霊長類の採食圧から逃れる進化圧の結果、肥厚した果皮を発達させたのではなかろうか？　ホホジロマンガベイは強力なあごと犬歯をもち、種子も彼らの主要な食糧資源となっている。*Capaifera* の場合は、未熟時には多量のヤニと固い鞘で防御しているかに見える。霊長類は未熟種子も完熟種子もともに利用して

付録　植物学名リスト

Amphimas pterocarpoides (?) CAESALPINIACEAE　ジャケツイバラ科
Capaifera mildbraedii CAESALPINIACEAE　ジャケツイバラ科
Celtis adolfi-friderici ULMACEAE　ニレ科・エノキ属
Celtis mildbraedii ULMACEAE　ニレ科・エノキ属
Celtis zenkeri ULMACEAE　ニレ科・エノキ属
Chytrantus atroviolaceus SAPINDACEAE　ムクロジ科
Cissus dinklagei VITACEAE　ブドウ科
Eribroma oblonga STERCULIACEAE　アオギリ科
Erythrophloeum suaveolens CAESALPINIACEAE　ジャケツイバラ科
Ficus sp. MORACEAE　クワ科・イチジク属
Funtumia elastica APOCYNACEAE　キョウチクトウ科
Holoptelea grandis ULMACEAE　ニレ科
Hydrocharis sp. HYDROCHARYITACEAE　トチカガミ科
Irvingia gabonensis SIMAROUBACEAE　ニガキ科
Manilkara fouilloyana SAPOTACEAE　アカテツ科
Polyalthia suaveolens ANNONACEAE　バンレイシ科

属名，種名，科名，科和名，属和名の順．
日本に同じ属がない場合は科名のみを示している．

いる点で、完熟種子だけを利用するリス類とは大きく異なっている。同所的に生息する他の *Cercopithecus* 類では、観察記録が少ないが種子食をみることはなかった。風散布型の *Holoptelea* の未熟種子もヤニが多く、これも被食防衛の手段だろう。しかし風散布の制約上、種皮を肥厚させたり厚くすることはできない。結実期を短く集中させ、採食圧から数で逃れる戦略を進化させたのだろう。

霊長類ギルドのなかでホホジロマンガベイは、種子破壊も可能な果実処理技術と強力な歯やあごを進化させている点で、他の樹上性果実食者とは一線を画している。彼らの未熟種子食への対抗進化が植物の側で起こっている可能性を、*Eribroma* や *Capaifera* は示唆している。このようにホホジロマンガベイは、コンゴの熱帯林において種子食という点で独自のニッチをもっているといえる。今後の霊長類と果実との拡散的共進化の研究には、サルの種子散布ばかりでなく、種子食に対する植物側の対抗進化も視点に入れた、アフリカ、アジア、南米での熱帯林間の比較研究を進める必要がある。