

マダガスカル，ベレンティ保護区におけるキツネザル類の 保全状況とその課題

市 野 進一郎*

The State and Problems of Lemur Conservation in the Berenty Reserve, Southern Madagascar

ICHINO Shinichiro*

Lemurs are primates endemic to Madagascar, and most of them are in danger of extinction, mainly due to deforestation. Berenty Private Reserve is a gallery forest along the Mandrare river, southern Madagascar, which is dominated by tamarind (*Tamarindus indica*) trees and characterized by a high density of lemur populations. Lemurs of Berenty have been protected from hunting and environmental changes since 1936. In the last two decades, since the reserve was opened to tourists, several phenomena occurred in the Berenty: increase of ring-tailed lemur (*Lemur catta*) and human-introduced red-fronted brown lemur (*Eulemur rufus*) populations, large tamarind death, and alopecia syndrome among ring-tailed lemurs. These phenomena are potential risks that might cause instability of lemur populations in Berenty, but it is still difficult to determine the primary causes. In this paper, I summarize state of conservation of lemurs in Berenty Reserve and discuss the potentiality of the small-sized protected forest.

1. は じ め に

1.1 マダガスカルの生物相の概要

マダガスカルは、アフリカ大陸の東南部から約 400km 離れたインド洋上（南緯 11 度 57 分から 25 度 36 分，東経 43 度 12 分から 50 度 17 分）に位置する，日本の約 1.6 倍の面積をもつ巨大な島である。

マダガスカルは世界にも類をみない特殊な生物相で知られている。そこに生息する植物の約 80%，魚類，両生類，爬虫類の 90%以上，哺乳類の 80%以上は固有種である [山岸 1999]。また，両生類や鳥類など脊椎動物の多くは，高次分類群の数が少なく，その中で多様に分化し

* 京都大学大学院理学研究科，Graduate School of Science, Kyoto University
2006 年 7 月 31 日受付，2006 年 11 月 7 日受理

ているという特徴をもつ [アンドレオーネ 1999; 江口・山岸 1999].

マダガスカル哺乳類相を概観してみると、アフリカ大陸では普通にみられる分類群の多くが欠如している。導入種を除くと、マダガスカルには霊長目、げっ歯目、食虫目、食肉目に属する在来種 101 種が生息しているにすぎない [Goodman *et al.* 2003].

それらの分類群の中でも霊長目は多様に種分化している。ヒトを除いたマダガスカル霊長類は、すべて原猿亜目のキツネザル下目に属し、「キツネザル類 (Lemur: レムール)」と総称されている。現生のキツネザル類はマダガスカルとその周辺島嶼部にのみ生息している。遺伝学的手法の導入や調査地の拡大にともない、現生キツネザルの種数は増加しており、最新の分類では 68 種に分類されている [Mittermeier *et al.* 2006].

また、現在生息が確認されているキツネザルは、すべてマダガスカル固有種で、それらが属する 5 科すべてがマダガスカル固有科である。原猿亜目に属する種 (原猿類) はアジア・アフリカ地域に分布しているが、キツネザル類を除くと、すべて小型の夜行性に特殊化している。それに対して、キツネザル類には夜行性以外の種も多く、社会構造も多様である。他のアジア・アフリカ地域と異なり、マダガスカルには真猿類は生息していない。真猿類の侵入がなかったことで原猿類が独自の進化をとげたと考えられている。このように、キツネザル類の適応放散がマダガスカル哺乳類相の特徴のひとつである。

マダガスカル生物相が特殊である理由には、以下の 3 点が挙げられている。(1) 他的大陸 (アフリカ大陸やインド亜大陸) から離れた後、長い間他の生態系から孤立し、独自の進化をとげた、(2) 他的大陸から離れた後に侵入した生物にとって、進出可能な多くのニッチ (生態的地位) が空いており、多様に適応放散できる条件があった、(3) 大型肉食獣が出現する前に他的大陸から離れたので、弱い動物でも捕食されないで残った。

マダガスカルがアフリカ大陸から分離したのは、ジュラ紀の中・後期 (1 億 6,000 万年前) であると推定されており [山岸 1999], その後もインド亜大陸や東部南極大陸とは 8,000 万から 1 億 2,000 万年前までつながっていたと考えられている [Krause *et al.* 1997]. 人類がマダガスカルに到達した時期は比較的近年であると考えられており、人間がいたことを示す最初の証拠は約 2,000 年前のものである [MacPhee and Burney 1991].

1.2 マダガスカル生物相の危機

マダガスカルは独自の生物多様性に富んでいると同時に、そこにいる動植物の生息地の多くが消滅する危険性が高い地域である。マダガスカルでは、森林の 90% 以上がすでに消滅したと考えられており、近年も森林の消失が進行している [Mittermeier *et al.* 2006]. マダガスカルは、世界の生物多様性の「ホットスポット」と呼ばれる、世界的にみて最も優先度の高い保全が必要とされる地域のひとつである [Mittermeier *et al.* 2006].

マダガスカルではすでに多くの動物が絶滅している。ゴリラほどの大きさがあった

Megaladapis edwardsi など少なくとも 16 種の大型のキツネザル類 [Godfrey *et al.* 1997] や大型の走鳥類であるエビオルニス類 (*Aepyornis maximus* など) 7 種 [江口・山岸 1999] が，完新世後期に絶滅したことが知られている．これらの絶滅が最後に起きた時期は，わずか数世紀前から長くて 1,000 年前までの間だったとみなされている．絶滅の時期が人類のマダガスカルに到達した時期と一致しており，絶滅した種がすべて大型の動物であることから，狩猟や生息地の破壊がこれら大型キツネザル類，大型鳥類の絶滅に関連しているという見方が一般的である．

1.3 マダガスカルの自然保護政策

マダガスカルは，世界でも特に多様な動植物種をもつ 18 の「メガ多様性保有国」のひとつとして保全活動の主要な対象国となっている [Mittermeier *et al.* 2006]．マダガスカルにおける生物多様性の保全は世界的に重要な課題のひとつであるため，マダガスカル政府は，多くの援助団体や国際的な自然保護団体と連携して，この問題に取り組んでいる．

マダガスカルにおける自然保護は，1987 年に南カリフォルニアのキャサリン (Catherine) 島で開催された会議において，世界自然保護基金 (WWF)，ニューヨーク動物学会 (野生生物保全学会)，デューク大学霊長類センター，サンディエゴ動物園，ジャージー野生生物トラスト，ミズーリ植物園，イェール大学など，マダガスカルの動植物の野外研究や飼育繁殖計画に関心をもつ国際組織の代表が話し合いをもったことから本格化した [Wright 1997]．この会議には，マダガスカル政府の 3 つの省 (水源森林省，高等教育省，応用研究省) の責任者が参加し，協定計画作成についても話し合いがもたれた．

その後，1988 年にはマダガスカルにおける 15 年環境活動計画 (EAP) が策定され，1990 年から特に国立公園と保護区を中心にして実施されている [川又 1999]．活動計画では，アメリカ国際開発庁 (USAID) がドナーとなり，環境国家室 (ONE) によって 3 つの環境政策 (KEPEM, TRADEM, SAVEM) が進められている．現在マダガスカルには 50 以上の保護地域が存在し，主な保護区や国立公園は公園管理協会 (ANGAP) によって管理されている．

マダガスカルの環境政策は，生物多様性の保全だけではなく，経済効果を生むような開発事業と統合して進められているのが特徴である．マダガスカルは世界の最貧国のひとつであり，地域振興事業との連携なしに保全計画の達成は望めないと考えられている．そのため，理念的には保護区設立は地域住民の社会的，経済的側面を含めた総合プロジェクトとして，住民参加型保全 (community-based conservation) が基本計画となっている [Wright 1997]．中でもエコツーリズムは地域振興事業として特に重要視されている．

1.4 キツネザル類の保全

マダガスカルの野生生物の中でも，キツネザル類の保全は特に重要視されている．1998 年にマダガスカルの首都，アンタナナリヴで開催された第 17 回国際霊長類学会は，大統領をは

じめとし、総理大臣、国会議長、関係閣僚や欧米諸国の大使が出席する国家的プロジェクトとしておこなわれた [西田 1998]。このことは、マダガスカル政府がキツネザル類の研究や保全を重要視していることを示している。

キツネザル類のように寿命が長く、社会性の高い動物の保全を考える場合、長期にわたる詳細な研究が必要になる。また、一般に、そのような種は、群集に占めるバイオマスの割合が大きいため、その種を保全することによって、森林全体が一定の高い生物多様性を維持できる可能性が高い。直接的にも、キツネザル類は、マダガスカルの森林生態系における種子散布者や花粉媒介者として機能している [例えば、Birkinshaw and Colquhoun 1998]。

さらに、キツネザル類はマダガスカルにおける保全活動を象徴する動物のひとつであり、観光上の有用性も高い。多くの場合、キツネザル類は保護区におけるエコツアーの目玉となっている。このように、キツネザル類の保全は社会経済的側面からも重要性が高いといえる。

2. 本論文の視点

2.1 小規模な保護区

自然保護区を設定するときに、少数の大規模な保護区を設置すべきか、多数の小規模な保護区を設置すべきか、という問題 (SLOSS 問題) は、保全生物学者の間で議論されてきた [Diamond 1975; Simberloff and Abele 1976, 1982]。現在では、一般には大規模な保護区のほうが重要であるとみなされているようであるが、小規模な保護区であっても、よく管理された保護区をいくつか設定することによって、多様性に富む生息地が保全され、多くの個体群を維持できる可能性がある [Simberloff and Gotelli 1984]。多数の小規模な保護区を設定することの利点として考えられるのは、以下の 3 点である。(1) 外来動物の移入、病気、火事などの大規模な災害に対して危険分散できる、(2) 種全体の遺伝子の多様性を維持できる可能性がある、(3) よく行き届いた管理ができる。

また、大規模な保護区の設置がどの地域でも実現できるわけではないという現実的な問題がある。森林の断片化が著しく、大規模な保護区そのものが設置できない場合や新たに保護地域に指定された場所に居住する地域住民に立ち退きを求めたり、資源利用の制限を課したりすることによって、保護区と地域住民の間の軋轢という新たな問題を生じさせる場合もある。仮に保護区の境界を設定したとしても、監視が行き届かないために、火入れや放牧が止められず、実際には保護区として機能しない場合もある。そのような地域では、小規模な保護区において、できるだけ健全な生態系を保全していくための手法を議論する必要がある。

マダガスカルの森林は断片化が進行しており、今後もさらに進行していくのは不可避であると考えられている。よく管理された小規模な保護区をいかに管理していくかということがマダガスカルでは重要な課題となるであろう。

乾燥地帯であるマダガスカル南部、南西部にみられる川辺林は、川岸の水分条件のよいところにのみ発達し、川から離れると植生は乾燥林に置き換わる。川辺林は川に沿って帯状に発達しているため、元々分断化しやすい森林である。その上、プランテーションの拡大や人口増加の影響で森林減少が進行している。予備的な試算では、マダガスカル南部には、約 4,510ha しか川辺林が残っていないと推測されている [Sauther *et al.* 1999]。本論文の調査地であるベレンティ保護区が位置するマンジャレ (Mandrare) 川下流部に生育する川辺林は、1962 年には約 80 km にわたり存在した [Jolly 1966] が、現在では断片化した 2 つの森林 (合わせて面積約 350ha) しか残っていない。

2.2 ベレンティ保護区の特徴

ベレンティ保護区 (Berenty Reserve) は、フランス人のドウ・オルム (de Heaulme) 一家が経営する、面積約 250ha の私設保護区である。川辺林から乾燥有刺林にいたる自然植生の森林と一度伐採された後に外来樹種である *Pithecelobium dulce* が植栽された森林からなる [Budnitz and Dainis 1975; Jolly *et al.* 2002]。保護区は川と裸地、サイザル畑によって大部分が分断されている。しかし、完全に島状に分断化されているわけではなく、南の端で別の管理者によって管理される約 150ha の森林と、南西の端で乾燥有刺林と一部がつながっている [Jolly *et al.* 2002]。

ベレンティ保護区は、1936 年にサイザル麻プランテーションを営むフランス人アンリ・ドウ・オルム氏によって保護区化された [Jolly 2004]。それ以降、保護区内での動物の捕獲や樹木の伐採は禁止されている。現在、地元の間数人が狩猟や樹木の伐採を監視する番人として雇用されている。保護区内の数箇所に番人が宿泊する小屋があり、昼間には番人によって保護区内の巡回がおこなわれている。

ベレンティ保護区は、1983 年から観光客に開放されており、マダガスカルで最も早い時期から観光地としての保護区経営をおこなってきた。現在、ベレンティ保護区には欧米諸国や日本から年間 1 万人以上の観光客が訪れている。観光産業は 1993 年以降、マダガスカルで最も重要な外貨獲得源となっている。中でもエコツーリズムはマダガスカル政府が強く進めている地域振興事業で、新たに設立された保護区で実践が試みられている。観光と野生生物の保全を両立させる保護区管理手法の蓄積が求められている [Wright 1992]。ベレンティ保護区は観光と野生生物の保全を両立させる管理手法について重要な情報を提供する調査地であると思われる。

保護区全体を保全生態学における実験区としてとらえ、そのような条件にある保護区でどのような問題が生じるかを明らかにし、解決策を探っていくことが、マダガスカルにおける、より現実的な保全戦略のひとつであると思われる。厳密な管理とキツネザル類に関する研究蓄積やエコツーリズムの実績があるベレンティ保護区はそのような手法を用いるのに適した調査地

である。

本稿では、マダガスカル南部のベレンティ保護区におけるキツネザル類の保全状況を具体的に記述し、それをふまえて、小規模な保護区における森林やキツネザル類の保全のあり方を議論することを目的とする。

3. 調査地の概要と調査方法

3.1 ベレンティ保護区の概要

ベレンティ保護区は、マダガスカル南部（南緯 24 度 50 分，東経 46 度 20 分）に位置する（図 1）。マダガスカル南部は、マダガスカル島内でも乾燥地域にあたる。ベレンティ保護区の年間降水量は年によって大きく変動しているが、600mm 程度しかない。雨季と乾季の差が明瞭で、雨季には気温が高く、乾季には気温が低い。

面積は約 250ha で、植生は *Tamarindus indica* が優占する半落葉川辺林である。川沿いでは樹高 25m にも達する *Tamarindus indica* の大木が発達し、樹冠が閉じているが、川から離れるにつれて、樹冠が開き、乾燥に適応した植物がみられるようになる。最も川から離れ、乾燥した場所では、ディディエレア科 (*Didiereaceae*) やトウダイグサ科 (*Euphorbiaceae*) などの植物からなる乾燥有刺林となっている。

ベレンティ保護区には、現在 6 種のキツネザル類が生息している [Jolly *et al.* 2006].¹⁾ このうち、昼行性の種がワオキツネザル (*Lemur catta*) とヴェローシファカ (*Propithecus verreauxi*) の 2 種、周日行性（昼も夜も活動する活動性）の種がアカビタイチャイロキツネザル（仮）(*Eulemur rufus*) の 1 種、そして夜行性の種がシロアシイタチキツネザル (*Lepilemur leucopus*)、グレイネズミキツネザル (*Microcebus murinus*)、アカハイイロネズミキツネザル（仮）(*Microcebus griseorufus*) の 3 種である。

キツネザル以外の哺乳類としては、マダガスカルオオコウモリ (*Pteropus rufus*)、テンレック (*Tenrec ecaudatus*)、ハリテンレック (*Setifer setosus*)、ヒメハリテンレック (*Echinops telfairi*)、オナガテンレック属の種 (*Microgale* sp.)、フデオアシナガマウス (*Eliurus myoxinus*)、クマネズミ (*Rattus rattus*)、コジャコウネコ (*Viverricula indica*) が生息している [Jolly *et al.* 2006]。

3.2 調査地域と調査個体群

本稿では、キツネザルの中でも、ワオキツネザル (*Lemur catta*) を主な調査対象とした。

1) 本文中の学名は、キツネザル類の場合は Mittermeier *et al.* [2006] に、キツネザル類以外の動物種の場合は Jolly *et al.* [2006] に、植物種の場合は Simmen *et al.* [2006] に従った。和名の表記は、キツネザル類の場合は齊藤 [1999] に、キツネザル類以外の哺乳類の場合はグットマン・マーチン [1999] に従った。ただし、和名がないものについては英名に基づき仮の和名をつけ、名前後ろに（仮）をつけて表記した。

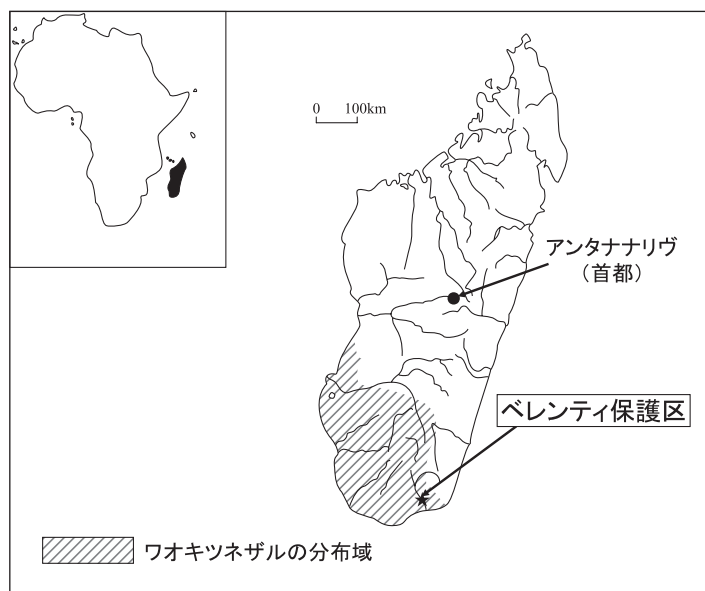


図1 ワオキツネザルの分布域とベレンティ保護区の位置
Mittermeier *et al.* [1994] の Fig. 6. 26 を改変.



写真1 ワオキツネザル

ワオキツネザルは、体重 2 - 3 kg の種で、平均 15 頭程度の群れで生活している (写真 1)。現在のベレンティ保護区のワオキツネザルの個体数は 500 - 700 頭と考えられている [Jolly *et al.* 2002]。

本稿では、ベレンティ保護区内に設定された 14.2 ha の主調査地域に生息するワオキツネザ

ルを主な調査対象とする。主調査地域に生息するワオキツネザルは、1989 年から小山直樹によって調査が開始され、以後、個体識別に基づく継続調査がおこなわれている [小山 2004; Koyama *et al.* 2001, 2002].

Jolly *et al.* [2002] は、ベレンティ保護区のワオキツネザルの群れを、川辺林の群れ、乾燥林の群れ、観光客ゾーンの群れの 3 種類に分類している。このうち、乾燥林の群れは個体群密度が最も低い地域の群れで、観光客ゾーンの群れは最も高い地域の群れである。主調査地域に生息する群れは川辺林の群れと観光客ゾーンの群れに分類されている。

ベレンティ保護区における現地調査は、1998 年から 2006 年までの間に 6 回、計 2 年半にわたりおこなった。主調査地域に生息するワオキツネザル約 100 頭を個体識別し、基礎資料を収集した。また、2001 年には主調査地域内のひとつの群れ (T1B 群) の行動域 (3.1 ha) で植生調査をおこなった。

4. ベレンティ保護区の植生とその変化

4.1 *Tamarindus indica* の枯死

近年、ベレンティ保護区では植生が変化し、森林が乾燥化しているという印象を研究者がもっている [小山 2000]。その大きな原因は、優占樹種 *Tamarindus indica* の枯死であるようだ。

小山ほか [2005] によると、1982 年から 1991 年にかけて 30.4 ha の調査域に生育していた胸高直径 50 cm 以上の大木は、475 本だったが、そのうち 289 本 (60.8%) は *Tamarindus indica* だった。この 289 本のうち、285 本の生死を 2000 年と 2005 年に確認した (表 1)。

2005 年の時点で、285 本中 76 本 (26.7%) の個体が死亡していた。死亡個体のほとんどは立ち枯れ (写真 2) していた。2000 年から 5 年間で、新たに 12 本の大木が死亡しており、大木の枯死は現在も進行しているといえる。

14.2 ha の主調査地域に生育する胸高直径 50 cm 以上の *Tamarindus indica* の密度は、1989 年の 12.7 本/ha から 2000 年の 11.2 本/ha に低下していた [小山ほか 2005]。この密度低下は、死亡した個体数が、あらたに胸高直径 50 cm に達した個体数を上回った結果である。

表 1 調査域 (30.4 ha) に生育する胸高直径 50 cm 以上の大木 2 種の生存個体数/死亡個体数

調査年	<i>Tamarindus indica</i>		<i>Acacia royumae</i>	
	生存個体数	死亡個体数	生存個体数	死亡個体数
1982 - 91	285		74	
2000	221	64	—	—
2005	209	76	46	28
	(73.3%)	(26.7%)	(62.2%)	(37.8%)



写真2 立ち枯れした *Tamarindus indica*

4.2 竜巻による *Acacia royumae* の被害

ベレンティ保護区の森林のもうひとつの変化として、竜巻による *Acacia royumae* の被害がある。*Acacia royumae* は、ベレンティ保護区に生育する大木樹種のひとつで、*Tamarindus indica* の次に優占度が高い [小山ほか 2005]。

ベレンティ保護区では 1999 年 10 月に竜巻が発生し、森林が被害を受けた。その際、*Acacia royumae* は最も大きな被害を受けた樹種のひとつだった [Rasamimanana *et al.* 2000]。

1982 年から 1991 年にかけて 30.4 ha の調査域には、胸高直径 50 cm 以上の *Acacia royumae* は 74 本生育していた [小山ほか 2005]。この 74 本の生死を 2005 年に確認した。

2005 年までに 74 本中 28 本が死亡しており、死亡個体の割合 (37.8%) は、*Tamarindus indica* の死亡個体の割合 (26.7%) を上回った (表 1)。死亡個体 28 本のうち、13 本は根元から倒れた状態で、11 本は幹の途中で折れた状態だった。立ち枯れは 2 本だけで、残り 2 本は状態が確認できなかった。*Acacia royumae* は、*Tamarindus indica* に比べて、根が浅いと思われる。そのため、竜巻などの暴風の発生は、*Acacia royumae* の個体群動態に影響を与えるようだ。

4.3 植生の人為的改変

現在、ベレンティ保護区には多くの導入植物が生育している。2001 年に T1B 群が C2A 群の行動域を奪取したが [Ichino 2006; Ichino and Koyama 2006]、この行動域 (3.1 ha) でお

表 2 T1B 群の行動域 (3.1ha) 内に生育していた胸高直径 5 cm 以上の樹木の種名と本数

No.	現地名	科 名	種 名	本数	種類
1	tsatsake	Violaceae	<i>Rinorea greveana</i>	530	N
2	tsirikatsifaka	Ulmaceae	<i>Celtis phillippensis</i>	176	N
3	kantsakantsa	Mimosoideae	<i>Leucaena leucocephala</i>	148	I
4	keleon	Capparaceae	<i>Crataeva excelsa</i>	138	N
5	filofilo	Salvadoraceae	<i>Azima tetracantha</i>	94	N
6	bemavo	Ulmaceae	<i>Celtis bifida</i>	77	N
7	mimy	Meliaceae	<i>Azadirachta indica</i>	61	I
8	kily	Caesalpinioideae	<i>Tamarindus indica</i>	53	N
9	somontsohy	Bignoniaceae	<i>Fernandoa madagascariensis</i>	46	I
10	kilimbazaha	Mimosoideae	<i>Pithecellobium dulce</i>	38	I
11	benono	Mimosoideae	<i>Acacia roivumae</i>	29	N
12	voanderaka	Meliaceae	<i>Melia azedarach</i>	28	I
13	valonbazaha	Boraginaceae	<i>Cordia sinensis</i>	26	I
14	halomboro	Mimosoideae	<i>Albizia polyphylla</i>	23	N
15	valomalagasy	Boraginaceae	<i>Cordia caffra</i>	20	N
16	volely	Sapindaceae	<i>Neotina isoneura</i>	18	N
17	bonara	Caesalpinioideae	<i>Senna siamea</i>	14	I
18	adabo	Moraceae	<i>Ficus sycomorus</i>	10	N
19	kininy	Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> sp.	8	I
20	valiandro	Meliaceae	<i>Quivisianthe papinae</i>	6	N
21	flamboyant	Caesalpinioideae	<i>Delonix regia</i>	4	I
22	dagoa	Loganiaceae	<i>Strychnos madagascariensis</i>	3	N
23	feka	Apocynaceae	<i>Hazunta modesta</i>	3	N
24	hazonbalala	Rubiaceae	<i>Tricalysia</i> sp.	3	N
25	mananteza	Buddlejaceae	<i>Androya decaryi</i>	3	N
26	mendroravy	Mimosoideae	<i>Albizia aurisparsa</i>	3	N
27	andina	?	?	2	N
28	tsilovy	?	?	2	N
29	talakafotsy	Tiliaceae	<i>Grewia saligna</i>	2	N
30	basivoka	Caesalpinioideae	<i>Caesalpinia bonduc</i>	1	N
31	hazomena	Portulacaceae	<i>Talinella dauphinensis</i>	1	N
32	kasiake	?	?	1	N
33	nato	Oleaceae	<i>Noronhia seyrigii</i>	1	N
34	sakoa	Anacardiaceae	<i>Sclerocarya birrea</i>	1	I
35	sasavy	Salvadoraceae	<i>Salvadora angustifolia</i>	1	N
36	solety	Capparaceae	<i>Maerua filiformis</i>	1	N
37	taly	Combretaceae	<i>Terminalia mantaly</i>	1	N
38	tsimatavy	?	?	1	N
39	soarave	?	?	1	N
40	kotro	?	?	1	N
	unidentified			3	
	合 計			1,582	

N: 在来植物, I: 導入植物

2001 年 6 月の著者による毎木調査の結果, 植物種の同定はベレンティ保護区の植物リスト(小山 未発表)をもとにおこなった。

こなった植生調査では、胸高直径 5 cm 以上の樹木が 1,582 本生育しており、そのうち 374 本 (23.6%) は導入植物だった (表 2)。10 種の導入植物が観察されたが、その多くは観光施設周辺の景観を良くするために植栽された観賞用植物や並木用樹木だった。また、家畜の飼料として、また河岸の侵食を防ぐ目的で植栽された *Leucaena leucocephala* のような植物もあった。

導入植物の植栽以外の人為的改変としては、過去に、樹木にからみついて枯死させるという理由で、フウチョウソウ科 (Capparaceae) のつる性植物 (*Capparis sepiaria*) やブドウ科 (Vitaceae) のつる性植物 (*Cissus quadrangularis*) の一部が除去されたことがある [小山 2000]。これらの植物はすべてが除去されたわけではなく、小山 [2000] は、森林の改変そのものよりも、それによって地域住民が森林内に入りやすくなった状況の変化を指摘している。

5. ベレンティ保護区のキツネザル個体群の状況

5.1 キツネザルの個体数の増加

ベレンティ保護区では、10 年以上にわたりワオキツネザルの個体数が増加している。主調査地域に生息するワオキツネザルの個体数も、1989 年以降、全体的には増加傾向にある (図 2)。個体数の増加傾向は保護区全体の傾向であるが、特に主調査地域が位置する観光客ゾーンで顕著である [Jolly *et al.* 2002]。

個体数の増加にともない、1989 年から 1999 年までの間に、主調査地域に生息するワオキツネザルの群れの数 は 3 群から 7 群へと増加し、1 群あたりの行動域面積は縮小し、平均群れサイズも縮小した [Koyama *et al.* 2002]。また、群れからのメスの追い出しが多く観察されるようになった [Koyama *et al.* 2002; Ichino and Koyama 2006]。これは、主調査地域に生息するワオキツネザルの個体数が増加したことによって、群れ内、群れ間の両方で資源をめぐる競争が高まっていることを示唆している。

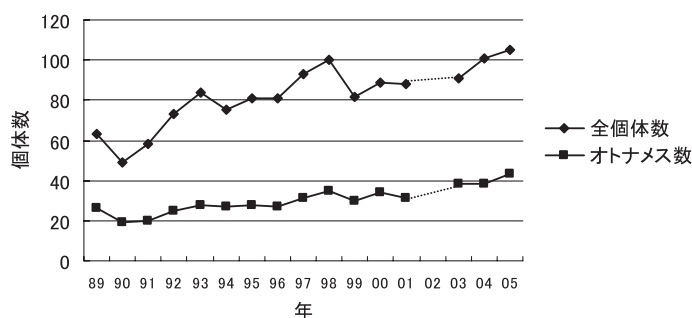


図 2 ベレンティ保護区の主調査地域 (14.2 ha) に生息するワオキツネザルの個体群動態

個体数は各年の 9 月 1 日時点での個体数。89 - 99 年は Koyama *et al.* [2002], 00, 01, 04 年は市野 (未発表資料), 03, 05 年は相馬 (未発表資料) から作成。02 年は資料なし。

また、ベレンティ保護区では、近年、アカビタイチャイロキツネザル (*Eulemur rufus*) の個体数も増加している。アカビタイチャイロキツネザルは、マダガスカル南西部に生息するキツネザルで、ベレンティ保護区には元々生息していない。ペットとして飼育されていたものが逃げ出し、急増した。加えて複雑なことに、ベレンティ保護区のアカビタイチャイロキツネザルは、マダガスカル東南部を起源とする別種エリチャイロキツネザル (仮) (*Eulemur collaris*) と雑種化をおこしたもので、現在も雑種化が進行している [田中ほか 2006]。

アカビタイチャイロキツネザルの導入およびその個体数増加がベレンティ保護区の森林生態系に大きな影響を与えていることは間違いない。特に、アカビタイチャイロキツネザルとワオキツネザルの食性に類似点が多い [Simmen *et al.* 2003] ことは着目すべき点だろう。アカビタイチャイロキツネザルの個体数増加は、ワオキツネザルの潜在的な食物資源の量を大幅に減少させている可能性が高い。

5.2 キツネザルの脱毛症

ベレンティ保護区では、1990 年代からワオキツネザルを中心に、全身が脱毛したキツネザルがみられるようになった [Crawford *et al.* 2006]。特に 2000 年から 2003 年にかけて著しい脱毛症状を示す個体が多くみられた (写真 3)。

ワオキツネザルの脱毛症の調査は 2001 年、2004 年、2005 年の 3 回おこなった。ワオキツネザルの体毛の状態を 6 つのカテゴリーに分類し、状態の悪い 2 段階の個体を脱毛個体とした。

脱毛個体の数は、2001 年には 19 頭 (全体の 21.6%) だったが、2004 年には 6 頭 (全体の 5.8%)、2005 年には 3 頭 (全体の 2.7%) に減少した (表 3)。このように脱毛個体は減少し



写真 3 脱毛したワオキツネザル

表 3 調査個体群の群れ別の脱毛個体数（2001 年，2004 年，2005 年）

群れ名	2001 年 9 月		2004 年 9 月		2005 年 12 月	
	全個体数	脱毛個体数	全個体数	脱毛個体数	全個体数	脱毛個体数
C1	18	11	21	0	21	0
C2A	9	2	12	2	13	1
C2B	6	1	1	0	0	0
CX	11	0	9	0	9	0
T1A	13	0	16	1	15	1
T1B	13	5	11	2	12	1
T2	18	0	20	0	16	0
YF	—	—	14	1	16	0
C1B	—	—	—	—	4	0
単独オス	—	—	—	—	5	0
合 計	88	19	104	6	111	3

たが，その原因はまだ良く分かっていない．導入植物の 1 種 *Leucaena leucocephala* の採食が脱毛症の原因である可能性が指摘されている [Crawford *et al.* 2006]．

5.3 保護区管理者の対応とその結果

保護区管理者は，キツネザル個体群に関して，これまでに少なくとも 2 つの直接的な対策をおこなった．第 1 に，観光客によって日常的におこなわれてきたキツネザルへの給餌を全面的に禁止した．最初は森林内での給餌を禁止し，バンガロー周辺での給餌は認められていたが，1999 年までに全面的に給餌を禁止した．そのことを示す看板（写真 4）を設置し，給餌の禁止についてガイドに説明させるようにした．また，バンガロー周辺のごみ箱からキツネザ

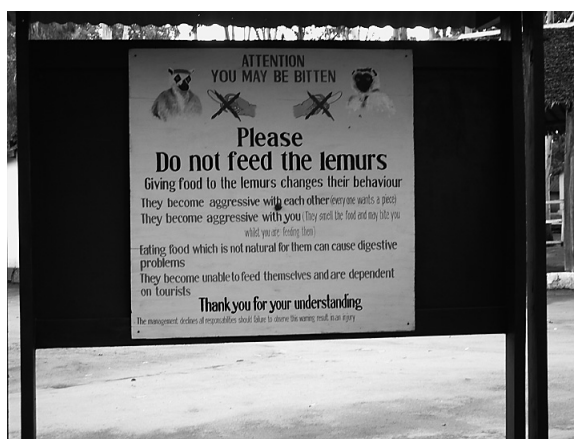


写真 4 キツネザル類への給餌禁止の看板

ルが残飯をあさるような間接的な給餌もあったが、ゴミ箱には金属製のふたがつけられ、残飯をあさることができないようにした。

このように、保護区内での給餌は全面的に禁止されたが、現在でも潜在的な給餌が全くなかったわけではない。いまだに給餌をする観光客はみられるし、給餌の意図がなくても、バンガローやカフェテリアからキツネザルが食べ物を盗むことはしばしばある。しかし、その影響が限定的になったことは間違いないようだ。

第 2 に、キツネザルの脱毛症の原因である可能性が指摘された導入植物 *Leucaena leucocephala* は、2004 年から 2005 年にかけて伐採がおこなわれた。バンガロー周辺と森林内には一部の樹木が残っているが、マンジャレ川沿いに大量に生育していた *Leucaena leucocephala* は大部分が伐採された。この伐採がワオキツネザルにどのような影響を与えるかはまだ不明だが、今後のモニタリングの結果が期待できる。

6. 考 察

6.1 森林の保全状況

近年ベレンティ保護区では、森林の優占樹種である *Tamarindus indica* が多く枯れて、森林が乾燥化してきているという印象を研究者や保護区管理者がもっている [Jolly *et al.* 2002; 小山 2000]。本研究の結果でも、*Tamarindus indica* の大木の枯死が進行していることが示された。

Tamarindus indica の枯死が進行している要因を特定するのは困難で、複数の要因が仮説としてあげられている。例えば、樹木の寿命、キツネザル類の増加による食害の影響、川からの取水量の増加、水源部における森林伐採の影響、雨量の減少、地下水位の低下、周辺の樹木伐採の影響、地球規模の温暖化など、異なるレベルの複数の仮説がある。しかも、これらの要因は相互排他的ではないので、複数の要因が同時に影響を与えている可能性があり、要因の特定はさらに困難である。

Tamarindus indica の枯死は、ワオキツネザル個体群に大きな影響を与えられる。*Tamarindus indica* の果実は、ワオキツネザルにとって最も重要な食物資源である [Sauther 1998] ので、*Tamarindus indica* の枯死はワオキツネザルの食物資源の減少につながる。また、*Tamarindus indica* の大木は休息場所や泊まり木として重要であるため、空間的な資源も減少することを意味する。

一方、*Tamarindus indica* 以上に死亡個体の割合が高かった *Acacia roovumae* の場合、ワオキツネザルへの影響は限定的だろう。*Acacia roovumae* は、*Tamarindus indica* とは異なり、主要採食品目ではなく、休息場所や泊まり木として選択されることはほとんどない。

保護区内に人為的に植栽された導入植物は、ワオキツネザルをはじめとするキツネザル類の

採食行動や遊動に影響を与えているようだ [Soma 2006; 市野 2004]。特に一部の導入植物は主要採食品目となっているため、以下の 3 つの問題をもたらす可能性がある。(1) ワオキツネザルが採食した導入植物の果実に含まれる種子がワオキツネザルの糞を介して森林内に散布され、導入植物が森林内に侵入する。(2) ワオキツネザルによってあまり採食されなくなった在来植物の果実に含まれる種子が森林内に十分に散布されなくなり、在来植物が更新できなくなる。(3) ワオキツネザルの個体数が増加することによって、特定の植物種への食害の程度が無視できないほど大きくなる。

現時点で導入植物がワオキツネザルを介して森林に致命的な影響を与えた直接的証拠はまだないが、いくつかの問題が生じる可能性を指摘できた。ここで指摘した今後起こりうる問題は、継続的な森林のモニタリングによって確認していくべきである。

6.2 キツネザル個体群の保全状況

主調査地域内に生息するワオキツネザルの個体数は、1989 年から 1999 年までの 10 年間で年平均 2.7%の割合で増加した [Koyama *et al.* 2001]。そして、1999 年以降も増加傾向にある (図 2)。 *Tamarindus indica* の減少、アカビタイチャイロキツネザルの増加など、ワオキツネザルの利用可能な食物資源が減少していく中で、なぜ、ワオキツネザルの個体数は、増加し続けているのだろうか。

おそらく、個体数増加に寄与する要因が減少に寄与する要因よりも強く働いているのだろう。観光客による給餌、水場の設置、導入植物の植栽といった新たな資源の人為的な出現が個体数増加に寄与した可能性がある。また、観光地化によってキツネザルの潜在的な捕食者の捕食圧が低下した可能性もある。ベレンティ保護区には、ワオキツネザルの捕食者として、猛禽類のマダガスカルチュウヒダカ (*Polyboroides radiatus*) がいる。また、マダガスカルノスリ (*Buteo brachypterus*) がアカンボウを捕食したのも観察されている (相馬 私信)。

給餌の禁止は、ワオキツネザルの個体群動態に強く影響を与えなかったようだ。霊仙山のニホンザルでは、給餌の中止が個体群動態に大きく影響した [Sugiyama and Ohsawa 1982]。これに対して、ベレンティ保護区のワオキツネザルの個体数は給餌禁止後も増加し続けている (図 2)。この結果は、水場の設置や導入植物の植栽など他の要因がより強く個体数増加に寄与していることを示唆する。

現段階では、個体群動態に影響を与えた主要因を特定するのは困難であるが、以下の 2 つの手法による個体群管理が有効であろう。第 1 に、優占樹種や主要採食樹種、ワオキツネザル個体群のモニタリングを継続することによって、現状把握とあまり重要な影響を与えていない要因を排除していくことができる。第 2 に、個体群動態に影響を与える生態的、社会的要因のメカニズムを解明することによって、ある程度の予測を立てることが可能だろう。

6.3 小規模な保護区におけるキツネザル類の保全

モニタリングを通じて、よりの確な管理を決定していく手法は、順応的管理 (Adaptive management) 手法という [鷲谷 2001]。厳密な管理が可能で、個体レベルの詳細な研究蓄積があるベレンティ保護区では、このような管理手法は特に有効であるだろう。

ベレンティ保護区のように小規模な保護区は伝染病の発生などによって個体群が壊滅的な被害を受ける危険性が高い。そのような事態が起きた場合は、積極的に人為的介入をする必要があるだろう。小規模な保護区において、森林やキツネザル類を保全するためには、保護区全体をひとつの系とみなし、モニタリングに基づく順応的管理手法によって、森林やキツネザル類を保全・管理していくことが求められる。

また、ベレンティ保護区のように、個体レベルの詳細な調査に基づくモニタリングが可能な調査地で得られた知見は他の分断化した森林におけるキツネザル類の保全にも活用することが期待できるだろう。

謝 辞

本研究のもとになった現地調査を実施するにあたり、ベレンティ保護区のオーナーである Jean de Heaulme 氏には調査許可と保護区内の宿泊施設での宿泊を許可していただいた。また、チンバザザ動植物園とマダガスカル政府には、調査許可をいただいた。小山直樹京都大学名誉教授、京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科の山越言助教授、宮本直美氏、相馬貴代氏には有益な助言をいただいた。ここに記して謝意を表したい。

本研究のもとになった現地調査は、科学研究費補助金 (研究代表者: 小山直樹 No.09041158), 科学研究費補助金 (研究代表者: 小林繁男 No.16252004), 京都大学教育研究財団 (若手研究者フィールドワーク助成) の助成を受けた。

引 用 文 献

- アンドレオーネ, フランコ. 1999. 「マダガスカルの両生類」山岸哲編『マダガスカルの動物』森哲訳, 裳華房, 214-261.
- Birkinshaw, C. R. and I. C. Colquhoun. 1998. Pollination of *Ravenala madagascariensis* and *Parkia madagascariensis* by *Eulemur macaco* in Madagascar, *Folia Primatologica* 69 (5): 252-259.
- Budnitz, N. and K. Dainis. 1975. *Lemur catta*: Ecology and Behavior. In I. Tattersall and R. W. Sussman eds., *Lemur Biology*. New York: Plenum Press, pp.219-235.
- Crawford, G. C., L. E. Andriafaneva, K. Blumenfeld-Jones, G. Calaba, L. Clarke, L. Gray, S. Ichino, A. Jolly, N. Koyama, A. Mertl-Millhollen, S. Ostpak, R. E. Pride, H. Rasamimanana, B. Simmen, T. Soma, L. Tarnaud, A. Tew and G. Williams. 2006. Bald Lemur Syndrome and the Miracle Tree: Alopecia Associated with *Leucaena leucocephala* at Berenty Reserve, Madagascar. In A. Jolly et al. eds., *Ringtailed Lemur Biology*. New York: Springer, pp.332-342.
- Diamond, J. M. 1975. The Island Dilemma: Lessons of Modern Biogeographic Studies for the Design of Natural Reserves, *Biological Conservation* 7 (1): 129-146.
- 江口和洋・山岸 哲. 1999. 「マダガスカルの鳥類」山岸哲編『マダガスカルの動物』裳華房, 118-166.

- Godfrey, L. R., W. L. Jungers, K. E. Reed, E. L. Simons and P. S. Chatrath. 1997. Subfossil Lemurs. In S. M. Goodman and B. D. Patterson eds., *Natural Change and Human Impact in Madagascar*. Washington and London: Smithsonian Institution Press, pp.218-256.
- Goodman, S. M., J. U. Ganzhorn and D. Rakotondravony. 2003. Introduction to the Mammals. In S. M. Goodman and J. P. Benstead eds., *The Natural History of Madagascar*. Chicago and London: The University of Chicago Press, pp.1159-1186.
- グットマン, スティーヴン・マーチン, ニコル. 1999. 「マダガスカルの陸上哺乳類 (原猿類を除く)」 山岸哲編『マダガスカルの動物』裳華房, 84-115.
- 市野進一郎. 2004. 「マダガスカル、ベレンティ保護区におけるワオキツネザルの社会生態学的研究」 京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科, 博士論文.
- Ichino, S. 2006. Troop Fission in Wild Ring-tailed Lemurs (*Lemur catta*) at Berenty, Madagascar, *American Journal of Primatology* 68 (1): 97-102.
- Ichino, S. and N. Koyama. 2006. Social Changes in a Wild Population of Ringtailed Lemurs (*Lemur catta*) at Berenty, Madagascar. In A. Jolly et al. eds., *Ringtailed Lemur Biology*. New York: Springer, pp.233-244.
- Jolly, A. 1966. *Lemur Behavior: A Madagascar Field Study*. Chicago: University of Chicago Press.
- . 2004. *Lords and Lemurs: Mad Scientists, Kings with Spears, and the Survival of Diversity in Madagascar*. Boston: Houghton Mifflin.
- Jolly, A., A. Dobson, H. M. Rasamimanana, J. Walker, S. O'Connor, M. Solberg and V. Perel. 2002. Demography of *Lemur catta* at Berenty Reserve, Madagascar: Effects of Troop Size, Habitat and Rainfall, *International Journal of Primatology* 23 (2): 327-353.
- Jolly, A., N. Koyama, H. Rasamimanana, H. Crowley and G. Williams. 2006. Berenty Reserve: A Research Site in Southern Madagascar. In A. Jolly et al. eds., *Ringtailed Lemur Biology*. New York: Springer, pp.32-42.
- 川又由行. 1999. 「マダガスカルの自然保護と環境保全」 山岸哲編『マダガスカルの動物』裳華房, 263-309.
- 小山直樹. 2000. 「フィールドワーカーの眼—マダガスカル南部のベレンティ保護区の森」『エコソフィア』6: 52-57.
- . 2004. 「マダガスカル、ベレンティ保護区におけるワオキツネザルの研究と調査地の現状」『霊長類研究』20 (2): 143-146.
- Koyama, N., M. Nakamichi, R. Oda, N. Miyamoto, S. Ichino and Y. Takahata. 2001. A Ten-year Summary of Reproductive Parameters for Ring-tailed Lemurs at Berenty, Madagascar, *Primates* 42 (1): 1-14.
- Koyama, N., M. Nakamichi, S. Ichino and Y. Takahata. 2002. Population and Social Dynamics Changes in Ring-tailed Lemur Troops at Berenty, Madagascar between 1989-1999, *Primates* 43 (4): 291-314.
- 小山直樹・相馬貴代・市野進一郎・高畑由起夫. 2005. 「マダガスカル、ベレンティ保護区におけるワオキツネザルの行動域と大木の密度」『アフリカ研究』66: 1-12.
- Krause, D. W., J. H. Hartman and N. A. Wells. 1997. Late Cretaceous Vertebrates from Madagascar. In S. M. Goodman and B. D. Patterson eds., *Natural Change and Human Impact in Madagascar*. Washington and London: Smithsonian Institution Press, pp. 3-43.
- MacPhee, R. D. and D. A. Burney. 1991. Dating of Modified Femora of Extinct Dwarf Hippotamus from Southern Madagascar: Implications for Constraining Human Colonization and Vertebrate Extinction Events, *Journal of Archaeological Science* 18: 695-706.
- Mittermeier, R. A., I. Tattersall, W. R. Konstant, D. M. Meyers and R. B. Mast. 1994. *Lemurs of*

- Madagascar*. Washington D.C.: Conservation International.
- Mittermeier, R. A., W. R. Konstant, F. Hawkins, E. E. Louis, O. Langrand, J. H. Ratsimbazafy, R. Rasoloarison, J. U. Ganzhorn, S. Rajaobelina, I. Tattersall and D. M. Meyers. 2006. *Lemurs of Madagascar*. Second Edition. Washington D.C.: Conservation International.
- 西田利貞. 1998. 「ラノマファナと住民一体の自然保護活動」『霊長類研究』14: 223-226.
- Rasamimanana, H., Ratovonirina, A. Jolly and E. Pride. 2000. Storm Damage at Berenty Reserve, *Lemur News* 5: 7-8.
- 斉藤千映美. 1999. 「マダガスカルの原猿類」山岸哲編『マダガスカルの動物』裳華房, 22-82.
- Sauther, M. L. 1998. Interplay of Phenology and Reproduction in Ring-tailed Lemurs: Implications for Ring-tailed Lemur Conservation, *Folia Primatologica* 69 (Suppl. 1): 309-320.
- Sauther, M. L., R. W. Sussman and L. Gould. 1999. The Socioecology of the Ringtailed Lemur: Thirty-five Years of Research, *Evolutionary Anthropology* 8 (4): 120-132.
- Simberloff, D. S. and L.G. Abele. 1976. Island Biogeography Theory and Conservation Practice, *Science* 191: 285-286.
- . 1982. Refuge Design and Island Biogeographic Theory: Effects of Fragmentation, *American Naturalist* 120: 41-50.
- Simberloff, D. S. and N. Gotelli. 1984. Effects of Insularization on Plant Species Richness in the Prairie-forest Ecotone, *Biological Conservation* 29: 27-46.
- Simmen, B., A. Hladik and P. Ramasiarisoa. 2003. Food Intake and Dietary Overlap in Native *Lemur catta* and *Propithecus verreauxi* and Introduced *Eulemur fulvus* at Berenty, Southern Madagascar, *International Journal of Primatology* 24 (5): 949-968.
- Simmen, B., M. L. Sauther, T. Soma, H. Rasamimanana, R. W. Sussman, A. Jolly, L. Tarnaud and A. Hladik. 2006. Plant Species Fed on by *Lemur catta* in Gallery Forests of the Southern Domain of Madagascar. In A. Jolly *et al.* eds., *Ringtailed Lemur Biology*. New York: Springer, pp.55-68.
- Soma, T. 2006. Tradition and Novelty: *Lemur catta* Feeding Strategy on Introduced Tree Species at Berenty Reserve. In A. Jolly *et al.* eds., *Ringtailed Lemur Biology*. New York: Springer, pp.141-159.
- Sugiyama, Y. and H. Ohsawa. 1982. Population Dynamics of Japanese Monkeys with Special Reference to the Effect of Artificial Feeding, *Folia Primatologica* 39 (3-4): 238-263.
- 田中美希子・田中洋之・平井百合子・平井啓久. 2006. 「チャイロキツネザル種間雑種集団の遺伝分析」『霊長類研究』22 Supplement S-32.
- 山岸 哲. 1999. 「マダガスカル島とその自然」山岸哲編『マダガスカルの動物』裳華房, 2-19.
- 鷺谷いづみ. 2001. 『生態系を蘇らせる』日本放送出版協会.
- Wright, P. C. 1992. Primate Ecology, Rainforest Conservation, and Economic Development: Building a National Park in Madagascar, *Evolutionary Anthropology* 1: 25-33.
- . 1997. The Future of Biodiversity in Madagascar: A View from Ranomafana National Park. In S. M. Goodman and B. D. Patterson eds., *Natural Change and Human Impact in Madagascar*. Washington and London: Smithsonian Institution Press, pp.381-405.