

## 1. 採食生態 ～食物選択を中心に～

- 本講義のイントロダクションとしての位置づけ
    - 食物は本講義の主題である社会生態学の基盤である.
    - 食物選択行動を題材に, 行動研究の4つのアプローチが異なることを理解する.
    - 私自身の主要研究テーマであり, 動機なども紹介することを通じて, フィールドワークの面白さを伝えたい.
  - 採食生態学とは?
    - 採食行動の<5W1H>を調べる学問
      - ◇ いつ (When), 誰が (Who), どこで (Where), 何を (What), どのように (How) 食べ, なぜ (Why) そうなのか
  - 霊長類の食物の分類区分 (図表 1-1)
  - 主要3食性とその例 (新図表 1-2)
    - 昆虫食者: メガネザル, スレンダーロリス, アンワンチボ, アイアイ (以上, 原猿)
    - 果実食者: ワオキツネザル (原猿), ニホンザル, パタスモンキー (以上, オナガザル亜科)
    - 葉食者: イタチキツネザル, インドリ (原猿), ホエザル属 (新世界ザル), クロシロコロブス (コロブス亜科), マウンテンゴリラ (大型類人猿)
  - 果実選びの基準を考える前に, 植物はなぜ果実をつけるのか
    - 種子散布の適応的意義
      - ◇ 空間的逃避仮説 (エスケープ仮説)
        - その種を食べる植食動物や菌類などの天敵が集まりやすく, 同じ親に由来する稚苗の密度が高く, 稚苗間の競争が高いことにより, 稚苗の生存率の低い親個体周辺から逃れるという意義がある (図表 1-3).
      - ◇ 移住仮説 (colonization 仮説)
        - 定着適地となりうるギャップ (攪乱によって生じた植生が破壊された場所) の形成が, その地域全体で同じ確率で起こるのであれば, 種子が広く分散しているほど, 少なくとも一部の種子がより早くギャップに遭遇する可能性が高い (図表 1-4, 図表 1-5).
      - ◇ 指向性仮説 (directed dispersal 仮説)
        - 果実や種子が動物によって散布される場合には, 種子の生育に適した場所への方向性をもった散布が可能になる可能性がある (図表 1-6).
    - 種子散布様式の類型化 (図表 1-7)
      - ◇ 被食動物散布
        - 周食型散布
          - 類型: 糞散布, ペリット散布, 頬袋散布
          - 主な散布者: 鳥, 哺乳類
          - 一般的特徴
            - ◇ 鳥や霊長類散布の植物は, 果実が熟した時には赤, 黒, 黄, だいたい色などに色づき遠くからでも目立つ (宣伝) (図表 1-8, 図表 1-9).
            - ◇ 熟した果実の種皮や果肉は甘くて栄養 (報酬) があるが, 未熟なうちは強い渋みや毒がある (後述).
            - ◇ 種子は十分硬く, 動物の消化管を通っても破壊されない.
            - ◇ 果肉には種子の発芽を抑制する物質が含まれている.
      - ◇ その他の動物散布 (付着散布, 貯食散布)
- 動物行動研究の4つのアプローチ
  - 機能: ある行動が何に使われていて, どのように個体の繁殖や生存に役立つのか? (究極要因) → 行動生態学
  - 機構: 行動を制御する神経生物学的 (あるいは内分泌的ないし心理的) な機構は? (至近要因・近接要因) → 行動生理学・行動心理学
  - 発生: 個体の一生のうちに行動がどのように組み立てられていくのか? (発生要因)
  - 進化的歴史 (系統): 行動の歴史的な起源は? (歴史要因)
- 行動生態学の最適戦略モデル
- 霊長類の果実選びの基準
  - 最適食物選択 = 平均純摂取エネルギー速度最大化:  $NREI_1 > NREI_2 > NREI_3 > \dots$ 
    - ◇ 純エネルギー摂取速度 (NRED) =  $[E - (Cs + Ch + Ci)] / (Ts + Th + Ti)$ 
      - E: 食物に含まれるエネルギー
      - C: 食物を探索 (Cs)・処理 (Ch)・摂取 (Ci) するのに要するエネルギー
      - T: 食物を探索 (Ts)・処理 (Th)・摂取 (Ti) するのに要する時間
  - サバンナモンキーは, 木の密度の高い果実種好む (図表 1-10).
  - ハゲウアカリは, 木の密度の高い果実種好む (図表 1-11)
  - オランウータンは糖質に富み, 大きく大量に果実をつけるイチヂク種好む (図表 1-12).
- 葉選びの基準を考える前に, 植物は, なぜ葉を付けるのか?
  - 光合成により, 有機物を合成するため.
  - 果肉が動物に食べてもらうために作られた器官であるのに対し, 葉は食べられては困る器官である.
    - ◇ 植物の化学的防御—質的防御と量的防御— (図表 1-13)
    - ◇ 成熟度別果実と葉の化学成分相対含有量 (図表 1-14)
    - ◇ 葉では, たくさん食べる種をたくさん食べるとは限らない (図表 1-15)
    - ◇ 葉食に対する消化管の適応 (図表 1-16)
- 霊長類の葉選びの基準
  - クリイロリーフモンキーが食べる若葉は食べない若葉に比べて, 蛋白質が多く, 粗繊維や縮合性タンニンが少ない (図表 1-17).
  - クロコロブスは, 粗繊維や縮合性タンニンのわりに蛋白質に富む葉をたくさん食べる (図表 1-18).
  - 粗蛋白質は採食種・部位が非採食種・部位に比べ含有量が高いか, その含有量が高いほど採食頻度が高いことを示した研究がその逆より多く, 粗繊維, 縮合性タンニンは採食種・部位に比べ含有量が低いか, その含有量が低いほど採食頻度が高いことを示した研究がその逆より多かった (図表 1-19).
  - 毒 (質的防御物質) の効果は様々
    - ◇ 前胃発酵動物では, 発酵の過程で解毒されるので効果がない場合が多い.
    - ◇ 後腸発酵動物では, 解毒される以前に吸収される可能性高いので効果がある場合が多い.
    - ◇ ただし, 後者の場合でも耐性を獲得する.
    - ◇ また, 寄生虫駆除作用のある毒を積極的に摂取する場合もある.
- チンパンジーの生薬利用
  - ヴェルノニアの若い茎の髄の樹液: 化学的駆虫効果
    - ◇ 明らかに病気 (下痢・倦怠感・線虫感染) の個体が食べ, 20~24 時間後に回復.
    - ◇ 腸結節虫の発症率の高い雨季に利用する.
    - ◇ 糞 1g 当たりの腸結節虫の卵数が, 採食後 20 時間以内に 130 個から 15 個に減少.
    - ◇ 抗住血吸虫作用のあるヴェルノニサイト B<sub>1</sub>が検出.
    - ◇ 住民も寄生虫感染等の薬として利用.

- アスピリア等の葉：物理的駆虫効果
  - ◇ 呑み込まれ、消化されずに糞に出てくる。
  - ◇ 病気（下痢・倦怠感・線虫感染）の個体が食べた。
  - ◇ 腸結節虫の発症率の高い雨季に利用する。
  - ◇ 糞中の未消化の葉の数が多いほど、糞中の腸結節虫の数も多い（ただし、生存）。
  - ◇ 化学的な殺線虫作用はなし。
  - ◇ 葉の表面がザラザラして毛状突起がある。
- 霊長類の種子選びの基準
  - サキヤヒゲサキは、比較的軟らかい種子を好む（図表 1-20）。
- 霊長類の食物選びの基準（まとめ）
  - 可消化エネルギーや可消化蛋白質の摂取速度が高い
    - ◇ カロリー（エネルギー）や蛋白質に富む
    - ◇ 探索・処理・摂取に時間やエネルギーがかからない
    - ◇ （粗繊維や縮合性タンニンが少ない）消化がよい
  - 最適な食物選択：純エネルギー（蛋白質）摂取速度最大化
- 飽食の時代がもたらした先進国現代人が勧められる食物選びの基準との齟齬（図表 1-21）
  - 低脂肪・低蛋白
  - 高食物繊維
    - 食物繊維（dietary fibre）：「人の消化酵素で消化されない食物中の難消化性成分の総体」；細胞壁の構成成分（粗繊維：セルロース，ヘミセルロース，リグニンなど）や非構成成分（植物ガム，粘質物，海藻多糖類など）
    - 食物繊維の効用
      - コレステロールや胆汁酸などを吸着し，排泄する・・・動脈硬化・大腸癌の予防
      - 少量の食物で満腹感をもたらす
      - 食物繊維それ自体の難消化性
      - 他の栄養素の消化・吸収の抑制
  - 高縮合性タンニン：カテキン，プロアントシアニジンなど
    - カテキンの効用
      - 血管収縮作用のある物質を生成する酵素の作用を抑制・・・高血圧の予防
      - 血中の悪玉コレステロール値上昇を抑制・・・動脈硬化の予防
      - 殺菌作用・・・食中毒や虫歯の予防
      - 糖類分解酵素の働きを阻害・・・肥満の予防
- 選択食物の切り替え
  - 大豊作時，晩秋から晩冬にかけての主要食品目（採食時間割合 70%：図表 1-24）となり，かつ高カロリー（6.91 kcal/g）であるブナ堅果の採食速度の低下（図表 1-22），及び冬の食物に比べれば高栄養である秋の食物の採食時間割合の減少（図表 1-24）の両者により表された食物環境の質の低下に対し，ニホンザルはブナ採食時間を延ばして対抗したが（図表 1-23），3月末には完全に冬の食物に切り替えた。
- 食物パッチ選択
  - 大豊作時，晩秋に主要食品目（採食時間割合 30%）となりかつ高カロリー（5.28 kcal/g）であるカヤ種子の重複利用パッチでの採食速度の低下に対し，ニホンザルは新たなパッチを遊動域の周辺で開拓し採食速度を回復させた（図表 1-25，図表 1-26，図表 1-27，図表 1-28）。
  - ニホンザル 1 群が頻りに訪れる 1 本のケヤキ大木においての，樹上堅果数が多くそのため樹上での採食速度が高い時期は多くの個体が樹上で採食したが，時期経過に従い堅果が落下し地上堅果数が

多くなり地上の採食速度が高くなると，地上での採食個体が多くを占めるようになった（図表 1-29）。

- 食物パッチにおける滞在時間
  - チャーノフの限界値の定理（図表 1-30）
  - ブナ堅果の飽食の影響による，あるいは攻撃的交渉によるパッチからの立ち去りを考慮しても，ニホンザルは平均採食速度の高い，つまり質の高いパッチほど長時間滞在することはなかった（図表 1-31）。
  - カヤパッチ滞在時間内の採食速度の低下は，滞在時間が長いときのみ起こる（図表 1-32）。
  - シロテテナガザルとシャーマンの採食する 8 つの果実タイプ（種）において，いずれも採食バウトの始めに比べ終わりの採食速度は低下する場合が多かった。しかし限界値定理では，パッチ進入時の速度は様々でも立ち去り時の速度は同じ生息地であれば一定であるから，その点では定理に一致しない（図表 1-33）。
- 食物選択の至近要因（機構）
  - 味は，食物として摂取すべき栄養成分の，そして忌避すべき化学成分の信号（シグナル）。
    - ◇ 甘味・・・糖質（ready energy）
    - ◇ 苦味・・・毒
    - ◇ 渋味・・・タンニン（消化阻害物質）
    - ◇ 旨味・・・蛋白質
  - 機構研究と機能研究の融合
    - ◇ 閾値の存在・・・呈味物質（栄養成分・二次生産物成分）を弁別する機構の存在。
    - ◇ 食性の違い・・・生存上、繁殖上の機能的な意味。
  - 果実食者であるタマリン類はガム食者であるマーモセット類に果糖の弁別閾値が比べて低い（図表 1-34）
  - 麦芽糖と Polycose において，リスザルの嗜好性は低く，ボンネットモンキーのみが強い嗜好性を示した。これはボンネットモンキーがでんぷん質に富む食物を利用するという事実と一致した（図表 1-35）。
  - 大型種の糖質の弁別閾値は低い（図表 1-36）。
  - サバンナに住む人々は，森林に住む人々より甘さに敏感（図表 1-37）。
  - 大型類人猿とコロブス亜科のサルは，苦味物質である塩酸キニーネに対して非常に強い耐性を示した（図表 1-38）。
  - カニクイザルにとって粗繊維の信号は硬さと色？（図表 1-39）。
  - 食物選択の発生要因
    - ◇ 有名な幸島のイモ洗い行動の社会的学習による伝播。ただし，模倣ではなく刺激強調か？
  - 食物選択の歴史的要因
    - ◇ 食性に影響を及ぼす系統（図表 1-40）。