タンザニアの乾燥疎開林地帯に生息するチンパンジー (*Pan troglodytes*) の泊り場選択

吉川翠¹⁾・小川秀司²⁾・小金澤正昭³⁾・伊谷原一⁴⁾

1) 東京農工大学大学院・連合農学研究科, 日本学術振興会特別研究員DC

2) 中京大学・国際教養学部

3) 宇都宮大学・農学部

4) 京都大学・野生動物研究センター

はじめに

昼行性霊長類は昼間に遊動し、夜間はその日に選択した樹上あるいは岩場などの泊り場で眠る (Anderson, 1998)。何処に泊るかという選択は、泊り場として利用可能な樹木や崖がどのように分布しているかに影響される (Anderson, 1998)。しかし、それ以外にも、霊長類は捕食者が近づきにくい場所、あるいは捕食者を発見しやすく、捕食者から逃げやすい場所を泊り場を選ぶことや (Anderson, 1998; Von Hippel, 1998; Reichard, 1998)、採食樹から近い場所を泊り場を選ぶ傾向があることが知られている (Anderson, 1998; Chapman *et al.*, 1989; Day & Elwood, 1999; Furuichi & Hashimoto, 2004; Goodall, 1962)。また、寄生虫の増殖を防ぐために泊り場を変更したり (Hausfater & Meade, 1982)、暖かく快適な場所を選んだり (Wada *et al.*, 2007)、雨風をしのげる場所や朝日を多く受けられる場所を選ぶことも指摘されている (Goodall, 1962; MacKinnon, 1974)。さらに、テリトリーを防衛しやすい場所を泊り場を選ぶ事もある (Smith *et al.*, 2007)。

チンパンジー (*Pan troglodytes*) は、母親と一緒に寝る幼児を除いて、各個体が毎晩、主に樹上にベッドを1個作る (Goodall, 1962)。彼らは複雄複雌の単位集団を形成するが、様々なメンバーで構成される小集団が集まったり離れたりする離合集散性を持つ (Nishida, 1968)。その結果、チンパンジーの泊り場には、その日に形成された小集団の各個体が作ったベッドが一つ以上集まっている。

チンパンジーは霊長類の中では大型であるため、泊り場の選択に影響する上述の要因の中で、捕食圧に着目した研究はあまり行われてこなかった (Pruetz *et al.*, 2008; Baldwin *et al.*, 1981)。しかし、ライオン (*Panthera leo*) やヒョウ (*Panthera pardus*) などは、チンパンジーにとって最も危険な捕食者であり、タンザニアのマハレ山塊国立公園では、ライオンによるチンパンジーの捕食例が知られている (Tsukahara, 1993)。また、コートジボアールのタイ国立公園では、ヒョウにチンパンジーが殺された事例が報告されている (Boesch, 1991)。そのためチンパンジーは、捕食圧が高い地域では樹木の上部にベッドを作る (Pruetz *et al.*, 2008)。それに対して、捕食圧の低い地

域では、チンパンジーは地面にベッドを作ることもある (Furuichi, 2000; Matsuzawa & Yamakoshi, 1994)。

東アフリカのタンザニアの乾燥疎開林地帯には、チンパンジーの捕食者であるライオンやヒョウが生息している (Ogawa *et al.*, 2007)。さらに、疎開林には樹高の低い樹木がまばらに生えているだけであるため、乾燥疎開林地帯は他の生息地よりチンパンジーにとって危険な環境であると考えられる。したがって、乾燥疎開林地帯のチンパンジーの泊り場選択には、捕食圧も大きな影響を及ぼしている可能性が考えられる。また、東アフリカの乾燥疎開林地帯は起伏に富んだ地形でもある。このような環境下におけるチンパンジーの泊り場選択に影響する環境要因はよくわかっていない。

そこで私達は、タンザニアの乾燥疎開林地帯で、特に捕食圧に注目しつつ、チンパンジーの泊り場選択に影響する環境要因を明らかにするために、チンパンジーの泊り場の植生、斜度、標高を、現地調査と衛星写真及び GIS を用いて分析した。

方 法

(1) 調査地の環境

(1-1) 調査地の場所

タンザニア西部には、乾燥疎開林地帯が広がっている。ただし、チンパンジーが生息するマハレ山塊国立公園とゴンベ溪流国立公園は、比較的常緑林が多い。そこで私達は、これら二つの国立公園外でチンパンジーが分布する全域において調査を行った。国立公園外のチンパンジーの分布は、川や道路によって (1) ウガラ, (2) マシト, (3) ムクユ, (4) リランシンバ, (5) カロブワ, (6) ワンシシ, (7) ルワジの 7 地域に分けられる (Kano, 1972; Yoshikawa *et al.*, 2008, 表 1, 図 1)。調査地の総面積は 8890 km² (南緯 5° 15', 東経 29°

45' から南緯 6° 30', 東経 31° 30' まで) であった。なお、本研究の調査地域の一つであるウガラ地域は、アフリカにおけるチンパンジーの分布域の東端にあたり、生息域の中で最も乾燥した地域の一つである (Moore, 1992)。

(1-2) 気候

調査地の年間降水量は、ウガラの北西端の街ウビンザ (南緯 5° 06', 東経 30° 23'), タンガニカ湖畔の街キゴマ (南緯 4° 52', 東経 29° 38'), ムパンダ (南緯 6° 22', 東経 31° 03'), スンバワンガ (南緯 7° 56', 東経 31° 35') の平均で 964 mm である (小川ら, 1999)。乾季は 5 月から 10 月まで続く。気温は、1993 年から 1996 年のキゴマとスンバワンガの記録では、日中は最高 30℃ 近くになるが、早朝には最低 10℃ 近くまで低下する (小川ら, 1999; Ogawa *et al.*, 2007)。

図 1 西部タンザニアにおける調査地域の配置

表 1 各調査地域の基本情報および踏査距離とベッドクラスター数

調査地域名	南緯/東経	面積 (km ²)	周辺環境 ^{*1}	踏査距離 ^{*2} (km)	ベッド クラスター数 (群)	ベッド 数 (個)	調査年月
(1) ウガラ	5° 09' - 5° 52' /30° 23' - 31° 01'	2800	北部をマラガラシ川, 南部をニアマンシ盆 地, 東部をウガラ川, 西部をウビンザ・ムパ ンダを繋ぐ未舗装道 路が取り囲む	457	78	165	1994 年 8 月 1995 年 9 月 1996 年 8 月 1997 年 8 月 2003 年 2 月 2003 年 8 月 2008 年 8 月 2011 年 1 月 2011 年 2 月
(2) マント	5° 10' - 5° 35' /29° 50' - 30° 35'	2200	北部をマラガラシ川, 東部をウビンザ・ムパ ンダを繋ぐ未舗装道 路, 南部をルグフ川が 取り囲む	78	19	48	2003 年 8 月 2005 年 8 月
(3) ムクユ	5° 22' - 5° 51' /29° 44' - 30° 07'	1100	北部をルグフ川, 南部 をムカンバ川, 東部を ルグフ盆地が取り囲 む	51	13	45	2005 年 8 月
(4) リランシンバ	5° 07' - 5° 14' /30° 07' - 30° 14'	140	マラガラシ川の北岸, マラガラシ川によっ てマント地域とは分 断された地域	133	18	38	2001 年 7 月 2006 年 8 月
(5) カロブワ	5° 51' - 6° 10' /29° 55' - 30° 31'	900	イブンバ山とマコマ ヨ山の間に位置し, 南 部にはカロブワ山が ある	134	43	121	2003 年 8 月
(6) ワンシシ	6° 19' - 6° 38' /30° 27' - 30° 43'	500	北部をカパンガ村, 南部をワンシシ山, 西部をマガンジェ山, 東部をルガラ山が 取り囲む	38	4	19	2001 年 8 月
(7) ルワジ	7° 48' - 8° 28' /30° 55' - 31° 10'	1250	ルコラ断崖に沿った 帯状の地域内, テンブ ワ川とカフコラ川の 間	152	18	43	2003 年 7 月 2005 年 8 月
計		8,890		1,043	193	479	

ベッドクラスター数：踏査ルートから片幅 30m 以内、即ち踏査ベルト内に存在したクラスター数

*¹ 周辺環境は、(1)(2)(3)(4)(5)(6)については Kano(1972)を、(7)は小川ら(1999)を参考にした。

*² 主に小川が踏査をおこない、ウガラ地域は吉川が踏査に加わった。

(1-3) 植生

植生は疎開林、常緑林、草地の 3 タイプに分けられる（小川ら、1999; Ogawa *et al.*, 2007）。疎開林は調査地域の 80% 以上を占め、常緑林と草地はパッチ状に点在している。疎開林の

多くの樹種は乾季に落葉する。

ウガラ地域で行われた 50m 方形区における胸高直径が 5cm 以上の樹木調査では、疎開林内の樹木密度は常緑林内の樹木密度より低かった（Ogawa *et al.*, 2007）。

(2) 現地調査

1994年から2011年にかけて、7地域全てでチンパンジーのベッドの有無とその頻度を、主に小川と吉川が調査した(表1, Ogawa *et al.*, 1999; Ogawa *et al.*, 2004; Ogawa *et al.*, 2006a; Ogawa *et al.*, 2006b; Ogawa *et al.*, 2007; Yoshikawa *et al.*, 2008)。

各地域では、1/50000の地形図を見ながら、平地と山地の両方の地形および川辺を含むように1日毎の踏査ルートを決め、そのルートを歩いた(表1, 図2)。

発見したベッドの新しさの状態から同日に作られたと判断され、かつ隣のベッドと20m未満で繋がっているベッドの集合、即ち同日に同じ場所に作られたと考えられるベッド集団を、ベッドクラスターと定義した。

ルート上からチンパンジーのベッドを発見した時には、周囲を探索してそのベッドを含むベッドクラスターを確定した。ベッドクラスターの両端のベッドの中間地点に立つて、

図2 踏査ルートとベッドクラスターの位置の事例
マント地域カサカティ地区の衛星画像上(南緯5°20' - 5°23' / 東経29°53' - 29°56')における2005年8月3日の踏査ルート(黒線)とベッドクラスターの位置(▲)

その場所をベッドクラスターの中心地点とし、その地点の植生を記録すると共に、その位置をGPSで測位した。ただし、2003年以前に記録したベッドクラスターの一部は、ベッド発見時にその位置をGPSで測位できなかったため、1/50000の地形図に残された印から位置を読みとった。

なおベッドは、そのベッドを構成する葉の状態から、最新(すべての葉が緑色)、最近(一部緑色の葉が残る)、古い(すべての葉が枯れて茶色)、崩壊(葉が落下し、枝による骨組みだけが残っている)に分けて新しさを判断した(Ogawa *et al.*, 2007)。

また、調査中には適宜各植生でGPSの測位を行って、植生図を作成する資料とした。

(3) 分析方法

以上の現地調査による資料を基に、以下の分析を吉川が行った。

(3-1) 植生図および斜度と標高情報の作成

現地で収集した資料(GPSで測位した位置とその植生)と、2001年11月1日と2002年5月22日に撮影された衛星画像(ETM+)から、タンザニアのチンパンジー生息地全土の植生図を作成した(図3a)。植生図の作成にはLGM製ERDAS Imagineを利用した。植生図の植生は、(1)疎開林、(2)常緑林、(3)衛星画像から判断できる規模の開拓地、(4)草地など(草地と(1)~(3)のいずれにも当てはまらないもの)の4タイプに分類した。本研究に用いた衛星画像では疎開林の優占樹種の同定までは困難だったため、疎開林をさらに細かく分類することは行わなかった。なお、現地調査は17年に渡る。しかし、毎年、乾季に調査地の大部分に広がる野火の影響や乾燥帯という環境のため、どの場所が疎開林、常緑林、草地であるかについては、この数十年で大きな変化は起こっていないと考えられた。

90mSRTM Digital Elevation Modelを用いてチンパンジーの生息地の斜度と標高を求めた(図

図3 西部タンザニアの乾燥疎開林地帯における植生と斜度と標高の分布図

3b, 図 3c)。その算出には ESRI 社製の ArcGIS (ArcView9.3.1) を用いた。

(3-2) 踏査ルートから発見されたベッド

ルートからの距離とベッドの発見率との関係を調べると、ルートから片幅 30 m まではベッドの発見率は著しくは低下しなかった。本研究では、環境比較のために、ベッドの有無が明らかな範囲、つまり、ベッドの見落としがなるべく少ない範囲を対象にする必要があった。このため、ルートから片幅 30 m 以内に見つかったベッドと、同じくルートから片幅 30 m 以内の環境について解析を行なった。

(3-3) 泊り場選択に影響する要因

GIS を利用して、踏査ルートから片幅 30m のベルト状の地域を抜き出した。この幅 60 m の地域を踏査ベルトと呼ぶ。踏査ベルトを各日の出発点からさらに 60m 毎に区切り、60m 四方 (3600m²) の方形区を作成した。このうち、各日の終点に近い 60 m 未満の端数部分、及び踏査ルートが湾曲しているため GIS での区画面積が大きく作成されてしまう部分は分析から除外した。なお、除外した部分に含まれて

いたベッドクラスターは合計 6 群だった。除外部分を除いた方形区の合計は 16,751 個になった。GIS 上での手動作成のため、各区画の面積は $3562 \pm 511 \text{ m}^2$ になった。

まず、各区画内に存在したベッドクラスターと、その区画内の環境（常緑林面積割合、平均斜度、平均標高）の関係を分析した。分析には統計ソフトウェアの R 2.13.10 と SPSS Statistics 19 を併用し、両側検定による Mann-Whitney の U 検定及び χ^2 検定と、一般化線形モデルによる解析を、有意水準 0.05 で行った。数値は平均±標準偏差（最小値 - 最大値）で表記した。

(3-4) 疎開林の葉の有無による影響

疎開林の樹木の多くは、乾季に落葉する。そのため乾季に疎開林でベッドが作られることはほとんどない。そこで疎開林でも葉の有無によって泊り場の制限を受けない雨季に作られたベッド、即ち最新と最近のベッドが雨季に発見された場合のみについての解析も行った。上述のように踏査ベルトを 60m 四方 (3600m²) の区画に区切り、ベッドのある区画とベッドのない区画の植生を比較した。

(4) 結果

(4-1) 踏査ルートと泊り場の植生の比較

踏査ルートの総距離は 1,043km だった (表 1)。

踏査ベルト内で分析に用いたベッドクラスター数は、区画面積が異なるために省いた 6 群を除くと、193 群、ベッドは 479 個だった (表 1)。

植生ベルトに占める各植生の面積割合は、疎開林が 86.0%、常緑林が 6.0%、開拓地と草地などが 8.0% だった。樹木が生えておらずベッドを作ることができない開拓地と草地などを除いた面積割合は、疎開林 93.5%、常緑林 6.5% である。そこで、この面積割合に対してベッドクラスターの出現数を比較すると、ベッドクラスターは常緑林には疎開林よりも有意に多く存在していた (表 2, χ^2 検定, $df=1$, $\chi^2=302.8$, $p<0.05$)。

(4-2) 泊り場選択に影響する要因

踏査ベルト内の合計 16,751 方形区の常緑林面積割合は平均値±標準偏差 (範囲) で記すと、 5.7 ± 18.8 (0-100)%, 平均斜度は 6.0 ± 5.4 (0.1-37.7) 度, 平均標高は $1,220 \pm 186$ (780-1,889) m だった。

このうちベッドクラスターが存在した区画は 154 個, 存在しなかった区画は 16,597 個あつ

た。各区画内のベッドクラスター数は 0 群から最大 5 群だった。

少なくとも 1 群のベッドクラスターが存在した区画をまとめて、ベッドが存在しなかった区画の環境と比較した。その結果、(a) ベッドが存在した区画の常緑林面積割合 ($25.4 \pm 35.4\%$) は、ベッドが存在しなかった区画の常緑林面積割合 ($5.5 \pm 18.5\%$) より有意に多かった (Mann-Whitney の U 検定, $n_1=154$, $n_2=16,597$, $z=-12.7$, $p<0.05$)。また、(b) ベッドが存在した区画の平均斜度 (10.5 ± 6.7 度) は、ベッドが存在しなかった区画の平均斜度 (6.0 ± 5.4 度) より有意に大きかった (Mann-Whitney の U 検定, $n_1=154$, $n_2=16,597$, $z=-9.1$, $p<0.05$)。さらに、(c) ベッドクラスターは平均標高 797m から 1,814m の区画に存在したが、ベッドが存在した区画の平均標高 ($1,217 \pm 168.4$ m) は、ベッドが存在しなかった区画の平均標高 ($1,220 \pm 186.0$ m) と有意な差はなかった (Mann-Whitney の U 検定, $n_1=154$, $n_2=16,597$, $z=-0.8$, ns)。

また、各区画におけるベッドの有無を反応変数とし、各区画内の常緑林面積割合と平均斜度、平均標高を説明変数 (共変量) として、一般化線形モデルによる解析を行った。説明変数間の共線性を調べる VIF (Variance Inflation Factor) 値は、どの組み合わせでも 10 以下となった。このため、三つの説明変数全てを一般化線形モデルの解析にもちいた。分布族を二項ロジスティックとして解析を行った結果、常緑林面積割合と平均斜度を説明変数としたモデルが選択された (表 3, $AIC=1633.2$, 尤度比 χ^2 値 = 134.9, $p<0.05$)。ベッドの有無にはそ

表 2 疎開林と常緑林のベッドクラスターの数と期待値

		疎開林	常緑林	計
ベッドクラスター数	実測値 (群)	121	72	193
	期待値 (群)	180.5	12.5	193.0

表 3 泊り場選択に影響を与える要因

説明変数	係数	標準誤差	Wald χ^2 値	p 値	モデルの係数*	モデルの標準誤差*
常緑林面積割合	0.360	0.043	70.8	<0.05	0.360	0.043
平均斜度	0.448	0.061	53.2	<0.05	0.428	0.060
平均標高	-0.111	0.081	1.9	0.17	-	-

*有意性が確認された変数から算出されたモデルの係数と標準誤差

の区画内の常緑林面積割合と、平均斜度が影響し、平均標高は影響していなかった（表3）。

（4-3）疎開林の葉の有無による影響

雨季には、138kmの踏査ベルト内に64群のベッドクラスター、123個のベッドを発見した。

合計2,338個の方形区のうち、ベッドクラスターが存在した区画は41個（各区画内のベッドクラスター数は0群から5群）、存在しなかった区画は2,297個あった。

雨季においても、ベッドが存在した区画の常緑林面積割合（ $28.2 \pm 33.1\%$ ）は、ベッドが存在しなかった区画の常緑林面積割合（ $5.1 \pm 16.7\%$ ）より多かった（Mann-WhitneyのU検定, $n_1=41$, $n_2=2,297$, $z=-8.6$, $p<0.05$ ）。

考 察

調査地は疎開林が80%以上を占め、踏査ベルト内でも疎開林は86%を占めていた。しかし、チンパンジーは、踏査ベルト内で6%のみを占める常緑林に期待値より有意に多くのベッドを作っていた。また、常緑林面積割合が高い場所ほどベッドが存在する確率が高かった。これらは、チンパンジーが常緑林内もしくは常緑林の近くを選んでベッドを作っていることを意味している。さらに、落葉林が葉をつける雨季においても、チンパンジーは常緑林を主要な泊り場を選択していた。したがって、チンパンジーが常緑林にベッドを作っていた理由は、単に葉の有無によるものではないことが示唆された。

チンパンジーが常緑林に泊っていた一つの要因は、近くに採食樹があったからかもしれない。しかし、少なくとも乾季の採食樹は常緑林よりも疎開林に多く分布している（小川, 2000）。

チンパンジーが常緑林に泊る別の理由として、捕食回避が挙げられるかもしれない。

常緑林内は疎開林内よりも樹木密度が高く、樹間距離も短い（Ogawa *et al.*, 2007）。チンパ

ンジーが常緑林を泊り場を選んでしている理由の一つは、常緑林では樹上を移動して捕食者から逃げやすいからだろう。これは人と出会った時のチンパンジーの行動からも推測される。本調査地のチンパンジーは人を見るとすぐに逃げる。私達が常緑林で遭遇したチンパンジーは、隣接する樹木に飛び移り樹上を逃げ去っていった（小川, 2002）。一方疎開林では、チンパンジーは一旦林床に下りて地上を逃げていった。実際にライオンとチンパンジーが遭遇した事例では、チンパンジーは樹上へ逃げる様子が確認された（塚原, 2002; 伊谷, 1977）。樹間距離が短い常緑林では、ライオンのいる地上に下りる危険を冒さずに、樹上を枝伝いに逃げるのが可能である。また樹上性のヒョウから狙われた際にも、樹間移動や細い枝を利用した移動が得意だと考えられるチンパンジーにとって、常緑林内は逃げるのに適した環境だろう。

さらに、常緑林の樹木は疎開林の樹木よりも樹高が高い（吉川, 未発表資料）。捕食者のいる地域では、いない地域に比べてチンパンジーは高い場所にベッドを作る（Pruetz *et al.*, 2008）。他の霊長類も、捕食者回避のために高木に泊まることが多い（Von Hippel, 1998; Reichard, 1998）。つまり高い位置にベッドを作れる常緑林は、地上性の捕食者に狙われた時に、より高い所に移動して危険を回避しやすい環境なのである。

また、樹冠の閉じた森林は下生えの草本量が少ない（古林ら, 2001）。ライオンは、狩りをする時には自身を隠すための草本等が必要である（Ogutu & Dublin, 2004）。このため、草本が少ない常緑林は、ライオンにとって狩猟の困難な場所である。つまり、チンパンジーは、ライオンにとって狩猟が困難である常緑林内に泊まることで、疎開林に泊まるよりも、捕食リスクを下げるができるだろう。

常緑林面積割合の他にベッドの有無に影響していたのは傾斜であり、チンパンジーは傾斜のきつい場所により多くのベッドを作って

いた。また、乾燥疎開林地帯のチンパンジーが平地よりも傾斜地を泊り場として好むことは、以前から指摘されていた (Kano, 1972; Izawa & Itani, 1966; Suzuki, 1969)。さらに、本研究での一般化線形モデルによると、常緑林面積割合と傾斜の両要因が、ベッドの有無に有意な影響を及ぼしていた。これは単に常緑林が傾斜地に多いためではなく、チンパンジーが泊まり場として傾斜地を好む別の理由が存在することを示している。

チンパンジーが傾斜地を好む理由の一つは、水飲み場を確保しやすいからなのかもしれない。傾斜地は地形が入り組んでいるため、近くに水場が形成され、乾季でも水場が残っていることが多い。また、眺めが良くて捕食者を見つけやすいことや (Izawa & Itani, 1966)、仲間とコミュニケーションをとるための音声がかきやすいという理由もあるかもしれない (Piel & Moore, 2007)。さらに、傾斜地は平地より捕食者が獲物を追いかけるにくく、チンパンジーは捕食者から逃げやすい可能性もある。

チンパンジーの泊り場選択にはいくつかの要因が影響している可能性があるが、ライオンやヒョウが数多く生息する乾燥疎開林地帯においては、捕食者回避もまた泊り場選択に影響する重要な要因の一つであると考えられる。

謝 辞

衛星画像と GIS の利用方法は京都大学アフリカ地域研究資料センターの荒木茂教授、木村大治教授、農業環境技術研究所の David Sprague 博士にご教示いただいた。ベッド位置のデータの一部は、愛知教育大学の金森正臣名誉教授、京都大学霊長類研究所の坂巻哲也博士からご提供いただいた。現地調査では、京都大学名誉教授の加納隆至氏と故西田利貞氏、Dar es Salaam 大学の H. Y. Kayumbo 博士、Japan-Tanzania Tours の根本利通氏、Tanzania Wildlife Research Institute の E. Massawe 氏、Offices of Meteorology の諸氏の協力を得た。ま

た、Tanzania National Parks の Crispin Mwinuka 氏、Jane Goodall Institute の Shadrack Kamenya 博士、MMWRC の諸氏、University of California, San Diego の Jim Moore 教授、Alexander Piel 氏、University of Cambridge の Hernandez-Aguilar 博士、京都大学霊長類研究所の古市剛史教授、林原類人猿研究センターの座馬耕一郎博士、京都大学野生動物研究センターの中村美知夫准教授、そして各研究機関の諸氏からも協力を得た。原稿の作成では、編集担当者の辻大和博士、匿名の 2 名の査読者に貴重なアドバイスを頂いた。

本研究は Tanzania Commission for Science and Technology 及び Tanzania Wildlife Research Institute の許可のもと、環境省の H18 年度地球環境研究総合推進費 (F-061)、H22 年度環境研究総合推進費 (D-1007)、及び文部科学省科学研究費補助金 (海外学術調査, 06061064; 09041160; 1257597; 17255005; 22570223)、日本学術振興会・組織的な若手研究者等海外派遣プログラム (AS - HOPE) の支援で行った調査に基づいている。上記の方々と組織に感謝する。

引用文献

- Anderson JR 1998: Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: awakening to their significance. *Am J Primatol* 46: 63-75.
- Baldwin P, Sabater J, McGrew W, Tutin C 1981: Comparisons of nests made by different populations of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Primates* 22: 474-486.
- Boesch C 1991: The effects of leopard predation on grouping patterns in forest chimpanzees. *Behaviour* 117: 3-4.
- Chapman CA, Chapman LJ, McLaughlin RL 1989: Multiple central place foraging by spider monkeys: travel consequences of using many sleeping sites. *Oecologia* 9: 506-511.
- Day RT, Elwood RW 1999: Sleeping site selection by the golden-handed tamarin *Saguinus midas midas*: the role of predation risk, proximity to feeding sites, and territorial defense. *Ethology* 105: 1035-1051.
- Hausfater G, Meade BJ 1982: Alternation of sleeping groves by yellow baboons (*Papio cynocephalus*) as a strategy for parasite avoidance. *Primates* 23: 287-297.

- Furuichi T 2000: Ground beds of chimpanzees in the Kalinzu forest, Uganda. *Pan Africa News* 7: 26-28.
- Furuichi T, Hashimoto C 2004: Botanical and topographical factors influencing nest-site selection by chimpanzees in Kalinzu forest, Uganda. *Int J Primatol* 25: 755-765.
- 古林賢恒, 奈良雅代, 小田信二, 清藤城博, 神戸陽一, 時田昇新, 滝井明子 2001: 富士北麓地帯標高 1300 m から 1700 m の地域におけるニホンジカの食性および栄養学的情報による環境収容力調査. 「ニホンジカの個体群管理のための基礎的調査—富士北麓編—」山梨県森林総合研究所, 山梨, pp.27-92.
- Goodall J 1962: Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. *Annals of the New York Academy of Sciences* 102: 455-467.
- Izawa K, Itani J 1966: Chimpanzees in Kasakati Basin, Tanganyika: ecological study in the rainy season 1963 — 1964. *Kyoto Univ Afr Stud* 1: 73-156.
- 伊谷純一郎 1977: チンパンジーの原野—野生の論理を求めて. 平凡社, 東京.
- Kano T 1972: Distribution and adaptation of the chimpanzee on the eastern shore of Lake Tanganyika. *Kyoto Univ Afr Stud* 7: 37-129.
- MacKinnon J 1974: The behaviour and ecology of wild orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Anim Behav* 22:3-74.
- Matsuzawa T, Yamakoshi G 1994: Chimpanzees in Mt Nimba, Cote d'Ivoire: new finding of ground nests. *Primate Research* 10: 131.
- Moore J 1992: "Savanna" chimpanzees. In Nishida T, McGrew WC, Marler P, Pickford M & FBM de Waal (eds): *Topics in primatology, vol.1: Human origins*, University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 99-118.
- Nishida T 1968: The social group of wild chimpanzees in the Mahali mountains. *Primates* 9: 167-224.
- Ogawa H, Kano T, Kanamori M, Massawe E 1999: Chimpanzee habitat in the southwestern Rukwa region, Tanzania. *Primate Res* 15: 147-151.
- Ogawa H, Moore J, Kanamori M, Kamenya S 2004: Report on the chimpanzees of the Wansisi and Makomayo areas, Tanzania. *Pan Africa News* 11: 3-5.
- Ogawa H, Sakamaki T, Idani G 2006a: The influence of Congolese refugees on chimpanzees in the Lilanshimba area, Tanzania. *Pan Africa News* 13: 21-22.
- Ogawa H, Moore J, Kamenya S 2006b: Chimpanzees in the Ntakata and Kakungu areas, Tanzania. *Primate Cons* 21: 97-101.
- Ogawa H, Idani G, Moore J, Pintea L, Hernandez-Aguilar A 2007: Sleeping parties and nest distribution of chimpanzees in the savanna woodland area, Ugalla, Tanzania. *Int J Primatol* 28: 1397-1412.
- 小川秀司, 伊谷原一, 金森正臣 1999: タンザニアのウガラの疎開林地帯におけるチンパンジーの生息地. *霊長類研究* 15: 135-146.
- 小川秀司 2000: 疎開林で食べ森に集まって眠るチンパンジー. 杉山幸丸 編「霊長類生態学—環境と行動のダイナミズム—」京都大学学術出版会, 京都, pp.131-152.
- 小川秀司 2002: アフリカの原野で暮した日々. 加納隆至, 黒田末寿, 橋本千絵 編「アフリカを歩く—フィールドノートの余白に—」以文社, 東京, pp.189-205.
- Ogutu JO, Dublin HT 2004: Spatial dynamics of lions and their prey along an environmental gradient. *Afr J Ecol* 42: 8-22.
- Piel AK, Moore J 2007: Locating elusive animals: using a passive acoustic system to study savanna chimpanzees at Ugalla, western Tanzania. *Am J Phys Anthropol* 44: 189 (abstract).
- Pruetz JD, Fulton SJ, Marchan LF, McGrew WC, Schiel M, Waller M 2008: Arboreal nesting as anti-predator adaptation by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in southeastern Senegal. *Am J Primatol* 70: 393-401.
- Reichard U 1998: Sleeping site, sleeping places, and presleep behavior of gibbons (*Hylobates lar*). *Am J Primatol* 46: 35-62.
- Smith AC, Knogge C, Huck M, Löttker P, Buchanan-Smith HM, Heymann EW 2007: Long-term patterns of sleeping site use in wild saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and mustached tamarins (*S. mystax*): effects of foraging, thermoregulation, predation, and resource defense constraints. *Am J Phys Anthropol* 134: 340-353.
- Suzuki A 1969: An ecological study of chimpanzees in a savanna woodland. *Primates* 10: 103-148.
- Tsukahara T 1993: Lions eat chimpanzees: the first evidence of predation by lions on wild chimpanzees. *Am J Primatol* 29: 1-11.
- 塚原高広 2002: 捕食者. 西田利貞, 上原重男, 川中健二 編「マハレのチンパンジー—パンスロボロジーの37年—」京都大学学術出版会, 京都, pp. 203-217.
- Von Hippel FA 1998: Use of sleeping trees by black and white colobus monkeys (*Colobus guereza*) in the Kekamega forest, Kenya. *Am J Primatol* 45: 281-290.
- Wada K, Tokida E, Ogawa H 2007: The influence of snowfall, temperature and social relationships on sleeping clusters of Japanese monkeys during winter in Shiga Heights. *Primates* 48: 130-139.
- Yoshikwa M, Ogawa H, Sakamaki T, Idani G 2008: Population density of chimpanzees in Tanzania. *Pan Africa News* 15: 17-20.

(Summary)

Choice of Sleeping Sites by Chimpanzees in Savanna Woodlands, Western Tanzania

Midori YOSHIKAWA¹⁾, Hideshi OGAWA²⁾, Masaaki KOGANEZAWA³⁾, and Gen'ichi IDANI⁴⁾

¹⁾ *United Graduate School of Agricultural Science, Tokyo University of Agriculture and Technology*

²⁾ *Chukyo University*

³⁾ *Utsunomiya University*

⁴⁾ *Wildlife Research Center, Kyoto University*

We studied sleeping sites used by chimpanzees (*Pan troglodytes*) in savanna woodland areas of Tanzania outside national parks in Tanzania from 1994 to 2011. We walked 1,043 km of census lines and recorded 479 beds in 193 clusters within 30 m from the census line. We prepared vegetation and topological maps using satellite and global information system data. We divided the census lines into 60 m square quadrates. One or more chimpanzee beds occurred in 154 quadrates, and no beds occurred in the remaining 16,597 quadrates. Evergreen forests occupied more area (mean 25.4%) in the quadrates with beds than in those without beds (5.5%). The ground slope was steeper in the quadrates with beds (10.5°) than those with no beds (6.0°). A GLM showed that evergreen forests and slope affected the choice of sleeping sites. Chimpanzees made few beds in woodlands during the dry season simply because most woodland trees were defoliated. Bed distribution during the rainy season also showed that evergreen forests were included in more areas (mean 28.2%) in the 41 quadrates with beds than in the other 2,297 quadrates with no beds (5.1%). Lions (*Panthera leo*) and leopards (*Panthera pardus*) inhabit chimpanzee habitats in Tanzania. Chimpanzees might sleep in forests to reduce the predation risk by such carnivores, because distances among trees was shorter and tree height higher than those in woodlands, and there was less grass in forests for carnivores to hide and hunt. Chimpanzees might sleep in hilly areas, because water is close to the bottom of the slope, and the carnivores might have difficulty chasing chimpanzees up the slope. Predation risk as well as the distribution of food trees and availability of sleeping trees might affect the choice of sleeping sites by chimpanzees in the savanna woodlands.

Key words: chimpanzee, sleeping site, evergreen forest, hilly area, predation risk, savanna woodland

吉川翠 東京農工大学大学院・連合農学研究科
〒321-8505 宇都宮市峰町 350

Midori YOSHIKAWA United Graduate School of Agricultural Science, Tokyo University of Agriculture and Technology
350 Minemachi, Utsunomiya, Tochigi, 321-8505, Japan
e-mail: midomidorinko@hotmail.com