

〈一般研究課題〉 飼育下の葉食性霊長類の食の改善に向けて：
テングザル研究を例として

助成研究者 中部大学創発学術院 松田 一希



飼育下の葉食性霊長類の食の改善に向けて：テングザル 研究を例として

松田 一希
(中部大学創発学術院)

Comparison of Fecal Nutrients in Free-ranging and Captive Proboscis Monkeys (*Nasalis larvatus*): An Approach to Improve Diets in Captivity

Ikki Matsuda
(Chubu University Academy of Emerging Sciences)

Abstract :

Understanding the natural diet of plant species may be the useful information to contribute to successful captive maintenance. This is particularly so for threatened species such as proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*). A common difficulty experienced with captive folivorous primates, i.e., foregut fermenters (colobine), diets is that they are deficient in fiber and therefore highly digestible. This may be related to gastrointestinal disorders often observed in zoos in this taxa. An approach to obtain relevant information for the improvement of diets is to compare the nutrient composition of feces from free-ranging and captive colobines. Fecal material can theoretically be considered a proxy for diet intake integrated over a certain period of time. We collected fecal samples from eight free-ranging proboscis monkey (a highly endangered colobine species) groups from a secondary forest along the Kinabatangan River and four from a mixed mangrove-riverine forest along the Garama River, Sabah, Borneo, Malaysia. We also collected fecal samples from 12 captive adult/sub-adult proboscis monkeys from three different zoos in Malaysia, Singapore and Japan. We confirmed that feces from free-ranging monkeys contained more fiber and less metabolic fecal nitrogen than those from captive monkeys, indicating a less digestible diet in the wild. Our results suggest that free-ranging proboscis monkeys consume lower quality foods than captive individuals. We advise modifying the diets of captive colobines to include more fiber, comparable to

those of free-ranging ones, to contribute to their health and survival.

1. はじめに

多くの野生霊長類は、生息地の破壊、そして違法な捕獲により絶滅の危機に瀕している(Estrada et al., 2017)。そのため、絶滅危惧種に指定される霊長類種を飼育、繁殖している動物園が、そういった霊長類種の保全に果たす役割は大きい。絶滅危惧霊長類種の飼育の現場における重要なことの一つは、適切な給餌による安定した繁殖活動を維持することである(Crissey & Pribyl, 2007)。葉食性霊長類(コロブス類)は、歴史的にみると飼育が困難で、飼育下の個体が野生よりも寿命の短いことが飼育現場での課題の一つであった(Hill, 1964; Hollihn, 1973; Collins & Roberts, 1978)。

コロブス類のサルたちは、複数に分かれた胃に共生する微生物を利用し(前胃発酵)、葉に含まれるセルロースを分解して活動エネルギーを得ている(Chivers, 1994)。野生のコロブス類のサルは高い葉食性だが(Fashing, 2011; Kirkpatrick, 2011)、飼育の現場では果実食性や雑食性の霊長類と同じように果物などの食物を与えられることがしばしばある。野生の食物に比べて、飼育下で与えられるそういった食物は、栄養価が高く、繊維量も少ないため容易に消化可能である(Nijboer & Dierenfeld, 1996; NRC, 2003; Schwitzer et al., 2009)。それゆえ、特殊な消化管を有するコロブス類のサルたちは、消化管疾患を発症しやすいと言われている(Hollihn, 1971; Nijboer & Clauss, 2006; Clauss & Dierenfeld, 2008)。

絶滅危惧種に指定されているテングザル(*Nasalis larvatus*)は、ボルネオ島の固有種である(図1)。本種は、大きな鼻が特徴的で、前胃発酵消化をするコロブス類に分類されている(Matsuda et al., 2015; Koda et al., 2018)。野生のテングザルは、葉、未熟果、花などを様々な割合で摂取しているが、基本的には葉を優先的に(採食割合の38–92%)採食することが報告されている(Bennett & Sebastian, 1988; Yeager, 1989; Boonratana, 2003; Matsuda et al., 2009; Bernard et al., in press)。他のコロブス類と比較して、テングザルの飼育は特に難しく、長期的な飼育に成功しているのは世界的に見てもシンガポール動物園(1998年—現在)のみである(Sha et al., 2012)。熱帯域以外の動物園でもテングザルの飼育の試みがなされてきたが(Hollihn, 1971; Hollihn, 1973; Dierenfeld et al., 1992)、現在では日本のよこはま動物園(ズーラシア)で飼育(2009年—現在)されているのみである(Ogata & Seino, 2014; Inoue et al., 2016)。

さらなるテングザルの飼育、繁殖方法の確立には、より適した餌の改善が大きな課題の一つである。野生と飼育個体が摂取する食物の栄養分析を実施することは、より野生に近い栄養価の食物を飼育個体に与えるという点で重要である。しかし、野生テングザルの採食する植物種は180種以上にのぼり(Matsuda et al., 2009)、それら全ての植物を採取して栄養分析を実施するのは困難である。本研究において提案するのは、食物の栄養分析ではなく糞の栄養分析をとおして、適切な食物



図1. 天狗のような雄の鼻が特徴的なテングザルは、ボルネオ島の固有種であり、絶滅危惧種に指定されている

の指標を探索することである。糞を用いた餌種の評価は、偶蹄類などの草食獣では既に実施されている研究であるため (Van Soest, 1994)、理論的には葉食性霊長類にも適応が可能だと考えられる。

よって本研究では、飼育と野生のテングザルの糞の栄養分析をとおして、現在の飼育テングザルが摂取している餌種の質が、野生のものとのように異なるのかを明らかにすることを目標とする。その結果をもとに、飼育テングザルにおいてどのような餌の改善が必要であるかを議論する。

2. 研究方法

2.1 試料採取

野生テングザルの糞の採取は、ボルネオ島マレーシア領のサバ州において実施した。サバ州内のキナバタンガン下流域とガラム川の河畔林に生息する合計12の異なるテングザルの群れより分析用の糞試料を採取した。テングザルは、川沿いの木々を泊まり場として利用する (Matsuda et al., 2010)。その習性を利用して、夕方の泊まり木をボートから確認し、翌朝にその場所を再訪することで林床に落ちた新鮮な糞を採取した。糞からの個体識別は困難であるため、糞は群れ単位でまとめて採取した。ただし、糞のサイズよりオトナ個体だけを選択することは可能であるため (Matsuda et al., 2014)、分析にはオトナ個体の糞だけを利用した。飼育テングザルの糞は、シンガポール動物園、よこはま動物園、サバ州ロッカウイ動物園にて合計12個体より採取した。

2.2 試料分析・統計解析・その他

採取した糞は、60℃で60時間乾燥させたのち、灰分(TA)、粗タンパク(糞の窒素含有量:TFN)、中性デタージェント繊維(NDF)、酸性デタージェント繊維(ADF)、酸性デタージェント-リグニン(ADL)、酸不溶性灰分(AIA)を一般分析手法で分析した(AOAC, 2012)。代謝性糞窒素(MFN)は、糞の窒素含有量(TFN)からNDF中の窒素(不消化性窒素:NDF-N)含有量を減じることで算出した。

得られたデータは、コルモゴロフ-スミルノフ検定により正規性を検証し、正規性が保証されるものに関してはt検定を、正規性を保証できないものに関してはマン=ホイットニーのU検定を実施した。また、正規性を保証できない相関関係の分析には、スピアマンの順位相関係数を用いた。本研究は、公益財団法人日本モンキーセンターが定める霊長類に関する研究、実験のガイドライン、ならびに日本、マレーシア、シンガポールの法律を遵守して実施した。

3. 結果・考察

野生と飼育のテングザルの糞の栄養価を分析した結果、繊維含有量(NDF、ADF、ADL)、糞窒素(TFN)そして灰分(TA)において有意な差を示すことができた(図2)。一般傾向として、NDF、

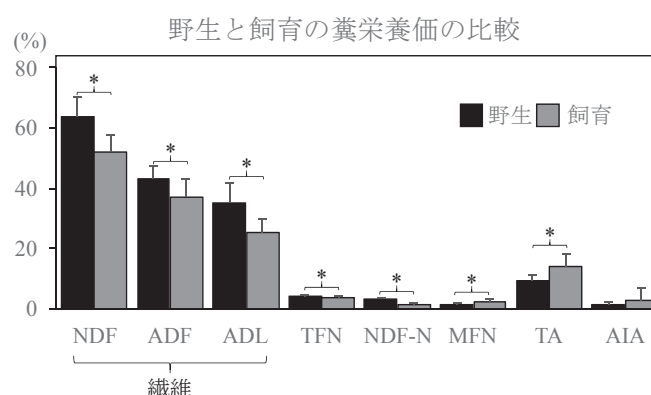


図1. 野生のテングザル群と飼育個体の糞の栄養分析の比較。中性デタージェント繊維(NDF)；酸性デタージェント繊維(ADF)；酸性デタージェント-リグニン(ADL)；糞窒素含有量(TFN)；NDF中の不消化性窒素:NDF-N；代謝性糞窒素(MFN)；灰分(TA)；酸不溶性灰分(AIA)。有意に異なる場合には*を記している。

ADF、ADL、TFN、NDF-Nにおいては、野生個体の方が高い数値を示した。一方、MFN、TAなどは、飼育個体の方が高い数値であった。AIAに関しては、飼育個体の方が高い傾向にあったが、有意な差ではなかった。図3に示したとおりNDF-NとNDFの間には、飼育個体間では有意な正相関が得られたが($R = 0.71$ 、 $P = 0.047$ 、 $N = 8$)、野生個体群では有意な相関は見られなかった($R = -0.24$ 、 $P = 0.570$ 、 $N = 8$)。

本研究結果より、飼育よりも野生のテングザルで繊維含有量が高く、MFNは低いという明確な結果を得ることが

出来た。これらの結果は、野生テングザルは、飼育のテングザルに比べて質の低い、消化しにくい食物を摂取していることを意味している。野生テングザルの採食戦略として、高タンパク、低繊維である消化性に優れた葉を積極的に摂取しているという報告があるが (Yeager et al., 1997; Matsuda et al., 2013; Matsuda et al., 2017)、飼育で給餌される市販の果物、野菜の方が、野生の植物よりもはるかに栄養価が高い(高タンパク、低繊維)ことを (NRC, 2003; Nijboer et al., 2006; Schwitzer et al., 2009)、糞の分析をとおして明確に示すことができた。

飼育テングザルにおける糞中の繊維量(NDF)は、NDF-Nとの有意な正相関性が示すとおり(図3)、より多くの葉を摂取していることと関連している可能性が高い。しかし、野生個体において有意な正相関が見られなかった原因は、野生個体は葉、果実、花などの多様な食物を様々な割合で摂取することと関係しているのかもしれない。本結果は、野生と飼育でテングザルが摂取している食物の栄養的性質が異なることを意味している。

先行研究から、葉食性のコロブス類の糞の健全な形状を維持するためには、繊維(NDF)摂取量が重要であることが報告されている (Hollihn, 1971; Nijboer et al., 2001)。それゆえ、より良い健康的なテングザルの飼育環境を実現するためには、野生テングザルより得られた糞の繊維含有量を考慮した餌の選択が大切かもしれない。本研究で示された飼育個体の糞の繊維含有量は(42-64%)、野生個体群より得られた値(53-70%)よりも低かった。しかし、テングザルを含む、過去に報告されている飼育コロブス類の数値に比べると高い値であった (Hollihn, 1971; Dierenfeld et al., 1992; Edwards & Ullrey, 1999; Nijboer et al., 2001): テングザル(17%)、ジャワルトン(37%)、フランソワルトン(28-44%)、アビシニアコロブス(28-51%)、ドゥ克蘭グール(34-49%)。本研究における飼育テングザルの糞中繊維量が、他のコロブス類よりも高い数値を示したことは、葉の給餌量の違いである可能性が大きい(Sha et al., 2012)。ただし、単純により多くの葉を給餌すれば飼育個体の糞に含まれる繊維量を野生個体に近づけることができ、個体の健康が保証されるのかは慎重に検討する必要がある。より繊維質の高いものを摂取すれば、糞中の繊維量が増えるという

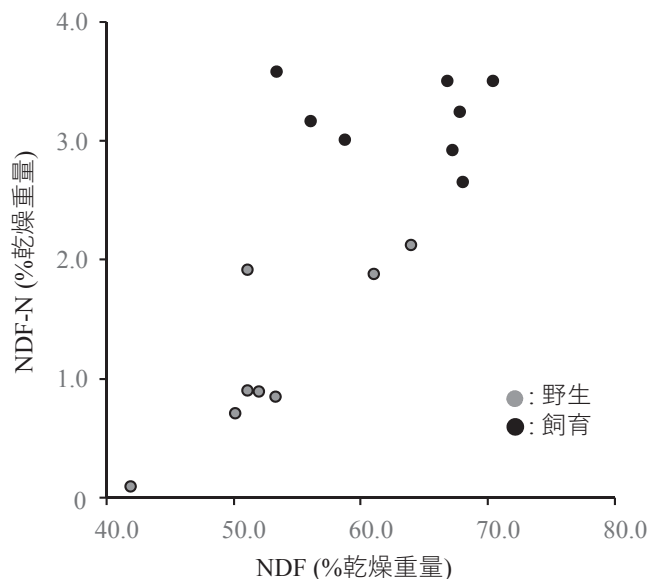


図3. 糞中の中性デタージェント繊維(NDF)とNDF中の不消化性窒素との相関関係

研究報告もあるが (Edwards & Ullrey, 1999)、各葉食性霊長類種における適切な繊維量、そしてその健康状態の変遷を見極めるためには、様々な種における長期的な給餌実験が必要である。

飼育される草食獣(特に偶蹄類)の糞中AIAの値が、野生個体よりも高いことがしばしば報告されている (Clauss et al., 2007; Taylor et al., 2014)。葉食性霊長類を対象とした本研究においても、有意な差ではないが、同様の傾向が得られた。AIAは歯の摩耗と関係すると言われており、それは動物の体調、繁殖、寿命と大きく関係するものである (Skogland, 1988; Ozaki et al., 2010)。コロブス類の摂取するAIAの値も考慮に入れた給餌の改善も、将来的には検討していくべき課題かもしれない。

上述のとおり、実際にテングザルが摂取する植物種を評価するには、大量の植物種の採取、そしてその栄養分析という多大な労力が必要である。一方、体内の様々な消化器系を通過した後に排泄される糞は、様々な消化生理に関する要素をも加味した包括的な指標となるうえに、その採取サンプル数も少なくすむ。また、繊維などを計測する栄養分析手法は一般化されたものであることから、多くの動物園、研究機関で容易に分析が可能である。近年、技術の開発により飼育動物の健康状態を知り得る新しい手法や指標が提案されている【例えば腸内細菌やホルモンなどの指標(Fujita & Kageyama, 2007; Rangel-Negrín et al., 2009; Amato et al., 2016; Clayton et al., 2016)】。しかし、それと比べても、栄養分析という手法は一般性が高く、得られる栄養データも容易に解釈できるという利点がある。つまり、簡易かつ迅速に葉食性霊長類の餌の質を評価できる手法として、糞の栄養分析は有用であることが本研究より示された。

最後に、世界的な傾向として、飼育動物の生活環境を野生状態に近づけるための努力がなされている。無機質なケージで市販の果物や野菜を与えるよりも、より自然に近い環境で動物を飼育することが動物福祉の現場では適切だと考えられているからである。また、そのような自然な環境に近い動物の姿を来園者に見せることは、来園者の動物福祉、保全への意識を改革するという点での教育的効果も大きい。ケージの大きさを改善することは、資金的負担が大きい。一方、餌の改善は比較的容易に実現可能である。本研究成果が、葉食性霊長類のよりよい餌環境を模索する上での一助となることを期待する。

参考文献

- Amato, K.R., Metcalf, J.L., Song, S.J., Hale, V.L., Clayton, J., Ackermann, G., Humphrey, G., Niu, K., Cui, D., Zhao, H., Schrenzel, M.D., Tan, C.L., Knight, R. & Braun, J. (2016) Using the gut microbiota as a novel tool for examining colobine primate GI health. *Global Ecology and Conservation*, **7**, 225-237.
- AOAC (2012) *Official Methods of Analysis of AOAC International*, Association of Official Analytical Chemists International, Gaithersburg, MD.
- Bennett, E.L. & Sebastian, A.C. (1988) Social organization and ecology of proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*) in mixed coastal forest in Sarawak. *International Journal of Primatology*, **9**, 233-255.
- Bernard, H., Matsuda, I., Hanya, G., Phua, M.-H., Oram, F. & Ahmad, A.H. (in press) Feeding ecology of the proboscis monkey in Sabah, Malaysia, with special reference to plant species-

- poor forests. In *Primates in Flooded Habitats: Ecology and Conservation* (eds A.A. Barnett, I. Matsuda & K. Nowak), Cambridge University Press, Cambridge.
- Boonratana, R. (2003) Feeding ecology of proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*) in the Lower Kinabatangan, Sabah, Malaysia. *Sabah Parks Nature Journal*, **6**, 1-6.
- Chivers, D. (1994) Functional anatomy of the gastrointestinal tract. In *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution* (eds A. Davies & J. Oates), pp. 205-227. Cambridge University Press, Cambridge.
- Clauss, M. & Dierenfeld, E.S. (2008) The nutrition of browsers. In *Zoo and Wild Animal Medicine: Current Therapy* (eds M.E. Fowler & R.E. Miller), pp. 444-454. Saunders Elsevier, St. Louis.
- Clauss, M., Franz-Odenaal, T.A., Brasch, J., Castell, J.C. & Kaiser, T. (2007) Tooth wear in captive giraffes (*Giraffa camelopardalis*): mesowear analysis classifies free-ranging specimens as browsers but captive ones as grazers. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, **38**, 433-445.
- Clayton, J.B., Vangay, P., Huang, H., Ward, T., Hillmann, B.M., Al-Ghalith, G.A., Travis, D.A., Long, H.T., Tuan, B.V., Minh, V.V., Cabana, F., Nadler, T., Toddes, B., Murphy, T., Glander, K.E., Johnson, T.J. & Knights, D. (2016) Captivity humanizes the primate microbiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**, 10376-10381.
- Collins, L. & Roberts, M. (1978) Arboreal folivores in captivity- maintenance of a delicate minority. In *The Ecology of Arboreal Folivores* (ed G.G. Montgomery), pp. 5-12. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Crissey, S.D. & Pribyl, L.S. (2007) Utilizing wild foraging ecology information to provide captive primates with an appropriate diet. *Proceedings of the Nutrition Society*, **56**, 1083-1094.
- Dierenfeld, E.S., Koontz, F.W. & Goldstein, R.S. (1992) Feed intake, digestion and passage of the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*) in captivity. *Primates*, **33**, 399-405.
- Edwards, M.S. & Ullrey, D.E. (1999) Effect of dietary fiber concentration on apparent digestibility and digesta passage in non-human primates. II. Hindgut- and foregut-fermenting folivores. *Zoo Biology*, **18**, 537-549.
- Estrada, A., Garber, P.A., Rylands, A.B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., Nekaris, K.A., Nijman, V., Heymann, E.W., Lambert, J.E., Rovero, F., Barelli, C., Setchell, J.M., Gillespie, T.R., Mittermeier, R.A., Arregoitia, L.V., de Guinea, M., Gouveia, S., Dobrovolski, R., Shanee, S., Shanee, N., Boyle, S.A., Fuentes, A., MacKinnon, K.C., Amato, K.R., Meyer, A.L., Wich, S., Sussman, R.W., Pan, R., Kone, I. & Li, B. (2017) Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Sci Adv*, **3**, e1600946.
- Fashing, P.J. (2011) African colobine monkeys: their behavior, ecology, and conservation. In *Primates in Perspective* (eds C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, S.K. Bearder & R.M. Stumpf), pp. 203-229. Oxford University Press, Oxford.
- Fujita, S. & Kageyama, T. (2007) Polymerase chain reaction detection of *Clostridium perfringens* in feces from captive and wild chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Journal of Medical Primatology*, **36**, 25-32.

- Hill, O. (1964) The maintenance of langurs (Colobidae) in captivity; Experiences and some suggestions. *Folia Primatologica*, **2**, 222-231.
- Hollihn, K.U. (1971) Das Verhalten von Guerezas (*Colobus guereza* und *Colobus polykomos*), Nasenaffen (*Nasalis larvatus*) und Kleideraffen (*Pygathrix nemaeus*) bei der Nahrungsaufnahme und ihre Haltung. *Mammalian Biology*, **36**, 65-95.
- Hollihn, U.W.E. (1973) Remarks on the breeding and maintenance of Colobus monkeys *Colobus guereza*, Proboscis monkeys *Nasalis larvatus* and Douc langurs *Pygathrix nemaeus* in zoos. *International Zoo Yearbook*, **13**, 185-188.
- Inoue, E., Ogata, M., Seino, S. & Matsuda, I. (2016) Sex identification and efficient microsatellite genotyping using fecal DNA in proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*). *Mammal Study*, **41**, 141-148.
- Kirkpatrick, R.C. (2011) The Asian colobines: diversity among leaf-eating monkeys. In *Primates in Perspective* (eds C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, S.K. Bearder & R.M. Stumpf), pp. 189-202. Oxford University Press, Oxford.
- Koda, H., Murai, T., Tuuga, A., Goossens, B., Nathan, S., Stark, D.J., Ramirez, D.A.R., Sha, J.C.M., Osman, I., Sipangkui, R., Seino, S. & Matsuda, I. (2018) Nasalization by *Nasalis larvatus*: Larger noses audiovisually advertise conspecifics in proboscis monkeys. *Sci Adv*, **4**, eaaq0250.
- Matsuda, I., Clauss, M., Tuuga, A., Sugau, J., Hanya, G., Yumoto, T., Bernard, H. & Hummel, J. (2017) Factors affecting leaf selection by foregut-fermenting proboscis monkeys: new insight from *in vitro* digestibility and toughness of leaves. *Scientific Reports*, **7**, 42774.
- Matsuda, I., Sha, J.C., Ortmann, S., Schwarm, A., Grandl, F., Caton, J., Jens, W., Kreuzer, M., Marlena, D., Hagen, K.B. & Clauss, M. (2015) Excretion patterns of solute and different-sized particle passage markers in foregut-fermenting proboscis monkey (*Nasalis larvatus*) do not indicate an adaptation for rumination. *Physiology & Behavior*, **149**, 45-52.
- Matsuda, I., Tuuga, A., Bernard, H., Sugau, J. & Hanya, G. (2013) Leaf selection by two Bornean colobine monkeys in relation to plant chemistry and abundance. *Scientific Reports*, **3**, 1873.
- Matsuda, I., Tuuga, A., Hashimoto, C., Bernard, H., Yamagiwa, J., Fritz, J., Tsubokawa, K., Yayota, M., Murai, T., Iwata, Y. & Clauss, M. (2014) Faecal particle size in free-ranging primates supports a 'rumination' strategy in the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *Oecologia*, **174**, 1127-1137.
- Matsuda, I., Tuuga, A. & Higashi, S. (2009) The feeding ecology and activity budget of proboscis monkeys. *American Journal of Primatology*, **71**, 478-492.
- Matsuda, I., Tuuga, A. & Higashi, S. (2010) Effects of water level on sleeping-site selection and inter-group association in proboscis monkeys: why do they sleep alone inland on flooded days? *Ecological Research*, **25**, 475-482.
- Nijboer, J., Becher, F., van der Kuilen, J. & Beynen, A.C. (2001) Chemical analysis and consistency of faeces produced by captive monkeys (*Francois langurs*, *Trachypithecus francoisi*) fed supplemental fibre. *Veterinary Quarterly*, **23**, 76-80.

- Nijboer, J. & Clauss, M. (2006) The digestive physiology of colobine primates. *In: Nijboer J. Fibre intake and faeces quality in leaf-eating monkeys. PhD thesis, University of Utrecht, The Netherlands*, 9-28.
- Nijboer, J., Clauss, M., Olsthoorn, M., Noordermeer, W., Huisman, T.R., Verheyen, C., van der Kuilen, J., Jurgen, W.S. & Beynen, A.C. (2006) Effect of diet on the feces quality in javan langur (*Trachypitecus auratus auratus*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, **37**, 366–372.
- Nijboer, J. & Dierenfeld, E.S. (1996) Comparison of diets fed to southeast Asian colobines in North American and European zoos, with emphasis on temperate browse composition. *Zoo Biology*, **15**, 499–507.
- NRC (2003) *Nutrient requirements of Nonhuman Primates, Second Revised Edition*, National Academies Press, Washington, D.C.
- Ogata, M. & Seino, S. (2014) Genetic analysis of captive proboscis monkeys. *Zoo Biology*.
- Ozaki, M., Kaji, K., Matsuda, N., Ochiai, K., Asada, M., Ohba, T., Hosoi, E., Tado, H., Koizumi, T., Suwa, G. & Takatsuki, S. (2010) The relationship between food habits, molar wear and life expectancy in wild sika deer populations. *Journal of Zoology*, **280**, 202–212.
- Rangel-Negrín, A., Alfaro, J.L., Valdez, R.A., Romano, M.C. & Serio-Silva, J.C. (2009) Stress in Yucatan spider monkeys: effects of environmental conditions on fecal cortisol levels in wild and captive populations. *Animal Conservation*, **12**, 496–502.
- Schwitzer, C., Polowinsky, S.Y. & Solman, C. (2009) Fruits as foods – common misconceptions about frugivory. In *Zoo animal nutrition IV* (eds M. Clauss, A.L. Fidgett, J.M. Hatt, T. Huisman, J. Hummel, J. Nijboer & A. Plowman), pp. 131–168. Filander Verlag, Fürth.
- Sha, J.C., Alagappasamy, S., Chandran, S., Cho, K.M. & Guha, B. (2012) Establishment of a captive all-male group of proboscis monkey (*Nasalis larvatus*) at the Singapore Zoo. *Zoo Biology*.
- Skogland, T. (1988) Tooth wear by food limitation and its life history consequences in wild reindeer. *Oikos*, **51**, 238–242.
- Taylor, L.A., Müller, D.W.H., Schwitzer, C., Kaiser, T.M., Codron, D., Schulz, E. & Clauss, M. (2014) Tooth wear in captive rhinos differs from that of free-ranging conspecifics. *Contributions to Zoology*, **83**, 107–117.
- Van Soest, P.J. (1994) *Nutritional Ecology of the Ruminant*, Comstock Publishing Associates, Ithaca, United States.
- Yeager, C.P. (1989) Feeding ecology of the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *International Journal of Primatology*, **10**, 497–530.
- Yeager, C.P., Silver, S.C. & Dierenfeld, E.S. (1997) Mineral and phytochemical influences on foliage selection by the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *American Journal of Primatology*, **41**, 117–128.