

ニホンザル雌の出産による個体関係の違いの分析

渡 辺 義 雄

ニホンザルの集団は、有力な雄であるリーダーや雌によって構成される中心部とリーダー以外の雄によって構成される周辺部とに分けられる（伊谷, 1954. Nishida, 1966. 鶴飼, 1971）。このことは、ニホンザル集団において、中心-周辺構造として一般に認められている。そして、中心部の雄と雌の集まりには中心部成体雄と高順位血縁系の雌から成る中核部が存在する（渡辺, 1985）。このような中心-周辺構造は、実際の空間的位置を表わすものというよりも、個体関係の親疎を模式的に表わしたものと考えられる（Fedigan, 1982）。Seyfarth (1976) は、ヒヒの集団において雌の社会的関係を調べた結果、順位の高い雌が他の個体をひきつけること、新生体を持っている雌が他の個体をひきつけることを明らかにした。Ehardt (1987) は、ニホンザルの集団において新生体を持たない雌が他の血縁系の新生体を持つ雌との関係を作ろうとし、特に高順位の新生体に近づこうとすることを明らかにした。Small (1982) も2種のマカクの集団で新生体を持たない雌が新生体を持つ雌に近づこうとすることを示した。以上のことは、これらの霊長類の集団には優劣順位に基づく中心-周辺構造のような比較的安定した構造があり、その構造が出産という周期的な変化に影響を受けていることを示している。したがって、ニホンザルの場合にも集団の中核となっている高順位雌が他の雌をひきつけていること、雌同士の個体関係が新生体の存在で変化することが考えられる。一方、新生体を持った母親は他の個体をひきつけるが、母親は他の個体を避ける傾向がある（Hinde and Proctor,

1977）。特に、低順位雌の娘は高順位雌から攻撃を受けやすく、低順位の雌は娘を守るために母子の接触時間が多くなる（Gomendio, 1990）。つまり、低順位の雌が他の個体を避ける傾向は娘を出産した時の方が強い。したがって、雌の個体関係は出産した子の性によっても違うと考えられる。また、出産経験の少ない雌や初産雌は自分の子を手元にひきとめ、他個体を避ける傾向があらわれるという報告（Hooley and Simpson, 1981. Berman, 1980）もある。こういった出産経験の未熟さは、雌の社会的位置の違いをもたらすと考えられる。このように、ニホンザル雌は優劣順位、出産経験や出産した子の性の違いによって個体関係に影響を受けていると考えられる。

本研究の目的は、ニホンザル雌の個体関係の違いを優劣順位と出産にかかわるいくつかの要因について分析することである。

【方法】

観察対象 本研究は、岡山県真庭郡勝山町神庭の滝周辺に生息するニホンザル餌付け集団において1982年から1988年まで行われた。ニホンザル雌の繁殖に関わる要因として母親の出産経験と優劣順位について分析を行うために、6頭の雌を選んだ。

勝山集団には母系による20の血縁系があり、血縁系の間は優劣順位によって順序づけられている。その中でも上位の5血縁系は、第1位の雄との関係も密接であり、集団の中核をなす部分であると考えられる。優劣順位についての分析は上位5血縁系に属する高順位

の3頭とそれ以外の低順位の3頭に分けて行った。

表1 対象個体の出産歴

個体名	出 産 歴						
	1982年	1983年	1984年	1985年	1986年	1987年	1988年
高順位対象個体							
F76Elza'59'71'		F	-	F	-	M	-
F76Kera'55'61'	M	-	M	-	M	-	F
F77Mara'68'		F	-	M	F	M	-
低順位対象個体							
F77Tera'68'	F	-	M	-	F	M	-
F76Pipa'58'63'	M	-	F	-	F	-	M
F76Jura'59'65'71'	M	-	F	-	-	F	-

表1に6頭の雌の出産などに関する情報を示した。観察は対象個体が初産の年から第3子あるいは第4子出産の年まで行った。表の波線は対象個体の経年変化を分析するのに用いた観察の年を示している。

観察手続き 観察は個体追跡法によって行い、1回の観察は、途中で個体を見失わなければ、15分で打ち切った。この15分間の観察を各個体について数回ずつ行った。ただし、10分に達しないうちに対象個体を見失った場合はその観察を除外した。観察の記録は、毛づくろいの相手、身体接触のあった相手、3m以内に近接していた相手の個体を1分毎に記録した。分析には、記録された個体の中から4歳以上の成体雌を抜き出した。観察の時期は表1で示した年の7月、8月、10月、11月であった。7月、8月は出産後3ヶ月経った頃で、新生体が母親から離れ始める時期であり、10月、11月は出産後6ヶ月経ち交尾期に入っている。全観察時間は4389分であった。

分析方法 近接個体数の経年変化の分析には、優劣順位に対応がなく、季節・出産歴・子の年齢を個体毎に対応させた分散分析を行った。4要因の全てを含んだ分散分析の結果、有意な効果のあった要因についての水準間の比較にはt-検定を用いた。また、優劣順位別・出産歴別・子の年齢別の分散分析を行った。その結果、有意な効果のあった要因についての水準間の比較にはチューキーのHSD検定を用いた。経産の時の近接個体数

を個体毎に対応させないで、優劣順位・子の性・季節の3要因で分散分析した。その結果、有意な効果のあった要因の水準間の比較に、2次の交互作用まではチューキーのHSD検定を用いたが、3次の交互作用にはt-検定を用いた。有意水準はいずれの場合も $\alpha=0.05$ とした。

【結果】

成体雌との近接関係の経年変化

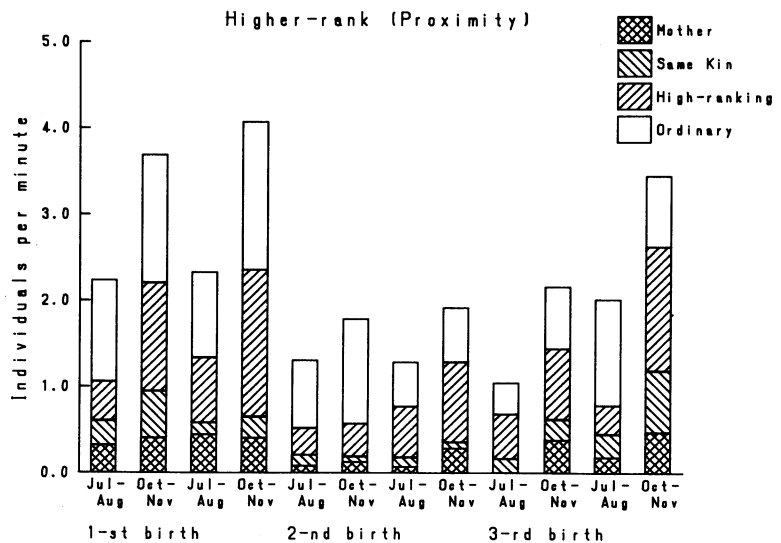


図1 高順位対象個体の3m以内に近接していた成体雌の1分当りの個体数

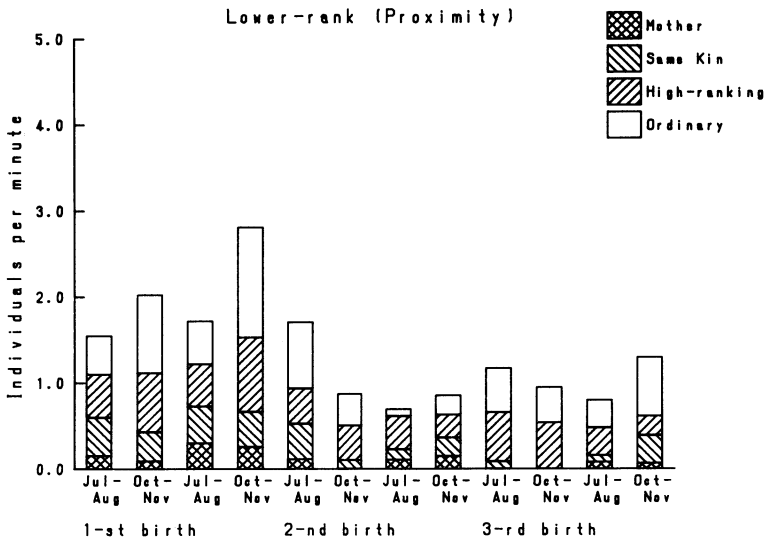


図2 低順位対象個体の3 m以内に近接していた成体雌の1分当りの個体数

個体の集団内での社会的位置を表すために、対象個体の近接関係を分析した。分析には表1の波線の年の観察結果を用いた。図1, 2は、対象個体の3 m以内にいた成体雌を母親、同血縁雌、優劣順位の上位5血縁系の雌、それ以外の雌に分け、その1分当りの個体数を示している。

表2は、近接個体数について、優劣順位・季節・出産歴・子の年齢の4つの要因を用いて、分散分析を行った結果を示した。交互作用はいずれも有意でなかったため、表には主効果のみを示した。有意であった主効果については有意な差のあった水準を示した。優劣順位・季節・出産歴・子の年齢の4つの要因の全てを含んだ分散分析の結果では、順位・季節・出産歴の3つの要因で有意差があった。図1, 2からもわかるように、全体の近接個体数は、高順位個体の方が低順位個体よりも多く、初産の

時の方が経産の時よりも多く、7-8月期よりも10-11月期の方が多い傾向がみられた。さらに詳細な分析をするために、優劣順位別・出産歴別・子の年齢別に分散分析を行った。

優劣順位別に出産歴×子の年齢×季節で分散分析を行った。高順位個体では出産歴で有意であり、初産の

表2 分散分析の結果

[F値: df_1, df_2]

	優劣順位	出 産 歴	子の年齢	季 節
全 体	高順位>低順位 [14.74: 1, 4]	1子>2子, 1子>3子 [18.31: 2, 8]		夏<秋 [13.03: 1, 4]
優劣順位	高順位 ---	1子>2子 [9.26: 2, 4]		
	低順位 ---	1子>2子, 1子>3子 [10.86: 2, 4]		
出 産 歴				夏<秋 [9.78: 1, 4]
	第1子	---	---	
	第2子	---	---	
	第3子	高順位>低順位 [34.64: 1, 4]	---	
子の年齢				
	0歳	高順位>低順位 [13.06: 1, 4]	1子>2子, 1子>3子 [6.91: 2, 8]	---
	1歳	高順位>低順位 [8.32: 1, 4]	1子>2子 [15.78: 2, 8]	夏<秋 [11.19: 1, 4]

時の近接個体数が第2子出産の時より多かった。高順位個体の近接個体数は第2子出産の時に減少し、第3子出産の時にやや増加した。低順位個体では出産歴で有意であり、初産の時の近接個体数が第2子・第3子出産の時より多かった。低順位個体の近接個体数は第2子出産の時に減少し、第3子出産の時に減少したままであった。

出産歴別に優劣順位×子の年齢×季節で分散分析を行った。初産の時に季節で有意であり、10-11月期の近接個体数の方が7-8月期よりも多かった。第2子出産の時にはどの要因についても有意な効果がみられなかった。第3子出産の時に優劣順位で有意であり、高順位の近接個体数の方が低順位よりも多かった。優劣順位による差が初産ではみられないが、出産経験が増すとみられるようになる。

子の年齢別に優劣順位×出産歴×季節で分散分析を行った。子が0歳の時には、優劣順位と出産歴で有意であった。この時の近接個体数は、高順位個体の方が低順位個体よりも多く、初産の時の方が第2子・第3子出産の時より多かった。子が1歳の時には、優劣順位と出産歴と季節で有意であった。この時の近接個体数は、高順位個体の方が低順位個体よりも多く、初産の時の方が第2子出産の時より多く、10-11月期の方が7-8月期よりも多かった。子が1歳の時に季節による差がみられ、全体の結果と同様に7-8月期よりも10-11月期の方が近接個体数が多かった。しかし、当歳個体がいる時には季節による差がみられなかった。これは、図2をみるとわかるように、当歳個体がいる時に経産の低順位雌では10-11月期よりも7-8月期の方が近接個体数が多く、全体の傾向と逆になっていたからではないかと考えられる。ここまでの分析ではこの点についての要因の効果は見いだせなかった。経産雌についてのさらに詳細な分析が必要であろう。そこで、次に分析の要因に当歳個体の性を加えて、経産雌が当歳個体を持っている場合を分析した。

当歳個体の性による影響

出産した子の性によって経産雌の個体関係がどのように違うかを分析した。図3は経産の時の近接個体数

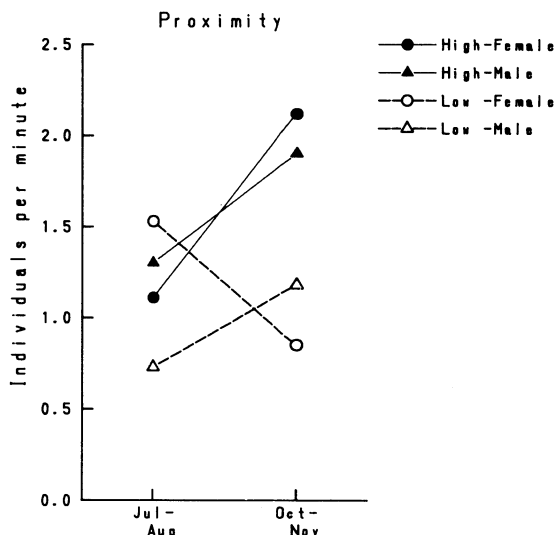


図3 経産雌の近接個体数の季節変化

を優劣順位と子の性に分けて、その季節変化を示した。経産の時の近接個体数を優劣順位×子の性×季節で分散分析した。優劣順位で有意 ($F=7.80, df:1,12$) であり、高順位個体の方が低順位個体よりも多かった。子の性による差はみられなかった。しかし、図3から低順位雌だけが10-11月期よりも7-8月期の方が近接個体数が多く、他の雌と逆の変化をしていることがわかる。

次に、第2子出産以後の当歳個体がない時を分析に加えた。前の経年変化の分析では子が雄の場合と雌の場合を一緒にしていたけれど、子の年齢による差はみられなかった。しかし、当歳個体がない時の季節変化は全体の傾向と同じだったので、それをそれぞれの性の当歳個体を持つ時と比較した。それぞれの性の当歳個体を持つ時と当歳個体がない時を比較する分散分析を行った。

当歳個体が雌の場合と当歳個体がない場合の比較に優劣順位・季節の2要因を加えて、分散分析を行った。その結果、優劣順位 ($F=8.96, df:1,13$) と季節 ($F=4.71, df:1,13$)、また優劣順位×季節の交互作用 ($F=20.92, df:1,13$) で有意であった。この時の近接個体数は、高順位個体の方が低順位個体より

も多く、7-8月期よりも10-11月期の方が多く、また、10-11月期に優劣順位による差が大きかった。

当歳個体が雄の場合と当歳個体がない場合の比較に優劣順位・季節の2要因を加えて、分散分析を行った。その結果、優劣順位 ($F=11.00$, $df:1,13$) と季節 ($F=8.30$, $df:1,13$) で有意であった。この時の近接個体数は、高順位個体の方が低順位個体よりも多く、7-8月期よりも10-11月期の方が多かった。

経年変化の分析と同様、子の年齢による差はみられなかった。しかし、それぞれの性の当歳個体を持つ時と当歳個体がない時を比較した分散分析の結果に違いがみられた。したがって、子の性による違いの存在が示唆される。

ここまでの分析では、近接している成体雌の中に観察対象個体の母親が含まれていた。しかし、近接個体に母親を含んだ分析では、子の性による違いに有意差はみられなかった。ニホンザルでは、母娘の関係は長く続くので、他の雌との近接が少なくなったときに、母親がそれを補っている可能性がある。そこで、経産の時の近接個体数から母親を除いて、優劣順位×子の性×季節で分散分析した。優劣順位 ($F=7.37$, $df:1,12$) で有意であり、高順位個体の方が低順位個体よりも多かった。また、順位×子の性×季節の交互作用 ($F=5.52$, $df:1,12$) が有意であり、低順位個体において7-8月期に子の性による差がみられ、近接個体数は雄の子を持つ時が雌の子を持つ時より少なくなった。この結果からでは、低順位の雌において母親以外の成体雌との近接が雄の子を持った時に少なくなったのか、雌の子を持った時に多くなったのかはわからない。しかし、図3から、低順位雌が息子を出産した時には7-8月期も10-11月期も近接個体数は高順位雌より少なかった。一方、低順位雌が娘を出産した時には、7-8月期の近接個体数は高順位雌と変わらなかったのに、10-11月期の近接個体数はどの雌よりも少なかった。したがって、低順位雌が娘を出産した時には7-8月期に他個体の集まっているところにいるということがわかった。

【考察】

成体雌の近接関係の季節的变化

近接個体数の分散分析による結果から、成体雌の社会的位置は優劣順位による違いが大きいことがわかった。この結果は他の多くの研究と同様であり、高順位個体は近接個体数も多く、集団の中核部にいると思われる。また、近接個体数の季節的变化では、7-8月期よりも10-11月期の方が多い傾向がみられた。したがって、成体雌では10-11月期の方が近接個体数が多くなり、集団が凝集する傾向があると考えられる。優劣順位別の分析ではこの季節变化は有意でなかった。しかし、高順位雌で有意ではなかった ($P=0.057$) けれど、7-8月期よりも10-11月期の方が近接個体数が多かった。これは、10-11月期に密集する傾向が集団の中核部にいる高順位雌の方が強いことを示している。このように、ニホンザルの集団は集団の中核部にいる高順位雌を中心にして10-11月期に凝集する傾向がある。

子の年齢別の分析では、子が1歳の時に季節による差がみられ、全体の傾向と同様に7-8月期よりも10-11月期の方が近接個体数が多かった。しかし、当歳個体がいる時には季節による差がみられなかった。当歳個体がいる時に経産の低順位雌では10-11月期よりも7-8月期の方が近接個体数が多く、全体の傾向と逆になっていた。したがって、低順位雌が出産した時には個体関係に大きな影響を受けると考えられる。

出産歴による影響

出産歴による違いでは、全般的に、初産の時に近接個体が多くなる傾向があった。優劣順位別に分析した結果では、優劣順位にかかわらず、初産の時には第2子出産の時よりも近接個体数が多かった。しかし、第2子出産の時に近接個体数が減少した後は高順位個体では第3子出産の時に近接個体数がやや増加するのに対し、低順位個体では第3子出産の時にも近接個体数は減少したままであった。このために、出産歴別に検定した結果でみたように、初産の時には優劣順位による差はみられず、第3子出産の時に優劣順位による差

が有意になったと考えられる。また、出産歴別に検定した結果、初産の時には優劣順位による差はみられず、季節による差がみられ、7-8月期よりも10-11月期の方が近接個体数が多くなった。このことから、上でみたように、10-11月期に近接個体数が増えるのが集団の中核部の傾向であるとすれば、低順位個体も初産の時には、高順位個体と同様に集団の中核部に位置していると予想される。このように、低順位個体は初産の時は集団の中核部にいるが、出産経験が増すと集団の中核部から離れると考えられる。初産の時には雌は他の個体の集まる場所にいる傾向があった。初産雌が他個体を避ける傾向はここではみられなかった。初産雌は出産経験も未熟であり、情緒的に不安定になると考えられる。そのために、初産雌は他個体との近接を求め、集団成員からの保護を受けて、情緒的安定を得ようとしているのではないだろうか。そして、経験が増すにつれて、集団の順位階層の中に組み込まれていくようになると考えられる。

当歳個体の性による個体関係の違い

経産雌について、当歳個体の性による影響を分析した結果、低順位雌で7-8月期に雄の子を持つ時の近接個体数が雌の子を持つ時より少なかった。つまり、低順位雌の個体関係は出産した子の性によって影響を受けていることがわかった。低順位雌は子の性によって社会的位置を変え、子の性に合わせた子育てをしているのではないか。

適応ということを考えれば、雌は自分の繁殖成功を高めるようなやり方で子どもに投資する。そして、子どもの性によってその繁殖成功に違いがあるなら、母親は繁殖成功の高い方の性により多く投資するであろう。一般的には、良い条件であれば、雌よりも雄の方が繁殖成功が高いと言われている。ニホンザル集団では優劣順位によって雌の社会的位置が違い、高順位雌は社会的に良い位置を占めている。高順位血縁系では、娘も集団に残るけれど、息子が集団に残ることがあり、その時にはより高い繁殖成功を納めることができると考えられる。一方、低順位血縁系では、息子は集団か

ら出ていく可能性が高いので、高い繁殖成功は期待できない。したがって、高順位雌は息子により多く投資し、低順位雌は娘により多く投資すると予想される。このように、母親がどちらの性により多く投資するかは優劣順位によって違ふと考えられる。Paul and Kuester (1990) は、低順位の雌は娘を産んだ次の年の出産を遅らせるなど、息子よりも娘により多く投資していたので、低順位雌にとっては息子よりも娘を育てる方が適応的であると考えた。したがって、この考え方では低順位雌は娘をより多く産むようになる。これに対して、Gomendio (1990) は、雌が被る損失の大きさという観点から次のように考えた。雌はその一生を集団の中で過ごすので、集団内での雌間の競争が起こる。そのために、低順位の雌は未成年の時から高順位の雌の攻撃を受けるので、母親は娘を保護するために大きな投資をしなければならない。だから、低順位の雌が娘を育てるのは損失が大きいため、娘を産まなくなる。これら2つの考え方では低順位の雌がどちらの性をより多く産むかという違いが含まれている。しかし、どちらの場合にも低順位雌が娘を育てるのには、より多くの投資を必要としているのではないか。本研究の場合、低順位雌が娘を出産した時には7-8月期に他個体の集まっている集団の中核部にいるが、息子を出産した時には他個体を避けて周辺部近くにいると予想される。他個体の集まっている場所には成体雌もいて、外敵から守られている安全な場所である。しかし、低順位雌にとっては、逆に他の雌からの攻撃を受けやすい場所でもある。低順位雌は雌の子を産んだ時に他の雌からの攻撃を受けるにもかかわらず、外敵から安全な場所にしようとする。低順位雌が雄の子を産んだ時には外敵からの危険はあっても、他の雌からの攻撃を避けられる場所にいる。こう考えれば、低順位雌は集団内での競争という点では、娘の方により多く投資していると言えるのではないか。本研究では、近接関係だけを扱ったので、低順位雌に対する攻撃の程度や低順位雌がどちらの性をより多く産むかについては明らかでない。これらの点についての検討が今後の課題であろう。

引用文献

- Berman, C.M., 1980. Mother-infant relationships among free-ranging rhesus monkeys on Caya Santiago: A comparison with captive pairs. *Animal Behaviour*, 28, 860-873.
- Ehardt, C.L., 1987. Birth-season interactions of adult female Japanese macaques (*Macaca fuscata*) without newborn infants. *Int. J. Primatol.*, 8, 245-259.
- Fedigan, L.M., 1982. Primate paradigms: sex roles and social bonds. Eden Press Inc.
- Gomendio, M., 1990. The influence of maternal rank and infant sex on maternal investment trends in rhesus macaques: birth sex ratios, inter-birth intervals and suckling patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27, 365-375.
- Hinde, R.A. and Proctor, L.P., 1977. Changes in the relationships of captive rhesus monkeys on giving birth. *Behaviour*, 61, 304-321.
- Hooley, J.M. and Simpson, M.J.A., 1981. A comparison of primiparous and multiparous mother-infant dyads in *Macaca mulatta*. *Primates*, 22, 379-392.
- 伊谷純一郎, 1954. 高崎山のサル。今西錦司編, 日本動物記 2, 思索社。
- Nishida, T., 1966. A sociological study of solitary male monkeys. *Primates*, 7, 141-204.
- Paul, A. and Kuester, J., 1990. Adaptive significance of sex ratio adjustment in semifree-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Salem. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27, 287-293.
- Seyfarth, R.M., 1976. Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour*, 24, 917-938.
- Small, M.F., 1982. A comparison of mother and nonmother behaviors during birth season in two species of captive macaques. *Folia primatol.*, 38, 99-107.
- 鶴飼信行, 1971. 勝山野生ニホンザルの群構造に関する一考察。待兼山論叢, 4, 13-28.
- 渡辺義雄, 1985. ニホンザル集団成員の空間分布に基づく集団構造の分析。動物心理学年報, 35, 1-10.
(1991年12月2日受理)