

## ニホンザル集団における成体雄と成体雌との関係の季節的变化

渡 邊 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、有力な雄であるリーダーを中心とする中心-周辺構造として一般に認められている。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。雌を集団の中心と考えるなら、雌との関係が密接な雄が中心部雄となる。高順位でその順位にふさわしい追従雌を獲得する雄が中心部雄となり、それ以外の雄は周辺部雄になる。したがって、中心部雄と呼ばれる雄たちは、成体雌との個体関係が密な雄と言える(例えば, Takahata, 1982. Collins, 1984.)。こうした中心部雄と成体雌との関係は、集団の中で一様に分布しているのではなく、特定の雄が特定の雌とより親密な関係を持つようになる。Grewal (1980)によれば、中心部雄は複数の血縁系の雌と親密な関係を持ち、そのことによって、各血縁系を集団に結び付けている。一方、中心部雄や周辺部雄よりも若い準成体雄は周辺部に位置しており、雌との関係が少ない。したがって、雌を集団の中心と考えるなら、準成体雄は雌との関係が弱く、その社会的位置が集団の周辺部にある時期と考えられる(渡辺, 1989)。ニホンザルの集団では、雄

は3歳ぐらいから周辺部へ移り、その後、大部分のものが生まれた集団を離れていく。そして、集団を離れた雄は、近くの集団に移籍するか、生まれた集団に戻ってくるか、あるいは、「ハナレザル」として単独で行動するかをいずれかを選んでいる。このように雄は成長に伴って、その社会的位置を変化させていく。

このような社会的位置の違いから、中心部雄は成体雌との個体関係が密であり、周辺部雄は雌との関係が少ない。これは、雄の年齢による性的魅力の違いからくると思われる。若い周辺部雄は雌にとって性的魅力が乏しいために、雌との個体関係が少なくなると考えられる。特定の雌と長期間親密な関係を持つ雄はその雌と交尾する可能性が高くなる(Smuts, 1983)。したがって、雄はいろいろな方法で雌との関係を維持しようとする。こうした雄と雌との個体関係について、雄の優劣順位との関連が考えられる。優位な雄は容易に雌との関係を維持することができ、そのことが雄の繁殖の成功に有利に働く。こういう意味で、雄の優劣順位と繁殖率との関連がよく研究されている。これまでの研究の結果、雄の優劣順位は雄の繁殖率と関連しているというもの(Seyfarth, 1978 a. Packer, 1979. Smith, 1981)と、関連しないというもの(Harding, 1980. Stern and Smith, 1984. Shively and Smith, 1985)がみられる。Bercovitch (1986)は、過去の研究をまとめて、準成体雄を含めた雄の優劣順位と繁殖率の間には有意な相関があるけれど、成体雄だけに限定すれば、優劣順位と繁殖率との間の相関はみられないと結論した。準成体雄を含めると相関がみられるのは、前

---

この研究は京都大学霊長類研究所昭和62年度、昭和63年度及び平成元年度共同利用研究の補助によって行われた研究の一部をまとめたものである。

述したように、準成体雄の雌との関係が少ないためであり、準成体雄が周辺部という特殊な社会的位置にいるからである。したがって、準成体雄を成体雄と一緒にして論じることは誤った結論を導くと思われる。また、Hill (1987) はいくつかの例外はみられるものの、雄の優劣順位は雄の繁殖率と相関していると結論した。雄の繁殖率の違いが雄間の競合だけによって決まるとすれば、雄の優劣順位は雄の繁殖率と相関するであろう。しかし、上で示した研究の中で、優劣順位と繁殖率との間に相関がみられない場合の説明として、雌の方が交尾する雄を選んでいるということが考えられる。近接関係の維持に雄と雌のどちらがより重要な役割を果たしているかについては多くの研究が行われている。Seyfarth (1978 b) は、雄の繁殖の成功には雄間の競合関係だけでなく、雌の方からの選好が重要な役割を果たしていることを示した。そして、Hill (1987) は、交尾関係の維持には毛づくろいが重要な役割を果たしていることを示し、雄も雌も毛づくろいすることによって、それぞれに交尾相手を選んでいることを示した。交尾関係を維持する際の雄雌の役割は相互的であり、どちらかが一方的に相手を選択しているのではない (Rasmussen, 1983)。また、これまで述べてきたような雄雌の相互的な近接関係は交尾期に限定されないで、交尾期以外の時から形成されている。非交尾期の近接関係は、繁殖の成功に導くけれども、性的な関係ではない。このような性的でない関係が集団を維持していくうえで重要な役割を持っていると思われる。したがって、雄雌の関係は交尾期の関係だけに限らず、それ以外の時の関係も調べる必要がある (Seyfarth, 1978 b)。

本研究の目的は、ニホンザル集団の中心-周辺構造の中で、雄と雌の関係が交尾期と非交尾期でどのように変化するかを明らかにすることである。そして、このような雄雌の関係が繁殖にどのように関連しているかを考察する。

#### 【方法】

**観察対象** 本研究の観察は、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（以下、

勝山集団と呼ぶ）において、1987年と1988年の非交尾期（7月、8月）及び交尾期（10月～翌年2月）に行われた。ニホンザル成体雄の個体関係を分析するために、準成体雄として1982年生まれの雄7頭、周辺部雄4頭（1987年当時、7～13歳）、中心部雄5頭（1987年当時、16～22歳）を観察した。勝山集団には5頭の中心部雄がおり、観察期間中、これらの雄に優劣順位の異動は起こらなかった。

**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、5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、5m以内に近接していた相手の個体を1分毎に記述した。各対象群における観察時間を表に示した。

表 観察時間（分）

対象群(N)	非交尾期		交尾期	
	1987年	1988年	1987年	1988年
中心部雄(5)	300	300	300	305
周辺部雄(4)	255	240	195	234
準成体雄(7)	345	304	287	269

記録された相手の個体の中から母親を除く4歳以上の成体雌について分析した。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 (渡辺, 1985)。そこで、この上位の5血縁系の雌を高順位雌、それ以外の雌を低順位雌とした。

**分析方法** 統計的な検定にはノンパラメトリック法を用い、有意水準は $\alpha=0.05$ とした。中心部雄・周辺部雄・準成体雄の対象群間の比較には、Mann-WhitneyのU検定を用いた。季節変化の比較には、Wilcoxonの対比された対の符号化順位検定（統計量、T）を用い、優劣順位との相関には、Kendallの順位相関係数を用いた。ただし、Wilcoxonの検定とKendallの順位

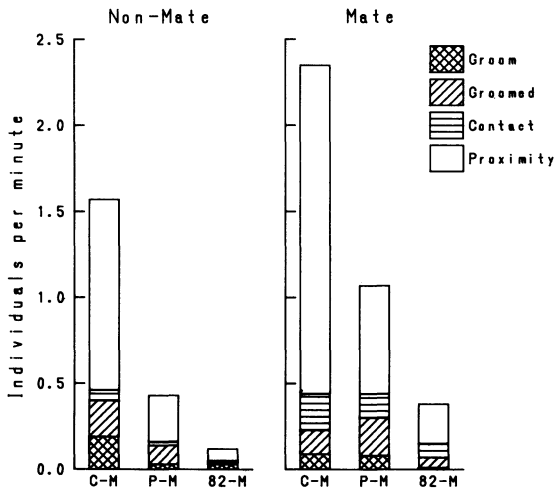


図1 対象個体の5m以内にいた成体雌の1分当りの個体数  
 図には毛づくろいを含む身体接触の割合も示している。  
 C-Mは中心部雄を、P-Mは周辺部雄を、82-Mは準成体雄をそれぞれ表している。

相関係数ではNが少ない場合は意味がないので、中心部雄と周辺部雄の両対象群を合わせた9頭で検定した。

### 【結果】

図1は、対象個体の5m以内にいた成体雌の1分当りの個体数を示している。図には毛づくろいを含む身体接触の割合も示している。

非交尾期には、5m以内にいた成体雌の個体数は、中心部雄>周辺部雄>準成体雄の順で有意に多かった。(中心部雄vs周辺部雄：U=20, p<0.05. 周辺部雄vs準成体雄：U=26, p<0.05. 中心部雄vs準成体雄：U=36, p<0.01.)。個体間の直接の関係である毛づくろいを含む身体接触の割合は、中心部雄>周辺部雄>準成体雄と有意に少なくなった(中心部雄vs周辺部雄：U=19, p<0.05. 周辺部雄vs準成体雄：U=27, p<0.05. 中心部雄vs準成体雄：U=37.5, p<0.01)。

交尾期には、5m以内にいた成体雌の個体数は、中心部雄>周辺部雄>準成体雄の順で有意に多かった(中心部雄vs周辺部雄：T=19, p<0.05. 周辺部雄vs準成体雄：U=27.5, p<0.05. 中心部雄vs準成体雄：U=36.5, p<0.01)。

成体雌との身体接触の割合は、中心部雄>準成体雄, 周辺部雄>準成体雄と有意差があった(中心部雄vs準成体雄：U=37, p<0.01. 周

辺部雄 vs 準成体雄：U=27, p<0.05)が、中心部雄と周辺部雄では有意差がなかった(U=11, N.S.)。中心部雄と周辺部雄の間で有意差がなくなるのは、周辺部雄の雌との身体接触が中心部雄と同等になるからと考えられる。

次に、雄と成体雌との関係の季節的変化をみていく。中心部雄と周辺部雄では、近接個体数で、非交尾期よりも交尾期の方が有意に多く(T=43, p<0.05)、接触個体数で有意差がなかった(T=33, N.S.)。接触個体数で有意差がなかったのは周辺部雄の4頭全てで非交尾期よりも交尾期の方が多かったにもかかわらず、中心部雄の5頭のうち2頭で非交尾期よりも交尾期の方が少なかったからである。交尾期には、成体雌は雌との近接関係が増える傾向にあるが、身体接触では減少する個体があった。

準成体雄は、有意な季節変化がみられなかった。これは、成体雌との関係で非交尾期にも交尾期にもほとんど0の個体が3頭いること等が原因と考えられる。その中で、身体接触に注目して見ると、交尾期に成体雌との関係が増える個体が3頭、逆に交尾期に成体雌との関係が減る個体が3頭いた。これは、準成体雄の個体関係が中心部指向のものと周辺部指向のものに2分化するためと考えられる。

これまでみてきたように、季節にかかわらず中心部雄は周辺部雄よりも、周辺部雄は準成体雄よりも雌との関係が多い傾向がある。中心部雄, 周辺部雄と準成体雄をあわせて、優劣順位と成体雌の相手個体数との順位相関を分析すると、非交尾期にも交尾期にも、近接個体数(非交尾期； $r_k = .48$ , p<0.01, 交尾期； $r_k = .65$ , p<0.01)でも接触個体数(非交尾期； $r_k = .55$ , p<0.01, 交尾期； $r_k = .40$ , p<0.05)でも、有意な正の相関がみられた。これらのことは、季節にかかわらず中心部と周辺部の区別が明確であることを表している。

次に、準成体雄を除いた成体雌について、優劣順位と成体雌の相手個体数との関係を分析した。

図2は、非交尾期における各成体雌に対する成体雌の近接個体数を示している。非交尾期には、雄の優劣

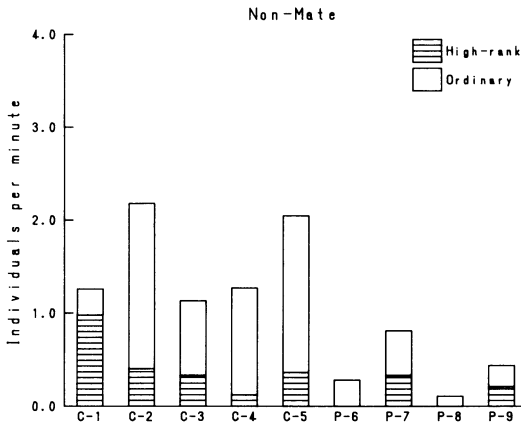


図2 非交尾期における各成体雄に対する成体雌の近接個体数  
図には高順位雌の近接個体数の割合も示した。Cは中心部雄を、Pは周辺部雄を表し、数字は各雄の優劣順位を表している。例えば、C-1は第1位の中心部雄を示している。

順位と近接個体数の間には有意ではないけれども正の相関がみられた ( $r_k = .50$ )。図からわかるように、中心部雄と周辺部雄で近接個体数に明らかに差があった。また、図には高順位雌の近接個体数も示したが、高順位雌の近接個体数は第1位の雄が圧倒的に多かった。

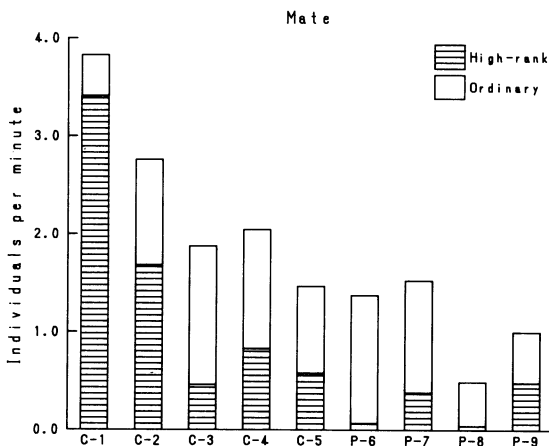


図3 交尾期における各成体雄に対する成体雌の近接個体数  
図2と同じ。

図3は、交尾期における各成体雄に対する成体雌の近接個体数を示している。交尾期には、雄の優劣順位と近接個体数の間に有意な正の相関がみられた ( $r_k = .78$ ,  $p < 0.01$ )。図から、優劣順位に従って近接個体数が減少していることがわかる。しかし、一方で中心

部の低順位雄と周辺部の順位の高い雄の間で近接個体数の差がある程度なくなっていることがわかる。つまり、非交尾期に比べて、むしろ中心部雄と周辺部雄の区別が明確でなくなっていると思われる。また、高順位雌の近接個体数は第1位と第2位の雄が圧倒的に多かった。

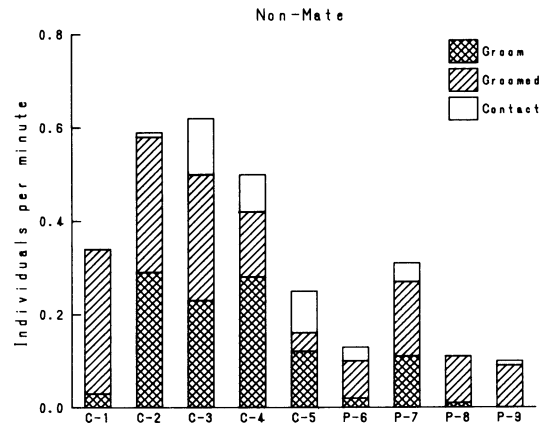


図4 非交尾期における各成体雄に対する成体雌の接触個体数  
図には、毛づくろいの割合を示した。Cは中心部雄を、Pは周辺部雄を表し、数字は各雄の優劣順位を表している。

図4は、非交尾期における各成体雄に対する成体雌の接触個体数を示している。非交尾期には、雄の優劣順位と接触個体数の間には有意な正の相関がみられた ( $r_k = .67$ ,  $p < 0.05$ )。図からわかるように、中心部雄と周辺部雄で接触個体数に明らかに差があった。また、第1位の雄の接触個体数が少ないけれども、接触個体数は優劣順位に従って減少している。図には、毛づくろいをしたか、毛づくろいを受けたかを分けて示している。第1位から第4位までの雄の間では毛づくろいを受ける量が比較的多く、この4頭の間ではあまり差がなかった。しかし、毛づくろいをする量は第1位の雄がかなり少なかった。つまり、第1位の雄は雌から毛づくろいを受けることが多いけれど、第2位から第4位までの雄は雌と相互に毛づくろいをしていたことになる。

図5は、交尾期における各成体雄に対する成体雌の接触個体数を示している。交尾期には、雄の優劣順位と接触個体数の間には相関がみられなかった

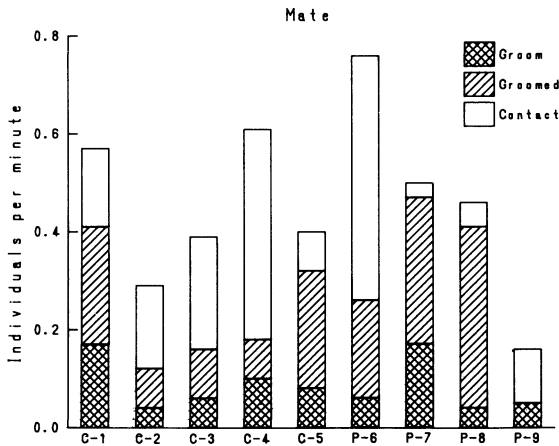


図5 交尾期における各成体雄に対する成体雌の接触個体数  
図4と同じ。

( $r_k = .06$ )。これは、交尾期には周辺部雄の雌との身体接触が中心部雄と同等になることを表している。交尾期には中心部雄も周辺部雄も交尾関係に掛ける時間には差がないと考えられる。前で見たとおり、非交尾期に比べて成体雌との関係が減る個体が2頭いた。この2頭は第2, 3位の個体であり、第1位の雄との競合関係の結果、雌の接触個体数が減ったと予想できる。この第2, 3位の雄と第4位の雄は毛づくろいをする量も毛づくろいを受ける量も第1位の雄よりかなり少なかった。毛づくろいの量はむしろこれらの雄より下位の周辺部雄の方が多かった。特に、毛づくろいを受ける量は5位から8位の雄の方が多く、第1位雄と同等であった。

#### 【考察】

ニホンザル集団では、有力な雄であるリーダーを中心とする中心-周辺構造が一般に認められている。中心-周辺構造は個体関係の親疎を模式的に表わしたものと考えられるので、雌を集団の中心と考えるなら、雌との関係が密接な雄が中心部雄となる。本研究でも優劣順位の高い雄が多く雌と近接関係を持っており、中心部と周辺部の区別が認められた。また、季節にかかわらず中心部雄は周辺部雄よりも、周辺部雄は準成体雄よりも雌との関係が多い傾向があり、中心部雄、周辺部雄と準成体雄をあわせた成体雄の優劣順位とそ

の雄に対する成体雌の相手個体数との間には相関がみられた。これらの事実は、季節にかかわらず中心部と周辺部の区別が明確であることを表している。しかし、成体雄だけに限定すれば、優劣順位と成体雌の相手個体数との関係に相関がみられない場合がでてくる。これは、Bercovitch (1986) による雄の優劣順位と繁殖の成功に関する研究の結果と一致する。この現象の理由として、準成体雄が雌への接近を維持する能力をまだ十分に備えていないので、他の雄に比べて成体雌の相手個体数が極端に少なくなっているということが考えられる。さらに、検定の結果では、準成体雄は成体雌の相手個体数に有意な季節変化がみられなかったけれど、詳細に分析すると準成体雄の個体関係は中心部指向のものと周辺部指向のものに2分化することが考えられた。Nishida (1966) によれば、周辺部にいる若い雄は周辺部で性的成熟や雄間の順位の再構成などを達成しながら、集団を離れる準備をしていると考えられた。このように準成体雄は周辺部という特殊な社会的位置におり、個体関係も非常に不安定であると考えられる。したがって、優劣順位については、準成体雄は成体雄とは別に論じるべきであると思われる。

ここからは、上で述べた理由によって準成体雄を除いた成体雄についての考察を行う。成体雄だけに限定すれば、優劣順位と相手個体数との関係に相関がみられない場合がでてくるけれど、季節にかかわらず中心部と周辺部の区別が明確であり、中心部雄は周辺部雄より雌の近接個体数が多かった。優位な雄は雌との関係を容易に維持することができる。特定の雌と長期間親密な関係を持つ雄はその雌と交尾する可能性が高くなる (Smuts, 1983)。したがって、優位な雄は多くの雌と交尾することができる。そのことが雄の繁殖の成功に有利に働く。雄はより多くの雌と関係を持ち、できるだけ繁殖の成功を高めようとする。このように、雄同士は雌の獲得をめぐる競争している。しかし、雄に対する雌の相手個体数は雄間の競合だけによって決まるものではなく、雌がその雄を相手として選ぶかどうかとも関係している。雄に対する雌の相手個体数は、雌に対する雄の魅力によって違い、より優位な雄

がより多くの雌をひきつける。本研究でも、交尾期には雄の優劣順位と近接個体数の間には有意な正の相関がみられた。これは、優位な雄が雌にとってより多くの性的魅力を持つことを示している。雌はより優位な雄を交尾相手として選び、子の生存可能性を高めようとする。このように、繁殖に関しては優位な雄がより有利な立場にいると考えられる。

また、本研究において、非交尾期にも雄の優劣順位と接触個体数の間に有意な正の相関がみられ、雌の近接個体数は中心部雄と周辺部雄の間で明らかな差があった。非交尾期における、このような関係は性的な面からだけでは説明できない。非交尾期に雌が優位な雄にひきつけられるのは、雌がその雄からの保護を得ようとするからである。雌は雄よりも体力面で劣るので、食物をめぐる雄と競合するとき、不利な立場にある。そこで、雌はより優位な雄からの保護を受けて、その他の雄よりも優位な地位を得ようとするのである(Chapais, 1983 c)。そのために、雌は最優位の雄と連合しようとする傾向がある。つまり、第1位雄は最優位の雄として雌にとって最も魅力のある特殊な存在と考えられる。本研究でも、毛づくろいに関して、非交尾期に、第1位の雄は雌から毛づくろいを受けることが多いけれど、第2位から第4位までの雄は雌と相互に毛づくろいをしていた。したがって、近接関係を維持する際の雄雌の役割は、第1位雄では雌からの方が大きく、第2位から第4位の雄では雌と相互的な関係であると考えられる。そして、交尾期に第2位から第4位の雄では毛づくろいをする量も毛づくろいを受ける量も減少することを考えれば、第1位雄は他の雄に比べて雌からの選択を受けていると考えられる。このように雌同士は雄への接近をめぐる競合している。一方、Chapais (1983 a) によれば、雄の方もより優位の雌と連合しようという傾向がある。高順位の雌は集団の安定した成員であるので、雄はこのような雌と連合することによって自分の地位を安定させることができる。本研究でも、高順位雌の近接個体数は、交尾期に第2位の雄も多くなったけれど、非交尾期も交尾期も第1位の雄が圧倒的に多かった。このように優位

な雄と高順位の雌との連合から、雄と雌は相互に地位の安定という利益を得ている。そのため、雄も雌もお互いにより優位な相手との関係を維持しようとしている。だから、成体雄の優劣順位とその雄に対する成体雌の相手個体数との関係に相関がみられるのである。

ところが、本研究でもみられたように、成体雄の優劣順位とその雄に対する成体雌の相手個体数との関係に相関がみられない場合がでてくる。交尾期には、雄の優劣順位と接触個体数の間に相関がみられなかった。これは、交尾期には周辺部雄の雌との身体接触が中心部雄と同等になることを表しており、中心部雄も周辺部雄も交尾関係に掛ける時間には差がないことが考えられた。Seyfarth (1987 b) によれば、複雄群では発情した雌の数が十分に多いときには優位な雄が発情した雌を独占できないので、劣位の雄でも交尾することができる。勝山集団でも複数の雌が同時に発情すると思われるので、劣位の雄も交尾関係を持てる可能性がある。そして、優劣順位と繁殖の成功との間に相関がみられない場合の説明として、雌の方が交尾する雄を選び、雌の方が雄との接近を維持しようとしているということが考えられる。本研究において、交尾期における近接個体数は優劣順位に従って減少していたが、非交尾期ほど中心部雄と周辺部雄の区別が明確ではなくなっていた。また、交尾期に、成体雌から毛づくろいを受ける量は周辺部の若い雄を含む5位から8位の雄が第1位雄と同じ位多かった。これらのことは、雌の方が周辺部の順位は低いけれども若い雄との接近を維持しようとしていることを示している。Chapais (1983 b) によれば、雌はより高順位の雄と交尾する傾向を持っているけれども、たとえ今は順位が低くても高順位になれる可能性のある若い雄と交尾することがある。雌は高順位の雄に近接する傾向を持っているが、優位な雄は年齢も高く、既に特定の親密な雌がいるということが考えられる。そこで、優位な雄と親密な関係を持っていない雌は順位の低い若い雄との関係を形成しようとする。その時に雌の選ぶ雄に将来中心部の雄として優位な地位を持つ可能性があれば、これらの雄は若いので、その後、長く親密な関係を保てる

ことになる。このような優位な雄との長期にわたる関係は雌にとって有利な条件をもたらすので、雌は有望な若い雄との関係を維持しようとする。これが順位の低い雄でも雌からの選択を受ける理由である。

以上みてきたように、ニホンザルの雄雌は中心-周辺構造の中でそれぞれに自分の生存と繁殖の成功のためにいろいろな方法で個体関係を持っている。本研究では、近接と接触という簡単な指標で個体関係の概要を考察した。ニホンザルの繁殖戦略を明らかにするためには、今後も個体間に起きる相互交渉の詳細な分析が必要であろう。

#### 引用文献

- Bercovitch, F.B., 1986. Male rank and reproductive activity in savanna baboons. *International J. of Primatology*, 7, 533-550.
- Chapais, B., 1983 a. Structure of the birth season relationships among adult male and female rhesus monkeys. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 200-208.
- Chapais, B., 1983 b. Male dominance and reproductive activity in rhesus monkeys. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 267-271.
- Chapais, B., 1983 c. Adaptive aspects of social relationships among rhesus monkeys. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 286-289.
- Collins, D.A., 1984. Spatial pattern in a troop of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in Tanzania. *Animal Behaviour*, 32, 536-553.
- Grewal, B.S., 1980. Social relationships between adult central males and kinship groups of Japanese monkeys at Arashiyama with some aspects of troop organization. *Primates*, 21, 161-180.
- Harding, R.O., 1980. Agonism, ranking, and the social behavior of adult male baboons. *American J. of Physical Anthropology*, 53, 203-216.
- Hill, D.A., 1987. Social relationships between adult male and female rhesus macaques: 1. Sexual consortships. *Primates*, 28, 439-456.
- 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.
- Packer, C., 1979. Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, 27, 37-45.
- Rasmussen, K.L.R., 1983. Influence of affiliative preferences upon the behaviour of male and female baboons during sexual consortships. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 116-120.
- Seyfarth, R.M., 1978 a. Social relationships among adult male and female baboons. I: Behaviour during sexual consortship. *Behaviour*, 64, 204-226.
- Seyfarth, R.M., 1978 b. Social relationships among adult male and female baboons. II: Behaviour throughout the female reproductive cycle. *Behaviour*, 64, 227-247.
- Shively, C. and Smith, D. G., 1985. Social status and reproductive success of male *Macaca fascicularis*. *American J. of Primatology*, 9, 129-135
- Smith, D. G., 1981. The association between rank and reproductive success of male rhesus monkeys. *American J. of Primatology*, 1, 83-90.
- Smith, D.G. and Smith, S., 1988. Parental rank and reproductive success of rhesus males. *Animal Behaviour*, 36, 554-562.
- Smuts, B.B., 1983. Social relationships between adult male and female olive baboons: Selective advantages. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 262-266.

Stern, B.R. and Smith, D.G., 1984. Sexual behaviour and paternity in three captive groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Behaviour*, 32, 23-32.

Takahata, Y. 1982., Social relation between adult male and female of Japanese monkeys in the Arashiyama B Troop. *Primates*, 23, 1-23.

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.

渡辺義雄, 1989. ニホンザル集団における準成体雄の社会的位置の分析. 美作女子大学・美作女子大学短期大学部紀要, 34, 1-7.

(1989年12月1日受理)