

## ニホンザル集団における準成体雄の社会的位置の分析

渡 辺 義 雄

多くの霊長類の集団で、準成体雄は集団の周辺部に位置すると言われている。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るようになった。Altmann (1979) は、ヒヒの集団が遊動する時、高順位雄が必ずしも集団の中央に位置しているわけではないことを示した。この例のように、中心-周辺構造は実際の空間的位置を表わしていない場合が多い。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。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.)。それに対して、周辺部雄は成体雌との個体関係が少ないけれども、雄同士の個体関係が密であると考えられている(Furuichi, 1985. Bartecki, 1986)。したがって、中心-周辺構造を明らかにするためには、雄たちの個体関係を調べなければならない。

ニホンザルの集団では、ほとんどの雌が集団の中心部の構成員として、そこでその一生を過ごすのに対して、雄は成長すると周辺部へ移り、その後、大部分の

ものが生まれた集団を離れていく(Sugiyama, 1977)。Nishida (1966)によれば、ニホンザルの雄の「周辺化」は3.5歳から始まり、未成体の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。そして、成長した雄は交尾期になると生まれた集団やその他の近くの集団に近づき、そのまま集団に加わることもあるし、再び単独で行動する場合もある。こうして、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のいずれかを選んでいく。ニホンザル雄の社会的位置は、このように中心-周辺構造の中で成長と共に変化していく。したがって、いくつかの年齢層の成体雄の個体関係を比較することによって、集団構造の概要をつかむことができると思われる。それと同時に、そうして明らかになった集団構造の中で、特定の年齢層の個体がどのように位置づけられるかを見ることが出来る。

本研究の目的は、準成体雄の個体関係を他の年齢層の成体雄と比較しながら分析し、準成体雄の集団における社会的位置を明らかにすることである。

### 【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7月、8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年生まれの子7頭、周

---

この研究は京都大学霊長類研究所昭和62年度共同利用研究および、昭和63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。

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頭の中心部雄があり, 観察期間中, これらの雄に優劣順位を含む異動は起こらなかった。勝山集団の周辺部には, 準成体雄を含む多くの雄がいるが, 雄が社会的にも性的にも一人前になるのは7歳ぐらいからと言われているので, 周辺部の成体雄として7歳以上の雄を選んだ。また, 観察を行った時点で5・6歳であった1982年生まれの雄を準成体雄とした。

**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

表1 観察時間

対象群 (N)	観察時間 (分)	
	1987年	1988年
中心部雄 (5)	300	300
周辺部雄 (4)	255	240
準成体雄 (7)	345	304

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1に示した。

**相手個体の分類** 記録された相手の個体は, 次の基準に従って分類された。ニホンザルでは, 雄雌ともに4歳で性的成熟に達するとされているので, 4歳以上を成体, 3歳以下を未成年とした。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, 成体雌については, 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。成体雄については, 集団の固定した成員である中心部の雄5頭を中心部雄とし, 1982年以降に生まれた成体雄を準成体雄とした。そして, それ以外の成体雄を周辺部雄とした。

**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, 対象群内での比較(相手個体の性差など)には, Wilcoxonの対比された対の符号化順位検定(統計量, T)を用いた。ただし, Wilcoxonの検定ではNが少ない場合は意味がないので, 中心部雄と周辺部雄については, 両対象群を合わせた9頭で検定した。

## 【結果】

### 成体雌との関係

図1(a)~(c)は, 対象個体の5m以内にいた成体雌を母親・同血縁系雌・高順位雌・低順位雌に分け, その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。中心部雄の母親はいなかったため除いた。

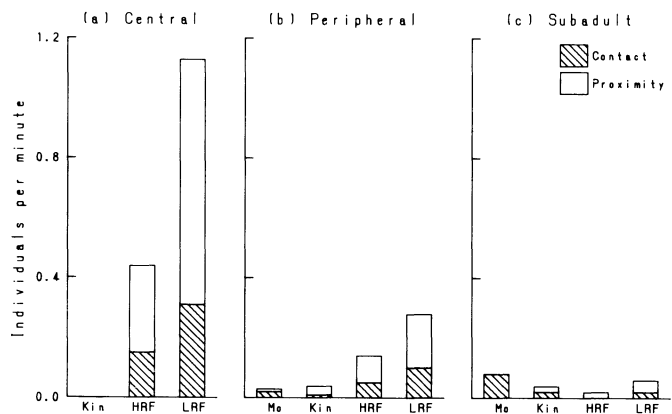


図1 各対象個体群毎の雄と成体雌との個体関係, 相手の成体雌を母親(Mo)・同血縁系雌(Kin)・高順位雌(HRF)・低順位雌(LRF)に分け, 対象個体の5m以内にいた1分当りの個体数と, 毛づくろいを含む身体接触の割合を示した。

準成体雄と周辺部雄は、母親との関係が残っていた。同血縁系の雌とは、周辺部雄と準成体雄が少し関係を持っていた。血縁個体との関係は、中心部の雄に血縁個体がほとんどいないという事情があるので、成体雌との関係は血縁関係のないものを中心に分析していく。

全体的にみると、5 m以内にいた血縁関係のない雌の個体数は、中心部雄>周辺部雄>準成体雄の順で多かった。準成体雄に比べて、中心部雄の近くには多くの雌がいた。周辺部雄の近くにも準成体雄に比べれば多くの雌がいたが、中心部雄ほど多くはなかった。また、高順位雌と低順位雌を比べると、どの対象群をみても低順位雌の方が多かった。これは、もともと低順位雌の方に含まれる個体の母数が多いためと思われる。そして、雄の順位によって個体関係を持つ雌の順位が偏るといことも考えられるので、以下の分析では高順位雌と低順位雌を合わせたものを成体雌として用いた。

次に、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を比較した。成体雌との身体接触の割合は、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:  $U=29.5, P<0.01$ . 中心部雄 vs 準成体雄:  $U=37.5, P<0.01$ )。

### 成体雌との関係

図2 (a) ~ (c) は、対象個体の5 m以内にいた成体雌を中心部雄・周辺部雄・準成体雄に分け、その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。

成体雌との近接関係では、中心部雄と周辺部雄の近接関係がなく、準成体雄同士の関係が最も多かった。相手個体を成体雌として合計してみると、中心部雄<周辺部雄<準成体雄の順で

多くなった。

次に、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を比較する検定を行った。身体接触の相手個体は中心部雄・周辺部雄・準成体雄を合わせて成体雌として分析した。成体雌との身体接触の割合は、中心部雄<周辺部雄<準成体雄と有意に多くなった(中心部雄 vs 周辺部雄:  $U=18.5, P<0.05$ . 周辺部雄 vs 準成体雄:  $U=24.5, P<0.05$ . 中心部雄 vs 準成体雄:  $U=35, P<0.01$ )。また、身体接触の割合が相手の年齢によって差があるかどうかを比較した。中心部雄同士・中心部雄と周辺部雄の身体接触はなく、中心部雄と準成体雄との身体接触は特定の個体に限られたので、周辺部雄と準成体雄との関係だけを分析した。対象個体が周辺部雄のとき、相手の年齢層は個体によるバラツキが大きく、一定の傾向はみられなかった。対象個体が準成体雄のとき、相手の年齢による差は有意ではないけれど、わずかに周辺部雄よりも準成体雄との関係の方が多かった( $T=25, P<0.07$ )。しかし、ここで有意差がでなかったのは、準成体雄の中に兄のいる個体があり、この兄を周辺部雄の中に含めたためと考えられる。この個体を除いた準成体雄6頭で検定をすると、準成体雄の身体接触の相手として周辺部雄よりも準成体雄の方が有意に多かった( $T=20,$

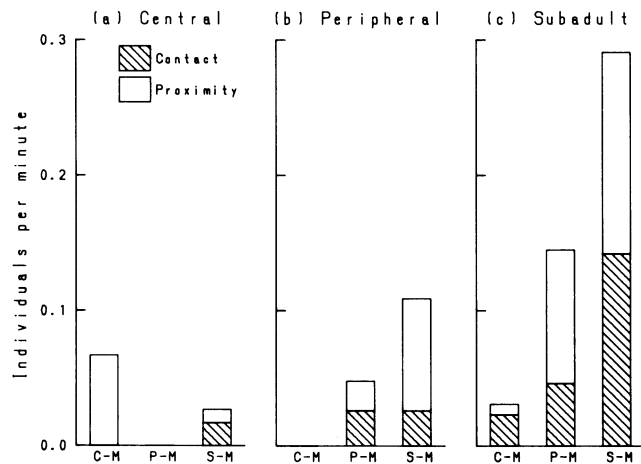


図2 各対象個体群毎の雄と成体雌との個体関係、相手の成体雌を中心部雄(C-M)・周辺部雄(P-M)・準成体雄(S-M)に分け、対象個体の5 m以内にいた1分当りの個体数と、毛づくろいを含む身体接触の割合を示した。

$P < 0.05$ 。

### 相手個体の性

各対象群において、身体接触の相手個体に性による選好がみられるかを調べた。中心部雄と周辺部雄では、9頭の全てが成体雄よりも成体雌との身体接触の方が多かった ( $T = 45$ ,  $P < 0.01$ )。準成体雄では、7頭のうち6頭が成体雌よりも成体雄との身体接触の方が多かった ( $T = 27$ ,  $P < 0.05$ )。中心部雄と周辺部雄では成体雌の方に、準成体雄では成体雄の方に選好があると言える。

### 未成年との関係

図3 (a) ~ (c) は、対象個体の5 m以内にいた未成年を兄弟・姉妹・その他の雄雌に分け、その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。中心部雄には同腹の未成年がいなかったため、これを除いている。

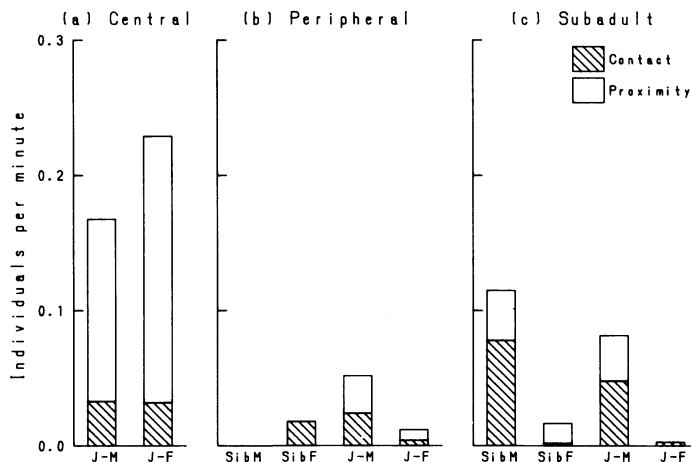


図3 各対象個体群毎の雄と未成年との個体関係、相手の未成年を兄弟 (SibM)・姉妹 (SibF)・その他の雄雌 (JM・JF) に分け、対象個体の5 m以内にいた1分当りの個体数と、毛づくろいを含む身体接触の割合を示した。

図をみる限りでは、未成年との近接関係は、中心部雄 > 準成体雄 > 周辺部雄の順で多かった。しかし、中心部雄と未成年との近接関係が多いのは、未成年が母親である成体雌の近くにいるためと考えられるので、直接の個体関係である身体接触の割合を調べてみた。

成体雄と未成年との関係は個体による偏りが大きかった。未成年との身体接触の合計で対象群間を比較すると、どの場合にも有意な差はみられなかった (中心部雄 vs 周辺部雄:  $U = 13$ , N.S.; 周辺部雄 vs 準成体雄:  $U = 18.5$ , N.S.; 中心部雄 vs 準成体雄:  $U = 19$ , N.S.)。次に、身体接触の相手個体の性による選好を調べた。図では、準成体雄は雌よりも雄との身体接触が多いように見えるが、検定で有意な差はみられなかった ( $T = 22$ , N.S.)。中心部雄と周辺部雄では、個体によるバラツキも大きく、一定の傾向はみられなかった。

### 【考 察】

中心-周辺構造は、成体雄雌間の個体関係の親疎を模式的に表わしたものである。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

(Takahata, 1982. Collins, 1984)。本研究でも、中心部雄は雌の近接個体数が多かった。また、Bartdecki (1986) は、準成体雄があらゆる性年齢階層の個体と接触しているので、準成体雄の社会的位置が周辺部に限定されないことを示した。本研究でも、周辺部雄や準成体雄は雌との個体関係が皆無ではなかったため、彼の示唆が当てはまるように思われる。しかし、中心部雄と比べれば、周辺部雄・準成体雄に対する雌の近接個体は圧倒的に少なかった。このことは、雄と雌との関係において、中心部と周辺部の違いが明確であることを示している。以上のことから、準成体雄の社会的位置は周辺部に限定されてはいないが、中心部と周辺部との区別は明らかに存在し、準成体雄は周辺部に位置していると考えられる。さらに、準成体雄は周辺部雄よりも雌との関係が少なかった。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。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最も周辺部にある時期と考えられる。

Furuichi (1985)によれば、雄の個体関係には2つの型があり、雌との関係が強い時には雄同士の優劣関係が現われ、雌との関係が弱い時には雄同士の相互的交渉がみられる。そして、集団の周辺部にいる雄は雌との関係が弱く、雄同士が親和的な関係をもっていると考えられた。本研究でも、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身体接触が多かった。このことから、中心部雄・周辺部雄では雄よりも雌との身体接触が多かった。このことから、中心部雄・周辺部雄は雌との関係が強いと考えられる。そして、中心部雄同士・中心部雄と周辺部雄とは身体接触がみられなかったので、中心部雄・周辺部雄の間では競合的關係が現われていると考えられる。これらの事実は雌との関係が強い場合に雄同士が競合的であることを裏づけている。次に、準成体雄は雌との近接關係が少なかった。そして、準成体雄は周辺部雄や中心部雄よりも雄との身体接触が多く、雌よりも雄との身体接触が多かった。このように、準成体雄では雄同士の相互交渉がみられるので、準成体雄のように雌との関係が弱い場合には雄同士が親和的であると考えられる。つまり、準成体雄は雌との関係が弱いけれども、雄に対しては親和的であると思われる。

未成体雄は雌に対して親和的であったり、雌よりも雄を選好する傾向がある (Hayaki, 1983. Bartecki, 1986. Hill, 1986. Pereira, 1988)。未成体雄の年長雄に対する選好の利点は、直接的にはその年長雄から保護を受けて食物などへの優先権を得ることができることである (Hill, 1986)。また、Pereira (1988)は、未成体雄が年長雄に惹かれるのは雄の行動の観察学習にとって重要であることを示唆した。Hayaki (1983)によれば、未成体雄は周辺部の年長雄との個体関係によって周辺化を促される。未成体雄は年長雄に惹かれ、周辺部で年長雄との個体関係を通して雄の行動を学んでいくと考えられる。しかし、こういったことが顕著

に起こるのは、3～4歳までの未成体の時期である。本研究で、5～6歳の準成体雄は、周辺部雄よりも準成体雄との身体接触が多かった。つまり、準成体雄は年長の雄とよりも同年齢あるいは年下の雄との関係が強かったのである。Pereira (1988)によれば、未成体は成長とともに採食能力が高まってくるので、成体と競合するようになり、成体の近くで採食しなくなる。特に、上で示したように、成体の雄同士は採食以外にも雌への接近などあらゆる面で競合するようになる。準成体雄は年長の雄とは競合的な関係を持つようになるので、年長雄との個体関係が減ってくると考えられる。一方、準成体雄は年下の雄たちとは比較的親和的な関係を持っている。これは、先に述べたように、未成体雄が年長の雄に惹かれることと関連がある。つまり、ここでは準成体雄が年下の雄を惹きつけており、準成体雄が年下の雄の周辺化を促しているということになる。しかし、集団から離脱するかどうかという時期にある準成体雄の立場からみれば、この年下の雄との関係は集団との結びつきを保つために重要なものとなる。年下の未成体は、まだ、母親との関係を強く持っているので、未成体は集団の中心部の成員と考えられる。したがって、年長の雄は未成体雄との関係によって集団との結びつきを維持していると考えられる。Simonds (1973)が示したように、成長過程の若い雄を受け入れられる構造を持つ集団では、若い雄は雄同士の結合を通して集団の一員になっている。このような集団では、成体雌との関係を持っていない雄は雄同士の結合によって集団の一員としての社会的位置を獲得している。

ニホンザルの雄はこのようにして集団との結びつきを維持していると考えられるけれど、成体雌との関係も持たず、雄同士の結合によっても集団の一員となれなかった雄は集団から離れていくしかない。多くの霊長類で、雄は成長すると、大部分のものが生まれた集団を離れていくことが示されている。雄同士の結合にはこういった雄の生活様式が影響を与えている (例えば、Lee, 1987)。雄が集団を離れていく時期を決定する要因は、年齢、母親の優劣順位など多くのものが考

えられる (Drickamer & Vessey, 1973. Itoigawa, 1974. Bartecki, 1986. Cheney, 1983)。Koyama (1985)によれば、周辺部での雄同士の個体関係は、雄の優劣順位に影響を与え、集団からの離脱の時期を左右する要因となる。彼は、このような年齢の近い若い雄たちの協力的結合が雄の生存にとって重要な要因であり、雄が「遊び」行動を通してこのような結合を形成していると考えた。周辺部の雄たちは「遊び」行動を通して、年下の雄との関係を保っている。しかし、これらの雄たちが持つ最も強い結合は、同年齢の雄たちとの結合である (Hayaki, 1983)。この同年齢の雄同士の結合は、年下の雄との結合とは少し違った意味が考えられる。他の個体との結合は、個体が生きていく上で、外敵から身を守るという意味でも、心理的安定を得るという意味でも重要である。特に、十分に成熟していない若い個体が集団を離れて生活する場合には、多くの危険が予想されるので、仲間集団の形成が重要である。同年齢の雄同士の結合は、この仲間集団を作るときの核になっていると考えられる。このように、雄が集団を離れていく場合、雄同士の結合は重要であり、同年齢の関係を中心にした親しい雄たちが一緒に集団を離れていく場合が多いと言われている。準成体雄にとって雄同士の結合は、自分と集団とを結びつけているだけでなく、自分が集団を離れていく時にも、仲間集団を作るのに重要な役割を果たしている。

本研究では、いくつかの年齢層の成体雄の個体関係を比較することによって、ニホンザル集団の中心-周辺構造を明らかにすることができた。準成体雄は、この中心-周辺構造の中で社会的位置が最も周辺部にある時期であり、集団の周辺部で雄同士の結合によって集団とのつながりを維持していると考えられる。このような周辺部での個体関係は、雄の集団からの離脱の時期に影響を与え、離脱後に行動を共にする仲間集団の形成に重要である。集団とのつながりを維持するための関係としては、血縁個体との関係（特に、雄の場合は兄弟との関係）が重要である (Colvin, 1983. Datta, 1983)。本研究では、血縁個体の数などが個体によってばらついていたので、この点についての分析

ができなかった。周辺部での個体関係と雄の集団からの離脱の時期との関連を明らかにするためには、準成体雄が血縁個体を含めた集団の成員とどのような結合を形成しているかを、さらに詳しく分析する必要がある。

#### 引用文献

- Altmann, S.A., 1979. Baboon progressions: Order or chaos? A study of one-dimensional group geometry. *Animal Behaviour*, 27, 46-80.
- Bartecki, U., 1986. The social position of male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) in a semifree-ranging population. *Primates*, 27, 173-183.
- Cheney, D.L., 1983. Proximate and ultimate factors related to the distribution of male migration. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 241-249.
- Collins, D. A., 1984. Spatial pattern in a troop of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in Tanzania. *Animal Behaviour*, 32, 536-553.
- Colvin, J., 1983. Influences of the social situation on male emigration. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 160-171.
- Datta, S. B., 1983. Relative power and the acquisition of rank. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 93-103.
- Drickamer, L. C. & Vessey, S. H., 1973. Group changing in free-ranging male rhesus monkeys. *Primates*, 14, 359-368.
- Furuichi, T., 1985. Inter-male associations in a wild Japanese macaque troop on Yakushima Island, Japan. *Primates*, 26, 219-237.
- Hayaki, H., 1983. The social interactions of juvenile Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates*, 24, 139-153.

- Hill, D. A., 1986. Social relationships between adult male and immature rhesus macaques. *Primates*, 27, 425-440.
- 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.
- Itoigawa, N., 1974. Variables in male leaving a group of Japanese macaques. *Symp. 5th Cong. Int'l. Primat. Soc.*, 233-245.
- Koyama, N., 1985. Playmate relationships among individuals of the Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates*, 26, 390-406.
- Lee, P. C., 1987. Sibships: Cooperation and competition among immature vervet monkeys. *Primates*, 28, 47-59.
- Nishida, T., 1966. A sociological study of solitary male monkeys. *Primates*, 7, 141-204.
- Pereira, M. E., 1988. Effects of age and sex on intra-group spacing behaviour in juvenile savannah baboons, *Papio cynocephalus cynocephalus*. *Animal Behaviour*, 36, 184-204.
- Simonds, P. E., 1973. Outcast males and social structure among bonnet macaques (*Macaca radiata*). *American Journal of Physiology and Anthropology*, 38, 599-604.
- Sugiyama, Y., 1977. Life history of male Japanese monkeys. *Adv. Study Behav.*, 7, 225-285.
- Takahata, Y., 1982. Social relations between adult males and females 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.