

ニホンザル集団における未成体雄の 個体関係の変化

渡 辺 義 雄

ニホンザルの集団では、その研究の初期から、集団が少数の成体雄と多数の成体雌から構成されていることが知られていた。伊谷(1954)は、高崎山のニホンザル集団が有力な雄であるリーダーと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縁部とに分かれ、集団がリーダーを中心に同心円状に集まっていることを模式的に示した。これは、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。勝山集団でも、上で述べた中心-周辺の二重構造は認められている。鶴飼(1971)は、給餌時の空間配置で、(1) 中央部には雌や子ザルたちが集まっていること、(2) 中央部の雌や子ザルたちの集まりの中に特定の雄がいること、(3) 周辺部には雄ザルが集まっていることを示した。杉山(1977)はニホンザルの集団では発達にしたがって、性比が雌に偏る(10の集団の8歳以上の成体で、雄/雌の割合の平均が0.22であった)ことを示した。これは、ニホンザルの集団では、ほとんどの雌が生まれた集団でその一生を過ごすのに対して、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を示している。集団を離れた雄は、「ハナレザル」として単独で行動することが多い。単独で行動する雄は、集団の中で社会的な位置を維持できなかった社会的な不適応者、あるいは、集団を追いや出された敗北者というイメージで見られていた。しかし、西田(1966)は、この現象を詳しく観察することによって、集団を離れていく雄は集団における敗北者ではなく、それが雄にとって自然な生活様式であると

結論づけた。西田によれば、雄は「周辺化」という段階を経て、集団を離れていくと言われ、「周辺化」は3.5歳から始まると考えられた。「周辺化」は全ての雄が経験し、未成体の雄は周辺部で性的成熟や雄の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。これらの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。杉山(1977)は、ニホンザルのいくつかの集団において、そういった雄が例外なく見られることを示し、西田の考えを裏づけた。そして、このような雄の生活様式は、集団内の近親交配を効果的に回避する働きを持っていると考えられた(Cheney, 1983)。

ニホンザルの集団では、集団内の近親交配を回避するために雄の離脱という現象があるのかもしれない。しかし、個々の雄が近親交配の回避を意識して集団を出ていくわけではない。個々の雄が集団を離れていく過程を通して、雄の離脱のより直接的な原因についての研究がなされている。2-3歳の雄は集団の中で同年の個体と仲間集団をつくり、その中で「遊び」行動を通して、個体関係を築いていくことが知られている。この現象は霊長類のいろいろな種で認められ、「遊び」行動として研究されている(Chalmers, 1980. Fedigan, 1972. Gard & Meier, 1977. Norikoshi, 1974)。未成体はこのような行動を通して、成体になって

から使われる行動を学んでいると考えられている。また、このようにして形成された雄間の仲間関係は、雄が集団を離れていく時期にも影響を与えている。Hayaki (1983) は未成体間の個体関係を調べて、未成体雄は「遊び」によって同年齢同士の結びつきを強めていくことを明らかにした。また、未成体雄は年長の雄に近づこうとする時、「遊び」行動によって年長の雄との関係を維持しようとする。こういった同年齢個体や年長個体との関係が未成体雄の周辺化を促すと考えられた。糸魚川 (1974) は、このような雄の中でも同じ年齢でありながら、早く集団を離れていく個体といつまでも集団に残っている個体とがいることに注目し、これらの違いについて分析した。そして、雄が集団を離れる時期はその個体の集団における順位や個体関係によって影響を受けており、高順位血縁系の雄の離脱が遅くなることを示した。また、同様に離脱の要因を分析した Colvin (1983) は、同年齢集団の中で優位な雄が遅く離脱することを示した。同年齢個体の間の優劣順位はその個体が持っている身体的な能力だけで決まるのではなく、母親や血縁個体からの影響を受けている。つまり、高順位血縁系の未成体は血縁個体から支持を受け、守られるので、優位になりやすい (Datta, 1983)。このように、雄が集団を離れる時期はその時の個体の状態だけでなく、その個体が育ってきた社会的な環境にも関係がある。初期発達において未成体の重要な社会的環境となるのは母親である。Stevenson-Hinde (1983) は、子どもが生まれた時に母親が落ちつきのない行動の特徴を示した場合、その息子は臆病な特徴を持つことを明らかにした。この影響は、その息子が3歳になるまで残り、離脱の時期を早めることになると考えられる。Hooley (1983) は、母親が初産の場合と経産の場合で母子関係に違いのあることを示した。それによると、母親が初産の場合、その子は次の2点で経産の子と違っている。(1) 経験の少ない母親を持つ。(2) 兄弟姉妹がいない。最初の点について、Stevenson-Hindeの結果を考慮すると、経験の少ない母親は落ちつきのない行動を示すので、初産の時の息子は早く離脱することが期待される。ところ

が、2つ目の点について考えると、兄弟姉妹がいる場合、年長の兄や姉は新生体に攻撃的に振舞うことがあるので、母親が新生体を守る必要がある。そのため、新生体は母親の近くにいることになる。兄や姉がいない場合は、こういう必要がないので、特に新生体が雄の場合、その新生体は自由に動き回ることができる。こういう訳で、経験の少ない母親は落ちつきのない行動の特徴を示すけれども、雄の子にとって兄弟姉妹がいなければ、母親は新生体の行動をあまり制限しないので、母親の落ちつきのなさは子にあまり影響を与えない。

これまでみてきたように、雄の集団からの離脱に関わる要因は、同年齢個体との関係だけでなく、母親、血縁個体、兄弟姉妹との関係が重要なものであることがわかる。未成体の研究では、これまで「遊び」行動が中心になってきた。しかし、「遊び」は、未成体の間ではよく見られるが、上で述べたような多様な個体関係を見ていくことは難しい。そこで本研究では「遊び」行動に絞らず、個体間の近接性を調べることによって、雄の集団からの離脱に関わる要因を明らかにしていきたい。

本研究の目的は、未成体雄の個体関係を近接関係を中心として分析し、雄の集団からの離脱との関連を考察することである。

【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1983年から1985年まで行われた。ニホンザル未成体雄の個体関係の変化を分析するために、1982年生まれの雄13頭を観察した。

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、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、5 m以内に近接していた相手の個体を1分毎に記述した。観察の

時期は、1983年から1985年までの7月、8月であった。7月、8月は出産期から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る。各期間における観察時間を対象個体毎に表1に示した。

表1 対象個体

個 体 名	略号	血縁系 順 位	観察時間 (分)		
			1983年	1984年	1985年
M82Elza'59'71	E 1	2	60	60	60
M82Elza'68'	E 8	2	60	60	60
M82Kera'55'61'76'	K 6	3	60	60	60
M82Kera'55'61'70'	K 0	3	60	60	60
M82Mara'68'	M 8	4	60	60	60
M82Tera'55'72'	T 2	7	60	60	60
M82Tera'68'73'	T 3	7	60	72	60
M82Bara'66'	B k	8	60	60	60
M82Pipa'58'63'76'	P 6	13	60	60	55
M82Mona'62'	N n	16	60	60	60
M82Mona'59'	M n	16	60	70	60
M82Jura'59'65'71'76'	J 6	17	60	60	60
M82Viva'58'63'73'	V 3	18	60	60	60

【結果と考察】

母子関係

1歳から3歳までの母子関係の変化は個体によるばらつきが大きかったので、13頭の平均をとるよりも個体毎の変化を分析することが適当であると思われた。個体毎の母子関係の変化は幾つかのパターンに分けることができる。そこで、母子が5m以内にいた時間の

割合によって示された母子の近接性の変化に対して、主成分分析を行い、個体の分類を試みた。表2に分類した結果と個体に関するその他の情報を示した。個体に関する情報は、血縁系順位、1982年時点での母親の年齢、観察期間中の母親の出産歴、1982年時点で生存している兄弟の数(ただし、()内は最も近い年齢の兄弟の年齢と性を示す)、その他に母親の死亡や対象個体自身の離脱などの情報を示した。

表2から、各類型について血縁系順位や母親の年齢による一定の傾向はみられなかったようである。類型毎にその他の情報を吟味しながら、母子の近接性の変化をみていきたいと思う。

図1(a)~(e)は、母親と未成年雄との関係を示している。図には母子関係を(1)未成年雄が毛づくろいをした、(2)未成年雄が毛づくろいを受けた、(3)母子が身体接触をしていた、(4)母子が5m以内の距離にいた、(5)母子が5m以上離れていた、の5つのカテゴリに分けて、それぞれの時間の割合を示した。

類型1は、他の類型に比べて、1歳の時に母子間の近接が最も少なかった。特に毛づくろいを含む身体接触が少なかった。身体接触は、その後2歳3歳と増加していった。表2から分かるように、この類型の母親

表2 対象個体についての情報

類 型	個体の 略号	血縁系 順 位	母親の 年 齢 (1982年)	母 親 の 出 産 歴			兄 姉 の 数	そ の 他 の 情 報
				1983年	1984年	1985年		
Type1	K 0	3	12歳	雌	雌	雌	1頭(2歳雄)	1987月8月、不在。
	T 2	7	10歳	雌	雄	雌	1頭(2歳雄)	
Type2	K 6	3	6歳	—	雄	—	初産	1987年2月、母親死亡
	T 3	7	9歳	—	雄	雌	経産	
	N n	16	20歳	—	雌	—	3頭(2歳雌)	
Type3	E 1	2	11歳	—	雌	—	3頭(2歳雄)	1987年8月、不在
	P 6	13	6歳	—	雌	—	初産	
	J 6	17	6歳	—	雌	—	初産	
Type4	E 8	2	14歳	—	雄	—	2頭(3歳雌)	1987年2月、離脱。1987年2月、母親死亡。 1986年4月、離脱。1986年2月、母親死亡。 1987年8月、不在。1985年5月、母親捕獲。
	M n	16	23歳	—	—	—	3頭(3歳雌)	
	V 3	18	9歳	—	雄	—	1頭(3歳雌)	
Type5	M 8	4	14歳	—	雌	—	3頭(2歳雌)	
	B k	8	16歳	—	雄	—	3頭(2歳雌)	

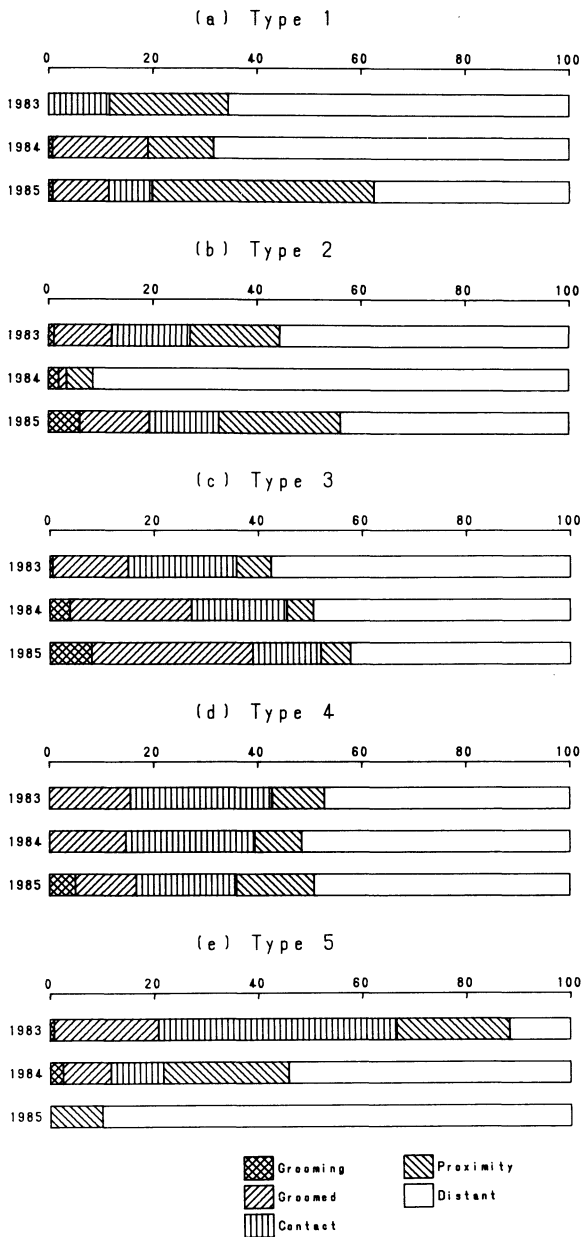


図1 各類型毎の未成年雄と母親との個体関係。未成年雄が毛づくろいをした、未成年雄が毛づくろいを受けた、母子が身体接触をしていた、母子が5m以内の距離にいた、母子が5m以上離れていた時間の割合

は1982年以降、毎年出産している。対象個体が1歳の時に母親が出産したのは、この2頭だけだった。Lee (1983) は、未成年が1歳の時に母親が出産すると、

母子間の近接性が抑えられることを示している。未成年にとって母親の出産の影響は大きい。

類型2では、母親が出産した2歳の時に母子間の近接性が極端に少なくなり、3歳で回復した。このように、未成年にとって母親の出産の影響は大きい。類型3は、母子間の近接性がだんだん増加した。また、2歳の時に母親が出産したけれど、類型2のような落込みがなかった。これは、類型2ではK6は初産、T3は経産であったが兄姉がいなかったし、類型3の中の2頭(T6, J6)の母親が初産の時の子どもであったことと関係があるかもしれない。Lee (1983) は、兄姉がいない2歳の未成年の中には、母親が出産すると母子間の近接性の減少するものと逆に母子間の近接性の増加するものがあることを示した。Leeは、その原因について考察していない。本研究の場合、この原因は母親が出産した新生体が類型3ではすべて雌であり、類型2では雄が2頭含まれていたことと関係があるかもしれない。Hooley (1983) によると、経産の母親は雌の新生体よりも雄の新生体をよく守る傾向があった。本研究でも、対象個体が2歳の時に雌の新生体よりも雄の新生体がよく守られたとすると、雄の新生体を持つ母親は2歳になった対象個体を避け近づけようとしなかったと考えられる。

類型4では、V3の母親が1985年5月に捕獲されているので、V3の1985年のデータは除いている。この類型では母子間の近接性がだんだん減少していった。2歳の時の落込みがわずかにあった。このタイプの未成年雄はいずれも、母親と同時に、あるいは、母親がいなくなった後に集団から離脱していった。類型5は、1歳の時に母子間の近接性が極端に多く、以後減少していった。また、類型4、5では1歳の時の近接性が他の類型に比べて多かった。これは、類型4では最も年齢の近い兄姉が3歳の雌であり、類型5では最も年齢の近い兄姉が2歳の雌であったことと関係がある。Hooley & Simpson (1983) によれば、2歳以上の兄姉がいる場合、母親は新生体に対して保護的になると考えられる。類型1~3は、兄姉のいないものが多かったのに対して、類型4、5は、全て2歳以上の姉がい

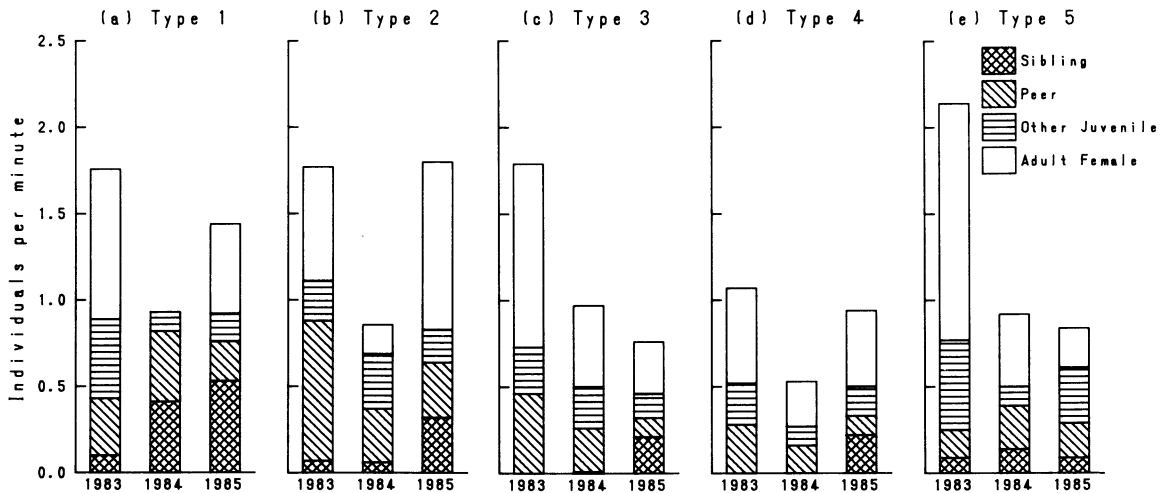


図2 各類型毎の未成年雄と母親以外の個体との個体関係。未成年雄の5m以内にいた兄弟姉妹，同年齢個体，それ以外の未成年と母親以外の成体雌の1分当りの個体数

た。2，3歳の雌は，新生体に興味を示すと同時に，新生体に対して攻撃的でもあるので，母親が新生体を守る必要がある。本研究の場合，対象個体は1歳になっていたけれど，母親の保護的な傾向はまだ残っていたと思われる。

そして，全体の大きな傾向として，類型1～3は，1歳の時よりも3歳の時の方が近接性が増加しているのに対して，類型4，5は，1歳の時よりも3歳の時の方が近接性が減少している。これは，類型1～3では兄弟の少ないものが多く，類型4，5では兄弟の多いものが比較的多かったことと関係があるかもしれない。兄弟が多いと母親が保護的になり，子の行動を制限することが多くなるので，子の社会的行動の発達が抑えられるのではいかと思われる。こうしたことが3歳になった時の未成年雄の母子関係に影響を与えていると思われる。

その他の個体との関係

図2(a)～(e)は，対象個体の5m以内にいた個体を兄弟姉妹，同年齢個体，それ以外の未成年と成体雌に分け，その1分当りの個体数を示している。

成体雌との近接関係は，全ての類型で1歳から2歳になると減少した。そして，2歳から3歳への変化は，類型1，2，4では増加し，類型3，5では減少した。これらの変化の仕方は，類型3を除いて母親との近接

関係とはほぼ同様の变化をしており，母親の近くにいることと関係があると考えられる。類型3では，母子の近接が増加したのに，成体雌との近接関係は減少した。これは，類型3の母親に低順位の初産雌が含まれることと関係があるかもしれないけれど，詳しく考察するには母親の近接関係を分析することが必要である。

兄弟姉妹との近接関係では，類型1は2歳から，類型2，3，4は3歳から急に増えた。これは年下の個体が母親から離れていく年齢と関係があると思われる。同年齢個体との近接関係は，2歳で減ったもの，3歳で減ったものとさまざまであった。3歳時点で同年齢個体との近接関係が比較的多かったのは類型1，2，5であり，逆に少なかったのは類型3，4であった。このことは類型4の雄が早くに離脱したこと，類型3の母親のうちの2頭が初産で低順位であったことと関連があるかもしれない。Colvin (1983)によると，低順位雌は同年齢個体との親密な関係を持たないので，集団からの離脱の時期が早くなると考えられる。類型4の雄は全てが低順位ではなかったが，同年齢個体との近接関係が少なくなって他の雄よりも早くに離脱している。同年齢個体との近接関係が少なくなった雄は周辺部で年長の雄との関係をつくると言われている (Colvin, 1983. Hayaki, 1983)。図3は，対象個体の5m以内にいた成体雄の1分当りの個体数の変化を示し

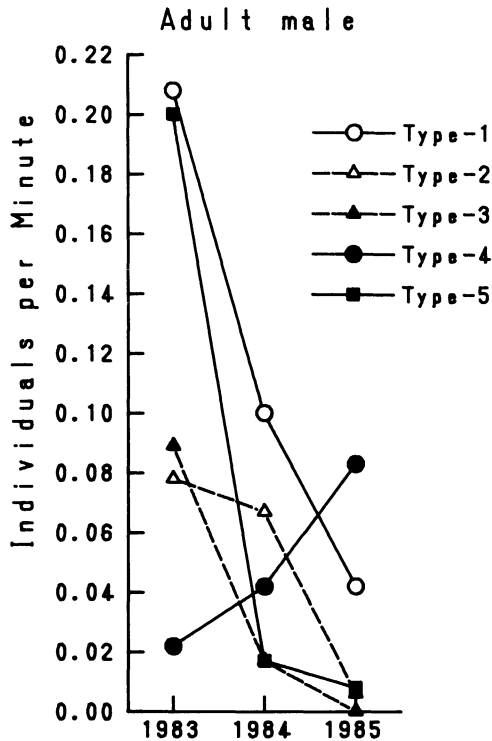


図3 各類型毎の未成年雄と成体雄との個体関係。未成年雄の5m以内に近接していた成体雄の1分当りの個体数

ている。

類型4以外は成体雄の近接個体数が急激に減少していった。類型4は逆に成体雄の近接個体数が増加しており、離脱の前段階として周辺部の雄との関係を3歳で経験していたと考えられる。こういった雄は早くに離脱すると思われる。また、それ以外で離脱したと思われるK0, E1は2歳年上の兄がいた。兄弟の関係は容易に維持されるので、周辺部でできた兄弟の結びつきが離脱の時期を早めることもある。この類型4の場合、離脱の最も大きい要因は母親の死亡ではなかったかと思われるけれど、離脱の時期には年長の雄との関係が影響を与えていると思われる。一方、類型3では、同年齢個体との近接関係が少なくなっているのに、離脱していない。Hooley (1983)によると、経産の時の雄の方が初産の時の雄よりも落ちつきがない。これは、経産の時に母親は年長の子どもに対して新生体を守ろうとして保護的になるからである。これに加えて、

本研究の類型3では母子の近接性がだんだんと増加していた。つまり、初産の時の雄は年長の兄姉との葛藤がないので、母親との関係も長く続き、それが離脱の時期を遅らせていると考えられる。

以上のように未成年雄の個体関係には多くの要因が影響を与えている。特に、母親との関係は重要であると思われたので、母子間の近接性の変化のパターンによって未成年雄を分類し、その変化の仕方に関連していると思われる要因を分析した。そして、兄弟姉妹の存在によって母親の行動が違ってくることについて考察をした。その結果、母親が新生体を持つ時に年長の子がいると、母親は新生体に対して保護的に振舞うことが考えられた。このことは新生体の社会性の発達を抑えることになり、その子の後の行動にも影響を与えるだろう。未成年雄の離脱の直接のきっかけや離脱を促す条件とは別に、離脱の時期を大きく左右しているのはこのような初期の母子関係を中心にした未成年雄の個体関係の違いであろう。しかし、未成年雄の個体関係と離脱の時期との関連については多くの要因が複雑に絡み合っているので、単純に結論を導くことができない。この点については今後の研究課題であろう。

引用文献

- Chalmers, N. R., 1980. The ontogeny of play in feral olive baboon (*Papio anubis*). *Animal Behaviour*, **28**, 570-585.
- 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.
- 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.
- Fedigan, L., 1972. Social and solitary play in a colony of vervet monkeys. *Primates*, **13**, 347-364.
- Gard, G. C. & Meier, G. W., 1977. Social and contextual factors of play behavior in sub-adult rhesus monkeys. *Primates*, **18**, 367-377.
- Hayaki, H., 1983. The social interactions of juvenile Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates*, **24**, 139-153.
- Hooley, J. M., 1983. Primiparous and multiparous mothers and their infants. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 142-145.
- Hooley, J. M. & Simpson, M. J. A., 1983. Influence of siblings on the infant's relationship with the mother and others. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 139-142.
- 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.
- Lee, P. C., 1983. Effects of parturition on the mother's relationship with older offspring. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 134-139.
- Nishida, T., 1966. A sociological study of solitary male monkeys. *Primates*, **7**, 141-204.
- Norikoshi, K., 1974. The development of peer-mate relationships in Japanese macaque infants. *Primates*, **15**, 39-46.
- Stevenson-Hinde, J., 1983. Individual characteristics of mothers and their infants. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, R. A. Hinde (ed.), Blackwell Scientific Publication, 122-127.
- Sugiyama, Y., 1977. Life history of male Japanese monkeys. *Adv. Study Behav.*, **7**, 225-285.
- 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.