

ニホンザル雌の出産歴に 伴う個体関係の変化

渡 辺 義 雄

最近、いろいろの動物でその種に特有の繁殖戦略の問題が研究されている。ダーウィンの進化論の考え方を、今西(1977)は、生物の各種には個体差が存在し、生存上に有利な個体差を持った個体が、適者生存して生存競争に勝ち残り、適者生存した個体は、その有利な個体差を遺伝によって次代へ伝えることとまとめた。このようにして、各生物種における個体の形質は純粋に遺伝的に伝わっていくと考えられている。これに対して、エソロジーの研究者達は、行動の進化の問題に関心を示し、ある行動がどのような生存価をもつかを研究してきた。そして、生存価を評価する新しい概念として「適応度」という言葉を使い始めた。適応度とは、ある個体が生殖可能な自分の子を次代にどれだけ残せるかを示すものであり、個体の適応度を少しでも高める行動は、それだけ生存価が高いとみなされる。自然淘汰は生存価の高いものを残し、低いものは淘汰していくから、適応度を高めるような行動が進化していく(日高, 1983)。このような考え方から、より適応した行動はより多くの子孫を残し、多くの子孫を残すことのできる行動はより適応的であると考えられる。より適応的な行動をする個体は、繁殖においてより多く成功する。したがって、ある行動の機能や適応を考えると、その行動と個体の繁殖における成功との関連を調べるのが重要である。

このような観点から、霊長類においても繁殖戦略に関する多くの要因が考察されている。Drickamer(1974)は、アカゲザルの集団において、10年間の人口学的資料をまとめ、メスの初産年齢や子の死亡率が、

優劣順位によって違い、また、子の死亡率は雌の経験によっても違うことを示した。ニホンザルで人口学的資料をまとめた、安藤ら(1983)、Sugiyama & Ohsawa(1982)も同じような結果を示し、繁殖に対して母親の優劣順位や出産経験が関連することを認めている。それらの結果によると、優劣順位の高い雌は初産年齢が早かったり、出産間隔が短いなど、繁殖において有利な立場にあると考えられる。また、出産経験の少ない母親の子の死亡率が高かった。このことから、繁殖の成功には母親の優劣順位と出産経験が関連していると考えられる。

初産年齢は生理的な要因によって決まると考えられるが、それに優劣順位という社会的な要因が影響を与えているのである。そして、社会的な環境は、出生後の子の生存にも影響を与えている。ニホンザルの集団のように、はっきりした順位階層を形成し、母系の血縁関係が明確な集団では、母親の順位を子が受け継ぐことが知られており、母親の順位が子の成長や後の行動に影響を与える。しかし、Sugiyama & Ohsawa(1982)やWolfe(1984)は、優劣順位が個体同士の競合に大きく関与しない場合には、優劣順位は繁殖に影響しないと結論づけている。野生のニホンザルの繁殖戦略において、優劣順位が繁殖率に関連しているかどうかはまだ結論がでていない。しかし、餌付けされた集団における多くの研究から、ニホンザルの集団では優劣順位による階層がみられ、優劣順位が繁殖に影響を与えていると考えられる。

出生後の子の生存には母親の経験が関与しているこ

とは多くの研究者が認めている。この点から、母親の経験ということに関して、Seay (1966) は、出産以前に他の個体との社会的経験の乏しい隔離ザルの場合には、出産後、新生体に適切な関わりをしないということが起こるけれども、正常に育った個体であれば、初産の個体でも経産の個体と同様に適切な行動をすることができることを明らかにし、初産と経産の場合の違いは初産の場合の母親の情緒的な不安定さであろうと考察している。しかし、母親の経験のなさが直接に子の生存に関わることはなくても、集団内における個体関係の中で、母親の情緒的な不安定さのためにその子が不利益を被ることが考えられる。一般に、子を持った雌は集団内の他の個体をひきつける (Seyfarth, 1976)。しかし、この時、子を持った雌の中には他個体を避ける傾向を持つものがある (Hinde & Proctor, 1977)。特に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 (Hooley & Simpson, 1981; Berman, 1980)。こういった母親の情緒的不安定さは母子関係に作用して、子の社会的発達を抑制すると考えられる (Stevenson-Hinde, 1980)。このように母親の出産経験は子の社会的行動に影響を与えている。出産経験の少ない雌が出産した時に起こる情緒的不安定さは、その子を死に至らせることはないにしても、おそらく子の成長には大きな影響を与えるであろう。ニホンザルの集団では、母親の順位によって、その繁殖率が違い、母親の出産経験の違いは母子関係に作用して子の生存率の違いをもたらしていると考えられる。

本研究の目的は、母親の出産経験や優劣順位の違いと繁殖戦略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1982年から1985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、7頭の雌を選んだ。7頭の雌の出産などに関する情報を表1に示した。

表1 対象個体

個 体 名	第1子		第2子		血縁系 順 位
	出産 年齢	性別	出産 年齢	性別	
F76 Elza ' 59' 71'	7	雌	9	雌	2
F76 Kera ' 55' 61'	6	雄	8	雄	3
F77 Mara ' 68'	6	雌	8	雄	4
F77 Tera ' 68'	5	雌	7	雄	7
F77 Lira ' 66'	6	雌	8	雌	10
F76 Pipa ' 58' 63'	6	雄	8	雌	13
F76 Jura ' 59' 65' 71'	6	雄	8	雌	17

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。表1に示した順位は対象個体が属する血縁系の順位であり、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4頭に分けて行った。

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、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、5m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歳以上の成体雌と対象個体の子だけを抜き出して使った。観察の時期は対象個体が初産の年と第2子出産の年の7月、8月、10月、11月であった。各期間における観察時間を対象個体の順位に分けて表2に示した。

表2 観察時間(分)

	第1子出産年		第2子出産年	
	7-8 月 期	10-11 月 期	7-8 月 期	10-11 月 期
高順位個体 (3頭)	180	195	180	171
低順位個体 (4頭)	240	269	240	240

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。

結果

成体雌との関係

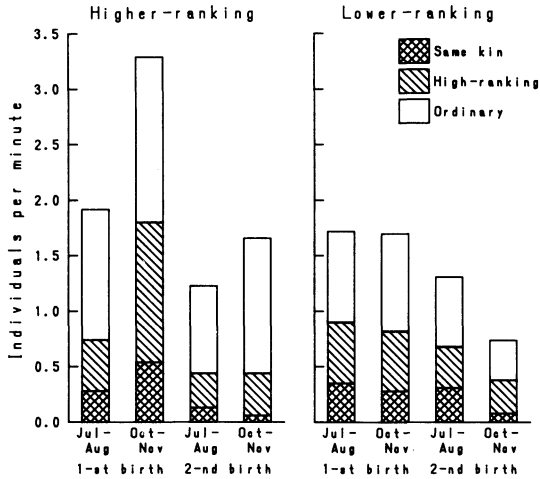


図1 5m以内に近接していた成体雌の1分当りの個体数

個体の集団内での位置を表すために、対象個体の近接関係を分析した。図1は、対象個体の5m以内にいた成体雌を同血縁雌、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。全体の近接個体数は、高順位対象個体の方が低順位対象個体よりも多くなっており、初産の時の10-11月期に高順位対象個体の近接個体数が特に多かった。近接個体数の変化を細かくみていく。高順位対象個体において初産の時の7-8月期から10-11月期に移る時に近接個体数が急激に増加し、特に高順位成体雌の近接が多くなった。この時に低順位対象個体の近接個体数には変化がなかった。そして、第2子出産後の7-8月期から10-11月期に移る時、高順位対象個体は近接が増加したけれど、低順位対象個体では減少した。また、同血縁雌との近接は高順位対象個体では第2子出産後の7-8月期に減少し、低順位対象個体では第2子出産後の10-11月期に減少した。初産の時と第2

子出産の時の7-8月期の近接個体数を比較すると、高順位対象個体も低順位対象個体もともに初産の時の方が多かった。同様に、初産の時と第2子出産の時の10-11月期の近接個体数を比較すると、高順位対象個体も低順位対象個体もともに初産の時の方が多かった。

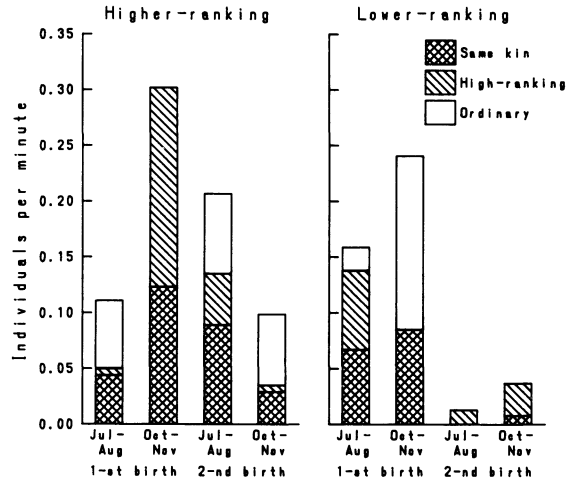


図2 身体接触関係のあった成体雌の1分当りの個体数

図2は、対象個体の個体関係の特徴を分析するために、毛づくろいを含む身体接触関係のあった成体雌を前述の3つのカテゴリーに分け、1分当りの個体数で示したものである。全体の接触個体数は、高順位対象個体の方が低順位対象個体よりも多くなっており、第2子出産の時の低順位対象個体の接触個体数が特に少なかった。接触個体数の変化を細かくみていく。初産の時と第2子出産の時の7-8月期の接触個体数を比較すると、高順位対象個体は初産の時の方が少なかったが、低順位対象個体では、第2子出産の時に著しく減少した。初産の時をみると、高順位対象個体に比べて低順位対象個体の方が高順位成体雌との接触が多かった。初産の10-11月期に高順位対象個体も低順位対象個体も接触個体数が増加したが、高順位対象個体は同血縁雌や高順位成体雌とのみ接触しており、低順位対象個体は同血縁雌や低順位成体雌とのみ接触していたので、どちらの対象個体も同血縁や順位に近い個体との接触が多かったことがわかる。第2子出産の時には、

低順位対象個体における接触個体数は急に減少したが、高順位対象個体の接触個体数は7-8月期から10-11月期にかけて徐々に減少した。

母子関係

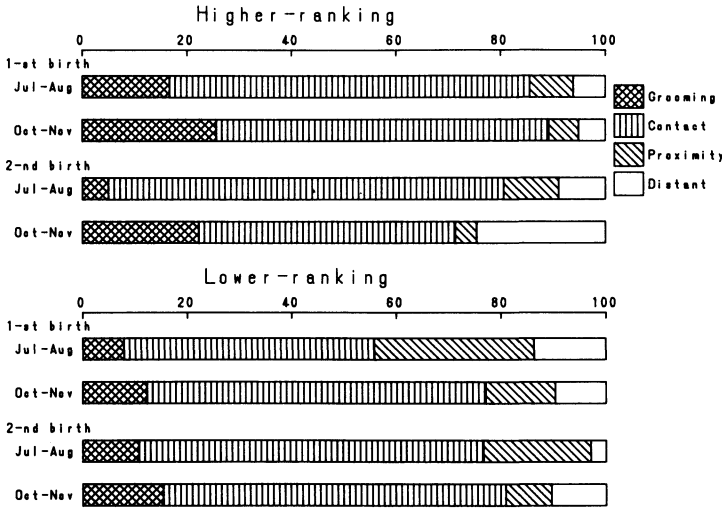


図3 母親と新生体との個体関係・母親が毛づくろいをした、母子が身体接触をしていた、母子が5m以内の距離にいた、母子が5m以上離れていた時間の割合

図3は、初産の時に第2子出産の時の母親と新生体との関係を示している。図には母子関係を(1)母親が毛づくろいをした、(2)母親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つのカテゴリーに分けて、それぞれの時間の割合を示した。初産の時、高順位対象個体の方が低順位対象個体よりも毛づくろいの割合が多く、また、7-8月期の毛づくろいを含む身体接触の割合も高順位対象個体の方が多かつ

た。毛づくろいを含む身体接触の割合の変化をみると、出産経験に伴って、高順位対象個体ではこれが減少していったのに対して、低順位対象個体では増加の傾向がみられた。高順位対象個体では5m以上の距離にいる割合も増加していった。

図4は、第2子が生まれた時の第1子と母親との関係を示している。母子関係は、上記の5つのカテゴリーに分けて、それぞれの時間の割合を示した。高順位対象個体も低順位対象個体も7-8月期よりも10-11月期の方が第2子と母親の距離が近かった。しかし、高順位対象個体では毛づくろいを含む身体接触の割合が変化しなかったのに、低順位対象個体では7-8月期から10-11月期になると急に増加した。

考 察

全体的にみて、高順位対象個体の近接個体数の方が低順位対象個体よりも多かった。これは、ニホンザルの集団では高順位血縁系が集団の中心部を形成している(渡辺, 1985)ので、そこに多くの個体が集まっているためと考えられる。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。Berman (1982), Cheny (1978)は母子が他の個体をひきつける魅力は母親の順位によって違い、順位の高い雌の方がより多く他の個体をひきつけることを明らかにした。本研究でも、第2子出産の時、高順位個体の接触個体数が低順位個体よりも多く、順位の高い雌の方がより多くの個体をひきつけていた。また、初産の時に比べて、第2子出産の時、低順位個体における接触個体数が急に減少した。これは、低順位の母親が他の個体をひきつける魅力がなくなって

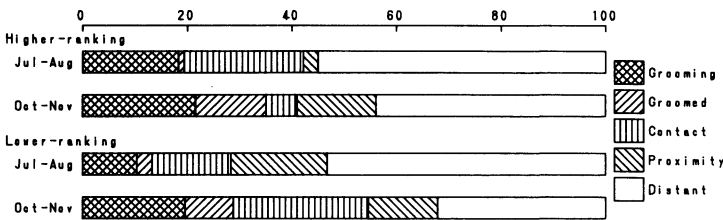


図4 第2子が生まれた時の母親と第1子との関係・母親が毛づくろいをした、母親が毛づくろいを受けた、母子が身体接触をしていた、母子が5m以内の距離にいた、母子が5m以上離れていた時間の割合

いくと同時に、母親自身が他の個体を避けて、多くの個体が集まっている集団の中心部から離れたためと考えられる。このように、子の生存ということに関して、低順位の個体が被る不利益のひとつは、低順位の個体が新生体を持った時に集団の中心部から離れるので、子に対する共同防衛や共同保育などの効果を受けることができないということである。

一般的には、高順位個体の方が低順位個体よりも多く他の個体をひきつける。しかし、初産の時の高順位個体の接触個体数は低順位個体よりも少なく、この原則が当てはまらなかった。Hinde & Proctor (1977) は、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と述べた。また、White & Hinde (1975) は、集団の中で不安定な地位にある雌が子どもの動きに制限を加え、他の個体を避けることで子を守るかと述べている。これらのことから、初産の時の情緒的な不安定さのために高順位個体は他個体を避けているのではないかと考えられる。初産の雌の情緒的な不安定さは多くの研究者が認めている (例えば、Hooley & Simpson, 1981)。初産の時に高順位個体の方が接触個体数が少なかったのは、高順位の雌が子を持ったとき、他の個体をひきつけるけれども、初産の時のように情緒的に不安定な場合には、他個体を避けているからであると考えられる。一方、低順位個体に関して初産の時の接触個体数の多さは、その内訳の約半分が高順位成体雌であるので、低順位の個体が高順位の個体の接近を拒否できなかったためと考えられる。このように、雌の出産経験が個体関係の変化に与える影響は雌の優劣順位によって異なっている。

以上のような個体関係の中で、雌は子を育てていく。新生体を持った母親は他の個体をひきつけるが、初産の時、高順位の個体は他の個体を避け、一方、低順位の個体は他の個体の接近は拒めない。この時の母子関係をみると、低順位対象個体の方が高順位対象個体よりも子に対する毛づくろいの割合が少なく、また、7-8月期の毛づくろいを含む子との身体接触の割合も低順位対象個体の方が少なかった。初産の時、低順位

の個体では母子間の距離がやや離れていたということになる。White & Hinde (1975) は、母子が離れている時間について、初産と経産と比べた場合、全体としては差がないという結論に達しているけれども、結果について細かくみていくと、新しく集団に加入した雌をみた場合、初産の方が経産よりも母子間の離れている時間が多いことを示した。新しく加入した雌は集団内での順位も低く、不安定な地位を占めていると考えられる。この点で、本研究の低順位雌も不安定な状態にあって、初産の時に母子間の離れている割合が多かったと考えられる。Berman (1982) は、新生体を持った母親に近づく個体は母親にだけではなく、その子にもひきつけられていることを明らかにした。新生体に興味を示す個体の中には、新生体に対して不適切な関わりをするものもいる (Hrdy, 1976)。そこで、低順位の子は、母親が他の個体の接近を拒めない状況の中で、母親から離れることによって他の個体から攻撃されたり、母親から引き離されて十分な世話を受けられなかったりすることもあると考えられる。初産の時、高順位の個体は他の個体を避け、子を手元にひきとめて守っているが、低順位の個体は母子間の離れている割合が多いので、子が他個体から攻撃されたり、子を奪われたりして、子に対する母親の世話が不十分になることもあると思われる。このように、子の生存ということに関して、低順位の個体が被るもうひとつの不利益は初産の時には他の個体からの子に対する接近を拒めないために、子の世話が不十分になるということである。

優劣順位が繁殖に対して、いくつかの影響を与えていることをみてきたが、順位に関わりなくみられる行動の特徴もいくつかある。第2子が生まれた時の第1子はどの個体も2歳になっていた。この時の第1子と母親との関係は、高順位対象個体も低順位対象個体も7-8月期よりも10-11月期の方が第1子と母親の距離が近くなった。未成年である2歳の個体は、順位に関わりなく交尾期には母子間の距離が近くなり、同血縁の個体の近くにいる傾向があると考えられる。一方、初産の10-11月期に高順位対象個体も低順位対象個体

も接触個体数が増加したので、どちらの対象個体も同血縁や順位の近い個体との接触が多かったと思われる。初産の雌も交尾期には同血縁の雌と多く接触していた。しかし、第2子出産の時の交尾期には、第1子と接触していたということもあり、母親が同血縁の雌と接触していたという傾向はなくなる。これは初産の時には、まだ、未成体のときの個体関係の特徴を残しているが、第2子出産の時には成体雌として自分の子との関係を中心に独自の個体関係をつくっていく独立の過程を表しているのかもしれない。初産の雌は出産以前の個体関係を出産後もそのまま持っている。その後、出産経験に伴って雌は情緒的にも安定し、独自の個体関係を持つようになり、優劣順位に従った個体関係を持つようになる。

本研究では、優劣順位という社会的な環境の中で、順位の低い雌が不利な立場に置かれているということ考察してきた。優劣順位の低いことが雌の生理的条件に影響を与え、繁殖率を下げるかどうかについては、相反する結果が報告されている (Gouzoules et al., 1982)。最近では、優劣順位の低い雌の繁殖率が低いという傾向はみられないという報告の方が多くなされている (Silk et al., 1981; Gouzoules et al., 1982; Wolfe, 1984)。しかし、優劣順位の低い雌は、順位の高い雌とは違った社会的な環境の中に置かれている。優劣順位の低い雌は、集団の中心部からやや離れた位置に居り、集団の中では不安定な立場にあり、雄との関係も希薄である。順位の低い雌は、このような社会的に不利な条件のために子の生存率が下がったり、子の成長過程が影響を受けることもあると考えられる。優劣順位が直接その雌の繁殖率に影響を与えることは少ないかもしれないけれど、優劣順位の低いことがもたらす社会的な環境が、母子関係やその後の子の発達過程に影響を与えることが考えられる。Stevenson-Hinde (1980) は、アカゲザルの母親の性格と子の性格との関連を調べた。その中で、情緒的に不安定な母親の子は他の個体と社会的な関係を築きにくいという結果が示されている。他の個体との社会的な関係は繁殖の成功にも関連があると思われるので、

低順位の雌の情緒的な不安定さをもたらす優劣順位という社会的な条件は、その後の子の繁殖の成功にも影響を及ぼすと考えられる。母親の順位や初期の母子関係がその後の子の繁殖の成功に及ぼす影響については今後の研究課題であろう。

引用文献

- 安藤明人, 鷓飼信行, 1983. 雌の繁殖活動からみたニホンザルの個体群動態—勝山餌付け自然集団において—
 仏教大学心理学研究所紀要 第1号 40-56.
- 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.
- Berman, C.M., 1982. The ontogeny of social relationships with group comparisons among free—ranging infant rhesus monkeys II. Defferentiation and attractiveness. *Animal Behaviour*. **30**, 163-170.
- Cheny, D.L., 1978. Interactions of immature male and female baboons with adult females. *Animal Behaviour*, **26**, 389-408.
- Drickamer, L.C., 1974. A ten—year summary of reproductive data for free—ranging *Macaca mulatta*. *Folia primatologica*, **21**, 61-80.
- Gouzoules, H., Gouzoules, S. & Fedigan, L., 1982. Behavioural dominance and reproductive success in female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Animal Behaviour*, **30**, 1138-1150.
- 日高敏高, 1983. 動物の行動と社会生物学. 別冊サイエンス, 3-5. 日経サイエンス社.
- Hinde, R.A. & Proctor, L.P., 1977. Changes in the relationships of captive rhesus monkeys on giving birth. *Behaviour*, **61**, 304-321.
- Hooley, J.M. & Simpson, M.J.A., 1981. A comparison of primiparous and multiparous mother—infant dyads in *Macaca mulatta*. *Primates*, **22**, 379-392.
- Hrdy, S.B., 1976. Care and exploitation of nonhuman primate infants by conspecifics other than the mother. *Advances in the Study of Behavior*, **6**, 101-158.
- 今西錦司, 1977. ダーウィン論. 中公新書.

- Seay, B., 1966. Maternal behavior in primiparous and multiparous rhesus monkeys. *Folia primatologica*, **4**, 146-168.
- Seyfarth, R.M., 1976. Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour*, **24**, 917-938.
- Silk, J. B., Clark—Wheatley, C.B., Rodman, P.S. & Samuels, A., 1981. Differential reproductive success and facultative adjustment of sex ratios among captive female bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Animal Behaviour*, **29**, 1106-1120.
- Stevenson—Hind, J., Stillwell—Barnes, R. & Zunz, M., 1980. Subjective assessment of rhesus monkeys over four successive years. *Primates*, **21**, 66-82.
- Sugiyama, Y. & Ohsawa, H., 1982. Population dynamics of Japanese monkeys with special reference to the effect of artificial feeding. *Folia primatologica*, **39**, 238-263.
- 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.
- White, L.E. & Hinde, R.A., 1975. Some factors affecting mother—infant relations in rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, **23**, 527-542.
- Wolfe, L.D., 1984. Female rank and reproductive success among Arashiyama B Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*, **5**, 133-143.

(1986.12 受理)