



Title	勝山ニホンザル集団における未成体の社会的発達に関する研究
Author(s)	今川, 真治
Citation	大阪大学, 1999, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.11501/3155609
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

勝山ニホンザル集団における 未成年体の社会的発達に関する研究

—給餌場面における伴食関係を手がかりとして—

今川 真治

目 次

第 1 章 序 論

第 1 節 霊長類における社会的行動の個体発達	2
1-1 社会的行動とは何か	2
1-1-1 個体間の相互交渉	2
1-1-2 個体間の関係	4
1-1-3 個体間の関係の一般化	5
1-2 霊長類における個体発達のとらえ方	6
1-3 ニホンザルにおける社会的行動の個体発達	7
1-3-1 未成年と母親との関係	8
1-3-2 未成年と母親以外の成体メスの社会的関係	11
1-3-3 未成年同士の社会的関係	14
1-3-4 未成年と成体オスの社会的関係	17
1-4 未成年の社会的発達に影響を与える要因	19
1-4-1 未成年の性	19
1-4-2 未成年が属する血縁系統の優劣順位	22
1-4-3 母ザルの出産歴	26
1-4-4 きょうだいの有無	28
第 2 節 伴食関係研究の意義	30
2-1 餌付けとニホンザルの行動	30
2-2 空間的近接性を研究する理由	33
2-3 給餌場面における個体間の近接関係	36
第 3 節 本研究の目的	40

第 2 章 方 法

第 1 節 観察対象	44
1-1 勝山集団の歴史	44
1-2 勝山集団における研究の流れ	44
1-3 血縁系統と血縁系統間順位	48
1-4 個体の命名	49
1-5 ニホンザルの年齢区分	49
1-6 ニホンザル集団の中心-周辺構造	50

第 2 節	伴食関係の研究方法	52
2-1	観察の概要	52
2-2	給餌場面における観察の方法	54
2-3	観察の信頼性の検討	55
2-4	伴食率の計算方法とクラスターの抽出法	57
2-5	最頻伴食相手個体	60
2-6	結果の処理	60
2-7	血縁系統の優劣順位による区分	61
2-8	個体の年齢	61

第 3 章 結 果

第 1 節	給餌場面における未成体の伴食関係	65
1.	給餌場面における未成体の伴食関係の発達	65
1-1	本項の目的	65
1-2	方 法	66
1-2-1	観察期間	66
1-2-2	分析対象個体	66
1-3	結 果	69
1-3-1	未成体の母ザルとの伴食率の発達的变化	69
1-3-2	未成体の最頻伴食相手個体	72
1-3-3	最頻伴食相手個体との伴食率	88
1-4	考 察	97
2.	給餌場面における幼体の近接関係の発達	102
2-1	本項の目的	102
2-2	方 法	104
2-2-1	観察期間	104
2-2-2	観察対象個体	104
2-2-3	観察手続き	104
2-2-4	結果の処理	106
2-3	結 果	107
2-3-1	給餌場面における他個体との身体接触	107
2-3-2	給餌場面における他個体との近接率	110
2-4	考 察	128

第2節 給餌場面における母子関係	132
1. 給餌場面における伴食相手としての母ザルの順位	132
1-1 本項の目的	132
1-2 方法	135
1-2-1 観察期間	135
1-2-2 観察対象個体	135
1-2-3 観察手続き	135
1-3 結果	138
1-4 考察	144
2. 給餌場面における母ザルと生後3カ月齢までの幼体との 近接関係と相互交渉	149
2-1 本項の目的	149
2-2 方法	151
2-2-1 観察期間	151
2-2-2 観察対象個体	151
2-2-3 観察手続き	151
2-3 結果	155
2-3-1 母子の身体接触と近接関係	155
2-3-2 母子間の相互交渉	158
2-4 考察	162
3. 母ザルの失踪に伴う未成体の伴食関係の変化	165
3-1 本項の目的	165
3-2 方法	167
3-2-1 観察期間	167
3-2-2 分析対象個体	167
3-2-3 分析方法	168
3-3 結果	171
3-3-1 最頻伴食相手個体の変化	171
3-3-2 母ザル失踪までの母ザルとの伴食率の変化.....	173
3-3-3 母失踪後I期において最頻伴食相手となった 相手個体との伴食率の変化	175
3-3-4 母ザル失踪の前後における最頻伴食相手の変化と 伴食率の変化のパターン	178
3-4 考察	184

第3節 給餌場面における未成年と成体オスの伴食関係 187

1. 未成年の成体オスとの伴食関係 187

1-1 本項の目的 187

1-2 方法 188

1-2-1 観察期間 188

1-2-2 分析手続き 188

1-3 結果 190

1-3-1 中心部成体オスと50%以上の伴食率で
伴食関係を持った未成年 190

1-3-2 給餌場面において成体オスと同伴移動した個体 199

1-4 考察 202

2. 中心部成体オスの失踪による伴食個体の伴食関係の変化 204

2-1 本項の目的 204

2-2 分析方法 206

2-3 結果 208

2-4 考察 214

第4章 総合論議

第1節 給餌場面における未成年の伴食関係 218

第2節 給餌が未成年の社会的発達に与える影響 226

第3節 未成年と成体オスの社会的関係 229

要 約

引用文献 250

謝 辞

第 1 章 序 論

第 1 節 霊長類における社会的行動の個体発達

1-1. 社会的行動とは何か

著名な動物行動学者であり、アカゲザル(*Macaca mulatta*)の母子関係や社会的発達を詳細に研究したHinde(1976)は、霊長類の社会的行動を分析する場合には、3つの水準(level)で行わなければならないと論じている。3つの水準とは、相互交渉(interaction)の水準、個体間の関係(relationship)の水準、そして社会構造(social structure)の水準である。

1-1-1. 個体間の相互交渉

社会的行動とはいかなる行動を指すのかという議論は、この言葉が一般的に用いられているほどに単純ではない。日常的に言うならば、社会的行動とは、2個体、あるいはそれ以上の個体を関係づけている行動を意味するであろう。このことは、相互交渉とは何かという議論にも通じる。相互交渉とは、一般にはある個体が他の個体に何かを行うことによって相手の個体に何らかの反応を引き起こすこと、あるいは2個体間の行動のやり取り、すなわち行動の連鎖であると定義されるであろう。しかし実際にはこの定義では不十分である。というのは、ある個体が他の個体に直接何かをしなくても、ある個体の行動が他のある個体の行動に影響を与えるという事態は起こるからである。

例えば、あるサルが下を向いて座っていたとする。このサルがある瞬間に首を上げたとき、このサルのこの動作に気付いた別のあるサルが、このサルの方を注

視することがある。また別のあるサルは急に自分の座っていた場所から立ち上がって移動を始めたりする。このような行動は、両者の行動が偶発的に同期して起こったと考えられるよりもずっと頻繁に観察される。このような場合、首を上げたサルのこの行動は、なんら他個体に働きかける意図はなく、外界の物音に対する単なる定位反応であったか、あるいは単純に同じ姿勢を長く続けたための疲労による筋肉の緊張の解放であったかもしれない。それゆえこのような場合、両方のサルの上に相互交渉があったとは言わないが、両者の間に何らかの交渉があったとみなすことは可能である。

また、例えば食物を食べるという行動は、一般にはきわめて個体的な行動と考えられているが、同じ餌を食べるにしても、1個体だけで食べる場合に比べて伴食者がいる場合の方がより多くの餌を食べてしまう(社会的促進現象)とか、伴食者がどれほど食べるかによっても、個体の採食量に影響があるという報告もある(James & Gilbert, 1956; Tolman, 1968)。すなわち、「食べる」という極めて個体的と考えられる行動でも、ある意味では社会的な側面を持っているということになる。このように考えると、個体が行うあらゆる行動は社会的な側面を持つと言わざるを得ないし、例えば個体が、表面的にはなんらの運動を行っていない場合でも、その個体がそこに存在するということ自体が、他個体あるいは他個体の集合に対して影響を与えるものであるならば、個体と個体との間に何らかの作用を仮定せねばならないであろう。ここに「関係」という概念が適用される事態が生ずる。

1-1-2. 個体間の関係

個体の行動のすべてが社会的な側面を持つものであるとするならば、個体間に起こるありとあらゆる相互交渉を記述し、分析することはほとんど不可能である。しかしながら、同じ集団に属するある特定の2個体の間に起こる相互交渉を根気強く記述し蓄積していったならば、当該の2個体間における相互交渉のパターンが明らかになってくるであろう。ある一瞬、あるいは1回だけの相互交渉ではなく、ある期間における個体間の相互交渉のパターンは、個体間の「関係」と定義できる。

例えばある特定の2個体は、ある期間にわたって互いに相手によく接近し、多くのグルーミング行動が見られ、給餌場面でも近接して摂食していたとするならば、その期間中、この2個体の間には親和的な関係があったということができるであろう。また、他の2個体は、常に出会うことを回避していて、出会えば頻繁に攻撃行動が生じたとするならば、この2個体は反発的な関係を持っていたということになる。しかし、ここでも注意を要することは、個体間の関係は決して当該個体間に相互に作用するものにとどまらず、他個体との関係、あるいは他個体同士の関係にも影響を与え、同時に他個体や他個体間の関係によっても影響を受ける、極めてダイナミックなものであるという点である。

例えばItani(1959)と長谷川寿一(1983)は、ニホンザル(*Macaca fuscata*)の成体オスの1歳齢の幼体に対する世話行動は、これらの幼体の母親が次の子を出産する時期に顕著に増加することを述べている。これは、母親が次の子の出産によって、

社会的な交渉の大部分を新たに生まれた子どもに向けるようになることと関係しているが、そのことによって前の子どもと母親との関係が大きく変化し、それに引き続いた形で成体オスとこれらの幼体との関係が変わっていく過程を表しているものということができよう。

1-1-3. 個体間の関係の一般化

個体間の関係の分析にあたって、個体間で行われる少数の相互交渉(場合によってはただ1つの種類の相互交渉)に注目して、個体間の関係を述べることはもちろん可能である。例えば、グルーミング行動のみに注目すれば、個体間のグルーミング関係が抽出され、分析されることになるし、遊び行動に注目して、遊び仲間関係を分析することもできる。このような分析は、個体間の相互交渉に直接的に関連した、より低いレベルの関係の分析といえるであろう。

しかしながら、社会的行動を研究する目的のために、「関係」という概念を導入することの本来的所以は、ある特定の個体間の関係、例えばある母親とその子どもの関係から、集団内の類似した関係へと一般化して、いわゆる母子関係を論ずることにある。さらには、ある集団における母子関係から、その地域のその動物種における母子関係へと一般化し、最終的には、当該の動物種全体における母子関係を論ずることが可能となる(Chalmers, 1979)。このようにして分析される関係は、グルーミング関係や遊び仲間関係といった関係のレベルに比べて、より高いレベルにあるとみなすことができる。

このような高次のレベルで分析される関係は、例えば成体オス間の関係とか、

成体オスと未成年メスの関係、といったような、集団内のある性・年齢で、ある役割を持った階層間の関係としてとらえられることが多い。しかし、このような集団内の性・年齢などによる階層化にとらわれずに、相互交渉を別な形でパターン化する必要もある。そうすることによって、例えば、集団内における親和的關係とか反発的關係というような関係の抽出が可能となる。このような場合には、母子関係や成体オス間関係などといった、集団内の個体の階層化を越えた分析が可能となるであろう。それゆえ、各研究者は、その興味と目的にあわせて、題材とする個体間関係とレベルを選び、その関係を分析するために必要な個体間の相互交渉を抽出しなければならない。

1-2. 霊長類における個体発達のとらえ方

霊長類における個体発達の研究には、その研究の目的によって、さまざまな側面からのアプローチが考えられるが、大きくは2つに分けることができると思われる。その1つは個体の身体的発達とそれに伴う諸能力の発達であり、他の1つは、個体と他個体との関係、すなわち社会的行動の発達である。もちろんこの両者は互いに強く関連しあっているので、それぞれを独立して研究することはできない。身体的発達や諸能力の発達がなければ、母親をはじめ他個体との相互交渉は行えないし、社会的関係の形成もあり得ないであろう。また逆に、他個体との相互交渉が個体の身体的発達や諸能力の発達に影響を与えていることもよく知られている。

例えばSmith(1978)は、霊長類の遊び行動の機能を説明する中で、未成体がよく遊ぶのは、筋肉組織、骨格、中枢神経系などの、純粹に生理学的な諸機能の発達や、生存に不可欠な運動技術の発達に必要な刺激を得る機会となっていると述べているし、Harlow(1969)もまた、遊びにおける触覚的、視覚的、聴覚的刺激は中枢神経系の発達を促し、適切な覚醒水準を維持していると論じている。

本研究ではニホンザル未成体の社会的発達を扱っていることから、個体の社会的行動を可能とならしめている身体発達や諸能力の発達を前提としてはいるが、ここでは詳しくは述べない。

1-3. ニホンザルにおける社会的行動の個体発達

霊長類の社会的行動の個体成達は、個体の生涯成達のすべての段階、すなわち生後直後から未成体期、準成体期、成体期、老齡期、そして死にいたるまでのすべての発達段階について論じられるべきものである。しかし、従来の社会的発達に関する研究の多くは、生後直後から性成熟を迎えるまでの発達段階、すなわち未成体期をその研究対象としてきた。それは、この段階が個体の生涯成達において極めて重大な位置づけを与えられていることを意味している。それは、行動学や心理学をはじめとするさまざまな学問分野において、ヒトを含む哺乳動物の生涯成達における初期経験の重要性が指摘されているからに他ならない。

そのような理由から、霊長類の社会的発達に関する従来の研究の多くは、未成体と他個体との関係が、未成体の生物学的な成長、すなわち時間の経過に伴って

どのように変化していくのかを分析の主題としている。ここでは、それらの研究を引きながら、霊長類における未成体期の社会的行動の個体発達を簡単にまとめておくことにする。ただし、霊長類のすべての種に関して個体発達の様相を述べることは不可能であるから、ここでは主として本研究の研究対象であるニホンザルと、ニホンザルが含まれるマカカ属、およびヒヒ属のサルに関する研究を中心にして述べる。

1-3-1. 未成体と母親との関係

未成体が持つ社会的関係の中でも、最も早期から、そして最も重要な関係として存在するのが母親との関係であることは自明である。母親との関係が正常に形成されていくことが、未成体の発達においていかに重大な問題であるかということとは、霊長類の社会的行動を研究する研究者たちに早くから認識され、主要なテーマとされてきた(例えば、Mitchell, 1970; Ransom & Rowell, 1972; Frigaszy & Mitchell, 1974; 糸魚川, 1988; 中道, 1993)。

ニホンザルにとってもまた、個体の初期発達の上で最も大きな位置を占めるのは母親である。したがって、ニホンザルの社会的発達を解明するために、まず重要なことは、母子関係を詳細に分析することであろう。著者が所属する大阪大学人間科学部比較行動論研究室(前身は大阪大学文学部心理学研究室)においても、当初から母子関係は主要なテーマであったが(田中, 1967, 1968; Itoigawa, 1973)、1980年代までの当研究室における母子関係に関する研究は、主に実験室において行われてきた(杉野, 1972; 南, 1971, 1974, 1976, 1977, 1994; 近藤, 1980, 1981; 根ヶ

山, 1987)。

野外のニホンザル集団においても、Murray & Murdock(1977)をはじめとして、Hiraiwa(1981)、長谷川真理子(1983)、森・宮藤(1986)、Nakamichi(1989)、Tanaka(1989a, 1989b, 1997)、Muroyama(1995)などが母子関係に関する詳細な研究報告を行っている。ここでは、ニホンザルの野外における初期の母子関係の発達的变化について、その概略をまとめておく。

出産直後に母ザルが生まれた子ザルを抱き、子ザルが母ザルにしがみついて乳を吸うようになると、初期の安定した母子関係が成立する。子ザルは生後数カ月間、母にほぼ全面的に依存して生きる。母子は常に近接しており、子ザルは母ザルにしがみついたままで一日の大半を過ごす。一定時間内の生起率を調べると、この時期の母子関係の最も安定した指標である腹側位での接触は、子ザルが1カ月齢以内の時は80%以上であるが、子ザルが1カ月齢を過ぎると著しく減少し、多くの場合50%以下となる(糸魚川, 1988)。

しかし、1~2カ月齢までは、子ザルはまだ母ザルから遠く離れることは少なく、母ザルも子ザルを手元に引き留めておこうとし、子ザルに対する拘束行動もこの時期がピークとなる(Itoigawa, 1973)。この時期の子ザルは母親から少し離れたところで活発に動きまわっては、すぐに母親のところに戻るということをくり返す。こうして子ザルは、母ザルを安全基地としながら、外界に積極的に働きかけていくことを覚える。

3~4カ月齢になると、子ザルはしばしば母ザルから離れて、同年齢の子ザルと

よく遊ぶようになるが、この間母ザルは採食したり休息したりして自分自身の活動を行っていることが多くなる。この時期には母ザルの母乳分泌量が激減するので(根ヶ山, 1987)、子ザルにとっては母ザルからの授乳以外の食物摂取の比重が大きくなる。これに加えて、母ザルは子ザルからの授乳の要求に対して拒否をするようになり、母ザルから子ザルに向けられる攻撃行動も4カ月齢でピークをむかえるため、子ザルの離乳が促進される(Negayama, 1981; 根ヶ山, 1986)。

6カ月齢頃になると子ザルの離乳はますます進み、この時期以降に母ザルを失っても子ザルは生き残ることができるようになる。子ザルが母ザルにしがみつく行動の生起頻度も、この時期には20%以下まで減少し(根ヶ山, 1986)、それ以降、子ザルは母ザルからますます離れて、同年齢個体や年長個体との相互交渉を頻繁に行うようになる。

翌年、母ザルが次の子を出産すると、母子の関係は大きく変化する。母ザルはもっぱら下の子へ関わるため、1歳齢の子ザルが母ザルから離れる機会はますます増加する。2歳を超えると子ザルは母ザルからほぼ独り立ちし、同年齢グループとの遊びも活発になり、性による違いも明確になってくる(Imakawa, 1990)。さらに、下に生まれたきょうだいとの相互交渉も始まることになる。

さらに3歳を過ぎると、オスの中には集団の周辺部へ出ていき、母ザルとは行動を別にし、中には集団から離脱するものも現れてくる。一方メスは成長しても集団の中心部に残る。メスは3歳頃に初潮を迎え、4歳から受胎が可能であり、出自の血縁グループとの密接な結びつきのもとで、ほとんど終生子育てに関わる。

従来、子ザルにおける社会的行動の発達に関する研究、いわゆる社会化の過程に関する研究は、上で見てきたように主として母親との関係の経時的変化としてとらえられることが多かった。すなわち子ザルの社会化の過程とは、一義的には子ザルが母親から独立していく過程であると考えられたのであった。しかし母親からの独立とは、単に母親に対する身体的および心理的依存から離れていくというだけのものでは決してない。なぜなら、子ザルは同時に集団の一員として、その集団内における自己の位置づけを獲得していかなければならないからである。それゆえ母親からの独立の過程とは、他個体とのさまざまな関係を獲得していく過程でもある。

1-3-2. 未成体と母親以外の成体メスの社会的関係

母親以外の個体が、幼体を抱きしめる(cuddling または embracing)、毛づくろいする(grooming)、運搬する(carrying)、危険から守る(protecting)などといった行動をすることを、子守り行動(aunting または allomothering)とよぶ。子守り行動は霊長類のさまざまな種において観察され、例えば、ニホンザル(Hiraiwa, 1981; 長谷川真理子, 1983; 森・宮藤, 1986)、アカゲザル(Spencer-Booth, 1968; Breuggeman, 1973; Berman, 1982a, 1982b, 1982c)、バーバリーエープ *Macaca sylvanus* (Lahiri & Southwick, 1966; Small, 1990)、ベニガオザル *Macaca arctoides* (Estrada & Estrada, 1984)、ボンネットモンキー *Macaca radiata* (Silk, Samuele, & Rodman, 1981)、ベルベットモンキー *Cercopithecus aethiops* (Lancaster, 1971; Lee, 1983a; Meaney, Lozos, & Stewart, 1990)、キイロヒヒ *Papio cynocephalus* (Cheney, 1978)などの種における

子守り行動が報告されている。

しかし、子守り行動の出現の割合やその質には霊長類の種によって大きなバリエーションがあるため(Nicolson, 1987)、すべてを総括的に記述することは難しく、そのことが、例えば下記のように子守り行動にさまざまな呼称が与えられてきた原因ともなっている。

aunting	: Rowell, Hinde, & Spencer-Booth, 1964
allomothering	: Kohda, 1985; Fairbanks, 1990; Matsumura & Okamoto, 1997
allomaternal care	: Hrdy, 1978; Hiraiwa, 1981
parental care	: Alexander, 1970; Breuggeman, 1973
play-mothering	: Lancaster, 1971; 今川, 1993

Maestriperi(1994)は、さまざまな子守り行動の呼称の中で、より中立的な術語として、infant handlingを用いるべきであると結論し、この行動の進化と機能に関する理論を体系的に整理した。そして、母親以外の個体による子守行動が種によって違うのは、母親行動のスタイルの違いと直接に関連し、さらにこの2つは種に特有な社会構造に影響されると結論した。これは、1980年代の終わり頃から盛んになってきた優劣スタイル(dominance style)研究(de Waal, 1989; de Waal & Luttrell, 1989; van Schaik, 1989)と関連している。一般にマカカ属のサルの社会的関係においては、優位個体が非血縁の劣位個体に対して寛容ではないため、優劣スタイルが緩やかではないとされてきた(van Schaik, 1989)。しかし最近では、マカカ属のサルは優劣スタイルの緩やかさによって2つにわけることができ、バーバリーエープやベニガオザル、ボンネットモンキーなどは優劣スタイルが緩やかな種に属し、ニホンザルやアカゲザル、カニクイザル(*Macaca fascicularis*)、ブタ

オザル(*Macaca nemestrina*)などは優劣スタイルが緩やかでない種に分類される。

そして、優劣スタイルが緩やかな種では、幼体を持つ母ザルは、未成体メス、成体メスの両方から同程度に親和的関わりかけを受けるのに対して(ベニガオザル : Estrada & Estrada, 1984; トンケアンマカク *Macaca tonkeana* : Thierry, 1985; ムーアモンキー *Macaca maurus* : Matsumura & Okamoto, 1997)、優劣スタイルが緩やかでない種では、幼体を持つ母ザルに親和的に関わりかけるのは未成体メスがほとんどであると報告されている(ニホンザル : Hiraiwa, 1981; 森・宮藤, 1986; アカゲザル : Thierry, 1985)。

母親以外の成体メスによる年少個体への世話行動は、先に述べたように、霊長類の種によって大きな相違を見せる。例えばニホンザルでは、経産の成体メスは大体において他の成体メスの子に対しては無関心であると、長谷川真理子(1983)は述べている。他の種を見ると、アカゲザルでは出生直後の赤ん坊に対し、母親が極めて制限的であるのに対し、ハヌマンラングール(*Ceropithecus entellus*)では、赤ん坊が生まれたその日から、母親は他の成体メスに赤ん坊を渡し、赤ん坊が集団内のメスの間を行ったり来たりすることさえあるという(Jay, 1965)。さらにはドックモンキー(*Pygathrix nemaeus*)のように、生まれたばかりの子ザルが生後数時間のうちに他個体に次々と手渡されていくものもある(Hill, 1972)。また、Kaufman & Rosenblum(1969)は、ブタオザルとボンネットモンキーの母子関係を比較し、ブタオザルの母親はアカゲザルの母親に似て子に対して制限的であるのに対し、ボンネットモンキーの子ザルはより多くの時間を母親と離れて過ごし、

多くの他のメスや子ザルたちとの関係をより早くから作り始めるという。

Rosenblum (1971)は、ブタオザルにおいて血縁個体間のつながりが強いのは、ブタオザルの子ザルが幼いうちから母親以外の個体と交流を持つ機会がほとんどないことに起因すると結論づけた。

これらの例のように、未成年と母親以外の個体との関係は、母子関係に影響を受けている。また同様に、他個体が母子に対してどのように関わりかけるかが母子関係そのものに対して影響するであろう。それゆえ、社会的行動を研究するにあたって、ある限られた行動や関係から全体を議論することについては注意深くあらねばならない。

1-3-3. 未成年同士の社会的関係

先に、母親以外の成体メスに見られる子守り行動について述べたが、幼体や年少の未成年に対する子守り行動は、成体メスよりもむしろ年長の未成年に高い頻度で観察される。この行動は必ずしもメスのみに見られるものではないが (Nicolson, 1987)、オスよりもメスにおいて多く観察されるのは事実であり、一部の文献では、これらの年長未成年メスは未経産メスとして扱われることもある。

しかし、未成年同士の社会的関係のうちでも、最も興味深く、また重要視されてきたのは遊び仲間関係である。Norikoshi(1974)は、ニホンザルの未成年にもヒトの子どもと同じような遊びの発達段階があり、ひとり遊びに始まり、平行遊びの段階を経て、もっとも発達が進んだ段階で観察されるのが社会的遊びであると述べた。

ニホンザルが季節繁殖をする動物種であり、出産期をもつことに加えて、出産した母ザルたちが互いに近くに集まりあう傾向をもつ(森・宮藤, 1986)ことで、生まれて間もない子ザル同士の接近が促進される。そして、探索活動中の子ザルはまわりの環境中にある対象物のひとつとして他の子ザルを認め、他の物体に対するのと同じように探索しようとする。相手の体に触れ、臭いをかぎ、相手の顔をのぞき込んだりする。社会的遊びを複数の個体間の相互交渉と定義するならば、まさにこの探索的な相互交渉を、社会的遊びの萌芽といえることができる。木村(1983)は、この段階ですでに社会的遊びの際に見られる行動要素の多く、すなわち、つかむ、ひっぱる、押す、乗りかかる、おおいかぶさるなどの行動要素を認めることができると述べている。

さらに子ザルの運動機能が十分に発達し、他個体との相互交渉が可能になる認知能力が完成してくると、子ザルの遊びは社会的遊びの段階に入る。Norikoshi(1974)によれば、生後5週齢の子ザルにおいては主にひとり遊びが観察され、平行遊びと社会的遊びはほとんど観察されないが、12週齢になると平行遊びがかなりの割合で観察されるようになり、社会的遊びも観察されるようになる。そして21週齢の子ザルではひとり遊びと平行遊びの割合が減少し、社会的遊びがもっとも高い割合で観察されるようになった。

筆者は、勝山ニホンザル餌付け自然集団(以下勝山集団と略す)のすべての未成年体を対象にして遊び仲間関係の発達を調べ、オスの子ザルの方がメスの子ザルよりも社会的遊びの頻度も遊び相手の数も多いことを報告した(Imakawa, 1990; 今

川, 1993)。さらに、社会的遊びがよく観察されるのは、同年齢個体同士と年齢差が1歳の場合であり、この両者を合計すると、すべての社会的遊びの88.1%を占めた。また、未成体の社会的遊びから遊び仲間関係のソシオグラムを描いたところ、高順位血縁系の未成体の遊び仲間のネットワークと中・低順位血縁系の未成体の遊び仲間のネットワークは分離されており、これをつないでいるのは、一部の中・低順位血縁系の1歳齢のオスの子ザルであった。

他の霊長類の種においても未成体の遊びに関する多くの報告がある(例えば、アカゲザル : Gard & Meier, 1977; Cain & Mitchell, 1979、ボンネットモンキー : Handen & Rodman, 1980; ベルベットモンキー : Lee, 1983b)。遊びのもつ機能に関する議論も多くなされているが(例えば、Poirier & Smith, 1974; Walters, 1987)、ここでは詳しく述べない。

未成体の社会的発達において、みなし子(本研究においては、母親のいない5歳齢以下の未成体を指す)の社会的関係の発達も、研究者の関心を集めているテーマの一つである。先に述べたように、未成体の社会的行動の発達に占める母親の役割は極めて大きい。それゆえ、母親を失うことは未成体にとって重大で危機的な事態である。野外集団におけるみなし子に関する研究は、実験室事態における母子分離、あるいは隔離実験に対応するという意味からも大変興味深い。野外において、母親を失った未成体がどのように社会的行動を発現させ、どのような社会的関係を獲得していくのかという問題は、それゆえ非常に重要な意味を持っている。みなし子の社会的関係について報告した文献には、ニホンザルではItani

(1959)、Alexander(1970)があり、アカゲザルについてはTaylor, Teas, Richie, Southwick, & Shrestha(1978)、Berman(1982a, 1983)などがあるが、いずれも少数の例を紹介したに過ぎない。これに対し堀場(1993)は、勝山集団において、4歳齢の準成体メスのみなし子5頭と、同じ4歳齢で母親を持つ準成体メスの社会的関係を比較し、みなし子が未経産の姉との強い結びつきを維持していることと、成体オスと緊密な関係を形成しているみなし子がいたことを示した。さらに、Hasegawa & Hiraiwa (1980)は、40頭以上のみなし子についての社会的関係を分析し、みなし子の多くが少数の中心部成体オスと特異的な親和関係によって結びついていることを明らかにした。

1-3-4. 未成体と成体オスの社会的関係

ニホンザルの成体オスが子ザルの世話をすることをItani(1959)が報告して以来、多くの霊長類の種において成体オスと未成体との社会的関係に関する報告が行われた。例えば、ニホンザル：Alexander, 1970; Hasegawa & Hiraiwa, 1980、アカゲザル：Bernstein, Rodman, & Smith, 1981; Taylor et al., 1978; Hill, 1986、ベニガオザル：Estrada, 1984、アヌビスヒヒ：Packer, 1980; Ransom & Ransom, 1971、ゲラダヒヒ *Theropithecus gelada*：Dunbar, 1984、チベットモンキー *Macaca thibetana*：Ogawaなどが挙げられる。これらの報告は、霊長類の種によって、成体オスと未成体との関係がたいへん大きなバラエティーをもっていることを明らかにしてきた(Mitchell & Brandt, 1972)。例えばマーモセット(*Callithrix jacchus*)のように、オスがほとんど母ザルのように子ザルの世話をするものから、ハヌマンラングール

のようにオスによる子殺しが見られるものまでである(Hrady, 1976)。さらに、母子関係の場合と違って、成体オスと未成年との社会的関係や成体オスによる未成年の世話は、単純に子ザルの発達との関係で述べられるよりも、血縁淘汰 (kin selection) や性選択 (sexual selection) の問題との関係で議論されることが多く、加えてオスは自分の子を認知できるか否かという問題などが研究の主題となってきた(Whitten, 1987)。本論においてはこの分野に関する議論は行わないが、成体オスと未成年との血縁関係に関しては、1970年代後半以降、さまざまな手法によって父親を特定する努力がなされており、ニホンザルをはじめいくつかの種について、放飼集団や野生集団において父親を同定する試みが行われている(Smith, 1980; Inoue, Takenaka, Tanaka, Kominami, & Takenaka, 1990; Inoue, Mitsunaga, Takenaka, Ohsawa, Sugiyama, Gaspard, & Takenaka, 1991)。また、DNA分析による父子判定と成体オスの繁殖行動に関する総説としてMartin, Dixon, & Wickings (1992)がある。

千葉県の高宕山でみなし子の社会的関係に関する研究を行った Hasegawa & Hiraiwa (1980)は、1歳齢以下の幼体がみなし子になった場合、成体オスがこれを受け入れることが多いといい、Taylor et al. (1978)も同様のことを述べている。兄弟を含め、みなし子と近縁の未成年もみなし子を世話しようとするが、みなし子は成体オスの方を好む。さらに、幼体期に成体オスによって世話を受けていた未成年は、幼体期を過ぎてからみなし子になっても成体オスの世話を受けることがある(Hasegawa & Hiraiwa, 1980)。しかしたいいていの場合、みなし子となったとき

の年齢が高ければ高いほど、成体オスの世話は受けにくくなるという。

さらには、成体オス同士が互いの社会的関係を調整するために、幼体を運んだり、相手に渡したりして利用することも、いくつかの霊長類の種で報告されている(ヒヒ : Packer, 1980; Busse, 1984; Dunbar, 1984; Stein, 1984; Strum, 1984; バーバリ
ーエープ : Deag & Crook, 1971; Taub, 1984; ベニガオザル : Estrada, 1984; チベット
モンキー : Ogawa, 1995)。

1-4. 未成体の社会的発達に影響を与える要因

1-4-1. 未成体の性

未成体の社会的発達における性による違いは、さまざまな側面に表れる。生後初期の母子関係における性差について、Itoigawa(1973)は、オスの子ザルの方がメスの子ザルよりも活動性が高く母親から積極的に離れる傾向があることや、母子の腹側位での接触はメスの子ザルの方がオスの子ザルよりも多いことなどを示した。また、母親が子ザルの行動を制限しようとする行動は、オスの子ザルに向けられることが多い一方で(Eaton, Johnson, Glick, & Worlein, 1985)、母親はメスの子ザルよりもオスの子ザルから離れようとする傾向がある(Eaton, Johnson, Glick, & Worlein, 1986)。さらに、母親からの拒否的行動や攻撃行動もオスの子ザルに向けられる方が多く、母親からの毛づくろいはオスの子ザルに対するよりもメスの子ザルに対して多く行われることなどが報告されている。また、母親がメスの子ザルよりもオスの子ザルとよく遊ぶという報告もある(Simpson, 1983)。

未成年体と集団内の他個体との近接関係においても、オスとメスとでは差があることが報告されている。例えばHayaki(1983)は、年少未成年体期にはオス・メスともに母親との近接が多いが、オスでは年長になると母親との近接率は有意に減少し、準成体オスとの近接が有意に増加することを示した。他方メスでは、年少、年長ともに1歳齢までの幼体や1歳齢の相手との近接が高い傾向があった。

Handen & Rodman(1980)は、ボンネットモンキーを生後6カ月齢から3歳齢まで縦断的に追跡観察し、メスにおいては1.5歳齢時に単独でいる割合が高くなり、その後は成体メスとの近接が増加する一方で、オスにおいては2.5歳齢時に単独でいる割合が高まり、その後は準成体オスとの近接が増加することを報告した。オスの子ザルがメスの子ザルよりも攻撃性が高いことや、メスの子ザルがより多くの社会的な毛づくろいを他個体に向けて行うことも、アカゲザルにおいて報告されている(Mitchell, 1979)。

子ザルの遊び行動については、さらに多くの文献の中で性差が論じられている。例えば、森(1974)は、生後5～8カ月までのメスの幼体はオスよりも頻繁にわんぱく遊び(rough-and-tumble play)をするが、18カ月から22カ月齢の未成年体ではオスの方がメスよりもわんぱく遊びが多くなることを報告した。また、Koyama(1985)は、未成年体オスは異性よりも同性で同年齢の相手とよく遊ぶ傾向があるのに対し、年長でメスの未成年体は年少のオス、メスいずれの未成年体ともよく遊ぶことを報告した。筆者もこれと同様の結果を、0歳から4歳までのすべての未成年体を観察対象とした遊び仲間関係の分析から導き、さらに1歳齢のオスの未成年体が最

も多く遊び、また最も多くの遊び相手を持っていることと、比較的大きな遊び仲間関係のネットワークの中では、オスの未成体がその核となる存在であることを明らかにした(Imakawa, 1990)。さらに筆者は、未成体の子守り遊び行動の観察から、この行動がメスの未成体に特徴的に観察される行動であること、また子守りされる側もメスの子ザルが多かったことを報告した(今川, 1993)。

しかしながら、離乳前の幼体期における母子関係には、子ザルの性による違いはほとんどないという報告も少なくない(キイロヒヒ : Altmann, 1980; ニホンザル : Hiraiwa, 1981; Tanaka, 1989a; Hiraiwa-Hasegawa, 1990)。また、上にあげた多くの報告でも、子ザルの性差が子ザルの社会的発達に与える影響は、子ザルの個体発達の段階にしたがって変化すること、また、子ザルや母親の社会的順位によっても性差の影響は大きく異なることが指摘されている。この方面に関する議論は長谷川(1991)に見ることができる。

野生ニホンザルの採食行動^{註1}に関しては、中川の一連の詳細な分析があり、その中では成体メスを中心とした野生ニホンザルの採食戦略について論じられ、一部には採食時の伴食関係についても触れられている(Nakagawa, 1989, 1990; 中川, 1989, 1994)。しかし、本研究で主題としてとりあげた未成体の伴食行動や伴食関係に関する分析は行われていない。さらに、子ザルの伴食行動における性差についての研究は行われておらず、筆者の先行研究が存在するのみである(今川, 1984; Imakawa, 1988)。それらの研究の中で筆者は、伴食行動から見た母親からの

^{註1} 本論中では、野生集団と餌付け集団における給餌場面以外での食物摂取行動を採食行動、餌付け集団の給餌場面における食物摂取行動を摂食行動として、区別して用いる。

独立の過程は、オスの子ザルの方がより急速に進むことと、メスの未成年体においてその過程は緩やかであるが安定して進むことを示した。また、未成年体メスが伴食関係を持つ相手個体は、未成年体オスのそれに比べて多様であるが、これは未成年体メスが未成年体オスに比べて集団内の他個体と、より広い社会的関係を持つことと対応すると結論づけた。

1-4-2. 未成年体が属する血縁系統の優劣順位

個体間の優劣順位というのは、ニホンザルの社会的関係のさまざまな側面の資料から総合的に決定されるものであり、その指標となるものとして、攻撃の方向(伊谷, 1954; 河合, 1958a)や食物に対する優先性(河合, 1958b; Iwamoto, 1974)などがあげられる。そもそも動物社会における順位という概念は、Schjelderup-Ebbe (1922)がニワトリのつつきの順位(pecking order)の観察から導いたもので、その後多くの脊椎動物の社会にもそのような個体間の優劣関係が存在することが見いだされ、「順位=誘因への優先性」として一般化されたものである。

ニホンザルにおいては、初期の研究(伊谷, 1954)以来、「ミカンテスト」や「ピーナツテスト」などとよばれるように、餌を用いたいわゆるフード・ドミナンステストによって、餌を取った方が優位であるとして順位を測定してきた。もちろん実際の餌獲得を待つまでもなく、攻撃行動や威嚇行動などの優位行動や、逃避や泣き面などの劣位行動の観察によっても順位の測定は可能である。

ところで、2者間の順位の正確な測定は第三者の干渉のない事態で行われなければならない。しかし、河合(1958a, b)は、順位を社会的関係の一つの様式また

は社会秩序の要素として取り出そうとする以上、そのような抽出された順位には問題があると考え、順位関係をできるだけ群れという社会的な力の場の中でとらえるべきだとして、「依存順位」と「基礎順位」の2つの概念を提出した。1歳頃までの幼体期には、母親に依存することによる依存順位が発生し、母親に依存した優位・劣位行動をとるが、子ザルが1歳を過ぎて母親から独立して行動するようになると、体重や腕力などの生理的因子の持つ基礎効果と社会的依存効果の複合的結果として基礎順位が決定される。基礎順位は個体相互の社会的関係の基底をなすもので、安定しており容易に変化しない。そして、これが社会的な場に投影されるとその場の依存効果によって歪みを受け、依存順位となって現出するというのである。

河合(1958a)は、依存効果をもたらすものとして、第一に血縁関係をあげている。特に血縁関係の中心である母子間の依存効果が最も大きいため、優位な母親を持つ子ザルは高い順位を獲得することになる。本来順位とは、個体間の競合場面において明らかになるものであるが、母親への依存効果の結果として、ある血縁系統に生まれた個体はその母親の順位のすぐ下の順位へと編入されていく。このため、同一血縁系統の個体の順位は互いに近似して、血縁系統としてのまとまりを示すようになる。このようにして、個体の順位の反映として血縁系統間にも系統間順位というものが実在化してくることになる。

個体の優劣順位がその個体の行動や社会的関係、あるいは社会的発達に影響するという研究は数多い。たとえばマカカ属のサルでは、高順位の母親は低順位の

母親に比べて子ザルの行動に許容的で制限を加えることが少ない(前田[編], 1967; Itoigawa, 1973; 黒川, 1973; Tartabini, Genta, & Bertacchini, 1980)。White & Hinde (1975)は、アカゲザルにおいては低順位の母親の方が高順位の母親よりも子ザルとの身体接触の時間が多いが、それは子ザルとの腹側位での身体接触が多いことに加えて、子ザルに対する拒否的な行動が少ないせいだと指摘している。また、Lee (1985)はベルベットモンキーの観察から、高順位の母親は低順位の母親よりもオスの子どもに対する拒否行動が少ないことを報告している。しかし、野外のアカゲザル集団を観察したBerman(1982b)は、子ザルの生後初期における社会的関係において、高順位の母親と低順位の母親の間に違いは見られなかったと述べているし、ニホンザルの母子関係を多変量解析の手法で分析したTanaka(1989a)によれば、生後1カ月目には高順位の母親は低順位の母親に比べて子ザルを引き止める行動が多いものの、その後の母子関係において母親の優劣順位はそれほど重要な要因ではないという。

筆者は、未成年同士の社会的な毛づくろい行動は順位の近い個体同士の間でよく起こることを報告した(今川, 1984)。また、遊び行動との関連において、遊び仲間の選択には優劣順位の影響が強く表れ(Koyama, 1967; Norikoshi, 1974; 小山, 1977)、子ザルが遊び相手を選択する際には、順位の近い子ザル同士が最もよく選択されることなどが知られている(Colvin, 1983a; Koyama, 1985; Imakawa, 1990)。筆者は、勝山集団のすべての未成年を観察対象として遊び仲間関係を分析し、高順位個体の遊び仲間のネットワークと、中・低順位個体のそれとが隔離されてい

ることを明らかにした(Imakawa, 1990)。Norikoshi(1974)の観察によれば、遊び行動の中に表れる優位行動(追いかける、馬乗りになる、咬むまねをするなど)は、高順位の母親の子ザルに多く観察されるが、このような傾向は子ザルの生後わずか12週齢時に認められたという。また、小山(1982)も、優位な子ザルは劣位な子どもよりも積極的に遊びに関わり、馬乗りになったりする遊びのなかで相手よりも上の位置を多く取ることを報告している。

さらに、オスの周辺化や群れ落ちに関しては、低順位のオスザルに比べて、高順位のオスザルの群れ落ちが遅れることが指摘されている(東, 1974; Kawanaka, 1977; Colvin, 1983b)。Lee(1983a)は、高順位の母親の方が、低順位の母親よりもオスの子どもに対する拒否行動が少ないことが、高順位のオスが群れ落ちする時期を遅らせている原因だと述べている。筆者は、高順位のオスの群れ落ちが遅れる原因として、高順位の未成体が遊びのネットワークの中で多くの遊び相手を持ち、遊び仲間の核としての位置づけを持っていることを指摘したが(Imakawa, 1990)、Koyama(1985)も、遊び仲間がいるかいないかが周辺化や群れ落ちに大きく関与すると述べている。

野生ニホンザルの採食行動と順位の問題については、Iwamoto(1982, 1987, 1988)の幸島群における研究や、金華山群に関する中川の一連の研究(中川, 1989, 1992, 1994; Nakagawa, 1989, 1990)と、同じく金華山群で行われたSaito(1996)およびSaito, Sato, Suzuki, Sugiura, Agetsuma, Takahata, Sasaki, Takahashi, Tanaka, & Yamagiwa (1998)の研究、屋久島の野生ニホンザルに関する丸橋(1986)と古市

(1986)の研究などがある。それら一連の研究は、野生状態においてニホンザルが不必要な敵対的交渉を避けるため、個体間距離を十分に取った採食の戦略を選択していることを明らかにした。しかし、餌付け集団の給餌場面において未成年体の順位と摂食行動との関係をあつかった研究はほとんどなく、筆者の先行研究がその主たるものである(今川, 1984; Imakawa, 1988)。筆者は其中で、高順位血縁系の未成年体における母ザルとの伴食関係の強さと持続性を示すとともに、中・低順位血縁系の未成年体の成体オスとの強い伴食関係の存在を明らかにした。特に、低順位血縁系のメスの未成年体や未成年体期に母親を失ったみなし子が、中心部の特定の成体オスと強く結びつき、強い伴食関係を持つことを明らかにした。

1-4-3. 母ザルの出産歴

初産か経産かという出産歴の違いによって、母子関係が異なることも知られている。たとえば分娩直後の母親の子ザルに対する行動を飼育下のニホンザルで調べたNegayama, Negayama, & Kondo(1986)は、初産の母親は経産の母親に比べて子ザルを見る時間が多い一方で、子ザルを抱く時間は少ないことを報告している。他方、飼育下のアカゲザルを研究したMitchell & Stevens(1968)は、初産の母ザルが経産の母ザルよりも子ザルに対してより保護的に関わることを報告した。さらに、Hooly & Simpson(1981)は、初産メスが子ザルを手元に引き止め、他個体を避ける傾向があることと、初産の母ザルがメスの子ザルをより保護するのに対して、経産の母ザルは逆にオスの子ザルの方を保護する傾向があるなど、子ザルの性による違いがあるとした。

野外のアカゲザル集団を観察したBerman(1984)によれば、経産の母親に比べて初産の母親は子ザルを抱いている時間が長く、離れている子ザルに近づいたり抱き取るなどの、母子の身体接触の維持により積極的に関わるという。勝山集団で人口動態学的な資料をまとめた糸魚川によれば、初産メスの子ザルの死亡率は経産メスのそれよりも高いが、それは初産メスが子ザルに対して保護的に関わる反面、拒否的・攻撃的であることと関連しており、これは初産メスの母性行動の不安定さを示しているという(糸魚川, 1988; Itoigawa, Tanaka, Ukai, Fujii, Koyama, Kurokawa, Ando, Watanabe, & Imakawa, 1992)。さらに、渡辺(1992, 1998)は、メスは優劣順位に関わらず初産を迎えると近接個体が多くなるが、第2子、第3子と出産を続けると優劣順位による差が現れ、低順位メスにおいては近接個体数が少なくなる傾向があることを示した。

出産経験による母親の行動型の違いは、子ザルの社会的発達の上で少なからぬ影響を与えられるが、これに関連した研究の多くは生後初期の母子関係そのものの相違を問題にしており、その後の子ザルの社会的発達との関連において論述されたものは少ない。特に、母親が子ザルの行動をどの程度制限するかなどは、子ザルがその発達の途上で獲得していく仲間関係をある程度規定すると思われるし、給餌場面における母親の子ザルに対する行動は、子ザルが獲得していく伴食関係にも影響を与える可能性がある。

1-4-4. きょうだいの有無

きょうだいの有無も未成体の社会的発達の上に少なからぬ影響を与える。野外集団でアカゲザルの母子を観察したBerman(1984, 1992)によると、メスの子ザルを持つ母ザルは、下に生まれた生後30週までの幼体への拒否的行動が多く、幼体との身体接触量も少なかった。これは上の子ザル、すなわち姉が弟妹の幼体の世話をよくするからではないかと論じている。また、オスの幼体を持つ母ザルは、1歳年長の兄姉がいる場合は、2歳以上年長の兄姉がいる場合よりも、離れていこうとする幼体に対する引き止め行動や接近行動などが少なかったという報告もある(Hooly & Simpson, 1983)。また、2歳以上年齢の離れた兄姉は、新たに生まれた幼体に対して攻撃的に振る舞うことが多いが、1歳だけ年長の兄姉はそのようなことがない(Hooly & Simpson, 1983)。

Singh & Sachdeva(1977)は、ボンネットモンキーの観察から、生後5カ月までの子ザルが未成体の兄へ接近する行動が多かったことを報告した。アカゲザルにおいても生後6カ月以降の子ザルにとって、兄や姉がその主たる遊び相手であることが知られており(Hooly & Simpson, 1983)、このようなきょうだい間の親密な関係は長期にわたって持続する(Janus, 1987, 1989)。

小島(1996)は、2歳齢の未成体が母ザルから離れているときの社会的関係に、兄姉の存在がどのように関わるかを分析し、兄姉のいない2歳齢個体の社会的関係の中心が同年齢個体であったのに対して、兄姉のいる2歳齢個体は集団内の成体と多く関わっていることを明らかにした。これは、兄姉のいる個体が発達の初

期段階において、兄や姉を通して年長の個体と関わる機会が多かったためではないかと論じている。マカカ属においては、子ザルと未成体のきょうだいとの関係は双方向的であり、子ザルにとってきょうだいは、直接的あるいは間接的に、母親からの独立を促進する機能を持つと考えられる(小島, 1996)。

第2節 伴食関係研究の意義

2-1. 餌付けとニホンザルの行動

わが国におけるニホンザルの社会生態学的な研究は、今西錦司らによる1948年の宮崎県幸島における予備調査をふまえ、1952年の幸島群の餌付けの成功により始まった(伊谷・徳田, 1971)。餌付けとは、自然状態では観察が困難な、森林に棲むニホンザルの個体行動や社会的関係を明らかにするために、イモや小麦などの餌を使ってサルの群れを開けた場所へおびき出し、人に慣れさせることによって観察を容易にしようとする手続きである。

ニホンザル集団を餌付けする理由は個々に異なるが、その多くは観光が目的であったり、猿害防止を目的としたり、あるいはその両方を目的としている。また、例えば宮崎県の幸島のように、純粋に研究を目的として餌付けされた集団もある。観光目的として餌付けされたニホンザル集団を間近に観察できる場として、1952年以来少なくとも37の野猿公苑が開設されたが、その後、さまざまな理由により1977年までに11カ所の野猿公苑が閉園された(高畑, 1985)。その後も野猿公苑の閉園は続き、1979年には25苑、1989年には17公苑が残るだけとなり(和田, 1989)、1999年1月時点では13苑前後まで減っている。

ニホンザルを餌付けして観光の目的に供することに関しては、早くから多くの問題点が指摘されてきた。例えば、餌付けの進行にともなって野生状態より栄養条件が改善されるために出産率が高まり、個体数が急増して集団の分裂の原因となり、分裂した集団が新たな行動域を求めるために猿害が拡大することがある。

また、サルが人に慣れてしまうことにより、人間とのトラブルが増加し、人が持ち物をとられたり、咬まれたりといった直接的な被害が増加する。また、野生状態に比べて先天性四肢奇形個体の発生の比率が高いことなどもあげられる

(Yoshihiro, Gotoh, Minezawa, Muramatsu, Saito, Sugita, & Nigi, 1979)。さらに、行動域が縮小することにより、集団が長時間滞在する餌場周辺の森林への被害も増加してきている(例えば、杉山・岩本・小野, 1995)。いずれにしてもこういったさまざまな要因が、多くの野猿公苑を閉園に追い込む原因となってきたことは確かである。

研究上の立場からも、餌付け群を対象に研究することについては問題があるとの指摘がなされるようになってきた(例えば、伊沢, 1982)。とりわけ、餌付け群が野生群と最も違っていると指摘される点が、個体間の優劣順位の表れ方であった。一般的に、ニホンザルにおける個体間の優劣順位の同定は、攻撃的交渉の方向を調べることによって行われる。すなわち、特定の2個体間の優劣順位は、攻撃をしかける方が優位であり他方が劣位であるという単純な法則に基づく。このため、集団内で観察される攻撃的な相互交渉の質や量は、集団内にどのような個体間の関係が存在するかを表す重要な指標となる。

餌付け集団の給餌場面においては、非給餌の遊動場面に比べて、12倍から17倍という極めて高い頻度で個体間の反発的な相互交渉が生起するという報告がある(Mori, 1977)。また、屋久島において餌付けをしないでニホンザルの研究を行っている丸橋(1986)と古市(1986)によると、1時間にわたって自然集団の採食場面を

観察していたとしても、おとなのサル同士のけんかは平均わずかに0.29回、子ザルを含めても1.8回に過ぎないという。そして、攻撃がまれに起きるのは、採食している仲間同士がたまたま、お互いに1メートル以内に接近してしまったときにいっそう多く発生する。伊沢(1982)も同様の結果を、白山の餌付けされていない野生群に関する何年にもわたる研究から導いており、野生集団においては順位そのものの存在が問い直されるべきだと指摘している。しかし、糸魚川(1987)は、勝山集団の餌付け直後の観察において、7歳齢以上の成体メス間には直線的な優劣順位が存在したことを認めている。さらに、野生群の自然採食場面においても、例えば同じ1本の木で採食できるか否かなどに優劣順位の影響が現れるという報告もあることから(中川, 1994; Saito, 1996)、順位という要因を排除することは妥当ではない。

餌付け群と野生群との違いを実証した研究結果は、餌付けされたニホンザルの行動を研究することの無意味さを指摘しているわけでは決してない。それは、餌付けされたニホンザルの行動を研究し、そこから導き出される個体行動や社会構造の法則を一般化する上での留意点を指摘するものである。和田(1989)は、餌付け集団の餌場においてニホンザルの行動を研究する上での留意点として、『餌場を中心にした社会的行動はすべて林内の遊動時にないものはほとんどないだろうが、著しく強調されたり、極端なゆがみをもって発現する(p. 14)』ことに注意する必要があることを述べている。また糸魚川(1987)は、『餌付けのもたらす歪みは否定できないが、餌付け集団もニホンザル集団であることには変わらない。サ

ルは人為的な餌付けに対し、野生場面とどこかで連続するかたちで適応しているとみなしてよいのではないか(p. 2)』と述べている。根ヶ山(1986)は、餌付け集団の給餌場面と非給餌場面においてニホンザルの母子関係を観察したが、彼は給餌場面においてニホンザルの行動を観察することに、むしろ積極的な価値を認め、次のように述べている。『非給餌場面においては、母子の状態およびその周囲の状況が全く統制されていなかったが、給餌場面とは、見方によれば、母子の覚醒度や母子を取り巻く周囲の状況に対して、一定の条件統制を人為的に行う場面であるということにもなる。こう考えれば、従来妨害要因として母子関係の研究から排除されがちであった給餌という手続きを、ひとつの操作として積極的に位置づけ、分析の対象とすることができる。(p. 9)』

本研究もこのような考え方に立脚し、給餌場面の特殊性を積極的に利用する立場から行われたものと位置づける。いずれにしてもこのような問題は、ヒトを含むすべての動物を研究する研究者が、常に心に留めておかねばならない重大な命題でもある。

なお、勝山集団の餌付けの過程に関する詳しい記述は、糸魚川(1997)に見ることができる。

2-2. 空間的近接性を研究する理由

ニホンザルのように集団をなして生活する動物種において、その動物の社会構造や社会的行動を研究しようとする場合、最も基礎となる研究の単位は、集団を

構成している個々の構成員間の相互交渉と個体間関係である。個体間の行動のやり取り、すなわち社会的相互交渉のすべては、それに関わる個体間の関係を知るための指標となりうるが、これを大別すると、親和的相互交渉と反発的相互交渉とに分けられる。前者は、個体間の空間的な距離を縮めるような働きをする相互交渉であり、個体同士が身を寄せ合う身体接触行動や社会的遊び行動、社会的毛づくろい行動、そして本研究で取り上げた伴食行動などがこれに含まれる。他方、後者は個体間の間隔をとり、各々の個体を遠ざけるように働く相互交渉であり、威嚇行動や直接的な攻撃行動、回避行動などを指す。

集団内の個々の構成員は、さまざまな社会的相互交渉を通じて集団内の他の構成員との心理的・社会的関係を形成しているが、集団内のすべての構成員間的那种のような心理的・社会的関係の総体は、集団内における個体の空間的布置として表れる。換言すれば、そのような個体の空間的布置構造をもって、われわれは動物の社会を、実体のある存在と認めているのである。さまざまな動物種における社会構造やその維持機構、あるいはその変革の過程の研究において、個々の個体間で交わされる社会的相互交渉や、それに基づいて現出する空間的な位置関係を、動物の社会を研究する上での1つの指標として用いる理由がここに存在する。

動物の個体同士が、一般にはある一定距離以上に近づかない現象は、「個体距離(individual distance)」として知られている。また、個体距離によって個体のまわりに確保されている空間を個体空間(individual space)とよぶ。

複数の個体がある空間内に位置しているとき、相互のへだたりはときと場合によってさまざまに異なるが、個体が互いにある距離以上近づかない現象が見られる。このように個体をとりまく空間の中で、他個体が入り込まない範囲を個人空間あるいは個体空間という(糸魚川直祐)。

新版心理学事典, 平凡社, 1981(p. 253)

そもそもこの概念は、著名な動物心理学者であるHediger(1955)が、ユリカモメが互いに一定の距離を保って湖畔の欄干にとまっているのを観察し、動物には種に固有な個体間の隔たりがあることに気づき提唱したものである。さらにHedigerは、種の異なる動物間にも同じように必要な個体間の隔たりがあり、その内外では明らかに異なったタイプの相互交渉が現れることを示した。Hedigerによれば、動物間、あるいは人間と動物間の隔たりの調節の仕方を明らかにするには、このような物理的距離に注目する必要があるという。この考えを人間にあてはめようとした一人がHallである。彼は、ヒトの個体間距離が、対面する者の感じ方や起こりうる交渉のタイプからいくつもの範囲に分けられ、その境界点の位置は同じ文化を共有する者の間ではかなり普遍的に決まっていることを示した(Hall, 1966, 邦訳: 1970)。そして、個体空間が侵害されると、当事者間にはさまざまな反発的、攻撃的行動や逃避行動が、さらには第三者の介入や援助行動が生じる。

ところで、動物の個体関係に関する研究においては、個体の接近あるいは近接行動に基づく空間的近接性を、集団内における個体間関係の指標としてとり上げることが多い。それは、個体間の関係を分析するにあたっては、個体間の反発的な関係をとらえるよりも、親和的な関係をとらえる方が容易であること、すなわ

ち、1頭1頭がどれだけ空間的に離れているかよりも、どれだけ近くににいるかの方が観察が容易であることによる。また、攻撃やけんかなど、多数の個体の力関係の複合によって生じやすい相互交渉を、2個体間の関係に分解してとらえることが困難である(Watanabe, 1979)のに対し、社会的毛づくろいや伴食などの親和的な相互交渉は、それに関与している個体間の関係に分解し、単純化して分析することが容易なためでもある。

2-3. 給餌場面における個体間の近接関係

自然採食場面であれ給餌場面であれ、食物摂取場面における個体間の近接関係のことを「伴食関係(co-feeding relationship)」とよぶ。「伴食」は、野生集団における採食場面においても観察される、ニホンザルの基本的な個体関係である(例えば、中川, 1994; Saito, 1996)。餌付けされたニホンザル集団において、伴食行動に初めて着目したのは河合(1958b)であった。彼は餌場における食餌順位^{註2}の測定の手続きの中から、複数の個体がテスト台の上で反発的な相互交渉なしにムギを摂食する現象をこう命名した。そして、反発的な相互交渉なしにテスト台の上で摂食できる個体間には、強い親和的な結びつきが仮定されたのであった。その後の研究においても、伴食行動は主に個体間の順位関係や順位落差などの測定の手続きとして用いられてきた。しかしながら、順位測定や順位差抽出とは切り離して、本来の意味通り、純粹に個体間の親和的關係を表す指標として伴食行動を

^{註2} 河合(1958b)は、餌付けニホンザル集団において、餌の獲得に関連した優劣順位を測定するために、餌場の中にムギをのせたテスト台を置き、テスト台の上に登ってムギを食べることのできる順番を調べた。これを食餌順位とよぶ。

取り上げた研究はそれほど多くはない(山田, 1965; 藤井, 1974; Koyama, Fujii, & Yonekawa, 1981; 今川, 1984; 根ヶ山, 1986; Imakawa, 1988; Ihobe, 1989)。

霊長類社会において、個体間の優劣関係が採食行動に影響を与えることについては多くの報告がある。特に餌付けされた集団においては、餌の獲得をめぐる反発的相互交渉の出現頻度が高く、高順位個体の方が餌の獲得に有利である(Iwamoto, 1974, 1987; Southwick, Siddiqui, Farooqui, & Pal, 1976; Soumah & Yokota, 1991)。他方、野生の群れでは餌付け集団ほどには優劣関係が採食行動に影響を及ぼさない(例えば、Sugiyama & Ohsawa, 1982)。Furuichi (1983)は、餌付けされていない屋久島の野生ニホンザル集団において採食時の近接関係を調べ、通常の採食は単独で行われ、例えばある個体から1m以内に血縁関係にない成体が1頭でも見られたのは、採食時の観察時間のわずか0.9%に過ぎなかったこと、また、その距離を3mに広げても12.4%に過ぎなかったことを報告している。優劣関係とは別に、丸橋(1986)は、サルが食物パッチ^{※3}をおとずれるときには母系血縁の個体同士が一緒であることが多いと述べ、Furuichi(1983, 1984)とMitani (1986)も、血縁関係が採食中の近接関係に影響を与えていることを示した。しかし、野生集団の採食場面においては、基本的にニホンザルは個体間の距離を十分にとって採食する傾向があり、食物が十分に存在している限り、個体がどのように食物パッチを選択するかには、血縁や優劣順位などの個体間の社会的関係はほとんど影響を与えていないという報告もある(Ihobe, 1989)。

^{※3} サルの食物種は集中分布することが多いので、食物種ごとに集中したその塊を食物パッチとよび、通常は1本1本の木を差す(中川, 1994, p. 35)。

食物の分布の度合い(集中しているか分散しているか)によって、反発的相互交渉の頻度が変わることも報告されている(例えば、Post, Hausfater, & MacCusky, 1980; Aureli, Cordischi, Cozzolino, & Scucchi, 1992)。結局のところ、餌付け集団の餌場か野生集団の自然採食場かという違いは、食物の集中の度合いの相違であり、個体間の優劣関係が採食あるいは摂食の有利さにどのように影響を与えるかは、このような食物の集中の度合いによることがわかってきた(中川, 1994; Saito, 1996)。Mori(1995)は、幸島群の給餌場面において、給餌方法を変化させるという実験手続きを用い、一定量の餌を1度に給餌した場合と、同じ量の餌を2回に分けて給餌したときの、成体メスの食餌量と優劣順位の関係を分析した。その結果、餌を1回でまいた場合には高順位成体メスをもっとも多量の餌を獲得し、2回に分けた場合の1回目にも順位が高い個体の方がより多くの餌を摂取したことを見いだした。しかし、2回に分けた給餌の2回目には、食餌量と成体メスの優劣順位との間には相関はなかった。また、給餌時間中のどの時間帯にどの程度の摂食をするかという摂食スピードには順位の影響が現れ、順位の低い個体は早い時間帯に急いで摂食するなど、それぞれの順位クラスによって摂食の戦略が異なることを明らかにした。

餌付け集団における給餌場面とは、限られた狭い範囲に餌という極めて誘因価の高い対象が存在する事態であり、屋久島のニホンザル集団で観察されているような自然状態とは異なった特殊な事態であるということが出来る。給餌場面は、人間がある種の操作を加え、集団の付置している空間を凝縮させ、個体間の距離

を人為的に短縮させた一種の実験場面であるということができる。このような、いわばある種極限的な事態において、各々の個体は、各自が最も安全に、かつ可能な限り最大量の餌を獲得するように行動するものと考えられる。その結果の一つの表れとして、給餌場面においては非給餌場面に比べてかなり高い頻度で反発的な相互交渉が生起するのである(Mori, 1977)。すなわちこのような場面は、ニホンザルにとっては極度に不安定で緊張的な場面であると考えられる。それゆえ、このような場面において、反発的な交渉なしに近接している個体間には、河合(1958b)が仮定したように、むしろ積極的な親和的關係の存在が推測される。ここにこそ、餌付け集団における給餌場面をその観察対象とする理由が存在する。

第 3 節 本研究の目的

Chance(1963)は、動物の社会構造を理解するためには、集団を構成する個体間の関係を明らかにすることが不可欠であり、そのためには社会的関係における心理的絆(psychological bond)の解明が重要であると早くから主張していた。そして、個体間の親和的な絆は時空間的の近接関係によって測定できると考えた。勝山集団における初期の研究において、前田(編, 1967)とItoigawa(1973)は、集団中心部の成体オスに対して、時空間的にさまざまな場面で近接し追従する低順位血縁系のメスたちに注目し、これらのメスたちを低順位追従メス(submissive followers)とよんだ。そして、集団構造を変革していくのはこれらの低順位追従メスであるかもしれないと指摘した。これらの研究を受けて、藤井や小山は、給餌場面における伴食関係や、休息場面における毛づくろい関係に関する詳細な分析から、これら低順位追従メスたちの個体ごとのプロフィールや社会的行動の特徴を描き出してきた(藤井, 1974; Fujii, 1975; Koyama et al., 1981; 小山, 1998)。ところで、霊長類の社会的行動に関する研究において、個体間の親和的關係の指標として主に用いられる社会的毛づくろい行動は、関与する個体間の近接性をその前提としている。しかし藤井(1974)が観察したように、給餌場への入場時や給餌場からの退場時、あるいは給餌場面において特定の成体オスに追従する低順位追従メスが、必ずしもその成体オスとの毛づくろい関係を持つとは限らない。そのため、毛づくろい関係のみをもって個体間の親和的關係の指標とすることには慎重でなくてはならない。

勝山集団におけるニホンザルの社会的行動に関する研究においては、集団内における個体間の関係が常に重視され、個体間の関係を明らかにするところから、ニホンザルの生涯発達やニホンザル集団の変遷を解明していこうとする立場をとってきた。とりわけ未成年期における個体発達を解明することの重要性は先に指摘したとおりである。Itoigawa(1973)は、既存の社会構造を変革していく可能性を低順位追従(成体)メスの中に仮定したが、これに対し藤井(1974)は、成体の追従メスは既存の体制にすでに組み込まれてしまっているために、成体オスを追従することで一時的な順位上昇は見られても血縁順位間に変革をもたらすまでにはいたらないと指摘する。そして、追従個体として変革的意味を持ちうるものは未成年体の追従個体であると結論した。

筆者は先行する研究の中で、給餌場面における未成年体の伴食関係が血縁系統の優劣順位の影響を強く受けることと、一部の中・低順位の未成年体メスが中心部の成体オスと強い伴食関係を持つことを明らかにした(今川, 1984; Imakawa, 1988)。さらに、休息場面における近接関係の分析においても、中・低順位の未成年体メスが成体オスと高頻度に近接していたことを明らかにした。そして、未成年体の社会的関係の形成に、成体オスが深く関与している可能性を示唆した。さらに、母親のいない未成年体、いわゆるみなし子の多くが成体オスと強い伴食関係を持つことも示した。未成年体が成体オスなど特定の他個体を追従することは、その相手個体に対して依存的に関わっているという意味合いが強いと思われ、そこにはChance(1963)のいう、心理的絆の存在が想定される。

餌付けされたニホンザル集団の給餌場面を研究対象とする本研究においては、未成体は給餌場面で誰と近接して摂食するか、すなわち伴食相手を、その個体発達の過程で自ら選択していくことを前提とする。そして、未成体は最も高い頻度で伴食している相手個体に対して最も強く依存しており、その相手個体との間に強い心理的な絆を結んでいると考える。それゆえ、給餌場面における未成体の伴食関係を研究することは、ニホンザル未成体の心理・社会的発達を明らかにする上で重要な意味を持つとともに、ニホンザル社会の集団構造の変革過程を解明するためにも重要であると考えらる。

本研究は、勝山集団の4歳齢以下のすべての未成体を観察対象とし、給餌場面における未成体の伴食関係に関する長期間にわたるデータ収集に基づいて、未成体の社会性の発達あるいは社会的関係の発達の變化を、伴食関係の移り変わりから描き出すことをその目的とした。そして、餌付け集団の給餌場面が、ニホンザル未成体の社会的発達にどのように関わっているのかについても考察を試みる。

第 2 章 方 法

第 1 節 観 察 対 象

1 - 1 . 勝山集団の歴史

勝山集団は、1958年(昭和33年)に当時的大阪大学文学部心理学研究室によって餌付けされて以来、現在まで40年間にわたり、その集団構成員の出自と血縁関係のすべてが継続的に把握されている、他に類を見ない貴重な野外集団である。その行動圏は、餌付け当初は6.5km×6.5kmほどの広さであったが、その後、食物供給源であった雑木林の伐採と針葉樹の植林の増加などによる生息環境の悪化や、餌場であたえられえる餌に対する依存度の増加などによって、現在では神庭の滝溪谷にある餌場を中心とした、約2km四方の狭い範囲に限られるようになった。また、集団の成員数も餌付け当初の103頭から、その後の出産、死亡、集団からの離脱などの自然増減、および個体数調節のための一部成員の捕獲(1962年以降)などの様々な要因、そして分裂などの集団の変革および分裂集団の人為的な駆除などによって変化し、1998年9月時点における成員数は226頭となっている(勝山集団の詳細な歴史は糸魚川, 1997を参照)。

1 - 2 . 勝山集団における研究の流れ

勝山集団では、1958年の餌付け以来、多くの研究者によって集団のさまざまな側面に関する資料が蓄積されてきており、その概略は糸魚川(1983, 1997)に見ることができる。勝山集団における研究は、ニホンザル行動の詳細な観察データから導き出される個体間の関係を繋ぎ合わせることで、集団の社会構造とその変革

過程を解き明かしていこうとしてきた流れがある(鵜飼, 1971; Itoigawa, 1973; Oki & Maeda, 1973; 藤井, 1983)。

藤井(1974)は、個体間の心理的結びつきを重視し、『個体が階層の中で一般化されるのではなくて、個々の結びつき、言い換えれば個体関係を重視すべきである(p.3)』と考えた。彼は中心部成体オスと成体メスとの間の個体関係を詳しく分析する中で、中心部成体オスと、多くの場面で親密な関係を結んでいる成体メスの存在を見だし、このような成体メスのことを「追従個体」とよんだ。藤井は、中心部成体オスと成体メスたちの間に見られる時空間的近接関係を、餌場への入場時と退場時、および餌場での食餌時と休息時の4場面において測定し、中心部成体オスを核とするサブグループが存在すること、すなわち集団のメンバーが心理的結びつきを持って分節化していることを示した(藤井, 1974; Fujii, 1975)。

Koyamaら(1981)は、勝山集団を含むニホンザルの7つの餌付け集団を対象として、個体の密集度とけんかの頻度から集団構造の比較研究を行った。彼らは、集団の餌場の中心に直径8mの円を描き、その中に一定量の餌を均等にまいた上で、円の中にどの程度の数のサルが入って摂食するかによって集団の凝集性を測定した。さらに、30分間の測定中に起こったけんかの音声をカウントして攻撃的交渉の指標とした。その結果、勝山集団は他群と比較して凝集性が低く、けんかの頻度も少ないことが明らかとなった。

黒川(1973)は、個体間の距離や攻撃場面における第三者の介入行動の分析から社会構造を論じるとともに、野外における実験を通じて集団の分節性を検証し

た。また、生後6カ月までの幼体の社会的行動の発達調査を先駆的研究として行っている。安藤(1978, 1982, 1998)は、グルーミング行動を指標として、3歳以上の全個体の個体関係を計量的手法によって分析し、個体関係の総体として集団の継時的な社会構造を論じた。渡辺(1981, 1985)は、やはり4歳以上の全個体を対象として研究を行い、個体間の近接や伴食といった行動を指標として主に成体オス・メス間の個体関係、および準成体期におけるオス・メスの個体関係を論じた。

筆者は、未成体の社会的関係に関するはじめての総合的な調査を行い、給餌場面における未成体の伴食関係と、休息場面における個体間の近接関係を分析するとともに、すべての未成体を観察対象とした社会的相互交渉の分析を行った(今川, 1984)。その結果、給餌場面においては、高順位の未成体の多くが母親と近接しているのに対し、中・低順位の未成体オスは同年齢個体と、同じく未成体メスは中心部成体オスとよく近接していることを明らかにした。また、休息場面の近接関係においても、オスの未成体は2歳頃から同性同年齢個体との高い近接を示すのに対し、2歳齢から4歳齢の未成体メスは成体オスとの高い近接を示した。さらに、社会的遊び行動における未成体の結びつき方は、性と年齢、および血縁系統順位に規定されることを示した。

Itoigawa(1993)は、勝山集団における成体オス間の個体関係を詳細に調べ、成体オス同士の間では敵対的な行動がほとんど起こらないことや、成体オス同士が互いの距離をコントロールしていることなどを明らかにした。また、餌付けの進行に伴う敵対的行動の現れ方の変化や、過去に起こった集団の分裂を詳細に記述

している。さらに、30年以上にわたる勝山集団の歴史と、集団の変遷についての総括を著した(糸魚川, 1997)。

Nakamichi, Kojima, Itoigawa, Imakawa, & Machida(1995a)は、1976年から17年以上にわたって勝山集団の第1位オスであったM65 Rikinioの死亡の前後で、中心部の成体オス、メス間の社会的関係がどのように変動したかについての詳細なデータを示した。小島は、ニホンザル幼体および未成体の社会的関係に及ぼす母親との近接の影響や、兄弟の有無がそれに及ぼす影響を詳細に検討し、ニホンザル未成体が獲得していく仲間関係に母親や兄弟が大きく影響を与えていることを明らかにした(小島, 1994, 1996; Kojima, 1998)。また加藤(1996)は、老化という現象が老齢個体にどのような社会的関係の変化を与えるのかを、成体メスとの詳細な比較を試みることによって明らかにしようとした。

このように、勝山集団における個体関係の研究は、生後間もない幼体から未成体、準成体、成体、そして老齢個体まで、その個体発達のさまざまな側面に主題を得て行われてきた。とりわけ幼体期、未成体期における社会的発達と個体関係の獲得過程を研究することは、一方ではニホンザル社会の安定性を説明しながら、他方ではニホンザル社会の変動をも説明するという点で極めて重要な意味を持つ。なお、大阪大学人間科学部比較行動論講座における1970年代以降の研究は、糸魚川・南(編, 1998)にまとめられている。

1-3. 血縁系統と血縁系統間順位

勝山集団においては、1958年4月時点で推定年齢が5歳以上^{註4}であったメスを血縁系統の祖として38の母系血縁系が抽出され、それぞれに異なった系統名が与えられた。これら38の血縁系統はその後の40年間に、個体の死亡や捕獲、あるいは集団の分裂などによって20の血縁系統が消滅し、1998年9月時点の勝山集団には18の血縁系統が残るだけとなっている。

Nakamichi, Itoigawa, Imakawa, & Machida(1995b)は、勝山集団において6歳齢以上のすべての成体メス間の優劣順位の測定を試み、中順位と低順位の血縁系においては例外が見られるものの、全体としては同血縁の成体メスの優劣順位が近接していることと、血縁系統間には原則的にほぼ直線的な優劣順位がみられることを示した。本研究では未成年を研究対象としているが、未成年の優劣順位に関しては勝山集団においても十分な検討がなされてきていない。しかし、母ザルを失ったみなし子のような特殊な例を除けば、未成年の優劣順位が母ザルの優劣順位に近似するという一般法則に基づいて、未成年の優劣順位を分析要因に含めることに問題はないと考える。

本研究においては、個体間の優劣順位が血縁系統間の優劣順位に反映されているという事実に基づいて、順位に関する分析を行う際には、すべての個体の優劣順位を論ずる煩雑さを避けるために、血縁系統間の優劣順位を便宜的に用いることとする。以下、本論文では、血縁系統間の優劣順位のことを、血縁系統順位

^{註4} まもなく推定5歳になるメス3頭とまもなく推定4歳になるメス3頭、合計6頭の個体も例外として血縁系統の祖とされた(糸魚川, 1997)。

とよぶ。さらに、高順位血縁系、中順位血縁系、低順位血縁系にそれぞれ属する未成年を、高順位の未成年、中順位の未成年、低順位の未成年と表記する場合がある(次節・2-7 参照)。

1-4. 個体の命名

勝山集団では、個体の命名はあらかじめ定められた法則によって行われる。1958年に各血縁系統の祖とされたメスには、Rika、Beraなどという2母音の名前が与えられたが、この名前は同時に血縁系統名を表すものとされ、上のそれぞれのメスを祖とする血縁系統は、Rika系、Bera系と命名された。各系統の子孫にはその性別および出生順によってこの系統名を語尾変化させた名前が付けられる。例えば、Rikaの長女は Rikia、次女は Rikina、Rikinaの長男は Rikinioといった具合である。ただし、このような名前は、個体が完全な成体になってから与えられることになっており、この命名法以外に、例えば Rikinioは Rikinaが1965年に産んだオスの子どもであるという意味で、"M65 Rikina"(名前先頭のMはオス、Fはメスを表す)と表記することもある。5歳未満のすべての個体の名前は後者の方法によって付けられている。

1-5. ニホンザルの年齢区分

ニホンザルの発育に基づく年齢区分は、オスとメスとではわずかに異なっている。オスでは4歳半の秋から冬の交尾期で、ほとんどの場合精子の形成が見ら

れ、メスを妊娠させることができる(和, 1982)ことから、5歳ではいちおう成体といえるが、その後も数年間身体の発育は続き、社会的な行動ともあわせて完全な成体(full adult)とみなされるのは、10歳近くになってからである(糸魚川, 1982)。

他方メスでは、初産の年齢が5歳から6歳(餌付けをしない野生群では6歳から7歳：杉山, 1984a)であるが、まれに4歳齢で出産する個体もいる。このことから、勝山集団では、オス・メスともに4歳齢を準成体とよび、その時期を準成体期、5歳齢以上を成体とよび、その時期を成体期とよぶ。これに対し、オス・メスともに4歳齢未満を未成年体、その時期を未成年体期とよぶが、未成年体の中でも0～1歳頃までのものを幼体、その時期を幼体期とすることができる(糸魚川, 1997)。研究者によっては、より細かい区分をする場合もある(例えば 河合, 1969; 長谷川真理子, 1983; 森・宮藤, 1986)が、本研究では原則として上の糸魚川の年齢区分を用いることとし、本論中では生後1年までの未成年体を幼体、その時期を幼体期とよぶ。本論中における未成年体、および未成年体期は、幼体、および幼体期を内包するカテゴリーと定義する^{註5}。

1-6. ニホンザル集団の中心－周辺構造

ニホンザルの集団を見ると、その集団成員の空間的分布の中心に高順位成体オスとほとんどすべての成体メスおよび未成年体のオス・メスが、また、周辺部に残りの成体および未成年体や準成体のオスがそれぞれ付置している。このような集団

^{註5} 第3章・第1節においては、生後48カ月齢から54カ月齢までの準成体期前半に関するデータも一部使用しているが、この月齢の個体も未成年体とよんでいる。

成員の模式的な空間付置を、集団の中心－周辺構造という(伊谷, 1954; 河合, 1969)。しかし、集団成員の空間付置をより細かく分析した結果、あるいは野生群における研究に基づいて、近年、このような単純化された模式的な集団構造のとらえ方には批判も出されてきている(例えば 伊沢, 1982)。

従来、勝山集団では、集団の社会構造の分析において、他の多くの研究と同様に、中心－周辺という考え方をとってきたが、これは、概括的に見る限り、集団構造のこのようなとらえ方が勝山集団に適用できると考えられたためであった(鵜飼, 1971; 渡辺, 1981; 糸魚川, 1997)。本研究は集団構造の詳細な議論を目的としていないが、そのとらえ方は従来と同様であり、本研究では、主に餌場を中心として遊動生活を営んでいる勝山集団の、いわゆる集団の中心部をその観察対象とし、餌付けされた集団に特徴的な、かつ、彼らの遊動生活の中でも重要な位置を占める餌場と給餌場面をその主たる観察場面と定めて研究を行った。

第2節 伴食関係の研究手法

2-1. 観察の概要

餌付け集団である勝山集団では、原則として午前と午後にそれぞれ1回ずつの給餌が行われる。給餌の時刻は、季節や天候、その他集団の遊動の状況などの影響で定刻を定めることはできないが、およそ11時30分頃と16時頃に行われることになっている。

勝山集団の餌場周辺は、長さが約200m、幅約50mほどの南北に細長いほぼ平坦な谷底部となっており、その細長い谷の中央を北西から南東に向けて川が流れ、川に沿った平坦な部分を餌場として利用している。川と餌場をはさんで、その両側は高度差約200mの絶壁となっている。餌場およびその周辺地域の面積は、川の部分を除いて約12,000m²であるが、実際に餌がまかれる部分(以下、給餌域とよぶ)はそのうち約5.1%にあたる612m²であった。

本研究においては、この給餌域を含む餌場の中心領域を28のブロックに分割して、同一ブロック内にどのような個体が滞在しているかを調べた。全28ブロックのうち、給餌域が含まれるのは16ブロックであり、これらのブロックを給餌ブロックとよぶ^{※6}。本研究においては、同一給餌ブロック内で摂食することを伴食(co-feeding)、伴食している個体を伴食個体(co-feeder)と定義したが、給餌ブロックでないブロックであっても、そこに同時に滞在している個体は便宜的に伴食個

^{※6} 給餌ブロックには、道路や岩、段差などで明確に分割されている部分と、平坦で連続した餌場内の部分を、置き石を埋めるなどして人工的に区分した部分があり、給餌ブロックの面積は5m²~66m²であった。

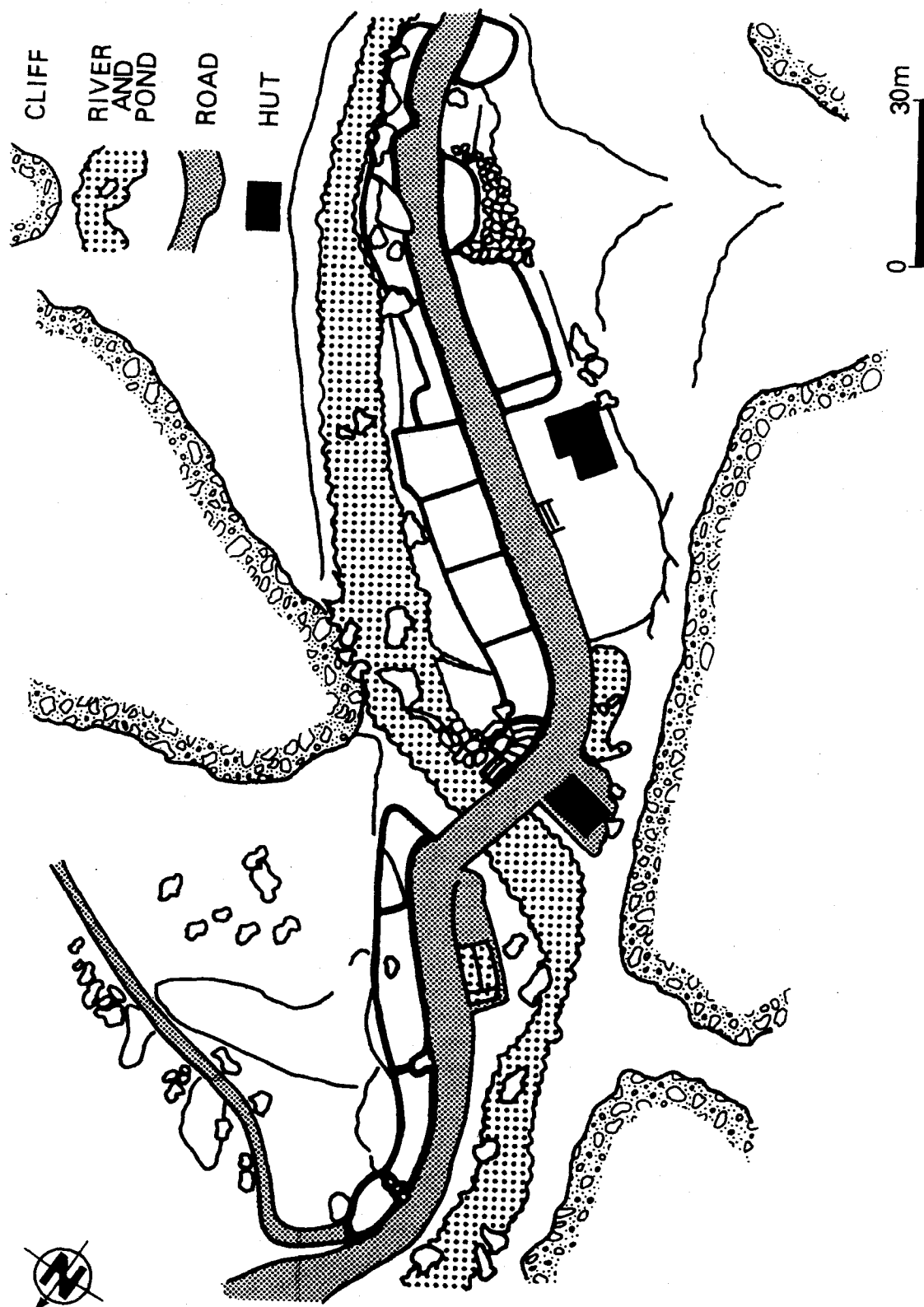


図2-1-1 勝山集団の餌場周辺の略図および観察のために設けられた給餌ブロック(太線で囲まれた部分)

体とみなした。図2-1-1に、餌場とその周辺の概略図を示し、図中に観察のために区分した給餌ブロックの設定線を示す。

2-2．給餌場面における観察の方法

給餌は通常2人(管理者ないしは研究者)で行うことになっており、その方法は観察期間を通じて一定であった。餌は生の小麦と大豆の混合であり、これが給餌域内にほぼ均等にまかれるが、給餌開始後、給餌域のすべてに餌がまかれるのに要する時間は約1分30秒であった。午前の給餌量は約6kg、午後の給餌量は約12kgであり、1日の総量としては、1頭あたりおよそ20gから150gが与えられている(Itoigawa et al., 1992)。

観察は、給餌の開始時より3分後に、観察者が餌場の北端にあたるブロックから出発し、あらかじめ定められたルートに従って餌場内を巡回しながら、餌場内に存在する個体の位置をブロックごとに記録するという方法で行われた。個体位置の記録にはマイクロカセットレコーダーを用い、観察者が1頭1頭の個体を識別しながら、ブロックごとに個体名を録音していくという方式を取った。記録された個体名のデータはデータシートに転記し、伴食関係の分析のためにさらにこれをコンピュータに入力した。

給餌場面においては、餌場内を移動しながら摂食する個体がいるため、1頭の個体が1回の巡回中に複数のブロックで記録される場合がある。その場合は、その個体が最初に記録されたブロックのみを摂食ブロックのデータとして採択し

た。

なお本研究では、雨天時と降積雪時には原則として観察を行わなかった。これは、雨天時と降積雪時には、個体間の近接関係や相互交渉の質や量に、それ以外の天候のときと違いがある場合があるからである。

2-3. 観察の信頼性の検討

給餌場面における伴食関係の観察は、餌場内を巡回して、観察されるすべての個体を記録していくという方法をとるが、集団の全成員が給餌域内で摂食するわけではなく(渡辺, 1981)、また、給餌域内で摂食している個体のすべてを記録できるとは限らない。そこで、給餌時に、餌場周辺に実際にはどの程度の個体が存在しており、本観察法によってそのうちどの程度の割合の個体がチェックできるのかについて検討した。この目的のため、観察者とは別の、個体数のカウント作業に熟練した餌場管理者が、短時間に餌場内を巡回して個体数をカウントし、筆者の観察によって得られた個体数と比較した。

個体数をカウントした餌場管理者は、餌まき直後より最低3回餌場内を巡回し、できる限り短時間に、またできる限り個体の重複のないように、餌場とその周辺で観察されるすべての個体を、数取り器(カウンター)を用いてカウントした。個体数カウントのための1回の巡回に要した時間は約1分30秒から2分30秒であった。これを、同日の同じ給餌時において筆者の観察で記録された個体数と比較したのが表2-1-1である。

表2-1-1 餌場付近で観察された全個体数(餌場管理者の3回以上の
カウントの平均)と筆者が観察した個体数の比較

年 月	観察日	給餌時に観察 された個体数(A)	餌場付近で観察 された全個体数(B)	(A/B) × 100
1983年 6月	24日 a.m.	135 *	171.0 *	78.9
	p.m.	152 *	173.0 *	87.9
	25日 a.m.	150 *	165.0 *	90.9
	p.m.	157 *	174.0 *	90.2
	26日 a.m.	153 *	175.3 *	87.3
1983年10月	22日 p.m.	184	218.0	84.4
	23日 a.m.	194	219.0	88.6
	24日 p.m.	205	222.0	92.3
1983年11月	21日 a.m.	190	207.0	91.8
	p.m.	195	229.3	85.0
1984年 1月	30日 a.m.	177	202.7	87.3
1984年 2月	24日 a.m.	190	192.7	98.6
	p.m.	136	190.3	71.5
1984年 3月	29日 a.m.	168	194.3	86.5
	p.m.	183	202.3	90.5
1984年 5月	7日 p.m.	185	196.7	94.1
	30日 a.m.	201	228.4	88.0
	p.m.	196	229.3	85.5
1984年 6月	24日 a.m.	214	226.7	94.4
	p.m.	206	231.3	89.1
1984年 7月	24日 p.m.	212	239.7	88.4

* : 1983年生まれの個体を除く

この方法による観察個体数の比較は、1983年6月から1984年7月までの間に合計21回行われた。表中、1983年6月の観察分に関してのみ当年生まれの個体の数が除外してある以外は、すべて観察された全個体数である。筆者の観察法によって記録される個体数は、餌場周辺に存在するとみなされる全個体数の85%から90%にあたり、平均は88.2%であった。熟練者の短時間の巡回によってカウントされた個体数の中には、本研究の観察範囲外(28のブロックの範囲外)である、餌場を見下ろす崖の上や、樹上、岩陰などにいた個体も含まれているので、実際に給餌域とその近辺に存在し、筆者の観察法により記録される個体数よりは大きい。このことから、88.2%という値はこの集団の大半のサルが観察されたということを示しており、必要とするに十分な量のデータが得られたことを示すものと考えらる。

2-4. 伴食率の計算方法とクラスターの抽出法

観察によって得られた個体の摂食ブロックのデータは、研究室のコンピュータを用いて入力・ファイル化され、大阪大学大型計算機センターの計算機により必要な計算処理がなされた。個体の伴食関係を分析するために、本研究では直接に2個体間の伴食率を算出するだけでなく、クラスター分析(Morgan, Simpson, Hanby, & Hall-Craggs, 1976)の手法を用いた検討も行った。

まず、すべての個体の組み合わせごとの伴食率にもとづいて、SLCA(Single Link Cluster Analysis)樹形図を描いた。2個体間の伴食率の算出にあたっては、そ

それぞれの個体の餌場での観察率を考慮した補正のため、次式が用いられた。

$$Co_{AB} = \frac{AB \text{ co-feed}}{A \text{ present} + B \text{ present}} \times 2$$

ここで、AB co-feedは個体Aと個体Bの伴食回数、すなわち当該の2個体が同一ブロック内でチェックされた回数を、A present、B presentはそれぞれ、個体AとBがいずれかのブロックでチェックされた回数を表す。この式により、例えば個体Aと個体Bの伴食が10回観察され、個体AもBもともに10回ずつ観察されていたならば、次式により、伴食率は100%となる。

$$Co_{AB} = \frac{10}{10 + 10} \times 2 = 1.0(100\%)$$

大型計算機による計算処理により、全個体を母集団として、すべての個体の組み合わせについて伴食率が計算され、図2-1-2に例示されるような樹形図が得られる。次に、得られた樹形図から、伴食頻度の高い個体の集合、すなわち伴食クラスターを抽出するが、本研究では、全個体のうちの3分の1の個体がいずれかのクラスターに含まれるようなレベルを設定し、このレベルに基づいて伴食クラスターを抽出した。すなわちこの基準によって、観察された全個体のうち3分の1の個体は1頭以上の他個体と同じクラスターに含まれることになり、残る3分の2の個体は他個体とは結びつかず、単独のクラスターを形成したことになる。また、餌場への出場回数が極端に少なく、ほとんど観察されなかったような個体は分析を歪めてしまう危険があるため、個体の観察回数が、当該の期間の全観察回数の

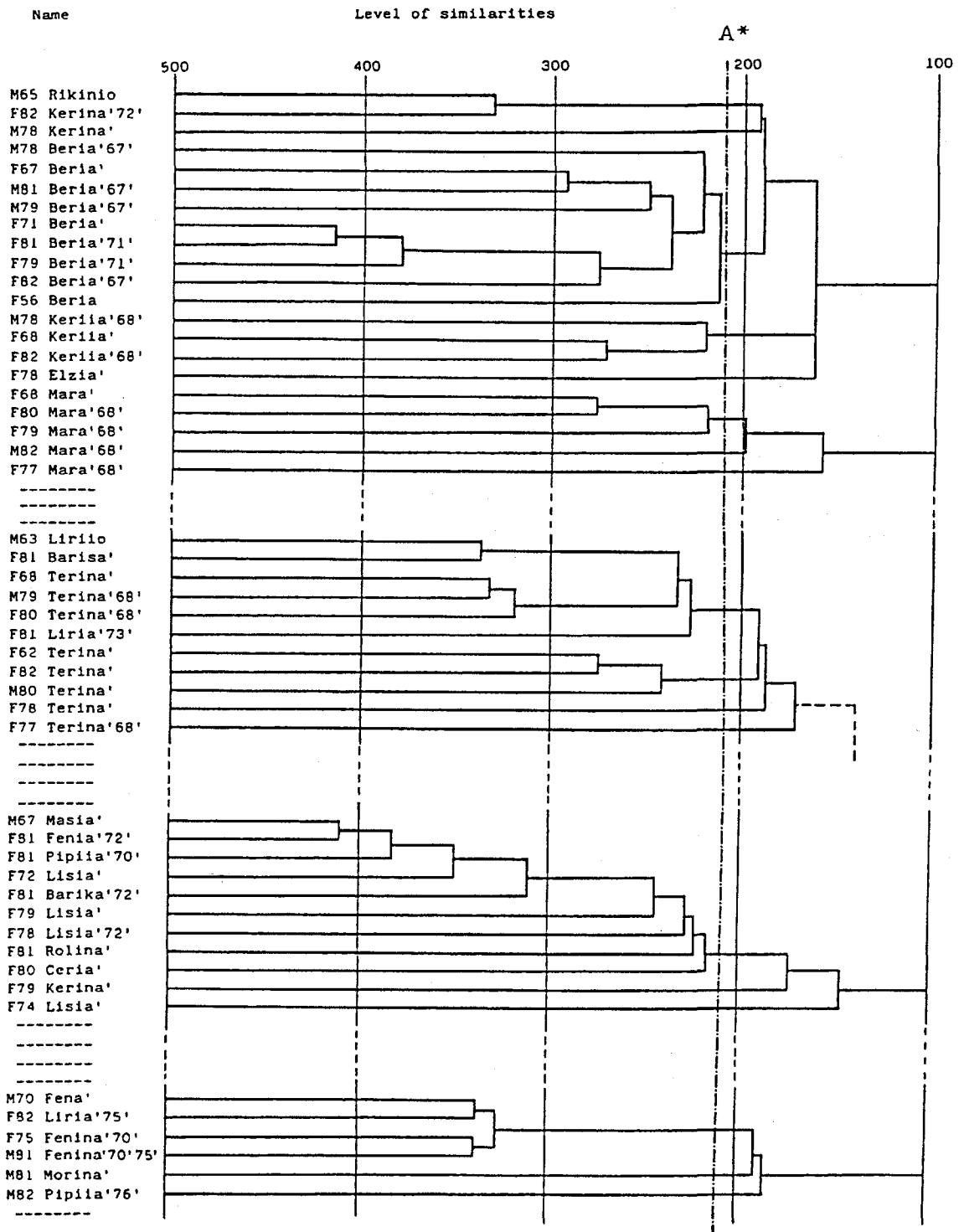


図2-1-2 伴食関係によるSLCA樹形図

A*: 本研究においては、観察された全個体の3分の1がいずれかのクラスターに含まれるような基準値を定め、これをA*としてクラスターを抽出した。

3分の1に満たないものはすべて分析から除外した。

2-5. 最頻伴食相手個体

本論の中で最も重要な概念となるのが、「最頻伴食(the most frequent co-feeding)」と「最頻伴食相手(the most frequent co-feeding partner)」である。これは、伴食に関するデータの処理結果から得られる、各々の未成体が最も頻繁に伴食を行う関係と、その相手個体を指す。本研究では、給餌場面における伴食率の高さが個体間の親和的関係の指標とみなされるので、最頻伴食相手個体は、分析の対象とした個体が最も強い親和的関係を結んでいる相手個体を表しているとみなされる。

2-6. 結果の処理

結果の処理における統計的手法としては主として分散分析を用いた。分散分析によって、設定された要因(主効果)に有意性が認められた場合の主効果多重比較検定には、FisherのPLSD(Protected Least Significant Difference)を用いた^{註7}。また、小標本に関する独立多群の差の検定においては、分散の均一性を検証するために、まずBartlett検定を行い、等分散が検証されれば分散分析を、不等分散であればKruskal-Wallis検定を用いてこれを行った。

分散分析の結果、有意性が認められた主効果に関しては、さらに各発達段階(月齢、年齢)における各要因間の検定を行い、有意なものについてはこれを図中^{註7} なお、本研究においては、主効果間の相互作用に関しては下位検定を行っていない。

に示した。

2-7. 血縁系統の優劣順位による区分

本研究が行われた当時の勝山集団の血縁系統数は20であった。本研究ではこれら20の血縁系統を、通常の観察において記録される、主に反発的相互作用から導き出される個体間の優劣順位にもとづいて推定された、血縁系統間の優劣順位によって3つに分割した。そして、それら各々の複数の血縁系統の集合に対して順位の概念を適用し、それぞれを、高順位血縁系、中順位血縁系、低順位血縁系とよび、結果の各項における分析においては、これら3つの血縁順位グループ間の比較検討を行った。表2-1-2に、血縁系統の優劣順位によって分割された、3つの順位グループに属する血縁系を一覧にして示す。

2-8. 個体の年齢

ニホンザルの出産は、例年、おおよそ4月中旬から6月下旬の約2カ月半の間に起こり、出産日の中央値は5月中旬にある(Itoigawa et al., 1992)。そのため本論で個体の年齢を表すときには、便宜的に5月時点での年齢で表すこととし、すべての個体が翌年の5月1日に1歳齢ずつ加齢するものとした。そのため、ある年に出生した個体は、4月生まれでも6月生まれでも、翌年5月には1歳齢として扱った。このため、個体の実年齢と本論文中の分析における年齢との間には、最大で約3カ月の誤差が含まれるが、特に断らない限りこの誤差については問題としない。

表2-1-2 1983年時点における血縁系統順位と
分割された3つの血縁系統順位グループ

高順位血縁系	中順位血縁系	低順位血縁系
1. Bera	4. Elza	11. Fena
2. Mara	5. Kera	12. Mora
3. Masa	6. Tana	13. Pipa
	7. Tera	14. Rola
	8. Bara	15. Lipka
	9. Fera	16. Mona
	10. Lira	17. Jura
		18. Viva
		19. Lisa
		20. Cera

注：数字は血縁系統の優劣順位を表す

第3章 結 果

観察の概要

図3-0-1に、本研究全体の観察期間の概要を示す。

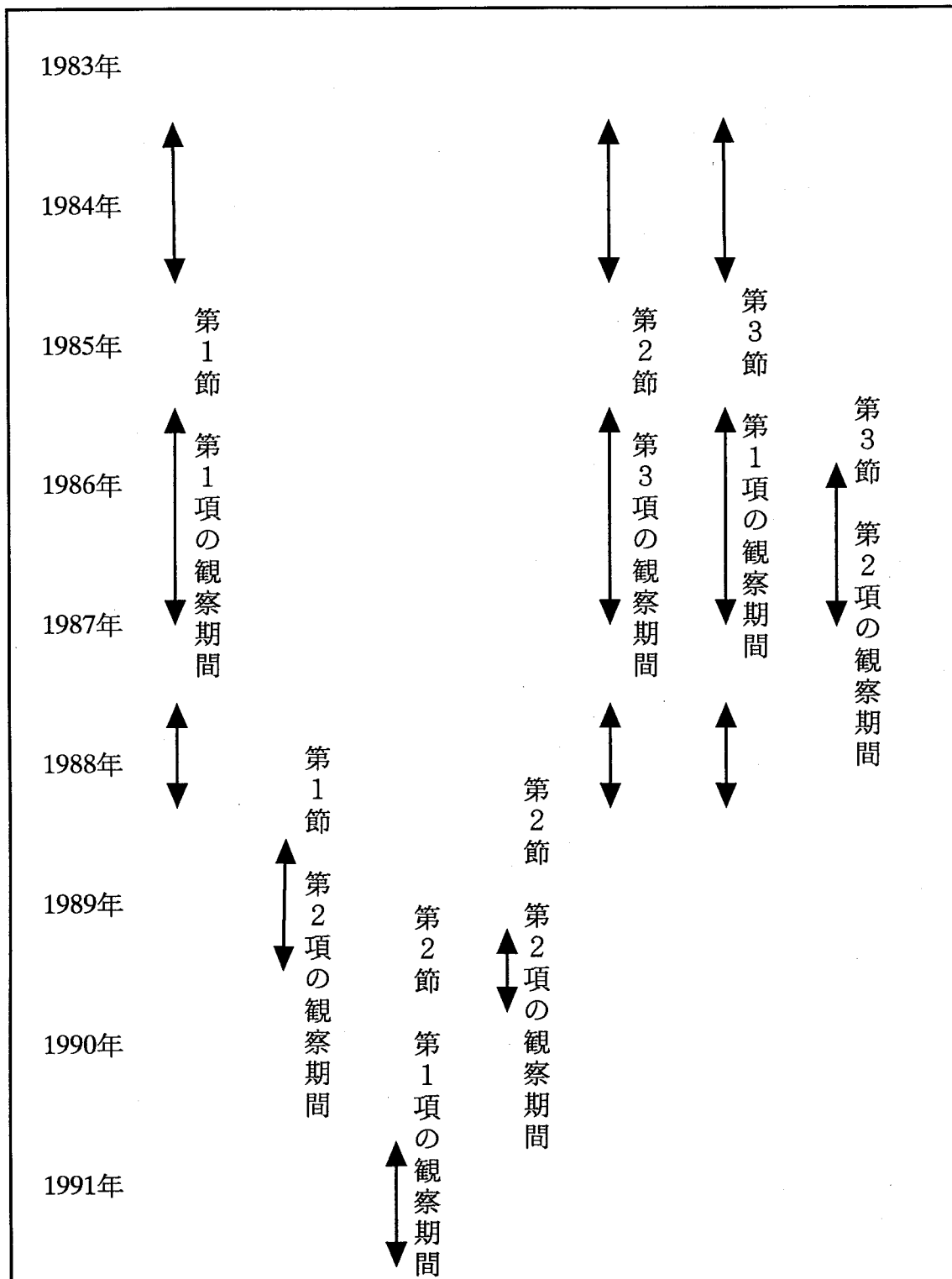


図3-0-1 本研究の観察期間一覧

第1節 給餌場面における未成体の伴食関係

1. 給餌場面における未成体の伴食関係の発達

1-1. 本項の目的

筆者は、1983年から1984年の2年間、15カ月間にわたって、0歳齢個体を含むすべての未成体の伴食関係を調査研究し報告した(今川, 1984; Imakawa, 1988)。これらの研究は、未成体が給餌場面において誰と近接して摂食するか、すなわち伴食相手に関する選択の傾向が未成体の性によって異なることや、未成体が属する血縁系統の優劣順位に対応して伴食相手を選択する上での戦略の違いがあることなどを明らかにした。しかし、ニホンザル集団がその集団史の中で、社会構造や個体関係の一般的な特徴を変化させる可能性がある(糸魚川, 1997)ことを考慮すれば、さらに長期にわたってデータを蓄積し、そこから個体関係の一般的パターンを抽出することが望ましい。

そこで本研究は、先行研究のデータ収集の期間をさらに延長して継続し、より多くの未成体についての資料を蓄積することによって、先行研究において明らかになった未成体の伴食関係のパターンをさらに詳細に検討し、ニホンザル未成体の、給餌場面における近接関係に基づいた社会的発達の一般的特徴を描き出すことを目的として行われた。

1-2. 方 法

1-2-1. 観察期間

本観察は、1983年5月から1984年7月の15カ月間と、1985年5月から1986年12月の20カ月間、および1987年7月から1988年3月の9カ月間、計44カ月間にわたって行なわれた。この44カ月間における総観察日数は218日間で、この間に347回の給餌場面が観察された。

1-2-2. 分析対象個体

給餌場面における伴食行動の観察は、観察時に集団を構成していたすべての個体を対象にして行われたが、本項における伴食関係に関する分析は、観察を行った時点で4.5歳齢以下であったすべての未成体を対象として行われた。本項の分析においては、勝山集団のすべての未成体の伴食に関するデータを、観察時点での未成体の月齢・年齢によって表3-1-1のようにまとめ、発達的变化を横断的に分析した^{註8}。分析した未成体の性別、血縁系統順位別の個体数を表中に示す。

本項の分析においては、1歳齢以下の幼体期に関してはデータを3カ月ごとにまとめ、1歳齢以降は6カ月ごとにデータをまとめた^{註9}。これは、幼体期における個体発達が、それ以降の時期に比べて急激な変化を示すことと、ニホンザルにおける固形物の摂取が幼体期の3カ月齢前後から始まることから、伴食関係の発達的变化の分析において、この時期をより詳細に検討する必要があったためである。

^{註8} 糸魚川(1997)の発達区分に従えば4.5歳齢は厳密には準成体期にあたるが、本項では未成体に含まれる。

^{註9} 本項の分析に使用したデータに関しては、日齢の差を考慮していないため、1歳齢以下においては、最大で1カ月の誤差が含まれる可能性があり、1歳齢以降のデータに関しては、最大で3カ月の誤差が含まれる可能性がある。

表3-1-1 観察個体数

本項において分析に用いたデータ	本項内における表記	性別	血縁系統順位		
			高順位	中順位	低順位
生後1・2・3カ月齢時のデータ	1・2・3カ月	オス	7	11	2
		メス	5	12	6
生後4・5・6カ月齢時のデータ	4・5・6カ月	オス	15	23	14
		メス	9	36	22
生後7・8・9カ月齢時のデータ	7・8・9カ月	オス	11	13	14
		メス	7	27	21
生後10・11・12カ月齢時のデータ	10-12カ月	オス	2	5	9
		メス	4	12	6
生後12～17カ月齢時のデータ	1歳	オス	10	22	12
		メス	10	26	16
生後18～23カ月齢時のデータ	1.5歳	オス	6	18	8
		メス	10	16	12
生後24～29カ月齢時のデータ	2歳	オス	11	17	16
		メス	8	29	21
生後30～35カ月齢時のデータ	2.5歳	オス	8	10	14
		メス	4	21	12
生後36～41カ月齢時のデータ	3歳	オス	3	18	10
		メス	9	16	14
生後42～47カ月齢時のデータ	3.5歳	オス	2	13	3
		メス	7	10	10
生後48～53カ月齢時のデータ	4歳	オス	5	17	11
		メス	6	17	16

また、本項の分析においては、観察期間中に何らかの理由で母ザルを失った未成年体(みなし子)の、母ザルを失った後のデータは除外した。母ザルのいない未成年体、いわゆるみなし子の伴食関係については、母ザルの失踪がみなし子に与える影響に関する分析とともに、本章・第2節・第3項において改めて詳細に検討する。

1-3. 結果

1-3-1. 未成体の母ザルとの伴食率の発達的变化

表3-1-2は、給餌場面における未成体の母ザルとの伴食率の発達的变化に関する、性と順位による2要因の分散分析の結果である。分散分析の結果、順位の主効果のみが有意であり、性の主効果と、性と順位の交互作用は有意でなかった。順位に関するFisherのPLSDを行った結果(表3-1-3)、高順位と低順位の間に1%水準で、中順位と低順位の間に5%水準で有意差が認められ、低順位の未成体は、高順位の未成体よりも約21%、中順位の未成体よりも約15%母ザルとの平均伴食率が低かった。

図3-1-1と図3-1-2は、未成体の母ザルとの平均伴食率の発達的变化を、それぞれ性と順位について示したものである。

未成体と母ザルとの平均伴食率の発達的变化を、性について示した図3-1-1によると、生後1年までの幼体期に、オスもメスも母ザルとの伴食率を急速に低下させ、その値は生後1年間の間に、約90%から50%弱程度にまで直線的に減少した。その後、伴食率の低下傾向はやや緩やかとなるがさらに続き、4歳齢における母ザルとの平均伴食率はオスもメスも約30%であった。

これを順位について検討してみると(図3-1-2)、1歳齢までの幼体期に母ザルとの伴食率を急速に低下させるのは低順位の幼体であり、母ザルとの平均伴食率は1歳齢においてすでに約30%まで低下した。高順位と中順位の幼体の母ザルとの伴食率の低下は、低順位の幼体と比較してゆるやかであった。また、高順位の未成体の母ザルとの平均伴食率は、1.5歳齢以降には減少する傾向を示しておらず、

表3-1-2 未成体の母ザルとの平均伴食率に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	168.96	168.96	0.41	0.52
順位	2	4975.51	2487.76	6.09	<0.01
性×順位	2	48.38	24.19	0.06	0.94
誤差	60	24517.79	408.63		

表3-1-3 順位に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	p 値
高順位－中順位	5.67	12.19	0.36
高順位－低順位	20.59	12.19	<0.01
中順位－低順位	14.92	12.19	<0.05

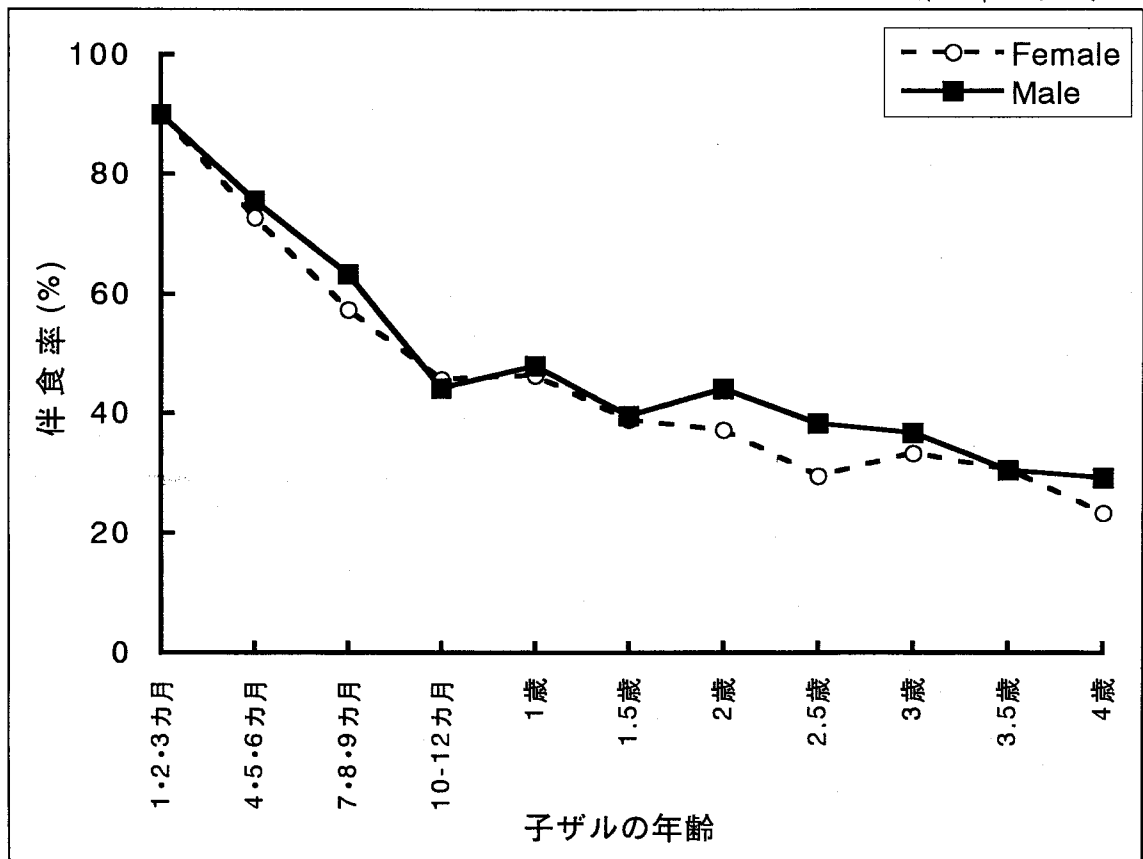


図3-1-1 オス・メスの未成体における母ザルとの平均伴食率の発達的变化

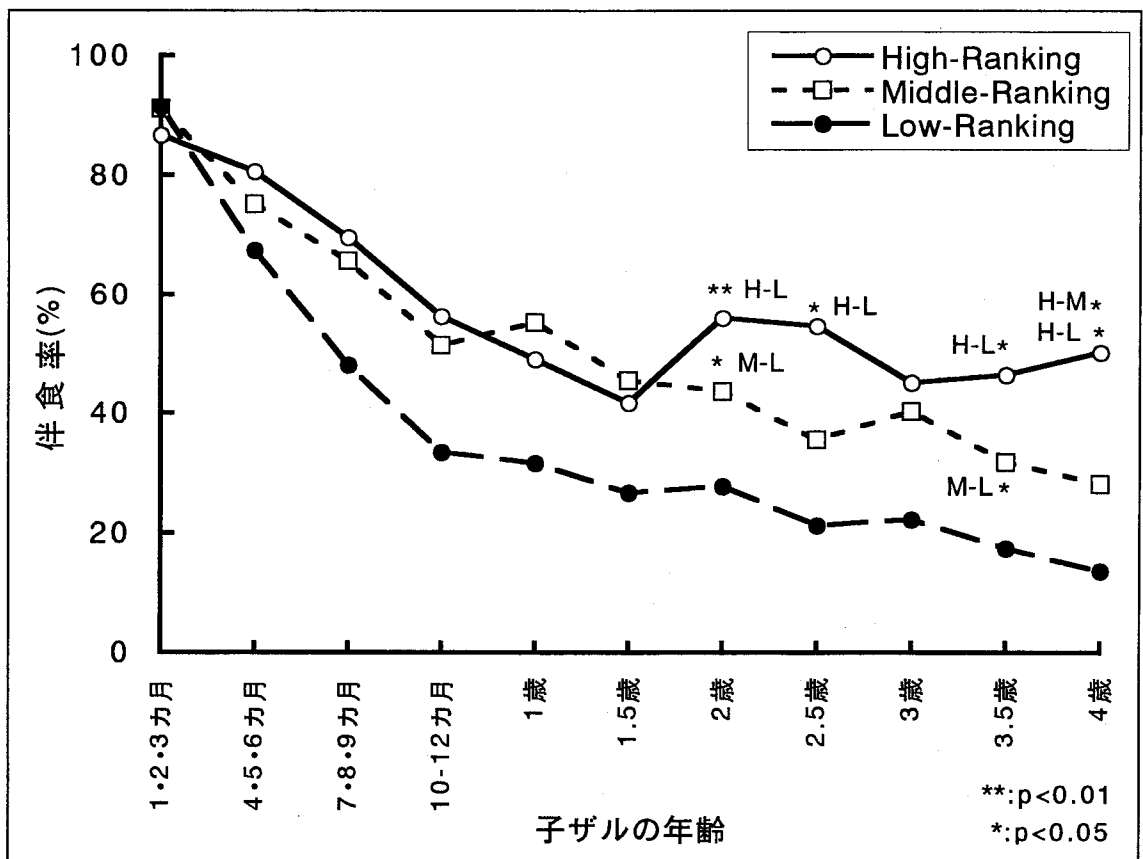


図3-1-2 高順位・中順位・低順位の未成体の母ザルとの平均伴食率の発達的变化

2歳齢以降の平均伴食率は、3歳齢時以外のいずれの年齢においても低順位の未成年体との間に有意な差を示した。

未成年体と母ザルとの伴食率が、未成年体の年齢が上がるにつれて徐々に低下することから、母ザルとの伴食率の低下は、それ自体が未成年体の行動発達の一つの指標であるとみなすことができるかもしれない。しかしながら、母ザルとの伴食率の低下、すなわち母ザルからの独立の過程のみを未成年体の「社会的な」発達ととらえることはできず、未成年体の社会的発達の全体像をとらえるためには、母ザルとの伴食に代わる集団内の他個体との伴食関係の変化をおさえておく必要がある。そこで次に、各未成年体が最も頻繁に伴食を行った相手個体、すなわち最頻伴食相手個体に関する分析を行う。

1-3-2. 未成年体の最頻伴食相手個体

(1) 母ザルを最頻伴食相手とする未成年体の割合

表3-1-4は、最頻伴食相手が母ザルであった未成年体の、全未成年体に対する割合に関する分散分析表である。分散分析の結果、順位の主効果のみが有意であり、性の主効果と、性と順位の交互作用は有意でなかった。順位に関するFisherのPLSDの結果を見ると(表3-1-5)、低順位と高順位・中順位との間に1%水準の有意差が認められ、低順位の未成年体には、高順位・中順位の未成年体と比べて母ザルを最頻伴食相手とした個体が少なかった。

図3-1-3と図3-1-4は、最頻伴食相手が母ザルであった未成年体の、各年齢の全未成年体に対する割合の発達的变化を、それぞれ性と順位について示したものであ

表3-1-4 最頻伴食相手が母ザルであった未成体の
全未成体に対する割合に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	427.64	427.64	0.56	0.46
順位	2	19421.98	9710.99	12.70	<0.01
性×順位	2	14.22	7.17	0.01	0.99
誤差	60	45881.03	764.68		

表3-1-5 順位に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	p 値
高順位－中順位	7.85	16.68	0.35
高順位－低順位	39.67	16.68	<0.01
中順位－低順位	31.83	16.68	<0.01

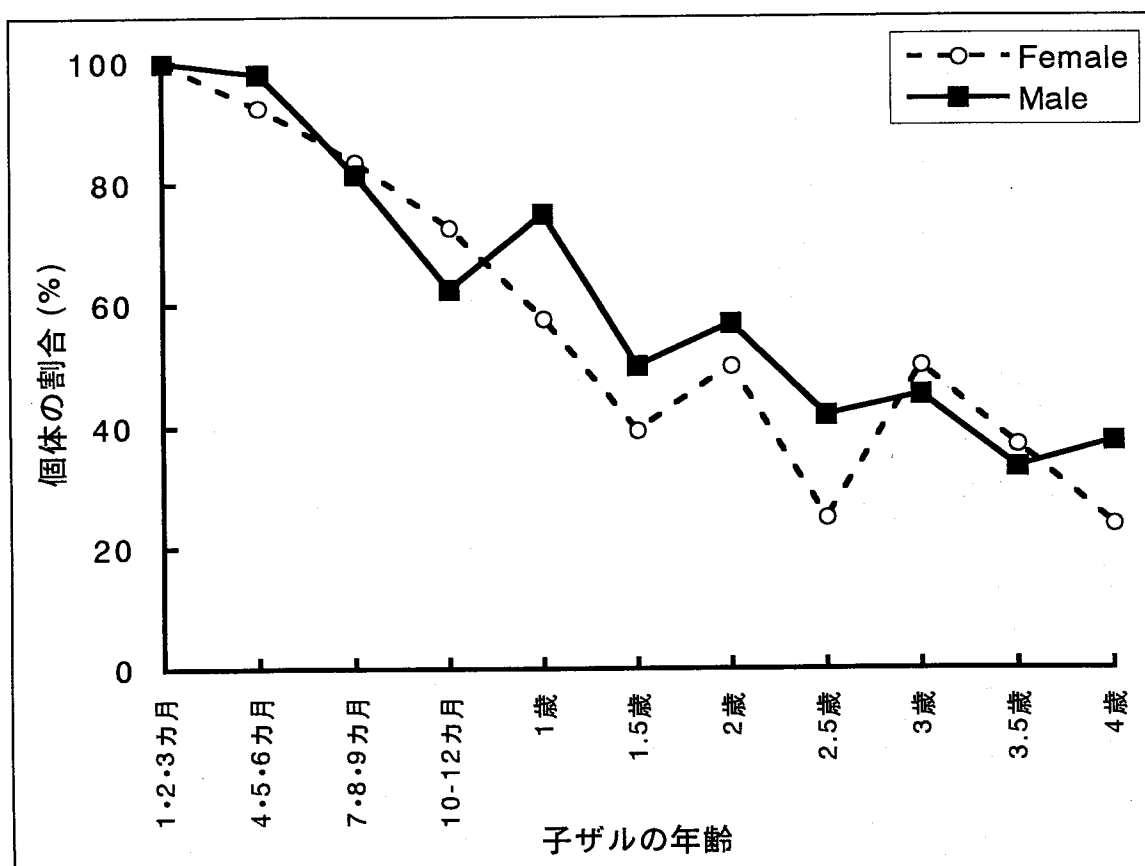


図3-1-3 オス・メスの未成体において最頻伴食相手が母ザルであった未成体の各年齢の全未成体に対する割合

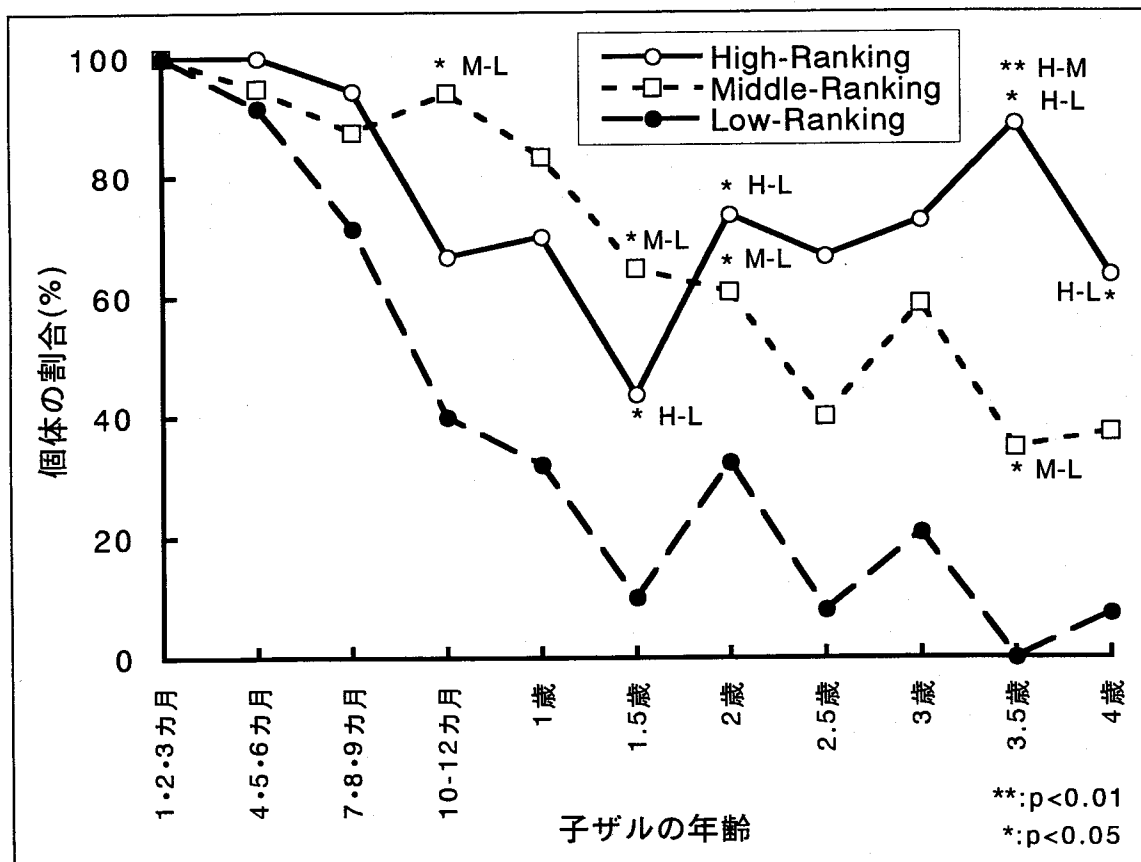


図3-1-4 高順位・中順位・低順位の未成体において最頻伴食相手が母ザルであった未成体の各年齢の全未成体に対する割合

る。母ザルが最頻伴食相手であった未成体の割合は、未成体自身が移動能力を十分に発達させていない生後1・2・3カ月齢においては100%であったが、その後は4歳齢までオスもメスもほぼ直線的にその割合が低下した(図3-1-3)。

順位については、3つの血縁順位グループの間の差が顕著であった(図3-1-4)。

特に、低順位の未成体で母ザルを最頻伴食相手とした個体の割合は、高順位・中順位の未成体の割合と大きな相違を示した。母ザルを最頻伴食相手とする未成体の割合は、低順位では1歳齢までの幼体期に急速に低下し約30%となった。その後も増減はあるものの、全体として年齢が上がるにつれて減少を続け、3.5歳齢で母ザルを最頻伴食相手とした個体はまったくおらず、4歳齢においても母ザルを最頻伴食相手とした個体の割合は8%足らずであった。中順位で母ザルを最頻伴食相手とする未成体の割合も、年齢が上がるにつれて減少するが、その減少傾向は低順位と比較して緩やかであり、4歳齢に至っても母ザルを最頻伴食相手とした個体の割合は40%程度であった。高順位の未成体で母ザルを最頻伴食相手とする個体の割合は、1.5歳齢で50%を下回った以外はすべて60%以上の高い割合を示し、高順位の未成体においては、給餌場面での母ザルとの結びつきが未成体期の全期間を通じて高いレベルで維持されていることが明らかとなった。

(2) 母ザル以外の個体を最頻伴食相手とする未成体の割合

次に、母ザル以外の個体を最頻伴食相手とした未成体の割合についての分析を行う。ここでは、各未成体の最頻伴食相手となった母ザル以外の他個体を、「きょうだい(オス・メスと年上・年下を区別しないカテゴリーとして平仮名で表

記する)」、「成体オス」、「その他(母ザル・きょうだい・成体オス以外)」の個体の3つのカテゴリーに分類して分析を行った。

表3-1-6は、最頻伴食相手が母ザル以外の個体であった未成年体の、各年齢の全未成年体に対する割合に関する分散分析表である。性の主効果と、性を含む3つの交互作用は有意でなく、順位の主効果と相手の主効果、および順位と相手の交互作用が有意であった。順位に関するFisherのPLSDの結果(表3-1-7)、低順位は高順位・中順位と1%水準で有意な差を示し、低順位血縁系の未成年体には、高順位・中順位の未成年体よりも母ザル以外を最頻伴食相手とした個体の割合が高かった。また、相手の効果については、きょうだいとその他の個体、成体オスとその他の個体の間に有意な差が認められ、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とした未成年体の割合が、きょうだいや成体オスを最頻伴食相手とした未成年体の割合よりも高かった(表3-1-8)。

(3) きょうだいを最頻伴食相手とする個体の割合

図3-1-5と図3-1-6は、最頻伴食相手がきょうだいであった未成年体の、各年齢の全未成年体に対する割合の発達的变化を、それぞれ性と順位について示したものである^{注10}。

1歳齢までのオスの幼体は、きょうだいを最頻伴食相手とすることはなかった。オスの未成年体できょうだいを最頻伴食相手とする個体は1歳齢で初めて認められ、1.5歳齢以降においては、約15～20%の個体がきょうだいを最頻伴食相手と

^{注10} きょうだいを最頻伴食相手とすることかどうかに関しては、きょうだいの有無と、存在するきょうだいの数を考慮すべきところであるが、本研究における方法論的制限から、ここではそれに関する補正等は行っていない。

表3-1-6 最頻伴食相手が母ザル以外であった未成体の
全未成体に対する割合に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	131.40	131.40	0.67	0.42
順位	2	6489.71	3244.86	16.41	<0.01
性×順位	2	5.99	3.00	0.02	0.99
相手	2	5578.68	2789.34	14.11	<0.01
性×相手	2	627.05	313.53	1.59	0.21
順位×相手	4	9281.86	2320.47	11.74	<0.01
性×順位×相手	4	877.69	219.42	1.11	0.35
誤差	180	35592.12	197.73		

表3-1-7 順位に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	p 値
高順位－中順位	-2.35	4.83	0.34
高順位－低順位	-13.15	4.83	<0.01
中順位－低順位	-10.80	4.83	<0.01

表3-1-8 相手に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	P 値
きょうだい－成体オス	3.66	4.83	0.14
きょうだい－その他	-8.97	4.83	<0.01
成体オス－その他	-12.64	4.83	<0.01

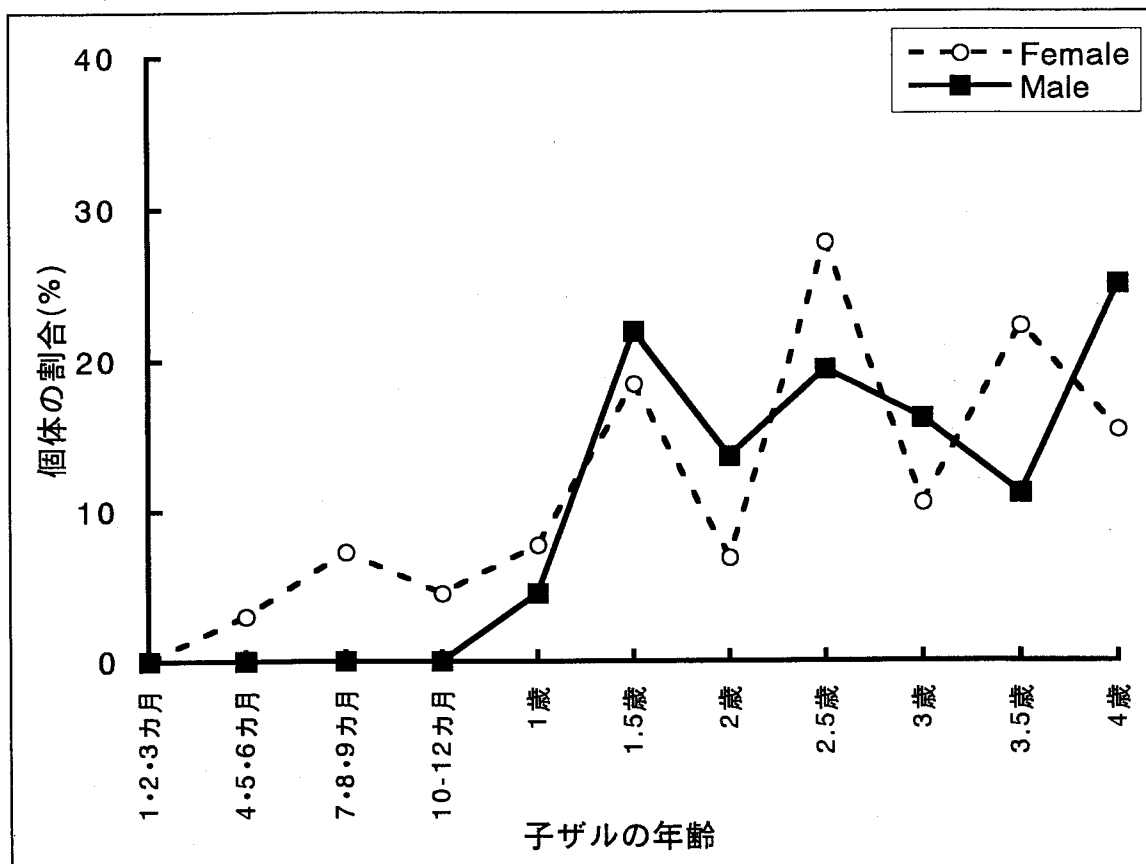


図3-1-5 オス・メスの未成体において最頻伴食相手がきょうだいであった未成体の各年齢の全未成体に対する割合

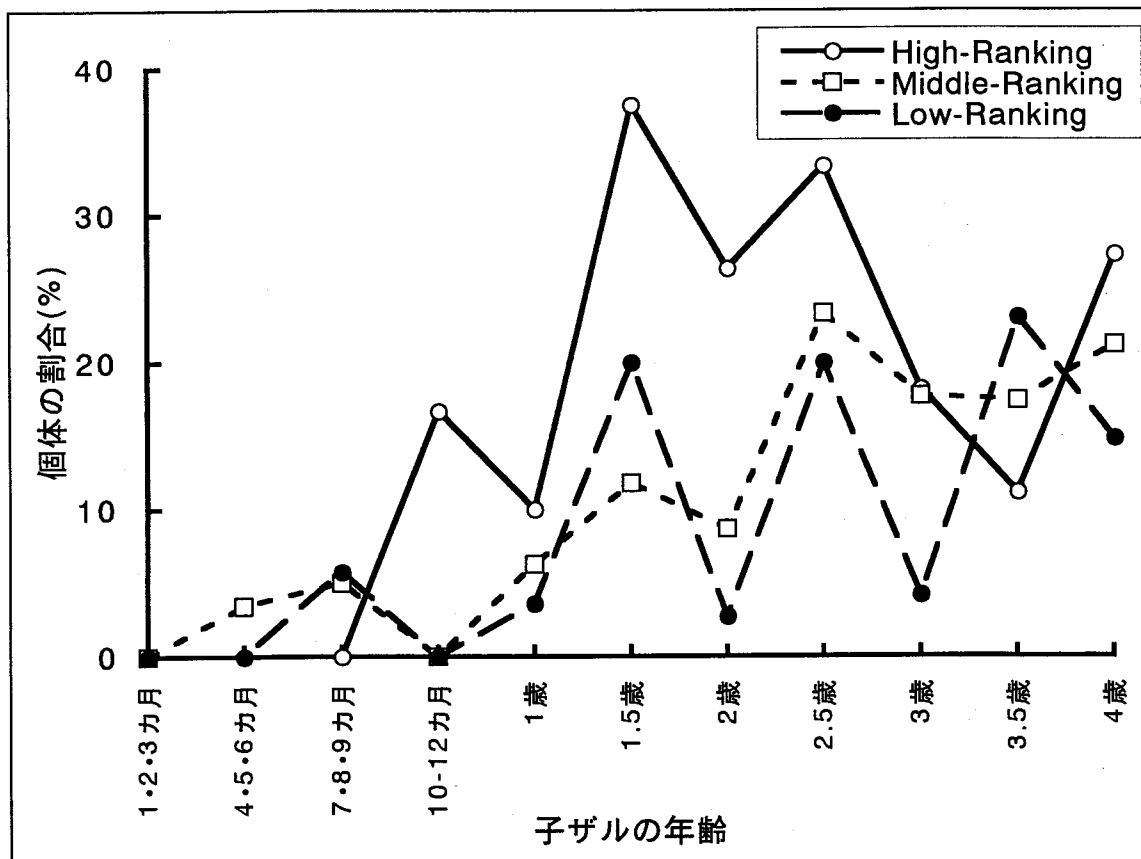


図3-1-6 高順位・中順位・低順位の未成体において最頻伴食相手がきょうだいであった未成体の各年齢の全未成体に対する割合

した。メスにおいては4・5・6カ月齢時に初めてきょうだいを最頻伴食相手とする個体が認められ、その後その割合は漸増し、年齢によって変動はあるものの、オスと同様、平均すると15～20%の個体がきょうだいを最頻伴食相手とした。

これを順位についてみると(図3-1-6)、高順位未成年体において10-12カ月齢から2.5歳齢まで、中順位と低順位の未成年体よりもきょうだいを最頻伴食相手とする個体の割合が高い傾向はあるものの、全体としては、3つの順位グループの未成年体ともに加齢に伴う増加傾向を示していた。

(4) 成体オスを最頻伴食相手とする個体の割合

図3-1-7と図3-1-8は、最頻伴食相手が成体オスであった未成年体の、各年齢の全未成年体に対する割合の発達的变化を、性と順位について示したものである。

成体オスを最頻伴食相手とする未成年体は、10-12カ月齢の幼体期にオス、メスともに初めて認められる。その後、メスにおいては2歳齢で20%以上、2.5歳齢で30%以上の個体が成体オスを最頻伴食相手とし、それ以外の年齢においても10%以上の個体が成体オスを最頻伴食相手としていた。これに対し、オスにおいてその割合はメスに比べて小さく、ほとんど10%を超えることはなかった(図3-1-7)。

順位に関しては(図3-1-8)、成体オスを最頻伴食相手とする個体は低順位の未成年体に多いことが明らかであった。1歳齢までの幼体期において成体オスを最頻伴食相手とする個体が見られたのは低順位血縁系のみであり、10-12カ月齢においてすでに20%の個体が成体オスを最頻伴食相手としていた。また、1歳齢の低順位未成年体で成体オスを最頻伴食相手とする個体の割合は約35%であり、4歳齢ま

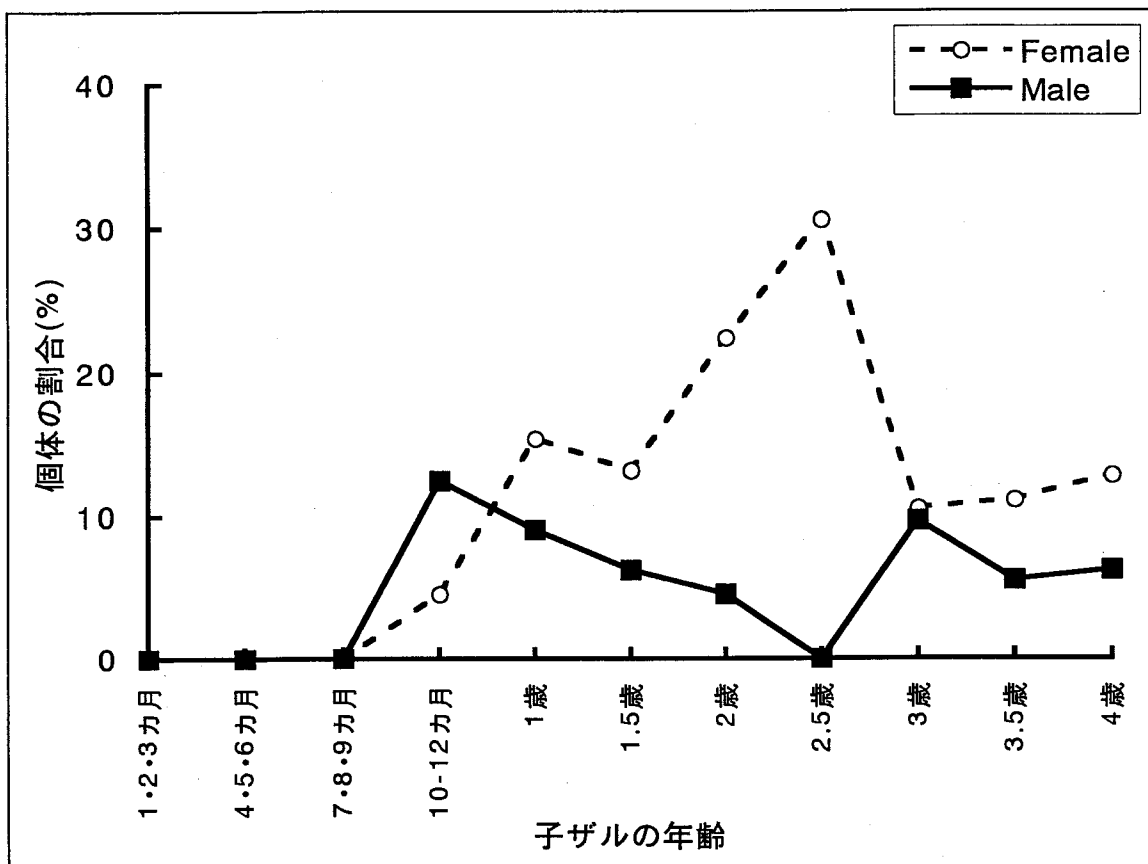


図3-1-7 オス・メスの未成年体において最頻伴食相手が成体オスであった未成年体の各年齢の全未成年体に対する割合

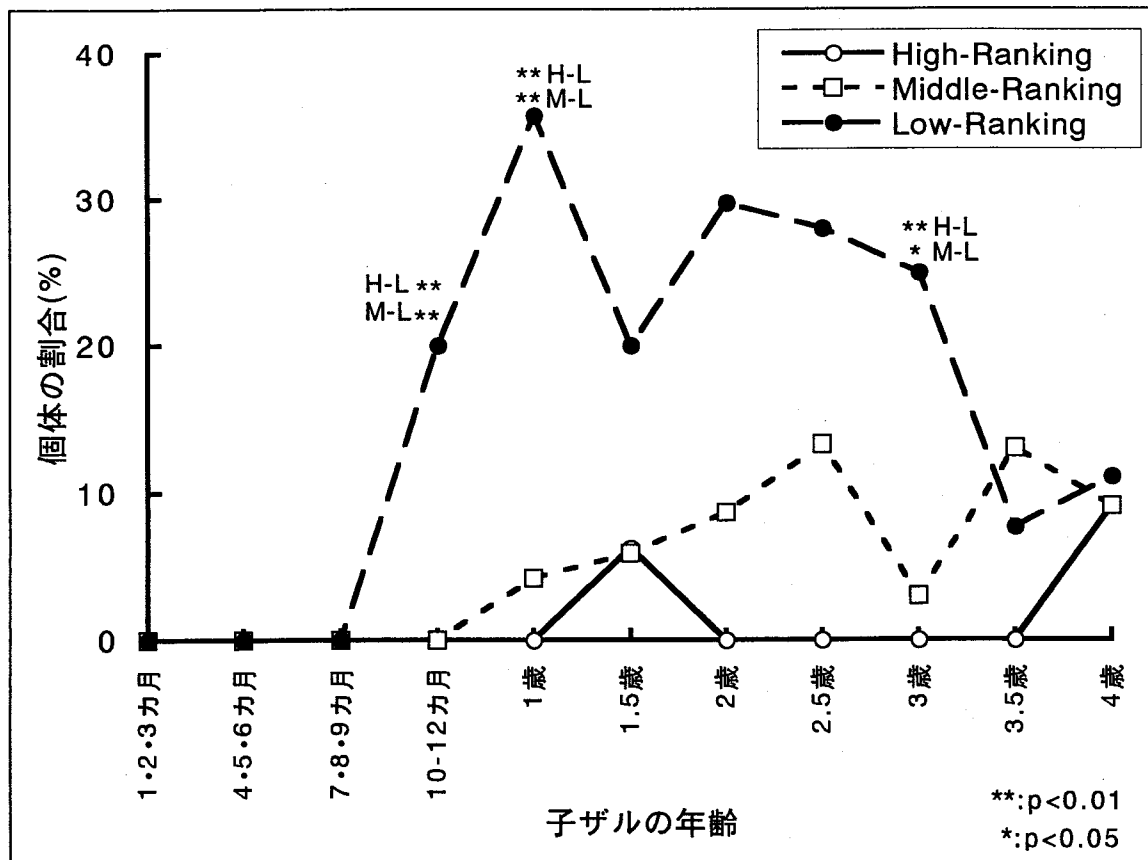


図3-1-8 高順位・中順位・低順位の未成年体において最頻伴食相手が成体オスであった未成年体の各年齢の全未成年体に対する割合

での未成体期を通じて最大の割合であった。その後も、低順位の未成体で成体オスを最頻伴食相手とする個体の割合は常に高いレベルにあったが、3.5歳齢以降になるとその割合は10%前後まで低下し、高順位・低順位の未成体で成体オスを最頻伴食相手とする個体の割合と大差なくなった。また、高順位の未成体で成体オスを最頻伴食相手とする個体はほとんどおらず、1.5歳齢時と4歳齢時にわずかに認められたに過ぎなかった。

(5) 母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体の割合

図3-1-9と図3-1-10は、最頻伴食相手が母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体であった未成体の、各年齢の全未成体に対する割合の発達的变化を、性と順位について示したものである。図3-1-9に示すように、性による差は認められず、オス、メスのいずれにおいても、生後4・5・6カ月齢から、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体が認められ、その割合は4歳齢まで徐々に増加し、4歳齢において母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする未成体は30%を超えていた。

これを順位についてみると(図3-1-10)、高順位の未成体で母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体は、1歳齢前後に最大で20%程度存在するほかは3歳齢で10%程度見られただけだった。これに対し、中順位と低順位の未成体で、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体の割合は、年齢が進むにつれて増加する傾向を示した。しかし、その増加傾向は中順位の未成体においては緩やかであり、4歳齢において約20%であった

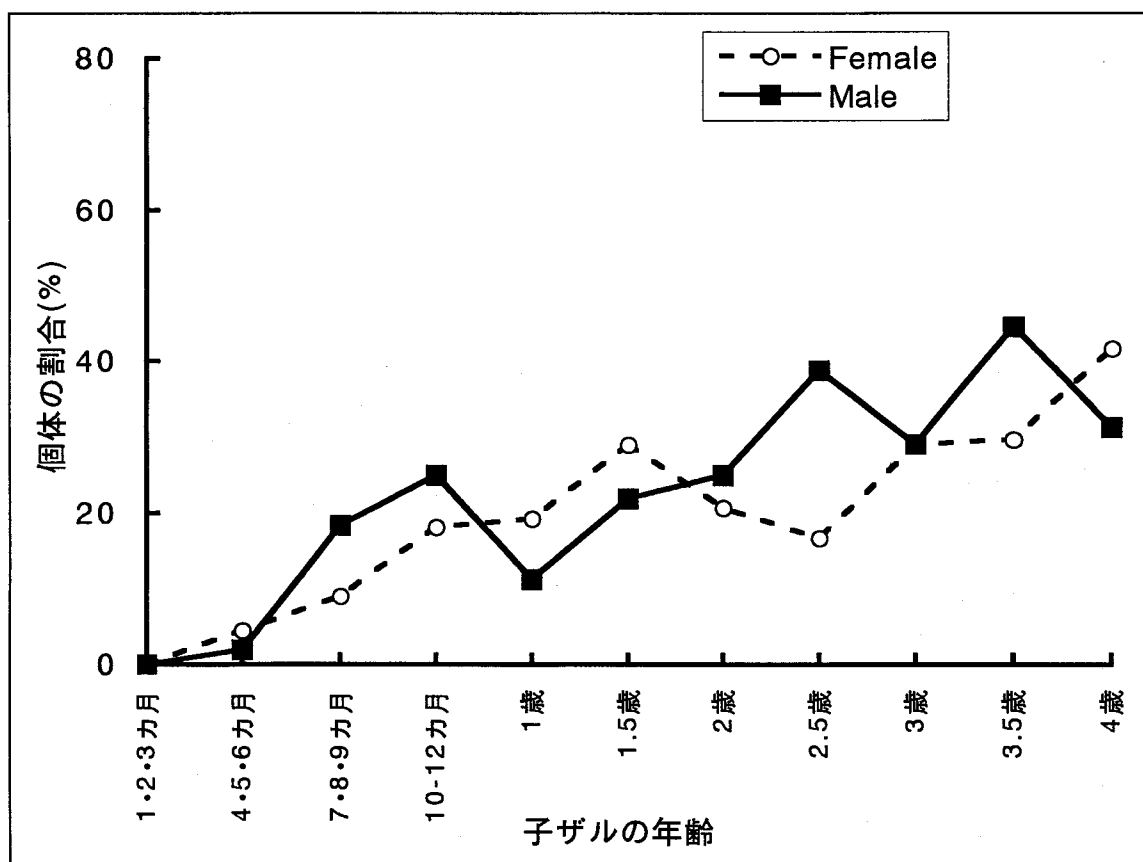


図3-1-9 オス・メスの未成年体において最頻伴食相手が母ザル・きょうだい・成体オス以外であった未成年体の各年齢の全未成年体に対する割合

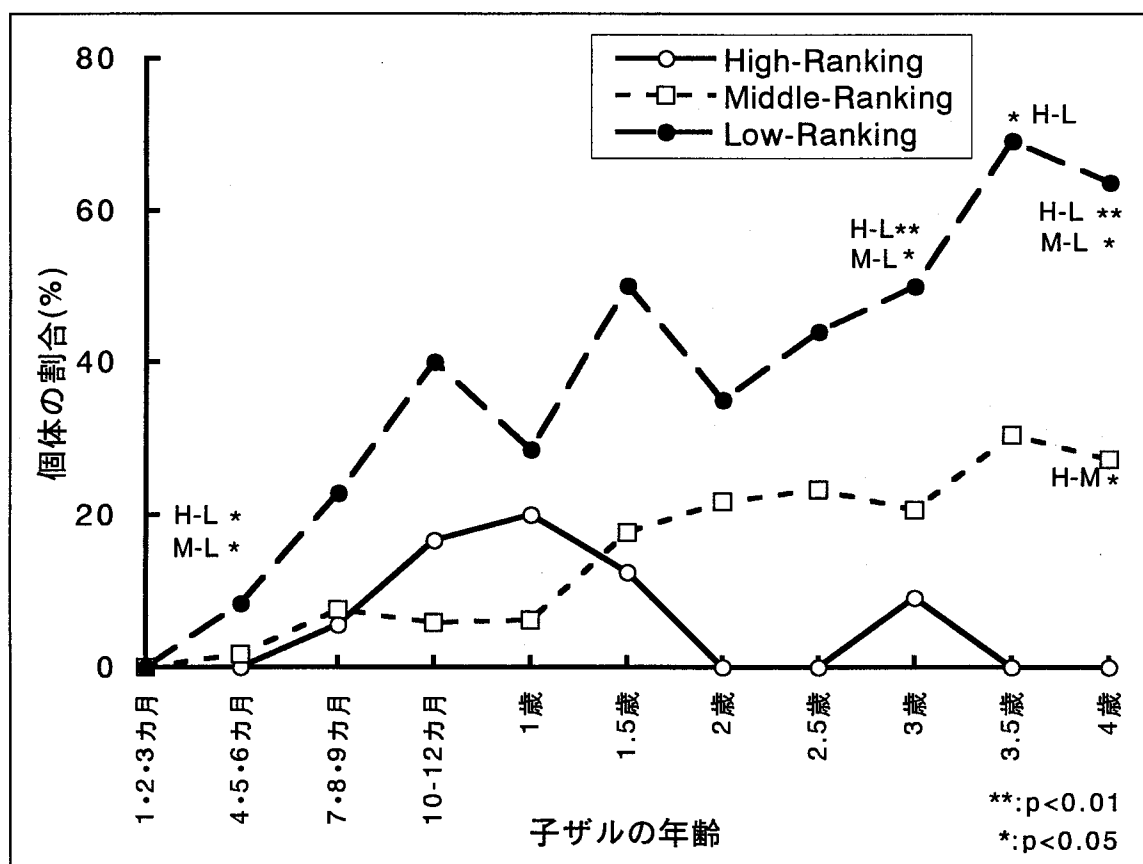


図3-1-10 高順位・中順位・低順位の未成年体において最頻伴食相手が母ザル・きょうだい・成体オス以外であった未成年体の各年齢の全未成年体に対する割合

のに対し、低順位の未成年体における増加の割合は中順位と比較して大きく、4歳齢においては60%以上であった。

(6) 性による最頻伴食相手のうちわけの再検討

図3-1-11は、オスの未成年体における母ザル以外の最頻伴食相手のうちわけを積み重ねグラフにして示したものである。オスの未成年体においては、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体が4・5・6カ月齢からみられ、続いて成体オスを最頻伴食相手とするものが10-12カ月齢から、きょうだいを最頻伴食相手とするものが1歳齢から認められる。きょうだいを最頻伴食相手とする個体は1歳齢以降徐々に増加するが、成体オスを最頻伴食相手とする個体の割合は10%未満で推移した。また、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする未成年体の割合も徐々に増加する傾向があり、2.5歳齢以降は母ザルを最頻伴食相手とする個体の次に多い割合であった。

図3-1-12は、メスの未成年体における母ザル以外の最頻伴食相手のうちわけをグラフにして示したものである。メスの未成年体においてオスと相違を見せたのは、成体オスを最頻伴食相手とする個体の割合がオスの未成年体よりも常に高く、きょうだい、成体オス、その他の個体を最頻伴食相手とした個体が、偏りなくみられたことである。しかし全体的な発達傾向としては、オスの未成年体もメスの未成年体も類似した伴食相手の選択傾向を示していたといえるであろう。

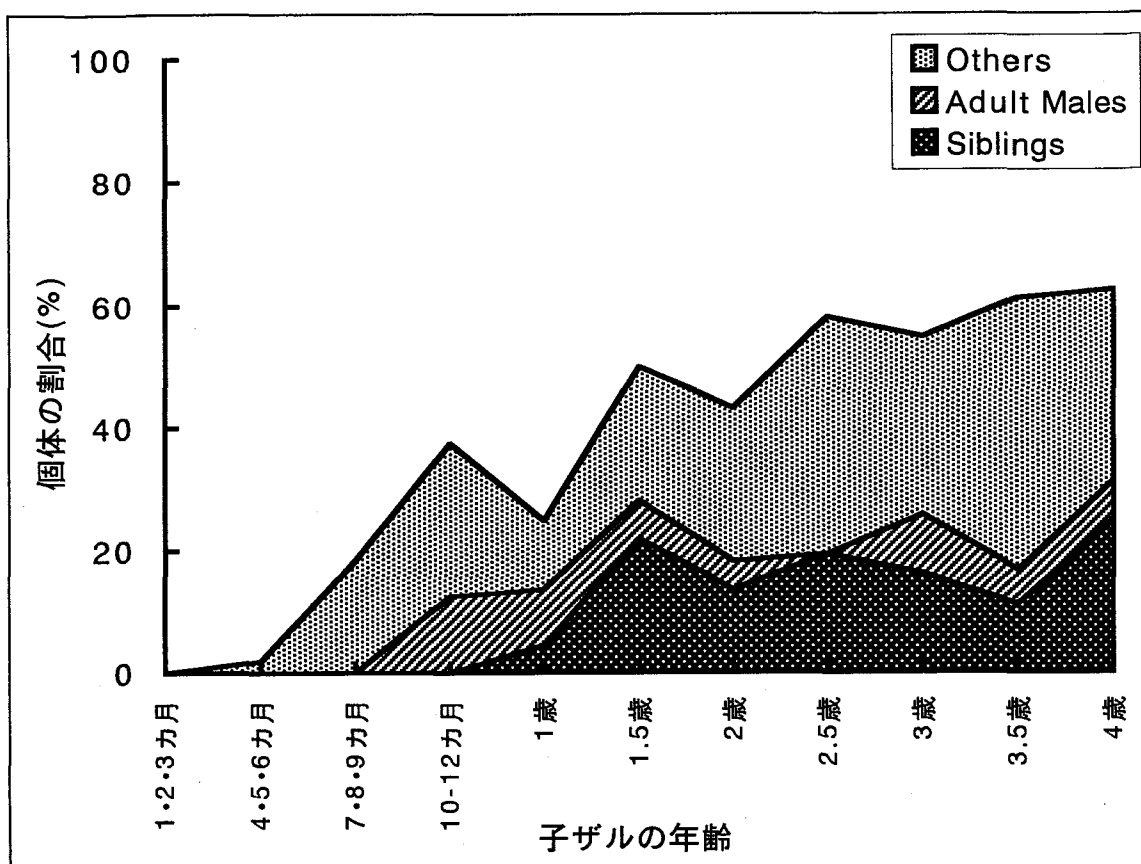


図3-1-11 オスの未成年体における最頻伴食相手のうちわけ

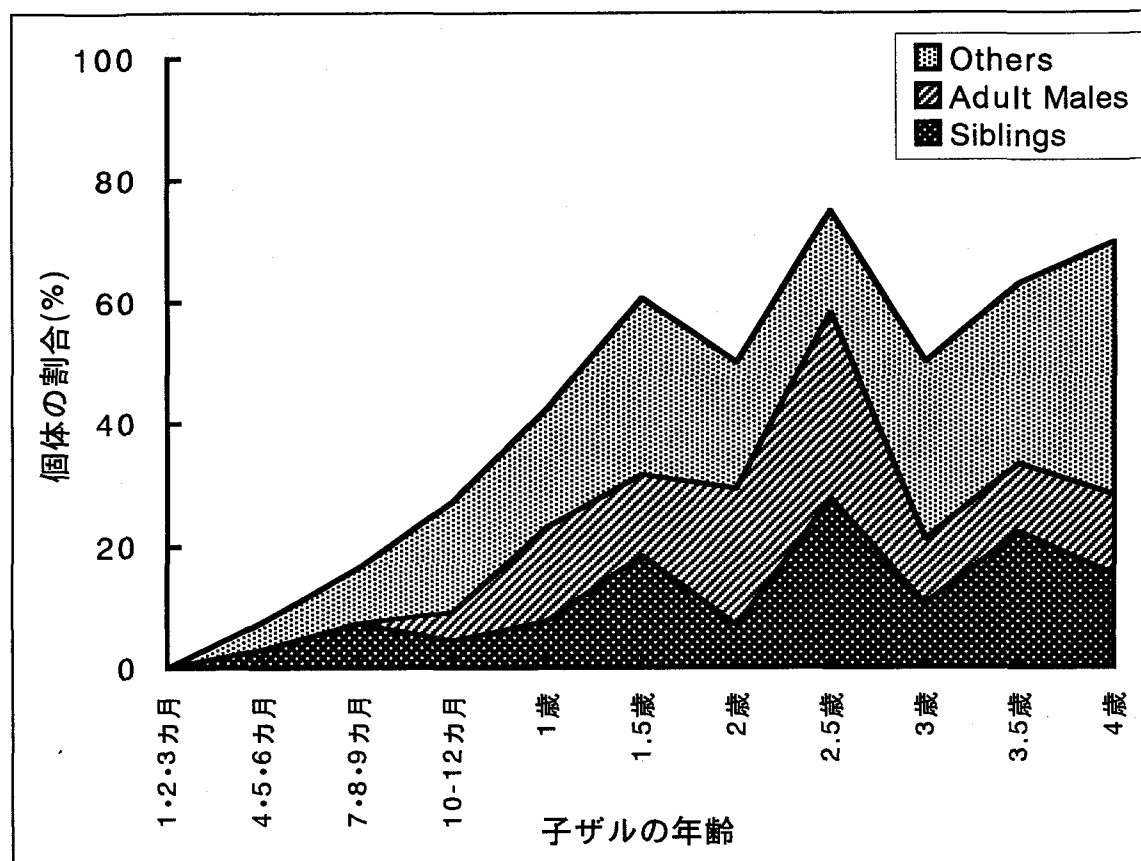


図3-1-12 メスの未成年体における最頻伴食相手のうちわけ

(7) 順位による最頻伴食相手のうちわけの再検討

図3-1-13は、高順位の未成年体における最頻伴食相手のうちわけを積み重ねグラフにして示したものである。高順位の未成年体においては、最頻伴食相手がきょうだいである個体の割合が大きいことが特徴であり、特に1.5歳齢以降でその割合が大きかった。これに対して成体オスや母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする未成年体の割合は2歳齢以降では小さく、先の結果とも合わせてみると、給餌場面において高順位の未成年体が母ザルやきょうだいという近縁個体との伴食関係を強く維持していることが明らかであった。

図3-1-14は、中順位の未成年体における最頻伴食相手のうちわけを示したものである。中順位の未成年体においては、きょうだいと、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体は、いずれも4・5・6カ月齢から認められ、その後その割合は発達に伴って徐々に増加する傾向を示した。成体オスを最頻伴食相手とする未成年体は1歳齢以降に見られ、年齢が進むにつれてわずかに増加する傾向があった。中順位の未成年体の伴食関係の特徴は、発達に伴って母ザルとの伴食を減少させていくとともに、母ザル以外の個体との関係を比較的偏りなく形成していくということがあげられるであろう。

図3-1-15は、低順位の未成年体における最頻伴食相手のうちわけを示したものである。低順位の未成年体における伴食関係の特徴は、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体の割合が幼体期から高く、ほとんどの年齢において、きょうだいや成体オスを最頻伴食相手とする個体の割合よりも高かつ

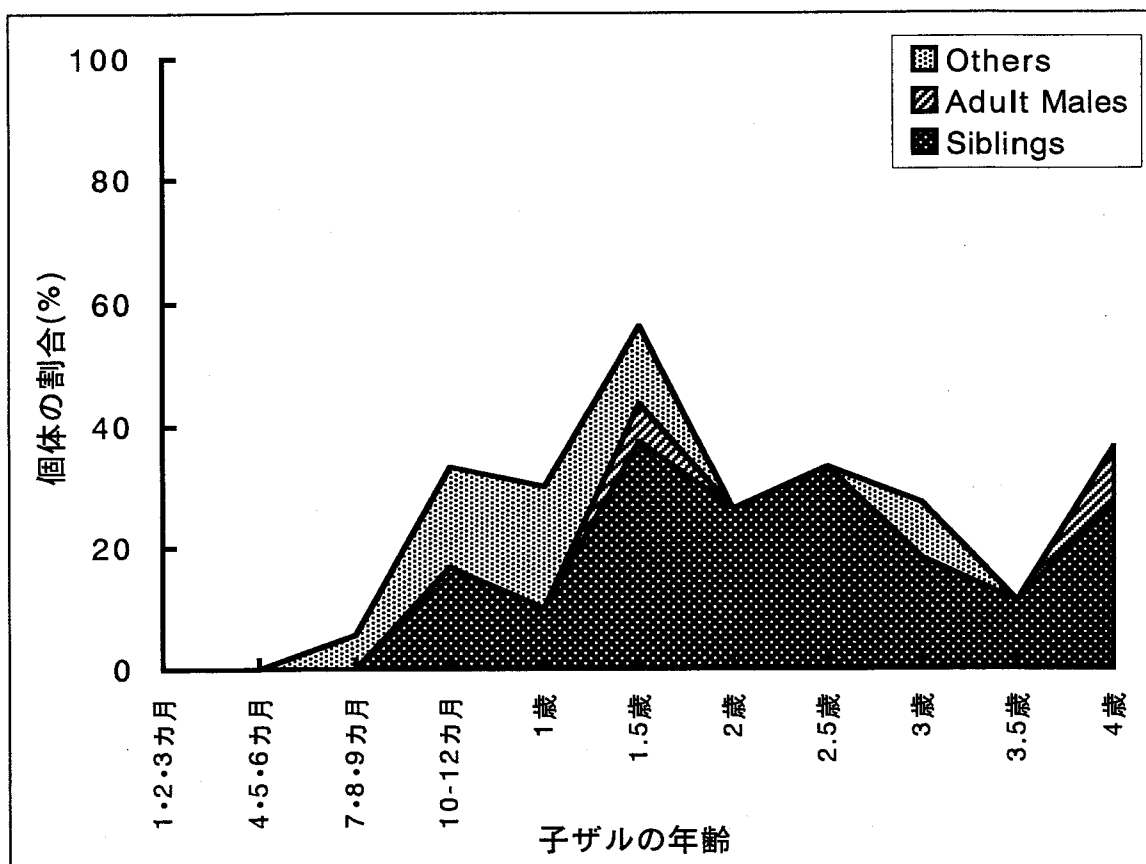


図3-1-13 高順位血縁系の未成年体における最頻伴食相手のうちわけ

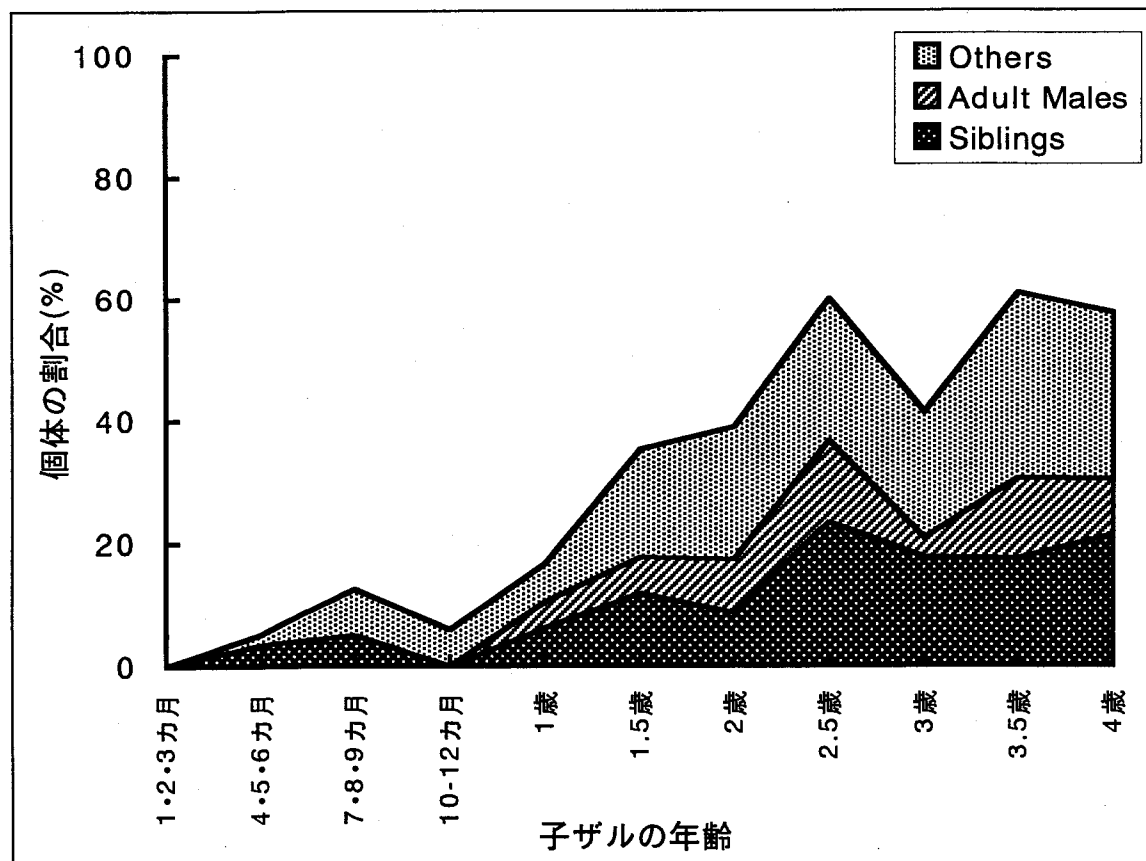


図3-1-14 中順位血縁系の未成年体における最頻伴食相手のうちわけ

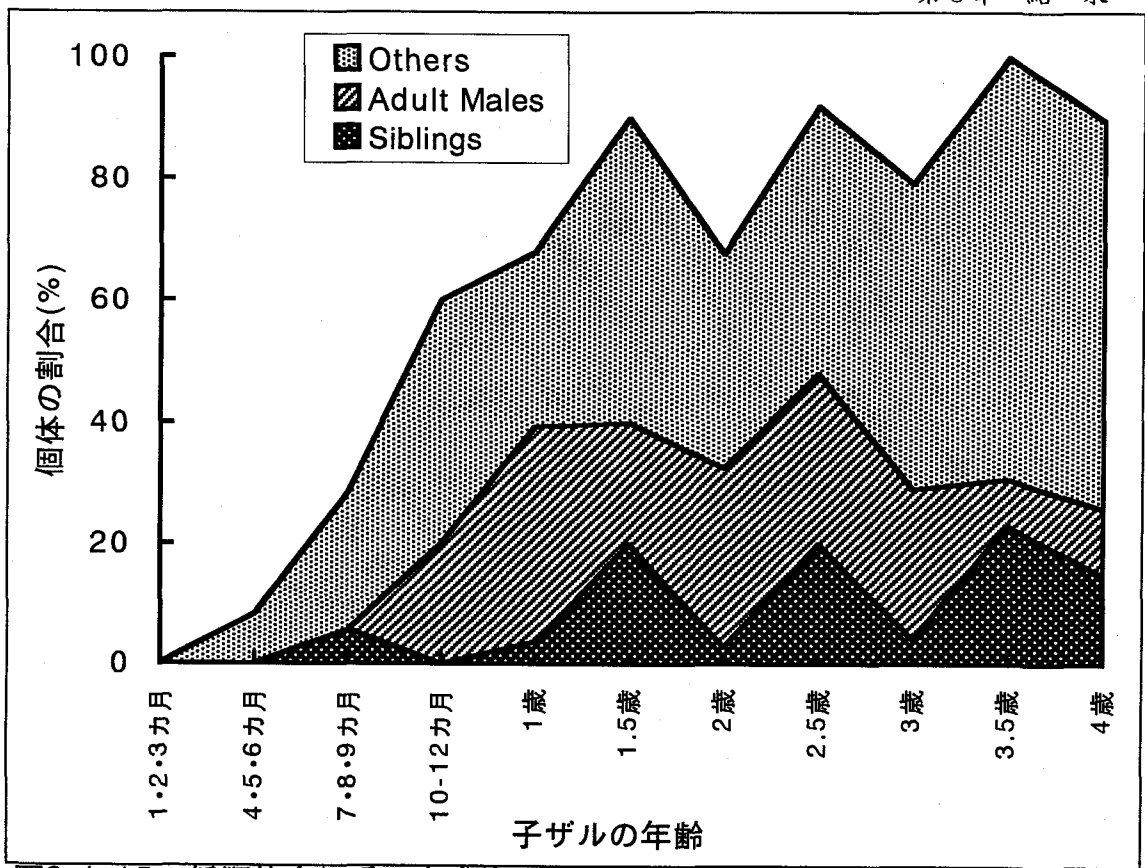


図3-1-15 低順位血縁系の未成年体における最頻伴食相手のうちわけ

たことである。きょうだいを最頻伴食相手とする個体の割合は全体としてそれほど高くなかったのに対し、成体オスを最頻伴食相手とする個体の割合は1歳齢から3歳齢の未成体期中期に高く、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体の割合は、年齢が上がるにつれて次第に増加し、3歳齢以降における低順位未成体の最大の伴食相手は、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体であった。

1-3-3. 最頻伴食相手個体との伴食率

次に、未成体が最頻伴食した相手個体としての母ザル、およびその他3つのカテゴリーの個体との最頻伴食の伴食率に関する分析を行う。表3-1-9は、未成体の最頻伴食相手との伴食率に関する分散分析表である^{註11}。分散分析の結果、性の主効果、順位の主効果および交互作用はすべて有意ではなく、相手の主効果のみが有意であった。表3-1-10に相手に関するFisherのPLSDの結果を示す。母ザルときょうだい、母ザルとその他の個体、きょうだいとその他の個体のすべての組み合わせについて、平均値の差は有意であり、最頻伴食の伴食率は伴食相手によって差のあることが明らかとなった。表3-1-10から、母ザルを最頻伴食相手とした未成体の母ザルとの平均最頻伴食率がもっとも高く、きょうだいを最頻伴食相手とした未成体のきょうだいとの平均最頻伴食率はそれよりも10%ほど低かった。母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とした未成体の、相手個体との平均最頻伴食率はそれよりさらに10%ほど低かった。以下に、それぞ

^{註11} 成体オスとの最頻伴食の伴食率については欠測値が多く分析不能であったため、ここでは除外して分析している。

表3-1-9 未成体の最頻伴食相手との伴食率に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	1.24	1.24	0.01	0.93
順位	2	116.69	58.35	0.35	0.71
性×順位	2	42.55	21.27	0.13	0.88
相手	2	10013.06	5006.53	30.00	<0.01
性×相手	2	419.55	209.78	1.26	0.29
順位×相手	4	606.79	151.70	0.91	0.46
性×順位×相手	4	291.02	72.76	0.44	0.78
誤差	129	21526.53	166.87		

表3-1-10 相手に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	p 値
母ザル-きょうだい	10.71	5.15	<0.01
母ザル-その他	23.75	5.04	<0.01
きょうだい-その他	13.05	5.55	<0.01

注：その他は母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体

れの相手ごとに最頻伴食率の発達的变化を分析する。

(1) 母ザルを最頻伴食相手とする未成年体の伴食率の発達的变化

図3-1-16は、母ザルを最頻伴食相手とした未成年体の母ザルとの平均最頻伴食率の発達的变化を、性について表したグラフである。オスの未成年体とメスの未成年体は極めて類似した母ザルとの最頻伴食率の発達的变化を見せた。母ザルとの平均最頻伴食率は生後1・2・3カ月齢時には約90%であるが、1歳齢までに60%程度まで下がり、その後は約50%～60%で4歳齢まで推移した。

図3-1-17は、母ザルを最頻伴食相手とした未成年体の母ザルとの平均最頻伴食率の発達的变化を、順位について示したものである。平均最頻伴食率で見る限り、血縁系統順位による差はほとんど認められず、いずれの順位の未成年体においても類似した発達的变化を示した。これは、最頻伴食関係に限定しない、全未成年体に関する母ザルとの平均伴食率の推移(図3-1-2)において、高順位・中順位の未成年体と低順位の未成年体の母ザルとの伴食率の推移の間に差が認められたことと対照をなした。1歳齢以上の未成年体期中期以降においては、母ザルを最頻伴食相手とした未成年体の母ザルとの平均最頻伴食率は、性、順位の違いなく50～60%のレベルでほぼ安定していた。

(2) 母ザル以外の個体を最頻伴食相手とする未成年体の伴食率の発達的变化

① きょうだいを最頻伴食相手とする個体の伴食率の発達的变化

図3-1-18は、きょうだいを最頻伴食相手とした未成年体の、きょうだいとの平均最頻伴食率の発達的变化を、性について表している。メスでは、きょうだいを最

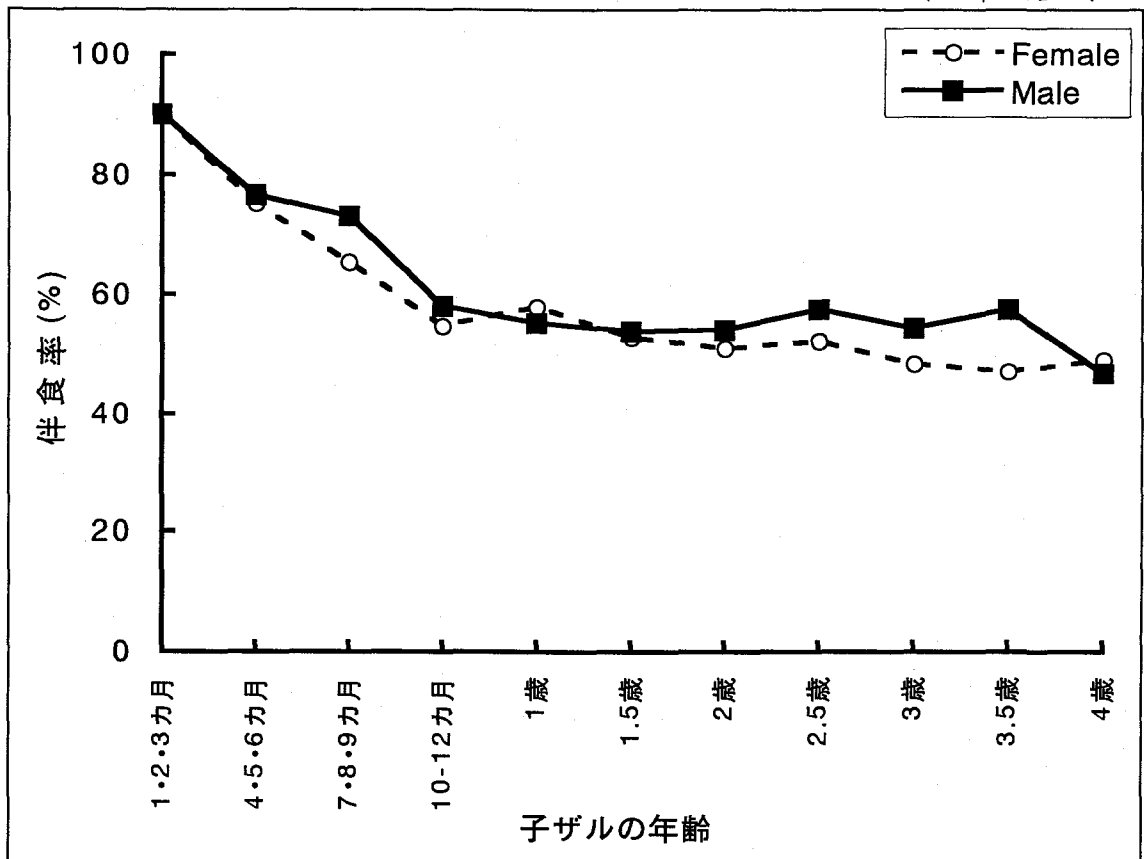


図3-1-16 オス・メスの未成年の母ザルとの平均最頻伴食率の発達的变化

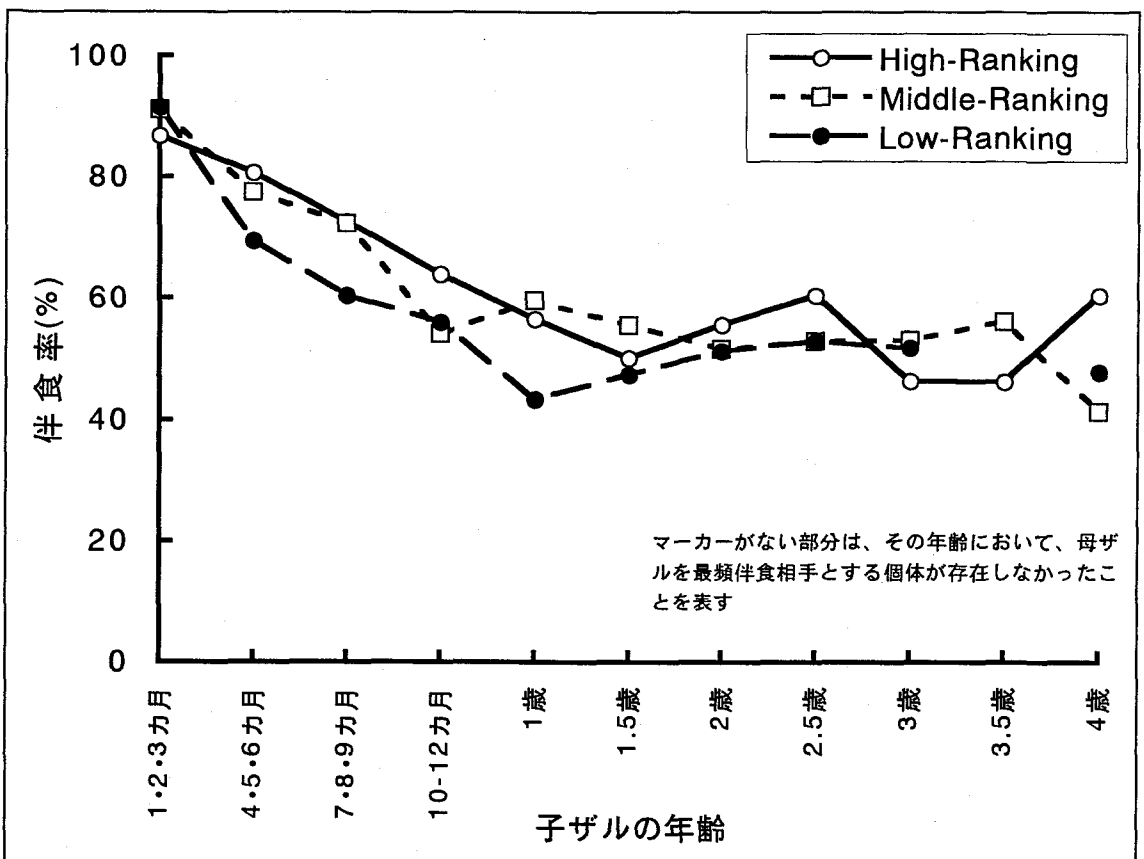


図3-1-17 高順位・中順位・低順位の未成年の母ザルとの平均最頻伴食率の発達的变化

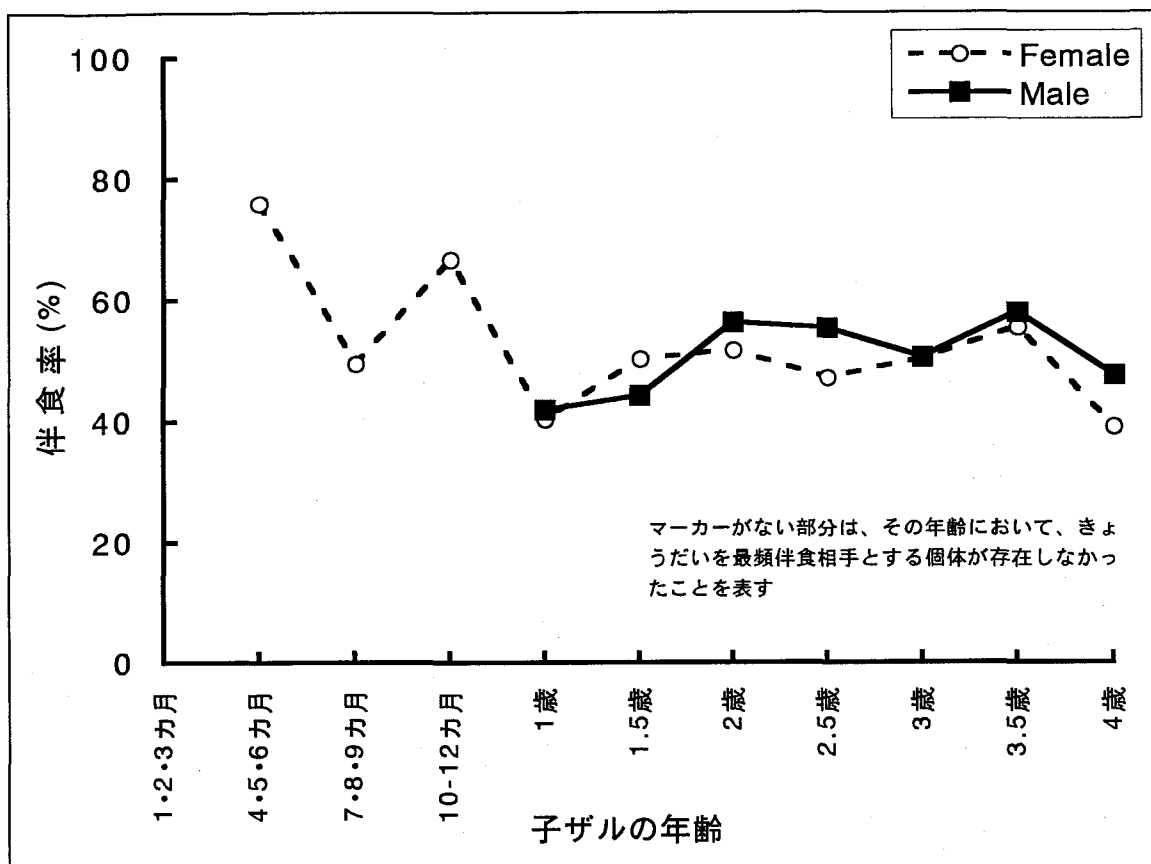


図3-1-18 オス・メスの未成年体のきょうだいとの平均最頻伴食率の発達的变化

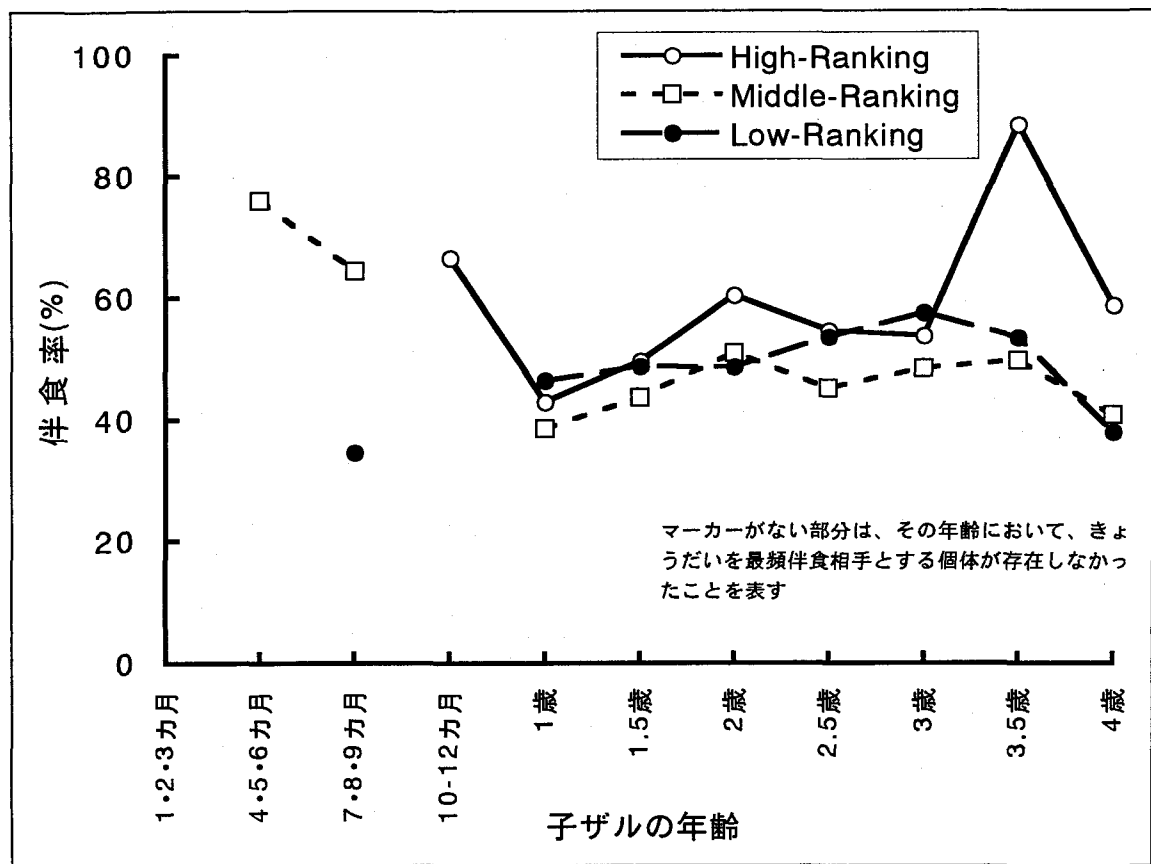


図3-1-19 高順位・中順位・低順位の未成年体のきょうだいとの平均最頻伴食率の発達的变化

頻伴食相手とする個体は4・5・6カ月齢から見られるが、オスにおいては1歳齢以降でしか見られなかった。1歳齢以降のきょうだいとの平均最頻伴食率はオス、メスともに50%前後であり、性による差は認められず、4歳齢までほぼこのレベルで推移した。

図3-1-19は、きょうだいを最頻伴食相手とした未成体の、きょうだいとの平均最頻伴食率の発達的变化を、順位について示したものである。3.5歳齢の高順位の未成体において、一時的にきょうだいとの平均最頻伴食率の上昇が認められたが、きょうだいとの平均最頻伴食率は全体としては安定して推移した。

1歳齢以上の未成体期において、きょうだいを最頻伴食相手とした未成体のきょうだいとの平均最頻伴食率は、性、順位の違いなく40～60%程度の幅を持ちながら推移した。

②成体オスを最頻伴食相手とする個体の伴食率の発達的变化

図3-1-20は、成体オスを最頻伴食相手とした未成体の、成体オスとの平均最頻伴食率の発達的变化を、性について表している。メスの未成体では、1歳齢から2歳齢と、4歳齢時における成体オスとの平均最頻伴食率が60%を超える高いものであり、1歳齢以降のすべての年齢においても平均最頻伴食率は50%を超えていた。

図3-1-21は、これを血縁系統の順位によって示したものである。高順位の未成体で成体オスを最頻伴食相手とした個体は、1.5歳齢時と4歳齢時に1頭認められたのみで、他の年齢において高順位の未成体は成体オスを最頻伴食相手としな

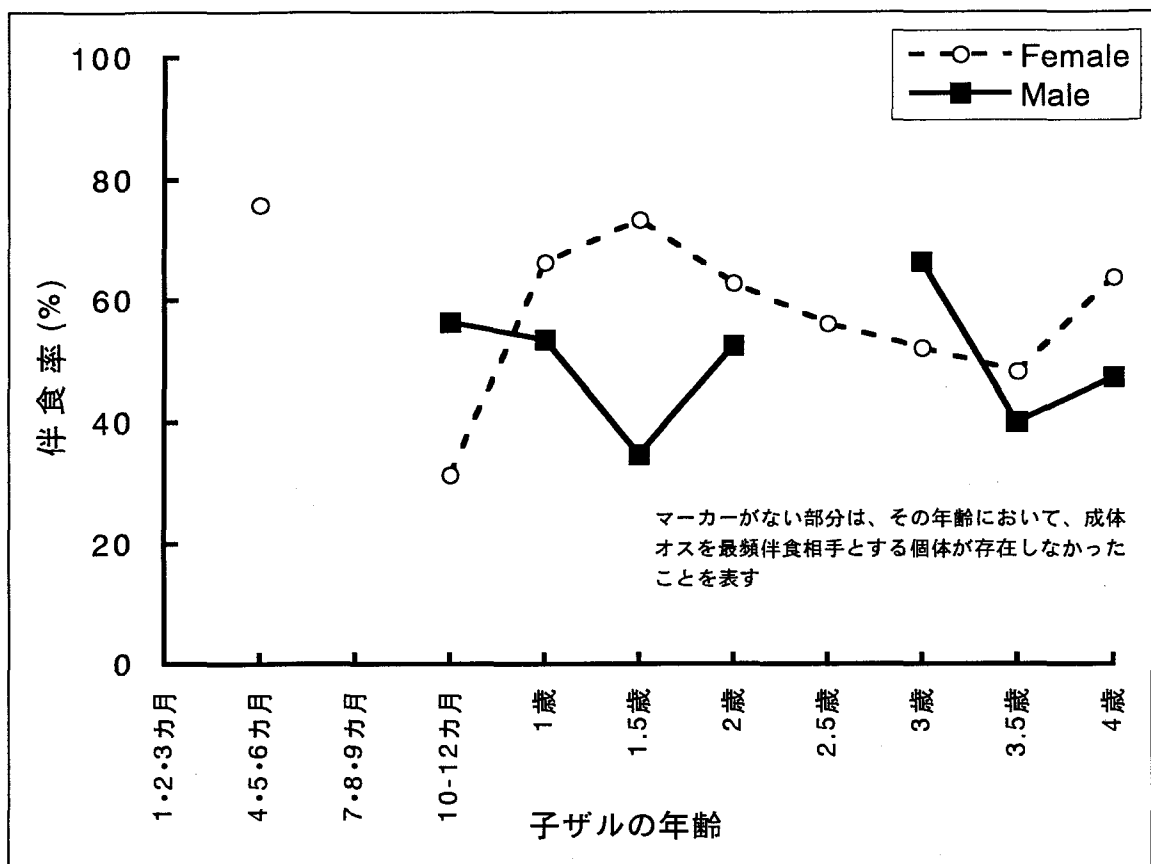


図3-1-20 オス・メスの未成年の成体オスとの平均最頻伴食率の発進的变化

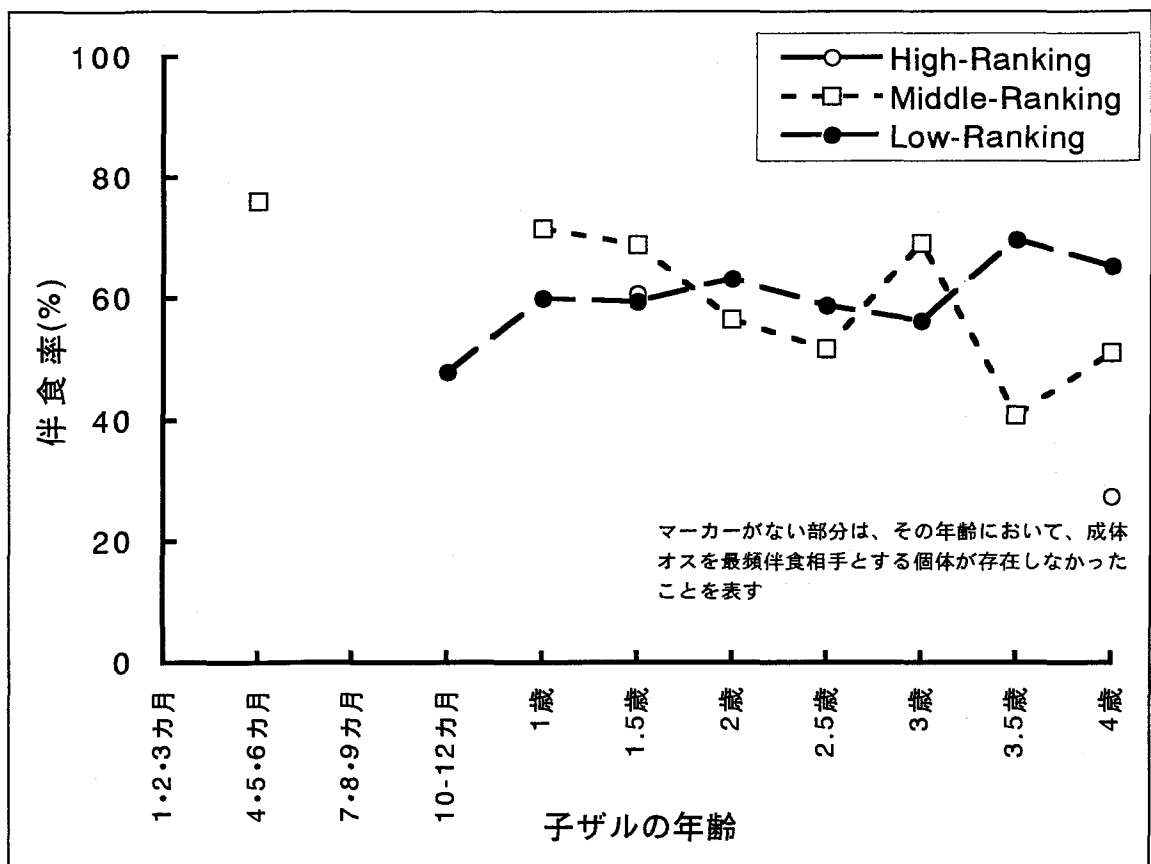


図3-1-21 高順位・中順位・低順位の未成年の成体オスとの平均最頻伴食率の発進的变化

かった。他方、中順位と低順位の未成年で成体オスを最頻伴食相手とした個体は、1歳齢から4歳齢までのすべての年齢で見られたが、どの年齢においても50%～70%の高い平均最頻伴食率を示した。先に見たように、成体オスを最頻伴食相手とする未成年の割合は、母ザルやきょうだい、あるいはその他の個体を最頻伴食相手とする未成年の割合と比較して低い。しかしながら、成体オスを最頻伴食相手とした未成年における成体オスとの平均最頻伴食率は、母ザルを最頻伴食相手とした未成年の母ザルとの最頻伴食率に匹敵するほど高く、最頻伴食相手を母ザルから成体オスへと代えた未成年の、成体オスとの結びつきの強さを示唆する結果であった。

③母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体の伴食率の発達的变化

図3-1-22は、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とした未成年の、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体との平均最頻伴食率の発達的变化を性について表している。性による差はみられず、オス・メスのいずれにおいてもほぼ30%～40%の平均最頻伴食率で、4・5・6カ月以降すべての年齢にわたって安定していた。図3-1-23は、これを血縁系統の優劣順位によって表したものであるが、性の場合と同様に順位による差は認められず、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とした未成年の、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体との最頻伴食率は、ほぼ30%～40%で4歳齢まで安定した推移をみせた。

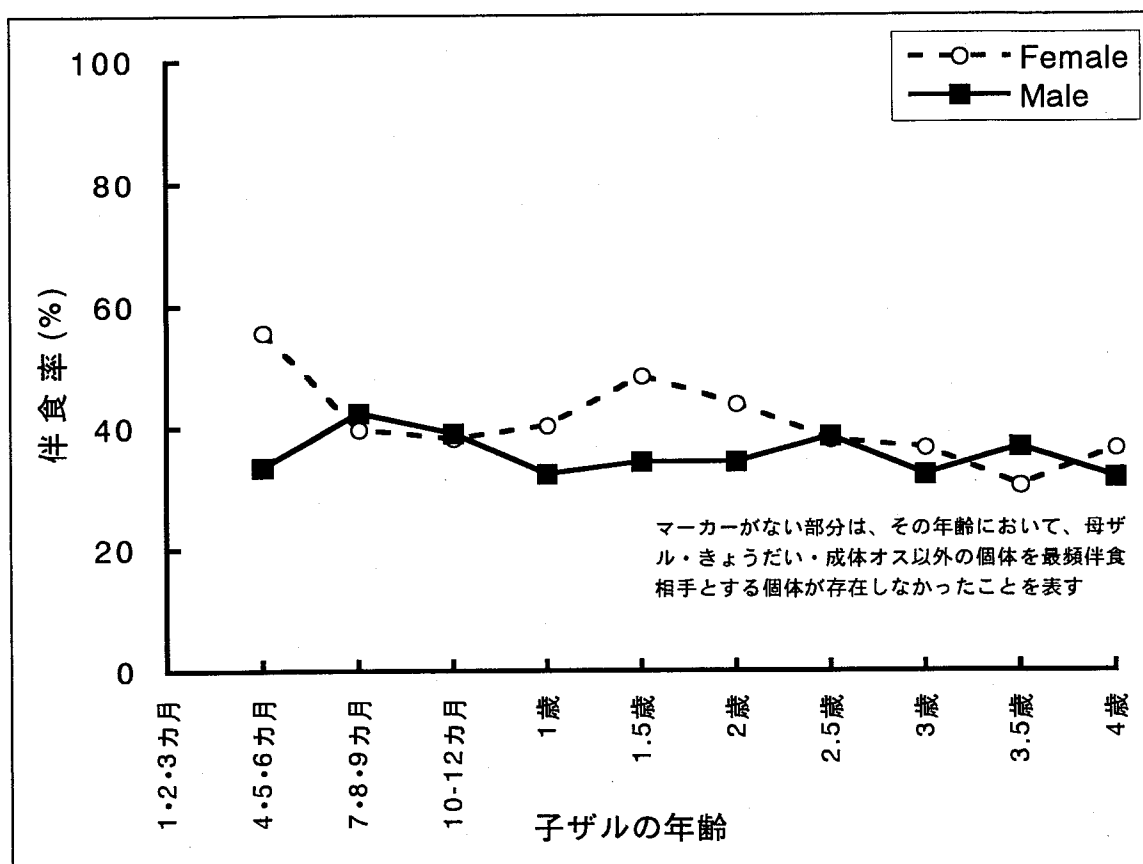


図3-1-22 オス・メスの未成体の母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体との平均最頻伴食率の発達的变化

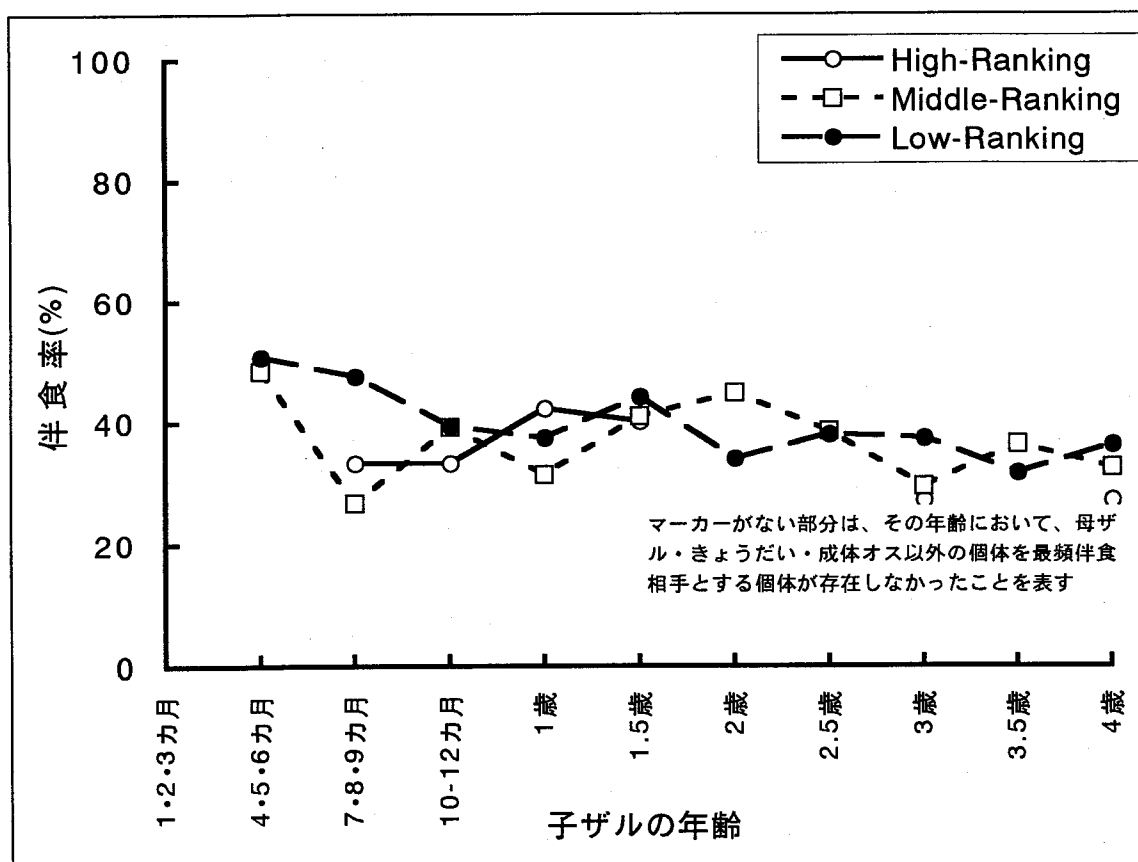


図3-1-23 高順位・中順位・低順位の未成体の母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体との平均最頻伴食率の発達的变化

1-4. 考 察

子ザルの出生直後における最頻伴食相手個体が母ザルであることは自明である。自身では移動能力を持たず、栄養摂取をはじめとするほとんどすべての活動を母ザルに依存している生後初期において、母ザルにしがみついていることは、幼体にとって唯一最善の生命維持の手段だからである。しかし、幼体自身が移動能力を獲得し、さらに固形物の摂取が可能になると、必ずしも常時母ザルに近接している必要はなくなる。ここに、給餌場面において未成体自身が自ら獲得していく、集団内の他個体との社会的関係が表れてくる。

本項の結果にみるように、年齢が上がるにつれて母ザルを最頻伴食相手とする未成体の割合が減少し、また、未成体の母ザルとの平均伴食率が低下することは、未成体が母ザルに対する強い依存から独立していく過程を表すものである。そして、未成体が獲得し、あるいは維持していく伴食関係を調べることは、未成体が母ザルに代わって集団内のどのような他個体に対して依存的な関係を結ぶかについての資料を得ることにつながる。その意味において、本項の結果は、ニホンザル未成体の社会的発達におけるひとつの側面を明らかにしたと言える。以下に給餌場面における未成体の伴食関係の特徴をまとめる。

まず第1に、未成体が伴食相手として選択する最も基本的な相手個体は母ザルである。これは、ニホンザルが哺乳類の1つの種であり、哺乳類において子どもが依存する最も原初的な存在が母親であることを考えれば説明の要もない。しかしながら、生後直後において唯一最大であった伴食相手としての母ザルとの伴食

関係は、個体発達のごく初期の間に大きく変化する。そして、発達初期から未成体期全体を通じての伴食関係の変化に強く影響する要因として、血縁系統の優劣順位がクローズアップされた。他方、未成体の伴食関係の獲得過程に影響すると考えていた未成体の性は、それほど大きな影響を与えているとは言えなかった。この結果は、給餌場面以外の場面において、個体間の近接関係や毛づくろいなどの社会的行動、あるいは遊び仲間関係などに、性差が明確に表れること(序論・第1節・1-4-1参照)とは異なる結果であった。性差が明確に表れなかったという本項の結果は、餌付け集団の給餌場面の特殊性にその原因を求めることができるかもしれない、さらなる追求が必要である。

未成体が属する血縁系統の優劣順位は、未成体が獲得し、保持する伴食関係に強い影響を及ぼしていた。特に、高順位未成体の母ザルとの結びつきは強く、未成体期のほとんどの期間にわたって、70%以上の個体が母ザルを最頻伴食相手としていた。中順位の未成体においては、母ザルを最頻伴食相手とする個体の割合が徐々に低下していくことが特徴であり、これに対応するように母ザル以外の他個体を最頻伴食相手とする個体の割合が徐々に増加していった。他方、低順位の未成体は、生後1年までの幼体期においてすでに母ザルとの伴食率を急速に低下させていた。さらに、母ザルを最頻伴食相手とする個体の割合も生後1年の間に30%まで低下し、その後も低い割合で推移した。このことは、低順位の未成体が、高・中順位の未成体と比較してより早期に母ザルへの依存から独立していったことを示している。

ただし、その割合は低いながら、低順位の未成年体の中に1歳齢以降も母ザルを最頻伴食相手とする個体は存在する。そして、母ザルを最頻伴食相手とする個体のみについて母ザルとの最頻伴食率を比較すると、その伴食率には順位による差はなく、1歳齢以降4歳齢まで、いずれの順位グループの未成年体も母ザルとの間に50%～60%程度の高い伴食率を維持していた。このことは、未成年体の属する血縁系統の優劣順位は、誰を伴食相手個体を選ぶかということには影響を与えているが、最頻伴食相手として選択した相手個体との伴食率に影響を及ぼすものではないということを示している。

第2の特徴として、中・低順位のメスの未成年体に見られた、成体オスとの高い伴食率があげられる。特に、低順位の1歳齢から3歳齢のメスの未成年体の中には、成体オスを最頻伴食相手として選択する個体が20%～30%もあり、それらの未成年体の成体オスとの最頻伴食率は60%前後であった。この伴食率は、母ザルを最頻伴食相手とする未成年体が母ザルとの最頻伴食関係において示すのと同じ程度か、さらに高いレベルの伴食率であった。また、低順位の未成年体の成体オスとの伴食関係は、未成年体の生後1年までの幼体期の間に獲得されていることも明らかとなった。

第3に、高順位の未成年体の中にきょうだいを最頻伴食相手とする個体が多く存在した。高順位の未成年体がきょうだいとの伴食関係を持ちやすい要因として、高順位では中・低順位と比較して母ザルの出産率が高い傾向があり(Itoigawa et al., 1992)、もともときょうだいの数が多いという可能性がある。しかしながら、本

項ではその点に関する分析はできていない。さらに、前述のように、高順位の未成年体の多くが母ザルとの伴食関係を長期にわたって継続することが、きょうだい間の近接を促進していることも考えられるであろう。いずれにしても、給餌場面において、高順位の未成年体が母ザルやきょうだいなど近縁の血縁個体と、高い伴食率での強い結びつきを保持していることは明らかであった。

第4に、中・低順位の未成年体の中に、母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体が比較的急速に増えてくる傾向がある。特に低順位の未成年体で母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体を最頻伴食相手とする個体の割合は幼体期の間に増加し、その後も低順位の未成年体が選択する伴食相手個体の中では最も大きな割合を占めていた。

幼体期の初期において、高い伴食率によって母ザルと強く結びついていた子ザルは、しだいに母ザルとの伴食率を低下させ、母ザルとの結びつきは弱くなっていく。特に低順位の未成年体にこの傾向が強く、幼体期の後半までに母ザルとの伴食率は急速に低下し、さらに最頻伴食相手としても母ザルを選択しなくなっていった。このような中で、高順位の未成年体が母ザルに代わって最頻伴食相手としていくのはきょうだいであることが多く、未成年体後半においては高順位の未成年体のほとんどが、母ザルかきょうだいをその最頻伴食相手として選択した。

これに対し、1歳齢から3歳齢の中・低順位の未成年体が伴食相手として選択し、高い伴食率を示したのは中心部の成体オスであった。特に低順位の未成年体では、1歳齢から3歳齢において成体オスが母ザルよりも多く最頻伴食相手として選択さ

れた。さらに中・低順位の未成年体においては、3歳齢以降の未成年体期後半になると母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体が最頻伴食相手として選択されるようになっていった。

未成年体と他個体との最頻伴食率の分析から、未成年体の特定のカテゴリーに属する最頻伴食相手との伴食率は、性によっても血縁系統の優劣順位によっても差がみられず、さらに1歳齢までの母子を除けば年齢によっても差がなかった。このことは、未成年体の最頻伴食相手との伴食率は、未成年体がその相手とどの程度の強さで結びついているかを表す指標として利用できることを意味する。言い換えれば、未成年体のその相手個体に対する依存の強さ、あるいは心理的な結びつきの強さを知る手がかりともなるであろう。その観点から本項の結果を再考すると、未成年体が最も強く依存していたのは母ザルであったが、成体オスを最頻伴食相手とした未成年体の成体オスに対する依存の強さは、それに匹敵するほど強いものであった。また、未成年体のきょうだいとの結びつきは、母ザルや成体オスとの結びつきよりは弱いものと考えることができよう。さらに、低順位血縁系の未成年体において、未成年体期後半に母ザル・きょうだい・成体オス以外を最頻伴食相手とする個体の割合が高くなっていったが、最頻伴食率の高さからみる限り、未成年体とそれらの最頻伴食相手との結びつきはそれほど強いものであったとは言えない。

これらの結果から、未成年体が母ザルに代わって伴食相手として選択していく成体オスの特異性が明らかになったと言えるであろう。

2. 給餌場面における幼体の近接関係の発達

2-1. 本項の目的

前項の結果より、未成体の個体発達の中で、未成体の母ザルとの伴食関係の変化は、生後1年間の幼体期において極めて急であることが示された。また、未成体が獲得し保持する他個体との伴食関係には、未成体の属する血縁系統の優劣順位が強く影響していることが明らかとなったが、このような血縁系統順位による違いも、生後1年までの幼体期においてすでに現れていた。そのため、生後1年間の幼体期におけるさらに詳細な分析が不可欠であると同時に、個体ごとの発達的な変化を解析する必要がある。前項の分析においては、できるだけ多くの個体のデータを収集する目的を掲げ、横断的な研究の方法をとったため、個体ごとの発達的な様相を明らかにすることはできていない。

給餌場面における生後1年までの幼体と母ザルとの母子関係を、発達の観点から調査した先行研究として、根ヶ山(1986)の8ペアの母子に関する追跡研究がある。彼は、ニホンザルの母子関係の発達を母子の対立的側面から再考しようと試み、その中で、給餌場面における母子の近接関係と相互交渉を詳細に分析した。そして、幼体の発達に伴って母子間の距離が増大していく過程を明らかにし、母子の反発的な相互交渉が母子の独立にどのように関わっていくかの実証的なデータを示した。しかし、給餌場面における幼体の近接関係としては、母ザルがその位置づけをどのように変化させていくかという解析に留まり、母ザルに代わって幼体がどのような相手個体に近接するようになるかについての資料を提示してい

ない。また、本研究では重要な要因として取り上げた幼体の性や血縁系統の優劣順位に関する解析は行っていない。先に述べたように、子ザルの社会的発達には母ザルからの独立の過程のみによって解明されるものではなく、同時に、母ザル以外の他個体との社会的関係を確立していく過程を明らかにしなくてはならない。

そこで本項では、給餌場面における生後1年間の幼体期における幼体の近接関係を、より詳細に観察し分析することにより、前項で明らかになった伴食関係における性や順位の差が、生後どの時期から現れ、それが個体の発達に伴ってどのように変化していくのかを、個体追跡の方法を用いることによって縦断的に分析することを目的とした。

2-2. 方 法

2-2-1. 観察期間

本観察は、1988年5月より1989年5月までの13カ月間にわたって行われた。

2-2-2. 観察対象個体

本項において観察の対象とした個体を表3-1-11に示す。本項で観察対象としたのは、1988年の出産期に出生したすべての個体21頭であった。ただし、そのうち1頭(F88 Beria'71'83')は114日齢で死亡したため、この個体に関しては、死亡時までのデータとして、0カ月齢から2カ月齢までを分析の対象とした。

本項では給餌場面における幼体の近接関係の発達的变化を、より詳細にとらえるために、個体の正確な日齢にもとづき、30日を単位として生後1年間の月齢区分を行った。すなわち、本項における分析中の0カ月齢は生後0日から29日目までの間に得られたデータを、1カ月齢は生後30日目から59日目までの期間に得られたデータを表すように区分されている。

2-2-3. 観察手続き

観察者は、給餌開始時より3分間待機した後、あらかじめ定められたルートに従って餌場内を巡回して観察対象個体を発見し、各個体につき1分間の観察を行った(各対象個体は1回の給餌について1回のみ観察することとした)。観察は、15秒ごとの点観察法(Altmann, 1974)を用いて行い、観察開始時を1点として、1分間で5点の観察を行った。記録した内容は、各対象個体を中心にして半径1m以内にいたすべての個体の個体名であり、各対象個体が誰かと身体接触をしていた場

表3-1-11 観察対象個体と兄弟の数

	オス	出生日(期間)	兄弟数	メス	出生日(期間)	兄弟数
高順位血縁系	M88 Beria'67'	5月12日	3	F88 Beria'71'	7月1日	4
	M88 Mara'68'79'	5月11日	1	F88 Beria'71'83'*	6月6日	0
	M88 Masia'72'78'	5月31日	2	F88 Beriina'70'	7月16日	2
				F88 Beriina'70'80'	5月14日	1
				F88 Masia'72'	6月18日	2
中順位血縁系	M88 Keria'68'82'	6月4日	0	F88 Elzia'73'	5月26日	2
	M88 Keria'76'	5月13日	1	F88 Elzia'71'76'83'	5月16-17日	0
	M88 Kerina'79'	5月20-25日	1	F88 Keria'76'	6月19-30日	3
				F88 Tania'71'	5月20-25日	2
				F88 Tanina'69'74'	5月18日	3
低順位血縁系	M88 Tsutia'76'	5月19日	1	F88 Fenia'72'	4月10日	3
	M88 Lisia'79'	5月29-30日	2	F88 Tsutia'71'	6月8日	0
				F88 Lipkisa'73'81'	5月20-25日	0

* : 生後114日目に死亡したため2カ月齢までを分析の対象とした。

合はその相手個体名も記録した。1回の給餌場面の観察は当該の観察開始後30分間を限度に行い、30分経過後はデータを収集しなかった。これは、勝山集団では、餌場にまかれた餌が消費されるのに要する時間がおおよそ30分間であることによる(西村, 1987)。

13カ月間の観察期間中に38日間、59回の給餌場面の観察が行われ、1頭の観察対象個体について、各月齢につき平均3.7回(標準偏差1.3回)の観察データが得られた。

2-2-4. 結果の処理

幼体の近接関係の特徴を抽出する目的から、幼体の半径1m以内に近接した相手個体の中から、①母ザル、②兄弟、③成体オス、④同年齢個体の4つのカテゴリーを設定し、これ以外のすべての個体は、その他として一括した。

2-3. 結 果

2-3-1. 給餌場面における他個体との身体接触

全観察中に、観察対象の幼体の身体接触が観察された相手個体は、すべてのサンプルポイントを合計して1506頭であり、そのうち母ザルが74.7%にあたる1125頭を占めた。母ザル以外の個体で幼体が身体接触した相手個体はのべ381頭であり、そのうち6.3%にあたる24頭が幼体の兄弟であり、また47.8%にあたる182頭が同年齢個体、すなわち他の幼体であった。また、幼体の成体オスとの身体接触は全く観察されなかった。

表3-1-12は、幼体の母ザルとの身体接触率に関する分散分析表である。性の主効果、順位の主効果、および性と順位の交互作用は有意ではなかった。また、月齢の主効果は1%水準で有意であり、母ザルとの身体接触率は発達にともなう変化を示していた。

図3-1-24は、母ザルとの身体接触率の発達に伴う変化を性について示したものである。母ザルとの身体接触率は、オスにおいてもメスにおいても生後3カ月間に急速に減少し、0カ月齢時の80%程度から20%程度まで下がった。幼体の母ザルとの身体接触率は4カ月齢でいったん回復するが、その後は再び低下して9カ月齢以降はほとんど母ザルとの身体接触が見られなくなった。

図3-1-25は、幼体の母ザルとの身体接触率を幼体の血縁系統順位によって分類して表したものである。0カ月齢時において母ザルとの身体接触率が最も高いのは低順位の幼体であり、身体接触率は85%を超えていた。低順位の幼体の母ザルとの身体接触率が高い状態は2カ月齢まで継続し、高順位・中順位の幼体よりも

表3-1-12 幼体の母ザルとの平均身体接触率に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	1414.38	1414.38	3.41	0.07
順位	2	2068.73	1034.37	2.49	0.09
性×順位	2	1036.76	518.38	1.25	0.29
月齢	11	122782.22	11162.02	26.88	<0.01
性×月齢	11	3221.36	292.85	0.71	0.73
順位×月齢	22	10504.15	477.46	1.15	0.30
性×順位×月齢	22	5991.07	272.32	0.66	0.88
誤差	143	59381.28	415.25		

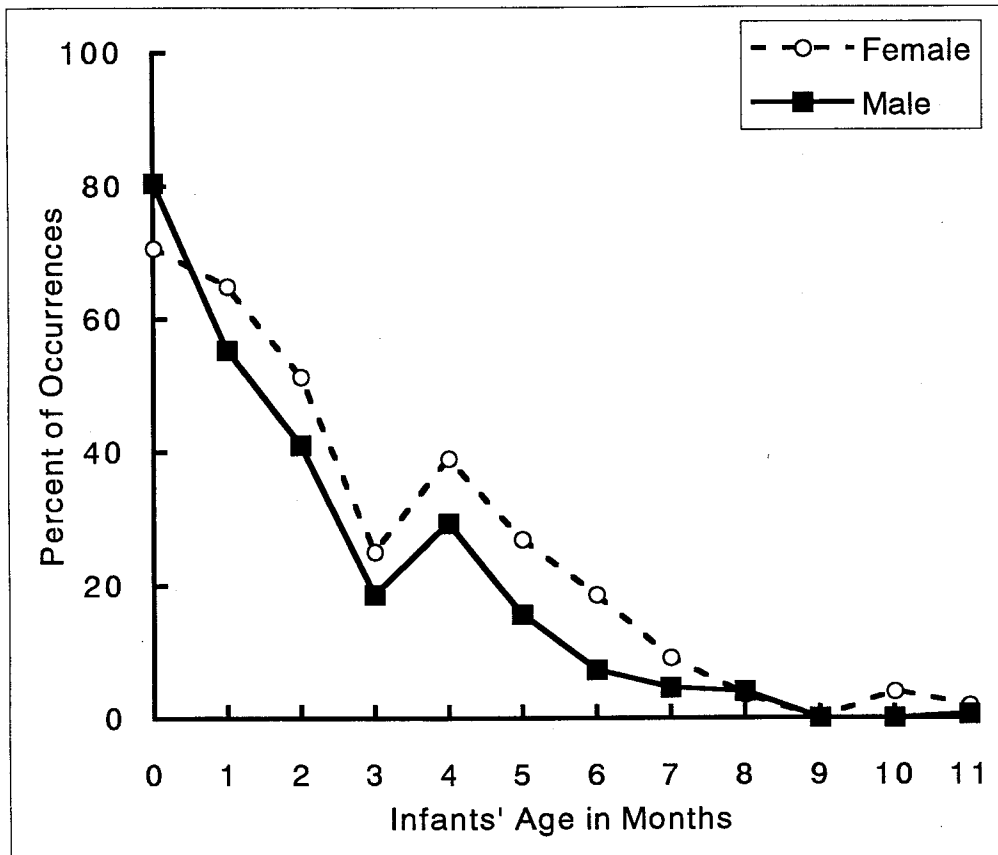


図3-1-24 オス・メスの幼体の母ザルとの平均身体接触率

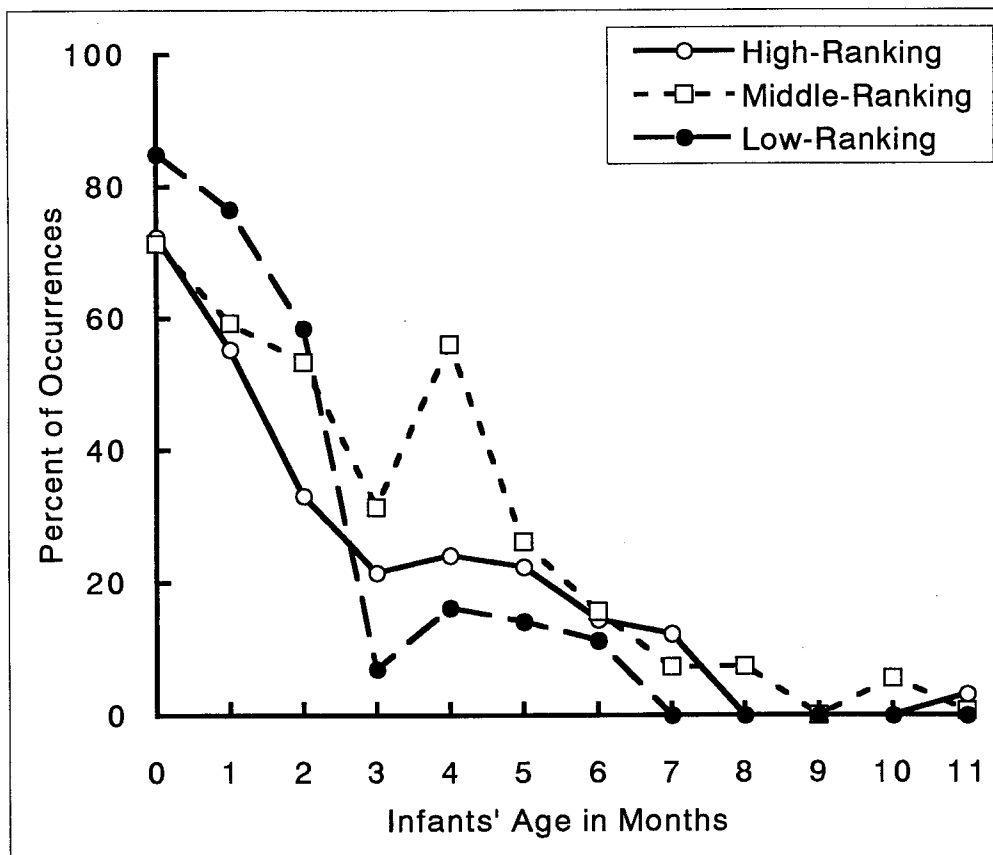


図3-1-25 高順位・中順位・低順位の幼体の母ザルとの平均身体接触率

高かったが、2カ月齢から3カ月齢にかけて急速にその割合が低下した。低順位の幼体の母ザルとの身体接触率は、3カ月齢以降は高順位・中順位よりも低く、7カ月齢以降は母ザルとの身体接触は観察されなかった。

高順位の幼体の母ザルとの身体接触率は、3カ月齢まで急速に低下するが、その後は緩やかに減少を続け、8カ月齢で母ザルとの身体接触は見られなくなった。また、中順位の幼体の母ザルとの身体接触率は、生後1年間にわたって比較的緩やかに減少し、生後8カ月齢を過ぎても母ザルとの身体接触が観察された。

2-3-2. 給餌場面における他個体との近接率

(1) 母ザルとの近接率(身体接触を除く)

表3-1-13は、給餌場面における母ザルとの身体接触を除く1m以内の近接率に関する分散分析表である。性の主効果は有意でなく、順位の主効果が1%水準で、また、月齢の主効果が5%水準で有意であった。順位に関するFisherのPLSDの結果を見ると(表3-1-14)、高順位と中順位の幼体の間には有意差は認められず、低順位の幼体が高順位・中順位の幼体と1%水準で有意な差を示し、母ザルとの近接率は高順位・中順位の幼体より20%程度低かった。

図3-1-26は、オスとメスの幼体における、母ザルとの身体接触を除く近接率の発達に伴う変化を示したものである。母ザルとの近接は、オス、メスのいずれにおいても1カ月齢から8カ月齢まで常に約20%以上のレベルで推移し、8カ月齢以降は徐々に低下する傾向を示した。

母ザルとの身体接触を除く近接率を、幼体の血縁系統順位によって示したもの

表3-1-13 幼体の母ザルとの平均近接率*に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	209.87	209.87	0.51	0.48
順位	2	12847.10	6423.55	15.54	<0.01
性×順位	2	1820.02	910.01	2.20	0.11
月齢	11	9544.13	867.65	2.10	<0.05
性×月齢	11	1702.16	154.74	0.37	0.96
順位×月齢	22	4704.26	213.83	0.52	0.96
性×順位×月齢	22	4083.75	185.63	0.45	0.98
誤差	143	59120.55	413.43		

*：身体接触を除く1m以内の近接

表3-1-14 順位に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	p 値
高順位－中順位	0.96	6.28	0.76
高順位－低順位	20.29	7.32	<0.01
中順位－低順位	19.34	7.10	<0.01

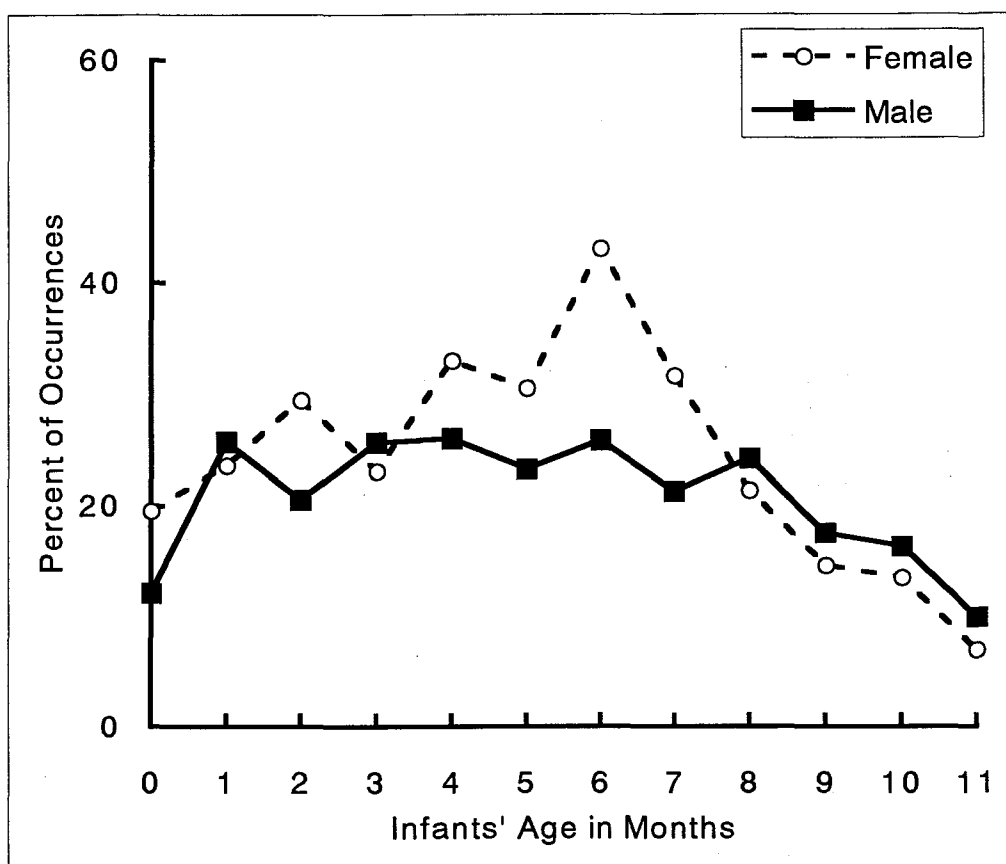


図3-1-26 オス・メスの幼体の母ザルとの平均近接率

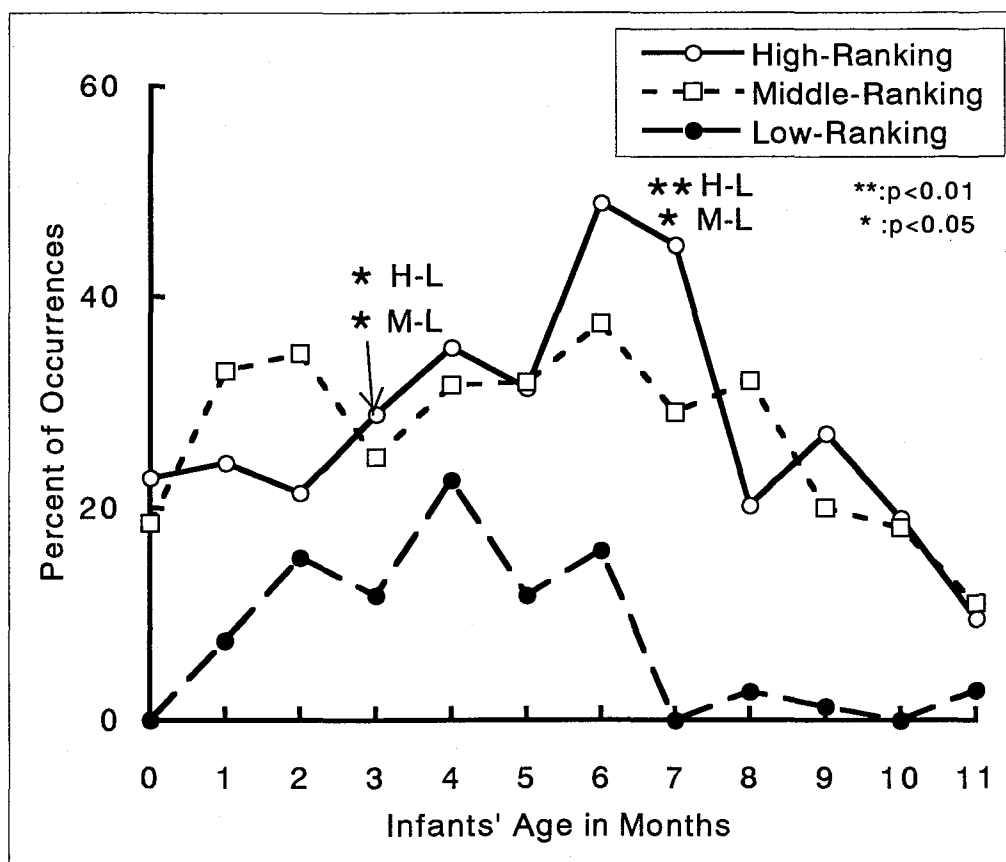


図3-1-27 高順位・中順位・低順位の幼体の母ザルとの平均近接率

が図3-1-27である。高順位と中順位の幼体の母ザルとの近接率は類似した発達の推移を示し、1カ月齢から9カ月齢までの間、常に20%以上の近接率を示した。これに対し、低順位幼体の母ザルとの近接率は高順位・低順位と比較して低く、4カ月齢時を除いて近接率が20%を超えることはなかった。また、低順位の幼体は、7カ月齢以降はほとんど母ザルと近接していなかった。

(2) 給餌場面における母ザル以外の個体との近接率

① 兄弟との近接率(身体接触を含む)

表3-1-15は、給餌場面における幼体の兄弟との近接率に関する分散分析表である。性、順位、月齢のいずれの主効果においても有意なものはなかった。また、性と順位の交互作用は5%水準で有意であった。

図3-1-28は、オスとメスの幼体の、兄弟との近接率の発達に伴う変化を示したものである。オス、メスともに0カ月齢時の兄弟との近接率は10%を超えていたが、1カ月齢以降の兄弟との近接率はメスの幼体の8カ月齢と9カ月齢を除くと常に10%未満であった。

幼体の兄弟との近接率を血縁系統順位によって分類して示したのが図3-1-29である。幼体の兄弟との近接率は血縁系順位により高低のばらつきがあり、また月齢によって変動があるなど、一貫した傾向は認められなかった。0カ月齢時に兄弟との近接率が高かったのは高順位と中順位の幼体であり、0カ月齢時には低順位幼体の兄弟との近接は観察されなかった。

表3-1-15 幼体の兄弟との平均近接率に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	102.22	102.22	0.83	0.36
順位	2	634.21	317.11	2.58	0.08
性×順位	2	1143.79	571.89	4.66	<0.05
月齡	11	1188.18	108.02	0.88	0.56
性×月齡	11	586.49	53.32	0.43	0.94
順位×月齡	22	3056.16	138.92	1.13	0.32
性×順位×月齡	22	3738.55	169.93	1.39	0.13
誤差	143	17551.18	122.74		

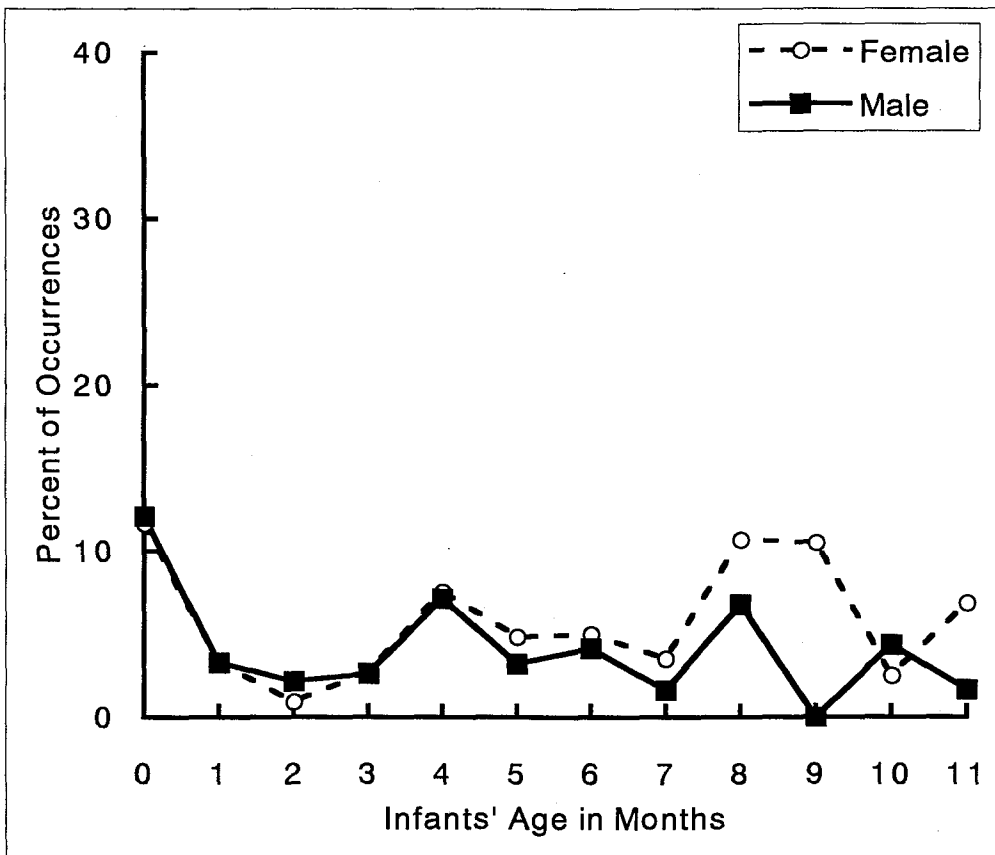


図3-1-28 オス・メスの幼体の兄弟との平均近接率

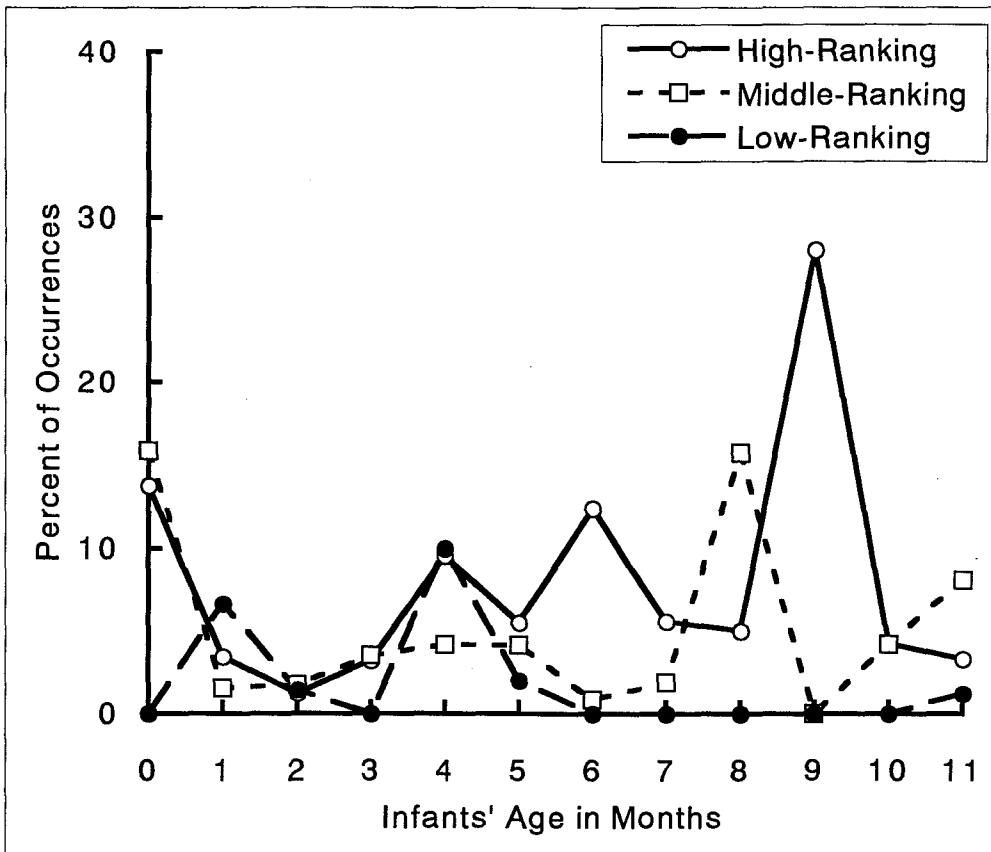


図3-1-29 高順位・中順位・低順位の幼体の兄弟との平均近接率

②成体オスとの近接率

表3-1-16は、給餌場面における幼体の成体オスとの近接率に関する分散分析表である。性の主効果、順位の主効果が5%水準で有意であり、月齢の主効果は1%水準で有意であった。性に関するFisherのPLSDの結果(表3-1-17)、性の差は傾向差程度であったが、順位に関するFisherのPLSDの結果を見ると(表3-1-18)、低順位の幼体は高順位・中順位の幼体と1%水準の顕著な差を示しており、低順位の幼体が高順位・中順位の幼体より高い近接率で成体オスと近接していたことがわかった。

図3-1-30は、オスとメスの幼体の、成体オスとの近接率の発達に伴う変化を示したものである。成体オスとの近接は、メスの幼体においては0カ月齢時から観察され、2カ月齢以外はすべての月齢において観察された。オスの幼体においては、3カ月齢になって初めて成体オスとの近接が観察され、6カ月齢時をピークにその後成体オスとの近接率は低下した。

幼体の成体オスとの近接率を幼体の血縁系統順位によって示したのが図3-1-31である。高順位の幼体の成体オスとの近接は3カ月齢から観察され、6カ月齢をピークとしてその後は減少する山型の推移を示した。中順位の幼体では0カ月齢時から成体オスとの近接が見られ、発達的变化としてはやはり6カ月齢の時に最大の近接率を示す山型の推移であった。これに対し、低順位の幼体の成体オスとの近接は3カ月齢から見られ、その後増減の変動を示しながら全体として増加の傾向にあった(Spearman's $\rho = 0.822$, $p < 0.01$)。

表3-1-16 幼体の成体オスとの平均近接率に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	568.65	568.65	4.08	<0.05
順位	2	1096.49	548.25	3.93	<0.05
性×順位	2	666.62	333.31	2.39	0.10
月齢	11	6027.78	547.98	3.93	<0.01
性×月齢	11	1142.26	103.84	0.75	0.69
順位×月齢	22	2611.73	118.72	0.85	0.66
性×順位×月齢	22	1126.51	51.21	0.37	1.00
誤差	143	19928.55	139.36		

表3-1-17 性に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	p 値
オス－メス	2.87	3.26	0.08

表3-1-18 順位に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	p 値
高順位－中順位	-0.42	3.65	0.82
高順位－低順位	-7.82	4.25	<0.01
中順位－低順位	-7.40	4.12	<0.01

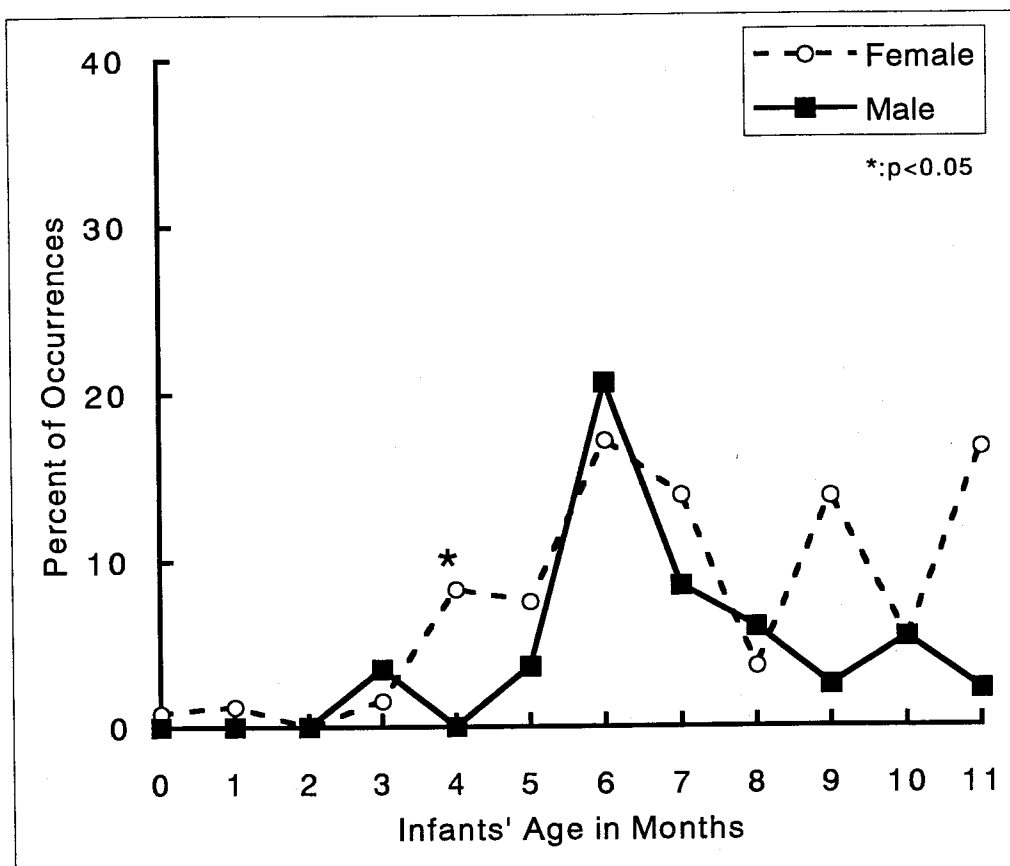


図3-1-30 オス・メスの幼体の成体オスとの平均近接率

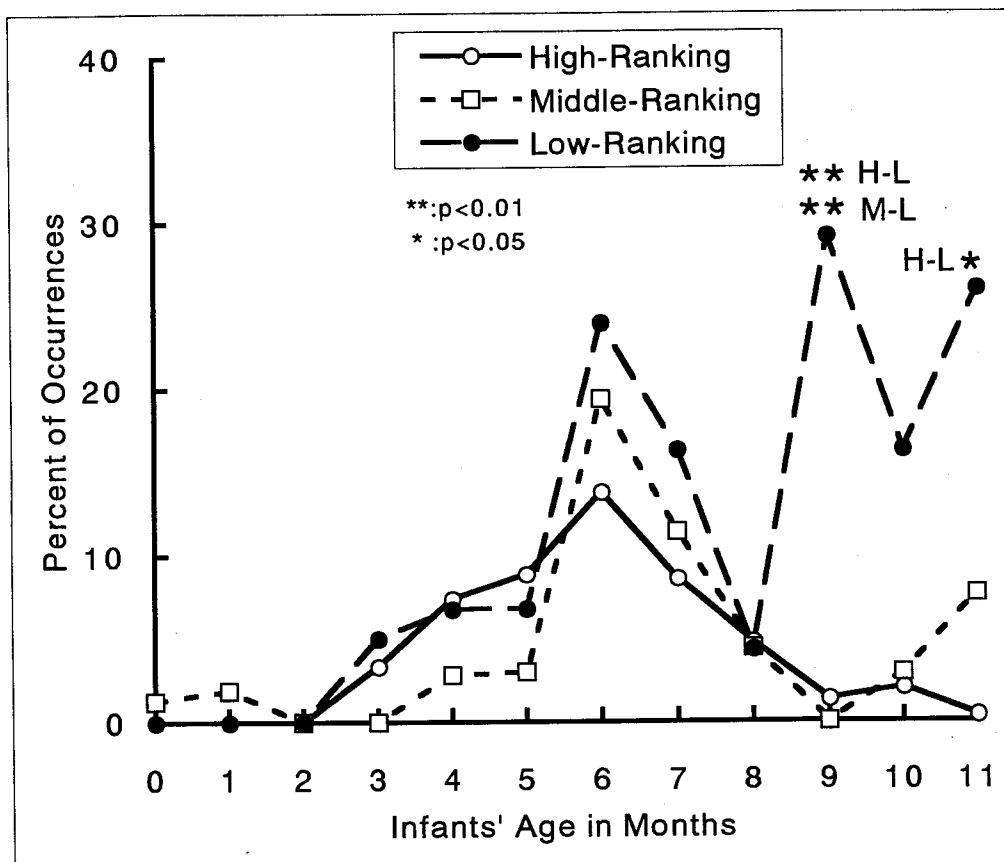


図3-1-31 高順位・中順位・低順位の幼体の成体オスとの平均近接率

ところで、先に見たように幼体が母ザルに近接する傾向を持っている一方で、もし母ザル自身が成体オスに近接する傾向を持つならば、幼体は母ザルと近接することによって、結果的に成体オスとの近接関係を持つことになる。そこで、母ザルとの身体接触時、および母ザルとの近接時を除く成体オスとの近接の傾向を改めて分析してみることにする。

表3-1-19は、幼体が母ザルと近接していない場合のみのデータにもとづいた、幼体の成体オスとの近接率に関する分散分析表である。先の表3-1-18と比較すると、母との近接時を含む場合と違って性の主効果は有意でなくなり、順位の主効果が優位性を強めた。順位に関するFisherのPLSDの結果を見ると(表3-1-20)、低順位の幼体は高順位・中順位の幼体と1%水準で有意な差を示し、高順位・中順位の幼体よりも高い近接率で成体オスと近接していた。

図3-1-32と図3-1-33は、幼体が母ザルと近接していない場合の、幼体の成体オスとの近接率の発達的变化を、それぞれ性と順位について示したものである。いずれの結果も、全体的な傾向は母ザルと近接している場合を含んだ成体オスとの近接の場面と同じであった。しかし、先の図3-1-30と図3-1-31の2つの図と比較したとき、5カ月齢以前においてはグラフの形、すなわち近接率の推移が異なり、5カ月齢までの幼体の成体オスとの近接が母ザルと成体オスの近接の影響を受けていたことが示された。6カ月齢以降については、母ザルと近接している場合としていない場合でグラフの形にはほとんど差がなく、6カ月齢以降の幼体の成体オスとの近接関係が、母ザルとの近接の影響を受けない幼体独自のもので

表3-1-19 幼体の成体オスのみとの平均近接率に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	447.45	447.45	3.83	0.05.
順位	2	1468.84	734.42	6.29	<0.01
性×順位	2	631.39	315.70	2.70	0.07
月齢	11	5321.23	483.75	4.14	<0.01
性×月齢	11	931.74	84.70	0.73	0.71
順位×月齢	22	2656.09	120.73	1.03	0.43
性×順位×月齢	22	1600.81	72.76	0.62	0.90
誤差	143	16704.25	116.81		

0.05. は少数第3位が切り捨てられた数値である。

表3-1-20 順位に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	p 値
高順位－中順位	-0.55	3.34	0.75
高順位－低順位	-8.67	3.89	<0.01
中順位－低順位	-8.12	3.78	<0.01

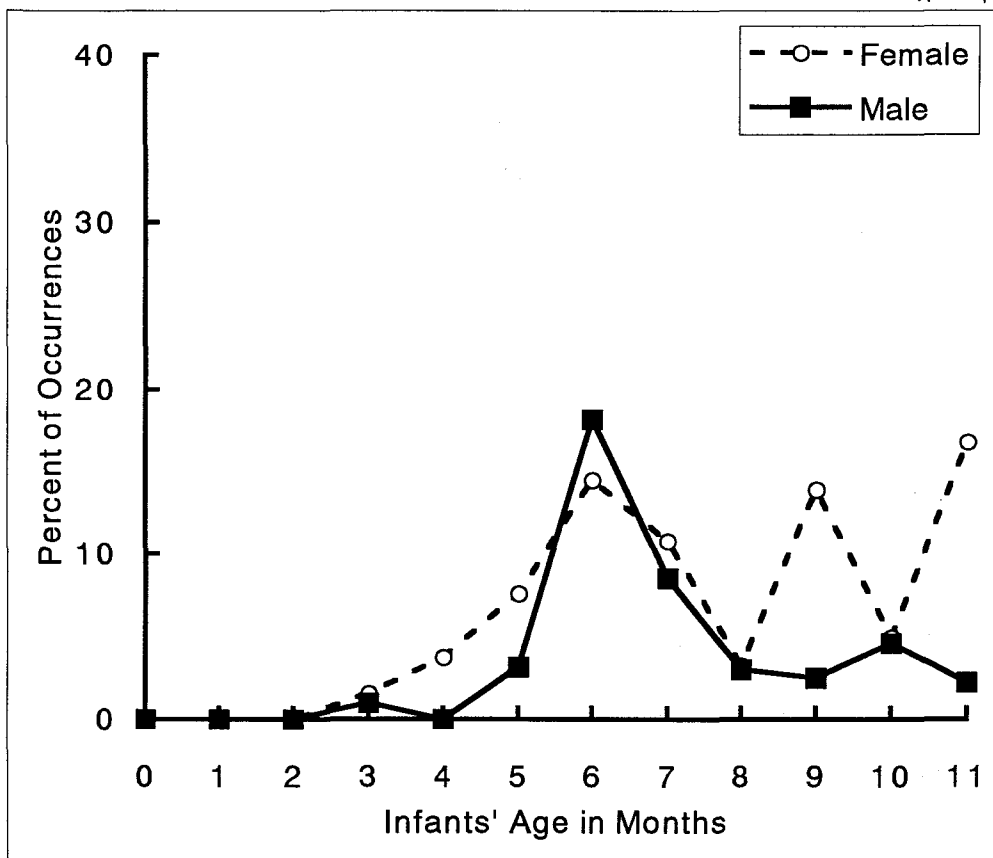


図3-1-32 母ザルと近接していないときのオス・メスの幼体の成体オスとの平均近接率

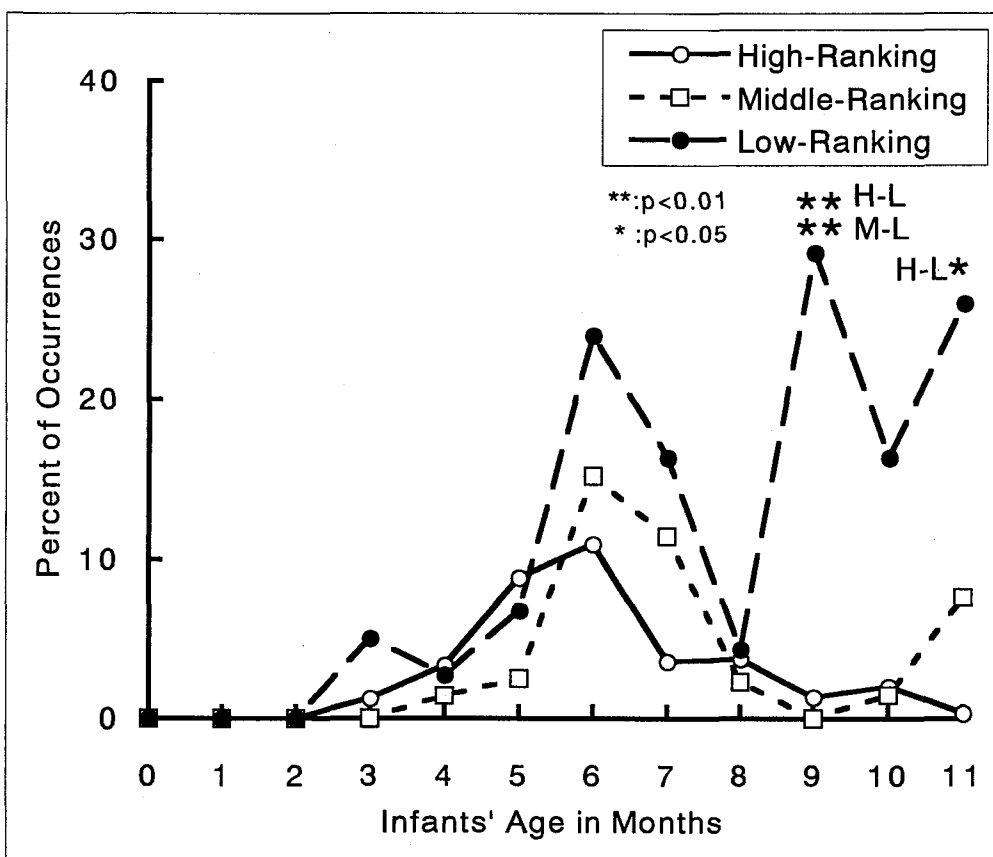


図3-1-33 母ザルと近接していないときの高順位・中順位・低順位の幼体の成体オスとの平均近接率

あったことが示唆された。

③同年齢個体との近接率(身体接触を含む)

表3-1-21は、給餌場面における幼体の同年齢個体との近接率に関する分散分析表である。性と月齢の主効果は有意でなく、順位の主効果について5%水準で、また性と順位の交互作用は1%水準、性と月齢の交互作用は5%水準で有意であった。順位に関するFisherのPLSDの結果を見ると(表3-1-22)、高順位と中順位の差が5%水準で、また中順位と低順位の差が1%水準で有意であった。

図3-1-34は、幼体の同年齢個体との近接率の発達に伴う変化を、性について示したものである。給餌場面における幼体の同年齢個体との近接率は、オスにおいてもメスにおいても生後2カ月齢までに10%以上まで増加した。その後は10%～20%のレベルで推移し、8カ月齢以降には大きく変動して、オスでは10カ月齢のとき、メスでは9カ月齢のとき一時的に30%を超えた。図3-1-35に、幼体の同年齢個体との近接率の発達的变化を、順位によって分類して示す。3つの順位グループの幼体のうち、同年齢個体との近接が最も早くから観察されたのは高順位の幼体であった。高順位の幼体では0カ月齢から同年齢個体との近接が観察され、その後は2カ月齢と3カ月齢の時に25%を超えた以外は10%～20%程度の近接率を維持していた。中順位の幼体においては、3カ月齢と9カ月齢の時に同年齢個体との近接率のピークがあり、20%以上の近接率を示したが、それ以外はほぼ5～15%程度の近接率であった。低順位の幼体においては3カ月齢と4カ月齢の時に25%を超える同年齢個体との高い近接率を示した後、一旦減少する傾向があったが、

表3-1-21 幼体の同年齢個体との平均近接率に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	3.87	3.87	0.02	0.88
順位	2	1498.66	749.33	4.18	<0.05
性×順位	2	146.72	73.36	0.41	<0.01
月齢	11	7829.49	711.77	3.97	0.05.
性×月齢	11	3621.35	329.21	1.84	<0.01
順位×月齢	22	9481.51	430.98	2.41	0.09
性×順位×月齢	22	5825.89	264.81	1.48	
誤差	143	25616.59	179.14		

0.05. は少数第3位が切り捨てられた数値である。

表3-1-22 順位に関するFisherのPLSD

	平均値の差	棄却値	p 値
高順位－中順位	4.47	4.13	<0.05
高順位－低順位	-3.81	4.82	0.12
中順位－低順位	-8.29	4.68	<0.01

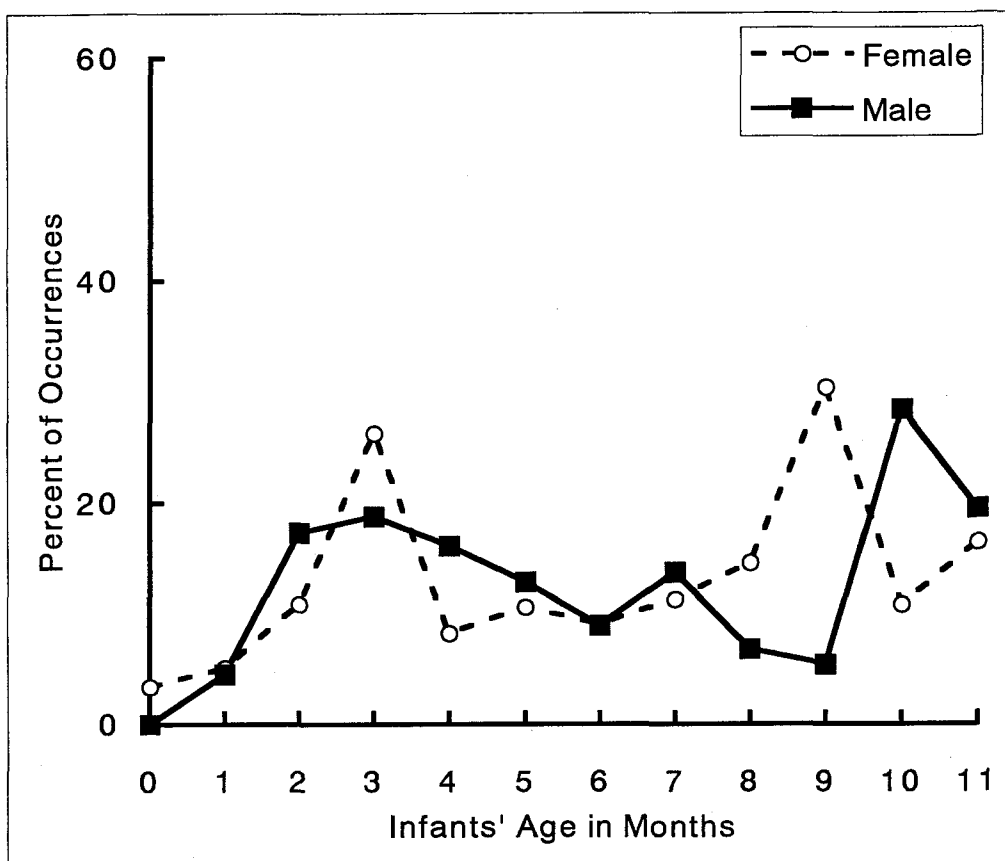


図3-1-34 オス・メスの幼体の同年齢個体との平均近接率

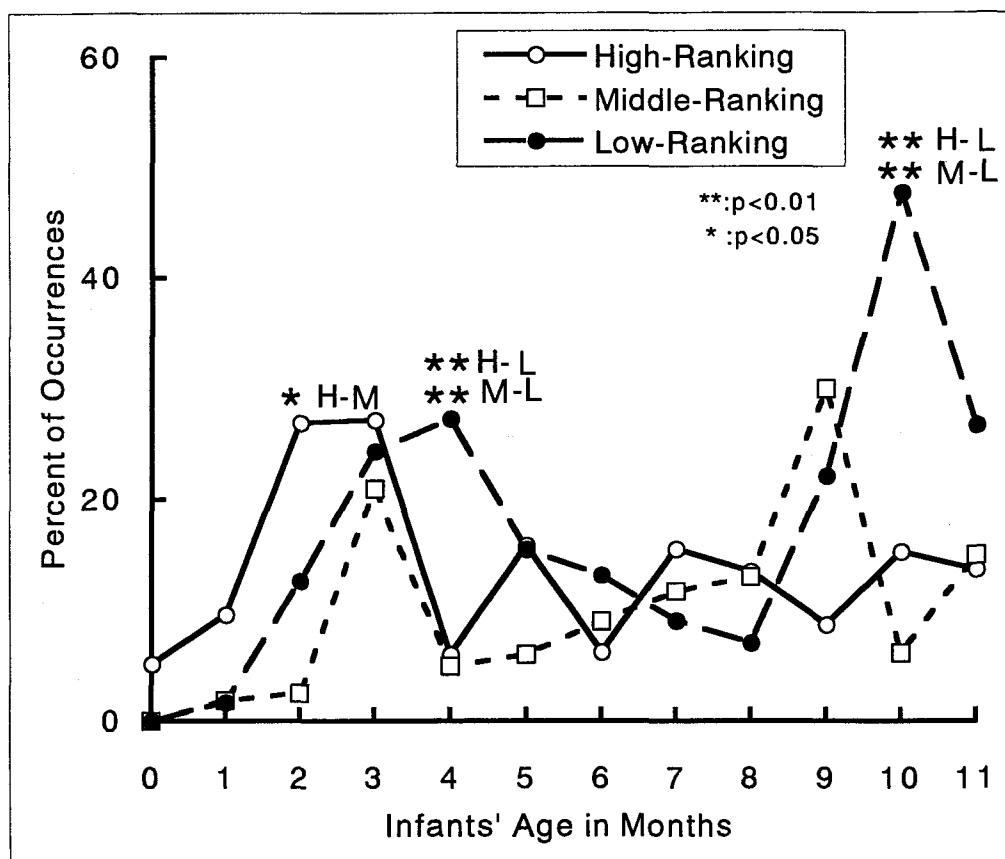


図3-1-35 高順位・中順位・低順位の幼体の同年齢個体との平均近接率

9カ月齢以降で再び近接率の増加が認められ、10カ月齢時には同年齢個体と47.8%の高い近接率を示した。

④近接個体がいなかった(単独であった)割合

表3-1-23は、給餌場面において、観察対象個体である幼体を中心にした半径1m以内に他の個体が存在しなかった割合(観察ポイントの生起率)の発達的变化に関する分散分析表である。月齢の主効果について1%水準で、順位と月齢の交互作用が5%水準で有意であり、性の主効果、順位の主効果、およびその他の交互作用は有意ではなかった。

図3-1-36は、オス、メスの幼体が単独でいた割合の発達に伴う変化を示している。オス、メスいずれの幼体についても、単独でいる割合は、発達に伴う増加傾向を示したが、オスの幼体では3カ月齢から9カ月齢にかけて変動が大きかった。オス、メスの幼体が単独でいた割合を血縁系統の順位によって分類して示したのが図3-1-37である。それぞれの血縁系統順位の幼体が単独でいる割合は、それぞれに月齢による変動が大きかったが、全体的傾向としては増加の傾向にあったといえる。しかしその増加傾向の継時的特徴を見ていくと、低順位の幼体においては、3カ月齢から7カ月齢までのやや早い時期に単独でいる割合が高くなる傾向があり、高順位の幼体では8カ月齢以降の幼体期後半で急激に増加する傾向があった。

表3-1-23 幼体が単独でいた割合に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
性	1	21.28	21.28	0.09	0.76
順位	2	1301.05	650.53	2.76	0.07
性×順位	2	1116.42	558.21	2.37	0.10
月齢	11	28861.49	2623.77	11.12	<0.01
性×月齢	11	4241.08	385.55	1.64	0.10
順位×月齢	22	8873.56	403.34	1.71	<0.05
性×順位×月齢	22	5349.41	243.16	1.03	0.43
誤差	143	33730.03	235.87		

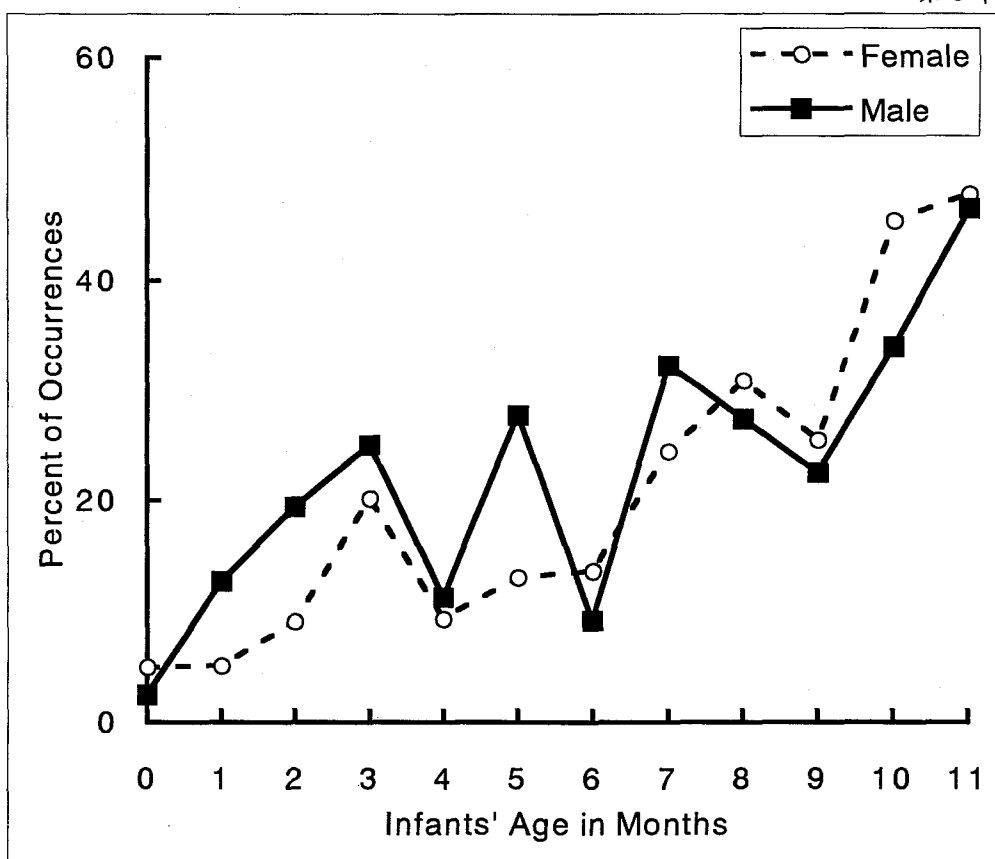


図3-1-36 オス・メスの幼体が単独でいる割合

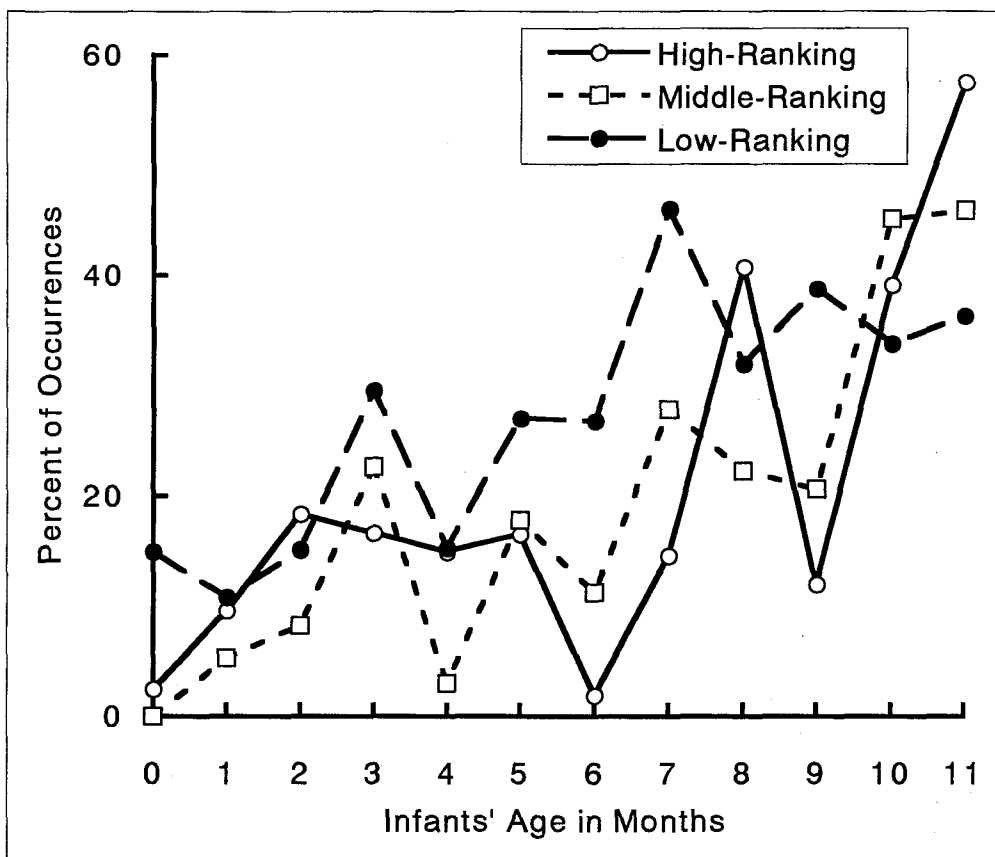


図3-1-37 高順位・中順位・低順位の幼体が単独でいる割合

2-4. 考 察

給餌場面における幼体の他個体との近接関係の発達的变化を追っていくと、近接相手との近接率の高さと近接率の推移のパターンによって、生後1年までの幼体期を大きく3つの期間に区分することが可能となる。すなわち出生から生後3カ月目までの第1期と、生後4カ月目から8カ月目までの第2期、そして9カ月目以降の第3期である。

①第1期(出生～生後3カ月)：出生から生後3カ月頃までは、幼体の餌の摂取が本格的には始まっていない。根ヶ山(1986)によれば、3カ月目までの幼体の摂餌はきわめて散発的でかつ不規則であり、接餌量を測定することはできないという。このような発達段階にあって、出生直後には最大であった母ザルとの身体接触率が急速に低下していく一方で、同年齢個体との近接率が徐々に上昇し、幼体が単独でいる割合も比較的急速に増加していく。0カ月齢時に見られる兄弟との比較的高い近接率は、この時期の幼体が給餌時においてほとんど母ザルにしがみついたままであることに起因していると考えられる。根ヶ山(1986)は、給餌場面における母子の身体接触を、母ザルが幼体を抱く行動と幼体が母ザルにしがみつく行動にわけて、その発達的变化を調べている。それによると、母ザルが幼体を抱く行動は生後3カ月までは見られるが、それ以降は見られなくなる。また、幼体からの母ザルへのしがみつき行動も、生後3～4カ月までに急速に減少する。このような母子の行動変化が、本項の結果に表れた、母子の身体接触率や近接率の低下に結びついていると考えられる。

低順位の幼体の母ザルとの身体接触率は、生後2カ月齢までは高く3カ月齢で急速に低下する。逆に母ザルとの近接率は高順位・中順位のそれよりも低い傾向が見られる。また、高順位の幼体においては、この時期に同年齢個体との近接がやや多い傾向があるが、これは高順位幼体8頭のうち5頭が同血縁(Bera系)の個体であることに起因すると思われる。

②第2期(生後4カ月～8カ月)：4カ月齢頃になると幼体の摂餌が本格的になり、摂餌量が測定できるほどに増加する(根ヶ山, 1986)。この段階に至って、給餌場面における個体間の近接は、伴食関係という本来の意味を持つことになる。この時期になると、幼体と母ザルの身体接触率が低下する速さは第1期に比較して緩やかとなって低下し続け、この期間の終わりには母ザルとの身体接触はほとんど見られなくなる。この間の、幼体と母ザルとの近接率は安定しており、幼体と兄弟との近接率にも大きな変化は現れない。

第1期の終わり頃からこの期間の初めの3カ月齢から4カ月齢において、一時的に高まる同年齢個体との近接は、母ザルから離れた幼体同士が集まって社会的な遊びの集団を形成することに起因する。根ヶ山(1986)も、4カ月齢から6カ月齢にかけて、幼体の他個体との社会的な交渉が増加することを見だし、これは幼体同士の遊びが中心であったことを述べている。しかし、5カ月齢になると同年齢個体との近接率は低下し、その後は安定して増減が少なくなる。これは、幼体が摂餌行動に集中していくことによって、摂食以外の行動に時間が費やされることが少なくなったためと考えられる。また、この時期には他個体と近接せず幼体が

単独でいる割合も緩やかに増加する。

第1期の終わりの3カ月齢から観察され始めた、幼体の成体オスとの近接は、第2期の中頃(6カ月齢)にピークを迎え、再び減少する山型の推移を示す。ニホンザルの幼体が6カ月齢くらいになるのは11月から12月頃であるが、この時期はちょうど勝山集団の交尾期にあたり、成体オスと成体メス間の近接関係をはじめとして、さまざまな社会的関係に変化がおとずれる。しかし先に述べたように、この時期における幼体の成体オスとの近接関係は、母ザルとの近接関係に影響されていないため、幼体が母ザルとは独立に獲得したものと考えられる。根ヶ山(1986)は、給餌場面において、母子の距離が5m以上離れていることを指標にした母子の相互独立は、6カ月齢頃に達成され、ここにひとつの節目があることを指摘している。この時期と、集団の交尾期の始まりの時期、そして幼体の成体オスとの近接率のピークが同期していることには注目しておく必要がある。

低順位の幼体の母ザルとの近接率の低さは、この期間にも第1期と同様に認められ、さらに低順位の幼体においては、この期間には成体オスとの近接率が高く、また、単独でいる割合も高順位・低順位の幼体に比較して高い傾向が認められた。

③第3期(生後9カ月～11カ月)：この期間になると、母ザルとの身体接触はほとんど見られなくなり、第2期に比較的安定していた母ザルとの近接率は、この期間には直線的に減少していく。特に低順位の幼体は、この期間には母ザルとほとんど近接しない。他方、幼体の兄弟との近接関係は不規則になり、近接率が変動す

る。また、同年齢個体との近接率が再び増加の傾向を示すとともに、幼体が単独でいる割合もさらに増加する傾向を増す。低順位の幼体が同年齢個体と近接する傾向は、高順位・低順位の幼体よりも強くなる。成体オスとの近接傾向には、さらに順位グループによる差が明確に表れ、高順位・中順位の幼体には成体オスとの近接がほとんど見られなくなる一方で、低順位の幼体は成体オスとのさらに高い近接率を示すようになる。

以上のように、生後1年までの幼体の給餌場面における近接関係には、大きく3つの期間を区分することができると同時に、低順位の幼体は、高順位・中順位の幼体とは異なる近接関係を、すでにその第1期から示していることが明らかとなった。出生後0カ月齢時の母ザルとの身体接触率の高さに反して、低順位の幼体の母ザルからの独立は早く、早期から単独でいる割合が増加していく一方で、高順位・中順位の幼体よりも高い割合で成体オスとの近接関係を示すようになり、それに続く同年齢個体との近接関係の獲得へとつながっていった。ここに、前項に続いて、低順位の未成体の給餌場面における近接関係の特殊性が、さらに明確に浮き彫りにされてきたといえる。

第2節 給餌場面における母子関係

1. 給餌場面における伴食相手としての母ザルの順位

1-1. 本項の目的

前節では、給餌場面における4歳齢までの未成体の伴食関係の特徴を横断的手法によって分析し、さらに生後1年までの幼体期における近接関係の発達を縦断的手法を用いて分析した。その結果、未成体がその個体発達の中でどのような伴食相手を選択していくかには、未成体の属する血縁系統の優劣順位が強く影響していることが明らかとなった。高順位の未成体は、出生直後から4歳齢に至るまでの未成体期の全期間にわたって母ザルと高い頻度で伴食し、きょうだいとも比較的強い伴食関係を維持していた。これに対し、低順位の未成体はすでに幼体期から母ザルとの伴食関係を弱め、母ザルに代わる対象として集団内の成体オスや同年齢個体との伴食関係を獲得した。

未成体の給餌場面での伴食関係に、このような血縁系統の優劣順位による差が表れる原因として何が考えられるであろうか。もちろん、給餌場面における未成体の伴食関係に、母ザルの子ザルに対する接し方や、子ザルの行動に対する規制の仕方、あるいは発達にともなう子ザルの行動変化とそれに対する母ザルの反応などのような、全般的な母子関係のあり方が表れていることは否定できない。しかし例えば、通常の観察場面において、高順位の母ザルは低順位の母ザルに比べて子ザルの行動に許容的で制限を加えることが少ない(前田[編], 1967; Itoigawa,

1973; 黒川, 1973)ことや、低順位の母ザルの方が子ザルとの腹側位での身体接触が多く、子ザルに対する拒否的な行動が少ない(White & Hinde, 1975)ことなどは、高順位の未成年体が長く母ザルとの伴食関係を保持し、低順位の未成年体の方が母ザルとの分離が早く起こっているという前節の結果とは矛盾している。個体間の緊張が高く反発的相互作用が多発する餌付け集団の給餌場面においては、母子関係を規定する一般的原理とは別の何らかの要因が働いていると考えるべきかもしれない。

序論で述べたように、ニホンザルの2個体間の優劣順位を決定する指標は、攻撃の方向や食物に対する優先性などである。つまり、給餌場面においては、高順位の成体メスは他個体から攻撃を受けることが少なく、また、他個体から邪魔されることなく摂食できると考えられる。そうであれば、母ザルに依存し母ザルに保護される存在として、高順位の母ザルの子ザルは、母ザルと伴食することが有利であると考えられる。そもそも未成年体の優劣順位は、母ザルに依存することによって確立する依存順位(河合, 1958a; 川村, 1958)が中心であり、未成年体が依存対象個体に近接している場合には、より強い依存効果が発現する(河合, 1958a)。それゆえ、高順位血縁系の子ザルは、優位な母ザルに近接することによって、他の個体から攻撃を受けたり、摂食を邪魔されたりすることが少なくなると考えられる。逆に低順位血縁系の母ザルはその優劣順位の低さゆえに、子ザルを十分に保護できない可能性が考えられ、子ザルにとっては母ザルに対する依存の効果も期待できないことになる。そのような意味で、成体メスの優劣順位は、給餌場面に

おける成体メス自身の摂食時の行動や伴食関係を規定すると同時に、それらの成体メスを母ザルに持つ子ザルの、母ザルとの伴食関係に影響を与えるに違いがない。

本項では、未成体を直接の観察対象とするのではなく、給餌場面において未成体が母ザルと伴食するか否かに関わる要因のひとつとして、成体メスの優劣順位を取り上げ、成体メスの優劣順位と、給餌場面の摂食時における他個体との反発的相互交渉との関連を分析した。また、成体オスも観察対象に加え、低順位の未成体が母ザルに代わる伴食相手として成体オスを選択していくのは、成体オスのどのような特性によるのかを同時に検証しようと試みた。

1-2. 方 法

1-2-1. 観察期間

本観察は1990年7、8月および10月の3カ月間と1991年4、5、6月の3カ月間の、1990年の交尾期をはさむ2つの時期に行われた。得られたデータを分析したところ期間の差は認められなかったため、本項では6カ月間のデータを一括して分析する。

1-2-2. 観察対象個体

本項の観察における観察対象個体は、1990年時点における勝山集団の中心部成体オス6頭(年齢：15歳～25歳)、高順位血縁系の成体メス10頭(年齢：10歳～23歳)、中順位血縁系の成体メス10頭(年齢：11歳～22歳)、低順位血縁系の成体メス9頭(年齢：10歳～18歳)であった。表3-2-1に観察した対象個体と各個体の観察回数を一覧にして示す。観察対象としたすべての成体メスは経産であり、子育ての経験を持っていたが、観察時における子ザルの頭数と年齢は統制されていない。

1-2-3. 観察手続き

観察は1日に2回行われる給餌時に、観察対象個体をランダムに選定して1分間の個体追跡を行い、観察個体を中心とした半径1.5mの範囲内で起こるすべての集団成員間の相互交渉のうち、次々ページのカテゴリーに当てはまるものを記録するという方法で行われた。

表3-2-1 観察対象個体と観察回数

	個体名	年齢	観察回数
中心部成体オス	M65 Rikinio	25	15
	M70 FERIA'	20	20
	M70 FENA'	20	21
	M69 Monia'	21	21
	M74 Barika'	16	14
	M75 Keria'	15	15
高順位血縁系成体メス	F71 Beria'	19	13
	F79 Beria'71'	11	11
	F67 Beria'	23	6
	F70 Beriina'	20	14
	F80 Beriina'70'	10	18
	F68 Mara'	22	12
	F77 Mara'68'	13	8
	F79 Mara'68'	11	8
	F72 Masia'	18	9
	F78 Masia'72'	12	6
中順位血縁系成体メス	F71 Elzia'	19	6
	F73 Elzia'	17	9
	F76 Keria'	14	11
	F79 Kerina'	11	10
	F78 Tanina'69'	12	9
	F74 Tanina'69'	16	10
	F73 Tera'68'	17	8
	F77 Tera'68'	13	6
	F71 Barisa'	19	11
	F79 Barisa'	11	12
低順位血縁系成体メス	F79 Monia'	11	8
	F74 Monina'	16	10
	F72 Lisia'	18	10
	F73 Lipkisa'	17	6
	F76 Juriria'71'	14	6
	F80 Juriria'	10	8
	F73 Ceria'	17	5
	F79 Ceria'73'	11	8
	F80 Ceria'	10	7

対象個体の周囲で起こった争い：観察個体を中心に、半径1.5m以内で発生した、観察対象個体を含まない他個体同士の反発的相互交渉。関与した個体の個体名を記録する。

[反発的相互交渉：一方の個体が他方に対し、飛びかかる(lunge), 突進する(rush), 追いかける(chase), 咬みつく(bite), 攻撃的に掴まえる(grasp), たたく(hit)などの攻撃を向けること。あるいは、一方の個体の攻撃(表情などの表出行動による攻撃を含む)に対して、他方が悲鳴(scream)をあげること。]

Supplanting：ある個体が他個体のいる位置に接近してその位置から30cm以内の場所で移動をやめるか摂食をはじめ、接近された個体がその場を立ち去ること。相手個体名を記録する。

Aggression：ある個体が他個体に対してlunge, rush, chase, bite, grasp, hitなどの攻撃を向けること。相手個体名を記録する。

Movement for Feeding：摂食のための1頭胴長以上の位置移動。

各観察対象個体は1回の給餌中に複数回観察されることはなく、観察時間は給餌開始後30分以内とし、それ以後はデータを収集しなかった。

1-3. 結 果

前述のように、勝山集団における給餌された餌の消費時間はほぼ30分程度であることから、本項ではえられた行動データを1頭/30分間あたりの生起率に換算して示す。

図3-2-1は、観察対象個体のまわり半径1.5mの範囲内で起きた、対象個体を含まない争いの30分間あたりの生起頻度を示している。成体オス1頭のまわりでは、30分間あたり平均6.5回の争いが生起しており、成体メス1頭のまわりでは30分間あたり3回以下しか争いは生じていなかった。対象群の主効果に関する分散分析の結果は1%水準で有意であり、下位検定を行った結果、成体オスと、高順位成体メス、中順位成体メス、低順位成体メスのそれぞれとの間に1%水準で有意な差が認められた。すなわち成体オスのまわりでは、成体メスのまわりに比べて高い頻度で争いが起こっていたが、成体メスに関しては血縁系統の優劣順位間で有意な差は認められなかった。

図3-2-2は対象個体が他個体に向けた攻撃行動の生起頻度を表したものである。1頭の成体オスが他個体を攻撃する頻度は30分間あたり4.8回であり、高順位成体メスは3.6回、中順位成体メスは2.1回、低順位成体メスは1.3回の頻度で他個体を攻撃した。Kruskal-Wallis検定の結果、各対象群間に有意な差は認められなかった。図3-2-3は観察対象個体が他個体から攻撃行動を受けた頻度を示している。Kruskal-Wallis検定の結果、各群間に有意な差は認められなかった。成体オスが他個体から攻撃を受けることはまったくなく、高順位成体メスもほとんど他

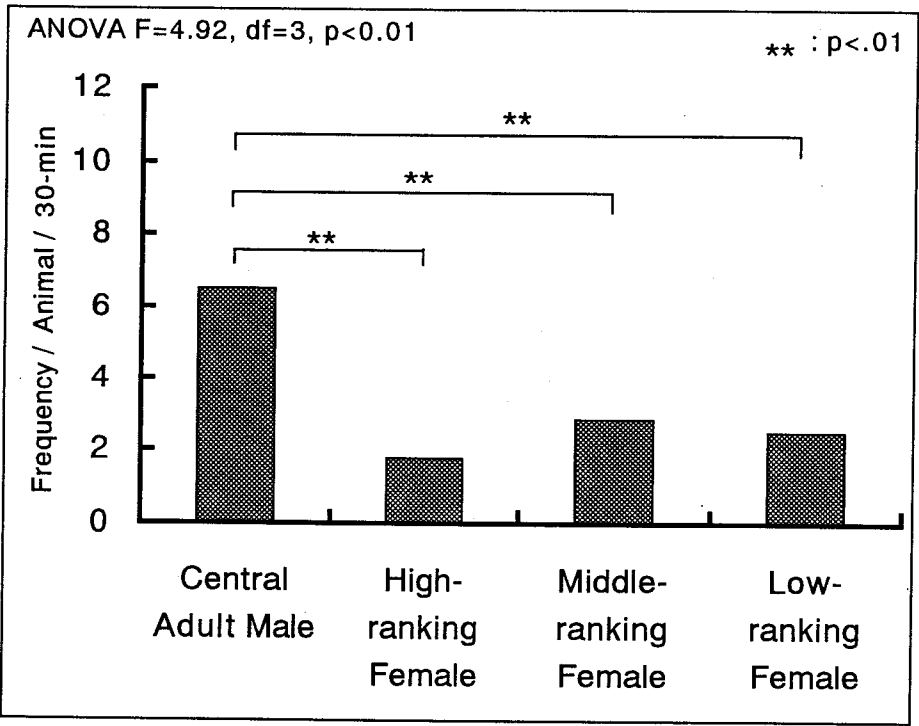


図3-2-1 観察個体の周囲で起こった争いの頻度

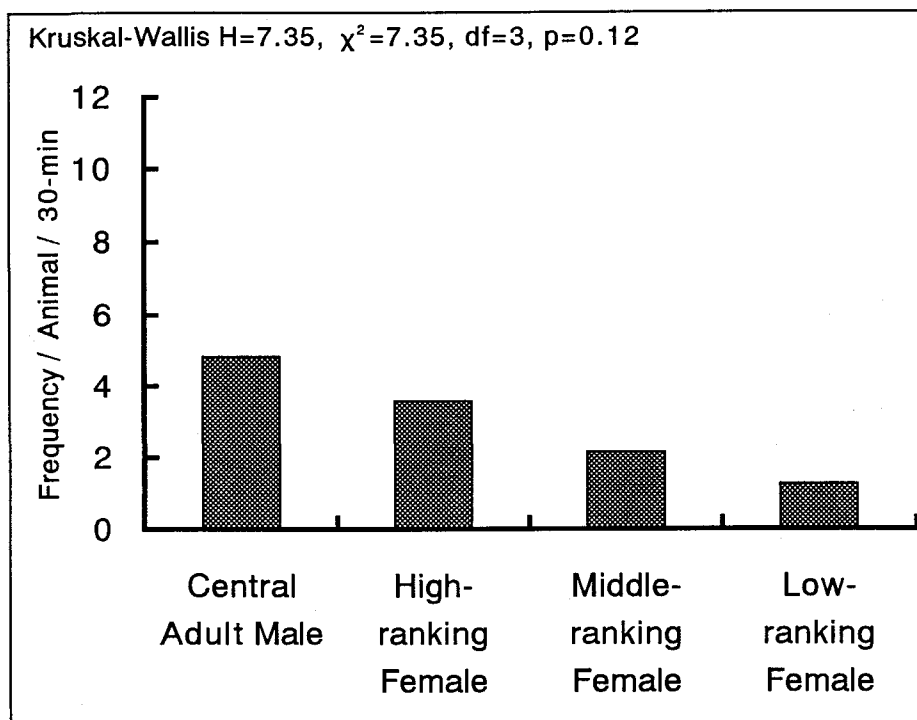


図3-2-2 観察個体が他個体に向けた攻撃行動の頻度

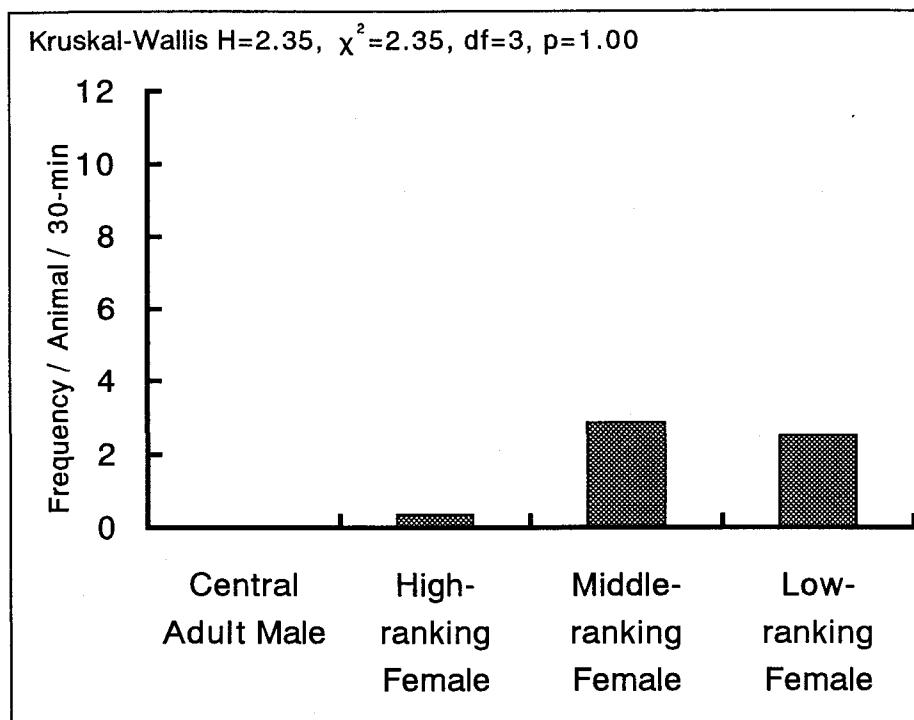


図3-2-3 観察個体が他個体から受けた攻撃行動の頻度

個体からの攻撃を受けなかった。これに対し、中順位成体メスと低順位成体メスが他個体から攻撃を受ける頻度は、1頭あたり30分間に2回以上であった。

図3-2-4は各観察対象個体が他個体に対して行ったSupplantingの生起頻度を示している。分散分析の結果、対象群の主効果は有意でなかった。図3-2-5は各観察対象個体が他個体から受けたSupplantingの生起頻度である。成体オスが他個体からSupplantingを受けることはまったくなかった。高順位成体メスが他個体からSupplantingを受ける頻度は1頭/30分間あたり1.8回、中順位成体メスは8.2回、低順位成体メスは15.0回であった。Kruskal-Wallis検定の結果、対象群間に1%水準で有意な差が認められ、下位検定の結果、中順位成体メスと低順位成体メスは、成体オスと高順位成体メスに比べて、より多くのSupplantingを受けていた。

図3-2-6は各対象個体が餌を獲得するために行った、1頭胴長以上の位置移動の頻度を示している。Kruskal-Wallis検定の結果、対象群間に5%水準で有意な差が認められた。成体メスはどの順位グループの個体も、1頭/30分間あたり40回以上の位置移動を行っていたが(高順位：40.0回、中順位：50.0回、低順位：53.8回)、なかでも中順位・低順位の成体メスは、成体オス(23.5回)と比べて、摂食のための位置移動が有意に多かった。高順位成体メスと中順位・低順位の成体メスの差は有意でなく、また、高順位成体メスと成体オスの位置移動の頻度にも有意な差は認められなかった。

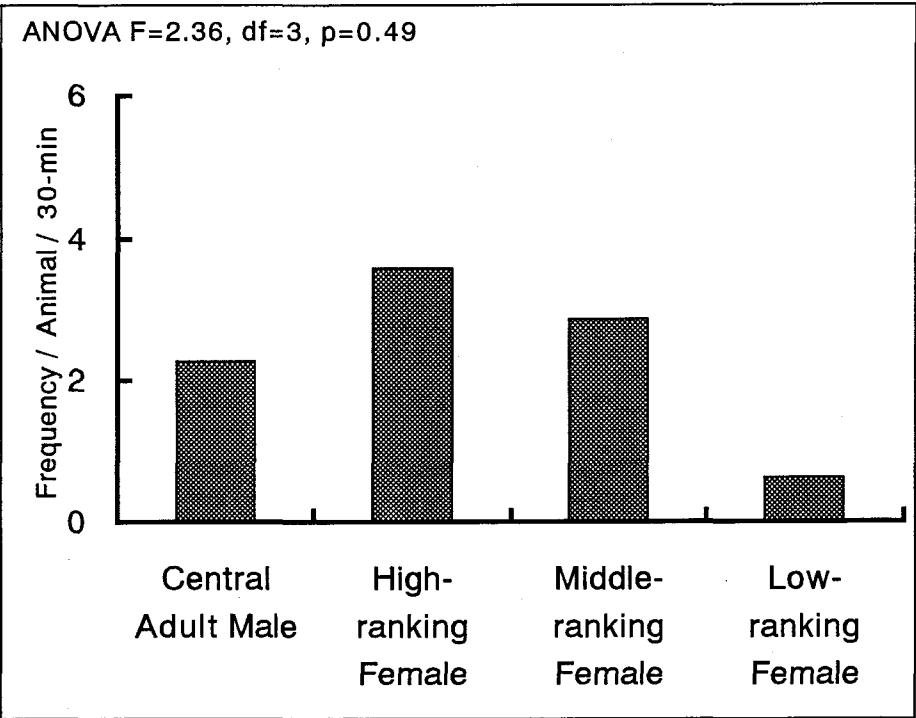


図3-2-4 観察個体が他個体におこなったSupplantingの頻度

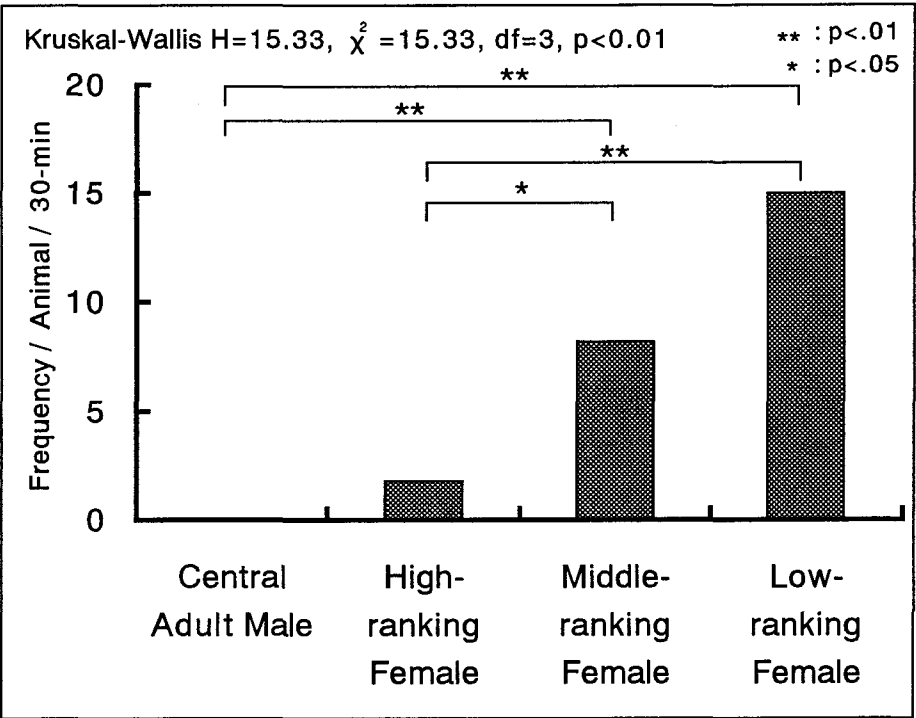


図3-2-5 観察個体が他個体から受けたSupplantingの頻度

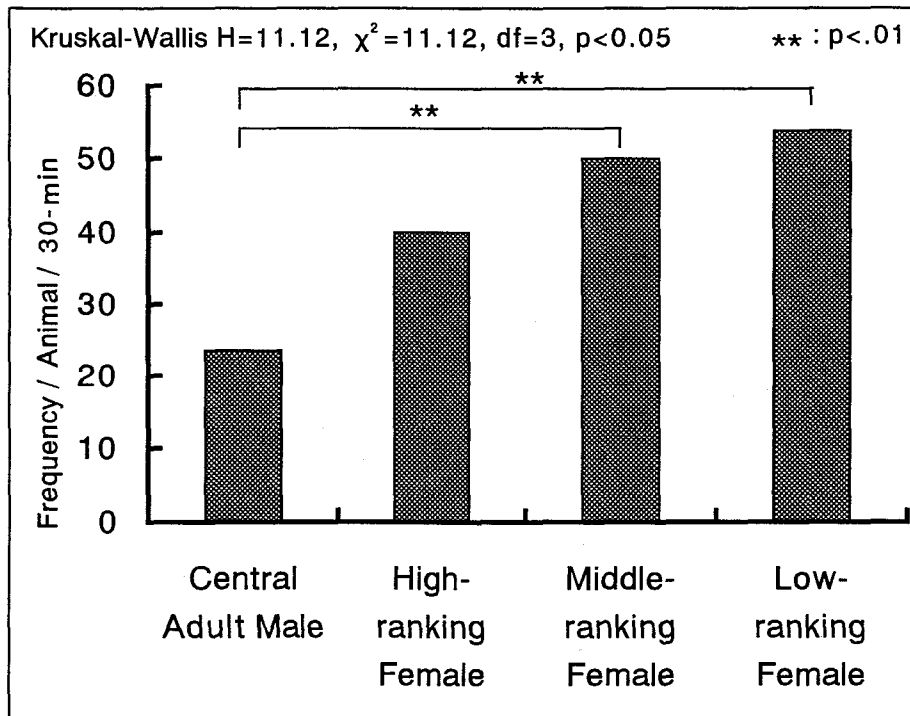


図3-2-6 餌を獲得するための移動の頻度

1-4. 考 察

一般に、食物資源の集中の度合いが高いほど、そこで観察される攻撃的交渉の頻度は高くなることが報告されている(例えば、Barton, 1993a, 1993b; Saito, 1996)。餌付け集団の給餌場面で、個体間の攻撃的交渉が高頻度に観察されるのは、食物資源の集中の度合いが極めて高いためである。本観察の結果、観察対象とした成体オス・メスのまわりでは、観察対象個体が関与していない他個体間の攻撃的交渉が、平均して1時間あたり6.2回起こっていた。さらに、観察対象個体が関与した攻撃的交渉は、観察対象個体が他個体を攻撃した頻度が1時間あたり5.6回、観察対象個体が他個体から攻撃を受けた頻度が3.1回であり、これらを合計すると観察対象個体1頭/1時間あたり、平均8.7回の攻撃的交渉が観察されたことになる。野生集団における採食時間1時間あたりの攻撃的交渉の頻度が、屋久島では1.8回(丸橋, 1986)、金華山では0.75回(Saito, 1996)であることと比較すると、勝山集団の給餌場面ではきわめて高頻度に攻撃的交渉が起こっていることは明らかであった。

観察対象のグループごとにこれをみると、成体オスのまわりでは、他個体間の攻撃的交渉が成体メスのまわりよりも有意に高い頻度で生起していた。成体オスのまわりで観察される争いについて、ここで詳細な分析は行わないが、筆者の先行研究(今川, 1984)によれば、成体オスが摂食している給餌ブロック(平均40.5㎡)内には平均13.1頭の他個体があり、それらの個体の間で成体オスを後ろ盾にした餌獲得のための競争が激しく行われていることに起因すると考えられる。成体メ

スのまわりで起こっている他個体間の攻撃的交渉が、その血縁系統順位に関わらず、成体オスのまわりの2分の1から3分の1しかなかったことからそれがうかがわれる。

また、高順位成体メスの他個体に対する攻撃は成体オスに次いで多く、他個体をSupplantingする回数は成体オスよりも多く観察されていた一方で、高順位成体メスが他個体から攻撃を受けることやSupplantingを受けることはほとんどなかった。逆に、中順位血縁系と低順位血縁系の成体メスが他個体を攻撃したりSupplantingしたりすることはほとんど観察されず、これらの成体メスはもっぱら他個体から攻撃を受け、Supplantingを受けるのみであった。中順位成体メスが他個体から受ける攻撃は30分あたり約3回であり、その他にSupplantingされることも8回以上観察された。さらに、低順位成体メスが摂食中に他個体から受けたSupplantingは30分間あたり15回にものぼった。勝山集団において、筆者と類似した手法を用いて4頭の成体メスの伴食関係を調べた小山(1998)も、摂食時に他個体に与えた、もしくは他個体から受けた反発的行動(Supplanting, 攻撃, 威嚇)の頻度が成体メスの社会的順位と相関したことを報告している。

ヒヒの観察では、高順位メスは自分の採食の成功度を上げるために、低順位メスの採食を積極的に邪魔することが報告されている(Shopland, 1987; Barton, 1993b)。しかしSaito (1996)は、金華山のニホンザル集団の観察からは、高順位メスによる低順位メスに対する採食の邪魔ととらえられる交渉はそれほど多くなかったと報告している。本観察の結果においては、中・低順位血縁系の成体メス

がこのような文脈で攻撃やSupplantingを高頻度に受けていたかどうかは検証できなかった。

中・低順位成体メスの摂食中の位置移動は30分間に50回以上もあり、中・低順位成体メスは摂食中に頻繁に位置移動することを示していた。また、本項にはデータとして示していないが、低順位成体メスの摂食中の位置移動は、単純に「1頭胴長以上の移動」としてはとらえきれないほどの長距離の移動であることが多く、このことから低順位成体メスが餌の獲得のために大きなリスクを負っていることがうかがわれた。小山(1998)も、高順位の成体メスに比べて低順位の成体メスは、摂食の中断の頻度も餌場内の移動の回数も多かったことを示し、さらに、低順位の成体メスは、餌がまかれた場所に入れずに周囲で他個体が餌を食べているのを見ている割合も高かったことを報告している。

Iwamoto(1982)は、幸島の野生ニホンザルが山中のヤマモモの木を訪れたとき、高順位メスは1本の木でゆっくり時間をかけてヤマモモの実を食べることができるのに対して、低順位メスは短時間しか食べられずに木を去ることを報告した。野生ニホンザルの採食生態を詳細に分析した中川(1994)も、地上に落果している栄養価の高いケヤキの堅果の採食に際して、高順位メスは低順位メスよりも長い時間をかけていることを報告した。低順位メスがケヤキの落果を採食する時間が短いことについて中川(1994)は、低順位メスが高順位のメスによって食物の多い場所から追い出されていると言うよりは、低順位メスの方が積極的に食物の多い場所を避けているためではないかと説明している。Saito (1996)も、食物資源

の集中の度合いが高い場合、個体間の攻撃的交渉を低減させるように働くのは、高順位メスによる低順位メスへの攻撃や追い払いよりも、むしろ低順位メスの側の劣位行動や回避行動であろうと結論している。本研究でも、中・低順位の成体メスは他個体から受ける攻撃やSupplantingの頻度よりもはるかに多い頻度で位置移動をしており、むしろ積極的に餌場内を移動しながら、高順位個体とのトラブルを避けていたと考えることができよう。

Iwamoto(1987)は、幸島群の餌場における人工餌の摂食量について調査し、高順位メスが低順位メスよりもより多くの人工餌を摂取していたことを見いだした。成体オスや高順位血縁系の成体メスは、給餌場面において、他個体からの攻撃やSupplantingを受けることなく摂食でき、また、摂食のために多くの位置移動をする必要がなく、総量としてより多くの餌を摂食することができる。これに対して、中順位や低順位血縁系の成体メスは、給餌場面における摂食において、成体オスや高順位血縁系の成体メスに比べてきわめて不利であると結論できるであろう。

これらのことから、中順位血縁系と低順位血縁系の成体メスを母ザルとして持つ子ザルの場合、特に低順位の成体メスが他個体から多くのSupplantingを受け、また、餌を食べるために多くの位置移動を行うことは、低順位血縁系の成体メスを母ザルとして持つ子ザルが、母ザルと伴食することを困難にしている主な要因であると思われる。さらに、中・低順位血縁系の母ザルは高順位個体からの攻撃を避けるため、餌の集中度の低い場所で摂食している可能性があり、そうであれ

ば、未成体が母ザルと近接して伴食することは、母ザルと子ザルの関係が、餌をめぐる競合的關係となる可能さえ考えられる。

給餌場面で餌を獲得することにおいて、高順位血縁系の子ザルは、中・低順位血縁系の子ザルに比べて本来的に有利であるが、母ザルに近接し、母ザルへの依存の効果を強く受けることでさらに有利となる。そのため、高順位血縁系の子ザルは、母ザルとの伴食関係を未成体期の長い期間にわたって維持し続けることが給餌場面における適応的な摂食戦略であると考えられる。他方、低順位血縁系の子ザルは、母ザルに依存しても強い依存の効果は期待できない。さらに、母ザルに追従し母ザルと伴食することが、母ザルとの餌をめぐる競合の原因にさえなりかねない。そのため、早期に母ザルに対して依存することをやめ、近接することでより強い依存の効果を得ることができる相手個体へと、その依存対象を代えるのが適応的と言えるのではないだろうか。

2. 給餌場面における母ザルと生後3カ月齢までの幼体との近接関係と相互交渉

2-1. 本項の目的

前項において、高順位血縁系の子ザルが母ザルと伴食するという摂食戦略をとることは、給餌場面における餌の獲得や他個体からの攻撃の抑制などに関して有効であろうと考えた。他方、低順位血縁系の子ザルではそのような母ザルに対する依存の効果が期待できないために、給餌場面における依存の対象を母ザル以外の個体に代えるのだらうと結論した。このように、血縁系統の優劣順位に規定されながら、子ザルは母ザルとの伴食を継続するか、それとも同年齢個体や成体オスのような他個体との伴食関係を獲得するか、あるいは単独での摂食を選択するのかという、自身の摂食戦略を採択することになる。

しかし、子ザル自身が自ら採択する摂食戦略とは別の次元の問題として、特に生後初期における子ザルの行動を母ザルがどのように規制するかという問題がある。すなわち、子ザルの出生直後の時期における母ザルと子ザルの間の相互交渉のあり方が、その後子ザルがとる摂食戦略に影響を与えることは想像に難くない。

前節において明らかにしたように、未成体が伴食の相手個体を母ザルから母ザル以外の個体に代える時期は1歳齢までの幼体期の間であり、3カ月齢時までの伴食関係にはすでに優劣順位による相違が現れていた。例えば、低順位血縁系の幼体は出生直後には高順位や中順位血縁系の幼体よりも母ザルとの身体接触率が高い(図3-1-25)が、2カ月齢から3カ月齢に向かう母ザルとの身体接触率の低下は上

位の幼体よりも急速であった。また、母ザルとの近接率も低順位の幼体と、高順位・中順位の幼体の間には大きな差があった(図3-1-27参照)。

そこで本項においては、出生から3カ月齢までの時期に、母ザルと子ザルとの間に観察される相互交渉を分析することによって、子ザルの出生直後のこの時期において、子ザルのその後の摂食戦略を左右するような要因が見いだされるのかどうかについて検討することを試みた^{注12}。

^{注12} 本研究は、「ニホンザルの母性ストレス特性と子の行動発達に関する研究(平成元年度科学研究費補助研究 一般研究(A): 研究課題番号63420001) 代表: 糸魚川直祐」の一部として行われたものであり、今川・糸魚川・南・待田・坂井(1990)の協同研究である。

2-2. 方 法

2-2-1. 観察期間

本研究の観察は、1989年6月27日から8月10日までの間に行われた。

2-2-2. 観察対象個体

母ザルの血縁系統の優劣順位の影響を分析するとともに、既に出産と子育てを経験している経産メスと、初めて出産をむかえた初産メスとの行動の違いを分析するため、血縁系統の優劣順位を高順位、中順位、低順位の3つに分け、それぞれの群から2ペアの母子を選び^{注13} 観察対象個体とした。勝山集団の成体メスの初産年齢は平均5.41歳(Itoigawa et al., 1992)であることから、観察対象の初産メスの年齢を原則として6歳齢とし、経産メスの年齢に関してはこれから大きく離れることのないように考慮した。ただし、高順位血縁系では初産年齢が低く、低順位ほど初産年齢が高いという傾向により、観察対象経産メスの年齢を揃えることはできなかった。また、経産メスの出産経験に関しては条件を統一し、観察時の子ザルの出生順位を第2子に統一した。表3-2-2に観察対象個体と出産日を一覧にして示す。

2-2-3. 観察手続き

観察は1日に2回行われる給餌時に、8mmビデオカメラを用いて行われた。給餌された餌を集団が消費するには通常30分程度かかるが、1日2回の給餌のうち午前

^{注13} 高順位で初産の母子のみ5歳齢の母ザルを含む3ペアが選定された。これは、本研究の本来の目的が、出産前後のメスザルの行動変容を検証することであり、初産個体に関してはその個体の出産の確実性が予見不可能であるため、あらかじめ年齢幅を広げて対象を多く選定していたためである。

表3-2-2 観察対象個体一覧

経産メス			初産メス		
個体名	年齢	出産日(期間)	個体名	年齢	出産日(期間)
高順位血縁系			高順位血縁系		
F82 Beria'67'	7	5月 7-12日	F83 Mara'68'77'	6	5月 9-13日
F82 Kerina'72'	7	5月14-27日	F83 Keriia'70'	6	5月 7-27日
			F84 Mara'68'	5	5月 30日
中順位血縁系			中順位血縁系		
F81 Rolina'	8	5月14-27日	F83 Tanina'69'	6	5月 7-13日
F82 Fera'66'	7	6月 3- 7日	F83 Lipkira'72'	6	5月 31日
低順位血縁系			低順位血縁系		
F79 Ceria'73'	10	5月 7-21日	F83 Lipkisa'	6	6月10-23日
F80 Barika'	9	5月22-27日	F83 Vivia'72'	6	5月25-27日

よりも午後の方が給餌量が多いので、午前は給餌開始から25分間、午後は給餌開始から35分間の観察を行った。ビデオによる行動観察は、5人のメンバーが分担して担当し、最大で同時に3台のビデオカメラを使用した。観察には、1頭の個体を5分間追跡して記録するという方法を取り、1回の給餌につき各個体1回ずつの観察が行われた。ビデオ映像にもとづく行動の数量化は、筆者が単独で担当した。

母子間の距離と身体接触の指標として、以下のカテゴリーを定めた。

腹部(あるいは胸部)へのしがみつき：子ザルが母ザルの腹部(胸部)にしがみついている

他の部位へのしがみつき：子ザルが母ザルの腹部(胸部)以外の部位にしがみついている

その他の接触：母子が身体の一部を接触させている

近接(<50cm)：子ザルが母ザルから50cm以内の距離にいる

離れている：子ザルと母ザルとの距離が50cm以上である

注) 各行動カテゴリーは互いに背反であり、同時には記録されないものとする。

以上の各行動は10秒を単位とした点観察法により数量化され、10秒ごとに母子の身体接触の状態と近接関係が分析された。

また、ビデオ映像から母ザルと子ザルの相互交渉を抽出するにあたっては、自由記述によってすべての行動を記録し、集計の段階で、表3-2-4および表3-2-5の結果に示すように、①母ザルの行動(5カテゴリー)、②子ザルの行動(5カテゴリー)、③母ザルの子ザルに対する罰的行動(8カテゴリー)、④母ザルの罰的行動に対する子ザルの行動(2カテゴリー)の、全部で20のカテゴリーにまとめられた。

母ザルから子ザルへの罰的行動とは、母ザルから子ザルへの攻撃行動と、子ザルからの関わりかけに対する母ザルの拒否行動を含むカテゴリーである。

観察期間中に、各個体につき8回、計40分間ずつのビデオによるデータ収集が行われたが、出産後の母子関係の経時的変化を分析するに際して、出産日の偏りや観察日の調整の困難などの理由により、1カ月目と2カ月目の観察数が個体ごとに不揃いであった。そのため、1カ月目と2カ月目のデータは統合して扱い、3カ月目のみ別に分析した。

2-3. 結 果

2-3-1. 母子の身体接触と近接関係

図3-2-7は、子ザルの出生後2カ月目までの母子の身体接触と近接関係を図示したものである。分散分析の結果、母ザルの優劣順位の主効果と出産歴の主効果、順位と出産歴の交互作用はいずれも有意ではなかった。

身体接触や近接関係を指標にして、この時期の母子関係を個別に見ていくと、高順位の子ザルは母ザルの腹側にしがみついていることが少なかった。高順位で経産の母ザルは、子ザルと身体の一部を接触させているのみであるか、あるいはすでに子ザルを少し離しており、母子が50cm以上離れていた割合も高かった。中順位で経産の母ザルは、子ザルを腹側位で接触させていることが多く、子ザルを50cm以上離しておくことはまったくなかった。

図3-2-8は、子ザルの生後3カ月目における母子の身体接触と近接関係を図示したものである。また、表3-2-3は、母子の50cm以内の近接に関する分散分析の結果である。50cm以内の近接に関しては、順位の主効果が有意であり、順位が低いほど50cm以内の近接が少なかった。

幼体の生後3カ月目における母子の近接関係の全体的な傾向は、子ザルの生後2カ月目までと類似していたが、低順位で初産の母ザルの子ザルは、生後3カ月目になっても母ザルの腹側にしがみついていることが多く、母ザルから50cm以上離れていることはほとんど観察されなかった。

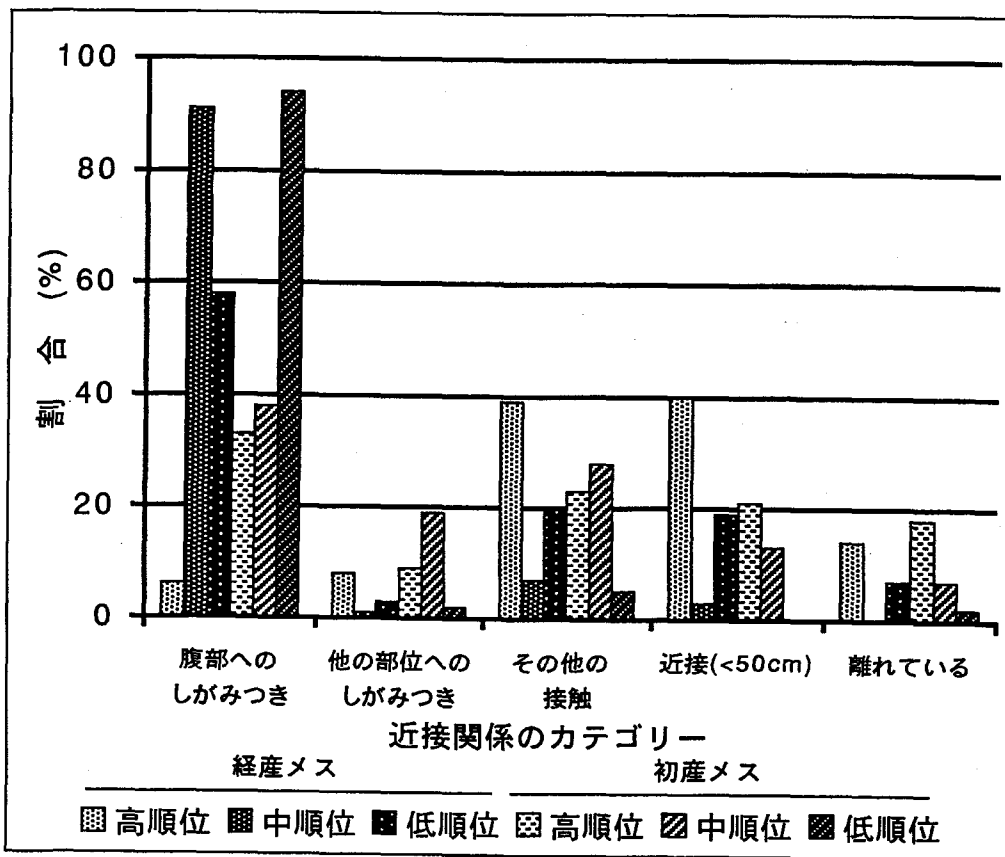


図3-2-7 給餌場面における生後1~2カ月目の母子の近接関係

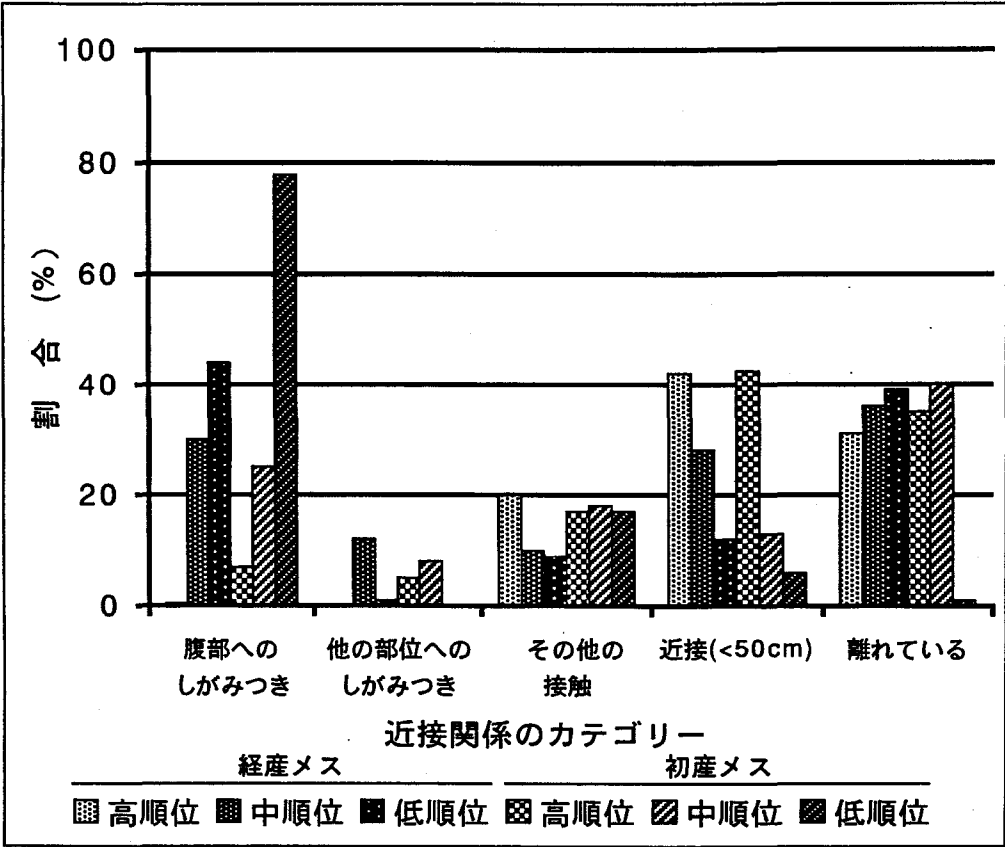


図3-2-8 給餌場面における生後3カ月目の母子の近接関係

表3-2-3 生後3カ月目において母子の近接関係が50cm以内であった割合に関する分散分析表

	自由度	平方和	平均平方	F 値	p 値
出産歴	1	60.80	60.80	2.47	0.26
順位	2	1051.20	525.60	21.15	<0.05
誤差	2	49.71	24.85		

2-3-2. 母子間の相互交渉

表3-2-4は、子ザルの生後2カ月目までの給餌場面における母子の相互交渉をまとめたものである。表中の◎印は観察対象の2組の母子ペアいずれにも観察された行動、○印は2組中1組に観察された行動を表している。ただし、高順位の経産メスに関しては3組の母子ペアに関するデータを示している。

離れている子ザルを回収したり、胸に抱き取ったりするような、母ザルが子ザルに対して行う保護行動はいずれの群の母ザルにも観察されたが、どちらかというと経産の母ザルよりも初産の母ザルの方に、このような行動を示した母ザルが多かった。逆に母ザルに関わりかける行動を示した子ザルは、むしろ経産メスの子ザルの方に多く、初産メスの子ザルには少なかった。特に、低順位初産メスの子ザルには母ザルに対する関わりかけの行動を示したものがいなかった。また、低順位経産メスの2頭と低順位初産メス1頭には子ザルへの毛づくろい行動が観察されたが、これは、これらの母ザルが短時間で摂食を終了したことと関連しており、順位の高い母ザルには観察されない行動であった。

摂食中の母ザルは、子ザルがまとわりついたり、自分の摂食の妨げとなるような場合、子ザルを払いのけたり押しのけたりするし、場合によってはかみついたりして子ザルを引き離そうとする。このような文脈の行動を「母ザルの子ザルに対する罰的行動」と定義する。表3-2-4に示す母ザルの子ザルに対する罰的行動のうち、「かみつく」から「払いのける」までの4つの行動カテゴリーは比較的激しい攻撃的行動を示し、他の4つの行動は上の4つの行動に比べると緩やかな行

表3-2-4 給餌場面における子ザルの生後1～2カ月目の母子の相互交渉

	経産メス			初産メス		
	高順位	中順位	低順位	高順位 ¹⁾	中順位	低順位
[母ザルの行動]						
離れていく子ザルに追従/ 離れている子ザルに接近する	○			◎	○	○
身体接触していない子ザルを回収する	○		○	◎	◎	○
身体接触している子ザルを胸に抱き取る	○	◎	○	◎	○	○
離れようとする子ザルを引き止める					○	
子ザルの毛づくろいをする			◎			○
[子ザルの行動]						
母ザルの胸にしがみつく	◎	○	○	○		
母ザルの身体（胸以外）にしがみつく	○	◎		◎	○	
母ザルから走って離れる	◎			○		
母ザルに走って接近する	◎		○	◎		
母ザルを音声で呼ぶ						
[母ザルの子ザルに対する罰的行動]						
かみつく	○				○	
子ザルが身体接触したときにかみつく	○				○	
押さえつける・踏みつける	○			○	○	
払いのける	◎			◎	○	
子ザルが身体接触したときに引き離す	○					
押す・押しのける	◎	○		◎	○	
子ザルが身体接触したときに押す・押しのける	○			○	○	
つかむ	○	○		○		
[母ザルの罰的行動に対する子ザルの行動]						
「キッキッ」・「ギャーギャー」などの発声	◎	◎		◎		
ころげ回る・身体をけいれんさせる	○			◎	○	

○：1組の母子に観察された行動 ◎：2組以上の母子に観察された行動

1)：3組の母子のデータによる

動型である。

本観察の結果、子ザルに対する罰的行動は、出産歴に関わらず多くの高順位の母ザルに観察されたが、低順位の母ザルは子ザルに対して罰的行動をまったく示さなかった。加えて、高順位の母ザルの多くが示した罰的行動は比較的激しいタイプの行動であった。また、中順位初産の母ザルにも、高順位の母ザルに見られたような「かみつく」、「押さえつける・踏みつける」などの比較的激しい罰的行動を示すものがいた。

表3-2-5は、子ザルの出生後3カ月目の母子の相互交渉をまとめたものである。母子の全般的な相互交渉の様相は生後2カ月目までと大きな違いはみられなかったが、子ザルの運動能力の発達にともなうと考えられる、「母ザルから走って離れる」や、「母ザルに走って接近する」などの行動が、多くの子ザルで観察された。しかし、2カ月目までと同様に、低順位初産の母ザルの子ザルには、母ザルに関わりかけるような行動が観察されなかった。

母ザルの子ザルに対する罰的行動は低順位で初産の母子以外での群ではいずれも観察されたが、「かみつく」などの激しい行動は高順位で経産の母ザルに観察されただけであった。また、低順位初産の母ザルは、2カ月目までと同様に、子ザルに対する罰的行動をまったく示さなかった。

表3-2-5 給餌場面における子ザルの生後3カ月目の母子の相互交渉

	経産メス			初産メス		
	高順位	中順位	低順位	高順位 ¹⁾	中順位	低順位
[母ザルの行動]						
離れていく子ザルに追従/ 離れている子ザルに接近する	◎	○		○		○
身体接触していない子ザルを回収する	◎	○		○		○
身体接触している子ザルを胸に抱き取る		○	○	◎	○	○
離れようとする子ザルを引き止める						
子ザルの毛づくろいをする		○	◎			○
[子ザルの行動]						
母ザルの胸にしがみつく		◎	○	◎	◎	
母ザルの身体（胸以外）にしがみつく	○	○		◎	○	
母ザルから走って離れる	◎	◎	○	◎		
母ザルに走って接近する	◎	◎	◎	◎	◎	
母ザルを音声で呼ぶ	○					
[母ザルの子ザルに対する罰的行動]						
かみつく	○					
子ザルが身体接触したときにかみつく	○					
押さえつける・踏みつける	○					
払いのける						
子ザルが身体接触したときに引き離す	◎			○	○	
押す・押しのける	◎	◎	○	◎	◎	
子ザルが身体接触したときに押す・押しのける	○		○	○	◎	
つかむ						
[母ザルの罰的行動に対する子ザルの行動]						
「キッキッ」・「ギャーギャー」などの発声	◎	◎	○	◎	◎	
ころげ回る・身体をけいれんさせる	◎	○	○	◎	◎	

○：1組の母子に観察された行動 ◎：2組以上の母子に観察された行動

1)：3組の母子のデータによる

2-4. 考 察

本研究の結果は、母子の近接関係や母子の相互交渉において、経産と初産という出産歴に関する明確な相違を示さず、むしろ高順位と中・低順位という血縁系統の優劣順位が母子関係に影響していることを示した。

腹側位での身体接触は、ニホンザルを含めほとんどの霊長類の種において共通に見られる母子の重要な相互交渉であり、分娩直後から出現する最も基本的な行動型の一つである。子ザルは母ザルの腹側にしがみつくことによって乳房に接触でき、乳をもらうことが可能になると同時に、常に母ザルの体温によって暖められ、また、母ザルからの保護行動を最も受けやすい。母ザルにとっても腕をまわすだけで子ザルの身体を固定できるこの身体接触形態は、保護行動がとりやすく、子ザルの運搬に便利な体位でもある。

しかしながら、給餌場面で腹側にしがみついている子ザルは、地面にまかされている餌を摂取しようとする母ザルにとっては邪魔な存在であると言わざるを得ない。しがみついている子ザルが、地面にまかれている小麦の粒に手を伸ばそうとする母ザルの両腕の動きを妨げることもしばしばであるし、母ザルの腹側にしがみついたまま身体を痙攣させるようにして泣き叫ぶ子ザルも、摂食の妨げとなる。そのため、給餌場面において母ザルが子ザルを積極的に引き離そうとすることがよく見受けられる。このような傾向は、特に、本研究の観察対象とはしなかった、より年長の母ザルの場合によく見られ、子ザルを置き去りにして遠くまで摂食に行くこともしばしばある。

本研究において観察対象とした低年齢の成体メスの場合、子ザルを置き去りにして遠くまで離れることは観察されなかったが、高順位の母ザルは、子ザルの生後2カ月目までにはすでに子ザルを引き離そうとする傾向が見られ、これは中・低順位の母ザルとは対照的であった。根ヶ山(1986)は、給餌場面における母ザルの子ザルに対する拒否行動(払いのける, 子ザルの接近を阻む)は、子ザルの生後1カ月齢時においてすでに高い出現率を示し、子ザルの生後6カ月齢までの幼体期前半の間高い値であったことを報告したが、母ザルの順位の問題には触れておらず、本研究の結果と対照できない。

Negayama(1981)は、初期の母子関係において、母ザルから子ザルに向けられる反発的行動は、おもに子ザルからの母ザルへの関わりかけによって誘発されることを報告している。本研究において高順位経産の母ザルの子ザルが3カ月齢においても母ザルからの激しい攻撃を受けていることは、これらの子ザルが、位置的になお母ザルのすぐ近くに留まり、母ザルに関わりかけを行っていることに起因すると考えられる。

前節で明らかにしたように、長期的に給餌場面における母子関係を見た場合、より長く母ザルのそばにとどまって伴食する傾向があるのは高順位血縁系の子ザルであり、高順位血縁系の子ザルは4歳齢になっても母ザルとの高い伴食率を示していた。逆に、低順位血縁系の子ザルは、3カ月齢になると母ザルとの伴食率が低下し、むしろ成体オスや同年齢の子ザルと高い割合で近接する傾向を示した。このことは、母ザルから受ける罰的行動の量や激しさによって、子ザルと母

ザルの空間的な分離が促進されているのではないことを意味する。

生後3カ月頃になると子ザルの運動機能も発達し、栄養的にも母乳からしだいに固形物の摂取へと変化してくる。根ヶ山(1987)によると、ニホンザルの母乳の分泌量は子ザルの生後3カ月目に激減するが、これに引き続くかたちで、給餌場面における子ザルの摂餌は4カ月目から本格化する(根ヶ山, 1986)。すなわち子ザルの固形物摂取と、母ザルの泌乳量の減少とは密接に関連しているわけである。本研究で明らかにしたように、この時期になると、子ザルは観察時間の約30～40%は母ザルから離れて過ごしている。本研究では、この間に子ザルがどのような行動を示していたのかについて言及できるデータを示していないが、多くの場合、子ザルは母ザルから離れて同年齢の子ザルと遊んだり、ひとり遊びをしている(本章・第1節・第2項参照)。そのような中で、草の葉をかじりとったり、餌場にまかれた小麦の粒をつまんで口に入れたりする行動がよく観察される。すなわちこの時期になると、給餌場面は子ザルにとっても他個体との競争の場となってくるのである。またこの時期は、子ザルがいかにして安全にかつ十分な食物を獲得するかを学ばねばならない時期でもある。場合によって母ザルから離れて、自らの摂食戦略を模索せねばならないこともあるだろう。このとき、どのような他個体と近接し伴食するかは、子ザルにとって重要な選択となる。

3. 母ザルの失踪にともなう未成年体の伴食関係の変化

3-1. 本項の目的

発達の初期に母ザルを失うことが、子ザルの生存と社会化において極めて重大な危機的状況であることは自明である。高等霊長類において、母ザルは子ザルを保護し養育するだけでなく、明らかに正常な社会化を促す役目を果たしてもいる。いくつかの先行研究によれば、霊長類の自然集団においては、生後6カ月以内に母ザルを失った場合、すなわち離乳期を迎える前にみなし子となった場合の子ザルの生存率は極めて低い(ベルベットモンキー: Lancaster, 1971; ニホンザル: Hasegawa & Hiraiwa, 1980; アカゲザル: Berman, 1982a)。これは、離乳期前の子ザルにとっては、栄養供給源としての母ザルの存在が不可欠であり、母ザルを失った場合、他のメスが母ザルの代わりに授乳してくれることが例外的にしか起こらないからである。しかし、生後8~9カ月たつと栄養摂取の面では母ザルがいなくても生き残る確率は高くなり、14カ月をこえるとほぼ確実に生存できる(Hasegawa & Hiraiwa, 1980; 長谷川寿一, 1983)。

生き残ることができたみなし子の多くは、通常、群れの中で孤立することはない、世話をしてくれる保護者的存在、いわゆる子守個体を持つ。一般的に子守個体は、集団内の成体オスかみなし子の姉などの近縁個体の2つのタイプに大別される(Hasegawa & Hiraiwa, 1980; 長谷川寿一, 1983)。しかし、それ以外にもきょうだい以外の近縁個体や、血縁関係を持たない成体メスや準成体がみなし子の子守個体となる事例も報告されており(ニホンザル: Hasegawa & Hiraiwa, 1980; チャク

マヒヒ *Papio ursinus*: Hamilton, Busse, & Smith, 1982)、一般に母ザルを失ったみなし子が誰に世話されるのかという問題は、みなし子の性や年齢、きょうだいや近縁個体の有無など、さまざまな要因の影響を受けると考えられる。

ニホンザルの幼体が、給餌場面においてまず最初に伴食関係を結ぶ相手が母ザルであること、そして子ザルの発達に伴ってその相手個体は母ザル以外の他個体へと変化する場合もあるが、そのような場合には子ザルが属する血縁系統の優劣順位の影響を受けることを、前節において明らかにした。しかし、いずれにしても母ザルは未成体期の子ザルにとって重要な伴食相手個体であり、場合によっては母ザルとの伴食を通して子ザルは自己の伴食関係の基礎を作り上げているといっても過言ではない。このような背景のもとで、子ザルがその発達の初期に、何らかの理由によって母ザルを失うことは、子ザルの持つ、あるいは獲得している伴食関係にどのように作用し、みなし子となった未成体のその後の社会的発達にどのように影響するのであろうか。本研究は、未成体期に母ザルを失ったみなし子の、母ザルを失った時点の前後における最頻伴食相手と伴食率の変化を調べることで、ニホンザル未成体の伴食関係に母ザルが与えている影響を解き明かす一助とすることを目的として行った。

3-2. 方 法

3-2-1. 観察期間

本項で分析に使用したデータは、本章・第1節・第1項と同じであり、観察期間は1983年5月から1988年3月までの5年間であった。この間、1984年8月から1985年4月までの9カ月間と、1987年1月から6月までの6カ月間の、計15カ月間の観察休止時期を含んでいる。

3-2-2. 分析対象個体

本項において分析の対象としたのは、本研究の観察期間中に何らかの原因で母ザルを失った5歳齢(60カ月齢)未満の準成体および未成体であり、これらの個体をみなし子とよぶ(分析対象とした個体が母ザルを失い、みなし子となるまでの期間については分析個体と表記する)。

本研究の観察期間である1983年5月から1988年3月までの間に、母ザルが失踪(集団内あるいは集団近辺で目撃されなくなる事：ほとんどの場合は死亡したと考えられる)、あるいは死亡が確認された個体、および個体数調節や有害鳥獣駆除等の目的で母ザルが捕獲されたためにみなし子となった個体の総数は64頭であった。本研究では、母ザルを失った理由に関する分析を目的としていないため、分析個体が母ザルを失った理由は分析に含めず、母ザルを失った事実を「母ザルの失踪」と表現することとする。

母ザルを失った個体の中には、分裂集団に属していたために餌場での観察がまったくできなかった個体や、すでに周辺化が始まっており、ほとんど餌場で摂

食しなかった未成体オスなども含まれる。また、本研究の観察期間中には合計15カ月間の観察休止期間があるため、母ザルの失踪前後の時期に関して、餌場での伴食に関係したデータを収集できた個体は、64頭中29頭しかなかった。また、データの収集ができた29頭のうち9頭については、母ザルの失踪直前における母ザルのデータに不足があり、母子の伴食に関する分析ができなかった。そのため本項では、母ザルと子ザルの両方のデータが利用できた20頭のみなし子について、母ザルの失踪による伴食関係の変化についての分析を行うことにした。さらに、データが充足していた20頭のみなし子のうち2頭がオスのみなし子であったが、伴食関係の性差については前節において言及済みであるため、これら2頭も除外し、最終的に分析を行ったのは18頭のメスのみなし子であった。表3-2-6に分析対象としたみなし子を一覧にして示す。本項において分析の対象とした18頭のみなし子は、すべて中順位血縁系か低順位血縁系の個体であり、高順位血縁系の個体は分析の対象とならなかった。

3-2-3. 分析方法

母ザルの失踪によるみなし子の伴食関係の変化を分析するために、図3-2-9に示すように、母ザルの失踪直前の3カ月間(母失踪前Ⅱ期と表す)と、その前の3カ月間(母失踪前Ⅰ期と表す)、および、母ザルの失踪後3カ月間(母失踪後Ⅰ期と表す)とそれに続く3カ月間(母失踪後Ⅱ期と表す)の4つの期間について伴食関係に関するデータを整理した。

表3-2-6 分析対象としたみなし子

年長個体	血縁系統順位	母親失踪時の月齢
F81 Barisa'	中順位	57
F81 Lipkira'72'	低順位	53
F81 Moria'67'72'	中順位	52
F80 Ceria'	低順位	45
F82 Fera'66'	中順位	40
F83 Lipkisa'	低順位	38
F83 Terina'68'77'	中順位	37
F83 Moria'67'72'	中順位	29
F83 Lipkira'72'	低順位	29
F83 Feria'	中順位	27
年少個体		
F82 Liria'75'	中順位	24
F84 Barisa'	中順位	22
F84 Terina'	中順位	19
F84 Monina'	低順位	16
F85 Lipkisa'	低順位	14
F85 Terina'68'77'	中順位	14
F83 Liria'75'	中順位	11
F85 Moria'67'72'	中順位	5

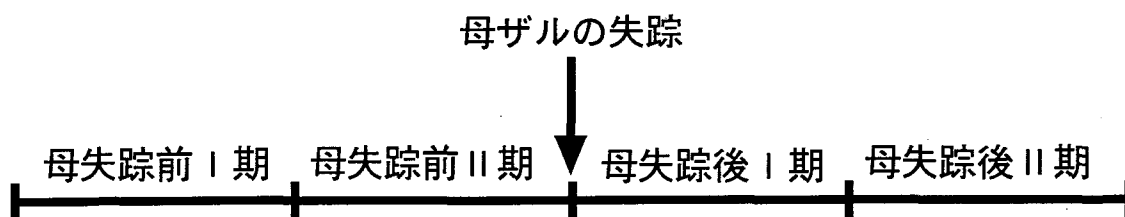


図3-2-9 母ザルの失踪時とみなし子の伴食関係进行分析した期間との関係

本項の分析においては、上記の4つの期間のうち、1期間でも分析対象とした個体の最頻伴食相手であった個体を抽出し、その相手個体と分析対象とした個体との伴食率を4つの期間すべてについて算出した。また、分析個体がみなし子となるまでの母ザルとの伴食率を、母失踪前Ⅰ期と母失踪前Ⅱ期について算出し、母ザル失踪までの分析個体と母ザルとの伴食率の変化を分析した。

伴食相手個体を抽出する基準は、他節と同様に当該2個体のそれぞれについての観察回数が、総観察回数の3分の1以上であることであった。この基準を適用した結果、分析の対象とした18頭のうち7頭については、母失踪前Ⅰ期のデータが欠損となり、この期間における分析ができなかった。また、別の2頭については母失踪後Ⅱ期のデータが欠損となった。

3-3. 結 果

3-3-1. 最頻伴食相手個体の変化

分析した18頭のみなし子の最頻伴食相手を、①母ザル、②血縁個体、③非血縁個体、④同年齢個体、⑤成体オスの5つに大きく分類し、母失踪前Ⅰ期、母失踪前Ⅱ期、母失踪後Ⅰ期、母失踪後Ⅱ期のそれぞれの期間について抽出した。得られたデータを分析した結果、のみなし子の最頻伴食相手となった同年齢個体と成体オスはすべて非血縁個体であったため、以下の表ではそれぞれ同年齢個体、成体オスのカテゴリーとして集計した。そのため、非血縁個体は、同年齢個体と成体オスを含まないカテゴリーとし、結果として伴食相手個体の5つのカテゴリーはすべて独立であった。

表3-2-7は18頭のみなし子を、2歳を長幼の区切りとして、年齢によって区分して示したものである。ここでは母ザルを失ったときの月齢が25カ月齢以上であった個体を年長個体(10頭)、24カ月齢以下であった個体を年少個体(8頭)として区分した。母ザルの失踪前においては、年長と年少による最頻伴食相手の選択に顕著な違いは見られなかった。しかし、母ザルの失踪後には、年長個体には血縁・非血縁の相手個体を最頻伴食相手とする個体が同程度に多く、年少個体には同年齢個体や成体オスを最頻伴食相手とする個体が多いという違いが見られた。特に母失踪後Ⅱ期には、年少個体8頭のうち半数の4頭が成体オスを最頻伴食相手とし、年長のみなし子で母失踪後Ⅱ期に成体オスを最頻伴食相手とした個体はいなかった。

表3-2-7 年長・年少によるみなし子となった未成体の最頻伴食相手個体の
内訳（個体数）

年長個体				
最頻伴食相手	母失踪前Ⅰ期	母失踪前Ⅱ期	母失踪後Ⅰ期	母失踪後Ⅱ期
母	3	3	-	-
血縁個体	0	1	3	4
非血縁個体	2	4	4	5
同年齢個体	1	1	2	0
成体オス	0	1	1	0
データなし	4	0	0	1
合計	10	10	10	10
年少個体				
最頻伴食相手	母失踪前Ⅰ期	母失踪前Ⅱ期	母失踪後Ⅰ期	母失踪後Ⅱ期
母	3	3	-	-
血縁個体	0	1	3	0
非血縁個体	1	2	0	3
同年齢個体	0	0	2	0
成体オス	1	2	3	4
データなし	3	0	0	1
合計	8	8	8	8

3-3-2. 母ザル失踪までの母ザルとの伴食率の変化

母ザルの失踪とみなし子の伴食関係の変化との関連について、さらに検討を加えるため、母失踪前Ⅰ期から母失踪前Ⅱ期にかけての分析対象個体と母ザルとの伴食率の変化を分析した。

表3-2-8は、母失踪前Ⅰ期と母失踪前Ⅱ期における分析対象個体と母ザルとの伴食率およびその変化を年長と年少に分けて示している。年長個体で、母失踪前Ⅰ期のデータ欠損のない6頭のうち5頭において、母失踪前Ⅰ期から母失踪前Ⅱ期にかけて母ザルとの伴食率は減少傾向にあった。F80 Ceria'は母失踪前Ⅰ期と母失踪前Ⅱ期のいずれでも母ザルとの伴食は観察されなかった。年少個体では、母失踪前Ⅰ期におけるデータ欠損のない5頭のうち4頭が母ザルとの伴食率を低下させていた。中順位血縁系に属するF84 Barisa'は、母失踪前Ⅰ期から母失踪前Ⅱ期への変化が+24.4ポイントであり、この1頭のみ母ザルの失踪前において母ザルとの伴食率が増加の傾向にあった。この個体が母ザルを失ったときの月齢は22カ月齢であったが、この月齢における中順位血縁系の未成体の母ザルとの平均伴食率は約45%(図3-1-2参照)であることから、母失踪前Ⅱ期における母ザルとの伴食の増加傾向と高い伴食率は一般的ではないが、その原因については不明である。

年長個体と年少個体を比較すると、年少個体の方が母失踪前Ⅰ期から母失踪前Ⅱ期への母ザルとの伴食率の変化は大きかったが、これは母ザルとの伴食率の低下傾向が、未成体期前半において後半よりも大きいという一般的傾向に起因するものである(図3-1-1, 図3-1-2参照)。

表3-2-8 母ザル失踪前の対象個体の母ザルとの伴食率

年長個体 (母ザル失踪時の月齢)	母失踪前 Ⅰ期	母失踪前 Ⅱ期	母失踪前Ⅰ期から 母失踪前Ⅱ期への変化*
F81 Barisa' (57)	22.8	20.6	-2.2
F81 Lipkira'72' (53)	16.6	0.0	-16.6
F81 Moria'67'72' (52)	—	6.6	
F80 Ceria' (45)	0.0	0.0	0.0
F82 Fera'66' (40)	—	25.0	
F83 Lipkisa' (38)	20.6	6.6	-14.0
F83 Terina'68'77' (37)	48.6	42.2	-6.4
F83 Moria'67'72' (29)	—	41.2	
F83 Lipkira'72' (29)	44.0	40.0	-4.0
F83 Feria' (27)	—	43.8	
平均伴食率	25.4	22.6	-7.2
年少個体 (母ザル失踪時の月齢)			
F82 Liria'75' (24)	32.8	9.6	-23.2
F84 Barisa' (22)	48.8	73.2	+24.4
F84 Terina' (19)	66.6	29.4	-37.2
F84 Monina' (16)	62.2	43.6	-18.6
F85 Lipkisa' (14)	—	8.6	
F85 Terina'68'77' (14)	—	31.6	
F83 Liria'75' (11)	35.2	10.8	-24.4
F85 Moria'67'72' (5)	—	85.8	
平均伴食率	49.1	36.6	-15.8

* : 母失踪前Ⅰ期から母失踪前Ⅱ期への変化のポイント数を表す。

— : データなし

3-3-3. 母失踪後Ⅰ期において最頻伴食相手となった相手個体との伴食率の変化

表3-2-9は、母ザルの母失踪後Ⅰ期にみなし子の最頻伴食相手となった相手個体に対して、みなし子が母失踪前Ⅰ期と母失踪前Ⅱ期、そして母失踪後Ⅰ期において伴食率をどのように変えたかを示している。18頭のみなし子を一括して各期間の間の変化を検定したところ、母失踪前Ⅱ期から母失踪後Ⅰ期への変化は、 $\text{paired-}t=5.44$, $p<0.01$ で有意であり、みなし子は母失踪後Ⅰ期において最頻伴食相手とした個体との伴食率を上昇させた。また、母失踪後Ⅰ期から母失踪後Ⅱ期への伴食率の変化は $\text{paired-}t=-2.79$, $p<0.05$ で有意であり、この期間の間では相手個体との伴食率は低下していた。母失踪前Ⅰ期から母失踪前Ⅱ期にかけての変化については、欠測値が多く検定できなかった。

次に、各期間の間の変化を年長個体と年少個体に分けて分析した。年長個体と年少個体のそれぞれについて、母失踪前Ⅱ期と母失踪後Ⅰ期における相手個体との伴食率の平均値の差の検定を行ったところ、年長個体においては $\text{paired-}t=3.22$, $p<0.05$ で、年少個体においては $\text{paired-}t=4.73$, $p<0.01$ でそれぞれ有意な差が認められ、年長・年少に関わらず、みなし子は母失踪後Ⅰ期において最頻伴食相手とした相手個体との伴食率を有意に増加させた。さらに、母失踪後Ⅰ期から母失踪後Ⅱ期への変化を検定したところ、年長個体においては $\text{paired-}t=-2.95$, $p<0.05$ で有意に減少していたが、年少個体においては $\text{paired-}t=-0.96$, $p=0.38$ で有意な変化は認められなかった。

次に、母ザルの失踪直前の時期における未成年の母ザルとの伴食傾向の違い

表3-2-9 みなし子が母失踪後Ⅰ期に最頻伴食相手とした相手個体との伴食率の推移

年長個体		母失踪後Ⅰ期の 最頻伴食相手		関係		母失踪 前Ⅰ期	母失踪 前Ⅱ期	母失踪 後Ⅰ期	母失踪 後Ⅱ期
(母ザル失踪時の月齢)									
F81 Barisa'	(57)	F71 Barisa'	姉			17.2	11.2	35.2	—
F81 Lipkira'72'	(53)	F81 Tsutia'	同年齢			9.0	35.8	37.6	8.7
F81 Moria'67'72'	(52)	M81 Fenina'	同年齢			—	18.2	42.8	23.1
F80 Ceria'	(45)	M67 Masia'	成体オス			27.0	36.4	89.2	30.4
F82 Fera'66'	(40)	M84 Fera'66'	弟			—	38.8	20.6	20.0
F83 Lipkisa'	(38)	F82 Ceria'73'	非血縁			5.2	6.8	25.4	6.5
F83 Terina'68'77'	(37)	F68 Terina'	祖母			46.2	50.0	60.6	74.2
F83 Moria'67'72'	(29)	F84 Monina'	非血縁			—	17.2	36.4	15.8
F83 Lipkira'72'	(29)	F78 Tanina'69'	非血縁			10.8	5.8	30.8	0.0
F83 Fera'	(27)	F64 Lipkisa'	非血縁			—	0.0	33.4	20.0
平均伴食率						19.2	22.0	41.2	22.1
年少個体									
(母ザル失踪時の月齢)									
F82 Liria'75'	(24)	M70 Fena'	成体オス			46.6	48.8	85.2	51.8
F84 Barisa'	(22)	M84 Monina'74'	同年齢			0.0	0.0	30.0	—
F84 Terina'	(19)	M70 Fena'	成体オス			65.2	73.6	92.6	63.6
F84 Monina'	(16)	M74 Barika'	成体オス			0.0	0.0	51.6	66.7
F85 Lipkisa'	(14)	F83 Lipkira'72'	同血縁			—	10.6	28.0	18.2
F85 Terina'68'77'	(14)	F84 Terina'	同血縁			—	18.2	55.2	66.6
F83 Liria'75'	(11)	F82 Liria'75'	姉			26.0	20.6	24.6	35.7
F85 Moria'67'72'	(5)	F85 Tera'68'73'	同年齢			—	9.0	21.4	5.2
平均伴食率						27.6	22.6	48.6	44.0

注) 網掛けは母失踪前Ⅱ期の最頻伴食相手が母ザルであったか、母ザルとの伴食率が40%を超えていた個体

—: データなし

が、みなし子となった個体の新たな伴食相手との伴食率にどのように影響するかを検証する。そのために、母ザルの失踪直前にあたる母失踪前Ⅱ期に、母ザルを最頻伴食相手としていたか、あるいは母ザルとの伴食率が40%を超えていた個体(母ザル高伴食群：表中の網掛けを施した個体)と、それ以外の個体(母ザル低伴食群)で、母ザル失踪前後の変化を分析した。母失踪前Ⅱ期、母失踪後Ⅰ期、母失踪後Ⅱ期のそれぞれの期間において、みなし子の年長・年少と、母失踪前Ⅱ期における母ザルとの伴食傾向の交互作用を検定したところ、交互作用はいずれも有意ではなかったため、この分析は先の年長・年少の比較とは独立して検定した。

母ザル高伴食群と母ザル低伴食群のそれぞれについて、母失踪前Ⅱ期と母失踪後Ⅰ期における相手個体との伴食率の平均値の差の検定を行ったところ、母ザル高伴食群においてはpaired- $t=5.57$, $p<0.01$ で、母ザル低伴食群においてはpaired- $t=3.01$, $p<0.05$ で有意な増加が認められた。また、母失踪後Ⅰ期から母失踪後Ⅱ期への変化を検定したところ、母ザル低伴食群においてはpaired- $t=-2.58$, $p<0.05$ で有意に減少していたが、母ザル高伴食群においてはpaired- $t=-1.13$, $p=0.31$ で有意な変化は認められなかった。

母失踪後Ⅰ期に最頻伴食相手となった相手個体との伴食率が50%を超える高い値であったのは、年長個体のF80 Ceria'、F83 Terina'68'77'の2頭と、年少個体のF82 Liria'75'、F84 Terina'、F84 Monina'、F85 Terina'68'77'の4頭の合計6頭であった。このうち成体オスが最頻伴食相手であったものが4頭、祖母が1頭、同血縁個体が1頭であり、特に、成体オスを最頻伴食相手としたみなし子4頭のうち3頭の、相手

成体オスとの伴食率は85%を超える特異的に高いものであった。

3-3-4. 母ザルの失踪の前後における最頻伴食相手の変化と伴食率の変化のパターン

次に、母ザルの失踪によってみなし子となった未成体の最頻伴食相手がどのように変化したか、また、最頻伴食相手個体との伴食率はどのように推移したかを調べ、特徴的であった個体事例を示す。

(1) 母ザルの失踪に伴って、特定の他個体との伴食関係を強めた個体

母ザルの失踪に伴って、特定の他個体との伴食関係を強めたみなし子は8頭いた。この中には、母ザルの失踪前から比較的高い伴食率で伴食していた相手個体との伴食率をさらに上昇させたものと、母ザルの失踪前にはまったく伴食していなかったか、少なくとも高い伴食率を示してはいなかったが、母ザルの失踪後に新たに最頻伴食関係を獲得したものがあった。

図3-2-10に示したF82 Liria'75'は前者の例である。F82 Liria'75'は、母ザルの失踪前から成体オスM70 Fena'との高い伴食率での伴食関係を持っていたが、母ザルの失踪後にはさらにM70 Fena'との伴食関係を強め、母失踪後Ⅰ期には85%を超えるきわめて高い伴食率を示した。

このような変化のパターンを示したみなし子はこの他に2頭おり、いずれも母ザルの失踪後に最頻伴食関係を示した相手個体は成体オスであるという共通点があった。

他方、後者のようなパターンは、F84 Monina'(図3-2-11)にみられた。母ザルの

失踪後に、F84 Monina'の最頻伴食相手となったのは成体オスのM74 Barika'であったが、F84 Monina'のM74 Barika'との伴食は、母ザル失踪前には観察されておらず、母ザルの失踪後にF84 Monina'が独自に獲得した伴食関係であったと考えられる。

このような変化のパターンを示した個体はこの他に4頭おり、みなし子が母ザルの失踪後に最頻伴食相手とした個体は、1頭については成体の姉、1頭が非血縁で同年齢の未成年体オス、1頭が血縁の未成年体メスで、残る1頭においては非血縁の成体メスであった。

ここに示したような、母ザルの失踪に伴って特定の他個体との伴食関係を強めたみなし子は、年長個体が10頭中3頭、年少個体が8頭中5頭であり、年少のみなし子の多くがこのような変化を示した。

(2) 母ザルの失踪に伴って、最頻伴食相手との伴食率を下げた個体

母ザルの失踪前には、母ザルよりも高い伴食率で伴食していた特定の個体との伴食率を、母ザルの失踪に伴って低下させた個体もいた。

F85 Lipkisa'(図3-2-12)はそのような個体の例である。F85 Lipkisa'の母失踪前Ⅱ期における最頻伴食相手は、非血縁の未成年体メスF84 Mara'68'79'であり、その伴食率は35%程度であったが、母失踪後Ⅰ期にはこの相手個体との伴食率は12%まで低下し、母失踪後Ⅱ期にはさらに低下してしまった。F84 Mara'68'79'に代わって、母失踪後Ⅰ期にF85 Lipkisa'が最頻伴食相手としたのは、同血縁の2歳年長の未成年体メスであった。

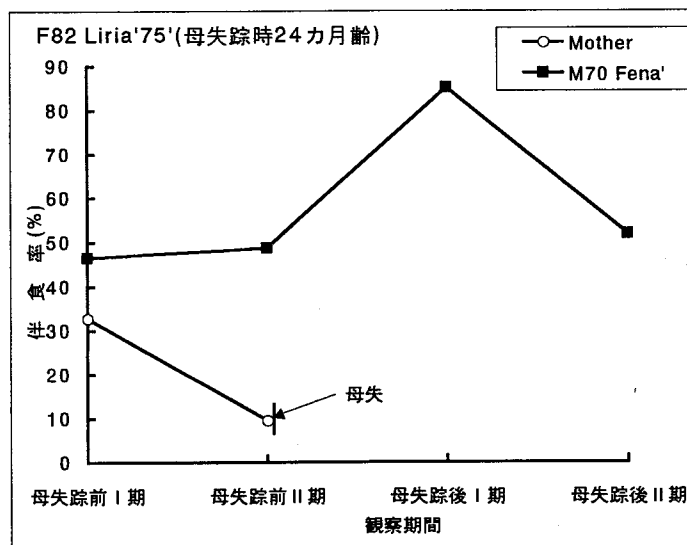


図3-2-10 母ザル失踪前後のF82 Liria'75'の最頻伴食相手との伴食率

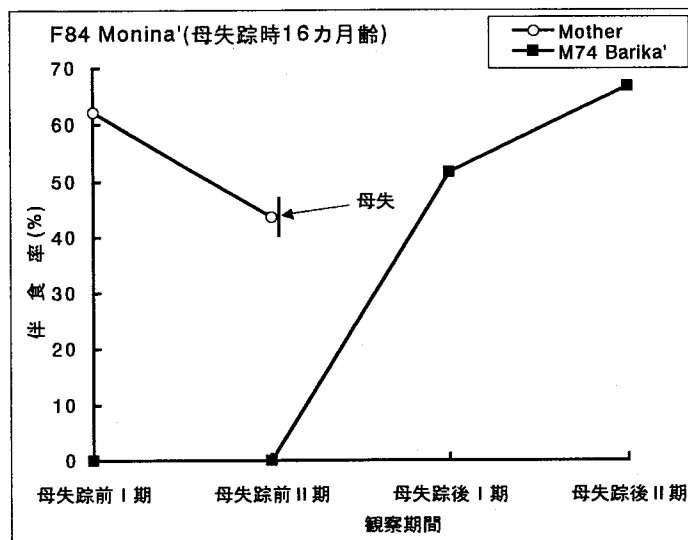


図3-2-11 母ザル失踪前後のF84 Monina'の最頻伴食相手との伴食率

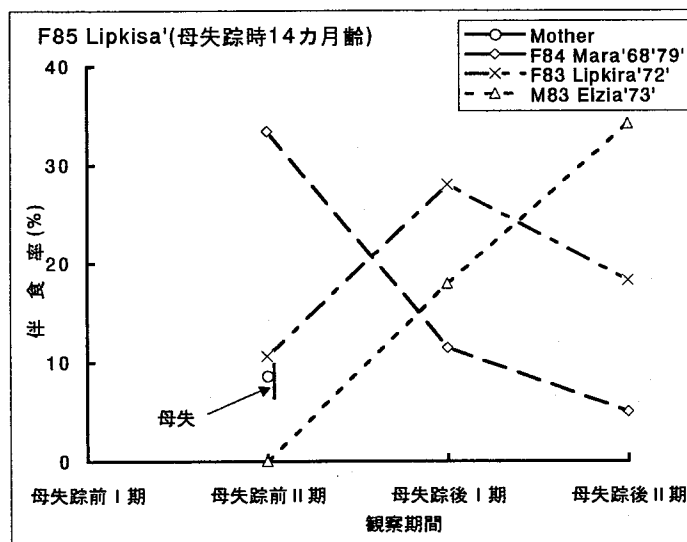


図3-2-12 母ザル失踪前後のF85 Lipkisa'の最頻伴食相手との伴食率

母ザルの失踪後に相手個体との伴食率を下げる、このようなパターンを示したみなし子は他に4頭おり、母失踪前Ⅱ期に最頻伴食相手であった相手個体は、1頭が同年齢の未成年オス、他の1頭が弟、そして残る2頭は非血縁の未成年オスと未成年メスであった。

母ザルの失踪に伴って、母失踪前Ⅱ期の最頻伴食相手との伴食関係を弱めたみなし子は、年長個体が4頭、年少個体が1頭であり、(1)とは逆に年長のみなし子に特徴的なパターンであった。

(3)最頻伴食相手との伴食率に顕著な変化が表れなかった個体

母ザル失踪の前後において、最頻伴食相手の変化や、最頻伴食相手との伴食率の顕著な変動が表れなかった個体もいた。

F83 Terina'68'77'(図3-2-13)はその例である。F83 Terina'68'77'が母失踪後Ⅰ期に最頻伴食関係を結んだ相手個体は、F83 Terina'68'77'の祖母であるF68 Terina'であったが、この2頭の伴食関係は母ザルの失踪前から観察されており、母ザルの失踪による伴食率の大きな変動は観察されなかった。このようなパターンを示したみなし子は他に1頭おり、その個体の母失踪後Ⅰ期における最頻伴食相手個体はみなし子の姉であった。

(4)最頻伴食相手の変化と伴食率の変動が不規則であった個体

以上に述べた以外の3頭のみなし子に関しては、母ザルの失踪前後における最頻伴食相手の変化や伴食率の変動が不規則で、上記のいずれのパターンにも分類できなかった。その例として2頭の姉妹のグラフを図3-2-14と図3-2-15に示す。

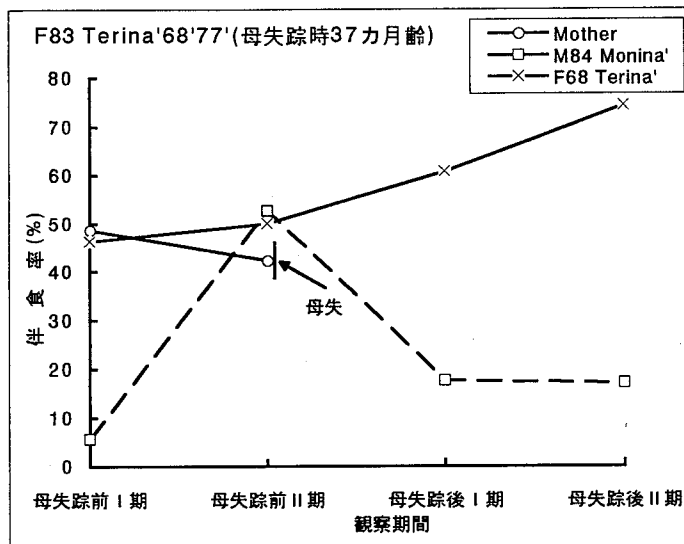


図3-2-13 母ザル失踪前後のF83 Terina'68'77'の最頻伴食相手との伴食率

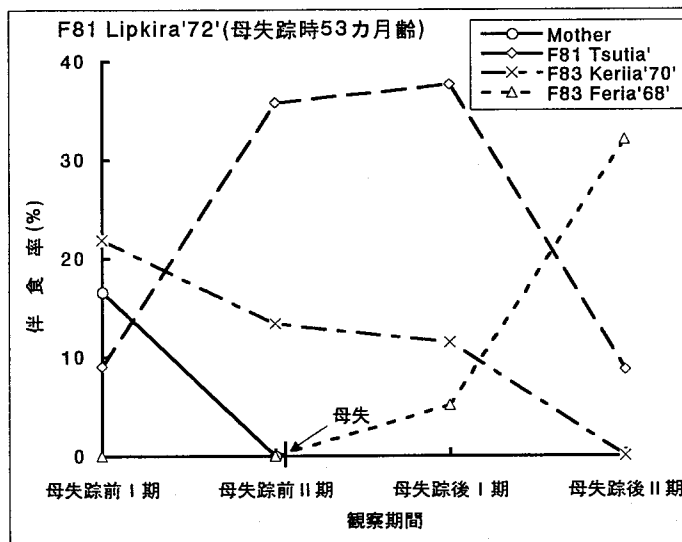


図3-2-14 母ザル失踪前後のF81 Lipkira'72'の最頻伴食相手との伴食率

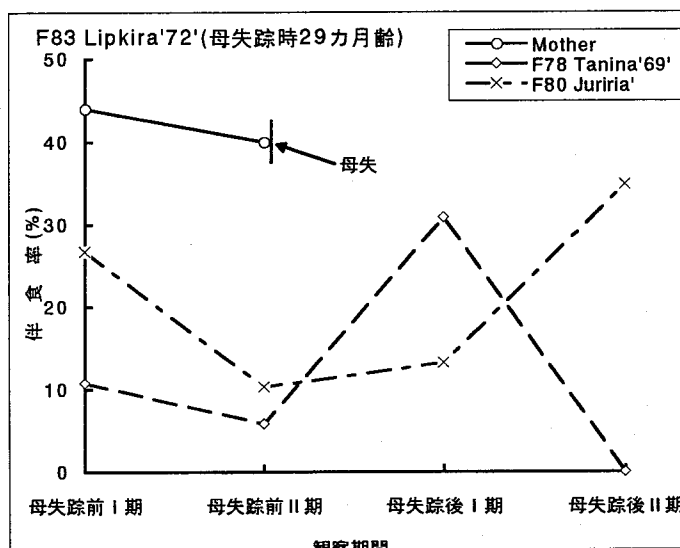


図3-2-15 母ザル失踪前後のF83 Lipkira'72'の最頻伴食相手との伴食率

3-4. 考 察

みなし子が、母ザル失踪後に最頻伴食関係を持った相手個体との伴食率の変化を分析すると、母失踪前Ⅱ期から母失踪後Ⅰ期にかけては伴食率が上昇し、母失踪後Ⅰ期から母失踪後Ⅱ期へは伴食率が下降した。これを年長と年少に分けてみると、年少個体では母失踪前Ⅱ期から母失踪後Ⅰ期への上昇は有意であったが母失踪後Ⅰ期から母失踪後Ⅱ期への下降は有意でなく、母失踪後Ⅰ期に最頻伴食相手とした相手個体との伴食率をその後も維持していたことがわかった。しかし、年長個体にはこのような傾向はみられなかった。さらに、母ザル失踪前の母ザルとの伴食関係の強さからこの変化を分析してみると、母ザル失踪前に母ザルとの強い伴食関係を持っていた個体では、母失踪後Ⅰ期に最頻伴食相手となった相手個体との、母失踪前Ⅱ期から母失踪後Ⅰ期への伴食率の上昇は有意であったのに対し、母失踪後Ⅰ期から母失踪後Ⅱ期への下降は有意でなかった。このことから、母ザルの失踪に伴って特定の相手個体との伴食関係を強め、その後もその相手個体との伴食関係を維持していたことがわかった。しかし、母ザル失踪前にはすでに母ザルとの伴食関係を弱めていた個体にはそのような傾向は認められなかった。ここに述べた変化を、表3-2-10に一覧にして示す。

ここに表れたような伴食率の変化は、母ザルの失踪前に母ザルとの強い伴食関係を持っていた未成年体や年少の未成年体においては、母ザルが失踪したことに伴って一時的に特定の個体との伴食関係を強め、それを維持することによって母ザルの不在による心理的な不安定さを補償したかのように思われる。

表3-2-10 みなし子が母失踪後Ⅰ期に最頻伴食関係を結んだ相手との
母ザル失踪後の伴食率の変化のパターン

	母失踪前Ⅱ期から 母失踪後Ⅰ期への変化	母失踪後Ⅰ期から 母失踪後Ⅱ期への変化
全みなし子	+	—
年長	+	—
年少	+	
母ザル高伴食群	+	
母ザル低伴食群	+	—

+ は有意な増加を、- は有意な減少をあらわす。

さらにこのような場合、母ザルを失ったみなし子が、どのような個体を最頻伴食相手として選択するかは、未成体の社会的発達の一側面を表す重要な指標となりうると考える。未成体期の子ザルはまだ社会的発達の途上にあり、一般には特定の他個体、通常は母ザルに対して依存的関係を保持している。そのため、母ザルを失ったみなし子は、母ザルに代わる依存の対象を求めることになり、みなし子がどのような相手個体に依存的に関わるかには、みなし子がその個体発達の中で獲得してきた社会的関係が反映されと考えられるからである。

本研究の結果、母ザルの失踪後にみなし子が最頻伴食相手とした個体は、年長のみなし子においてはきょうだいや祖母を含む血縁個体、同年齢個体、そしてその他の非血縁個体であり、年少のみなし子においては、きょうだいを含む同血縁個体、成体オス、そして同年齢個体であった。母失踪前Ⅱ期において母ザルが最頻伴食相手でなかった個体は年長・年少を合わせて12頭おり、この中で母ザルの失踪をはさんだ母失踪前Ⅱ期と母失踪後Ⅰ期の最頻伴食相手が変化した個体は7頭であった。そのうち5頭において、母失踪後Ⅰ期にこれらのみなし子が選択した最頻伴食相手は、弟妹や祖母といった血縁個体、同年齢個体、成体オスのいずれかであった。母ザルを失ったみなし子が、母ザルの失踪後に姉や弟、祖母など近縁の血縁個体を最頻伴食相手としたことは、ニホンザルにおける血縁個体間の心理的な結びつきの強さを示唆するものであろう。

年少のみなし子においては、同年齢個体と成体オスを除いて、非血縁個体を最頻伴食相手としたものはなかった。未成体期において、同年齢個体間の社会的な

相互交渉が高い頻度で観察されることはすでに述べたとおりであるが、母ザルを失いみなし子となった未成年体の中に、母ザルの失踪後に同年齢個体を最頻伴食相手として選択したものがいたという本研究の結果は、未成年体期における同年齢個体間の心理的な結びつきの存在を示唆するものであった。

さらに、母ザルの失踪後に成体オスを最頻伴食相手としたみなし子が多く存在したことは、母ザルを失ったみなし子が母ザルに代わる依存対象として成体オスを選択した結果であり、前節の結果とともに、成体オスと未成年体との特異的な親和関係の存在を示唆するものであり、さらなる追求を必要とするものである。

第3節 給餌場面における未成年体と成体オスの 伴食関係

1. 未成年体の成体オスとの伴食関係

1-1. 本項の目的

第1節および第2節の結果から、母ザルに次いで未成年体が強い伴食関係を持つ特異的な存在として、中心部成体オスの存在がクローズアップされた。ニホンザルの未成年体は、群れ生活の多くの場面において集団内の成体オスと、近接関係や毛づくろい関係、追従関係などさまざまな個体関係を結んでいる(Itani, 1959; Alexander, 1970; 藤井, 1974; Hasegawa & Hiraiwa, 1980; Gouzoules, 1984)。勝山集団のような餌付けされた集団においては、前節までに見てきたように、給餌場面における未成年体と中心部成体オスとの親和的な結びつきとしての伴食関係が顕著に観察される。

本項では、勝山集団の中心部成体オスに対して、高い伴食率で伴食関係を結ぶ未成年体の特徴を明らかにするとともに、未成年体が成体オスとの伴食関係を獲得していく過程を知るために、未成年体の加齢に伴う成体オスとの伴食関係の変化を分析した。

1-2. 方 法

1-2-1. 観察期間

本項における観察データは本章・第1節・第1項と同じであり、1983年から1987年までの5年間、44カ月間に得られた給餌場面における伴食関係のデータを分析に使用した。

1-2-2. 分析手続き

本章・第1節において示したように、未成体がその最頻伴食相手との間に保持している伴食率はおよそ40%~50%であり、伴食率が50%を超えるのは、生後1年までの幼体と母ザルとの間など、きわめて強い親和的な関係を持つ個体同士の場合であった。そのため、未成体が母ザル以外の個体との間に50%以上の伴食率を保持しているとすれば、その相手との親和的な結びつきは特異的に強いものであると推定できる。そのため、本項においては50%の伴食率を分析の基準に定め、中心部の成体オスに対して50%以上の伴食率で結びついている個体を抽出し、その特徴と伴食関係の推移を明らかにしようと考えた。

給餌場面における観察は、可能な限り短時間に、あらかじめ定められたルートに従って餌場内を巡回しながら、摂食中のすべての個体の位置をブロック単位で記録するという方法で行われた。しかし、実際の給餌場面を観察すると、多くの個体が餌場内を移動しながら摂食している。また、このような餌場内の位置移動に際して、複数の個体が同時に、一団となって移動することも少なくない。それは例えば、母ザルの移動にその子ザルたちが追従して移動する場合や、成体オス

がブロック間を移動するとき、そのオスの追従個体がオスに追従して摂食ブロックを変えるような場合である。本項ではこのような複数個体の一団となったブロック間移動を同伴移動とよび、伴食関係と同様に、個体間の親和的な結びつきを表すものと考えた。

本研究の観察法に基づけば、給餌場面1回の観察データの中に、1頭の個体が複数回出現することでその個体がブロック間を移動したことが確認される。複数の個体が同伴移動したとみなすことができるのは、複数の個体が複数の同じブロックで記録されている場合である。例えばAという個体が、ブロック1とブロック5で記録されているとすれば、個体Aはブロック1とブロック5の間を移動したとみなされる。さらに、個体Aがブロック1で記録されたとき、同じブロック1で個体Bが記録されており、個体Aがブロック5で記録されたとき、個体Bもブロック5で記録されていた場合に、個体Aと個体Bは同伴移動したとみなされる。本項では、そのように1回の観察データの中で複数回記録された個体を抽出することによって、中心部成体オスのブロック間移動に際してどのような個体が同伴移動したのかについて分析を行った。

同伴移動に関する分析には、1983年5月より1984年7月までの15カ月間のデータを使用した。

1-3. 結 果

1-3-1. 中心部成体オスと50%以上の伴食率で伴食関係を持った未成年体

表3-3-1から表3-3-5は、1983年5月から1988年3月までの全観察期間において、勝山集団の第1位から第6位までの中心部成体オスと50%以上の伴食率での伴食関係が認められた相手個体とその期間を示したものである。観察期間中第5位の成体オスであったM71 Keria'には50%以上の伴食をした相手個体がまったくいなかったの表を作成していない。伴食率の算出は3カ月を単位として全15期間について行った(1986年11月・12月のみ2カ月が単位)。

この分析のために、各成体オスについて15期間中1期間でも50%以上の伴食率で伴食した相手個体をすべて抽出し、年齢の高い順に並べて表に示した。また、同じ表中に母ザルがいる子ザルは母ザルの直下に配置し、きょうだいも連続するように配置した。本研究が開始された1983年以降に生まれた未成年体については、その個体の出生日を含む期間を・印で、また、その個体が成体オスと初めて50%以上の伴食率を示した期間を●印で表した。さらに、観察期間中にみなし子となった個体については母ザル失踪の期間を×印で示し、観察期間中に捕獲されたり、失踪が確認された個体はその期間を／印で示した。また、未成年体については、4歳齢になるまでの未成年体期を網掛けで示した。

表3-3-1は第1位成体オスM65 Rikinioと50%以上の伴食を示した個体を示したものである。全15期間のうち1期間でもM65 Rikinioと50%以上の伴食率で伴食した個体は7頭おり、このうち1983年以降生まれの未成年体は3頭であった。また、7頭

表3-3-1 M65 Rikinioと50%以上の伴食を示した相手個体

	1983				1984				1985				1986				1987				1988																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				
	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~1	2~4</

○印：50%以上の伴食を示した期間

・印：1983年以降生まれの個体の出生の期間

●印：初めて成体オスとの50%以上の伴食が観察された期間

×印：母ザルが失踪した期間（←×は前の期間を表す）

網かけは4歳齢までの未成体期を表す

表3-3-2 M70 Feria'と50%以上の伴食を示した相手個体

	1983			1984			1985			1986			1987			1988		
	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~12	7~9	10~12	1~3			
F63 Tsutia												○						
F77 Tera'68'	○				○				○			○						
F84 Tera'68'77'					●													
F80 Lipkina'74'				x	○	/												
F82 Lipkina'74'				x	○	○/												

○印：50%以上の伴食を示した期間

・印：1983年以降生まれの個体の出生の期間

●印：初めて成体オスとの50%以上の伴食が観察された期間

x印：母ザルが失踪した期間

/印：当該個体が失踪した期間

網かけは4歳齢までの未成体期を表す

表3-3-3 M67 Masia'と50%以上の伴食を示した相手個体

	1983			1984			1985			1986		
	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	7~9	10~12	1~3	4~6	7~9		
F72 Lisia'	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○		
M83 Lisia'72'	←・				●		○	○	○	○		
F85 Lisia'72'						←・●	○	○	○	○		
F74 Lisia'					○							
M83 Lisia'74'	・			●			○		○	○		
F78 Lisia'72'	○	○	○	○			○	○	○	○		
M84 Lisia'72'78'					・		●	○	○	○		
F79 Lisia'				○		○	○	○	○	○		
F84 Lisia'79'					・	●	○	○	○	○		
M86 Lisia'79'							・●			○		
F79 Kerina'				○								
M86 Kerina'79'									・	●		
F79 Ceria'73'				○								
F80 Ceria'			×	○			○		○			
F81 Fenia'72'	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○		
F81 Barika'72'	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○		
F81 Tsutia'70'	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○		
F81 Rolina'		×	○	○								
F83 Lipkina'	←・				●	←×	○	○	○	○		

○印：50%以上の伴食を示した期間

・印：1983年以降生まれの個体の出生の期間（←・は前の期間を表す）

●印：初めて成体オスとの50%以上の伴食が観察された期間

×印：母ザルが失踪した期間（←×は前の期間を表す）

網かけは4歳齢までの未成体期を表す

表3-3-4 M70 Fena'と50%以上の伴食を示した相手個体

	1983			1984			1985			1986			1987			1988		
	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~12	7~9	10~12	1~3			
F67 Moria'																		
F86 Moria'67'																		
F75 Fenina'70'																		
M81 Fenina'70'75'																		
M83 Fenina'70'75'																		
F78 Terina'																		
F84 Terina'78'																		
F80 Teria'72'																		
F82 Liria'75'																		
F83 Liria'75'																		
F83 Lira'66'77'																		
F83 Morinia'78'																		
F83 Terina'68'77'																		
F85 Terina'68'77'																		
F84 Terina'																		

○印：50%以上の伴食を示した期間

・印：1983年以降生まれの個体の出生の期間（←・は前の期間を表す）

●印：初めて成体オスとの50%以上の伴食が観察された期間

×印：母ザルが失踪した期間（←×は前の期間を表す）

／印：当該個体が失踪した期間（←／は前の期間を表す）

網かけは4歳齢までの未成体期を表す

表3-3-5 M69 Monia'と50%以上の伴食を示した相手個体

	1983			1984			1985			1986			1987			1988		
	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	5~7	8~10	11~1	2~4	5~7	8~10	11~12	7~9	10~12	1~3			
F71 Tsutia'				○	○													
F76 Juriria'71'																		
M82 Juriria'71'76'																		
F84 Juriria'71'76'																		
F87 Juriria'71'76'																		
F81 Monina'74'				○	○													
F81 Lipkisa'																		
F83 Lipkisa'																		
F82 Tera'68'77'																		
F82 Ceria'73'																		
M83 Fenina'																		
F84 Monina'74'																		
F84 Juriria'																		
F86 Mara'68'77'																		

○印：50%以上の伴食を示した期間

・印：1983年以降生まれの個体の出生の期間（←・は前の期間を表す）

●印：初めて成体オスとの50%以上の伴食が観察された期間

×印：母ザルが失踪した期間（←×は前の期間を表す）

／印：当該個体が失踪した期間（←／は前の期間を表す）

網かけは4歳齢までの未成体期を表す

のうち4頭は中順位血縁系であるKera系の個体であった。F84 Keriia'は2歳齢になった1986年2～4月の期間に初めてM65 Rikinioと50%以上の伴食率で伴食したが、この個体の母ザルF61 Keriiaも同じ期間にM65 Rikinioとの50%以上の伴食率での伴食が認められた。それに対し、1985年生まれの2頭の未成年体(F85 Keriia'68'とF85 Elzia'71'76')については、それぞれの母ザルの、M65 Rikinioとの50%以上の伴食率による伴食は観察されなかった。

7頭の伴食個体はいずれも、長い期間にわたって継続的にM65 Rikinioと50%以上の伴食関係を持っておらず、50%以上の伴食期間の数が最も多かったF61 Keriiaでも、15期間中4期間しかなかった。

M65 Rikinioとの50%以上の伴食率での伴食が、2期間において観察されたF71 Beria'は、勝山集団の第1位成体メスであった。以下に示す各々の成体オスと50%以上の伴食率で伴食したすべての相手個体のうち、高順位血縁系に属する個体はこのF71 Beria'のみであった。

表3-3-2は、第2位成体オスM70 Feria'と、50%以上の伴食率での伴食がみられた個体を示している。M70 Feria'と1期間でも50%以上の伴食率で伴食した個体は5頭だけで、1983年以降生まれの未成年体はF84 Tera'68'77'の1頭のみであった。F84 Tera'68'77'は誕生日を含む期間において初めてM70 Feria'と50%以上の伴食率を示したが、やはり同じ期間にF84 Tera'68'77'の母ザルもM70 Feria'と50%以上の伴食率で伴食をしていた。F80 Lipkina'74'とF82 Lipkina'74'の姉妹は、観察期間中に母ザルを失ったが、この姉妹の母ザルのM70 Feria'との50%以上の伴食率での伴食

は生存中には観察されていなかったことから、この姉妹は、母ザルとは独立にM70 Feria'との伴食関係を形成していたと考えられる。

M70 Feria'についても、2頭の個体が15期間中4期間において50%以上の伴食率での伴食を示したに過ぎず、長い期間継続的に50%以上の伴食関係を結んでいた個体はなかった。

表3-3-3に示したのは、第3位成体オスM67 Masia'と50%以上の伴食率での伴食を示した相手個体である。M67 Masia'は成体オスの中で最も多くの伴食相手個体を持っており、本表にあげられた相手個体の数は19頭であった。ただし、M67 Masia'と同血縁のMasa系の個体は1頭も含まれてはおらず、19頭中半数を超える10頭の個体が低順位血縁系であるLisa系の個体であった。また19頭の中に、1983年以降に生まれた未成年体は8頭含まれており、このうち6頭がLisa系の個体であった。M67 Masia'を伴食相手とする個体の、M67 Masia'との伴食関係における最大の特徴は、50%以上の高い伴食率が長期間連続して観察されるということであった。特に3頭のLisa系の成体メス(F72 Lisia', F78 Lisia'72', F79 Lisia')と、1981年生まれの3頭の若いメスたち(F81 Fenia'72', F81 Barika'72', F81 Tsutia'71')は長期にわたってM67 Masia'との伴食による結びつきを示した。F72 Lisia'とF81 Fenia'72'の2頭のメスは、観察された10期間の全てにおいてM67 Masia'と50%以上の伴食を示し、特に強い結びつきを持っていたと考えられる。

1983年以降生まれの未成年体のうちF83 Lipkina'以外はすべて、母ザルがM67 Masia'との伴食関係を持っている個体であり、これらの未成年体がM67 Masia'との

伴食関係を獲得した経緯は、おそらく母ザルがM67 Masia'と伴食していたことと関連しているのであろう。しかし、ほとんどの未成年体は、M67 Masia'との50%以上の伴食関係を初めて形成してから後、全ての観察期間においてその伴食関係を維持しており、この点は他のオスの伴食グループには見られない大きな特徴である。また、1983年以降生まれのすべての未成年体は、1歳半までの間にM67 Masia'と50%以上の伴食関係を持つようになっており、これも他のオスには見られない特徴であった。

表3-3-4は第4位成体オスM70 Fena'と50%以上の伴食を示した相手個体を一覧にして示したものである。M70 Fena'にはM67 Masia'に次いで多い15頭の伴食相手個体が確認された。このうち3頭はM70 Fena'と同じFena系の個体であり、6頭は中順位血縁系であるTera系の個体であった。また、9頭が1983年以降生まれの未成年体であり、M70 Fena'は成体オスの中で最も伴食関係を持った未成年体の数が多かった。しかし、Tera系の2頭の未成年体(F85 Terina'68'77', F84 Terina')を除いて、ほとんどの未成年体はM70 Fena'との伴食関係を長期にわたっては継続していなかった。前節・第3項でみたとおり、F85 Terina'68'77'とF84 Terina'の2頭は観察期間中に母ザルを失いみなし子となったが、F85 Terina'68'77'はみなし子となったすぐ次の期間から、F84 Terina'はみなし子となる直前の期間からM70 Fena'との50%以上の伴食関係を獲得し、その後は観察期間の終了時までその関係を維持していた。

また、9頭の未成年体のうち5頭は1983年生まれの子体であったが、このうち3頭はそれぞれ3歳齢、4歳齢、5歳齢になって初めてM70 Fena'との50%以上の伴食を

獲得しており、先に見たM67 Masia'と未成年体との結びつきが、未成年体の生後1年半までの間に形成されていたのとは大きく異なっていた。

表3-3-5は第6位成体オスM69 Monia'と50%以上の伴食を示した相手個体を表している。M69 Monia'と50%以上の伴食を示した個体は14頭おり、このうち5頭が低順位血縁系であるJura系の個体であった。M69 Monia'と同血縁のF81 Monina'74'が最も長期にわたってM69 Monia'との伴食関係が続けており、15期間中11期間で50%以上の伴食を示した。1983年以降に生まれた未成年体の数は7頭と多く、中でもF84 Juriria'71'76'は1歳齢時にM69 Monia'との強い伴食関係を獲得した後は、9期間にわたって連続して強い伴食を示し、母ザルとの関係とは独立して母ザルとM69 Monia'との結びつきを超える親密な関係を形成したと考えられた。

1-3-2. 給餌場面において成体オスと同伴移動した個体

表3-3-6は、給餌中に成体オスが摂食ブロックを移動した回数と、成体オスのブロック間移動に追従して同伴移動した個体名とその割合を示している。6頭の成体オスの中で最も同伴移動個体が多かったのはM67 Masia'であり、4頭の成体メスと9頭の未成年体、合計13頭の同伴移動個体が確認された。また、M67 Masia'の同伴移動個体には同伴移動率が高かった個体が多く、4頭が30%を超える同伴移動率を示したが、30%以上の同伴移動率を示した同伴移動個体は他の成体オスにはいなかった。M67 Masia'に次いで同伴移動個体の数が多かったのはM70 Fena'とM69 Monia'であり、それぞれ6頭の個体が同伴移動した。しかし、M70 Fena'の同伴移動個体はほとんどが10%未満の同伴移動率であり、M69 Monia'の同伴移動

表3-3-6 成体オスのブロック間移動に同伴移動した相手個体と同伴移動率

成体オス	ブロック間 移動の回数	同伴移動率				
		50-40%	40-30%	30-20%	20-10%	10-0%
M65 Ritkinio	7				F82 Kerina'72'	
M70 Feria'	23				F82 Lipkina'74' F74 Lipkina'	F77 Tera'68' F80 Lipkina'74' F82 Tera'68'77'
M67 Masia'	19	F81 Brika'72' F81 Fenia'72'	F81 Tsutia'71' F72 Lisia'	F80 Ceria' F79 Lisia'	F81 Rolona' F78 Lisia'72' F83 Lipkina' M83 Lisia'72' F80 Kerina'72' F79 Kerina'	F84 Lisia'79'
M70 Fena'	16			M81 Fenina'70'75'	M82 Tsutia'76'	F82 Liria'75' M83 Fenina'70'75' F83 Liria'75' F83 Lira'66'77'
M71 Keria'	14					F76 Keria'
M69 Monia'	17			F81 Monina'74' F81 Lipkira'72'	F81 Tsutia' F81 Lipkisa' F82 Ceria'73'	F82 Juriria'

個体も10%～30%の同伴移動率であった。

成体オスのブロック間移動に追従した同伴移動個体は、表中に示されるように全部で32頭であったが、このうち成体メスは7頭であり、その他の25頭は未成年体であった。さらにそのすべてが中順位と低順位血縁系に属する個体であり、成体オスとの同伴移動が観察された高順位個体は、成体、未成年体のいずれにも1頭もいなかった。

1-4. 考 察

本項では5頭の成体オスのそれぞれと、1期間でも50%以上の伴食を示した相手個体を抽出したが、特定の個体が複数の成体オスの伴食相手として抽出されることはなかった。すなわち個々の個体にとって、伴食関係を結ぶ相手としての成体オスは誰でもよいという性格のものではなく、あくまで抽出された個体の、特定の成体オスへの依存の表れとしての伴食であったと考えるべきであろう。また、成体オスと1期間でも50%以上の伴食を示した個体は、第1位成体オスM65 Rikinioの伴食個体として抽出されたF71 Beria'を除いて、すべてが中・低順位血縁系の個体であったことは、本論文全体を通じて明らかにしてきた、中・低順位血縁系個体における依存対象としての成体オスの存在が追認された結果であった。

本章・第1節で示したように、50%以上の伴食率は1歳までの幼体が母ザルとの間に保持しているような高い伴食率であり、伴食個体間の強い心理的な結び付きの存在を示唆するものである。そのことから類推すれば、本項で抽出された成体メスや未成年体は、それぞれの成体オスとの間に強い親和的關係を形成していたと考えられる。また、未成年体が特定の成体オスとそのような結びつきを獲得するひとつの契機として、未成年体の母ザルが当該の成体オスとの強い伴食關係を持てていることがあげられる。しかしながら、母ザルと当該の成体オスとの伴食關係が確認されないような未成年体にも、特定の成体オスとの伴食關係が認められることは、未成年体が成体オスとの伴食關係を獲得していく過程が多様であることを示唆するものである。

未成年体がその個体発達の中で、成体オスとの伴食関係を獲得する時期に関しては、例えばM67 Masia'の伴食個体にみられたように、母ザルが成体オスとの伴食関係を長期間にわたって継続的に保持しているような場合には、幼体期から未成年体前半までにはすでに未成年体と成体オスとの伴食関係が成立していた。しかし、母ザルに当該成体オスとの伴食関係が確認されなかったり、伴食関係があってもそれが長期間継続していないような場合には、未成年体が特定の成体オスとの伴食関係を獲得する時期は個体によりさまざまであった。さらに、母ザルを失ったみなし子が速やかに成体オスとの伴食関係を結んだ例も認められ、未成年体と成体オスとの伴食関係成立の経緯は諸相を持っていると思われる。

また、50%以上の伴食を示す相手個体の数や成体・未成年体の構成、伴食関係がどの程度の期間継続するか、あるいは同伴移動個体の数や同伴移動率などからみると、第3位から第6位までの中・低順位の成体オスが未成年体を含む多くの他個体と親和的な関係を結んでいるように思われる。しかし、第5位のM71 Keria'には50%以上の伴食率で伴食した個体はおらず、同伴移動した個体も1頭のみであった。このようなことから、未成年体を引きつけ、親和的な個体関係を結ぶのがどのような成体オスであるのかを明らかにするためには、成体オスの行動特性に関する検討とも合わせて、給餌場面以外の場面における、より詳細な未成年体と成体オスとの個体関係の分析を行う必要があるだろう。

2. 中心部成体オスの失踪による伴食個体の伴食関係の変化

2-1. 本項の目的

前項で示したように、第3位の成体オスM67 Masia'は、多くの個体と継続的な高い伴食率での伴食関係を持っていた。また、M67 Masia'が給餌中に給餌ブロック間を移動すると、多くの個体が高い同伴移動率でM67 Masia'に追従した。これらさまざまな点から、M67 Masia'は、勝山集団の給餌場面における未成体の伴食関係を研究する上で、非常に重要な個体でもあった。

1986年秋、M67 Masia'(当時19歳)は突然失踪した。失踪前、M67 Masia'にはけがや病気の兆候などの特別な変化は観察されず、また失踪後にも有害鳥獣として駆除されたという情報は得られなかったため、結局失踪の原因は特定できなかった。

筆者は勝山集団における先行研究(今川, 1984; Imakawa, 1988)の中で、M67 Masia'、M70 Fena'、M69 Monia'の3頭の成体オスは、高頻度の伴食関係で多数の個体が互いに結びついた伴食のネットワークの中心に位置していることを報告した。そして、給餌場面において同じ伴食のネットワークに含まれる個体同士は、他の場面においても互いによく近接し、高頻度のグルーミング関係を持っていた。さらに、同じ伴食クラスターに含まれる未成体同士はよく遊ぶなど、親和関係によって結びついたグループを形成していた(今川, 未発表)。伴食によって特徴づけられる、このような親和的關係で結びついた個体の集まりを、ここでは伴食グループと表現する。

本項では、M67 Masia'の伴食グループ構成員の伴食関係を、M67 Masia'の失踪の前後で比較することによって、成体オスを中心とした伴食グループの個体間の結びつき方を検証しようと試みた。

2-2. 分析方法

本研究においては、1986年10月19日に集団内での存在が最後に確認された後、集団から失踪したM67 Masia'との伴食関係に関して、M67 Masia'の失踪直前の3カ月間とその前の2つの3カ月間^{註14}、すなわちM67 Masia'の失踪に先立つ9カ月にわたる3つの3カ月期間のうち、1期間でもM67 Masia'と同じ伴食のクラスターに含まれた個体を、M67 Masia'の伴食グループを構成した個体として抽出した。伴食クラスターの抽出法は、方法・第2節・2-4で述べたとおりであった。

次に、M67 Masia'の失踪直前の3カ月間のデータと、失踪直後の3カ月間のデータから、伴食グループ成員各個体の最頻伴食相手個体とその伴食率を算出し、M67 Masia'の失踪の前後において比較を試みた。これにより、M67 Masia'の失踪がそれらの伴食グループ構成員に与えた影響を考察できると考えた。

ところで、M67 Masia'が失踪した10月は、ニホンザルにとっては交尾期の始まる時期にあたり、集団内の成体オスとメスの間の性的交渉が活発化するために、個体間の距離や親和的關係に基づく伴食関係にも少なからず影響が表れる可能性がある。そのため、M67 Masia'の伴食グループ成員間の伴食率に、M67 Masia'の失踪前後で変化が見られた場合、それが交尾期という季節性のものである可能性も否定できなくなってしまう。そこで、M67 Masia'以外の中心部成体オスのうち、やはり多くの個体を含む伴食グループを形成していた、当時の第4位成体オ

^{註14} 1986年4・5・6月期のうち4月はデータの収集ができなかったため、使用したのは2カ月分のデータである。

スM70 Fena'(16歳)と、第5位^{注15}成体オスM69 Monia'(17歳)について、M67 Masia'の失踪の前後の時期にあたる、同年7・8・9月期と10・11・12月期^{注16}における伴食グループ形成個体間の伴食率とその変化を分析し、M67 Masia'と比較することにした。

給餌場面における観察は、1986年1・2・3月期には計20回、1986年5・6月期には計12回、1986年7・8・9月期には計29回、10・11・12月期には計20回行われた。

^{注15} この時点までに上位であったM71 Keria'が失踪したため、第6位から第5位へ順位を上げていた。

^{注16} 10月分のデータ収集はM67 Masia'の失踪後に行われたので、7・8・9月期と10・11・12月期はそれぞれ、M67 Masia'失踪前3カ月間と失踪後3カ月間に相当する。

2-3. 結 果

表3-3-7は、M67 Masia'の失踪前の9カ月間の伴食データに基づいて抽出された、M67 Masia'の伴食グループの各個体の、M67 Masia'の失踪前と失踪後それぞれ3カ月間における最頻伴食相手と、その伴食率を示したものである。表中、M67 Masia'の失踪前に関しては各個体のM67 Masia'との伴食率も示している。

M67 Masia'は成体オスの中でも特に大きな伴食のクラスターを形成する個体であったが(今川, 1984)、失踪前の3期間の伴食データをもとに抽出された伴食グループの構成個体数はM67 Masia'を含めて16頭であった。このうち9頭はLisa系の個体であったが、この当時のLisa系の個体数は全部で11頭であったことを考えると、前項でも述べたとおりM67 Masia'とLisa系とが強く結びついていたこと表している。

M67 Masia'自身を除く15頭のうち11頭は、伴食グループを抽出した3つの期間すべてにおいてM67 Masia'と同じ伴食クラスターに含まれていた。M67 Masia'の失踪前3カ月の伴食関係に関して、上記の15頭の個体のうちM67 Masia'を最頻伴食相手とする個体(網かけ)は5頭であった。また、1986年生まれの幼体とその母ザルの2ペア(F79 Kerina'とM86 Kerina'79'、F79 Lisia'とM86 Lisia'79')は、それぞれ互いが最頻伴食相手であった。

このグループの16頭(M67 Masia'自身を含む)の、最頻伴食相手との伴食率の平均は82.9%であり、この伴食グループが極めて高い伴食率で結びついた個体の集合であったことがわかる。また、これら16頭の最頻伴食相手はすべてこのグルー

表3-3-7 M67 Masia'の伴食グループ構成個体の最頻伴食相手

個体名	M67 Masia'の失踪前3カ月		M67 Masia'の失踪後3カ月	
	最頻伴食相手	伴食率 (%)	最頻伴食相手	伴食率 (%)
M67 Masia'	F83 Lipkina'	90.0	—	—
F72 Lisia'	M67 Masia'	85.7	F83 Moria'67'72'	29.6
F78 Lisia'72'	F72 Lisia'	85.2	M84 Lisia'72'78'	33.3
F79 Kerina'	M86 Kerina'79	98.2	M86 Kerina'79'	97.1
F79 Lisia'	M86 Lisia'79'	91.2	M86 Lisia'79'	71.0
F80 Ceria'	M83 Lisia'74'	51.9	F81 Fenia'72'	30.8
F81 Barika'72'	F85 Lisia'72'	71.4	F85 Barika'72'	34.5
F81 Fenia'72'	M67 Masia'	78.0	F80 Ceria'	30.8
F83 Lipkina'	M67 Masia'	90.0	F69 Tanina'	22.2
M83 Lisia'74'	F78 Lisia'72'	75.0	†	
M83 Lisia'72'	M67 Masia'	87.7	†	
F84 Lisia'79'	M67 Masia'	80.7	F79 Lisia'	61.1
M84 Lisia'72'78'	F78 Lisia'72'	75.9	F78 Lisia'72'	44.4
F85 Lisia'72'	F78 Lisia'72'	75.9	M84 Lisia'72'78'	40.0
M86 Kerina'79'	F79 Kerina'	98.2	F79 Kerina'	97.1
M86 Lisia'79'	F79 Lisia'	91.2	F79 Lisia'	71.0
平均伴食率(%)		82.9		51.0

†: データ不足により除外

プ内の個体であった。さらに、グループ構成個体のM67 Masia'との平均伴食率も70.8%と極めて高く、伴食グループの構成個体たちとM67 Masia'との強い結びつきが存在したことを示している。

M67 Masia'の失踪後の3カ月間における13頭(15頭中2頭については、M67 Masia'の失踪後3カ月間のデータ不足により欠損)の最頻伴食相手個体との平均伴食率は51.0%であり、M67 Masia'失踪直前3カ月間の最頻伴食相手との平均伴食率との間にpaired-t検定によって $t=5.91$, $p<0.01$ の有意な差が認められた。また、これら13頭のうち、M67 Masia'の失踪後にも、失踪前のグループ内の個体を最頻伴食相手としたのは10頭であり、残る3頭はグループ外の個体へと最頻伴食相手を変えていた。グループ内の個体を最頻伴食相手とした10頭に関して、M67 Masia'の失踪前と失踪後の最頻伴食相手との伴食率を比較すると、失踪前が82.6%、失踪後が57.7%で、paired-t検定の結果 $t=4.86$, $p<0.01$ でやはり有意に減少していた。

M67 Masia'の失踪後にも、失踪前の伴食グループ構成個体を最頻伴食相手とした10頭の最頻伴食相手個体の内訳を見ると、母ザルが子を、あるいは子ザルが母を最頻伴食相手としたものが7ペア含まれていた。

M67 Masia'の失踪前にM67 Masia'との相互の最頻伴食相手であったF83 Lipkina'は(相互の伴食率: 90.0%)、M67 Masia'の失踪後この伴食グループ外の個体(F69 Tanina')へと最頻伴食相手を変え、その伴食率はわずか22.2%であった。また、母子ペア以外の個体の最頻伴食相手との平均伴食率は31.3%であり、これは、本章・第1節・第1項で見た、未成体の「母ザル・きょうだい・成体オス以外の個体」と

の最頻伴食率の平均値よりも低いものであった(図3-1-22、図3-1-23参照)。

次に、M67 Masia'の失踪と同じ時期における、他の2頭の成体オスの伴食グループについて期間の間の変化を見てみることにする。

表3-3-8は、M67 Masia'の失踪時(1986年10月16日)の前後3カ月間における、当時第4位であったM70 Fena'と、第5位であったM69 Monia'の伴食グループ構成個体の伴食率を表している。M70 Fena'の伴食グループを構成した個体は6頭で、1986年7・8・9月期にはこのうち5頭がM70 Fena'を最頻伴食相手としていた(網掛け)。M70 Fena'の伴食グループを構成した6頭の個体の、この期間における最頻伴食相手との平均伴食率は58.8%であった。また、10・11・12月期の同じ6頭の最頻伴食相手との平均伴食率は50.4%であり、paired-t検定を行ったところ、両平均値の間には $t=1.39$, $p=0.22$ で有意な差は認められなかった。

M69 Monia'の伴食グループに含まれた個体は9頭で、このグループの構成個体の1986年7・8・9月期における最頻伴食相手との平均伴食率は51.2%であった。10・11・12月期の同じ9頭の最頻伴食相手との平均伴食率は44.9%であり、paired-t検定を行ったところ、両平均値には $t=1.69$, $p=0.30$ で有意な差は認められなかった。また、1986年7・8・9月期にM69 Monia'を最頻伴食相手とした個体は9頭中7頭、10・11・12月期には9頭中4頭であった。

この2頭の成体オスの伴食グループに属する個体は、そのほとんどが未成年であることが特徴であり、M67 Masia'の伴食グループ構成メンバーの場合のように、未成年が母ザルを最頻伴食相手としながら、ともに成体オスの伴食グループ

表3-3-8 M67 Masia'失踪時前後におけるM70 Fena'とM69 Monia'の
 伴食グループ構成個体の伴食率の変化

M70 Fena'の伴食クラスター				
個体名	7・8・9月		10・11・12月	
	最頻伴食相手	伴食率(%)	最頻伴食相手	伴食率(%)
F82 Liria'75'	M70 Fena'	49.1	M83 Morinia'	27.6
F83 Lira'66'77'	M70 Fena'	56.1	M70 Fena'	62.9
F84 Terina'	M70 Fena'	81.4	M70 Fena'	56.3
F84 Terina'78'	F78 Terina'	61.8	F78 Terina'	55.6
F85 Terina'68'77'	M70 Fena'	56.1	M70 Fena'	66.7
F85 Moria'67'72'	M70 Fena'	48.3	M70 Fena'	33.3
平均伴食率		58.8		50.4

M69 Monia'の伴食クラスター				
個体名	7・8・9月		10・11・12月	
	最頻伴食相手	伴食率(%)	最頻伴食相手	伴食率(%)
F65 Juriria	F84 Juriria'	60.4	F84 Juriria'	50.0
F76 Juriria'71'	M69 Monia'	56.7	F65 Juriria	29.4
F81 Monina'74'	M69 Monia'	46.2	M69 Monia'	55.7
F82 Tera'68'77'	M69 Monia'	41.3	M69 Monia'	48.7
M82 Juriria'71'76'	M69 Monia'	51.7	F84 Juriria'71'76'	42.4
F82 Ceria'73'	M69 Monia'	52.8	F82 Tera'68'77'	48.5
M83 Jurina'74'	M82 Juriria'71'76'	40.7	F83 Mara'68'77'	26.7
F84 Monina'74'	M69 Monia'	49.1	M69 Monia'	47.4
F84 Juriria'71'76'	M69 Monia'	61.8	M69 Monia'	55.6
平均伴食率		51.2		44.9

を構成するということとはなかった。しかし、M70 Fena'の伴食個体の中にはLira系やTera系の個体が多く、M69 Monia'の伴食個体の中にはJura系、Mona系の個体が多いなど、特定の血縁系の未成年とこれらの成体オスが結びついているという点においては、M67 Masia'の場合と類似していた。

2-4. 考 察

本項の結果は、M67 Masia'を核としながら、伴食グループ内の個体との強い伴食関係で互いに結びついていたグループの構成個体たちが、グループの核的存在であったM67 Masia'がいなくなったときその求心力を失い、母子など特定の結びつきを残して、個体の集合としての伴食グループは崩壊してしまったことを表している。このことは、少なくともM67 Masia'を核とした伴食グループは、母子や同年齢の未成年同士などの結びつきによるいくつかの小グループが、特定の成体オスの持つ求心力によって集合することによって形成されていたことを示している。

M70 Fena'とM69 Monia'の伴食グループに関しては、M67 Masia'の失踪前後の時期、伴食グループを構成していたそれぞれの個体の最頻伴食相手や伴食率において変化は認められなかった。もちろん、M70 Fena'とM69 Monia'の伴食グループを構成した個体のほとんどが未成年であったことは考慮しなければならないであろう。それでもM67 Masia'の伴食グループに生じた最頻伴食相手との伴食率の低下や一部個体における最頻伴食相手の変更は、ニホンザルの季節周期的な変動ではなく、やはりM67 Masia'という求心力を失ったことの影響が強く表れた結果と考えるべきであろう。

失踪したM67 Masia'の伴食グループの特徴は、母ザルが子ザルとともにM67 Masia'の伴食グループを形成していたことであり、M70 Fena'とM69 Monia'の伴食グループにおいては、同じ血縁系の未成年同士が母ザルとの関係とは分離してこ

れらの成体オスと結びついていたことが特徴であった。M67 Masia'の伴食グループの構成メンバーの多くはそれゆえ、M67 Masia'の失踪後も最頻伴食相手を変えなかったが、しかし、その伴食率は有意に低下した。これは、M67 Masia'の失踪によって伴食グループそのものが崩壊し、M67 Masia'を核として集合することによって維持されていた個体の集合が、主に母子の結びつきに分割されてしまったことによって起きている。さらに、母子のみに分割されたペアの伴食率でさえM67 Masia'の失踪前よりも低下したことは、すなわち母子が相互に結びつこうとする力が、成体オス自身の求心力、あるいは成体オスを核とした多個体の集合の持つ求心力よりも弱かったことを示している。本項の結果が示したものは、個体同士を結びつける強い求心力を持つという意味で、未成体の社会的発達における中心部成体オスの役割がきわめて大きなものであることを示唆するものであった。

第4章 総合論議

第 1 節 給餌場面における未成体の伴食関係

1. 給餌場面における伴食関係の位置づけ

本研究は、勝山ニホンザル餌付け自然集団の給餌場面における未成体の伴食関係を手がかりにして、ニホンザル未成体の社会的発達を明らかにすることを目的として行われた。

序論でも述べたとおり、餌付けされたニホンザル集団における社会的行動や個体関係には、餌付けという操作により少なからぬバイアスがかかっており、特に人為的に餌が与えられる給餌場面は、サル其自然な生活場面と比較して、極めて特殊な場面であると考えることができる。餌付け集団の給餌場面においては、餌という極めて誘因価の高い対象が狭い範囲に存在するため、個体空間は極端に圧縮され侵害される。そのため給餌場面においては、ニホンザルという種に本来的に備わっている、行動規制原理としての順位制に基づいた個体間の反発的關係がいっそう明確に現れる。

給餌場面における伴食関係は、個体の近接に基づく親和的な社会的関係であるが、他個体と伴食するためには、場面特異的な集団の高い凝集性と、個体空間の圧縮による反発性の高まりに伴う緊張に対する適応が要求される。また、どの個体と伴食するかが、より直接的に資源(食物)の獲得に結びつく可能性があるという意味で、休息場面や遊動中の場面とは性質が異なっている。そのような理由から、餌付け集団の給餌場面を観察することの利点は、集団内の個体間の親和的關係が、濃縮された形で捉えられるところにあると考える。

2. 未成体と母ザルとの伴食関係の発達

本研究の結果、オス・メスいずれの未成年体においても、母ザルとの伴食率は生後1年までの幼体期に急速に低下し、その後4歳齢まで徐々に下降した。母ザルを最頻伴食相手とする個体の割合にも性による差はなく、いずれの性においても生後1年までにその割合は急減し、その後緩やかに減少する傾向を示した。さらに、生後1年までの幼体期における母ザルとの伴食関係に関する詳細な分析の結果も、性による差を示さなかった。以上のような結果は、離乳前の幼体期における母子関係には性による違いが明確に表れないというTanaka(1989a)やHiraiwa-Hasegawa(1990)の指摘を支持するものであるが、さらに本研究の結果は、給餌場面における伴食関係には、離乳期を過ぎたのち4歳齢に至るまで、未成年体の性の影響は強くは現れてこないことを示した。もちろん、より広く未成年体の社会的発達を捉えれば、生まれた集団に終生とどまるメスと違って、オスの子ザルの中には3歳齢を過ぎると周辺化するものが現れ、早い個体は4～5歳齢で、遅い個体でも7～8歳までには群れ落ちしてしまうなど、性による差は明らかに存在する。しかし、本研究のように餌場で摂食している個体に対象を限定したとき、オスの未成年体が生じた母ザルとの伴食傾向にはメスの未成年体との顕著な差は認められなかった。このことは、母子の基本的な結びつき方が両性の間で普遍であることを示すものであるが、餌付けがオスの周辺化や群れ落ちの時期を遅らせる原因となっている可能性も含めて、本研究の結果も、餌付けという人為的操作のもとでの、さらに人為的な給餌場面の特殊性の一つの現れかもしれないことに注意する

必要があるだろう。

他方、本研究において得られた結果の多くは、母ザルとの伴食関係の発達に、未成体の属する血縁系統の優劣順位が大きな影響を与えていることを示し、特に高順位血縁系と低順位血縁系の未成体の母ザルとの伴食傾向には大きな相違が認められた。そして、母ザルとの伴食関係にみられる順位による相違は、すでに生後1年までの幼体期に現れており、低順位血縁系の幼体の生後2カ月齢までの母ザルとの身体接触率の高さと、生後3カ月目におけるその急激な低下は、特に注目すべきものであった。

低順位血縁系の幼体に、生後2カ月齢頃までみられる母ザルとの高い身体接触率は、母子相互交渉の観察において、低順位血縁系の母子が高い割合で腹側位で身体接触をしていて、母ザルがほとんど幼体を身近から離さないことと対応するものであり、幼体が未熟なこの時期において、低順位の母ザルが幼体を保護する行動傾向が強いことの現れと思われる。しかし、生後初期における母ザルのこのような行動傾向にも関わらず、低順位血縁系の幼体では、3カ月齢以降急速に母ザルとの伴食が少なくなっていく。他方、3カ月齢までの高順位血縁系の幼体は母ザルと身体接触をしている割合が低く、特に腹側位での身体接触は非常に少なかったが、それにも関わらず母子の近接率は高く、子ザルはほとんど母ザルから離れずに近接していた。また、中・低順位の母ザルにはあまり観察されなかった幼体に対する攻撃行動が高順位の母ザルには観察された。幼体の運動能力が発達し、母ザルから自力で離れることができる生後3カ月目になっても、高順位の子

ザルが母ザルからの激しい攻撃を受けていたことは、高順位血縁系の子ザルが積極的に母ザルに近接し、母ザルに対して関わりかけを行っていたことの傍証でもある。Negayama(1981)は、実験室の飼育場面における母子相互交渉の観察から、母ザルから子ザルへの攻撃行動が出生から生後4カ月齢まで増加し続けることが、子ザルの母ザルからの独立を促進する機能を持つと述べた。彼はその中で、母ザルから子ザルへの攻撃行動は、おもに子ザルからの母ザルへの関わりかけによって誘発されたと報告した。さらに根ヶ山(1986, 1998)は、野外の非給餌場面においても母子の反発性の基本構造は同様であったことを見いだしたが、給餌場面の観察では母ザルから子ザルへの攻撃行動はほとんど観察されなかった。これは、給餌場面においては、母子のそれぞれが餌を摂取することに集中しているために、相手に対する関わりかけが少ないことに原因があると考えられる。しかし本研究の結果が示すように、高順位血縁系の幼体は生後3カ月経っても母ザルに近接しており、母ザルに対する積極的な関わりかけを続けていたと考えられ、これは、高順位血縁系の子ザルの母ザルに対する依存傾向の強さに原因を求めるところができると思われる。

高順位血縁系の子ザルは、その後も母ザルとの伴食関係を4歳齢になるまで維持しつづけるが、このことは、生後初期に母ザルから受ける罰的行動の量や激しさによって、給餌場面における子ザルと母ザルの分離、すなわち子ザルが母ザル以外の個体との伴食関係を獲得する過程が促進されているのではないことを意味する。すなわち、給餌場面において低順位血縁系の未成年が母ザルとの伴食をや

め、成体オスや同年齢個体などとの伴食関係を獲得するのは、低順位血縁系の未成体の給餌場面における積極的な摂食戦略の表れと考えられる。第3章・第2節・第1項で論議したように、給餌場面で餌を獲得することにおいて、高順位血縁系の子ザルは、母ザルに近接し、母ザルへの依存の効果を強く受けることでさらに有利となる。これに対し、低順位血縁系の子ザルは、母ザルに近接しても強い依存の効果は期待できないため、より早期に母ザルとの伴食をやめるのではないかと考えられるのである。

3. 高順位血縁系における血縁集団のまとまりの強さについて

Cheney(1983)によれば、けんかが起こったとき、中・低順位血縁系の個体に比べて、高順位血縁系では血縁個体同士が互いに助け合う傾向が強いという。高順位血縁系の個体におけるこのような行動傾向は、高順位血縁系の子ザルが母ザルに依存し、近接する傾向をさらに強化するであろう。

勝山集団では、6歳齢以上のすべての成体メスの優劣順位に関して、高順位の血縁系においては末子優位の原則(川村, 1958)が成立しており、さらに個々の成体メスの優劣順位が連続していて、血縁集団としてまとまっている。これに対して、中・低順位の血縁系においては末子優位が必ずしも成立しておらず、個々の個体の優劣順位もばらついていて血縁集団としてまとまりを示さない(Nakamichi et al., 1995b; 中道, 1998)。Nakamichiら(1995b)は、けんかなどが発生した場合の上記のような助け合い方の違いによって、高順位血縁系の個体のまとまりは高くなり、中・低順位血縁系の個体のまとまりは低いであろうと結論している。

給餌場面においても、高順位血縁系の未成体が強く、そしてより長期にわたって母ザルに依存し、母ザルと伴食し続けることは、高順位血縁系における同血縁個体間のまとまりを高めることにつながると考えられる。さらに、高順位血縁系の子ザルが、母ザルへの依存と伴食を持続することによって、高順位血縁系においてはきょうだい間の伴食が促されることにつながり、きょうだい間の結びつきも強く維持されていくのではないかと考えられる。本研究で示したように、高順位血縁系の未成体は、きょうだいとの伴食関係を4歳齢に至るまで強く保持していたが、このことも、高順位血縁系における血縁個体間の相互依存傾向に裏打ちされており、さらには血縁集団のまとまりを高めることにつながると考えられる。

4. 未成体と母ザル以外の個体との伴食関係

幼体期における近接関係の分析において、2カ月齢から4カ月齢にかけて、幼体の性、順位に関わらず同年齢個体との近接率が一時的に上昇する。この時期は、幼体が自力で移動できるようになる時期であるが、固形物の本格的な摂取はまだ始まっていないため、母ザルの摂食中に幼体だけが母ザルのもとを離れて互いに集まる傾向があることがその原因である。その意味では、この時期の同年齢個体同士の近接は、伴食関係とは切り離して考えておかなければならない。しかしこの時期は、休息場面においても幼体同士が近接や社会的遊びなどを通して、同年齢個体間の結び付きを形成していく重要な発達の段階でもあり(Norikoshi, 1974; 森, 1974; 森・宮藤, 1986)、給餌場面における同年齢個体間の近接も、その後の社

会的関係の形成との関連で重要な意味を持つであろう。幼体が給餌された人工餌を摂取するようになったとき、本来的な意味での伴食関係が現れるが、その意味において、同年齢個体が伴食相手として選択されるのは、9カ月齢以降の低順位血縁系の幼体においてがその始まりである。

幼体がまかれた餌を摂取し始める4～5カ月齢以降において、最も特徴的な伴食相手個体としてクローズアップされるのは成体オスである。給餌場面における幼体の成体オスとの近接関係は、3カ月齢時から観察され始めるが、幼体と成体オスとの近接率は6カ月齢まで増加したあと、低順位血縁系の幼体を除いてはその後低下する。低順位血縁系の未成年体における成体オスとの伴食関係はその後も継続し、1歳齢から3歳齢の未成年体においては20%以上の個体が成体オスを最頻伴食相手とするなど、成体オスとの強い伴食関係が形成された。

1歳から3歳までの時期においては、成体オスを最頻伴食相手とする未成年体の割合には性による差が認められ、メスの子ザルの方がオスの子ザルよりも成体オスを最頻伴食相手とする個体の割合が大きかった。長谷川真理子(1983)は、ニホンザルの個体発達における1歳から3歳半を「コドモ期」と命名し、この時期は離乳を終え、母ザルに運ばれなくても自力で集団の遊動についていける時期であり、母ザルから徐々に独立する時期としている。そして、『コドモたちは、遊びやけんかを通して他のコドモたちとのつきあいを広げ、オトナ同士の毛づくろいに参加して、母ザル以外のオトナメスやオトナオスとも緊密な関係を作っていく(p. 47)』と述べている。本研究の結果は、伴食行動を通してメスの未成年体はまさ

に成体オスとの緊密な関係を獲得していることを明らかにしたといえよう。

給餌場面において、中・低順位血縁系の未成年体が母ザルに代わって成体オスを伴食相手とするのは、未成年体にとって成体オスが依存し近接する対象として母ザル以上に強い依存の効果が期待できる存在だからである。もちろんこのことは、成体オスの側に、このような中・低順位未成年体からの近接に対する十分な許容性を前提とすることは言うまでもないが、このことについては後述する。さらに成体オスが、単なる許容性を越えて、未成年体を保護するような行動を示すならば、中・低順位血縁系の未成年体が成体オスとの強い伴食関係を結ぶ理由はさらに確かなものとなるであろう。

筆者は、勝山集団の全成員の空間布置に関する詳細な分析を行い、非給餌の休息場面においても1歳から3歳の未成年メスが、成体オスと特異的に高い近接関係を示すことを明らかにした(今川, 1984)。そして、休息場面において特定のオスとのこのように特異的な近接関係を持っている未成年メスが、給餌場面においても同じ成体オスに対して高い伴食関係を結んでいることも指摘した。また本研究で行った、給餌場面における同伴移動の分析の中で、成体オスに高い頻度で同伴移動していた2歳齢から4歳齢の未成年メスも同じ未成年メスであった。このように、さまざまな場面において成体オスとの特異的な近接関係を持つ1歳齢から3歳齢の未成年メスは、成体オスの追従個体であるということが出来る。成体オスに追従する未成年体の特徴と、成体オスに追従することの意味については本章・第3節においてさらに詳しく述べる。

第2節 給餌が未成年体の社会的発達に与える影響

これまでのニホンザルの発達研究において、餌付け集団の給餌場面をその研究対象とした研究はほとんど行われてこなかった。その理由は、餌付けという操作そのものが、ニホンザル本来の行動傾向を歪曲するとみなされたためであったと思う。しかし、根ヶ山(1986)が指摘したように、給餌場面を、個体の覚醒度や周囲の状況などの条件統制がなされた一種の実験場面と積極的に位置づければ、給餌場面においてニホンザル未成年体の社会的発達の一側面を検証することができる。さらに、実験室研究や野外研究によって得られた知見と比較し検証することによって、給餌場面研究の正当な位置づけを行うことが可能となる。本節では給餌という人為的操作が、未成年体の社会的発達にどのように関わっているのかを考察する。

未成年体の社会的発達の基盤ともいえる母子関係について、給餌場面における未成年体の母ザルとの身体接触や近接、すなわち伴食関係からみた発達的变化は、その他の場面における発達的变化(例えば、根ヶ山, 1986; Nakamichi, 1989)と基本的には同じであった。すなわち、母子の距離が開いていくことを指標にした子ザルの母ザルからの独立の過程は、生後1年間の間にいくつかの節目を持って表れながら急速に変化し、その後は緩やかに達成されていく。このことは、母子関係の基本的枠組みは場面に依存しておらず、言い換えれば母子の心理的な結び付き方の発達的变化が、給餌場面においてもその他の場面と同じように表れた結果だといえよう。母ザルを失ったとき、みなし子が示した他個体との伴食関係や伴食率

の大きな変動は、未成体期における母子の心理的な結び付きが緊密であったことの証左となっているだろう。

しかし、母子の基本的な結び付きの枠組みの中で、血縁系統順位による母子の伴食関係の発達過程には相違が認められ、餌付けという操作が、高順位血縁系の未成体の母ザルへの依存傾向を強化している可能性が考えられた。さらに、餌付けという操作は、高順位血縁系において、母子の結び付きやきょうだい間の結び付きを強化し、血縁集団としてのまとまりを強める原因となっていると考えられた。また、餌付けが高順位血縁系のオスの未成体の母ザルへの依存を長期化させ、そのことが高順位血縁系のオスの周辺化や群れ落ちを遅らせていることも考えられるであろう。

上のことは逆に言えば、餌付けという操作が、中・低順位血縁系においては母子間や血縁個体間の結び付きを弱め、さらには血縁集団のまとまりを弱めることにつながることを意味する。根ヶ山(1986)は、給餌が母子関係を疎隔化する促進要因である可能性を指摘したが、本研究の結果にみる限り、それは中・低順位血縁系の母子において該当するものであった。その一方で餌付けは、中・低順位血縁系の子ザルの成体オスとの結び付きを促進する要因となっており、それはさらに血縁集団内の分節化をもたらし、集団に不安定な要素を与えることにつながっていくであろう。また、母ザルに代わる依存対象として成体オスに追従する未成年体が、成体オスに追従し伴食することは、中・低順位血縁系の子ザル同士の結び付きを強化し、中・低順位血縁系の未成体の間に同年齢個体間の結び付きが広く

みられる原因となっていると考えられる。

結論として、給餌場面における未成体の社会的発達の様相は、給餌以外の場面における社会的発達の枠組みと基本的には同様であると考えられる。しかし、給餌場面における未成体の社会的関係は、その他の場面と比較したとき、優劣順位のような個体間の反発的關係を表象する属性の影響を強く受けるため、未成体の社会的発達の上にも優劣順位による相違が表れやすい。そして給餌場面における社会的関係の相違は、子ザルの社会化の全体的過程にも反映されるものと考えられる。

餌付け群における社会的行動や個体間の社会的関係には、野生群とさまざまな点で違いがあるとされている。その原因はもちろん餌付けという人為的操作であることは間違いないが、人為的に餌を与えること自体が引き起こす問題以外に、餌付けニホンザル集団は、野生群とは異なる社会化の過程を経験して成長した個体によって構成されていることにも関係しているであろう。それゆえ、餌付けされたニホンザル集団において観察される個体間の社会的関係を、ニホンザルという種全体の特性として一般化し、普遍的なものとするには、そのことに十分注意を払わなければならない。

第3節 未成年体と成体オスの社会的関係

1. 成体オスに追従する中・低順位未成年体メス

ニホンザルはマカカ属の中でも優劣スタイルが厳しく(de Waal & Luttrell, 1989)、個体間の社会的関係は順位制に強く規制される。このような社会において中・低順位の未成年体は、成体オスに高い許容性が前提とされる限り、多くの場面において成体オスに追従し、成体オスとの親密な関係を作り上げておくことが、より適応的であると考えられる。

藤井(1974)は、成体オスと親密な関係を結ぶ個体が、集団構造をも変革しうる可能性があることを指摘している。勝山集団は、1973年から1974年にかけて大きな集団の分裂を経験しているが、この集団の分裂には、リーダーへの追従個体が大きく関与していた。藤井はこの分裂現象を分析する中で、第1位成体オスに対する子ザルの追従個体に注目した。中でも、当時M62 Rikiioの許容と保護を受けて血縁系統順位以上の高順位を得ていた、1頭の3歳齢個体と3頭の2歳齢個体、あわせて4頭の中順位の未成年体について次のように述べている。

『これらの子ザルたちは、どんな場面でも母ザルよりもRikiio (M62 Rikiio: 筆者注)に追従し、トラブルに際しては、Rikiioの支持を受けて、高順位を獲得し、ここにこれまでの家系(血縁系統: 筆者注)間順位に矛盾する個体となったのである(p. 14)。』

上記のうち3歳齢の個体F70 Beriina'は、血縁系統間の優劣順位と、血縁系統内の姉妹間における末子優位の原則などから推定される、1970年生まれの個体中での優劣順位が第4位であるのに、実際には第1位であった。また、2歳齢の3頭の個

体F71 Beria'、F71 Elzia'、F71 Barisa'は、1971年生まれの個体の中で、推定される優劣順位がそれぞれ第10位、第16位、第17位であるにもかかわらず、実際には第1位、第2位、第3位であった。

序論でも述べたように、川村(1958)の初期の研究において提言され、Koyama (1967)によって検証された個体の順位獲得の仮説によれば、未成体の順位はその母ザルの順位に近似する。しかし、未成体の順位が母ザルの順位に近似することは、未成体がその母ザルに対して最も強い依存関係を結ぶことを前提としており、それゆえ、未成体が母ザル以外の個体、例えば成体オスへと依存対象を代えることにより、自身の血縁系統順位以上の順位を獲得することは可能である(藤井, 1974, 1983)。Nakamichiら(1995b)も、勝山集団における成体メス間の優劣順位の分析において、末子優位の原則に反する順位を獲得した個体のうち数例は、それらの個体が第1位成体オスの保護を受けたことに起因すると述べている。また、幼少期に母ザルを失いみなし子となった未成体は、依存すべき対象としての母ザルを持たないがゆえに、例えば成体オスの保護を受け(Hasegawa & Hiraiwa, 1980; 糸魚川, 1983; 長谷川真理子, 1983)、成体オスへの依存と近接の効果によって個体としての優劣順位を大きく上昇させることになる。

未成体が成体オスに高い近接を示すことによって、順位の上昇を獲得する可能性については、北村(1977)も同様のことを述べている。彼によれば、劣位個体には、優位な個体に近接しようとする活動が一般的に認められるという。そして、優位な個体との安定した社会的関係を獲得した劣位個体が、その他の個体との間

で行う相互交渉には、優位個体の近接の効果が認められると述べている。そのような意味からも、未成体にとって、成体オスとの親密な関係の形成は重要な意味をもつと言えるであろう。

非血縁の個体とも強く結びつく結果、既存の順位体系に矛盾する個体として、成体オスに追従する個体は、集団構造の中にある種の緊張をもたらし、集団構造そのものを変革する可能性をさえもつ。先の勝山集団の分裂は、このような緊張を解消する一つの手段であったと藤井(1974)は考えている。しかし、その中でも、成体メスの追従個体はすでに既存の体制に組み込まれているために、成体オスへの追従によって一時的に順位をあげることはあっても、血縁間の順位に変化をもたらすまでには至らない(藤井, 1974; 北村, 1977)。それに対し、他個体との社会的関係を形成しつつある段階の未成体にとってこそ、成体オスとの社会的関係の意味は重大である。

2. 集団の分裂と追従未成体の動向

未成体が集団の中心部に定着し、そこで生活できるという根本的な意味においても、成体オスとの社会的関係が重要な役割をもつことを示唆する事例がある(今川, 1984)。勝山集団は、1972年から1992年までの20年間に、1回の大規模分裂と10回の小規模分裂を経験しているが(糸魚川, 1997)、1982年から1984年にかけての小規模分裂に際して、次のような事例が見られた。

この分裂は中順位と低順位血縁系であるLira系とRola系の2つの血縁系の個体が中心になって主群を離脱したものであった。このとき、Lira系のほとんどの成体

メスとRola系の全ての成体メスが分裂群に加わり、その子どもたちはほとんどすべて分裂群に加わったが、最後まで主群を離れなかった未成年体が数頭いた。それらの未成年体は、中心部のいずれかの成体オスの追従個体であった。また、母ザルとともに分裂群に加わったものの、分裂集団が消滅した後主群に復帰した未成年体もいた。この未成年体は集団の分裂前から成体オスM67 Masia'の追従個体であり、M67 Masia'に追従する未成年体のグループに属し、伴食をはじめ毛づくろいや遊びなどを通して相互に頻繁な相互交渉を行っていた個体であった。

また糸魚川(1997)も、1973年4月の勝山集団の大規模分裂に際して、当時第3位血縁系であったMara系のすべての成体メスとその子どもたちが主群を離脱した際、唯一の例外としてF68 Mara'という5歳で未経産の若いメスが主群に残ったことを報告している。これは、F68 Mara'が1歳になる前に母を失ってみなし子となり、以後主群の成体オスの保護を受けて育ったためだとしている。さらにこの分裂の際、当時第4位血縁系であったMasa系の1歳の未成年体メスF72 Masa'54?'が、Masa系の中から唯一分裂集団に加わらず主群に残留したが、この個体は普段から母ザルよりも同年齢集団との結びつきが強く、これを拠り所として主群に残ったものと述べている。

ここまで述べてきたように、集団の分裂時における未成年体の動向から推察できることは、未成年体にとって成体オスとの社会的関係が、母ザルとの関係以上に重要な意味を持つ場合があるということである。集団の分裂に際して、母ザルや同血縁の個体とともに集団を離脱しなかった未成年体のうちのあるものは、成体オス

へとその依存対象を代えていたために主群に残留したと考えられる。あるいは成体オスへの追従を通じて獲得した、他の追従未成年体たちとの社会的関係を抛り所として主群に留まることができた未成年体もあるものと考えられる。すなわち、主群を離れなかった個体の多くは、集団内における社会的関係の基盤が、すでに母ザルや近縁個体から、成体オスや同じ成体オスに追従する未成年体(の集合)へと代わっていたのであろうと考えられる。

3. 成体オスへの追従が持つ適応的価値

M67 Masia'は成体オスの中でも未成年体に対する許容性が最も高く、自分の追従未成年体が巻き込まれたトラブルには多く介入して、これらの未成年体を積極的に援護し、保護する行動が観察された(今川, 未発表データ)。このような追従未成年体への保護行動は、M70 Fena'やM69 Monia'にも観察されたが、多くの未成年体が追従するのはこのように積極的に未成年体を保護する行動傾向を持つ成体オスである。勝山集団の餌付け後10年頃に観察した鵜飼(1971)も、子ザルが成体オスに追従するのは、当時の成体オスが『子ザルたちにやさしく、成体ザルから守ってやるから(p. 25)』であるとしている。

給餌場面において、成体オスに追従し伴食することで未成年体が得る第1の利益は、成体オスに対する近接の効果によって、成体オスから間接的に保護されることに加えて、上記のように成体オスによって直接的に保護され、支援されることによって安心して摂食できることがあげられる。

また第2には、成体オスの許容と保護によって、あるいは成体オスへの近接の

効果の発現として未成年が自己の順位を上昇させ、集団内におけるより有利な位置づけを獲得していくことがある。これについては、前述の、藤井(1974)が報告した4頭の未成年メスがよい例である。

M67 Masia'には多くの追従個体がいたことは繰り返し述べたが、この中で、Lisa系の多くの個体がM67 Masia'への追従関係を獲得していく過程は特筆すべきものがある(以下、筆者の未発表観察データによる)。その当時までは周辺化していたM67 Masia'が集団の中心部に定着しはじめたのは、このオスが13歳になる1979年頃であった(勝山第1実験所日誌より)。この年に生まれたF79 Lisia'は、生後6カ月齢の時に母親を失ったが生き残ることができ、おそらくその直後にM67 Masia'によって保護されその追従個体となった。この2頭の親和的な関係はきわめて強く、F79 Lisia'はどのような場面においても常にM67 Masia'に追従した。M67 Masia'への近接と保護の効果により、F79 Lisia'は自己の個体順位を上げていった。1979年のLisa系の血縁系統順位は、全20血縁系統中第19位であったが、その後F79 Lisia'だけは血縁系統順位より高い個体順位を獲得し、彼女が5歳になった1984年には、同じくM67 Masia'に追従していた第11位と第8位血縁系統の未成年よりも順位が高かった。

F79 Lisia'にはF72 Lisia'72'とF74 Lisia'72'の2頭の姉と、1歳年長の姪、F78 Lisia'72'がいたが、母ザルの死亡当時におけるこれらの個体とF79 Lisia'との関係についての特別な記録は残っていない。筆者が勝山集団の観察を始めた1981年当時、F79 Lisia'はもっぱらM67 Masia'と親和的な関係を結んでおり、同血縁個体との

関わりはほとんど記録されなかった。しかし、F79 Lisia'が順位を上げ始めた頃には、F72 Lisia'とF78 Lisia'72'のF79 Lisia'との近接が多く観察されるようになり、さらにF79 Lisia'との間の毛づくろいも観察されるようになった。このような過程を経てLisa系のほとんどの個体がM67 Masia'との近接関係を獲得し、彼の追従個体となっていった。結果・第3節・第1項および第2項で示したM67 Masia'とLisa系との強い伴食関係は、ただ1頭のみなし子から始まったものであった。この経緯が示すことは、例えば1頭の未成年メスが成体オスとの親和的な関係を獲得して追従個体となれば、その個体を拠り所としてひとつの血縁集団が、血縁集団全体としてその成体オスとの親和的な関係を獲得し、その結果、血縁系そのものの優劣順位が上昇することさえあるという点である。M67 Masia'失踪の前年である1985年時点でのLisa系の血縁系統順位は第15位であった(糸魚川, 1997)。

未成年が成体オスに追従することによって得られる第3の利益は、未成年が成体オスに追従することによって、結果的に他の血縁系の個体と近接し、非血縁個体間の社会的関係を形成する機会をより多くもつということである。

複数の血縁系から構成されているニホンザルの集団においては、血縁を異にする個体間の結びつきが重要な意味を持つ。非血縁個体間の結びつきがなければ、ニホンザルの社会は存続し得ない。しかしながら、これまでに血縁集団を越えた非血縁のメス間の親和的な関係に言及した研究は多くはない。異なる血縁の個体を結びつける要因として、例えば北村(1977)は、劣位個体が優位個体に近接しようとする一般的活動性をあげているし、インセスト・タブー(河合, 1969; Takahata,

1982)に裏打ちされた血縁の異なる成体オス・メス間の配偶関係などもこれにあたるであろう。しかし、非血縁個体間の社会的関係は、未成体期において社会的遊び行動などを通して形成された社会的関係の延長として説明されることの方が多かった。その中で、複数の血縁系の個体を引きつけている成体オスの存在は特筆されるべきものである。Grewal(1980)も、京都の嵐山集団における中心部オスと他個体の社会的相互交渉の分析から、メスたちの血縁集団間には直接的な親和的關係はないが、中心部オスとの親和的關係を介して、異なる血縁集団同士が間接的に結びついていると結論づけている。

渡邊(1997)は勝山集団において、成体オスに近接することが未成体メスの個体関係に及ぼす影響を調べ、成体オスとの近接傾向の高い未成体メスは非血縁個体との近接が高いことを見いだした。また、成体オスとの高い近接傾向を持っている未成体メスは、必ずしも成体オスがある場にも非血縁個体と高い近接傾向を持っていた。さらに、成体オスとの近接傾向の高い未成体メスの中には、自分の血縁系統よりも高位の血縁系統の個体と近接する傾向を持つものがあることも報告している。筆者も、勝山集団の給餌場面における伴食クラスターの分析の中で、抽出された204の伴食クラスターのうち、非血縁の個体を含むクラスターはその中の18.1%にあたる37しかなかったことを報告した(今川, 1984)。そして、非血縁個体を内包する伴食クラスター37のうち、91.9%にあたる34のクラスターは成体オスを含むクラスターであったことから、給餌場面において成体オスが非血縁個体を引きつける役割を果たしていると結論した。

こうして、給餌場面への適応方略のひとつとして成体オスに追従すると考えられる未成年体は、しかし同時に、多くの同様な未成年体との伴食関係や近接関係を獲得する機会を与えられており、このことが未成年体の社会的発達に大きな影響を与えるていると考えられる。

4. 未成年体の近接を許容する中心部成体オス

ここまでの議論の中では、成体オスが自分に追従する未成年体に対して許容性を持つことが前提とされてきた。しかし、未成年体の社会的発達にとって、成体オスの関与が重要な要因であるだけに、ここで成体オスにとっての未成年体との関係の意味を吟味しておかねばならないだろう。

成体オスの未成年体に対する高い許容性については、いくつかの解釈がなされている。最も受け入れやすい解釈は、成体オスが保護する未成年体は、自分の子どもではないかということであり、このような報告は、Ransom & Ransom(1971)、Kurland(1977)などに見ることができる。しかし逆の報告もあり、例えばMachida, Inoue, & Takenaka(1991)は、ニホンザル放飼集団での争いにおける支援のあり方を観察し、成体オスが自身の子を選択的に支援するかどうかを調べたが、子ではない未成年体への支援との間に差を見いだせなかった。また長谷川寿一(1983)によれば、父親でないことがはっきりしているオスと未成年体の間にも、いわゆる父性的世話行動は観察されるといい、単なる血のつながりだけでは説明できない。また、例えばKummer(1968)によれば、マントヒヒ(*Papio hamadryas*)における未成年メスに対するオスの世話は、後のハーレム作りの準備であるといわれる。しかし

ニホンザルにおいては、Alexander(1970)やTakahata(1982)によれば、普段から親密な関係を持っているオスとメスは交尾をしないことなどから、マントヒヒの説明は当てはまらない。高畑(1980)は、ニホンザルの成体オスが、非交尾期に高頻度の近接を持つ成体メスとは、次の交尾期には配偶関係を形成しないことを明らかにし、このような関係を「特異的近接関係(peculiar-proximate relationship: PPR)」と命名した。つまり、伴食関係をはじめとして年間を通じてメスの未成年体に対して高い近接を許容し保護していることは、それらの未成年体メスとPPRを結ぶことになり、結果的には配偶の可能性を減じることになってしまうことになる。

ではなぜ、成体オスは将来配偶関係を結ばないという可能性を増加させても、未成年体との親しい関係を形成するのだろうか。この点に関し、先の長谷川(1983)は、次のように述べている。『雄は例えその雌とは配偶しなくても、その雌を通じて雌の血縁関係の一角に食い込み、群れの中にできるだけ長く滞在できる基盤を作るのではないか。そして群れに長期滞在することが最終的に雄の繁殖成功率の増加につながるのではないかということが考えられる(p. 35)。』

筆者も、先の研究(今川, 1984)の論議の中で、中心部成体オスが強い親和的關係を結ぶ未成年体が生まれた年が、その成体オスが中心部へと定着する過程で、集団の周辺部から中心部へと活動の中心を移した時期に対応しており、成体オスが中心部へ定着する1年から2年前に生まれた未成年体との関係が特に顕著であることから、成体オスがそれらの未成年体との関係を中心部に接近するための足がかりとしているのではないかと推論した。しかしこの仮定は、成体オスがいったん集団

の中心部に定着した後には、長期的にその集団にとどまり続けることを前提としている。確かに勝山集団においては、餌付け初期の、集団成員の個体歴が知られていない時期を除けば、中心部に定着した成体オスはほとんどすべてが勝山集団の出自であり、いずれも長期にわたって集団中心部にとどまっている。このことも、餌付けがもたらした一つの特殊な側面であるのかもしれない。

ニホンザル野生群を調査した杉山(1984b)は、単一群内に長期間とどまらないことがニホンザルオスの生き方であると結論しており、両者が相容れない見解である以上、オスの生活史に関する、より広範で長期的な研究が必要になってくるだろう。

要約

1. 研究の背景と目的

Chance(1963)は、動物の社会構造を理解するためには、集団を構成する個体間の関係を明らかにすることが不可欠であり、そのためには個体間の社会的関係における心理的絆の解明が重要であると主張した。そして、個体間の親和的な絆は時空間的近接関係によって測定できると考えた。

筆者は先行研究の中で、給餌場面における未成体の伴食関係が血縁系統の優劣順位の影響を強く受けることと、一部の中・低順位の未成体メスが中心部成体オスと強い伴食関係を持つことを明らかにした。さらに、母親のいないみなし子の多くが成体オスと強い伴食関係を持つことも示した。未成体が母親や成体オスなど特定の他個体に追従し給餌場面で伴食することは、その相手個体に対して依存的に関わっているという意味合いが強いと思われ、そこにはChanceのいう心理的絆の存在が想定される。

未成体は給餌場面での伴食相手を個体発達の過程で自ら選択していくが、本研究では、未成体は最も高い頻度で伴食している相手個体に対して最も強く依存しており、その相手個体との間に強い心理的絆を結んでいると考える。それゆえ、給餌場面における未成体の伴食関係を検証することは、ニホンザル未成体の心理・社会的発達を明らかにする上で重要な意味を持つ。

本研究は、勝山集団の4歳齢以下のすべての未成体を観察対象とし、給餌場面における未成体の伴食関係に関する長期間にわたるデータ収集に基づいて、未成体の社会的関係の発達過程を、伴食関係を手がかりとして描き出すことをその目

的とした。さらに、餌付け集団の給餌場面が、ニホンザル未成年体の社会的発達にどのように関わっているのかについても考察を試みた。

2. 研究方法

本研究は、1983年5月から1991年6月まで、8年間にわたって行われた7項目の研究をまとめたものである。その中心となるのは、1983年5月から1988年3月までの5年間にわたり、計44カ月間行なわれた、集団の全成員を観察対象とした給餌場面における伴食行動の観察である。この44カ月間における総観察日数は218日間で、この間に347回の給餌場面の観察を行った。

本研究では、勝山集団の餌場の中心領域を28のブロックに分割して、給餌場面において同一ブロック内で摂食している個体を記録した。本研究においては、同一ブロック内で摂食することを伴食(co-feeding)、伴食している個体を伴食個体(co-feeder)と定義した。本論中で最も重要な概念は、「最頻伴食」と「最頻伴食相手」である。これは、伴食に関するデータの処理結果から得られる、各々の未成年体が最も頻繁に伴食を行う関係と、その相手個体を指す。本研究では、給餌場面における伴食率の高さが個体間の親和的関係の指標とみなされるので、最頻伴食相手個体は、分析の対象とした個体が最も強い親和的関係を結んでいる相手個体を表しているとみなされる。

3. 結 果

3-1. 給餌場面における未成体の伴食関係の発達的变化

4歳齢までの未成体期におけるすべての子ザルの伴食関係に関する横断的研究と、出生直後から1歳齢まで、生後1年間の幼体期における子ザルの伴食関係に関する縦断的研究を行った。

未成体の他個体との伴食関係には、未成体の性による差はほとんど表れなかった。特に母ザルとの伴食関係には性差がみられなかった。このことは、子ザルの母ザルへの依存のあり方や母子の基本的な結びつき方が、両性の間で普遍であることを示すものである。

他方、本研究において得られた結果の多くは、母ザルとの伴食関係の発達に、未成体の属する血縁系統の優劣順位が大きな影響を与えていることを示し、特に高順位血縁系と低順位血縁系の未成体の他個体との伴食傾向には大きな相違があった。高順位血縁系の未成体が、未成体期全般にわたって母ザルとの高い伴食率を示したのに対し、低順位血縁系の未成体は、すでに生後1年までの幼体期に母ザルとの伴食関係を弱め、成体オスやその他の個体へと伴食相手を代えていた。きょうだいとの伴食も高順位血縁系の未成体では多く観察されたが、中・低順位血縁系の未成体ではきょうだいとの伴食はあまり観察されなかった。

成体オスを最頻伴食相手とした未成体の、成体オスとの最頻伴食率は、母ザルを最頻伴食相手とする未成体が母ザルとの間に持つ伴食率に匹敵し、成体オスを最頻伴食相手とする未成体の成体オスへの心理的な依存の大きさが推測された。

3-2. 給餌場面における母子関係

子ザルが母ザルを伴食相手とするか否かに関わる要因として、給餌場面における成体メスの優劣順位と反発的相互交渉の関連を調べる研究と、子ザルの生後3カ月までの母子相互交渉の定性的分析、および未成年期に母ザルを失ったみなし子の伴食関係に関する分析を行った。

成体メスの優劣順位は、成体メスが給餌場面で落ち着いて摂食できるかどうかに関連しており、高順位成体メスの中・低順位成体メスよりも他個体から受ける攻撃やSupplantingの頻度が少なく、摂食中の位置移動の頻度も少なかった。他方、中・低順位成体メスは、他個体から多くの攻撃やSupplantingを受け、特に低順位成体メスは摂食中の位置移動の頻度が高かった。このことは高順位成体メスの子ザルが母ザルと伴食することを有利にし、中・低順位の子ザルが母ザルと伴食することを困難にしていると考えられた。

生後3カ月までの母子相互交渉の分析から、高順位の母ザルは低順位の母ザルに比べて、子ザルへの攻撃が多く、低順位の母ザルは子ザルを攻撃せず多くの時間身体接触していた。このことは、給餌場面における母子の距離的な分離が母ザルからの攻撃によって促進されるのではなく、子ザル自身の積極的な行動傾向として分離が達成されていることを示唆した。

未成年期に母ザルを失ったみなし子の伴食関係から、母ザル失踪前に母ザルとの高い伴食率を持っていた個体は、母ザル失踪後に特定の他個体との伴食関係を一時的に強めたことが明らかになったが、それはこれらの個体に母ザルの失踪が

与えた心理的影響の強さを暗示した。母ザル失踪後にみなし子が伴食相手としたのは、きょうだいや祖母などの近縁個体と成体オスであることが多かった。このことは、未成年体が血縁個体と中心部成体オスに対して心理的な依存関係を結びやすいことを意味している。

3-3. 給餌場面における未成年体と成体オスの伴食関係

中心部成体オスと50%以上の高い伴食率で伴食関係を結んでいる未成年体と、当該の成体オスとの伴食関係の経時的な変化に関する分析と、多くの追従個体と親和的な個体関係を持っていた1頭の成体オスの失踪に伴う、追従個体たちの伴食関係の変化に関する事例報告を行った。

未成年体が特定の成体オスと高い伴食率での伴食関係を獲得するひとつの契機として、未成年体の母ザルが当該の成体オスとの伴食関係を持っていることがあげられた。しかしながら、母ザルと当該の成体オスとの伴食関係が確認されないような未成年体にも、特定の成体オスとの伴食関係が認められた。また、母ザルが成体オスとの伴食関係を長期間にわたって継続的に保持しているような場合、その子ザルは幼体期から未成年体期前半までにはすでに成体オスとの伴食関係を獲得していた。しかし、母ザルに当該成体オスとの伴食関係が確認されなかったり、伴食関係があってもそれが長期間継続していないような場合には、未成年体が成体オスとの伴食関係を獲得する時期は個体によりさまざまであった。さらに、母ザルを失ったみなし子が速やかに成体オスとの伴食関係を結んだ例も認められ、未成年体と成体オスとの伴食関係成立の経緯は諸相を持っていた。

1頭の成体オスの失踪に伴う追従個体たちの伴食関係の変化を調べたところ、グループの核的存在であった成体オスがいなくなったとき、その伴食グループは求心力を失い、母子など特定の結びつきを残して伴食関係は消失してしまった。このことは、少なくともこの成体オスを核とした伴食グループは、母子や同年齢の未成体同士などの結びつきによるいくつかの小グループが、この成体オスの持つ求心力によって集合することによって形成されていたことを示していた。

4. 論 議

未成体の社会的発達の基盤ともいえる母子関係について、給餌場面における未成体の母ザルとの身体接触や近接、すなわち伴食関係からみた発達的变化は、その他の場面における研究成果ときわめて類似していた。このことは、母子関係の基本的枠組みは場面に依存しておらず、言い換えれば母子の心理的な結び付き方の発達的变化が、給餌場面においてもその他の場面と同じように表れた結果だといえよう。母ザルを失ったとき、みなし子が示した他個体との伴食関係や伴食率の大きな変動は、未成体期における母子の心理的な結び付きが緊密であったことの証左となっているだろう。

しかし、母子の基本的な結び付きの枠組みの中での変異として、母子の伴食関係の発達過程には血縁系統順位による相違が認められ、餌付けという人為的操作が、高順位血縁系の未成体の母ザルへの依存傾向を強化する原因となっている可能性が示唆された。さらに、餌付けは、高順位血縁系において母子の結び付きや

きょうだい間の結び付きを強化し、血縁集団としての凝集性を高める原因となっていると考えられた。また、餌付けが高順位血縁系の未成年オスの母ザルへの依存傾向を長期化させ、そのことが高順位血縁系のオスの周辺化や群れ落ちを遅らせている原因となることも考えられるであろう。

これとは逆に、餌付けが、中・低順位血縁系においては母子間や血縁個体間の結び付きを弱め、さらには血縁集団の凝集性を弱めることにつながることを意味する。根ヶ山(1986)は、給餌が母子関係を疎隔化する促進要因である可能性を指摘したが、それは中・低順位血縁系の母子において該当するものである。その一方で餌付けは、中・低順位血縁系の子ザルの成体オスとの結び付きを強化する原因となっており、それは結果として血縁集団内の分節化をもたらし、集団に不安定な要素を与えることにつながっていくであろう。また、母ザルに代わる依存対象として成体オスに追従する未成年が、成体オスに追従し伴食することは、中・低順位血縁系の子ザル同士の結び付きを強化し、中・低順位血縁系血縁系における同年齢個体間の結び付きが広くみられる原因となっていると考えられる。

5. 結 論

給餌場面における未成年の社会的発達の様相は、給餌以外の場面における社会的発達の枠組みと基本的には同様であると考えられる。しかし、給餌場面はその他の場面と比較したとき、優劣順位のような個体間の反発的關係を表象する属性の影響を強く受けるため、未成年の社会的発達の上にも順位による相違が表れや

すい。そして給餌場面における社会的関係やその発達過程の相違は、子ザルの社会化の全体的過程にも反映されるものと考えられる。

餌付け群と野生群で指摘されている、社会的行動や個体間の社会的関係における相違は、もちろん餌付けという人為的操作に原因があることは間違いない。しかしそれ以外に、餌付けニホンザル集団が、野生群とは異なる社会化の過程を経験して成長した個体によって構成されていることも関係しているであろう。それゆえ、餌付けされたニホンザル集団において観察される個体間の社会的関係を、ニホンザルという種全体の特性として一般化し普遍的なものとするには、そのことに十分注意を払わなければならない。

引用文献

1. Alexander, B. K. 1970 Parental behaviour of adult male Japanese monkeys. *Behaviour*, 36: 270-285.
2. Altmann, J. 1974 Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
3. Altmann, J. 1980 *Baboon Mothers and Infants*. Harvard University Press, Cambridge.
4. 安藤明人 1978 勝山ニホンザル餌付け自然集団におけるグルーミング関係の計量的研究－集団構造分析の一手段として－. 大阪大学人間科学部修士学位論文.
5. 安藤明人 1982 ニホンザルのグルーミング関係の分析－勝山餌付け自然集団において－. 動物心理学年報, 32: 59-71.
6. 安藤明人 1998 社会的グルーミングの構造と機能. 糸魚川直祐・南徹弘(編), 「サルとヒトのエソロジー」, 培風館, Pp. 1-16.
7. 東 滋 1974 都井岬群におけるオスの周辺落ちと群れ落ち. 和田一雄他(編), 「オスの生活史 ニホンザル地域個体群の研究 I」, 京都大学霊長類研究所, Pp. 12-21.
8. Aureli, F., Cordischi, C., Cozzolino, R., & Scucchi, S. 1992 Agonistic tactics in competition for grooming and feeding among Japanese macaques. *Folia Primatologica*, 58: 150-154.
9. Barton, R. A. 1993a Feeding competition among female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, 46: 777-789.
10. Barton, R. A. 1993b Socio spatial mechanisms of feeding competition in female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, 46: 791-802.
11. Berman, C. M. 1982a The social development of an orphaned rhesus infant on Cayo Santiago: Male care, foster mother-orphan interaction and peer interaction. *American Journal of Primatology*, 3: 131-141.
12. Berman, C. M. 1982b The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys: I. Social networks and differentiation. *Animal Behaviour*, 30: 149-162.
13. Berman, C. M. 1982c The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys: II. Differentiation and attractiveness. *Animal Behaviour*, 30: 163-170.

14. Berman, C. M. 1983 Effects of being orphaned: A detailed case study of an infant rhesus. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, Hinde, R. A. (Ed.), Blackwells, Oxford, Pp. 79-81.
15. Berman, C. M. 1984 Variation in mother-infant relationships: Traditional and nontraditional factors. In: *Female Primates: Studies by Women Primatologists, Monographs in Primatology, Vol. 4*, Small, M. F.(Ed.), Alan R. Liss, New York, Pp. 17-36.
16. Berman, C. M. 1992 Immature siblings and mother-infant relationships among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago. *Animal Behaviour*, 44: 247-258.
17. Bernstein, L., Rodman, P. S., & Smith, D. G. 1981 Social relations between fathers and offspring in a captive group of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Behaviour*, 29:1057-1063.
18. Breuggeman, J. A. 1973 Parental care in a group of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Folia Primatologica*, 20: 178-210.
19. Busse, C. D. 1984 Triadic interactions among male and infant Chacma baboons. In: *Primate Paternalism*. Taub, D. M. (Ed.), Van Nostrand Reinhold, New York. Pp. 186-212.
20. Cain, N. & Mitchell, G. 1979 The relationship between maternal rank and companion choice in immature macaques (*Macaca mulatta* and *M. radiata*). *Primates*, 20: 583-590.
21. Chalmers, N. 1979 *Social Behaviour in Primates*. Edward Arnold Ltd., London. (邦訳 : 1983 小山直樹訳,「霊長類の社会行動」, 培風館)
22. Chance, M. R. A. 1963 The social bond of the primates. *Primates*, 4: 1-22.
23. Cheney, D. L. 1978 Interactions of immature male and female baboons with adult females. *Animal Behaviour*, 26: 389-408.
24. Cheney, D. L. 1983 Extrafamilial alliances among vervet monkeys. In: *Primate Social Relationships : An Integrated Approach*, Hinde, R. A. (Ed), Blackwells, London. Pp.278-286.
25. Colvin, J. 1983a Rank influences rhesus male peer relationships. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, Hinde R. A. (Ed.), Blackwells, Oxford, Pp. 57-64.
26. Colvin, J. 1983b Influences of the social situation on male emigration. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, Hinde R. A. (Ed.), Blackwells, Oxford, Pp. 160-171.
27. Deag, J. M. & Crook, J. H. 1971 Social behaviour and 'agonistic buffering' in the Barbary macaque *Macaca sylvana*. *Folia Primatologica*, 15: 183-200.

28. de Waal, F. B. M. 1989 Dominance 'style' and primate social organization. In: *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals*, Standen, V. & Foley, R. A. (Eds.), Blackwells Scientific Publications, Oxford. Pp. 243-263.
29. de Waal, F. B. M. & Luttrell, L. M. 1989 Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: Different dominance styles in rhesus and stumptail monkeys. *American Journal of Primatology*, 19: 83-109.
30. Dunber, R. I. M. 1984 Infant-use by male gelada in agonistic contexts: Agonistic buffering, progeny protection or soliciting support? *Primates*, 25: 28-35.
31. Eaton, G. G., Johnson, D. F., Glick, B. B., & Worlein, J. M. 1985 Development in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): Sexually dimorphic behavior during the first year of life. *Primates*, 26: 238-248.
32. Eaton, G. G., Johnson, D. F., Glick, B. B., & Worlein, J. M. 1986 Japanese macaques (*Macaca fuscata*) social development: Sex differences in juvenile behavior. *Primates*, 27: 141-150.
33. Estrada, A. 1984 Male-infant interactions among free-ranging Stumptail macaques. In: *Primate Paternalism*. Taub, D. M. (Ed.), Van Nostrand Reinhold, New York. Pp. 56-87.
34. Estrada, A. & Estrada, R. 1984 Female-infant interactions among free-ranging Stumptail macaques (*Macaca arctoides*). *Primates*, 25: 48-61.
35. Fairbanks, L. A. 1990 Reciprocal benefits of allomothering for female vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 40: 553-562.
36. Fragaszy, D. M. & Mitchell, G. D. 1974 Infant socialization in primates. *Journal of Human Evolution*, 3: 563-574.
37. 藤井尚教 1974 勝山野生ニホンザルの集団構造—個体関係をもとに—. 待兼山論叢, 7: 1-18.
38. Fujii, H. 1975 A psychological study of the social structure of a free-ranging group of Japanese monkeys in Katsuyama. In: *Contemporary Primatology*, Kondo, S., Kawai, M., & Ehara, A. (Eds.), Kagel, Basel, Pp. 428-436.
39. 藤井尚教 1983 野生ニホンザルの社会的行動. 岡野恒也編著,「霊長類心理学 I」, ブレーン出版, Pp. 275-319.
40. Furuichi, T. 1983 Interindividual distance and influence of dominance on feeding in a natural Japanese macaque troop. *Primates*, 24: 445-455.
41. Furuichi, T. 1984 Symmetrical patterns in non-agonistic social interactions found in unprovisioned Japanese macaques. *Journal of Ethology*, 2: 109-119.

42. 古市剛史 1986 ニホンザル野生群における優劣関係と社会的共存. 丸橋珠樹・山極寿一・古市剛史(共著),「屋久島の野生ニホンザル」,東海大学出版会, Pp. 126-185.
43. Gard, G. C. & Meier, G. W. 1977 Social and contextual factors of play behavior in sub-adult rhesus monkeys. *Primates*, 18: 367-377.
44. Gouzoules, H. 1984 Social relations of males and infants in a troop of Japanese monkeys: A considerations of causal mechanisms. In: *Primate Paternalism*, Taub, D. M. (Ed.) Van Nostrand Reinhold, New York, Pp. 127-145.
45. 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.
46. Hall, E. T. 1966 *The Hidden Dimension*. Doubleday & Company, New York. (邦訳 : 1970 日高敏隆・佐藤信行訳,「かくれた次元」,みすず書房)
47. Hamilton, W. J. III, Busse, C., & Smith, K. S. 1982 Adoption of infant orphan Chacma baboons. *Animal Behaviour*, 30: 29-34.
48. Handen, C. E. & Rodman, P. S. 1980 Social development of bonnet macaques from six months to three years of age: A longitudinal study. *Primates*, 21: 350-356.
49. Harlow, H. F. 1969 Age-mate or peer affectional system. *Advances in the Study of Behavior*, 2: 333-383.
50. 長谷川真理子 1983 「野生ニホンザルの育児行動」 東海大学出版会.
51. 長谷川真理子 1991 霊長類の母子関係研究がもたらしたもの. 西田利貞・伊沢紘生・加納隆至(編),「サルの文化誌」,平凡社, Pp. 440-453.
52. 長谷川寿一 1983 みなし子の社会関係とオトナオスの世話. 遺伝, 37: 30-35.
53. Hasegawa, T. & Hiraiwa, M. 1980 Social interactions of orphans observed in a free-ranging troop of Japanese monkeys. *Folia Primatologica*, 33: 129-158.
54. Hayaki, H. 1983 The social interactions of juvenile Japanese monkeys on Koshima islet. *Primates*, 24: 139-153.
55. Hediger, H. 1955 *Studies of the Psychology and Behaviour of Captive Animals in Zoos and Circuses*. translated by Geoffrey Sircom, Butterworth & Company, London.
56. 平凡社(編) 1981 「新版心理学事典」 平凡社
57. Hill, C. A. 1972 Infant sharing in the family *Colobidae* emphasizing *Pygathrix*. *Primates*, 13: 195-200.

58. Hill, D. A. 1986 Social relationships between adult male and immature rhesus macaques. *Primates*, 27: 425-440.
59. Hinde, R. A. 1976 Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11: 1-17.
60. Hiraiwa, M. 1981 Maternal and alloparental care in a troop of free-ranging Japanese monkeys. *Primates*, 22: 309-329.
61. Hiraiwa-Hasegawa, M. 1990 Maternal investment before weaning. In: *The Chimpanzees of The Mahale Mountains*, Nishida, T. (Ed.) University of Tokyo Press, Tokyo. Pp. 257-266.
62. Hooly, J. M. & Simpson, M. J. A. 1981 A comparison of primiparous and multiparous mother-infant dyads in *Macaca mulatta*. *Primates*, 22: 379-392.
63. Hooly, 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*, Hinde R. A. (Ed.), Blackwells, Oxford, Pp. 57-64.
64. 堀場千絵 1993 勝山ニホンザル集団における準成体みなしごメスの社会関係. 大阪大学人間科学部卒業論文.
65. Hrdy, S. B. 1976 Care and exploitation of nonhuman primate infants by conspecifics other than the mother.. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol. 6, Rosenblatt, R., Hinde, R. A., Shaw, E., & Beer, C. (Eds.), Academic Press, New York. Pp. 101-158.
66. Hrdy, S. B. 1978 Allomaternal care and abuse of infants among hanuman langurs. In: *Recent Advances in Primatology*, Vol. 1, *Behavior*, Chivers, D. J. & Herbert, W. J. (Eds.), Academic Press, London. Pp. 169-172.
67. Ihobe, H. 1989 How social relationships influence monkey's choice of feeding sites in the troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*) on Koshima islet. *Primates*, 30: 17-25.
68. 今川真治 1984 ニホンザル未成体の社会的関係と成体雄の関与ー岡山県勝山集団においてー. 大阪大学人間科学部修士学位論文.
69. Imakawa, S. 1988 Development of co-feeding relationships in immature free-ranging Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*). *Primates*, 29: 493-504.
70. Imakawa, S. 1990 Playmate relationships of immature free-ranging Japanese monkeys at Katsuyama. *Primates*, 31: 509-521.
71. 今川真治 1993 ニホンザルの子どもの遊び仲間関係. 荘厳舜哉(編), 「ノンバーバル行動の実験的研究ーダーウィンからアーガイルまでー」, 川島書店, Pp. 75-95.

72. 今川真治・待田昌二・坂井明子・南徹弘・糸魚川直祐 1990 給餌場面における母子関係. 平成元年度科学研究費補助金(一般研究A)ニホンザルの母性ストレス特性と子の行動発達に関する研究 代表者: 糸魚川直祐, 研究成果報告書, Pp: 35-41.
73. Inoue, M., Takenaka, O., Tanaka, Kominami, & Takenaka, 1990 Paternity discrimination in a Japanese macaque group by DNA finger-printing. *Primates*, 31: 563-570.
74. Inoue, M., Mitsunaga, Takenaka, O., Ohsawa, Sugiyama, Y., Gaspard, S., & Takenaka, 1991 Male mating behaviour and paternity discrimination by DNA fingerprinting in a Japanese macaque troop. *Folia Primatologica*, 56: 202-210.
75. 伊谷純一郎 1954 「高崎山のサル」 光文社.
76. Itani, J. 1959 Paternal care in the wild Japanese monkey, *Macaca fuscata*. *Primates*, 2: 61-92.
77. 伊谷純一郎・徳田喜三郎 1971 「日本動物記 3 幸島のサルーその性行動ー」 思索社.
78. Itoigawa, N. 1973 Group organization of a natural troop of Japanese monkeys and mother-infant interactions. In Carpenter, C. R. (Ed.) *Behavioral Regulators of Behavior in Primates*, Bucknell University Press, Lewisburg. Pp. 229-250.
79. 糸魚川直祐 1982 ニホンザルの老化と行動. 民俗学研究, 46:376-389.
80. 糸魚川直祐 1983 ニホンザル集団の歴年変化ー岡山県勝山の場合ー. 大阪大学人間科学部創立十周年記念論集, Pp. 183-206.
81. 糸魚川直祐 1987 岡山県勝山集団における繁殖ー出産率を中心にー. 糸魚川直祐・藤井尚教・根ヶ山光一(共著), 「繁殖行動と適応戦略」, 東海大学出版会, Pp: 1-147.
82. 糸魚川直祐 1988 ニホンザルにおける母子関係. 心理学評論, 31: 112-122.
83. Itoigawa, N. 1993 Social conflict in adult male relationships in a free-ranging group of Japanese monkeys. In: *Primate Social Conflict*, Mason, W. A. & Mendoza, S. P. (Eds.), Albany: State University of New York Press. Pp. 145-169.
84. 糸魚川直祐 1997 「サルの群れの歴史」 どうぶつ社.
85. Itoigawa, N., Tanaka, T., Ukai, N., Fujii, H., Koyama, T., Kurokawa, T., Ando, A., Watanabe, Y., & Imakawa, S. 1992 Demography and reproductive parameters of a free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Katsuyama. *Primates*, 33: 49-68.
86. 糸魚川直祐・南徹弘(編) 1998 「サルとヒトのエソロジー」 培風館.

87. Iwamoto, T. 1974 A bioeconomic study on a provisioned troop of Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*) at Koshima islet, Miyazaki. *Primates*, 15: 241-261.
88. Iwamoto, T. 1982 Food and nutritional condition of free-ranging Japanese monkeys on Koshima islet during winter. *Primates*, 23: 153-170.
89. Iwamoto, T. 1987 Feeding strategies of primates in relation to social status. In: *Animal Societies: Theories and Facts*, Ito, Y., Brown, J. L., & Kikkawa, J. (Eds.), Japan Scientific Societies Press, Tokyo. Pp. 243-252.
90. Iwamoto, T. 1988 Food and energetics of provisioned wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*). In: *Ecology and Behavior of Food-Enhanced Primate Groups*, Fa, J. E. & Southwick, C. H. (Eds.), Alan R. Riss, Inc., New York. Pp. 79-94.
91. 伊沢紘生 1982 「ニホンザルの生態」 どうぶつ社.
92. James, W. T. & Gilbert, T. F. 1956 The effect of social facilitation on food intake of puppies fed separately and together for the first ninety days of life. *British Journal of Animal Behaviour*, 3: 131-133.
93. Janus, M. 1987 Grooming and play in young rhesus monkeys - reciprocity and complementarity in siblings and nonsiblings. *International Journal of Primatology*, 8: 535. (abstract from the XIIth Congress of IPS)
94. Janus, M. 1989 Reciprocity in play, grooming, and proximity in sibling and nonsibling rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, 10: 243-261.
95. Jay, P. 1965 The common langur of North India. In: *Primate Behavior*, Rosenblum, L. A. (Ed.), Academic Press, New York. Pp. 197-249.
96. 加藤英子 1996 勝山ニホンザル集団のメスの老化に関する行動研究－年齢・順位・季節変動及び加齢の影響－. 大阪大学修士学位論文
97. Kaufman, I. C. & Rosenblum, L. A. 1969 The weaning of the mother-infant bond in two species of macaques. In: *Determinants of Infant Behavior*, Vol 4., Foss, B. M. (Ed.), Methuen, London. Pp. 41-59.
98. 河合雅雄 1958a ニホンザル自然群における順位制について(I)－基礎順位と依存順位－. *Primates*, 1: 111-130.
99. 河合雅雄 1958b ニホンザル自然群における順位制について(II)－テスト台をめぐる順位のあらわれかた－. *Primates*, 1: 131-148.
100. 河合雅雄 1969 「ニホンザルの生態」 河出書房新社.
101. 川村俊蔵 1958 箕面谷B群に見られる順位構造－ニホンザルの順位制の研究. *Primates*, 1: 149-156.

102. Kawanaka, K. 1977 Division of males in a Japanese monkey troop on the basis of numerical data. *Bulletin of Hiruzen Research Institute*, 3: 11-44.
103. 木村光伸 1983 ニホンザル未成熟個体の社会的行動. 日高敏隆(編著),「動物行動の意味」, 東海大学出版会, Pp.197-221.
104. 北村光二 1977 ニホンザルにおける個体間の特異的な近接. 季刊人類学, 8: 3-39.
105. Kohda, M. 1985 Allomothering behavior of New and Old World monkeys. *Primates*, 26: 28-44.
106. 小島康生 1994 勝山ニホンザル集団における幼体の個体関係の発達的変容. 大阪大学人間科学部修士学位論文.
107. 小島康生 1996 未成体ニホンザルの社会関係に及ぼす姉妹の影響. 霊長類研究, 12: 11-19.
108. Kojima, Y. 1998 Continuity of affiliative relationships among infants and juveniles in a free-ranging group of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Psychological Reports*, 82: 691-700.
109. 近藤清美 1980 ニホンザルの社会生活における優劣関係. 遺伝, 37: 51-57.
110. 近藤清美 1981 ニホンザルの子育て. サイコロジー, 2: 79-85.
111. Koyama, N. 1967 On dominance rank and kinship of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates*, 8: 189-216.
112. 小山直樹 1977 ニホンザルの社会構造 伊谷純一郎編集責任,「人類学講座2・霊長類」, 雄山閣出版, Pp. 225-276.
113. Koyama, N. 1985 Playmate relationships among individuals of the Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates*, 26: 390-406.
114. 小山高正 1982 霊長類の遊び行動について. お茶の水女子大学文学部紀要, 35: 227-248.
115. 小山高正 1998 メスのフォロワーシップ. 糸魚川直祐・南徹弘(編),「サルとヒトのエソロジー」, 培風館, Pp. 17-29.
116. Koyama, T., Fujii, H., & Yonekawa, F. 1981 Comparative studies of gregariousness and social structure among seven *Macaca fuscata* groups. In: *Primate Behavior and Sociobiology*, Chiarelli, A. B. & Corruccini, R. S. (Eds.), Springer-Verlag, Berlin. Pp.52-63.
117. 黒川多嘉子 1973 野生ニホンザルの社会行動と集団のまとまりに関する一研究ー勝山餌付け集団の観察に基づいてー. 大阪大学文学部修士学位論文.

118. Kummer, H. 1968 *Social Organization of Hamadryas Baboons*. University of Chicago Press, Chicago.
119. Kurland, J. A. 1977 *Kin Selection in the Japanese Monkey. Contributions to Primatology* 12, Karger, Basel.
120. Lahiri, R. K. & Southwick, C. H. 1966 Parental care in *Macaca sylvana*. *Folia Primatologica*, 4: 257-264.
121. Lancaster, J. B. 1971 Play-mothering: The relations between juvenile females and young infants among free-ranging vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Folia Primatologica*, 15: 161-182.
122. Lee, P. C. 1983a Caretaking of infants and mother-infant relationships. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, Hinde, R. A. (Ed.), Blackwells, Oxford, Pp. 145-151.
123. Lee, P. C. 1983b Play as a means for developing relationship. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, Hinde, R. A. (Ed.), Blackwells, Oxford, Pp. 81-88.
124. Lee, P. C. 1985 Early infant development and maternal care in free-ranging vervet monkeys. *Primates*, 25: 36-47.
125. Machida, S., Inoue, M., & Takenaka, O. 1991 Alliance formation in a captive group of Japanese monkeys: Matrilineal kinship, paternity and reproductive success. In: *Primatology Today*. Ehara, A., Kimura, T., Takenaka, O., & Iwamoto, M. (Eds.), Elsevier Science publishers, Amsterdam. Pp. 141-144.
126. 前田嘉明(編) 1967 「ニホンザルの行動研究－岡山県中国勝山の野生集団を中心に－」 アテネ出版.
127. Maestripieri, D. 1994 Social structure, infant handling, and mothering styles in group-living Old World monkeys. *International Journal of Primatology*, 15: 531-553.
128. Martin, R. D., Dixon, A. F., & Wickings, E. J. (Eds.) 1992 *Paternity in Primates: Genetic Tests and Theories*. Karger, Basel.
129. 丸橋珠樹 1986 ヤクザルの採食生態. 丸橋珠樹・山極寿一・古市剛史(共著), 「屋久島の野生ニホンザル」, 東海大学出版会, Pp. 13-59.
130. Matsumura, S. & Okamoto, K. 1997 Factors affecting proximity among members of a wild group of Moor macaques during feeding, moving, and resting. *International Journal of Primatology*, 8: 929-940.
131. Meaney, M. J., Lozos, E., & Stewart, J. 1990 Infant carrying by nulliparous female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Comparative Psychology*, 104: 377-381.

132. 南 徹弘 1971 ニホンザルの行動発達研究－隔離飼育ザルの社会行動と固着行動について－. 大阪大学文学部修士学位論文.
133. 南 徹弘 1974 霊長類の社会的隔離. 待兼山論叢, 7: 19-36.
134. 南 徹弘 1976 飼育ニホンザルの初期母子関係(2)－母子間距離と位置移動の発達を中心に－. 動物心理学年報, 26: 23-30.
135. 南 徹弘 1977 霊長類における幼体の行動発達と初期母子関係－常同行動の比較行動学的分析－. 大阪大学人間科学部紀要, 3: 182-205.
136. 南 徹弘 1994 「サルの行動発達」 東京大学出版会.
137. Mitani, M. 1986 Voiceprint identification and its application to sociological studies of wild Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*). *Primates*, 27: 397-412.
138. Mitchell, G. D. 1970 Abnormal behavior in primates. In: *Primate Behavior: Developments in Field and Laboratory Research, Vol. 1*, Rosenblum, L. A. (Ed.), Academic Press, New York, Pp. 196-249.
139. Mitchell, G. D. 1979 *Behavioral Sex Differences in Nonhuman Primates*. Van Nostrand Reinhold, New York.
140. Mitchell, G. D. & Brandt, E. M. 1972 Paternal behavior in primates. In: *Primate Socialization*, Poirier F. E. (Ed.), Random House, New York. Pp. 173-206.
141. Mitchell, G. D. & Stevens, C. 1968 Primiparous and multiparous monkey mothers in mildly stressful social situation – first three months. *Developmental Psychobiology*, 1: 280-286.
142. Morgan, B. J. T., Simpson, M. J. A., Hanby, J. P., & Hall-Craggs, J. 1976 Visualizing interactions and sequential data in animal behavior: Theory and application of cluster-analysis method. *Behaviour*, 56: 1-43.
143. Mori, A. 1977 Intra troop spacing mechanism of the wild Japanese monkeys of the Koshima troop. *Primates*, 18: 331-357.
144. Mori, A. 1995 Rank and age related feeding strategy observed through field experiments in the Koshima group of Japanese macaques. *Primates*, 36: 11-26.
145. 森梅代 1974 幸島に生息するニホンザル自然群におけるコドモの遊び仲間関係. 人類学雑誌, 82: 303-318.
146. 森梅代・宮藤浩子 1986 「ニホンザルメスの社会的発達と社会関係」 東海大学出版会.
147. Muroyama, Y 1995 Developmental changes in mother-offspring grooming in Japanese macaques. *American Journal of Primatology*, 37: 57-64.

148. Murray, R. D. & Murdock, K. M. 1977 Mother-infant dyad behavior in the Oregon troop of Japanese macaques. *Primates*, 18: 815-824.
149. Nakagawa, N. 1989 Feeding strategies of Japanese monkeys against deterioration of habitat quality. *Primates*, 30: 1-16.
150. 中川尚史 1989 最適採食戦略の視点からみたニホンザルの採食行動. 霊長類研究, 5: 1-13.
151. Nakagawa, N. 1990 Choice of food patches by Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *American journal of Primatology*, 21: 17-29.
152. 中川尚史 1992 採食. 正高信男(編著),「ニホンザルの心を探る」,朝日選書, Pp. 29-48.
153. 中川尚史 1994 「サルの食卓」 平凡社.
154. Nakamichi, M. 1989 Sex differences in social development during the first 4 years in a free-ranging group of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Animal Behaviour*, 38: 737-748.
155. 中道正之 1993 霊長類における母子関係研究の流れ. 心理学評論, 36: 151-170.
156. 中道正之 1998 集団の分裂と融合. 糸魚川直祐・南徹弘(編),「サルとヒトのエソロジー」, 培風館. Pp. 42-56.
157. Nakamichi, M., Itoigawa, N., Imakawa, S., & Machida, S. 1995 Dominance relations among adult females in a free-ranging group of Japanese monkeys at Katsuyama. *American Journal of Primatology*, 37: 241-251.
158. Nakamichi, M., Kojima, Y., Itoigawa, N., Imakawa, S., & Machida, S. 1995 Interactions among adult males and females before and after the death of the alpha male in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates*, 36: 385-396.
159. Negayama, K. 1981 Maternal aggression to its offspring in Japanese monkeys. *Journal of Human Evolution*, 10: 523-527.
160. 根ヶ山光一 1981 初期母子関係ー接餌との関連において. 昭和60年度科学研究費補助金(一般研究A) ニホンザルの生涯発達に関する比較行動学的研究, 代表者: 糸魚川直祐, 研究成果報告書, Pp: 2-15.
161. 根ヶ山光一 1987 母子関係と繁殖. 糸魚川直祐・藤井尚教・根ヶ山光一(共著)「繁殖行動と適応戦略」, 東海大学出版会, Pp: 128-188.
162. Negayama, K., Negayama, T., & Kondo, K. 1986 Behavior of Japanese monkey (*Macaca fuscata*) mothers and neonates at parturition. *International Journal of Primatology*, 7: 365-378.

163. Nicolson, N. A. 1987 Infants, mothers, and other females. In: *Primate Societies*. Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., Struhsaker, T. T. (Eds.), University of Chicago Press, Chicago, Pp. 330-342.
164. 和秀雄 1982 「ニホンザル 性の生理」 どうぶつ社.
165. 西村健 1987 勝山ニホンザル集団における餌場退場時の個体関係. 大阪大学人間科学部卒業論文.
166. Norikoshi, K. 1974 The development of peer-mate relationships in Japanese macaque infants. *Primates*, 15: 39-46.
167. Ogawa, H. 1995 Bridging behavior and other affiliative interactions among male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). *International Journal of Primatology*, 16: 707-729.
168. Oki, J. & Maeda, Y. 1973 Grooming as a regulator of a behavior in Japanese macaques. In: *Behavioral Regulators of Behavior in Primates*. Carpenter, C. R. (Ed.), Bucknell University Press, Lewisburg. Pp. 149-163.
169. Packer, C. 1980 Male care and exploitation of infants in *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, 28: 512-520.
170. Poirier, F. E. & Smith, E. O. 1974 Socializing function of primate play. *American Zoologist*, 14: 275-287.
171. Post, D. G. G., Hausfater, & MacCusky, S. A. 1980 Feeding behaviour of yellow baboons (*Papio cynocephalus*): Relationship to age, gender and dominance rank. *Folia Primatologica*. 34: 170-195.
172. Ransom, T. W. & Ransom, B. S. 1971 Adult male-infant relations among baboons (*Papio anubis*). *Folia Primatologica*, 16: 179-195.
173. Ransom, T. W. & Rowell, T. E. 1972 Early social development of fetal baboons. In: *Primate Socialization*, Poirier F. E. (Ed.), Random House, New York. Pp. 105-144.
174. Rosenblum, L. A. 1971 Kinship interaction patterns in pigtail and bonnet macaques. *Proceeding of 3rd International Congress of Primatology*, 3: 79-84.
175. Rowell, T. E., Hinde, R. A., & Spencer-Booth, Y. 1964 'Aunt'-infant interactions in captive rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 12: 219-226.
176. Saito, C. 1996 Dominance and feeding success in female Japanese macaques, *Macaca fuscata*: Effects of food patch size and inter-patch distance. *Animal Behaviour*, 51: 967-980.

177. Saito, C., Sato, S., Suzuki, S., Sugiura, H., Agetsuma, N., Takahata, Y., Sasaki, C., Takahashi, H., Tanaka, T., & Yamagiwa, J. 1998 Aggressive intergroup encounters in two populations of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, 39: 303-312.
178. Schjelderup-Ebbe, T. 1922 Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Pshichologie*, 88: 225-252.
179. Schopland, J. M. 1987 Food quality, spatial deployment, and the intensity of feeding interference in yellow baboons (*Papio cynocephalus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21: 149-156.
180. Silk, J. B., Samuele, A., & Rodman, P. S. 1981 The influence of kinship, rank, and sex on affiliation and aggression between adult female and immature bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Behaviour*, 78: 111-137.
181. Simpson, M. J. A. 1983 Effect of sex of an infant on mother-infant relationship and the mother's subsequent reproduction. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, Hinde, R. A. (Ed.), Blackwells, Oxford, Pp. 53-57.
182. Sing, M. & Sachdeva, R. 1977 Behaviour of juvenile bonnet monkey before and after his mother gives birth to a new baby. *Primates*, 18: 605-610.
183. Small, M. F. 1990 Alloparental behaviour in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Animal Behaviour*, 39: 297-306.
184. Smith, D. G. 1980 Paternity exclusion in six captive groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Physical Anthropology*, 53: 243-249.
185. Smith, E. O. (Ed.) 1978 *Social Play in Primates*. Academic Press, New York.
186. Soumah, A. G. & Yokota, N. 1991 Female rank and feeding strategies in a free-ranging provisioned troop of Japanese macaques. *Folia Primatologica*, 57: 191-200.
187. Southwick, C. H., Siddiqui, M. F., Farooqui, M. Y., & Pal, B. C. 1976 Effects of artificial feeding on aggressive behavior of rhesus monkeys in India. *Animal Behaviour*, 24: 11-15.
188. Spencer-Booth, Y. 1968 The behaviour of group companions towards rhesus monkey infants. *Animal Behaviour*, 16: 541-557.
189. Stein, D. M. 1984 *The Sociobiology of Infant and Adult Male Baboons*. Ablex Publishing Co., New Jersey.
190. Strum, S. C. 1984 Why males use infants. In: *Primate Paternalism*. Taub, D. M. (Ed.), Van Nostrand Reinhold, New York. Pp. 146-185.

191. 杉野欣吾 1972 ニホンザルの行動発達－母子関係を中心に－. 大阪大学文学部修士学位論文
192. 杉山幸丸 1984a 霊長類の行動と社会構造. 河合雅雄(編),「霊長類学への招待」, 小学館, 東京. Pp. 77-122.
193. 杉山幸丸 1984b 「サルを見て人間本性を探る」 農山漁村文化協会.
194. 杉山幸丸・岩本俊孝・小野勇一 1995 餌付けニホンザルの個体数調整. 霊長類研究, 11: 197-207.
195. Sugiyama, Y. & Ohsawa, H. 1982 Population dynamics of Japanese monkeys with special reference to the effect of artificial feeding. *Folia Primatologica*, 39: 238-263.
196. 高畑由起夫 1980 "親しさ"と"性行動"の拮抗関係－ニホンザルの親和的なオス-メス関係について－. 季刊人類学, 11: 62-116.
197. Takahata, Y. 1982 Social relations between adult males and females of Japanese monkeys in the Arashiyama B troop. *Primates*, 23: 1-23.
198. 高畑由起夫 1985 「ニホンザルの生態と観察」 ニュー・サイエンス社
199. Tanaka, I. 1989a Variability in the development of mother-infant relationships among free-ranging Japanese macaques. *Primates*, 30: 477-491.
200. Tanaka, I. 1989b Change of nipple preference between successive offspring in Japanese Macaques. *American Journal of Primatology*, 18: 321-325.
201. Tanaka, I. 1997 Parity-related differences in suckling behavior and nipple preference among free-ranging Japanese macaques. *American Journal of Primatology*, 42: 331-339.
202. 田中利行 1967 勝山野生ザルの幼体の行動と集団生活(1)－初期母子関係－. 鹿児島大学法文学部紀要, 3: 49-69.
203. 田中利行 1968 勝山野生ニホンザルの幼体の行動と集団生活(2)－初期母子関係－. 鹿児島大学法文学部紀要, 4: 1-18.
204. Tartabini, A., Genta, M. L., & Bertacchini, P. A. 1980 Mother-infant interaction and rank order in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Human Evolution*, 9: 139-146.
205. Taub, D. M. (Ed.) 1984 *Primate Paternalism*. Van Nostrand Reinhold, New York.
206. Taylor, H., Teas, J., Richie, T., Southwick, C., & Shrestha, R. 1978 Social interactions between adult male and infant rhesus monkeys in Nepal. *Primates*, 19: 343-351.

207. Thierry, B. 1985 Social development in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. fascicularis*, *M. tonkeana*): A preliminary report on the first ten weeks of life. *Behavioural Processes*, 11: 89-95.
208. Tolman, C. W. 1968 The varieties of social stimulation in the feeding behaviour of domestic chicks. *Behaviour*, 30: 275-286.
209. 鵜飼信行 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.
210. van Schaik, C. P. 1989 The ecology of social relationships amongst female primates. In: *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals*, Standen, V. & Foley, R. A. (Eds.), Blackwells Scientific Publications, Oxford. Pp. 195-218.
211. 和田一雄 1989 ニホンザルの餌付け論序説—志賀高原地獄谷野猿公苑を中心に—. 哺乳類科学, 29: 1-16.
212. Walters, J. R. 1987 Transition to adulthood. In: *Primate Societies*. Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., Struhsaker, T. T. (Eds.), University of Chicago Press, Chicago, Pp. 358-369.
213. Watanabe, K. 1979 Alliance formation in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates*, 20: 459-474.
214. 渡邊いずみ 1997 勝山ニホンザル未成体雌の個体関係に及ぼす成体オスとの近接の影響. 大阪大学人間科学部卒業論文.
215. 渡辺義雄 1981 勝山ニホンザル餌付け集団における個体間系の分析. 大阪大学人間科学部修士学位論文.
216. 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.
217. 渡辺義雄 1992 ニホンザルメスの出産による個体関係の違いの分析. 美作女子大学・美作女子大学短期大学紀要, 37: 11-17.
218. 渡辺義雄 1998 近接関係に基づく集団の構造. 糸魚川直祐・南徹弘(編), 「サルとヒトのエソロジー」, 培風館. Pp. 30-41.
219. White, L. E. & Hinde, R. A. 1975 Some factors affecting mother-infant relations in rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 23: 527-542.
220. Whitten, P. L. 1987 Infants and adult male. In: *Primate Societies*. Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., Struhsaker, T. T. (Eds.), University of Chicago Press, Chicago, Pp. 343-357.

221. 山田宗視 1965 ニホンサル自然社会における血縁関係の研究－箕面谷B群における伴食関係、毛づくろい関係、および遊び仲間関係。川村俊蔵・伊谷純一郎(編),「サル：社会学的研究」,中央公論社, Pp. 215-235.
222. Yoshihiro, S., Gotoh, S., Minezawa, M., Muramatsu, M., Saito, Y., Sugita, H., & Nigi, H. 1979 Frequency of occurrence, morphology, and causes of congenital malformation of limbs in the Japanese monkey. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 3: 458-470.

謝 辞

本論文は、私の18年間のニホンザル研究をまとめたものです。私のこの18年間は、たいへん多くの方々に支えられてきました。

糸魚川直祐先生には、動物行動研究の基礎を教えていただき、自然の中で研究することの楽しさも教えていただきました。私は、好奇心いっぱいの子どものように研究を楽しんでこられた先生の後ろ姿を見ながら、ここまでやってきたように思います。

18年間の研究をまとめ、本論文を作成するにあたっては、南徹弘先生にご指導を受け、さまざまなご助言と指針をいただきました。心より感謝いたします。日野林俊彦先生と中道正之先生には、本論文の執筆にあたり多くのご助言とご指導をいただきました。特に中道先生の貴重なご助言のおかげで、拙いながらもそれなりの体裁を保った論文に仕上げることができましたと思います。ありがとうございました。

根ヶ山光一先生は、学生時代をはじめ、研究者として駆け出しだった頃ののんびり屋の私を叱咤激励し研究に追い立てて下さいました。先生のお叱りがなければもっとのんびりし続けていたかもしれません。勝山での研究においては、藤井尚教先生、安藤明人先生、渡辺義雄先生に個体識別とニホンザル研究の初歩を教えていただきました。また、勝山町神庭の滝自然公園の高橋祐介さんをはじめ、勝山町の方々には、山歩きや山での生活のさまざまなことを教えていただき、実験所での生活に関してもいろいろと便宜を図っていただきました。ありがとうございました。勝山で共に研究生活を送った後輩たちも、研究への活力と多くの示唆を与えてくれました。みなさんにも感謝しています。

最後になりましたが、私が長い間学生生活が続けられたのは、ひとえに父と母、そして妹の支援があったからに他なりません。ここに心からお礼を申し上げます。また、論文の仕上げにかかってからは、妻と子どもたちには寂しい思いをさせ苦勞をかけました。そのことを詫びつつ、心からの感謝を送ります。ありがとう。

平成11年3月17日

今川真治