OUKA
The University of Osaka
Institutional Knowledge Archive

Title	霊長類における攻撃行動とその個体発達
Author(s)	根ヶ山, 光一
Citation	大阪大学人間科学部紀要. 1979, 5, p. 291-316
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/6437
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

霊長類における攻撃行動とその個体発達

根ケ山　光　一

霊長類における攻撃行動とその個体発達

1. 序

〝攻撃〟という言葉は，ある種の現象を記述する手段として日常いたるところで用いられている。人間および動物における他個体への傷害負加行動はもとより，巨視的には国家間の経済的・軍事的衝突において，また微視的には細胞レベルでの抗争においても我々は時として〝攻撃〟という表現を用いる。のみならず，人が無生物に対してなす行動のいくらか（例えば，机をこぶしでたたく，石ころをけとばすなど）も場合により〝攻撃的〟とみなされる。それどころか，極端な場合，知的な仕事の成就，独立の達成，自尊心等の基礎としてさえとらえる立場がある[83]。このように〝攻撃〟は我々の日常生活に密着した概念であり，用いられる事態によって多義的な内容をもつ[38,72]。攻撃に対するこのような日常的多義性は我々の生活において攻撃が実際的問題として重大な意味をもつものであることを示唆していると同時に，攻撃の研究に関していえばそれが一つの大きな障害ともなっているといえる。攻撃の多義性の問題は，攻撃という概念の使用を避けて反発的行動（agonistic behavior）という概念を用いようとする一部の動き[6,73]にも反映されている。ここでは上述のような多義性を回避するために，霊長類の個体の間での攻撃に的を絞ることによってさし当り対象を個々の生活体レベルの攻撃行動に限定する。

では，一般的な問題として生活体のレベルでなされる攻撃行動とは一体どのようなものとして定義されるであろうか。一つの可能性として，他の生活体に傷害を与える行動を攻撃とみなす立場がある[5,13]。しかしそうだとすれば，外科的な手術も偶発的に相手に傷害を与えてしまうことも攻撃的ということになるし，逆に傷害を意図して果たせなかった行動が非攻撃的となり不合理である。そこで必然的に，行為者の意図または動機づけが判断の基準として要求される。Kaufmann[39,40]が攻撃を〝他者に向いた行動であり，それが相手に到達し有害な刺激を与えるという主観的な見込みを行為者がもつもの〟とし，中西[61]が〝攻撃とは他の有機体に対して有害な刺激を伝達すること〟でありさらに〝有害な刺激を与えようとする意図をもつ行動までも含〟むとしているのも，いずれもその点に留意してのことであろう。本論文における立場もそれらに準ずる。すなわち，ここで攻撃（あるいは攻撃行動）といった場合，それは他者を指向しその対象に有害な刺激を与えることを意図してなされる一連の行動のことを指すものである。

特に人間の場合には，どのようにして攻撃者の意図を知るかという点がやっかいな問題である。人間においては，ある特定の動機づけと実際の行動との間の関係がかなり自由で多様であり，行動から意図の存在を導き出すことは単純な作業ではない。その点、動物の場合はそれに比べて両者の対応関係が限定されており，比較的明瞭に行動から動機づけを推察することができる。そこに動物を対象とした攻撃研究のひとつの利点がある。

攻撃を生活体のレベルに限り，上のように定義づけたわけであるが，そのように限定してもなお攻撃は完全に均質なものとはいえない。Lorenz[45]によれば，攻撃行動は異種の個体間にみられるものと同種個体間にみられるものに分けられる。彼は前者を広義の攻撃行動としてその中に捕食行動，モッビング，臨界反応等を含め，後者を本来の狭い意味での攻撃行動としてスペーシングにかかわるもの，性的ライバル闘争，子孫の防衛をその例にあげている。また，Sommers[77]は，異種間，同種内の攻撃のほかに，相手が同種か異種かを問わないという意味で無差別的攻撃というものを考え，恐怖によって惹起される攻撃や臨界反応，いらだちによる攻撃（irritable aggression,[58]）などを含めている。この分類は，細部はともかくとしてより妥当性の高いものであると考えられる。

Feshbach[21]は，意図的攻撃行動を①非攻撃的目標の達成に向けられた〝道具的（instrumental）攻撃〟と②その目標反応が対象を傷つけることにある〝敵意的（hostile）攻撃〟に分類した。霊長類を含めて攻撃的な動物の場合，攻撃行動が相手の負傷に結果することは一般的にいえば種の不利益につながることであり，事実そのような結果がもたらされることはまれである。むしろ儀式化（ritualize）された闘争を用いることによって攻撃行動の適応的機能は保ちつつも，そのような不利益は回避されている[18,19]。現実には〝道具的攻撃〟と〝敵意的攻撃〟の両者を明確に峻別することはむずかしいとしても，その意味で動物の攻撃行動は本質的に道具的攻撃の要素を強くもっているといえよう。一方，敵意的攻撃は傷害を受ける相手に対する感情移入の能力がその成立に大きくかかわるのではないか。であるとすれば，それは動物に全くみられないものとはいえないとしても，大いに人間的なものといわねばなるまい。

2．霊長類の攻撃行動

一般的にいって霊長類の攻撃行動における最大の武器は歯，特に犬歯であり，原猿類[17]から類人猿[64]にいたるまで相手を咬むという行動が有害刺激の負加行動としては最も強力なものである。そして，それ以外にもさまざまの身体接触を伴うあるいは伴わない攻撃がある。それらの中には移動や咬みつき行動への志向行動（intention movement）が儀式化されたものと考えられる威嚇[34]などが含まれ，複数の種に共通した行動とある種に特有の行動とが明らかになっている。

近年比較行動学の台頭とともに動物の行動研究は大きな飛躍をとげたが，それらの研究を通じて攻撃行動は動物界における普遍的現象であることが次第に明らかになってきた。この本来傷害負加に関係する行動が動物界に遍くみられるというパラドックスは，前述した攻撃行動の儀式化の存在と攻撃行動における生存価すなわち適応的機能が解き明かされるにつれて解消されていった。

では，霊長類において攻撃行動はいかなる適応的機能を有しているのであろうか。その問題を考えるには，まず現象面においてどのような事態で霊長類の攻撃行動が発現するかを検討するのが有効であろう。もちろん霊長類の攻撃行動は異種の外敵に対する防衛として発現することがあるし，またいくつかの種においては異種の個体を捕食することもある。しかし，以下の議論ではそのような異種の個体に向けられる攻撃行動は一応問題とせず，同種の個体同士の間にみられる攻撃行動のみを扱う。NagelとKummer[60]は，オナガザル科のサルの攻撃行動が直接どのような原因によって惹き起こされるかに関して生態学的要因と社会的要因とに分けているが，ここでも事態の分類をそれにならって行なうこととする。すなわち，攻撃行動発現の事態を，攻撃行動の発現を規定する要因によって生態学的要因によるものと社会的要因によるものにまず二分し，しかる後に主な具体的事例を検討しようというのである。

1）生態学的要因

a）餌。Southwickら[82]は，アカゲザルの餌付け自然集団において給餌時に攻撃行動の頻度が高くなることを示した。またSouthwick[78]は，放飼場でアカゲザルの人工集団を形成し，その集団の餌の量と与え方を操作した。その結果，給餌量を定常の25%増にしても25%減にしても攻撃行動の生起頻度に差がみられなかったが，50%減らすと攻撃行動は減少すること，一方給餌場所を一点に集中すると分散して与えていた時に比べて，特に餌に近づこうとする個体が優位個体に追い払われるというかたちで攻撃行動が増加することが明らかになった。ニホンザルの餌付け自然集団においても，餌をめぐってのトラブルは頻繁にみられる。このように，餌の状態は霊長類の攻撃行動を規定する要因となり得るのである。

b）空間。上述のSouthwickの研究では，フェンスによって放飼場（約 930㎡）を半分にせばめてサルをその中に閉じ込めることにより攻撃行動が増加することが報告されている。また，AlexanderとRoth[1]は大放飼場（8058.2㎡）から小放飼場（186.7㎡）にニホンザルを閉じ込め，混み合いの状態が攻撃行動の発現を高めるように作用することを示した。この空間の問題は個体密度の問題でもあり，密度が増すにつれて個体間の相互作用も増し過度に摩擦が生じると同時に，適当に個体間に距離をとってその緊張を解消することもできないということが，攻撃性の高まりをもたらす最大の原因であろうと考えられる。

c）テリトリー。テリトリーとはもともと鳥類に適用された概念である。すなわち，それは

動物が一個体または集団で占める地域でありかつ同種個体の侵入に対し防衛されるものである[15]とされている。テリトリーの存在は原猿類，真猿類を問わず霊長類の多くの種において確認されており，もし個体が他のテリトリーに侵入すれば排斥反応としての攻撃行動を受けるが，例えば原猿類にみられる嗅いつけ行動[15]やある種の真猿類における音声[65]等さまざまな行動によって通常個体間の衝突は極力回避されている。

d) 飼育事態。霊長類を捕獲し人工的に飼育することによって彼らの攻撃性の高まることがヒヒ[66]やアカゲザル[80]において報告されている。飼育事態というものは，餌が時間的空間的に集中して与えられる，空間が制限されている，隠れ場所が十分はない，他個体に対して攻撃的なオスが第1位になることが多い，成員構成が人為的である[60]，あるいは人間等との接触が多く緊張が高いなどの特徴をもち，そのような要因の複合的作用によって攻撃行動が多発するのであると考えられる。

2）社会的要因

a) 集団における社会的秩序の不安定性。社会的秩序の不安定性とは，具体的にいえば人工集団形成，集団への新奇個体の加入，順位変化の発生のそれぞれに伴うものが考えられる。

アカゲザル[9,78]やニホンザル[41]で知られているように，人工的に集団を形成する際には個体間に高い攻撃性がみられる。ここでみられる攻撃行動の発現個体およびその対象となる個体は決してランダムではなく，性や年令による規定をうけている[9]。

社会秩序の安定した集団への新奇個体導入実験はBernsteinらを中心として数多くなされているが，個々の実験の詳細な紹介は別の機会に譲るとして，ここでは概略だけを述べる。一般的にいって，新奇個体の導入後数分のうちに集団の複数個体から排斥反応として激しい攻撃が発現する。ただしこれは導入個体と集団を構成する個体の性によって様相が異なる。アカゲザルの実験によれば，オスのみで構成される集団やオス・メス混成集団では導入個体がオスの場合に集団成員からの高い攻撃性がみられるが，構成個体がメスのみの集団にオスが導入されると，はじめにメスから弱い攻撃行動がみられることはあってもそれが持続することは少ない[11]。また，Sonthwick[78]はアカゲザルの人工集団に性・年令の異なる新奇個体を順次導入し，集団の中で導入個体と同じ性・発達段階にある個体がその個体を最もよく攻撃することを見出した。そのことからSouthwickは，自らの地位（status）がおびやかされた階級（class）が新奇個体に対し最も積極的に反発的行動を示すのであろうと述べている。Bernsteinらはこのような新奇個体導入事態における攻撃行動の発現を規定するものとして，次のような諸変数を考えている[11]。

1. 導入個体の性
2. 導入個体の年令
3. 集団の性構成

4. 同時に導入される個体の数
5. 導入個体同士の社会的関係
6. 当該集団に対する導入個体の実験以前における関係
7. 集団の構造化の程度
8. 導入個体および集団の社会的熟達性（social skills）
9. 個体の〝パーソナリティ〟
10. テスト事態の物理的特性
11. 個体の身体の状態
12. 上述のすべておよび天候・季節等の非特定的変数間の相互作用効果

野生集団に対しての新奇個体導入実験においても同様の攻撃のみられることがアカゲザルの研究で指摘されている[81]。ただし，出産によって新生体という一種の新奇個体がもたらされても，その個体に対する攻撃行動はふつう発現しない。

霊長類の攻撃行動は集団における社会的順位の変動にともなう社会的秩序の混乱によっても惹き起こされる[10,41]。BernsteinとGordon[10]は，その場合の攻撃行動を新たな社会的秩序・社会関係の維持のためのものであるとみなしている。

集団のリーダーによる〝コントロールアタック〟[42]も非常に軽微な社会的秩序の混乱に対する反応としてとらえることができるかもしれない。

b) 母親。霊長類に限らず哺乳類全般にわたって幼体をもった母親がその防衛反応として他個体を攻撃することが知られており，Moyer[58,59]はそれを〝母性攻撃(maternal aggression)〟と称している。その発現には，当然のことながら少なくとも子と子にとって脅威となる個体の存在が必要であり，子としての刺激特徴と母の内分泌的状態，母と子の近接の程度などがその規定要因となる[59]。Wilson と Boelkins[85]がアカゲザルの野生集団を調査したところ，メスはオスに比べて，攻撃を蒙った証拠である身体の傷や個体の死亡例が出産期に顕著に増えることが明らかとなった。この事実も，その全部ではないにせよ新生体をもったメスがその新生体の防衛のために争った結果であるということができるかもしれない。

母親に関係する攻撃としては，ほかに母子関係に内在する攻撃行動がある。すなわち，母親からの子に対する攻撃である。これは，従来あまり問題にされてこなかった側面であるが，それはひとつには，親和的関係として母子関係をとらえるという前提から出発するためであろう。それは，この問題が〝罰(punishment)〟という現象として扱われていることに暗示されている。しかしながら，この用語の妥当性には検討の余地がある。罰という概念のあいまいさを是正するという意味に加えて，母子関係も霊長類の社会的関係の中の一形態であるという広い地平に立つならば，それを攻撃行動としてとらえることの必要性が認識される。

アカゲザルでは，攻撃行動を含めた母親による子への反発的行動は，必ずしも有意とはいえないが母親が初産の場合に比べて経産の場合に多くみられる傾向がある[74]。また，子がオスの場合発達初期に母親から子に対する攻撃行動はメスに比べて多く，メスの子にはより保護的にかかわる[53,56]。このことからMitchellとBrandt[56]はオスの子の母親を〝罰を与えるもの（punisher）〟，メスの子の母親を〝保護するもの（protector）〟と特徴づけた。このような母親から子に対する攻撃行動は，子の発達にともなってある時期まで増加してゆき（図1[27]），質的にも身体接触をともなう直接的攻撃から威嚇へと変化してゆく[62]。このような変化は，子の側の形態的・行動的諸変化，母親の側の内分泌的変化等によって規定されているものと考えられ，その機能的側面として子が母親から独立してゆく過程に大きく影響していると思われる。ただし，以上の観察はいずれも実験室という制限された環境においてなされたものであり，野生集団では子への攻撃行動がそれほど顕著にみられないという可能性[27]がある。母親の子に対する攻撃性と事態との関連性は，今後明らかにされねばならない問題であろう。

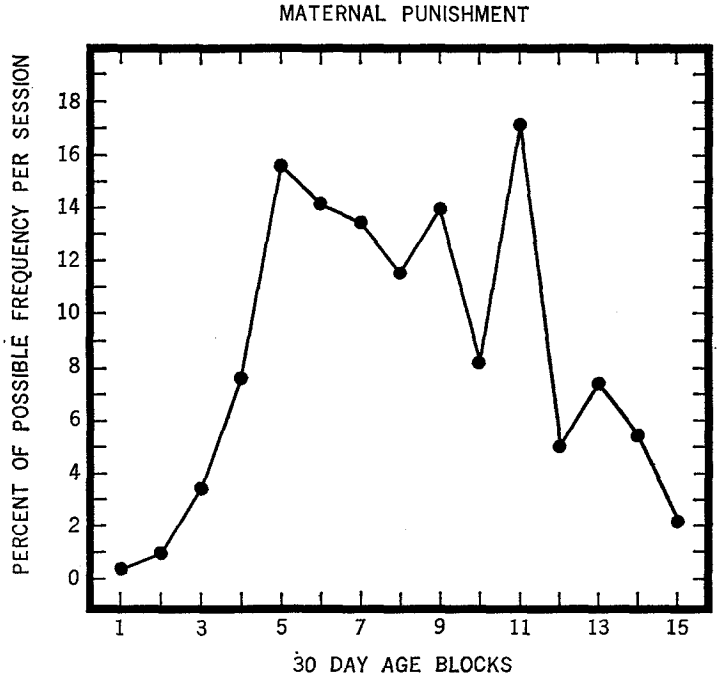

図1 母親からの子に対する〝罰〟の量的変化。
（Hansen, 1966）

c) 個体のへだたり。今まで述べてきた攻撃行動は個体間の反発的関係において生じるものであるが，攻撃行動は時として離れている個体を自分に近づけ近接を維持するためになされることがマントヒヒ[43]やアカゲザル[10]において指摘されている。これは現象的には霊長類の攻撃行動の中で特異なことであるといえるが，同時に霊長類の攻撃行動の機能を考える上で参考になる事実でもある。交尾に関連した異性間特にオスからメスへの攻撃[59,84]も同じ文脈で考えられるものかもしれない。

d) 第三者の介在。ここで問題にしようとするのは，母親による子の防衛のように攻撃個体と被攻撃個体の関係に必然性のある三者事態での攻撃ではなく，攻撃が直接被攻撃個体の行

動によって惹き起こされるというよりむしろ攻撃個体，被攻撃個体とは別の第三者に及ぼす効果をねらってなされる場合である。ニホンザルにおける第三者への示威行動としての攻撃，劣位個体による攻撃中の優位個体への加勢[42]などがこれにあたる。筆者は実験室においてニホンザル成体オス3個体の同時出会わせ実験を行ない，相対的に親密度の高い2個体のうち劣位個体が優位個体にあたかもアピールし3頭目の個体への攻撃を挑発するかのように3頭目の個体に対して大げさな攻撃をしかけることを見出した（未発表）が，この劣位個体の攻撃もこれに含まれるものとみなしてよいであろう。

以上霊長類の攻撃行動の適応的機能を考える上において参考になると思われる攻撃行動発現事態を列挙したが，これらの事実からいかなる機能が抽出されるであろうか。まず，彼らの攻撃行動は多くの例が示すように相手個体を攻撃個体から離れさせるという機能[44,46]をもっていることが指摘できる。しかしながら，そうだとすれば個体の近接維持のための攻撃はその機能と矛盾する。その矛盾は，攻撃行動が相手個体によってなされる攻撃個体にとって好ましくない行動を抑止させる機能をもつと考えることで解消するであろう。すなわち，個体を退けるということはこの機能のより強度な結果であるとみなし，いずれも攻撃個体にとっての不快な事態を消滅させる機能をもつと考えるのである。他方，第三者の介在を前提とする攻撃行動は霊長類のかなり高度な社会的能力を示すものであり，特に劣位個体の優位個体に対する加勢やアピール的攻撃は上述の機能とは明白に異なった機能をもっている。それは第三者，とりわけ優位個体への一種の親和性の伝達機能ともいえるものであろう。これは，共通の対象に共同して攻撃を向けることが単にその対象への反発性をあらわすだけでなく，それよりもむしろ攻撃する個体同士の結束を強めるという機能を有していることを意味するものであると考えられる。くり返せば，霊長類の攻撃行動は，相手個体を退ける，または相手個体の行動を規制することによって不快な事態を排し自らの安定を保つという一般的機能のほかに，少なくともある情況においては，第三者への親和性の伝達という特殊な機能を有するものであるといえるであろう。

3．攻撃行動の個体発達

1）攻撃行動の発達的変容過程

攻撃行動はもちろん個体の生涯を通じて恒常的に存在するのではなく，他の行動と同様に個体の発達に応じて発現し変化してゆく。ここでは，発達的研究のなされているいくつかの種をとりあげて，個体発達のなかで霊長類の攻撃行動がどのような変容過程をたどるかを把握する。

Kawamura[42]によれば，ニホンザルでは，ごく幼少時に咬みつき反射（biting reflex）など存在するものの野生集団内での攻撃行動の発達は遊びの中において展開するとされている。

生後30～40日で他の個体の後から跳びかかる行動がみられ，もつれ合いから〝レスリング〟と呼ばれる行動へと移行する。生後1年を経過するとレスリングは疑似闘争（mock fight）となり，2年目にはレスリングが彼らの最も目だつ行動となる。そして生後2年間のうちに基本的攻撃行動の完成がみられる。オスは約 3.5歳で周辺化し，役らの攻撃も血縁系内，血縁系間の争いから集団のそれ以外の個体に対する攻撃，集団間攻撃にまで広がる。そして5歳を過ぎると攻撃行動は完全に成熟した成体型のものとなり，遊び仲間の関係は解体する。

Jay[36] はハヌマンラングールの発達段階を〝第1次幼体期〟，〝第2次幼体期〟，〝子ども期〟，〝準成体期〟，〝成体期〟に分類した。第2次幼体期に追いかけやレスリング等を含んだ同年令個体との積極的な遊びがはじまり，子ども期にはそれが最大かつ最重要な行動となると同時に遊びを通じて初期の優劣関係が出現する。この時期にメスは優劣の相互作用（dominance interaction）がオスより少なく，他の子ども期メスや幼体と一緒にいることが多く，遊びもオスのように活発でないなどの性差がみられる。そして，子ども期から完全な身体成熟のみられる成体期への過渡期である準成体期では遊びが消失し，オスはこの時期に周辺化する。

HallとDeVore[26] も同様にヒヒの発達段階を次の9段階，すなわち〝新生体期〟，〝第1次幼体期〟，〝移行期〟，〝第2次幼体期〟，〝離乳期〟，〝子ども期前期〟，〝子ども期後期〟，〝準成体期〟，〝成体期〟に分類した。そして換毛し固形物を食べ始める移行期に攻撃的要素を含む社会的遊びが出現し，子ども期後期にはその遊びがより荒っぽくなって優劣の相互作用も激しくなる一方，メスはこの時期に成体メスのグルーミング仲間に加わることを見出した。遊びは骨格や筋肉が完全に発達し犬歯が完全に萌出する成体期には消滅する。

Harlow 夫妻[31] は母親の代理模型で個別飼育中のアカゲザルの幼体4個体を実験室において毎日20分ずつ出会わせ，その結果から幼体間の遊びの発達が次の5段階に分けられると主張した。

1. presocial（相手を指触するが遊ばない）
2. rough-and-tumble play（はね回ったりレスリングしたり取っくみ合いをしたりして遊ぶ）
3. approach-withdrawal play（身体接触を必ずしも伴わないで追いかけあいをする）
4. integrated play（2.と3.の両方を含み，時として非常に激しくなる）
5. aggressive play（生後1年目の末からはじまり，咬みつき，ひっぱりを特徴とするが傷害はほとんどあるいは全く与えない，これは徐々に真性の攻撃に移行してゆく）

この知見の中にも，攻撃行動が遊びを通じて発現しかつその内容を変化させてゆく過程が明らかに示されているといえる。またHarlowは同じく母親の代理模型で飼育されているア

カゲザルの幼体同士の出会わせ実験から，rough-and-tumble play や威嚇（図2）といった行動はメスに比べてオスに多く発現するという性差のみられることを明らかにした[28,29]。

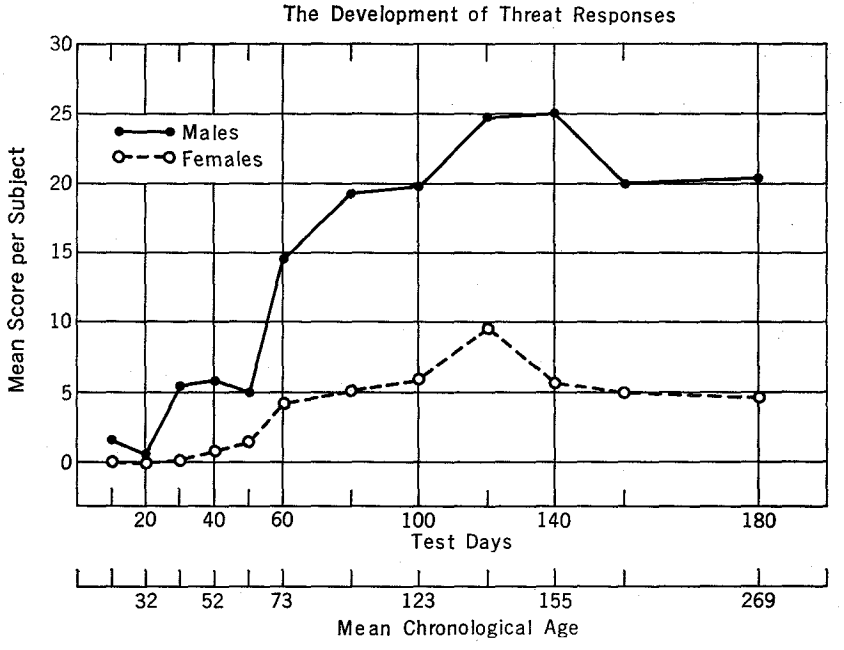

図2　隔離飼育個体の同年令個体間のかかわりにおける威嚇の性差。
(Harlow, 1965)

これらのサルは生きた同種の社会的刺激としてはお互い同士以外には経験していないといってよく，これらの行動の発現およびその性差はその意味で個体の内部発生的なものである。

原猿類[17]やチンパンジー[25]にも社会的遊びの中に攻撃的要素の含まれていることが指摘されており，霊長類の攻撃行動がまず社会的遊びの形態をとって発現してくるものであると一般的にいってよさそうである。それは換言すれば，まず社会的遊びという本来親和的な文脈において霊長類の攻撃行動が発現をみるということでもあり，これは霊長類の攻撃行動を考える上で極めて重要なことであると思われる。さらに，そのような社会的遊びが成体となって身体が完全に成熟するかなり以前に顕著な社会行動としてみられ，一部の例外[76]を除いて個体が成体に達する時点ではすでに消失しているという一般的事実は，後述するように重要な意味を含んでいる。遊びとはそれ自体難解な概念でしばしば議論の対象となってはいるが，それでもなお今述べたように攻撃にまつわる行動の発達的変容における重要性がそこに存在することを指摘しないわけにはいかない。

いずれにしても，攻撃行動が相手個体による攻撃個体にとっての好ましくない事態を解消させるという重要な機能をもつことは以前に指摘した通りであり，その点を考慮すれば，攻撃行動が発達的に変容し成熟してくることはとりもなおさず個体の自立性の証しでもあると

いうことが可能であろう。もちろん攻撃行動の発達は神経系や内分泌系の発達と関係づけて理解することも可能であろうが，ここでは上述のようにとらえることによってその心理学的な意味における理解としたい。

2）初期社会的経験と攻撃行動

行動発達研究の究極の目的は，単なる行動の発達的変容過程の現象的記述にあるのではなく，端的にいえば行動の発現と変容にかかわる生得性と獲得性の問題の吟味にあるといえる。攻撃行動の発達についてもそれは妥当する。そう考える時，隔離飼育実験を含めた初期社会的経験の効果に関する実験の重要性がクローズアップされる。それらの実験は，基本的に発達初期の社会的刺激を独立変数とおいてそれを操作し，その結果としてもたらされる行動の発達的歪みを従属変数とする。そしてその両変数を対応させることによって，行動発達における初期社会的経験という獲得的要因の重要性もしくは逆に生得的要因の重要性を指摘するものである。

a) 社会的隔離飼育。隔離飼育という剝奪法を用いての初期社会的経験の操作は，主として米国の Yerkes 霊長類研究所やWisconsin大学においてチンパンジーやアカゲザルを対象にここ20年来おびただしい数の研究がなされ，多くの知見が得られてきている。隔離飼育によって物的環境に対するかかわりの歪みや常同行動（stereotyped behavior）の発現などいくつかの行動変容がもたらされることが指摘されているが，なかでも社会行動の歪みに対する研究はその中心的課題となっている。以下はアカゲザルの知見を中心に，隔離飼育が社会行動に与える影響のうち攻撃行動およびそれに関連する行動に的を絞り検討する。

隔離飼育された霊長類の社会性を調べるために新奇個体との出会わせ事態，母子共生事態，社会的刺激の選択事態，スライド投影事態などさまざまな事態が利用されているが，最もよく彼らの攻撃行動が扱われているのが出会わせ事態である。

Mason[47]は，部分的隔離飼育（partial isolation；他個体の姿を見，声を聞くことはできるが身体接触はできない状態での飼育）を受けたアカゲザルの個体同士を2歳の時点で出会わせ，社会的経験の豊富な対照個体に比べて彼らの攻撃行動が有意に多いこと，しかも攻撃されたときに攻撃行動で反応する傾向が強いことを明らかにした。Evans[20]は1歳未満のブタオザルを用いて出会わせ実験を行ない，同様に隔離飼育個体に攻撃性の高いことを指摘した。ニホンザルの隔離飼育成体における出会わせ実験[63]からも隔離飼育個体の攻撃性が高いことが支持される。この場合，攻撃性の高さは攻撃行動の頻度のみならず，相手への傷害負加の程度という質的側面においてもみられた。

一口に隔離飼育個体といってもいずれの個体も同程度に攻撃的なのではなく，どのような隔離飼育条件で育てられたかによって攻撃性に差がみられる。Mitchellら[54]は生後1年間完全隔離飼育（total isolation；社会的・非社会的刺激を最小にした飼育），生後1年のうち

6カ月間完全隔離飼育で残り6カ月間は部分的隔離飼育,生後1年間部分的隔離飼育(この実験ではこれが上記2飼育群に対する対照群とされている) のアカゲザル3群の各個体（2歳半から3歳半)を刺激個体と出会わせて，攻撃行動および fear grimaceという恐怖反応に生育条件差の存在することを見出した。攻撃行動に関していえば，1年間完全隔離飼育個体は追いかけたり咬みついたりという身体的攻撃がなく，威嚇が多い。また6カ月間完全隔離飼育個体は1年間部分的隔離飼育個体に比べて身体的攻撃が多い（図3）。

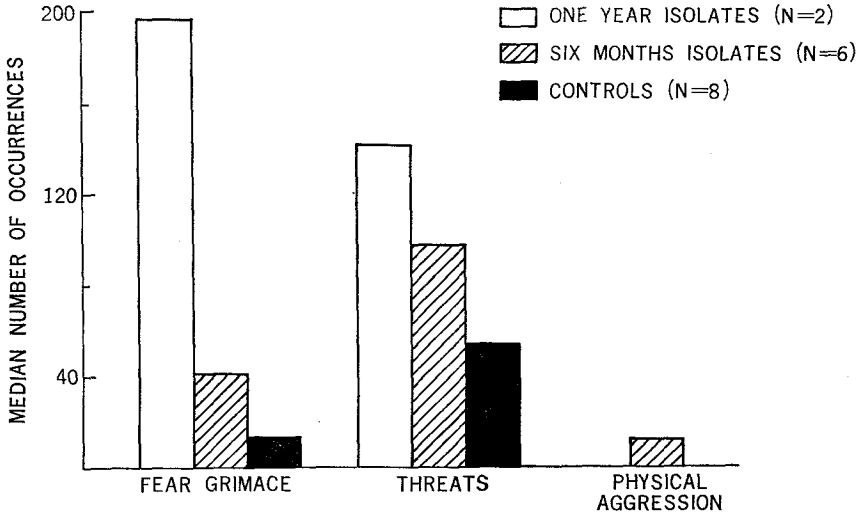

図3　隔離飼育条件の異なる個体の fear grimace, 威嚇, 身体的攻撃。図中の controls は1年間部分的隔離飼育を受けたものである。　(Mitchell ら, 1966)

ところが，同じ1年間完全隔離飼育を受けた個体でも，年令が1歳増すと身体的攻撃が増加する[52]。このように生育条件差のみならず成熟の要因も隔離飼育個体の攻撃性に関係している。

次に，隔離飼育個体の攻撃性が指摘されるもうひとつの事態として，隔離飼育個体が母親になったときの子に対するかかわりを挙げることができる。 Harlowら[33]のアカゲザルの研究によれば，発達初期に自らの母親によって育てられることのなかったメスは，自分が子をもった時に子に対して不適切な母親行動を示すことが多い。いわゆる〝罰〟行動は正常な母親に比べて高頻度に発現しており(図4)，特に〝虐待的 (abusive)〟と形容される攻撃的な母親がいることは Harlow らの示すところである。そして，そのような母親行動としての不適切性にも生育条件による差のみられることが示唆されている。また，Ruppenthal ら[67]は，子がオスの場合により虐待的になる傾向のあることや高令初産の場合には虐待型が少なく子を放置する無関心型が多いことなどを指摘している。そのような不適切性は第1子に対して特徴的にみられるものであり，第2子以後にはそのような傾向はなくなる[33]。この説明

としては，第1子の経験による行動傾向の変容であるとする可能性[33]とメスの成熟にともなう変化であるとする可能性[4]の二つが考えられている。ただし，Sackett[71]によれば生後2年間同年令個体と接触をもたなかったメスは第2子に対しても不適切なかかわりを示す傾向が強いという。

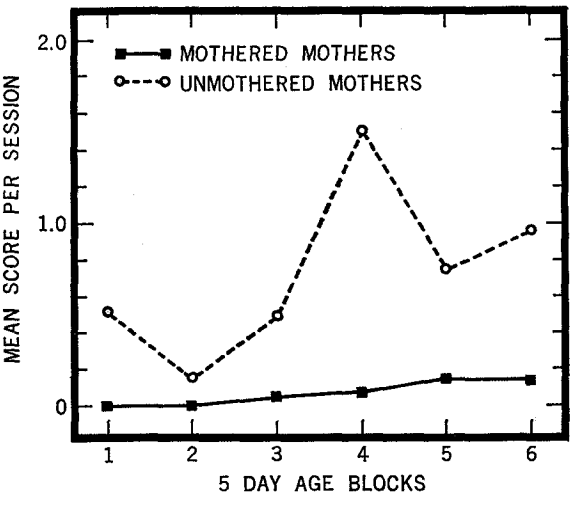

図4 隔離飼育を受けた母親（unmothered mothers）と受けなかった母親（mothered mothers）の子に対する〝罰〟の比較。（Harlow ら，1966）

しかしながら，隔離飼育された母親の子に対する攻撃行動も新生体との出会い場面である出産事態ではみられず，子をかじることがあってもそれは後産処理の一環ともいうべきものであったとされている[67]。その記述が正しければ，これは出産という生物学的に重要な事態において母親に攻撃行動の発現を抑制させる何らかの内的・外的要因が存在することを示唆するものである。

隔離飼育個体は他個体に対する攻撃性が高いだけでなく，自分の身体に対してもしばしば威嚇する，咬むなどの攻撃行動を向ける[16,22,30]。この特異な傾向が顕著に発現するには生後しばらくの期間を要する[16]。しかもその傾向には個体発達によって質的な変化もみられ，発達初期には遊び的と思われる文脈の中で発現する[7]。自己身体指向攻撃行動の発現頻度には性差がみられ，オスの方が多い。またその攻撃行動は消去事態で急激に増加する[24]。その個体と親しい関係にある人がサルをおどすとサルはその反応として自分の身体に対する攻撃行動を示すことが非常に多いが，サルにとって見知らぬ人がおどすとサルはその人に向けて攻撃を示す[2]。このような事実から Allyn ら[2]は自己身体指向攻撃行動を変向攻撃であるとみなしている。筆者によるニホンザルの母子関係の観察においても，正常な母親ならば自分の子に対して攻撃行動を向けてしかるべき事態で，隔離飼育をうけた母親はしばしば自分の身体を咬む行動がみられた。これもその仮説を支持するものといえるかもしれない。

b) その他の初期社会的経験。攻撃行動の個体発達に関する初期経験の問題は，隔離飼育実験以外にも接近の糸口がある。そのひとつは母親の変数にかかわるものである。その代表的なものとして，隔離飼育された母親に育てられた子の攻撃性についての研究がアカゲザルにおいてなされている[3,57,68,70,75]。Seay ら[75]はそのような子を生後6カ月間にわたって調べ，彼らの攻撃性は高いとはいえないというデータを得た。ところが，Arling と Harlow[3]

がグループの性構成を整えて生後8カ月間にわたり追試したところによると，隔離飼育母ザルの子は攻撃性が高いというそれとは矛盾した結果を得た。Sackett は隔離飼育母ザルの子の刺激個体に対する攻撃性を3歳（図5[68]）および4歳[70]の時点で調べ，いずれの場合においても彼らの攻撃性が顕著に高いことを見出した。そして彼は，それを子の発達初期における隔離飼育母ザルから子への攻撃性の高さによって説明できると考えた[70]。この可能性は次のMitchell ら[55]の示した事実によって有力な裏付けが与えられる。Mitchell らは，隔離飼育を受けた母親4頭と野生育ちの母親28頭の母親行動を，それぞれの子の生後3カ月間における子への拒絶，攻撃，退避等によって子を罰することの多いものと少ないものに二分し，その両群の子の攻撃性を平均月令20カ月の時点で刺激個体に出会わせることにより調べた。なお，母子共生期間は生後8カ月間であった。その結果，罰されることの多かった子には，罰されることの少なかった子よりも刺激個体に対する攻撃行動が多発することがわかった。

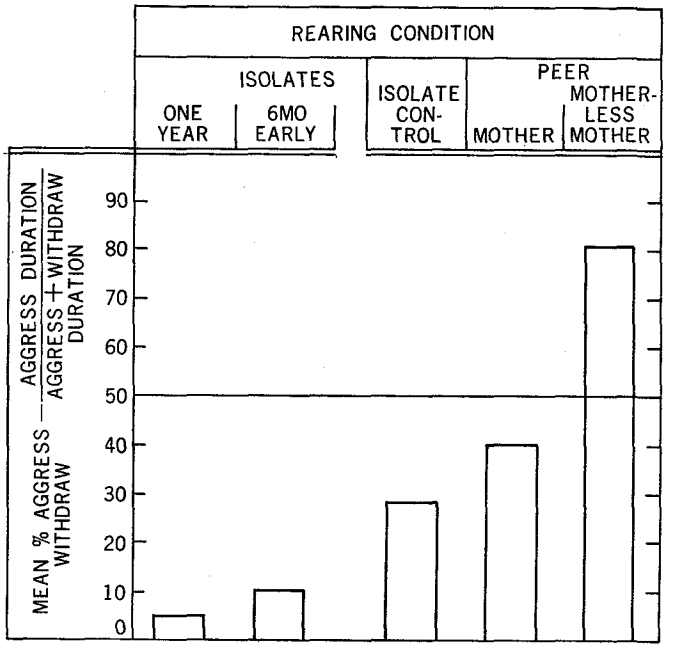

図5　生育条件の異なる個体における攻撃と退避の相対値の比較。右端のグラフが隔離飼育母親に育てられ，同年令個体との接触もあった個体の場合。（Sackett, 1965）

Mφllerら[57]は，姿勢，表情，音声にわたっての反発的コミュニケーションにおける初期社会的経験の効果をアカゲザルにおいて調べた。初期社会的経験としては正常な母親もしくは隔離飼育を受けた母親および同年令個体と接触のあるもの，母親とのみ接触のあるもの，2週毎に2時間の分離をはさみ母親にあたる個体4頭（本来の母親を含む）のローテーションで育てられるもの，2週毎に2時間の分離後毎回同じ母親に戻されるものが含まれる。Mφllerらはこれらの個体を刺激個体と出会わせて，4頭のローテーションで育てられた個体が顕著に威嚇を多く出し，逆に反復母子分離個体には威嚇が乏しく fear grimace が多いことを明らかにした。このように，くり返し母親が入れ換わる飼育方法によっても子の攻撃性は高められるようである。

また，これは霊長類ではなくマウスを用いた実験であるが，高い攻撃性を有する系統のマウスと低い攻撃性を有する系統のマウスとを養母交換法（cross-fostering）でそれぞれの子を他方の系統の母親に育てさせたところ，攻撃性の低い系統の子にはその結果有意な攻撃性の高まりがみられた[79]。母親の何がそのような変化をもたらしたかを特定するこは困難であるが，いずれにせよ母親が子の攻撃性の発達に影響をもっていたことはまちがいないであろう。霊長類ではこの類の実験は今のところなされていない。

初期社会的経験の問題としては，母親の変数以外に同年令個体の変数がある。Chamoveら[14]はアカゲザルの同年令の幼体だけを2頭ずつからなるペアもしくは4頭からなるグループにして1年間育て，その間の社会行動の初期発達過程および成体時の社会性をみた。その結果，子ザルのみで育てられた場合は初期発達の過程で他個体への威嚇が少なく，特に2頭のペアで育てられた個体は相手に対する強いしがみつき傾向がみられた。また，それらの個体が成体になってから刺激個体との出会わせ実験を行なったところ，ペアで育てられた個体は特に成体の刺激個体に対する攻撃性が高く劣位行動が少ないなどの特異性がみられた。この種の実験はまだ数が少なくこれらの結果から結論めいたことを述べることはできないが，それにしても発達初期における子ザルだけの長期的飼育が攻撃行動を含めた社会性の発達に有害な効果をもつ可能性のあることは指摘できる。

c) 初期社会的経験と攻撃行動の関連についての考察。攻撃行動の個体発達に関しては，一般的にいってそれを促進する方向に働くものと逆にそれを抑制する方向に働くものの両側面が考えられる。ここでは，今までみてきた初期社会的経験の諸操作と攻撃行動の対応にもとづき，霊長類における攻撃行動の個体発達にかかわるいくつかの要因をその両側面から考察する。

初期社会的経験のなかで後の攻撃行動の発現を促進する方向に働くものとしては，母親によってもたらされるものがある。Harlow 夫妻[32]によれば，生後4カ月間および8カ月間母とのみ育てられ同年令個体とのかかわりのなかったアカゲザルは，生後15日目から同年令個体とのかかわりもあった対照個体に比べてともに攻撃的であったが，特に8カ月間の母子共生個体は非常に攻撃性が高かった。彼らは，これらの個体の高い攻撃性を説明するひとつの可能性として，母親の子に対する攻撃行動を考えた。すなわち，母親の子に対するかかわりは子の生後初期にはほぼ全面的に親和的であり子の成長にともなって攻撃行動が徐々に増加するものであるが，そのように母親がある程度攻撃性を示すようになった段階で子を母親から隔離すると，その個体は後に出会う他個体を快感と愛情の源であると同時に苦痛の源でもあるとみなす，というものである。この仮説によっては先に触れた同年令個体同士の共生や生後まもなくからの隔離飼育を経験した個体の高い攻撃性をうまく説明できず包括性には欠けるが，それにしても妥当な側面をもっていると思われる。上述のように自ら隔離飼育を

受けたものに限らず，隔離飼育された母ザルに育てられることによって，あるいはより一般的に〝罰〟傾向の強い母親に育てられることによってもたらされる子の攻撃性の高さも，この仮説によってその多くは説明がつくであろう。Møller ら[57]による母親ローテーション飼育個体の高い攻撃性の原因も，ひとつにはこのあたりにあるのかもしれない。

そのほか，攻撃傾向の増大には主として同年令個体との関係に関するものがある。これは社会的遊びに関連するものであるといいかえてさしつかえない。さきに，攻撃行動の発達的変容過程のところで社会的遊びの重要性を指摘しておいたが，それは以下に述べるように具体的にはいくつもの側面から成り立っている。そのうちのひとつがここで問題になる〝他個体の新奇性〟の問題である。一般に集団を形成する種において社会的遊びは多くの個体との密接な親和的接触を可能にする。そのようないろいろな個体との接触のなかで，同種個体との親和関係の習得，あるいはさらに根源的なものとして動くもの，自分にかかわってくるものに対する慣れなどを形成する。ところが，隔離飼育事態など初期社会的経験の操作事態では概ねこの経験が大きく制約されている。そのような事態で育った個体は，当然のことながら後に出会う他個体の新奇性がそれだけ大きいことになる。Gallup と McClure[23] は自分の鏡映像かまたは他のサルを見ることのできる事態でどちらに選択反応がでるかをアカゲザルを用いて調べ，隔離飼育個体が自分の鏡映像を好むのに対し対照個体は他のサルを好んで選択することを見出した（図6）。そして隔離飼育個体による鏡映像の選択は，鏡映像の方が〝相手個体〟の行動に対する予知可能性が高い点，あるいは〝相手個体〟の方から社会的イニシアチブをとられることが決してない点にその説明が求められるとしている。複雑性の大きい社会的刺激を避け，より単純な刺激としての鏡映像を選ぶということは，まさしく同種個体との接触の不足による隔離飼育個体の社会的未熟性を示すものといえよう。換言すれば，同種個体という

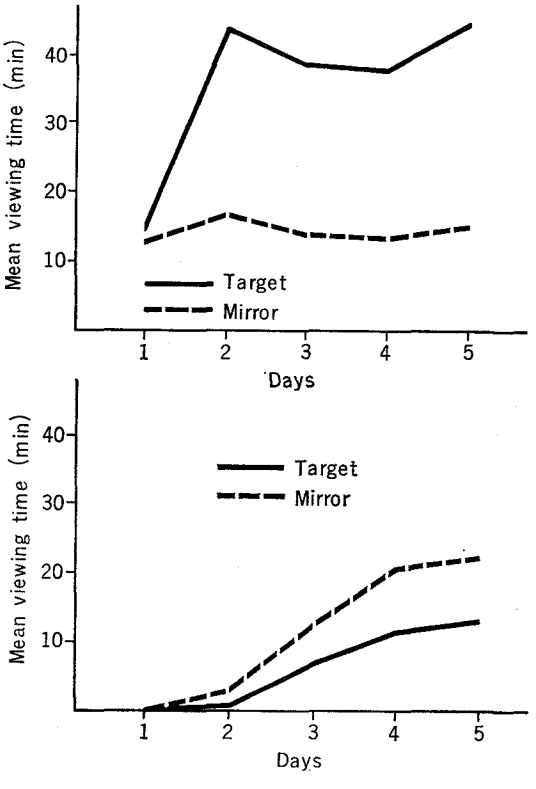

図6（上下とも）　実物のサル（Target）と自分の鏡映像（Mirror）に対するアカゲザルの選択反応の比較。上図が隔離飼育を受けなかった個体の場合であり，下図が隔離飼育個体の場合。（Gallup とMcClure, 1971）

複雑な刺激がもたらす新奇性を隔離飼育個体は好まないということにもなる。

Hinde[35]は，隔離飼育ザルの高い攻撃性を説明するにあたり，他個体の新奇性が彼らに恐怖を惹き起こしそれによって攻撃行動が発現するという可能性を示唆した。また，Bronson[12]は嫌悪反応の発達を，①distress reactionが優勢で恐怖がまだ視覚的新奇性にもとづかない段階，②視覚的パターンを記銘（encode）する能力が発達して視覚的新奇性が恐怖を惹き起こす段階，③子ども期を通じ新奇事態の恐怖が徐々に直接母親の助けなく克服されるようになる段階，の3段階に区分した。そして新奇刺激への反応として第2段階後半に退避そしてさらに攻撃が発達すると考えた。

HindeやBronsonの主張は新奇刺激に対する攻撃行動の存在を指摘したものであるが，しかしながら彼らに素朴に従えばその攻撃行動は恐怖反応ということになる。果たしてそういい切ってよいであろうか。その点に関して，Masonと Sponholz[50] の知見はある示唆を与えてくれる。彼らはアカゲザルの部分的隔離飼育群と完全隔離飼育群をそれぞれ同一群内の個体同士出会わせ，前者に活動性が高く攻撃行動も多い一方で，後者は活動性が低く自閉的であるとの結果を得た。これは攻撃行動が恐怖の単純な関数ではないことを示すものであろう。なぜならば，相手個体への新奇性は完全隔離飼育個体の方が部分的隔離飼育個体に比べてより大きいはずであると考えられるにもかかわらず，彼らに攻撃性が低いからである。ニホンザルの場合においても，新奇個体との出会わせ場面で劣位でありそれゆえに恐怖もより強かった個体からは，まれに極限状況で臨界反応としての防衛的攻撃行動がみられた以外は攻撃行動は発現せず，攻撃行動の発現と恐怖反応の発現はほぼ相容れない関係にあった。以上のような点を考慮すれば，新奇個体に対する攻撃行動はもし恐怖に支えられているとしてもそれは比較的軽微であり，その心理的状態はむしろ irritability と呼べるようなものと考えられる。くり返せば，主として同年令個体との社会的遊びの欠如によって他個体の新奇性が増大し，それが霊長類の攻撃性を高めるというかたちでの初期社会的経験の関与があり得るということである。一方，新奇性はMasonとSponholzの完全隔離飼育個体のように退避的反応を惹き起こすこともあり，その意味では相手への正の指向性を有する攻撃行動は，逆説的ではあるが原基的な社会性を示すものであると指摘することもできる。

今までは初期社会的経験の中で攻撃行動の発現を促進するものについて検討したが，攻撃性の高さは一方で攻撃行動の抑制の欠如にも拠るところがある。Cross と Harlow[16]は0歳から6歳までの部分的隔離飼育アカゲザルを横断的に研究し，彼らの攻撃行動は生後1年目にはほとんどみられず，その後6年目まで増加し続けることを明らかにした。このように攻撃行動は晩熟性の行動であり，普通はそれが成熟してくる以前に母あるいは同年令個体との愛情のきずな（affectional tie）が形成されている。Harlow ら[32,33]はこのきずなこそが後に攻撃性が成熟してきたときにその発現を抑制するものだと考えた。隔離飼育個体はこのき

ずなの形成がないか不完全であり，彼らの攻撃性の高さはそのことによる抑制の欠如であると考えることは，ある範囲において妥当性をもつと思われる。前述した MΦller ら[57]の母親ローテーション飼育個体は，そのような生育方法によって母親に対する愛情のきずなが十分発達しなかったためとの解釈も，あるいは可能かもしれない。

今述べた愛情のきずなは，それが母親に対するものの場合当然母子関係の中でアタッチメントとして成立する。他方，同年令個体に対するきずなの形成は社会的遊びによってもたらされる。以前に社会的遊びが成体となって身体が完全に成熟するかなり以前に顕著にみられることを指摘しておいたが，それはまさにこのような点において適応的なのである。その点に関して，社会的遊びはそれによる覚醒水準の上昇が強化として働くがゆえに個体の結びつきを強めるのだ，と Mason[49] は考えた。

それと同時に，社会的遊びには未熟な形での攻撃行動の要素が多く含まれており，そのような親和的文脈の中で例えば強く咬むことを抑制するなどの攻撃行動の抑制が獲得されてゆく。隔離飼育個体はこの抑制のメカニズムをも欠いているといえる。特に，攻撃行動の要素を含む社会的遊びを積極的に開始しだす時期に隔離された場合，攻撃行動の抑制の欠如に加えて，後の社会的経験による変容を受けず残存される強い攻撃的傾向の存在によって，後に出会う他個体に激しい攻撃を示すことが予想される。

また社会的遊びは，それを通じて徐々に個体間の優劣関係が確立していくという意味でも攻撃行動の抑制に一役かっている。すなわち，個体は攻撃性が成熟してゆく過程で遊びを通じて優劣関係の認知能力を身につけ，表情やマウンティング，プレゼンティングなどの優位，劣位行動に習熟してゆき，それらによって直接的な身体的攻撃を回避し個体関係を調整するようになる。複数個体のまとまりにおける優劣関係というものは，そのように集団内の攻撃を減じて統合を高める機能をもつものである。隔離飼育個体は表情による情報の授受に欠陥があり[51]，人工的に集団を形成しても優劣関係がなかなか安定しない[48]。これらは今述べた社会的遊びの機能における欠損の反映であるということができ，隔離飼育個体の攻撃性の高さの一因となるものであろう。もちろん，生後すぐにアカゲザルを盲にして視覚的経験を奪っても種に基本的な表情は出すことができるし[8]，隔離飼育をしても威嚇という表情への適切な反応性は成熟してくる[69]といった例が示すように全くすべてが習得されねばならないのではなく，むしろそれらが遊びという社会的文脈の中で行使され習熟されなければならないのであろう。

以上隔離飼育個体の資料を中心にしてみてきたように，初期社会的経験においては母親および同年令個体，特に社会的遊びによる同年令個体との接触が攻撃行動との関連で重要であるといえる。こう考えると Chamove ら[14]の同年令個体だけで長期間飼育したアカゲザルの結果は一見矛盾するようであるが，実はこのサル達にはまさにそこにおいて正常な社会的発

達がもたらされるところの遊びが乏しかったと報告されている。同年令個体の存在は正常な社会的発達にとってそれ自体のみで十分とはいえないことを物語るものであろう。

今まで概括したように，初期社会的経験はさまざまなかたちで霊長類の攻撃行動の個体発達に深くかかわっているのであるが，次にそれらをふまえて，補足すべき点を補足し，霊長類の攻撃行動の個体発達を規定している一般的要因について整理を試みる。

3）攻撃行動における発達的要因のまとめ

最後に，霊長類の攻撃行動に関する個体発達を規定している一般的要因について，個体発達の過程を追って簡単にまとめ，整理してみよう。

まず，霊長類個体の攻撃性はその個体がどの種に属しているかという主として遺伝的な要因によって大きく規定をうける。一般的には樹上性生活者より地上性生活者でしかも大型の集団を形成するヒヒやマカカの類に大きな攻撃性が存在するといわれている。霊長類の中には昼行性のものと夜行性のもの，単独生活性のものと集団生活性のもの，単雄群性のものと複雄群性のもの，あるいは集団成員数の多いものと少ないものなど，生態的条件や社会的条件をさまざまに異にする種が含まれており，霊長類の種の攻撃行動はそれらの諸条件との関連性を抜きにして考えることはできない。

次に問題になるのは，その個体の性がオスであるかメスであるかという点である。オスの方が攻撃性が高いことは一般的な原則であるが[59]，Youngら[86]は妊娠中にテストステロンを

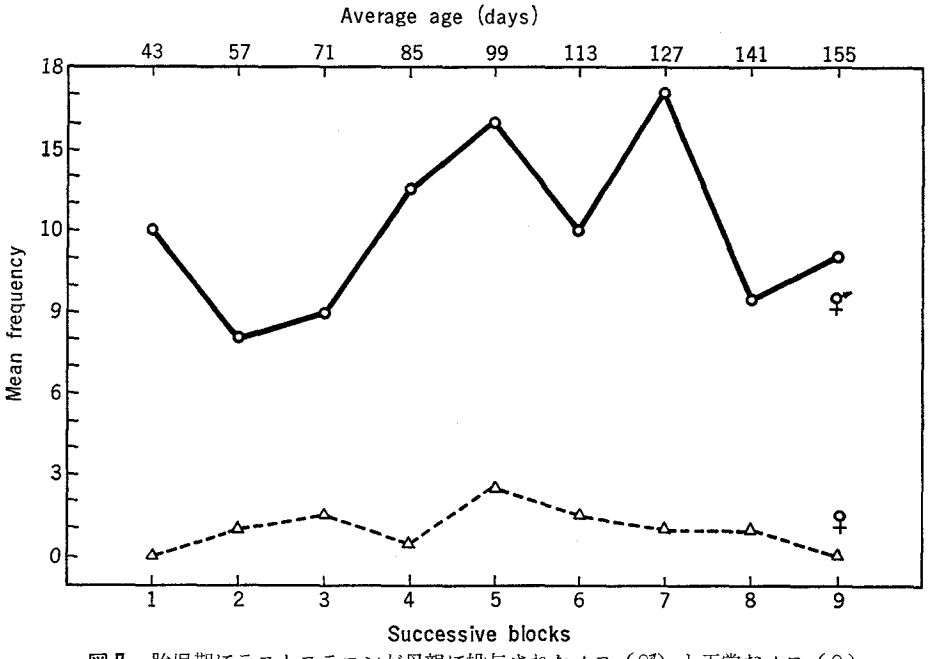

図7 胎児期にテストステロンが母親に投与されたメス（♀♂）と正常なメス（♀）の威嚇。（Young ら，1964）

投与されたアカゲザルの母親から生まれた子ザルには，たとえその子ザルの性が本来メスであってもそれにもかかわらずオス的な特徴を有し威嚇も多いことを示した（図7）。

出生後の行動上の性差はHarlow[29]が指摘するようにいわば自発的に展開してゆくものであるが，それはこのように出生前での母親の胎内における内分泌的状態に大きく支配されたものであるといえる。

さらに，今述べたHarlowの研究[29]やCrossとHarlow[16]の研究が示す通り，攻撃行動は個体がどの発達段階に位置しているかという成熟の要因によって大きな規定を受ける。これらの〝種〟，〝性〟，〝成熟〟という3つの要因は生物学的要因ということができ，いわば攻撃行動の個体発達においてその基盤ともいうべき大枠を与える規定要因と考えられる。

そのような生物学的要因に対し，以下に述べるような社会的または心理的要因と呼べるものが存在し，生物学的要因という大枠の上に変化を与えている。そのうちのひとつは母親という要因である。例えば，子の行動上の性差は今述べたように子が自発的に展開させるものであると同時に，母親の側からも子がオスであるかメスであるかによって子へのかかわり方に差がみられ[37,56]，それがまた子の性差に影響を与えるといったことが指摘できる。母親という存在は，今までみてきたように初期母子関係において子に栄養や安全を保証し，身体接触を通じて情緒的安定性をもたらし，子による愛情のきずなの対象として子における攻撃行動の発達の抑制的要因となる一方で，一般的に後期母子関係において子に攻撃行動を向けることによって子の攻撃性を助長する，という二面性をあわせもっている。

もうひとつの社会的・心理的要因として同年令個体との関係があげられる。これは社会的遊びを通じての同種個体との親和的な結びつきの形成，攻撃行動の抑制，さまざまな社会行動の習熟などを成立させるものであり，主として攻撃における抑制的側面に大きくかかわっている。そして，このような親和的雰囲気の中で成体における優劣関係という個体間の不要な攻撃の発現を回避する機制が徐々に成立してゆく。そして成体になり攻撃性が高いレベルに達すると遊びはふつう消失する。

さらに個体の発達につれて，隔離飼育母親においてみられた第1子の効果，および一般的に以前の攻撃行動の表出とそれによってもたらされた結果の経験の蓄積などという要因が関与してくることも考えられねばならない。

先に述べた攻撃行動の個体発達における生物学的要因が攻撃行動発現の基盤としての〝ポテンシャル〟を規定するものであるとするならば，これらの社会的・心理的諸要因はその〝閾値〟を規定するものであるといえるかもしれない。攻撃行動の発現は，これらの諸要因と，空腹や性衝動といった攻撃個体の動機づけ，攻撃を向ける相手の性・年令，空間や第三者の存在といった場面の要因，交尾期か否かといった時期的要因などの発達とは直接関係をもたない事態的要因とがあいまって決定づけられるものであると結論することができよう。

本論文の執筆にあたり御指導下さいました大阪大学人間科学部前田嘉明教授，沢田昭助教授，そして糸魚川直祐助教授に深く感謝いたします。

References

1) Alexander, B. K., & Roth, E. M. The effects of acute crowding on aggressive behavior of Japanese monkeys. Behaviour, 1971, 39, 73-90.
2) Allyn, G., Deyme, A., & Bègue, I. Self-fighting syndrome in macaques : 1. a representative case study. Primates, 1976, 17, 1-22.
3) Arling, G. L., & Harlow, H. F. Effects of social deprivation on maternal behavior of rhesus monkeys. J. comp. physiol. Psychol., 1967, 64, 371-377.
4) Arling, G. L., Ruppenthal, G. C., & Mitchell, G. D. Aggressive behaviour of the eight-year-old nulliparous isolate female monkey. Anim. Behav., 1969, 17, 109-113.
5) Bandura, A. Aggression, 1973, Prentice-Hall, New Jersey.
6) Barnett, S. A. Attack and defense in animal societies. In C. D. Clemente, & D. B. Lindsley (eds.), Aggression and Defense, 35-56, 1967, University of California Press, California.
7) Baysinger, C. M., Brandt, E. M., & Mitchell, G. Development of infant social isolate monkeys (Macaca mulatta) in their isolation environments. Primates, 1972, 13, 257-270.
8) Berkson, G., & Becker, J. D. Facial expressions and social responsiveness of blind monkeys. J. abnorm. Psychol., 1975, 84, 519-523.
9) Bernstein, I. S., & Mason, W. A. Group formation by rhesus monkeys. Anim. Behav., 1963, 11,28-31.
10) Bernstein, I. S., & Gordon, T. P. The function of aggression in primate societies. Amer. Scientist, 1974, 62, 304-311.
11) Berstein, I. S., Gordon, T. P., & Rose, R. M. Factors influencing the expression of aggression during introductions to rhesus monkey groups. In R. L. Holloway (ed.), Primate Aggression, Territoriality, and Xenophobia, 211-240, 1974, Academic Press, New York.
12) Bronson, G. W. The development of fear in man and other animals. Child Developm., 1968, 39, 409-431.
13) Buss, A. H. The Psychology of Aggression, 1961, Wiley, New York.
14) Chamove, A. S., Rosenblum, L. A., & Harlow, H. F. Monkeys (Macaca mulatta) raised only with peers : a pilot study. Anim. Behav., 1973, 21, 316-325.
15) Charles-Dominique, P. Aggression and territoriality in nocturnal prosimians. In R. L. Holloway (ed.), Primate Aggression, Territoriality, and Xenophobia, 31-48, 1974, Academic Press, NewYork.
16) Cross, H. A., & Harlow, H. F. Prolonged and progressive effects of partial isolation on the behavior of macaque monkeys. J. exp. Res. Pers., 1965, 1, 39-49.
17) Doyle, G. A. Behavior of prosimians. In A. M. Schrier & F. Stollnitz (eds.), Behavior of Nonhuman Primates, Vol. 5, 155-353, 1974, Academic Press, New York.
18) Eibl-Eibesfeldt, I. The fighting behavior of animals. Sci. Amer., 1961, 205, 112-121.
19) Eibl-Eibesfeldt, I. Ontogenetic and maturational studies of aggressive behavior. In C. D. Clemente, & D. B. Lindsley (eds.), Aggression and Defense, 57-94, 1967, University of California Press, California.
20) Evans, C. S. Methods of rearing and social interaction in Macaca nemestrina. Anim. Behav., 1967, 15, 263-266.
21) Feshbach, S. The function of aggression and the regulation of aggressive drive. Psychol. Rev., 1964, 71, 257-272.
22) Fittinghoff, N. A., Lindburg, D. G., Gomber, J., & Mitchell, G. Consistency and variability in the behavior of mature, isolation-reared, male rhesus macaques. Primates, 1974, 15, 111-139.
23) Gallup, G, G., & McClure, M. K. Preference for mirror-image stimulation in differentially reared rhesus monkeys. J. comp. physiol. Psychol., 1971, 75, 403-407.

24) Gluck, J. P., & Sackett, G. P. Frustration and self-aggression in social isolate rhesus monkeys. J. abnorm. Psychol., 1974, 83, 331-334.
25) Goodall, J. Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve. In I. DeVore (ed.), Primate Behavior, 425-473, 1965, Holt, Rinehart and Winston, New York.
26) Hall, K. R. L., & DeVore, I. Baboon social behavior. In I. DeVore (ed.), Primate Behavior, 53-110, 1965, Holt, Rinehart and Winston, New York.
27) Hansen, E. W. The development of maternal and infant behavior in the rhesus monkey. Behaviour, 1966, 27, 107-149.
28) Harlow, H. F. The heterosexual affectional system in monkeys. Amer. Psychologist, 1962, 17, 1-9.
29) Harlow, H. F. Sexual behavior in the rhesus monkey. In F. A. Beach (ed.), Sex and Behavior, 234-265, 1965, Wiley, New York.
30) Harlow, H. F., & Harlow, M. K. Social deprivation in monkeys. Scientific Amer., 1962, 2 07, 136-146.
31) Harlow, H.F., & Harlow, M. K. A study of animal affection. In C. H. Southwick (ed.), Primate Social Behavior, 174-184, 1963, Van Nostrand Reinhold, New York.
32) Harlow, H. F., & Harlow, M. K. The affectional systems. In A. M. Schrier, H. F. Harlow, & F. Stollnitz(eds.), Behavior of Nonhuman Primates. Vol. 2, 287-334, 1965, Academic Press, New York.
33) Harlow, H. F., Harlow, M. K., Dodsworth, R. O., & Arling, G. L. Maternal behavior of rhesus monkeys deprived of mothering and peer associations in infancy. Proc. Amer. Philos. Soc., 1966, 110, 58-66.
34) Hinde, R. A. Ritualization and social communication in rhesus monkeys. Phil. Trans. Roy. Soc. B, 1966, 251, 284-294.
35) Hinde, R. A. Animal Behaviour, 1970, McGraw-Hill, New York.
36) Jay, P. The common langur of North India. In I. DeVore (ed.), Primate Behavior, 197-249, 1965, Holt, Rinehart and Winston, New York.
37) Jensen, G. D., Bobbit, R. A., & Gordon, B. N. Sex differences in the development of independence of infant monkeys. Behaviour, 1968, 30, 1-14.
38) Johnson, R. N. Aggression in Man and Animals, 1972, W. B. Saunders, Philadelphia.
39) Kaufmann, H. Definitions and methodology in the study of aggression. Psychol. Bull, 19 65, 64, 351-364.
40) Kaufmann, H. Aggression and Altruism, 1970, Holt, Rinehart and Winston, New York.
41) Kawai, M. A field experiment on the process of group formation in the Japanese monkey (Macaca fuscata), and the releasing of the group at Ohirayama, Primates, 1960, 2, 181-253.
42) Kawamura, S. Aggression as studied in troops of Japanese monkeys. In C. D. Clemente, & D. B. Lindsley (eds.), Aggression and Defense, 195-223, 1967, University of California Press, California.
43) Kummer,H. Tripartile relations in hamadryas baboons. In S. A. Altmann (ed.) , Social Communication among Primates, 63-71, 1967, University of Chicago Press, Chicago.
44) Kummer, H. Spacing mechanisms in social behavior. In J. F .Eisenberg, & W. S. Dillon (eds.), Man and Beast, 219-234, 1971, Smithsonian Institution Press, Washington.
45) Lorenz, K. Das sogenannte Böse, 1963, Borotha-Schoeler Verlag, Wilen.日高敏隆・久保和彦訳「攻撃」, 1970, みすず書房。
46) Marler, P. Aggregation and Dispersal : two functions in primate communication. In P. C. Jay (ed.), Primates, 420-438, 1968, Holt, Rinehart and Winston, New York.
47) Mason, W. A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys : I. free social behavior. J. comp. physiol. Psychol., 1960, 53, 582-589.
48) Mason, W. A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys : Ⅲ. dominance tests. J. comp. physiol. Psychol., 1961, 54, 694-699.
49) Mason, W. A. Determinants of social behavior in young chimpanzees. In A. M. Schrier, H. F. Harlow, & F. Stollnitz (eds.), Behavior of Nonhuman Primates. Vol. 2, 335-364, 1965,

Academic Press, New York.
50) Mason, W. A.,& Sponholz, R. R. Behavior of rhesus monkeys raised in isolation. J. psychiat. Res., 1963, 1, 299-306.
51) Miller, R. E., Caul, W. F., & Mirsky, I. R. Communication of affects between feral and socially isolated monkeys. J. Pers. soc. Psychol., 1967, 7, 231-239.
52) Mitchell, G. D. Persistent behavior pathology in rhesus monkeys following early social isolation. Folia primat., 1968, 8, 132-147.
53) Mitchell, G. D. Attachment differences in male and female infant monkeys. Child Developm., 1968, 39, 611-620.
54) Mitchell, G. D., Raymond, E. J., Ruppenthal, G. C., & Harlow, H. F. Long-term effects of total social isolation upon behavior of rheus monkeys. Psychol. Rep., 1966, 18, 567-580.
55) Mitchell, G. D., Arling, G. L.,& Mφller, G. W. Long-term effects of maternal punishment on the behavior of monkeys. Psychonom. Sci, 1967, 8, 209-210.
56) Mitchell, G., & Brandt, E. M. Behavioral differences related to experience of mother and sex of infant in the rhesus monkey. Developm. Psychol., 1970, 3, 149.
57) Mφller, G. W., Harlow, H. F., & Mitchell, G. D. Factors affecting agonistic communication in rhesus monkeys (Macaca mulatta). Behaviour, 1968, 31, 339-357.
58) Moyer, K. E. Kinds of aggression and their physiological basis. Commun. Behav. Biol., 1968, 2, 65-87.
59) Moyer, K. E. Sex differences in aggression. In R. C. Friedman, R. M. Richart, & R. L. V. Wiele (eds.), Sex Differnces in Behavior, 335-372, 1974, Wiley, New York.
60) Nagel, V., & Kummer, H. Variation in cercopithecoid aggressive behavior. In R. L. Holloway (ed.), Primate Aggression, Territoriality, and Xenophobia, 159-184, 1974, Academic Press, New York.
61) 中西信男, 暴力の心理. 1970, 福村出版。
62) 根ケ山光一, ニホンザル, 群れのなかの子別れ. アニマ, 1977, 46, 20-24.
63) 根ケ山光一, 隔離飼育成体ニホンザルの攻撃行動. 動物心理学年報, 1977, 27, 33-41.
64) Pitcairn, T. K. Aggression in natural groups of pongids. In R. L. Holloway (ed.), Primate Aggression, Territoriality, and Xenophobia, 241-272, 1974, Academic Press, New York.
65) Poirier, F. E. Colobine aggression: a review. In R. L. Holloway(ed.), Primate Aggression, Territoriality, and Xenophobia, 1974, 123-157, Academic Press, New York.
66) Rowell, T. E. A quantitative comparison of the behaviour of a wild and a caged baboon group. Anim. Behav. 1967, 15, 499-509.
67) Ruppenthal, G. C., Arling, G. L., Harlow, H. F., Sackett, G. P., & Suomi, S. J. A 10-year perspective of motherless-mother monkey behavior. J. abnorm. Psychol., 1976, 85, 341-349.
68) Sackett, G. P. Effects of rearing conditions upon the behavior of rhesus monkeys (Macaca mulatta). Child Developm., 1965, 36, 855-868.
69) Sackett, G. P. Monkeys reared in isolation with pictures as visual input: evidence for an innate releasing mechanism. Science, 1966, 154, 1468-1473.
70) Sackett, G. P. Some persistent effects of different rearing conditions on preadult social behavior of monkeys. J. comp. physiol. Psychol., 1967, 64. 363-365.
71) Sackett, G.P. Abnormal behavior in laboratory-reared rhesus monkeys. In M. W. Fox(ed.), Abnormal Behavior in Animals, 293-331, 1968, W. B. Saunders, London.
72) Scott, J. P. Aggression, 1958, University of Chicago Press, Chicago.
73) Scott, J. P. Agonistic behavior of primates : a comparative perspective. In R.L. Holloway (ed.), Primate Aggression, Territoriality, and Xenophobia, 1974, 417-434, Academic Press, New York.
74) Seay, B. Maternal behavior in primiparous and multiparous rhesus monkeys. Folia primat., 1966, 4, 146-168.
75) Seay, B., Alexander, B. K., & Harlow, H. F. Maternal behavior of socially deprived rhesus monkeys. J. abnorm. soc. Psychol., 1964, 69, 345-354.
76) Simonds, P. E. The bonnet macaque in South India. In I. DeVore (ed.),Primate Behavior,

175-196, 1965, Holt, Rinehart and Winston., New York.
77) Sommers, P. v. The Biology of Behaviour, 1972, Wiley, New York. 岡島昭・江口英輔訳, 「行動生物学」, 1975, 誠信書房。
78) Southwick, C.H. An experimental study of intra-group agonistic behavior in rhesus monkeys (Macaca mulatta). Behaviour, 1967, 28, 182-209.
79) Southwick, C. H. Effect of maternal environment on aggressive behavior of inbred mice. Commun. Behav. Biol., 1968, 1, 129-132.
80) Southwick, C. H. Aggressive behaviour of rhesus monkeys in natural and captive groups. In S. Garattini, & E. B. Sigg (eds.), Aggressive Behaviour, 32-43, 1969, Excerpta Medica, Amsterdam.
81) Southwick, C. H., Siddigi, M. F., Farooqui, M. Y., & Pal, B. C. Xenophobia among free-ranging rhesus groups in India. In R. L. Holloway (ed.), Primate Aggression, Territoriality, and Xenophobia, 185-209, 1974, Academic Press, New York.
82) Southwick, C, H., Siddigi, M. F., Farooqui, M. Y., & Pal, B. C. Effects of artificial feeding on aggressive behaviour of rhesus monkeys in India. Anim. Behav., 1976, 24, 11-15.
83) Storr, A. Human Aggression, 1968, Penguin, Middlesex. 高橋哲郎訳, 「人間の攻撃心」, 1973, 晶文社。
84) Tokuda, K. A study on the sexual behavior in the Japanese monkey troop. Primates, 1961 -2,3 (2), 1-40.
85) Wilson, A. P., & Boelkins, R. C. Evidence for seasonal variation in aggressive behaviour by Macaca mulatta. Anim. Behav., 1970, 18, 719-724.
86) Young, W. C., Goy, R. W., & Phoenix, C. H. Hormones and sexual behavior, Science, 1964, 143, 212-218.

AGGRESSIVE BEHAVIOR AND ITS ONTOGENY IN PRIMATES

Koichi NEGAYAMA

Aggression is not a unitary concept. Hence, it was used here limitedly as an inter-individual affair on intraspecific level. Primate aggressive behavior can be seen in many situations. Therefore, I discussed the factors which regulate the occurrence of primate aggressive behavior first, and secondly, I tried to abstract the adaptive functions of primate aggressive behavior. These factors were divided into two, that is, *ecological* and *social* : the former contains food, space, territory, and captivity, and the latter contains unstableness of social order, motherhood, discreteness of individuals, and the existence of a third (dominant) animal. On the basis of the above discussion on these situational factors, I came to the conclusion that there are two main functions in primate aggressive behavior. One is the erasion of unpleasant situation by driving the opponent away or simply by inhibiting the opponent's behavior. The other, which is rather specific, is the transmission of friendship to the third animal.

A general survey of the social development in some primate species in their natural habitats and in laboratory under deprivation-rearing condtion revealed the following two important factors in respect to the ontogeny of primate aggressive behavior. One is *biological* factors involving species, sex, and maturation, which are considered to relate to the potential of aggression. The other is *social* or *psychological* factors which involve mother and peers. Mother serves both inhibiting and instigating agents in the ontogey of the offspring's aggression. It plays the rolls of the object of affectional tie as the inhibiting agent, and of the inflictor of "punishment" as the instigating agent. The interaction among peers is also important, because it offers the opportunity of social play. Primate aggressive behavior first emerges in an *intimate* context of social play, and, generally speaking, social play disappears before the full maturation of aggression. Animals obtain social abilities of counteracting rude aggressive behavior by establishing affectional bond with peers and social dominance order, by acquiring non-aggressive interacting behaviors such as presenting and mounting, and by controlling severe biting. The social or psychological factors involving mother and peers are considered to be responsible for the threshold of aggressive behavior.