OUKA
The University of Osaka
Institutional Knowledge Archive

Title	霊長類の行動発達と性差
Author(s)	南, 徹弘
Citation	大阪大学人間科学部紀要. 1987, 13, p. 269-298
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/7608
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

霊長類の行動発達と性差

南　　徹　弘

1. 霊長類の行動発達
2. 成長と成熟における性差
3. 性成熟と性差
4. 雄の生活史
5. 雌の生活史
6. 幼体の行動発達
7. 母子接触期における性差
8. 母子分離期における性差
9. 遊び行動と性差

霊長類の行動発達と性差

1. 霊長類の行動発達

同種の動物は生息する環境を異にしても基本的には類似した社会や集団を形成し，またほぼ共通する形態的，生態的，生理的，及びその他の特徴を有して他種の動物とは明確に区別される。さらに，動物のもつ行動上の特性も種の示すひとつの特徴である。これらの特徴はそれぞれ独立して種の特徴を構成するが，同時に特徴間の関連性そのものにもまた種の特徴を見い出すことが出来る。

ところで，比較行動学の研究の中において，比較的に早い時期から問題となり論議されてきたことは行動の発生を巡る問題であった（Schneirla, 1956）。比較行動学における当時の主たる研究対象であったトリやサカナ等は孵化後の極めて短期間で成体に到達するため行動発生のプロセスを詳細に追跡することが困難であった。したがって，個体発生が極めて長期間にわたり，しかも複雑な経過を辿る霊長類や人類を研究の対象とすることは比較行動学における当初からのいわば潜在的および理論的要請であったといえる。その後に霊長類行動学（Primate ethology）や人間行動学（Human ethology）が盛んに行われるようになったことは比較行動学の理論構成の上からばかりではなく，心理学における人間の生物性への問いかけや動物学における哺乳類の一員としての人類に対する関心の増大といった側面からも当然の帰結であった。

動物は種の違いによって環境に対する適応の様式を異にするとともに，長い年月を経過する中で獲得してきた固有の様式にしたがって，途絶えることなく変化し現在自らを取り巻いている社会的および物理的環境に対して自発的および積極的に関わっている。動物は環境との関わりの中で生まれた緊張や不安などをなんらかの行動を用いて解消し，一定の平行状態を保っている。いかなる行動を用いることにより社会的および物理的環境に関わっているかを明らかにすることは行動研究のもつ大きな課題である。例えば，ニホンザルは群れや社会を形成し，他個体との関係を調整するためにさまざまの行動を有している。これらの行動がいかなるプロセスを経て個体に発現するか，換言するならばニホンザルが種としての適応様式を背景として個体発生のプロセスの中で自らの生命をいかに維持するかを解明することは霊長類を対象とする行動研究の中でもとりわけ重要な問題である。

一般に，系統発生上，高等な動物であるほど個体性が明確となり，また個体の多様性も増

加する。一つの動物種は個体のこのような多様性を内に秘めながら，更にそれを越える共通した特徴をもって他の種とは区別することが出来る。個体の示す多様性は外界の変化に対して種としての適応性，すなわち生存の可能性を拡大するひとつの要因であり，その意味で個体の示す多様性は種の維持と変容にとって重要なことである。

個体の示す形態上，行動上，あるいはその他の特徴は基本的には遺伝的特性に基づくものであるが，同時にそれまでに過ごした生活様式を反映して現われるものでもある。母ザルはそれ自体さまざまの特徴をもちつつ，それぞれに異なる遺伝特性を子ザルに伝え，また日常の関わりを通して様々に異なる子ザルを群れや集団，あるいは社会の中に送り込む。それぞれに異なる特徴を有する個体が集まってひとつの集団や社会を形づくることは単にニホンザルのみならず，とりわけ高等霊長類における種の維持と変容にとって極めて重要なことである。

2. 成長と成熟における性差

成長と成熟の過程における性差を現す指標として骨，歯，体重等の形態的な特徴が一般的に用いられている（例えば，石川・山崎，1964；Hayama, 1965；Swindler et al., 1982；Hamada, 1984；浜野ほか，1985)。このような生物学の指標から明らかにされる霊長類の性差は一般的には雄が雌よりも大きく，重いといつたところにみられる。

マーモセットやクモザルにおける性差は通常とは逆に雌が大きく（黒川，1975)，測定された指標によっても大きな差異があり（池田・葉山，1964；Iwamoto, 1971；Hamada, 1982；清水ほか，1985)，また成長に伴って増加する指標もあり逆の変化を示す指標もある（Ikeda & Hayama, 1963；Hamada, 1982)。更に，座高を指標としたとき，アカゲザルとヒトに性差がみられたにも関わらずチンパンジーにはみられない（Gavan & Swindler, 1966）など同じ指標を用いても種を異にすると必ずしも同様の性差のみられないこともありうる。

既に述べたように，骨（Hayama, 1965；Hamada, 1984)，歯（石川・山崎，1964；Swindler et al., 1982；浜野ほか，1985)，および体重（Ikeda & Hayama, 1963；Iwamoto, 1971）等において性差がみられている。また，性成熟の開始の直前から体重増加の割合が雌雄の違いによって異なり，その違いが成体における雌雄の特徴となること（Glassman et al., 1984)，あるいはニホンザルにおいて歯の萌出と性成熟の間には一定の関連性が必ずしもみられないこと（和，1975）も明らかにされている。男児は女児よりも視覚刺激に強い興味を示し女児は男児よりも聴覚刺激に多く反応するばかりでなく，運動能力や親子関係，あるいは心理学的な側面においても人間の乳幼児に性差がみられている（Hutt, 1972)。以上述べたように，生物学的ばかりでなく心理学的にも多様な指標のなかにおいて性差はそれぞれ独立にみら

れ，各々の指標にあらわれた雌雄の成長にみられるこのような違いが当該の種の性的二形を形成する基礎となるものと考えられる。

しかしながら，形態・生態・生理および行動が相互に関連性をもちながら種の特徴を構成し，またこの諸特徴のなかにおいてさまざまの形で性差がみられることは当然のこととしても，それらの特徴や性差が相互にいかなる関連性を有しているか，あるいは例えば性差の大なることが当該の種においてそもそもいかなる意味を有するかについては未だに明らかではない。例えばカニクイザルはマカカ属において体重が最も軽い種であるばかりでなく，同時に雌の体重は雄の僅か64パーセント弱と性差の最も大きな種でもある（Napier & Napier, 1967)。この特徴がはたして相互にいかなる関連性を有するか，あるいは他の諸特徴において同様のことがはたしていえるのか，あるいはまたこのことがカニクイザルにおける種の保存と変容にとっていかなる関連性を有するかといったことも大きな問題である。

妊娠・出産・養育などに費やすエネルギーを考慮すると，一般的には雌の大なる方が繁殖にとっては有利である。ところが実際には，既に述べたように雄が雌よりも大きい。他方で，体つきが小さく体重の軽い雌の方が雄よりも早く性成熟に到達する（例えば，Swindler et al., 1982）という，いわば発達における逆説的な現象が一般的に知られている。この点とも関連して性成熟については後で再び取り上げることとする。

成体における性差がそもそも発達のいかなる段階において，あるいはいかなる段階からみられるようになるかについても未だ十分に明らかにされているとはいえない。この問題を解明するためには妊娠期間，胎内行動，出生体重，出生直後の行動や摂食量および体重などの身体成長のプロセス，あるいは性ホルモンなどの内分泌活動などの生理的指標，その他の広い範囲にわたって集められた資料を十分に比較し検討を加えることが必要である。

3．性成熟と性差

多くの霊長類において体の大きさや体重，あるいは手足の長さ等は出生後から順調に増加し，丸みを帯びた頭部や身体，あるいは音声といった一般に子供らしさを示すさまざまの特徴も次第に変化する。ある一定の発達段階に到る頃からこれらの変化の速度は減少し，遂にはほとんどみられなくなる。大半の霊長類はこのプロセスのなかで性的に成熟する。そして性差はこの性成熟のプロセスにおいて次第に明瞭にあらわれてくる。

当然のことであるが，性成熟はさまざまの指標によって明らかにされる（糸魚川，1973；和，1982)。一般的には，歯・顎・骨等を指標として（池田・葉山，1964；石川・山崎，1964；Sirianni et al., 1982；Watts & Gavan, 1982；浜野ほか，1985)，体重・性ホルモン・性器の組織等を指標として（田中・和，1964；Cho et al., 1973；長ほか，1975；和，

表1　ニホンザルの身体計測における性比（♀／♂×100）（池田・葉山，1964）。

	体重	$\sqrt[3]{\text{体重}}$	身長	坐高	軀幹長	胴長	肩峰巾	骨盤巾	胸左右径	胸前後径
高崎山	65.7	87.2	88.9	85.5	85.9	86.2	87.1	84.1	95.2	82.7
小豆島	77.1	91.4	90.0	91.3	91.1	92.7	92.9	84.5	85.9	79.4

	胸囲	上腕長	前腕長	上肢長	手長	手巾	指長1	指長3	大腿長	下腿長
高崎山	92.4	80.7	81.8	84.3	87.6	85.2	94.9	89.8	82.2	82.4
小豆島	86.6	86.1	88.2	89.5	82.9	87.3	91.8	90.1	86.9	86.1

	下肢長	足長	足巾		頭長	頭巾	頭高	頭モズルス		頬骨弓巾
高崎山	85.0	86.2	85.5		88.4	83.0	95.5	87.6		87.2
小豆島	88.3	87.2	85.6		94.3	90.0	97.1	93.6		86.2

	下顎角巾	顔高	上顔高	内眥巾	外眥巾	鼻高	鼻巾	口裂巾	耳長	耳巾
高崎山	78.2	85.1	84.4	83.3	91.2	89.3	78.8	88.4	92.2	87.2
小豆島	89.4	82.9	80.8	82.3	89.9	80.5	84.4	89.1	90.0	86.7

1975；Mori, 1979；Nigi et al., 1980；和, 1982；Glassman et al., 1984；冷岡ほか, 1985），あるいは性行動を含む行動を指標として（Michael & Wilson, 1973；Itoigawa, 1974；Sugiyama, 1976；Handen & Rodman, 1980；Takahata, 1980；Rostal & Eaton, 1983），さまざまの研究がこれまでになされている。

表1は高崎山と小豆島のサルにおいて地域の違いによる形態学的な差異，およびここで取り上げられた全ての指標における性差の存在を明らかに示している。とりわけ，体重は二つの地域間に大きな違いのあることを示しているが，同時に他の指標と比較して体重が性差を現す最も大きな指標であることをも示している。形態の指標による地域差や種差については他の研究においても取り上げられている（Ikeda & Hayama, 1963；Hayama, 1965；Gavan & Swindler, 1966；河合, 1969；Iwamoto, 1971；Glassman et al., 1984；Hamada, 1984）が，ここでは取り上げることをしない。

この表からみると，ニホンザルの雌は雄より30パーセント近くも体重の軽いことがわかる。体重は他の指標とは異なり野外場面において測定することも可能であり（河合, 1969；Mori, 1979；長谷川, 1983），成長と成熟とりわけ性成熟をあらわす重要な指標のひとつであると考えられるところから，体重とその他の指標からニホンザル等の性成熟における性差について次に概観する。

図1は1964年に実施された高崎山ニホンザルの体重曲線である。出生後から3.5歳の頃まで雄と雌の間に差異はほとんどみられないが，4.5歳，つまり4歳の秋から以後には性の違いによる差異が顕著にみられるようになる。この4.5歳以後，雌の体重の増加はほとんど消

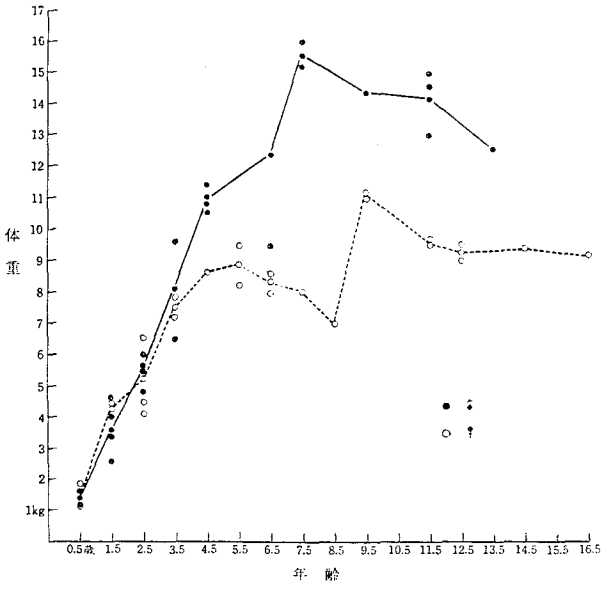

図1　高崎山ニホンザルにおける検査ザルの体重曲線（田中・和，1964）。

失しほぼ横ばいとなる。ところが，雄はそれ以後も体重増加が継続して7，8歳の頃に至って初めて横ばいとなる。横ばいを迎える頃の体重をみると，雄においては 13kg から 15kg，雌では 10kg 前後である。つまり，雌の体重増加は4.5歳の頃に消失するが，雄はそれ以後も体重増加が続き7，8歳に到る迄の期間において増加した量だけ性差となってあらわれる結果となっている。既に述べたように地域差はみられているが，他の研究においてもまた基本的には同様の結果が得られている（河合，1969；Mori, 1979；長谷川，1983）。

和（1975, 1982）によるとニホンザルにおける性成熟のプロセスは次の通りである。

ニホンザルの雄は満3歳の交尾期には精子形成のみられる個体もあるが，大半のサルはなお未成熟の状態を維持する。満4歳を越える頃から睾丸が徐々に大きくなるばかりでなく赤みを帯びるようにもなり，またそれまで留まっていた鼠径部から陰嚢へと次第に下降し，この頃から1月にかけて短期間で急激に大きくなる。交尾期の始まる頃には睾丸の性細胞の数が次第に増加し，同時に精細管の直径も急速に増大する。以上のように，雄の生殖器官は4歳の交尾期の頃から急速に変化し精子形成もみられて次第に成体に近づいていく。この変化はそれ以後も継続し，体つきや睾丸の形や色などが成体とほぼ同じになるのは7，8歳の頃から後のことである。生理的な性成熟に達してから1，2年の間に行動上の性成熟がゆっくりと進行する（Rostal & Eaton, 1983）。また，アカゲザルの未成体雄（3，4，5歳）に性的経験のある成体雌を出会わせると性行動ばかりでなく射精をも観察されたが，十分に成熟した成体雄ザルの性行動とは異なるものであった（Michael & Wilson, 1973）。このよう

に，雄における生理的な性成熟と行動上の性成熟の間には時期的に若干の違いのあることが予想される。

ニホンザルの雌は2歳の頃から卵巣が次第に大きくなるが，3歳の交尾期以前の段階において卵巣はなお未成熟で，しかもエストロゲンの分泌も少ない（和，1982）。交尾期にはいると卵巣は急速にその働きを強め，この頃に排卵のみられる個体も現れる。そのため，4歳で初産を経験する個体の現れることもあるが，大半の雌は5，6歳で初産をみる（Mori, 1979; Takahata, 1980; 和，1982）。ところが，3.5歳から6.5歳の間の未成体のサルは十分に成熟した成体雌ザルの性行動とは異なるものであった（Takahata, 1980）。

以上述べたように性成熟に到る過程には明白な性差が認められ，ニホンザルにあっては人間と同じく雌が雄よりも早く性成熟に達すること，雌は性成熟に達してから初産を経験するまでに若干の時期のずれのあること，雌雄ともに性成熟の最終段階においては極めて短期間で性成熟に達すること，及び完熟した成体に到るのは性成熟に達した後なお数年を必要とすることなどがわかる。

4. 雄の生活史

ニホンザル集団において，多くの雄は成体に到達する以前から自らの誕生し生育した集団を離脱するといった特異な生活様式を有している。これらのサルは一般にソリタリー，あるいは孤猿と呼ばれている。研究の困難さからソリタリーの生態については未だに十分に解明されていない。

ところで，ソリタリー化に先だって雄の子ザルは成長とともに母ザルから離れて群れの周辺で生活することが次第に多くなるが，この現象は周辺化といわれる。雄ザルの周辺化は雄ザルばかりでなく雌ザルの順位形成においても複雑な影響を及ぼす。生後1歳の頃までに形成された同年齢個体間の順位は母ザルの順位と平行して形成され（Koyama, 1967; Norikoshi, 1974; 小山，1980），優位行動には21週齢の幼体において性差がみられている（Norikoshi, 1974）。3歳以上になると雄の子ザルは周辺化が進行し，同年齢の雌雄間の順位を測定することが困難となるが，母ザルから離れて単独で行動するため逆に雄の子ザル間の順位を測定することが可能となる（小山，1980）。このことは同時に，雌の子ザルにおける順位形成が母ザルや近縁の個体の影響を雄の子ザルよりも強く受けることを意味する。このように，雄ザルにおける生活史の違いが順位形成と維持における性差となって現れているものと考えられる。このような性差は霊長類社会においてなんらかの生物学的意義を有しているが（滝上，1970; 黒川，1975），ニホンザルの社会構造を明らかにするためには，群れの内的要因のみならず外的要因についても十分に検討することが必要である（小山，1980）。

成体雄に対する成体雌の割合は社会的性比といわれ，集団の特性を現す重要な指標である。勝山集団の社会的性比は資料の得られた時期によって異なるが3～4の間にある（糸魚川，1983）。ボンネットモンキーを除くと，社会的性比はマカカ属の全ての種において1以上の値を示す（Napier & Napier, 1967）。したがって，一つの集団の中において成体雄よりも成体雌の頭数の多いことは少なくともマカカ属においては共通の現象といえる。雄の死亡率の高いことも当然考えられるが，出生時における雌雄の性比は長い年月に渡って集められた資料においてはおそらく1に近い値となるはずであり，また未成体の頭数に性差のほとんどみられないこと（糸魚川，1973；Itoigawa, 1974）等から，社会的性比における性差は雄のソリタリー化が主な原因である（糸魚川，1973，1974；小山，1980）と考えられる。

ソリタリー化は全ての年齢においてもみられるが，もっとも多いのは3歳から6歳の間である（糸魚川，1973；Itoigawa, 1974；Sugiyama, 1976）。性成熟を迎え完熟した成体に到る直前に多くの雄ザルがソリタリー化する原因については未だ明らかではない。ソリタリー化した雄ザルはペアを形成することもあり（Kawai et al., 1968；Hamilton & Tilson, 1982），必ずしも常に単独行動をしているわけではない。群れの動きにあわせて移動を行うこともあり（Kawai et al., 1968），群れとの関わりを完全に失っているわけでもない。

しかし，いずれにしても，ソリタリー化した雄ザルが他の群れに入り込んだり，あるいは繁殖期に群れに接近したり雌との間で交尾を行うことは既に勝山のサル以外にも観察がなされている（Sugiyama, 1976）。他のサルが群れに接近したり侵入することを通常は殆ど許さないほど閉鎖的な集団を形成するニホンザル等にあって，このような形で他の群れに入り込み，なんらかの遺伝特性をその集団の中に持ち込む雄ザルは，種のレベルからみると，遺伝的多様性を促進する上で極めて重要な存在である。したがって，群れに残って，あるいは再び元の群れに入り込んでその集団の維持と変容に直接に関わる雄ザルとともに，ソリタリーの雄ザルはニホンザルという種の維持と変容にとって大きな意味をもっている。

ニホンザルにおいて集団からの離脱の過程についての検討はなされている（糸魚川，1973）が，群れを離脱するサルと残存する，あるいは再び群れに入り込むサルがいかにして決定されるかは未だに明らかではない。集団の大きさ，集団成員の社会的関係，個体の発達過程，母ザルばかりでなくその他の血縁個体との関係，あるいは母ザルの社会的位置などの内的要因のみならず雄ザルを群れの外に引き寄せる外的要因の検討も必要である。

5. 雌の生活史

雌のニホンザルは成体に到っても母ザルのほぼ近くに位置し，血縁の近いサルは相互に近くに集まって生活することが多い。雌ザルや子ザルが比較的近くに位置するような性質は集

団の凝集性や個体関係のあり方に影響を与えるものと考えられる。同時に血縁関係のない個体同士であっても出生したばかりの子ザルをもつ母ザルが，たとえ一時的な集合でしかないとしても相互に集まっていわゆる母親グループを形成すること（DeVore, 1963）はヒヒばかりではなくニホンザル等においても観察されるが，このような母親グループの存在は血縁の近い個体相互の関係ばかりでなく集団の他の成員の個体関係や子ザルの行動発達にも複雑な影響を与えることになる。

ところで，これまで述べた特徴のみならずサルの示す行動そのものにおいても様々に性差がみられる。アカゲザル幼体の攻撃行動は生後6カ月を経過する頃から次第に増加するが，その後に雄ザルは雌ザルよりも多く攻撃行動を示して性差が顕著となることを図2は示している。この図において興味あることは成体に到達する頃にむしろ性差がみられなくなることである。さまざまの行動において成体と未成体の間に違いがみられることに関しては他の種も含めて既に報告がなされており（例えば，コビトグエノン，Wolfheim, 1977：ボンネットザル，Handen & Rodman, 1980；Silk et al., 1981：ニホンザル，Hiraiwa, 1981：ブタオザル，Giacoma, 1983），したがって性のみならず性と年齢の相互作用という点から行動の性差を検討することも必要であるが，この問題に関してここでは触れない。

雄ザルに多く発現し，雄ザルを特徴づける社会的行動として攻撃行動と優位行動を挙げることが出来る。これらの行動をサル類の集団や社会を維持する縦糸と考えるならば，母ザルによる身体接触を伴う行動は横糸にたとえることが可能である。両性ともに双方の行動を有してその社会的関わりを維持していることは当然のことであるが，雌ザルの有する多くの行動の中で身体接触をともない，同時に雌ザルに最も特徴的に発現する行動はグルーミング行動であろう。多くの霊長類においてほぼ共通にみられ，社会的関わりの中で極めて重要な役

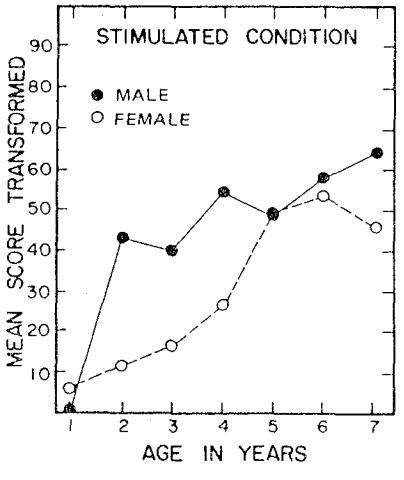

図2　アカゲザルにおける攻撃行動の性差（Suomi & Harlow, 1975）。

割を有する行動のひとつであるグルーミング行動について主としてアカゲザルやニホンザルなどの資料に基づいて次に述べることとする。

図3は野生のアカゲザルにおける成体雄ザルと成体雌ザルによるグルーミング行動を行った頻度とグルーミング行動を受けた頻度を示している。成体雄ザルはグルーミング行動を行った場合と受けた場合との間に差異がほとんどみられない。ところが，成体雌ザルは両行動ともに成体雄ザルよりも多く発現し，とりわけグルーミング行動を行った場合が有意に多かった。成体雌ザルには成体雄ザルよりも多くグルーミング行動がみられ，この資料においてもグルーミング行動は雌ザルに特徴的な行動であることが明らかである。また，グルーミング行動を受けるよりもこの行動を積極的に行うところに更に大きな雌ザルの特徴のあることがわかる。

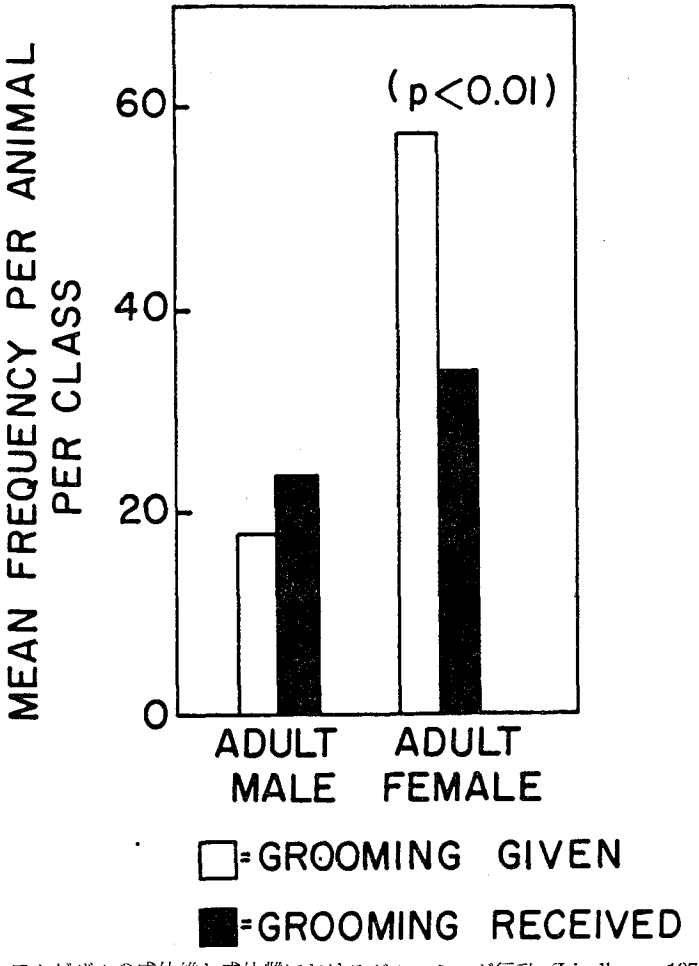

図3　アカゲザルの成体雄と成体雌におけるグルーミング行動 (Lindburg, 1973)。

図4はグルーミング行動を行う場合と受ける場合における性差を示している。幼体（I：0歳）がグルーミング行動を行うことの極めて少ないことは当然のことであるが，雄ザルは幼体期を除くと1歳齢（Y），2歳齢（2Y），3歳齢（3Y），および成体（A）において，グルーミング行動を行うこと，および受けることとともにそれほど大きな変動がない。他方，雌ザルにおいては，両行動が共に加齢にしたがって増加する。とりわけ，グルーミング行動を行うことが年齢の進行にともなって大きく増加し，成体に至って最大となる。

図3と図4から，グルーミング行動の発現はとりわけ成体雌ザルにおいて顕著にみられること，およびこの行動の性差は2，3歳，つまり未成体の頃から次第に明白となり成体の雌ザルにおいて最大となることがわかる。換言すると，グルーミング行動は成体雌ザルが他個体に対して向けることが最も多いのである。この行動は近縁個体，あるいは社会的地位の近い個体に向けられ(Lindburg；1973；Oki & Maeda, 1973；安藤，1982)，また母ザルは幼体，未成体を問わずほぼ同程度に自からの子ザルにグルーミングを向ける（Lindburg, 1973）ことなどが明らかにされている。この様に，成体雌ザルがグルーミング行動をいかなる個体に向けるか，つまりいかなる個体との間にグルーミング行動という身体接触を伴う関わりを有するかについて検討することはかれらの集団や社会の構造を解明する上で重要なことである。

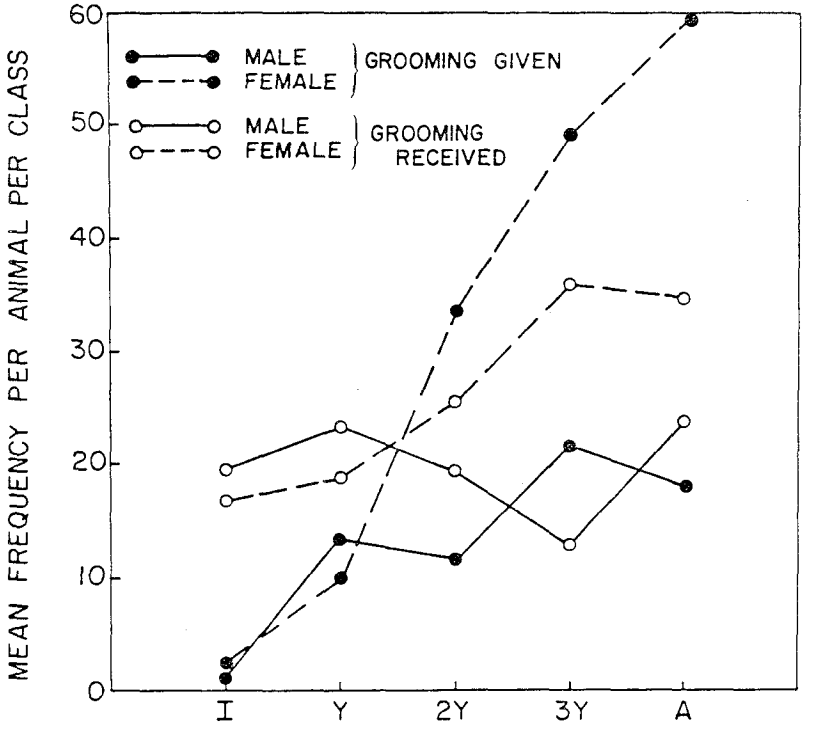

図4　アカゲザルのグルーミング行動における性差（Lindburg, 1973）。

次に，繁殖に関する資料（糸魚川，1982；和，1982；安藤・鵜飼，1983；糸魚川・南，1986）から，ニホンザルの雌における生活史の特徴について述べる。

性成熟のところで既に述べたように，ニホンザルの雌は4，5歳の頃に発情し妊娠する。翌年の春から夏にかけて，つまり満5，6歳の頃に初産を迎えることが最も多い。出産可能個体のみを対象として計算された出産率は満5歳以後に多少の変動を示しつつも20歳まではほぼ安定して出産を継続し，15歳で80パーセントに近い個体が出産し出産率はピークを迎えるが，21歳以後になると出産率は極端に低下する（糸魚川・南，1986）。このように，続いて翌年あるいは1年おいて出産し，3年間に2頭の割合で5歳から20歳までの15年間に平均して10回前後の出産がニホンザルの雌にはみられるのである。繁殖からみると，ニホンザルの雌はその生涯における大半の時間を出産と育児に費やすこと，および末子が雌の場合にこの子の初産の頃までの数年間の老体期を雌ザルは有することなどがわかる。

以上述べたように，性の違いがサル類の集団生活のあり方や社会行動に違いをもたらしている（Handen & Rodman, 1980; Silk et al.,1981; Boccia et al., 1982）。雄ザルと雌ザルにおける生活史や行動の違いが集団や社会の維持と変容にいかに関わっているかを明らかにすることは霊長類社会の構造を解明する上で重要なことである。

6．幼体の行動発達

図5はカニクイザル（雄58頭，雌68頭）における出生直後から12週齢までの体重曲線である。雄雌の出生体重はそれぞれ 344±49g, 324±39g, また12週齢において それぞれ 689±

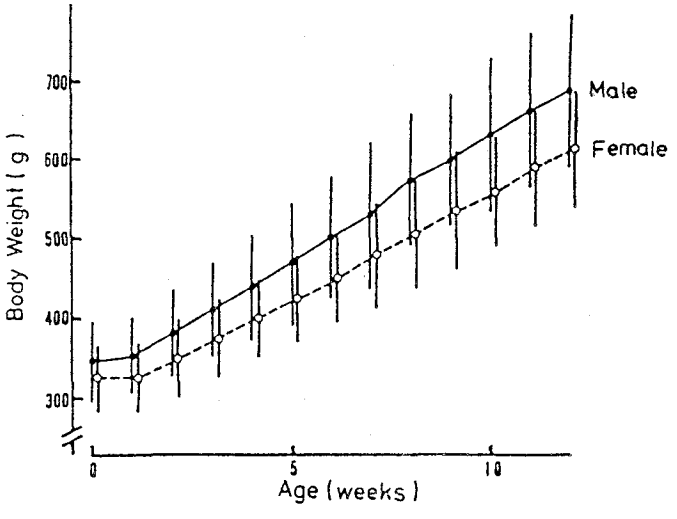

図5　乳仔期カニクイザルの成長（体重）（吉田ほか，1982）。

97g, 617±79g と，いずれの時期においても雌雄には有意な体重差がみられる（吉田ほか，1982）。この図によると，雌雄ともに体重が出生直後からほぼ単調に増加するばかりでなく，その違いもほぼ同程度に維持されている。つまり，出生時において既に雌雄間に差異があり，その後の体重増加がほぼ同じ割合で進行するのである。

さらに図5において，500g の体重に到達するのは雄ザルにおいて6週齢の頃であるが，雌ザルでは8週齢の頃と，およそ2週間のずれがみられる。このことは400gあるいは600gに到達する時期においてもほぼ同様にみられる。つまり体重増加からみる限り，出生直後のこの期間においてカニクイザルの雌は雄から2週間の発達の遅れのあることをこの資料は示している。しかし，この点に関しては体重以外の他の多くの指標によって慎重に検討を加えることが必要である。

出生時という発達段階の極めて早い時期から雌雄間に体重差のみられることは妊娠期間の長短と関連性を有する可能性がある。しかし，この点に関しては雄ザル（4頭）で158±8日，雌ザル（4頭）で161±4日と性差はみられなかった（南，1984）。当然のことであるが，この問題については多くの資料によって更に詳しく検討することが必要である。また，ここでは出生直後の体重のみを指標として論じたが，性差は単一の指標ばかりではなく指標間の関連性についても詳細に検討することが必要であるばかりでなく，同時に出生後にみられる性差であっても発生の初期段階まで遡って受精直後からの発生の仕組みや経過，あるいは性ホルモンなど内分泌の働きなど性分化と関連を有するさまざまの側面について総合的に検討しなければならない問題である。

図6はカニクイザルにおける位置移動の発達を示している。出生直後の1—2週齢において既に雄ザルは若干の位置移動を示しているが，雌ザルは全く示していない。5—6週から

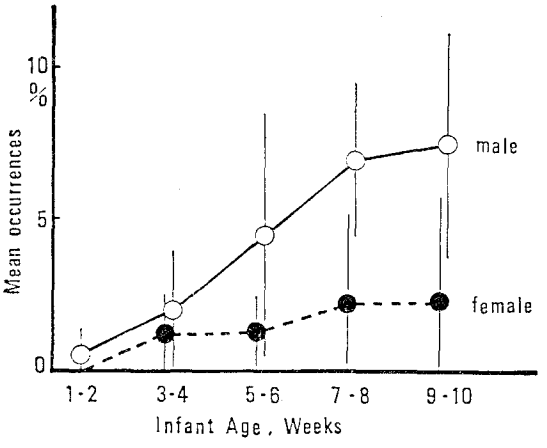

図6　カニクイザル幼体の位置移動の発達における性差（南，1984）。

9—10週齢まで性差は次第に大きくなる。成長・成熟をあらわす指標と考えられる体重ばかりでなく位置移動においても出生直後から性差がみられる。しかし，重く出生した雄ザルに位置移動が早く発達するかという問題はこの資料のみから明らかにすることは出来ない。

以上述べたように出生直後において既に幼体の体重成長と位置移動の発達には性差がみられ，しかも継続することがわかる。出生直後の行動発達におる性差に関する資料は殆どみられないので，ここでは次にニホンザルの生後3カ月の頃までの行動発達についてまとめることとする。

生後2，3日で早くも子ザルは手のみを用いた動きではあるが這う行動を示す。前肢は後肢よりも早く発達し，前肢で身体を引っ張り，結果として這行が可能となる。また，前肢のみでたまたま近くにある木の枝や檻の鉄棒等にしがみついたり，たまには伝ってよじ登ることもある。この頃から子ザルは身近にある物体を手触し始める（長谷川，1983）。実験室の観察結果からも，およそ4日齢の子ザルに腹臥位から支坐位へと姿勢の変化がみられること（竹下ほか，1983），あるいは1週齢の頃までには這いつくばり，這行が姿勢と位置移動の主なパターンである（鳥越，1984）ことなどが明らかとなっている。

1週齢の頃には，後肢をも用いた這行が可能となり，2週齢を迎える頃になると手足のバランスをかろうじて保ったままの未熟な歩行が出来るようになる。また，この頃には小さな木によじ登ることも可能である。3週齢の頃，子ザルは歩行がかなり出来るようになるが，それでも未だ十分ではない。また，わずかな距離ではあるが独力で上り下りが出来るようになる。生後4週から1カ月を経過する頃には，歩行，走行等かなりの運動が可能となる（浅見，1970；黒川，1974；南，1974；糸魚川，1975；根ケ山，1984）。このように運動機能がかなりの程度に発達し，また外界への関わりの様式からみても（Torigoe, 1986），生後1カ月の時期はニホンザルの行動発達の上で重要な時期のひとつと言える。

生後1カ月を経過した子ザルはますます活発に動き回るようになる。3カ月の頃までには位置移動も順調に増加し（南，1974），位置移動の発達（根ケ山，1983，1984）からみても，また姿勢保持や移動運動の様式（竹下ほか，1983）や4点接地坐位（鳥越，1984）からみても，生後3カ月の頃の時期は生後1カ月の頃の時期に続くニホンザルの行動発達における重要な時期のひとつである。

1カ月齢の頃から続いていた母乳以外の食物を口に入れ飲み込むことが次第に出来るようになり（和，1982；長谷川，1983），3カ月齢の頃には母から与えられる乳に必ずしも依存しないですむようになる。また，この頃には子ザルの体重が出生時のおよそ2倍となる。さらに，この頃までには多くの乳歯が萌出し（川辺，1965），子ザルは母ザルの乳首を噛んだり傷つけるようにもなる。

以上述べたように，生後3カ月の頃までに子ザルは運動，食物摂取などにおいて母ザルに

のみ依存した生活が終りに近づき，やがてくる離乳に対する子ザルの準備が整ってくる。

7. 母子接触期における性差

既に述べたように，ニホンザル等の幼体における生後初期の行動発達は1カ月齢と3カ月齢の頃に新たな発達段階に到達する。次に，子ザルの出生後およそ1カ月間の母子接触期における母子関係の特徴について概観し，続いて幼体の性の違いによる初期母子関係の差異について述べることとする。

子ザルの出生後4，5日間，母ザルは移動中，子ザルに手を添えることが多い。しかし，子ザルの出生後1週間を経過した頃，約1.5メートルの距離を母ザルが子ザルに手を添えないで跳躍したという例もある（前田，1967）。また，1週齢の頃，母ザルが餌をとっているとき等，子ザルは母から離れようとし始めることもあるが，しかしこの頃の母ザルは子ザルの動きに敏感に反応し，子ザルが離れないように拘きかかえたり，手足をつかまえて引き留める。この頃の子ザルはむしろ母ザルにしがみついていることが多く（Itoigawa, 1973；南，1974），母ザルは子ザルを抱く，グルーミングを向けるなど身体を接触させた関わりをもって過ごすことが多い。また，出生直後の子ザルの身体，ことに生殖器の辺りの臭いを嗅ぐ行動が母ザルにしばしば観察されるが，ニホンザルにおいてこのような行動は2週齢を経過した子ザルをもつ母ザルにはみられなくなる（長谷川，1983）。

3週齢に入ると，子ザルは母の腹部ばかりでなく，腰部に乗って短い距離を移動することもある。1カ月齢の頃，子ザルは母ザルから離れることが次第に増加し，この頃には母ザルが子ザルを引き止める，あるいは連れ戻す行動が急速に増加する（Hansen, 1966）。むしろ，子ザルとは無関係に行動する母ザルの後を子ザルがあわてて追従するといった行動がみられるようになる。また，この頃には，母ザルが自らの手に負えない子ザルを威嚇する，あるいは噛む等の罰を加える行動が増加する（Jensen et al., 1973；Eaton et al., 1985）。

ほとんど常に身体を密着させていた母ザルと子ザルが子ザルの出生後1カ月の間に，相互に密接な関わり合いをなおも維持しながら，離れる距離と時間の長くなることがこの時期の特徴である。同様のことはブタオザル（Jensen et al., 1973）やベニガオザル（Rhine & Hendy-Neely, 1978）においても報告がなされている。母子の身体接触と母子間距離の形成に，やがては子ザルが大きな影響を及ぼすようになるが，このような生後初期の発達段階においては母ザルが主として関与する（Hinde & Spencer-Booth, 1967；Mitchell, 1968；糸魚川，1982；Eaton et al., 1986）。しかし，ベニガオザルにおいては必ずしも同じ結果が得られておらず（Rhine & Hendy-Neely, 1978），この問題に関する種の違いによる差異について十分に検討を加えることが必要である。

アカゲザルにおいて母子間のへだたりと接近が経産の母ザルよりも初産の母ザルに多くみられる（Hooley & Simpson, 1981）ところから，母子接触と母子間距離の発達変化には子ザルの行動発達ばかりでなく母ザルの育児経験も影響するが，母子接触と母子間距離の発達を含む母子関係の変化に母ザルのいかなる経験がいかに関与するかについてはさらに多くの資料が必要である。

図7は出生直後から10週齢までのカニクイザル幼体のしがみつき行動（clinging）と乳首に関わる行動（sucking）にみられる性差を示している。これらの行動はいずれも出生直後の1，2週齢の頃からその発現に性差がみられる（Minami, in prep）。また，母ザルの幼体を抱く行動（embrace, 図8），あるいは母子間の身体接触とへだたりにおいて生後初期から，あるいは少なくとも生後1カ月を経過した頃から明らかに性差がみられる（Jensen et al., 1968; Itoigawa, 1973; 南, 1984）。

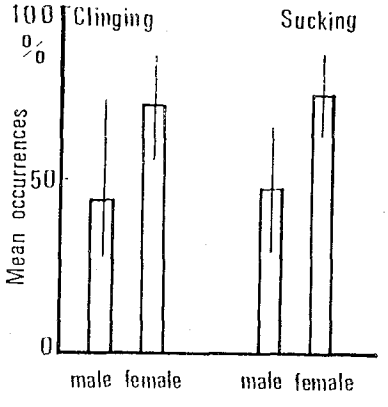

図7　10週齢までのカニクイザル幼体によるしがみつき行動と乳首に関わる行動における性差（Minami, in prep）。

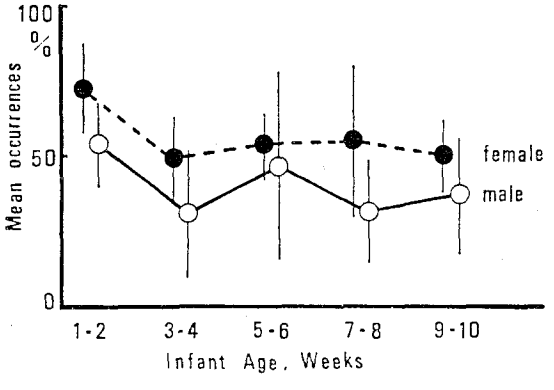

図8　カニクイザルにおいて母の幼体を抱く行動の性差（南, 1984）。

アカゲザルの研究において，子ザルの生後1カ月から3カ月の頃にかけて，初産の母ザルは雄の子ザルよりも雌の子ザルを保護する行動を多く示す（Hooley & Simpson, 1981）。このように子ザルの性差が母子の関わりに影響を及ぼすばかりでなく，母ザルの出産歴の違いが母ザルの子ザルに対する関わりにも違いをもたらしている。また，母ザルに対する子ザルの行動においても性差がみられている（Mitchell & Brandt, 1970; Rosenblum, 1974; Eaton et al., 1985）。しかし，パタスモンキーと比較するとカニクイザルは性差が大きく（Seay et al., 1972），ここで述べた性差がはたしてマカカ属に共通する現象であるか，またマカカ属の中で種の違いによって性差がいかに現れるか等については未だに明らかではない。

以上述べたように，子ザルの性の違いによって出生直後からの子ザルの行動発達と母子関係，あるいはその他の社会的行動において違いがみられるが，性差に関するこの時期の資料は未だに少なく今後の研究が必要である。

8. 母子分離期における性差

出生後3カ月頃までの子ザルの社会的発達にとって重要で，しかも顕著な変化は，子ザルが母ザルから少しづつはなれて年齢の近いサルとの関わりを急激に増加させることである。前年に出生した雄の子ザルは，次の子ザルが新しく誕生する頃になると母ザルの近くで生活することを殆どしなくなり，近くに生活している姉との関わりを多くもつようになる。生後1カ月半の頃から子ザルは同年齢のサルとの関わりをもちはじめ，生後2カ月を経過する頃には年齢の近いサルとの関わりを急速に増加させる。このような子ザル相互の関わりは，一般に遊び（行動）といわれるが，遊び行動とそこにみられる性差については後で詳述することにする。

次に幼体の生後1カ月から3カ月の頃までの母子関係とそこにみられる性差について述べる。

生後1カ月を経過した頃から，子ザルはますます活発に行動するようになることについては既に述べたとうりである。このことは子ザルの母ザルとの関わりにおいても顕著になってくる。移動のとき，それまでは母ザルの腹部にしっかりとしがみついていた子ザルが，次第に母の腰部に乗るようになる。最初はただ母ザルの腰部に乗るだけであった子ザルが，生後2カ月の頃にも達すると，母ザルの動きに合わせてタイミング良く母ザルの腰部に飛び乗り，かなり長時間の移動であっても母ザルの介助なしにしがみつくことが出来るようになる。また，この頃には短い距離であるならば母ザルを追って移動することも可能となる。

飼育ニホンザルの出生直後から1カ月齢頃までの期間において，母子の最も基本的な関わ

りであった母ザルへのしがみつきや子ザルを抱く行動が減少する（南，1974）。同様に，飼育下のアカゲザルにおいても腹側位による接触，抱く行動，乳首への関わりなどが生後3カ月の間に急速に減少する（Harlow & Harlow, 1965）。つまり，母子の身体接触の維持と関連のある行動はその発現が大きく減少し，それ以後も極めて少ない状態が持続する。

子ザルの2カ月齢の頃から母ザルは子ザルに対して攻撃行動を次第に向けるようになる（Harlow & Harlow, 1965; Jensen et al., 1973; 根ケ山，1979）。つまり，幼体の生後3カ月の間に身体接触と関連のある行動の急速な減少と同時に，身体接触を妨げる行動が増加する結果，母子の関係は大きく変化するのである。

以上述べたように，子ザルの日常生活における自立，母以外の他の仲間への接近，母子間にみられる相互に密着した関わりの減少といった，いわば消極的な母子分離が子ザルの出生から3カ月の間に徐々に進行する。しかし同時に，母ザルによる子ザルへの攻撃行動の増加といった，いわば積極的な母子分離の進行とが相互に影響しあって，実に複雑な様式によって母子の相互分離，あるいは相互の独立が成し遂げられていく。このような母子関係の変化とそこにみられる性差については個体間距離等を指標として既に明らかにされ，また指摘されている（Itoigawa, 1973: Jensen et al., 1973; 黒川，1974; 南，1976）。

図9は野外に生息するニホンザルにおいて1メートル以上の母子間距離にみられる性差を示している。極めて僅かではあるが，出生直後から性差がみられ，生後3カ月の頃には更に明白となる。この間において母ザルに接触を求める子ザルの行動は出生後3カ月の頃まで雌雄ともに大きく減少するが，母ザルに関わる子ザルの行動において性差が明らかにみられる（図10）。母ザルから離れようとする子ザルを母ザルが手足をつかまえて引き止める行動と，離れてしまった子ザルを連れ戻す行動においても，同様に性差がみられる（図11）。野外のニホンザルにおいて母子間距離ばかりでなく母ザルと子ザルの相互の関わりにおいても性差

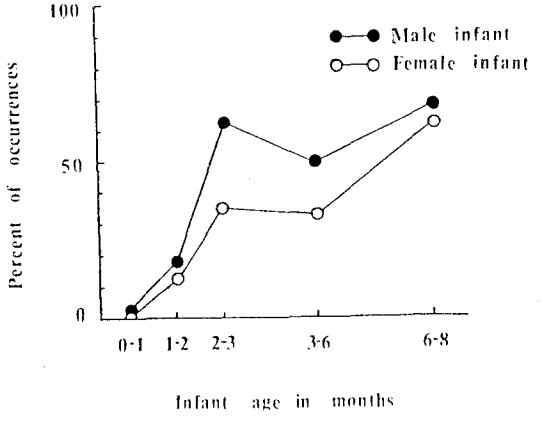

図9　母子間距離（1m以上）の発達における性差（Itoigawa, 1973）。

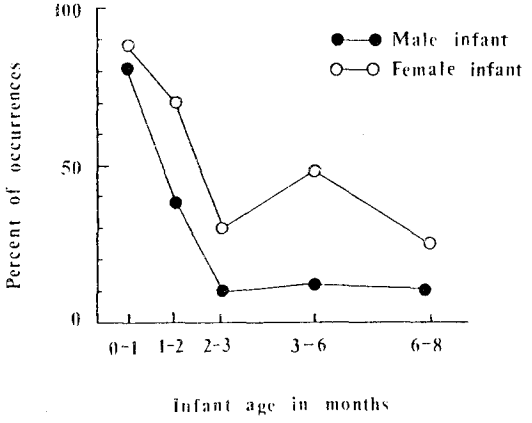

図10 ニホンザルにおいて母に向けられた子の腹側位接触における性差 (Itoigawa, 1973)。

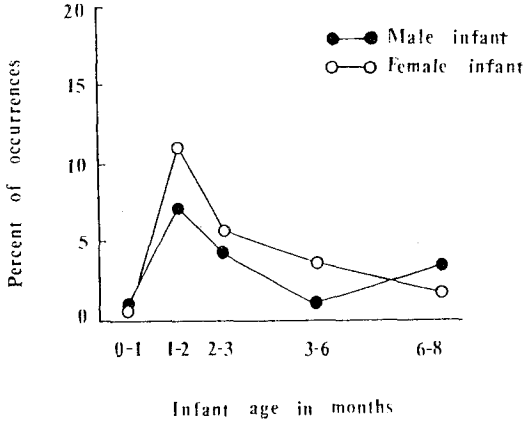

図11 ニホンザルにおいて子に向けられた母の引き止め行動と連れ戻し行動における性差 (Itoigawa, 1973)。

がみられる。

以上のように，母子接触期と母子分離期において母子関係は大きく変化するが，その中において各々の行動と相互の関わりに子ザルの出生直後から性差がみられ，また種や属の違いによっても性差の現れ方に違いがみられるのである。

9. 遊び行動と性差

ニホンザルやアカゲザル等の幼体において，時間的・空間的に母ザルから離れることが母子接触期の頃において既にみられる。母ザルの制限にもかかわらずこの傾向は次第に定着す

るが，2カ月齢に達した子ザルは先ず同年齢の仲間との関わりを，次いで年齢の近いサルとの関わりを次第に多く持つようになる（前田，1967；森，1974；小山，1977）。母子分離の進行と遊び行動の増加は相互に独立した現象であるが，実際には同じ現象の表裏の関係にある現象であり，とりわけ初期発達段階においてこの現象の生起は相補的な関係にある。

遊び行動には種々様々の行動がみられるが，ここでは次に性差の明らかな行動について述べる。

図12はアカゲザルの威嚇反応にみられる性差を示している。子ザルの出生後1カ月を経過

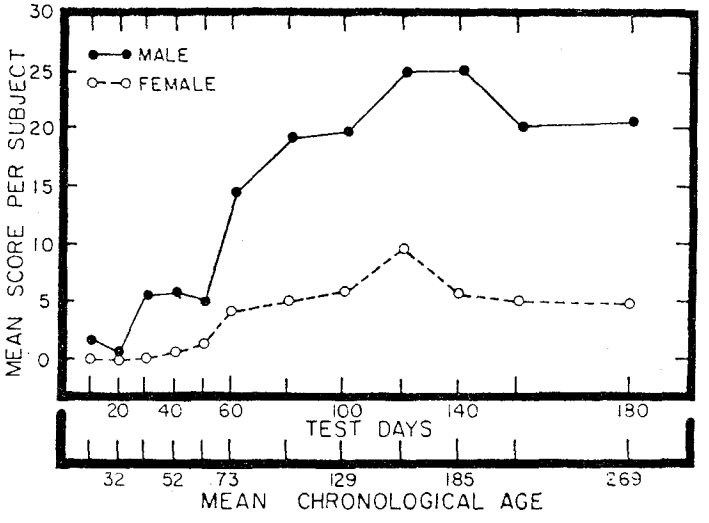

図12　アカゲザルの威嚇反応における性差（Harlow, 1962）。

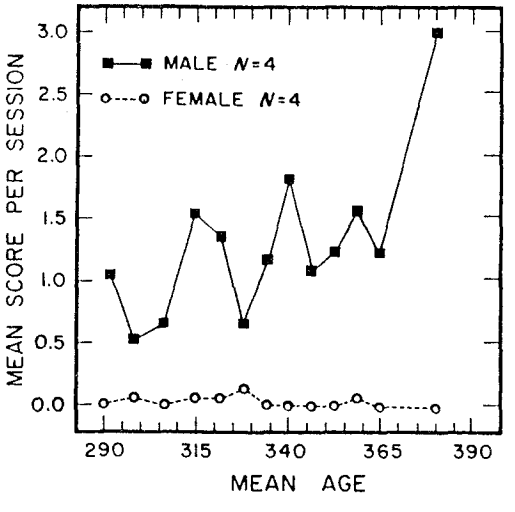

図13　アカゲザルのマウンティング行動の発達における性差（Suomi & Harlow, 1975）。

した頃から性差が次第に顕著となる。マウンティング行動は生後10カ月の頃には既に雌ザルよりも雄ザルに多く発現し（図13），ニホンザルにおいて1歳齢の頃には極めて大きな性差を示すことは（Baton et al., 1986），この行動が雄ザルに特有な行動であると一般的に言われることを明らかに支持している。このことは他の研究（森，1974）においても指摘されている。また，激しい運動や動きを伴う取っ組み合いの遊び行動は2カ月齢の頃から既に性差が顕著にみられている（図14）。

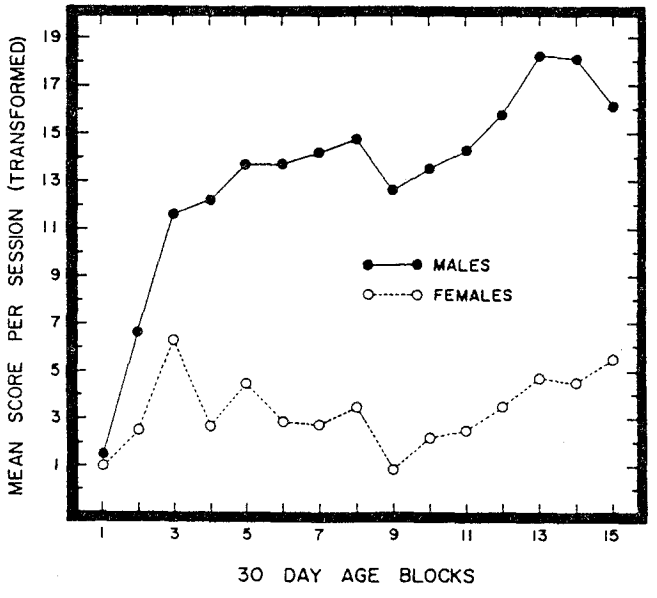

図14 アカゲザルの取っ組み合い遊び（rough-and-tumble play）の発達における性差（Suomi & Harlow, 1975）。

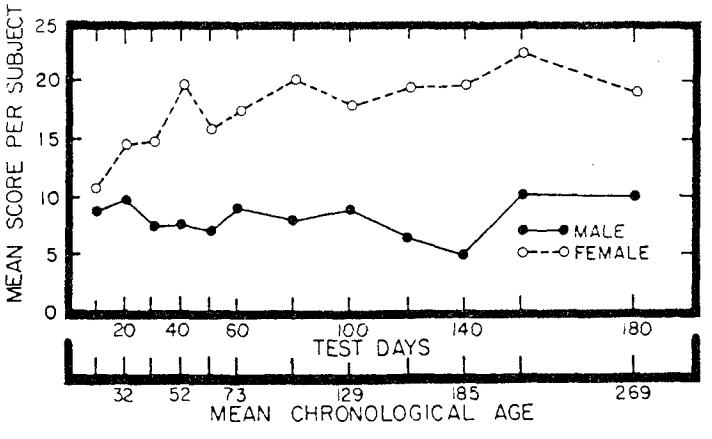

図15 アカゲザルの引きこもり反応の発達における性差（Harlow, 1962）。

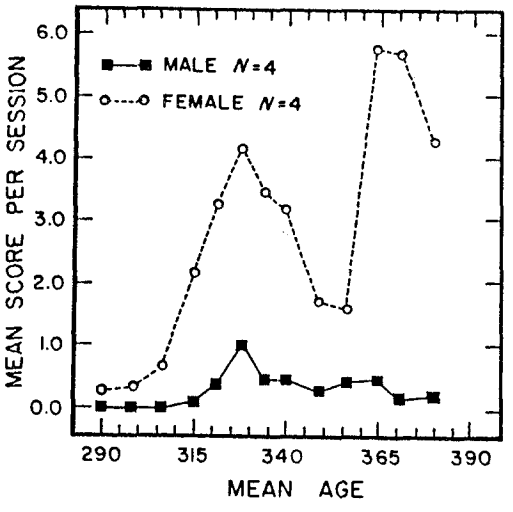

図16　アカゲザルのプレゼンティング行動の発達における性差 (Suomi & Harlow, 1975)。

雄ザルの行動と比較した雌ザルの行動の特徴のひとつは，他のサルとの関わりから引き下がる，あるいは退く行動が雄ザルよりも多く発現することである（図15)。同様に，劣位の行動でもあるプレゼンティング行動の発達においても生後10カ月の頃から明白な性差がみられている（図16)。

グルーミング行動も生後5カ月を経過する頃には雌の子ザルに圧倒的に多く発現する (Harlow, 1962)。マウンテング行動は雄ザルにおける，そしてグルーミング行動とプレゼンティング行動は雌ザルにおいてみられる特有の性行動として発現する行動であるが，初期発達段階や未成体の時期において既にこれらの行動やその他の行動の生起に性差がみられている (Young et al., 1982; Eaton et al., 1986)。このことは，成体の示す性行動の発現する過程とも関連して今後の詳細な検討を必要とする。

未成体雌ザルにしばしばみられる母ザルに類似した関わりを幼体に向ける行動 (play-mothering, 例えば, Rowell et al., 1964; Chamove et al., 1967; Lancaster, 1971) が成体雌ザルによる他の子ザルに関わる行動となんらかの関連性を有するか，あるいは雄ザルによる子ザルに対する関わり (Alexander, 1970; Redican & Mitchell, 1973; Taylor et al., 1978) との間に共通性が認められるかは今後の課題である。

図17はアカゲザルの核家族において，遊びのきっかけとなった個体関係における性差を示している。最初の4週間を経過すると雄の子ザルからの関わりによって開始される遊びが増加し，とりわけ雌雄間の遊びは極めて多く発現するが，このことは子ザルの10カ月齢の頃まで持続する。また，マカクやヒヒにおいて雌の子ザルよりも雄の子ザルに多くの遊びがみら

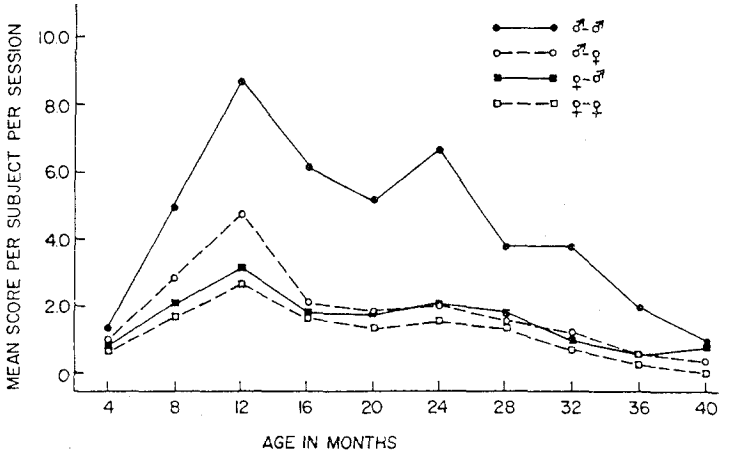

図17 アカゲザルの核家族において遊びのきっかけとなった個体関係にみられる性差 (Suomi & Harlow, 1975)。

れ (Owens, 1975; Mitchell, 1979; Coelho & Bramblett, 1982), 異性間よりも同性間において多く遊びがみられる (Koyama, 1985)。

初期発達段階にみられる遊びは活動性など子ザルの個体行動の発達と母ザルとの関わりの関数として発現する。しかし, 遊びの発現には性の違いのほかに年齢や血縁, あるいは母ザルの順位の違いをも考慮することが必要であり (Fedigan, 1972; 森, 1974; Norikoshi, 1974; Owens, 1975; 小山, 1977, 1985; Gard & Meier, 1977; Mitchell, 1979; 小山, 1982), 遊びの性差に関しては体の大きさの違い等を含む他の要因や遊び行動そのものの違い, あるいは種や属の違い (Fedigan, 1972; Owens, 1975; Raleigh et al., 1979; Coelho & Bramblett, 1982; Rowell & Chism, 1986) についても併せて検討することが必要である。

引 用 文 献

浅見千鶴子 (1970) 精神発達 (比較発達学的アプローチ) 平井信義・浅見千鶴子『児童発達学』光生館 pp. 135-273.

Alexander, B. K. (1970) Parental behavior of adult male Japanese monkeys. Behaviour, 36, 270-285.

安藤明人 (1982) ニホンザルのグルーミング関係の分析—勝山自然集団において—. 動心年報, 32, 59-71.

安藤明人・鵜飼信行 (1983) 雌の繁殖活動の発達からみたニホンザルの個体群動態—勝山餌付け自然集団において—. 仏教大学心理学研究所紀要, 1, 40-56.

Boccia, M. L., B. Rockwood, & M. A. Novak. (1982) The influence of behavioral context and social characteristics on the physical aspects of social grooming in rhesus monkeys. Int. J. Primatol., 3, 91-108.

Chamove, A., H. F. Harlow, & G. Mitchell. (1967) Sex differences in the infant-directed behavior of preadolescent rhesus monkeys. Child Develop., 38, 329-335.
Cho, F., S. Fujiwara, S. Honjo, & K. Imaizumi. (1973) Sexual maturation of laboratory-bred male cynomolgus monkeys (Macaca fascicularis). Exp. Animals, 22, 403-409.
長 文昭・矢部美機子・本庄重男 (1975) 雄カニクイザルの性殖器，副生殖腺，下垂体および甲状腺の重量. 実験動物，24，173-175.
Coelho, A. M., & C. A. Bramblett. (1982) Social play in differentially reared infant and juvenile baboons (Paoio sp). Amer. J. Primatol., 3, 153-160.
DeVore, I. (1963) Mother-infant relations in free-ranging baboons. In H. L. Rheingold (ed.), Maternal Behavior in Mammals. New York: John Wiley & Sons.
Eaton, G. G., D. F. Johnson, B. B. Glick, & J. M. Worlein. (1985) Development in Japanese macaques (Macaca fuscata): Sexually dimorphic behavior during the first year of life. Primates, 26, 238-248.
Eaton, G. G., D. F. Johnson, B. B. Glick, & J. M. Worlein. (1986) Japanese macaques (Macaca fuscata) social development: Sex differences in juvenile behavior. Primates, 27, 141-150.
Fedigan, L. (1972) Social and solitary play in a colony of vervet monkeys (Cercopithecus aetiops). Primates, 13, 347-364.
Gard. G. C., & G. W. Meier. (1977) Social and contexual factors of play behavior in subadult rhesus monkeys. Primates, 18, 367-377.
Gavan, J. A., & D. R. Swindler. (1966) Growth rates and phylogeny in primates. Amer. J. Phys. Anthrop,, 24, 181-190.
Giacoma, C. (1983) Early social interactions of juvenile pigtail macaques, Macaca nemestrina. Boll. Aool., 50, 41-45.
Glassman, D. M., A. M. Coelho, Jr., K. D. Carey, & C. A. Bramblett. (1984) Weight growth in savannah baboons: A longitudinal study from birth to adulthood. Growth, 48, 425-433.
Hamada, Y. (1982) Longitudinal somatometrical study on the growth patterns of newborn Japanese monkeys. Primates, 23, 542-557.
Hamada, Y. (1984) Age changes of the carpal bones in macaques: Application of the fovier analysis on the radiographs. Primates, 25, 485-506.
浜野正章・吉田高志・長 文昭・本庄重男 (1985) リスザルの実験室内繁殖と育成ザルの成長. 成長，24，115-117.
Hamilton, W. J. Ⅲ., & R. L. Tilson. (1982) Solitary male chacma baboons in a desert canyon. Amer. J. Primatol., 2, 149-158.
Handen, C. E., & P. S. Rodman. (1980) Social development of bonnet macaques from six months to three years of age: A longitudinal study. Primates, 21, 350-356.
Hansen, E. W. (1966) The development of maternal and infant behavior in the rhesus monkey. Behaviour, 27, 107-149.
Harlow, H. F. (1962) The heterosexual affctional system in monkeys. Amer. Psychol., 17, 1-9.
Harlow, H. F., & M. K. Harlow. (1965) The affectional systems. In A. M. Schrier, H. F. Harlow, and F. Stollnitz (eds.), Behavior of Nonhuman Primates II. New York: Academic Press. pp. 287-334.
長谷川真理子 (1983)『野生ニホンザルの育児行動』海鳴社.
Hayama, S. (1965) Morphological studies of Macaca fuscata. II. The sequence of epiphyseal union by roentgenographic estimation. Primates, 6, 249-269.
Hinde, R. A., & Y. Spencer-Booth. (1967) The behavior of socially living rhesus monkeys in their first two and a half years. Anim. Behav., 15, 169-196.
Hiraiwa, M. (1981) Maternal and allomaternal care in a troop of free-ranging Japanese monkeys. Primates, 22, 309-329.
冷岡昭雄・吉田高志・長 文昭・本庄重男 (1985) 実験室内繁殖したミドリザルの成長. 成長，24，114-115.

Hooley, J. M., & M. J. A. Simpson. (1981) A comparison of primiparous and multiparous mother-infant dyads in Macaca mulatta. Primates, 22,, 379-392.
Hutt, C. (1972) Sex differences in human development. Human Develop., 15, 153-170.
Ikeda, J., & S. Hayama. (1953) Observation on the growth and development of Japanese monkeys (Macaca fuscata). Primates, 4, 90-91.
池田次郎・葉山杉男 (1964) 野生ニホンザルの生体測定—高崎山サルと小豆島サルの比較—. 伊谷純一郎・池田次郎・田中利男 (編) 『高崎山の野生ニホンザル』 勁草書房. pp. 93-108.
石川 純・山崎敬介 (1964) 高崎山野生ニホンザルの口腔検査所見. 伊谷純一郎・池田次郎・田中利男 (編) 『高崎山の野生ニホンザル』 勁草書房. pp. 139-151.
糸魚川直祐 (1973) 霊長類の研究からみた青年期の問題. 依田 新他 (編) 『青年期の比較文化的考察』 金子書房, pp. 60-87.
Itoigawa, N. (1973) Group organization of a natural troop of Japanese monkeys and mother-infant interactions. In C. R. Carpenter (ed.), Behavioral Regulators of Behavior in Primates. Lewisburg: Bucknell University Press. pp. 229-250.
Itoigawa, N. (1975a) Variables in male leaving a group of Japanese macaques. In S. Kondo, M. Kawai, A. Ehara, & S. Kawamura (eds.), Proceeding from the Symposia of the Fifth Congress of the International Primatological Society. Tokyo: Japan Science Press. pp. 233-245.
糸魚川直祐 (1975b) 母子関係. 臨床科学, 11, 626-631.
糸魚川直祐 (1982) 動物の成長—比較研究の立場から—, 講座現代の心理学2 『人間の成長』 小学館, pp. 57-148.
糸魚川直祐 (1983) ニホンザル集団の暦年変化—岡山県勝山の場合—. 大阪大学人間科学部創立十周年記念論文集. pp. 181-206.
Itoigawa, N., K. Negayama, & K. Kondo. (1985) Affective determinants of occurrence of copulatory behavior in isolation-reared Japanese monkeys. In J. T. Spence & C. E. Izard (eds.), Motivation, Emotion, and Personality. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B. V. pp. 337-346.
糸魚川直祐・南 徹弘 (1986) 雌の老化による繁殖活動の変化—出産率を中心に—. 昭和60年度科学研究費研究成果報告書 (研究代表者 糸魚川直祐) 「ニホンザルの生涯発達に関する比較行動学的研究」 pp. 52-57.
Iwamoto, M. (1971) Morphological studies of Macaca fuscata (VI): Somatometry. Primates, 12, 151-174.
Jensen, G. D., R. A. Bobbbitt, & B. N. Gordon. (1968) Sex differences in the development of independence of infant monkeys. Behaviour, 30, 1-14.
Jensen, G. D., R. A. Bobbitt, & B. N. Gordon. (1973) Mothers' and infants' roles in the development of independence of Macaca nemestrina. Primates, 14, 49-88.
川辺寿美子 (1965) 隔離飼育したニホンザルの研究—Quol および Rika の最初の8カ月間の発達. 川村俊蔵・伊谷純一郎 (編) 『サル—社会学的研究』 中央公論社. pp. 403-449.
Kawai, M., K. Yoshiba, S. Ando, & S. Azuma. (1968) Some observations on the solitary male among Japanese monkeys. Primates, 9, 1-12.
河合雅雄 (1969) 『ニホンザルの生態』 河出書房新社.
小山高正 (1982) 霊長類の遊び行動について. お茶水女子大学人文科学紀要, 35, pp. 227-248.
Koyama, N. (1967) On dominance rank and kinship of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. Primates, 8, 189-216.
小山直樹 (1980) ニホンザルの社会構造. 人類学講座編纂委員会 (編) 『人類学講座2 霊長類』 雄山閣, pp. 225-276.
Koyama, N. (1985) Playmate relationships among individuals of the Japanese monkey troop in Arashiyama. Primates, 26, 390-406.
黒川多嘉子 (1974) 母と子—子ザルの行動発達. アニマ, 31-35.
黒川多嘉子 (1975) 霊長類の行動における性差—その系統発達と個体発達—. 心理学評論, 18,39-57.
Lancaster, J. B. (1971) Play-mothering: The relations between juvenile females and young infants among free-ranging vervet monkeys (Cercopithecus aethiops). Folia primat., 15, 161-182.

Lindburg, D. G. (1973) Grooming behavior as a regulator of social interactions in rhesus monkeys. In C. R. Carpenter (ed.), Behavioral Regulators of Behavior in Primates. Lewisburg: Bucknel University Press. pp. 124-148.

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—』大阪大学文学部心理学研究室.

Michael, R. P, & M. Wilson. (1973) Changes in the sexual behavior of male rhesus monkeys (M. mulatta) at puberty. Folia primat., 19, 384-403.

南　徹弘 (1974) 飼育ニホンザルの初期母子関係 (1) —幼体のしがみつき行動と母の抱く行動，グルーミングを中心に—. 動心年報，24，15-24.

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. 動心年報，26，23-29.

南　徹弘 (1984) カニクイザルの初期母子関係における性差— (1) 母子間距離と母性行動. 動心年報，34，1-10.

Minami, T. (in prep) Sex differences in the mother-directed behaviors of infant cynomolgus monkeys during the first 10 weeks of life.

Mitchell, G. D. (1968) Attachment differences in male and female infant monkeys. Child Developm., 39, 611-620.

Mitchell, G. (1979) Behavioral Sex Differences in Nonhuman Primates. New York: van Nostrand Reinhold.

Mitchell, G. & E. M. Brandt. (1970) Behavioral differences related to experience of mother and sex of infant in the rhesus monkey. Dev. Psychol., 3, 149.

Mori, A. (1979) Analysis of population changes by measurement of body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys. Primates, 20, 371-397.

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あそび仲間関係. 人類誌，82，303-318.

Napier, J. R., & P. H. Napier (1967) A Handbook of Living Primates. London: Academic Press.

根ケ山光一 (1979) 霊長類における攻撃行動とその個体発達. 大阪大学人間科学部紀要，5，292-316.

Negayama, K, (1981) Maternal aggression to its offspring on Japanese monkeys J. Hum. Evol., 10, 523-527.

根ケ山光一 (1984) 餌付けニホンザル集団におけるロコモーションの個体発達. 科研費総合A「ロコモーションの個体発達と系統発達に関する総合的研究」研究成果報告書. pp. 45-52.

Negayama, K., K. Kondo, & N. Itoigawa (1983) Development of locomotor behavior in infant Japanese macaques (Macaca fuscata). Annales des Sciences Naturells. vol. 5. pp. 169-180.

和　秀雄 (1975) 志賀A群のニホンザル・オスの性成熟. 生理生態，16，47-53.

和　秀雄 (1982)『ニホンザル　性の生理』どうぶつ社.

Nigi, H., T. Tiba, S. Yamamoto, Y. Floescheim, & N. Ohsawa. (1980) Sexual maturation and seasonal changes in reproductive phenomena of male Japanese monkeys (Macaca fuscata) at Takasakiyama. Primates, 21, 230-240.

Norikoshi, K. (1974) The development of peer-mate relationships in Japanese macaque infants. Primates, 15, 39-46.

Oki, J., & Y. Maeda. (1973) Grooming as a regulator of behavior in Japanese macaques. In C. R. Carpenter (ed.), Behavioral Regulators of Behavior in Primates. Lewisburg: Bucknell University Press. pp. 149-163.

Owens, N. W. (1975) Social play behaviour in free-living baboons, Papio anubis. Anim. Behav., 23, 387-408.

Raleigh, M. J., J. W. Flannery, & F. R. Ervin. (1979) Sex differences in behavior among juvenile vervet monkeys (Cercopithecus aethiops sabaeus). Behav. Neural Biol., 26, 455-465.

Redican, W. K., & G. Mitchell. (1973) The social behavior of adult male-infant pairs of rhesus macaques in a laboratory environment. Ameri. J. Phys. Anthrop., 38, 523-526.

Rhine, R. J., & H. Hendy-Neely. (1978) Social development of stumptail macaques (Macaca

arctoides): Synchrony of changes in mother-infant interactions and individual behaviors during the first 60 days of life. Primates, 19, 681-692.
Rosenblum, L. A. (1974) Sex differences in mother-infant attachment in monkeys. In R. C. Friedman, R. M. Richart, & R. L. V. Wiele (eds.), Sex Differences in Behavior. New York: John Wiley & Sons. pp. 123-141.
Rostal, D. C. & G. G. Eaton. (1983) Puberty in male Japanese macaques (Macaca fuscata): Social and sexual behavior in a confined troop. Amer. J. Primat., 4, 135-141.
Rowell, T. E., & J. Chism. (1986) The ontogeny of sex differences in the behavior of patas monkeys. Int. J. Primatol., 7, 83-107.
Rowell, T. E., R. A. Hinde, & Y. Spencer-Booth. (1964) "Aunt"-infant interaction in captive rhesus monkeys. Anim. Behav., 12, 219-226.
Schneirla, C. (1956) Interrelationships of the "innate" and the "acquired" in instinctive behavior. In Autuori, M., et al. (eds.), L' Instinct—Dans le comportement des animaux et de I' homme. Paris: Masson. pp. 387-452.
Seay, B., R. S. Schlottmam, & R. Grandolfo. (1972) Early social interaction in two monkey species. J. Gen. Psychol., 87, 37-43.
清水利行・小野孝浩・吉田高志・長　文昭・後藤信男 (1985) 乳仔期カニクイザルの生体計測による成長の解析. 成長, 24, 111-113.
Silk. J. B., A. Samuels, & P. S. Rodman. (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.
Sirianni, J. E., A, L. van Ness, & D. R. Swindler. (1982) Growth of the mandible in adolescent pigtail macaque (Macaca nemestrina). Human Biol., 54, 31-44.
Sugiyama, Y. (1976) Life history of male Japanese monkeys. In J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, E. Shaw, & C. Beer (eds.), Advances in the Study of Behaviour. vol. 7. London: Academic Press. pp. 255-284.
Suomi, S. J., & H. F. Harlow. (1975) The role and reason of peer relationships in rhesus monkeys. In M. Lewis and L. A. Rosenblum (eds.), Friendship and Peer Relations. New York: John Wiley and Sons. pp. 153-185.
Swindler, D. R., A. F. Olshan, & J. E. Sirianni. (1982) Sex differences in permanent mandibular tooth development in Macaca nemestrina. Human Biol., 54, 45-52.
Takahata, Y. (1980) The reproductive biology of a free-ranging troop of Japanese monkeys. Primates, 21, 303-329.
竹下秀子・田中昌人・松沢哲郎 (1983) ニホンザル乳児の姿勢反応の発達. 動心年報, 33, 71-83.
瀧上凱令 (1970) 霊長類における雌雄の行動上の差異. 津留宏 (編)『性差心理学』朝倉書店, pp. 43-62.
田中利男・和秀雄 (1964) 高崎山野生ニホンザルの臨床検査成績. 伊谷純一郎・池田次郎・田中利男 (編)『高崎山の野生ニホンザル』勁草書房. pp. 152-165.
Taylor, H., J. Teas, T. Richie, C. Southwick, & R. Shrestha. (1978) Social interactions between adult male and infant rhesus monkeys in Nepal. Primates, 19, 343-351.
鳥越隆士 (1984) ニホンザル乳児の姿勢と位置移動の発達. 動心年報, 34, 11-18.
Torigoe, T. (1986) Development of object manipulation in the infants of Japanese monkeys. Jap. Psychol. Res., 28, 149-154.
Watts, E. S., & J. A. Gavan. (1982) Postnatal growth of nonhuman primates: The problem of the adolescent spurt. Human Biol., 54, 53-70.
Wolfe, L. D. (1981) A case of male adoption in a troop of Japanese monkey (Macaca fuscata fuscata). In A. B. Chiarelli, & R. S. Carruccini (eds.), Primate Behavior and Sociobiology. Berlin: Springer. pp. 156-160.
Wolfheim, J. H. (1977) Sex differences in behavior in a group of captive juvenile talapoin monkeys (Miopithecus talapoin). Behaviour, 63, 110-127.
吉田高志・後藤幸江・羽成光二・清水利行・中島雅子・長　文昭・本庄重男 (1982) 乳仔期カニクイザル (Macaca fascicularis) の個成長の管理. 成長, 21, 12-19.
Young, G. H., A. M., Coelho, Jr., & C. A. Bramblett. (1982) The development of grooming, sociosexual behavior, play, and aggression in a captive baboons in their first two years. Primates, 23, 511-519.

BEHAVIORAL DEVELOPMENT AND SEX DIFFERFNCES IN PRIMATES

Tetsuhiro MINAMI

Among nonhuman primates individual differences are a conspicuous and important aspect of daily life. Thus, social groups frequently consist of individuals who vary sharply in their behavioral and morphological characteristics. Among the members of a particular group sex differences are often present in morphological characteristics such as body weight, bone size, tooth structure, and so on. Generally, for example, males are heavier and larger than females. Such differences between individuals arise from an interplay of genetic and environmental factors. Mothers make a notable genetic contribution to the development of an infant's characteristics as well as an important environmental contribution to these characteristics through the process of rearing. In this paper, literature on the development of sex differences in the behavior and ecology of primates is reviewed and the literature on Japanese monkeys is emphasized.

In Japanese monkeys, male individuals typically leave their natal group. There is little information on the behavior of solitary males, due primarily to the difficulties inherent in locating and observing these animals. Prior to leaving their group male infants show a decrease in their frequency of interaction with their mothers and an increase in their frequency of interaction with other males, who are located in the peripheral part of the group. In contrast, females remain in relatively close proximity to their mothers for most of their entire life. These contrasting patterns of social interaction constitute the most characteristic differences between male and female infants. In order to understand social structure in nonhuman primates it is thus important to know how sex differences in life histories are related to both the maintenance of and the changes occurring in established groups.

Sex differences in Japanese monkeys are found immediately following birth in weight, locomotion, and other behaviors. The behavior of Japanese monkey infants changes notably at approximately one month and again at approximately three months after birth. From birth to approximately one month of age the infant is in almost constant physical contact with its mother. During this time sex differences are present in infant behavior, in filial behaviors and in maternal behaviors. From approximately one month to three months of age the infant and its mother begin to move independently of one another. The spatial separation between the infant and its mother is typically more pronounced when the infant is male rather than female.

During this time sex differences are also present in the processes of nutritive and behavioral weaning. At approximately three months of age the infant begins to consume solid food, and it increases in mass to twice its birth weight.

Play behavior typically appears between one and three months of age and is an important aspect of the social development of infants. Sex differences in macaques have been documented in various forms of play behavior, including threat, mounting, presenting and rough-and-tumble play. Further studies are required to clarify the nature of sex differences in the social interactions of adults and in the social play of infants.