



Title	マカカ属霊長類における母親の子に対する攻撃行動と子の離乳に関する研究
Author(s)	根ヶ山, 光一
Citation	大阪大学, 1992, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.11501/3064516
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

マカカ属霊長類における母親の子に対する攻撃行動と
子の離乳に関する研究

根ヶ山光一

目次

I. 序章

1. 問題提起

1 - a. 行動のとらえ方 1

1 - b. 母子関係と行動 3

2. 霊長類の母子関係における

社会生物学的観点 6

3. 親と子の対立 9

4. 対立的母子観の諸相

4 - a. 利得と損失の実体 11

4 - b. 母親に関する生物経済学 14

4 - c. 母親の子に対する
反発的行動 16

4 - d. 子の側からみた離乳 18

4 - e. まとめ 20

5. マカカ属について 21

6. 本研究の構想 24

II. 研究成果の報告

A. ニホンザルの母親における子への

攻撃行動の研究

A - 1. 実験室における母親から子への
攻撃行動の研究 28

A - 2. 野外餌付け集団における母親から

子への攻撃行動の研究	40
B. ニホンザル及びカニクイザルの 離乳に関する実験的研究	
B-1. 搾乳法を用いた ニホンザルの研究	69
B-2. 体重計測法を用いた カニクイザルの研究	81
C. マカカ属霊長類における母親から子への 反発性に関する比較研究	98
III. 総合論議	
1. 結果の要約	118
2. 母親による反発性に関する考察	
2-a. 母子関係の発達的变化	119
2-b. 母親から子に対する 反発性をめぐる問題	123
2-c. 反発的行動の内容に 関する問題	125
3. 対立的母子観の再検討	127
4. 社会生物学的にみた霊長類の母子関係の 進化と反発性	
4-a. 基本的視点	132
4-b. 妊娠・出産	133
4-c. 子の運搬	139
4-d. 授乳	145

4 - e. 離乳	148
4 - f. 総括	151
IV. 要約	156
V. 引用文献	162
VI. 図表タイトル一覧	192
VII. 謝辞	197

I. 序章

1. 問題提起

a. 行動のとらえ方

生活体にとって行動という生命現象は、その内面活動の外的な指標であるという意味と、体を用いた外界への積極的な働きかけであり適応の様式であるという意味の、二つの異なった側面を基本的にもっている。「あらわれ（表出）」としての行動と「かかわり（作用）」としての行動、といいかえてもよからう。心理学においてはこれまで、行動における内面性の指標としての側面が重んじられてきたが、行動の生物学（Tinbergen, 1963）といわれるエソロジー（比較行動学）や社会行動の生物学としての社会生物学（Wilson, 1975）の台頭によって、適応様式としての行動観も重視されてきている。本論文は、主として後者の行動観に立脚し、行動という手段を通じて生活体が適応的に生活する仕組みを、社会生物学的発想のもとに霊長類の母子関係の地平から検討する試みである。

生活体はさまざまな物理的・社会的環境に対して多様な行動を発現させるが、そのように考えた場合、その多様な関わりの中には適応様式としての環境と生活体の相互的な脈絡が想定される。生活体が発達するという事は、そのような脈絡の構造的な変化である。逆にいえば、

そのような脈絡の構造的変化を継時的に指摘することこそが、生活体が生きて環境に適応していく発達の過程を理解することに他ならない。そのようにして行動発達をとらえる立場は、従来の発達心理学においてしばしばそうであったように、個々の要素が他との関連をもたず個別に展開されるものとして発達をとらえるのではなく、それらが相互に有機的にかかわり合いながら、全体として「樹木」のごときシステムを構成している（下條，1988）ものとしてとらえる姿勢の必要性をわれわれに認識させる。そのような観点から行動発達を考究しようとする場合、行動を通じて生活体が「生きていく」ということはどういうことであるかという問いかけが、その出発点において存在しなければならない。

私達が生きてある場所を占めているということは、すなわちその場所のもつ環境の特性にしばられているということでもあり、私達の生活は環境からの影響をまぬがれなくてはありえない。生きていくということは、それにともなっているいろいろなものを周囲から取り込んだり退けたりして、環境に対し積極的に働きかけたり反応したりしているということである。生活体は、環境の資源を取り込んだり排除したりしなければ生きられない存在である。そのような交渉が環境との間で自主的に行いうること、それがすなわち生命体としての自立の原点であろう。環境には資源や生命を脅かす要素が不均質に分布しており、環境との交渉能力とは、それらの事物と自分との距

離を自ら縮めたりひろげたりする能力のことだ、といっ
てしまってもあながち間違いではない。そしてそれをつ
かさどるのが、環境への適応様式としての行動なのであ
る。

b. 母子関係と行動

社会的な「関係」とは、まとまりをもった複数の個体
間の、相互的影響のあり方を総括する規定のし方である。
それによって、特定の個体間に、個々の逐次的やりとり
を超えた通時的・一貫性が与えられることになる。「関係」
とは、このように個体のつながり具合を集約的・経済的
に説明する概念であり、それはHinde(1974)のいうよう
に、個体間の相互作用の集積されたものである。

関係がまとまりをもった個体間のことがらであるとい
うことは、すなわち多少とも他から独立した構造と機能
をもった「系」でもあるということである。生物の個体
は、個として他者となんの関わりももたずに一生を全う
することはできない。表現をかえれば、個体は系として
完結しておらず、生きていくためには何らかの関係を他
者との間にとり結び、そのような多者的な系の中で生存
を補完されなくてはならないことを意味する。そう考え
るならば、関係はなにも社会的他者との間にのみ形成さ
れるものではなく、物との間にも成立しうる。しかし、
ここで「関係」をそのように広義に解釈することはひと
まず控え、その言葉を母子という社会的な系に限りて適

用しよう。母子関係とは、それらの系の中でも、最も重要な系のひとつといえるであろう。それは子の順調な成長・発達および効率的な繁殖を達成するために必須の系である。幼弱な子という存在にとって母親は、自らが自らのみではなし得ない栄養の摂取や危険からの回避を援助してくれる保護者であるという意味を担っていることが多い。その観点からは、母親は子にとって不可欠の存在であり、重要な「資源」であると同時に大きな「依存」の対象である。子育てとは必ずしも母親から子への資源の一方的な移動を意味するのではなく、相互的な授受を含むものであるが (Alberts & Gubernick, 1983), 母親の役割が子の生存にとって一次的に重要なものであるために、子育てを母親による子の保護や世話ととらえる立場が優勢である。

哺乳類では、母親が未熟な子の生育に積極的に関与することによって、その生存の確実性を高めている。哺乳類はその名の通り、母乳を与えることによって子を養うことを共通の特徴とするが、それ以外にも胎生という仕組みによって子の生存を図っている。授乳や胎生とは、子が必要とする栄養を、一定の期間母親が摂った栄養によってまかなうことである。また胎生とは、受精から出産までの間、子を母親が自らの体内で保護することにほかならない。さらに哺乳類の母親は、出産後も毛づくろいや外敵からの防衛など、さまざまな形において子の世話を行う。それらは母親にとって少なからぬ負担であり、

哺乳類の母親が子の生育に関与するとは、そのような負担を母親があえて引き受けることと引き換えに、子の生育を保証しようとする繁殖の様式の表現なのである。

「出産」と「離乳」はそのような観点からすると、母親がそれらの負担を段階的に軽減してゆく過程の変局点であるといえる。

哺乳類の母親は、妊娠や哺乳といったきわめて優れた保護の様式を発達させてきたが、また子も、その保護がうまく得られるように、生まれた時点からさまざまな行動を通じて母親に働きかけ、反応する。そのような子の生存をめぐる子と母親との行動のやり取りによって、母子関係が構成されているのである。子どもの行動発達は一面において、そのような母親等との間の保護システムを効率よく利用し、また自活能力の発達とともに、親との共生的関係を緩和して、親子のシステムからより大きな社会的システムへと自らの社会的環境を拡大していく過程であるともいえる。それがすなわち、離乳の過程である。

本論文では、霊長類の母子に焦点を絞り、その間にみられる相互作用を、母子関係という保護システムにおける行動を通じた適応であるにとらえ、特に離乳との関連においてその意味を考える。母子間の交渉は親和的なものであるという前提が余りにも浸透しているため、母子関係というと両者の親和的行動が問題にされる傾向があるが、でははたして母子間の反発的交渉は母子関係の本

質と相容れないものだろうか。母子関係を「愛情系 (affectional system)」の一環として位置づけた Harlow 夫妻 (1965) は、母親の子に対する反発性に対して「罰 (punishment)」という親の配慮めいたものを匂わせる表現を用いて扱ったが、そのように反発性が親和性の傘下に取り込まれてしまってよいのだろうか。本研究では、とくに母親から子に対する攻撃行動を中心にした反発的行動が注目され、社会生物学的枠組みの中でその適応的意味が考究される。そのことを通じて、親和的交渉に偏重している母子関係研究に、新たな観点と研究の方向性を提示してみたい。

2. 霊長類の母子関係における社会生物学的観点

子育てを行うことの繁殖上の利点は、自らと遺伝子を共有する子という個体の生存の可能性を高めることにある (Dawkins, 1976)。昨今、そのような社会生物学的 (もしくは行動生態学的) な観点から、子育ての重要性が再認識されてきている。子育ては必ずしも親子の間に限定されるものではなく、親子以外の血縁個体間や非血縁個体間にもみられることがあるが (Wilson, 1975; Krebs, & Davies, 1981 など)、ここでは議論の対象を、親子間にみられる狭義の子育て (parental care)、特に母親のそれに限定しよう。

親による子育てが繁殖における利点をもつということは、それが繁殖上の適応戦略の一環をなしているという

ことを意味する。ところが、生物の中には、子育てを積極的には行わないものも、実はたくさんいる。その場合には、少数の子に対して子育てを行うかわりに、彼らは大量の子どもをもうけることによってその適応を遂げている。Pianka (1970) は、生物界に二つの質的に異なった適応戦略の極が存在することを指摘し、子育てを積極的に行う側に対応する戦略をK戦略、そうでない側のそれをr戦略と呼んだ。K戦略をとる種の個体には、r戦略の場合と比較すると、一般に親も子も体が大きい、成長がゆっくりで寿命が長い、またよく発達した社会行動をもつなどの特徴があるといわれている。そしてPiankaは、K戦略をとる種の生息環境は、予測可能かつ安定していて種内・種間競争が激しく、それが少産傾向を促進したと考えた。またHuntingford (1984) は、競争よりもむしろ、厳しい環境が子育てを進化させたとした。さらに伊藤は、厳しい環境下における子にとっての餌の得にくさが少産・保護戦略の主たる原因だと強く主張した (伊藤, 1978、1982)。一方Wilson (1975) は、子の保護にかかわる要因として、安定的で構造化された生息環境、極めてストレスの強い物理的環境、特殊な入手しにくい餌、捕食圧の四つを挙げ、それを複合的にとらえようとした。このように、少産および子育ての原因論については多少の相違があるが、いずれにせよ子育ては、子の生存を低下させるような圧力を含む環境において、親が子への世話という負担を引き受けることによってその

繁殖の効率を高めようとする、生物が選択した環境への適応の一様式であるということが出来る。そして、これらの議論に共通して示されているのは、子育てが生物の繁殖戦略全体の中に位置づけられて理解されるべきものであるという重要な視点である。

霊長類の中には生息環境、食性、繁殖の時期と形態、社会構造、活動様式、寿命や体格などを異にするさまざまな種が含まれている。今指摘したように、子育ては繁殖システムの一部なのであるから、子育てにおいても、それらの差異と関連した種差が見られるのは当然といえる。事実、いろいろな霊長類種の生態が解明されるにつれて、その子育ての多様な実態が明らかになってきた（Klopfer, & Boskoff, 1979; Mitchell, 1979; Nash, & Wheeler, 1982; Higley, & Suomi, 1986）。多様性としては、まとめていえば父親や他の個体の関与度、子の運搬様式、親子の対立性と離乳の早遅、離乳後の世話の有無などが挙げられるであろう。子育ては、霊長類において、系統関係の近遠とは必ずしも一致しない多様なあり方を示す。つまり子育ては、種の環境に対する適応様式としてはそれだけ柔軟な部分に属することになる。その中で、霊長類の種間を通じて最も共通性の高い側面は、母親による妊娠および出産時の子に対する一連の関わりとその後の授乳であるように思われる。これらの行動を母親以外の個体が行うことは、ヒトを除いてありえない。換言すれば、子育てとは一面において、母親の出産・授

乳という霊長類の最も基本的な共通性を核とし、それがそれぞれの種のもつ多様な生態学的条件の下で、効率的な繁殖を達成するようにさまざまに修飾されたものであるともいえる。

3. 親と子の対立

親は子を通じて自らの遺伝子のコピーを残す。その限りでは、子育ては親子双方にとって望ましい営みであるが、かといって、子が十分に生育した後にわたってもその子の世話を続けることは、決して最良の策とはいえない。なぜならば、親が子育てに割くことのできる時間と労力には限りがあり、特定の子に子育てを集中することは、他の子を育てる機会を失うことにつながるからである。それはまた、子にとっても、自らと同じ遺伝子を共有する兄弟姉妹の出現を阻むことであり、必ずしも得策ではない。ここで大事なことは、通常は子育てが繁殖という枠組みの中での反復的な営みであり、また子も自らの繁殖成功度 (reproductive success) を最大にすべく行動する存在なのだということからの認識である。

母親が一生涯にそのようにして世話をする子の数は、普通複数である。その複数の子を、母親は限られた時間と資源をもとに、なるだけ効率よく育て上げなければならぬ。とすれば、特定の子に自分のエネルギーを割きそれを世話することは、その反面自分の別の子に注ぎうるエネルギーを犠牲にするという意味合いを含むことに

なる。親が別の子に投入すべき自分の能力を犠牲にして、当該の子の生存の可能性を増加させるようにその子にかかわることを、Trivers (1972) は「親性投資 (parental investment)」と呼んだ。その発想は、母親が投資するエネルギーをめぐっての対立的母子関係観を育み、それをもとにして、近年の母子関係研究にひとつの大きな潮流が形成されることとなった (根ヶ山, 1986, 1989a)。

子の発達初期には親が子の世話をし、後に親子が離れるという点で、親子の利害は一致している。問題はその間の過渡的段階であって、その時期において親子の利害に不一致が生じ、親子間に対立がおこる。Trivers (1974) は、離乳がそのようなメカニズムによって生じるものとした。すなわち、彼によれば、子育てには、子の生存の機会を高めるという利得 (benefit) と、親が別の子を作る能力を減じるという損失 (cost) の両面性がある。もし利得 (B) と損失 (C) が同じ単位で測られると仮定すれば、子の成長に応じて B/C は次第に小さい値となる。ところが、親にとっては子と自分との血縁度 (relatedness) はどの子に対しても同じであるから、CがBより大きくなった後は、その子育てを中止して別の子育てを新たに始めたほうが都合がよい。一方、子にとっては、同じ父母による自分の兄弟姉妹が自分自身のもつ遺伝子を半分しか共有していないため (血縁度 = $1/2$)、CがBの2倍より多くなるまでは、自分に向けられた子

育てを放棄してそれを他の兄弟姉妹に譲り渡すべきでない。つまり、 $1 > B/C > 1/2$ の期間に親と子の間で利害の不一致が生じ、対立が表面化するというわけである。

Triversのモデルの優れたところは、今まで、頻度の少なさゆえに不当に軽視されがちであった親子間の反発的側面に、適応的観点から光をあてたことである。換言すれば、従来親和的な側面に偏重されがちであった子育ての概念を、親子の対立的側面にも広げたということであり、彼の問題提起に触発されて、その側面に関するさまざまな研究がおこったのである。それには、大きくいって少なくとも4つの方向が指摘できよう。1つ目は、親子関係における利得と損失の実体の吟味であり、2つ目は栄養面からみた母親の子育ての生物経済学的分析、3つ目は親から子への反発性に関する行動研究、4つ目は子の栄養摂取形態における変化の分析、である。

次節では、これらの諸点に議論の的を絞って、対立的親子観がどのような研究の展開をもたらしうるのか、その利点と限界は何か、を霊長類などの資料に言及しつつ少し掘り下げてみる。そしてそれをもとに、本研究の位置づけを行ってみたい。

4. 対立的親子観の諸相

a. 利得と損失の実体

今述べたように、社会生物学的発想が子育ておよび親子関係の研究に及ぼした一つの大きな影響は、親子関係を維持することが実際にどのような利得と損失を親子双方にもたらすのかを明らかにしようとする動きであった。

たとえばGalef(1981)は、晩成性の種の子を、有限な親性投資から最大のエネルギーを得るべく行動する「寄生」的なものと見なした。そして、栄養の供給・体温の移行・身体の移動などを通じた母親からのエネルギー摂取の様式が次第に変化する過程として、ラットの発達を、①完全(obligate)かつ受動的(passive)な外部寄生(ectoparasite)、②部分的(facultative)かつ能動的(active)な外部寄生、③片利共生(commensal、相手方に利益も不利益も与えずに自らが利益を得る)の3段階に区分した。

Altmann(1980)は、キイロヒヒの体系的な研究を通じて、離乳が栄養面だけでなく、母子の分離による子の罹病や寄生虫・捕食者の危険性、といった要因も絡む多次元的な過程であることを指摘している。それらによって母親自身の生存の機会が低下し、それはまた当該の子への世話の能力が減退することにもつながる。さらに当の子育ての遅延は次の妊娠を後傾させることにもなるのであり、母親におけるそれらの繁殖上の損失は、子が成長するにつれて増大するに違いない、という。

またGalef(1983)は、げっ歯類を中心に、子育てにおける親の側の利得と損失の吟味を試みている。たとえば、

親の損失としては、栄養の消耗や病気の感染、捕食の危険あるいは時間の消費など、利得としては、体温調節の負担軽減や子の排泄物の摂取を通じた栄養の補給、その子が後に行うさまざまな援助などがそれぞれ挙げられている。しかしながら、子育てによるそのような効果の現れ方は、親子をとりまく状況によって大きく左右されるものであり、Galefの議論においても、それを包括的にとらえるところまでは至っていない。

一方、Alberts & Gubernick (1983) は、親性投資という捉え方においては資源の一方的な流れが前提となっているが、実際には親子は資源の相互的供給者であるという非対立的な立場をとり、哺乳類の親子関係に「共生」の概念を適用しようとした。親子の共生的関係は、彼らによれば、感覚・行動・内分泌等にわたる両者の相互性 (reciprocity) とそれにもとづく同期性、および両者間における代謝的・非代謝的資源の交換を基礎としている。代謝的資源とは、栄養・温度・機械的エネルギー・水分・電解質・抗体・腸内細菌など、非代謝的資源としては、さまざまな刺激作用 (stimulation) が含まれるとされている。

以上のような子育ての利得と損失に関する議論は、親子関係の新たな把握をもたらすという点で重要な貢献をなしているが、そこに関与する変数を列挙するという作業は、直ちにTriversの唱えた究極要因的な利得と損失の比率を求めることにつながるわけではない。むしろどち

らかといえば、その吟味が具体化し、網羅化すればするほど、それらは複雑に錯綜し、Triversの考えるような単純化されたモデルから遠く離れたものになってしまうようである。

b. 母親に関する生物経済学

親子の対立は、前述のような要因の網羅的吟味によるよりも、むしろ生物経済学的に、栄養という重要な特定の要因に限定して一次元的に扱った方が、明証性が高そうである。そこで問題になるのが、子による栄養の摂取様式の変化としての「離乳」の過程である。

離乳には、母乳の喪失に応じて哺乳類が子に授乳しなくなることにその意味を限局するべきだという主張と（Counsilman & Lim, 1985）、親性投資の割合が急減する期間として、子が独立した個体へと移行することを可能にする行動・形態・生理的变化を含めて、広くとらえるべきだという主張がある（Martin, 1984, 1985）。子育てを親子の間での資源の移動という観点から問題にするならば、授乳はあくまでもその一環にしか過ぎないとするMartinの指摘は正しい。しかしまた、子の栄養摂取の様式が他者（母親）依存から自給へと変化することが、親子関係にとって中核的に重要な変化であることも言をまたない。大切なことは、研究の性質に応じて、その広狭両義のうち、どちらの立場をとるべきかの選択を明確に行うことであろう。本研究では、親子の対立相を描き

出すために、狭義の離乳を問題にしようというのである。

Altmann (1980) は、キイロヒヒに関する研究から、次のような離乳機序のモデル構築を試みた。まず、母親は、母親である前に成体雌という集団の一メンバーである。その雌にとっては、集団生活を送るのに必要な行動の時間配分というものが存在する。その行動を彼女は「摂食」、「休息」、「移動」、「その他」の4つに区分した。「その他」とは、たとえば毛づくろいなどのいわば社交的な行動をさすが、ここにはそれに限らず諸行動がかなり自由に含まれる。母親になるということは、換言すれば自らの分以外にも、子どもが必要とする栄養を母親である雌が余分にとり、母乳に変えねばならないということである。そのためには、雌は摂食の時間配分を増加させなければならない。ところが、摂食時間が増加することは同時に、他の行動に割くことのできる時間が切り詰められることを意味する。集団生活を営む上で必要な行動は削るわけにいかないのだから、「その他」にしわ寄せがいくが、当然それにも限界がある。それが離乳の契機だということである。

このモデルでは、子の成長率・活動性や母親の体重などを一定と仮定したり、行動相互間にもっとダイナミックで柔軟な関係性がありうることやそれぞれの行動が質的に変化しうることを問題にしていない、あるいは離乳における子の積極的役割が無視されている等のさまざまな問題はあるが、それなりの説得力をもっているし、Rh

ine et al. (1984) の示す事実とも一応合致する。

ここで Altmann が依拠しているのは、つきつめれば親の摂食時間と子の成長にもとづく栄養の要求であり、このように網羅的複雑さを排し、栄養という単一の仲介変数を導入することによって親子の対立を説明しようとした試みはそれなりに評価できる。しかしながら、その生物経済学的な説明原理の妥当性は、泌乳量や乳成分、母子の固形物摂取量や体重・活動量あるいは代謝量の変化などといった変数が明らかにならねば正当に評価することができない。

c. 母親の子に対する反発的行動

環境内に、個体にとって望ましい、あるいは望ましくない資源が不均質に分布しており、環境の価値がその意味においてさまざまに勾配をもっている以上、個体は必然的に空間的偏りをもって分布することになる。個体間の相互作用とはある意味において、時々刻々にそれを実現する営みであるともいえよう。こう考えれば、あらゆる個体の間に「引き合う力（親和性）」と「退け合う力（反発性）」を仮定し、その吟味を行うことは、個体関係の実体を明確にする上で必要なことであろう。親と子の対立は、上のように栄養をめぐるせめぎ合いとして図式化することが可能であるが、実際の現象としては親子間におけるさまざまな相互作用の形をとって展開される。したがって、親子の間に繰り広げられる反発的相互作用

に注目することは、親子の対立性を明らかにする上で最も基本的なことのひとつである。その反発性の一つの具体的な現れとしては、親の子に対する攻撃もしくは拒否があると考えられる。

攻撃と拒否は、行動カテゴリーとしては互いにはっきりと異なるが、霊長類においては、従来親から子への反発的行動は、後で述べるように行動の分類すら曖昧なままで扱われる場合が多かった。それはひとつには、その生起頻度そのものの少なさによる関心の薄さのせいだと思われる。しかし、頻度の低さは必ずしも重要度の低さを意味しない。

母子の隔たりが、主として母親の側からもたらされるのか、それとも子の側からもたらされるのかは、母子関係の発達的変化を理解する上で重要な問題である。母親の子に対する反発性が子の独立に貢献しているとする説は、それを支持する研究と支持しない研究があって議論の分かれるところとなっている (Hinde, 1974; Kaufman, 1974; Ingram, 1977; Simpson et al., 1986)。母子が互いに相手から離れていく過程というものは、より大きな視野に立てば同時に、母子がそれぞれ別の個体との接触を求めて多様な関係の網を広げてゆくという積極的な過程でもある。そのなかで個体は、母子関係においては得ることのできない経験や資源を獲得し、繁殖システムの一環として機能する。母親の反発性も、そのような総体的な視点から考察する必要があるであろう。

Altmann (1980) は、彼女の著書の中で、Triversがこのような親子間での遺伝学的な利害の対立性と行動的な対立性との間のギャップを問題にしており、前者が必ずしも後者につながるとは限らず、非攻撃的な相互作用によってもそれが達成されうる可能性を指摘した。たしかに、母親の攻撃的行動だけが親子の分離独立をもたらすという発想はあまり意味がない。親子関係における親和性と反発性は、頻度の差はあっても平等に分析の俎上にのせられるべきであり、親子の攻撃的・非攻撃的反発性も、その全体の枠組みの中で位置づけられねばならない。霊長類の母親から子への反発性を主題としてとりあげようとする本研究にとって、この問題は非常に重要な意味を含んでいる。

d. 子の側からみた離乳

Trivers的な発想からすれば、離乳はまず母親によって導入されねばならない。上で述べたAltmannの解釈は、母親における摂食時間の長さが許容範囲を越える時点が離乳であるというものであり、いわば母親の側からの離乳機序の説明であった。しかしながら一方で、当然ながら子の側からの離乳の論理がある。

離乳を子の栄養摂取様式の変化とみた場合、それは母乳に頼っていた栄養源を、固形物へと切り替えることに他ならない。それは、乳首への口唇接触と固形物摂取という、いずれも子の口唇部が関与した行動によって達成

される。したがって、子の側から、行動を通じて離乳を説明するためには、まず子による母親の乳首への口唇接触のありかたを明らかにせねばならない。そしてさらに、固形物に対する関わりの発達的变化を詳細に観察する必要がある。もし、その両者が子の栄養摂取の状態を忠実に反映する行動的指標ならば、Altmannが推定したようにある時期を境として、その生起頻度に多少とも顕著な変化が生じるであろう。そしてそれは、前に挙げた母乳や固形物の摂取量とも当然のこととして対応しているであろう。

霊長類の子における固形物摂取の行動的側面については、まだ十分な資料がなく未知の部分が多いが、タマリンでは母乳摂取の減少と関連があるといわれている（Cleveland & Snowdon, 1984）。またRhine et al. (1985) は、子の固形物の摂取が高頻度で安定するのが、乳首への口唇接触の低減と時期的に対応していることや、餌の種類によって摂取の発達パターンが異なることを示した。

ところが、ここで、子のこれらの行動から親子の対立性を論じようとするにあたって、そのような打算的あるいは生物経済学的な説明以外の説明の可能性があると指摘せねばならない。まず、上記の固形物摂取はあくまでも本格的な摂取のことであって、それ以前から子は自ら自発的に固形物に関わる、つまり母乳依存を脱して自ら固形物をとるにいたる過程として、実際には、母親

に促されるよりもむしろ、子自身の中に固形物摂取に対する自発的関心が芽生えることが最初の大きな契機となっているのではないかという可能性を考えておかねばならない。言いかえれば、行動レベルで見ると、必ずしも親によって離乳のきっかけが作られるというばかりではなく、子も積極的に離乳に関与しているという可能性である。

e. まとめ

以上、子育てに関する新しい視座として、社会生物学的観点が生み出したいくつかの考え方を概説し、その中から特に親子の対立性に関わる問題点を検討した。Trivers (1974) のモデルを実証するには、少なくとも a から d までの四つのアプローチが考えられたが、そのどれをとっても単独では十分でなく、彼のモデルが描くほどには現実の離乳過程の理解は単純でない。

しかしながら、それにもかかわらず、そのモデルが親子の対立的側面に関する議論を賦活し、それにもとづく新たな子育て像・親子像を生み出したことの功績はいくら強調してもしすぎることはない。それがもたらした4つのアプローチは、これまでの検討からも明らかなように、それぞれが互いに相補的な関係にあるべきものである。そしてそれによって描かれる親子の対立性は、つまるところ親子の親和性とも相補的関係をもつ。子育ての問題を論ずるときには、そのような全体的枠組みの中に

研究の立場を位置づける必要がある。

5. マカカ属について

本研究は、マカカ属霊長類、とりわけニホンザルを中心にしてなされる。そこで、ここにおいて霊長類におけるマカカ属、さらにマカカ属におけるニホンザルの位置づけについて、Napier & Napier (1967, 1985)などを参考にして簡単に触れておこう。

霊長類（または霊長目, Primates）は、世界に200種以上が現存するといわれ、江原（1985a）によれば、それは一般的に次のような特徴、すなわち手足の把捉性の機能増大、視覚の発達、新脳化現象、妊娠期間の延長と胎児発育度の向上、養育期間の延長や、特徴的な頭骨の形状といったような特徴を共有するとされている。霊長類は原猿亜目と真猿亜目とに2分されるが、本研究で取り扱うマカカ属は、真猿亜目・狭鼻猿下目・オナガザル上科に分類される。

マカカ属は中型の昼行性霊長類であるが、尾の長さは種によって大きく異なる。また、頬袋と尻ダコが、マカカ属を形態的に特徴づけるもののひとつとされている。マカカ属の性的二型は、非常に顕著ではないものの、体格や犬歯の形状にかなりの程度みられる。

マカカ属の社会構造は、複雄群を基本とし、その中にははっきりした優劣関係が個体間に形成されている。そして、それを維持する高度な社会行動が発達している。

1年を通じて繁殖可能な種もあるが、多くのマカカ属の種には明確な繁殖期が存在している（Lancaster & Lee, 1965; Smith, 1984）。妊娠期間は165日前後とされているが、交尾期が何をきっかけに始まるのかについてはまだ結論が出ていない。繁殖期の存否は、本研究の課題である母子関係のあり方と不可分の重要な繁殖上の特性であるが、その点は後に結果を踏まえて若干の考察を行う。

マカカ属は、化石の分布から推測すると、古地中海沿岸に発生しその後アジアに進出したらしい（Delson, 1980; 江原, 1985b）。そして現在は、現生霊長類の中でもヒト以外で世界中に最も広く分布するサルであり、多様な生態学的条件下に生息している。マカカ属の1種であるニホンザルが、世界で最も高緯度の地域に生息する霊長類であることは、そのことをよく表している。そのこと自体、霊長類におけるマカカ属の高い適応性と繁殖力を意味するものであろう。この適応性と繁殖力の高さは、本研究のテーマである母子関係とも深くかかわる重要な事実であるが、この点は後に考察したい。マカカ属には、地上性を特徴とする種（バーバリーエイプ・タイワンザル・アカゲザル等）と樹上性を特徴とする種（シシオザル・ブタオザル等）がともに含まれており、それがマカカ属の広い分布と関係しているということもできる。マカカ属は、霊長類の中でもおそらく霊長類学の最も初期から、そしてまた最も盛んに研究されてきた属であろう。それは、マカカ属の高い繁殖能力や適応性と無関係では

ないと思われる。

マカカ属は、雄の生殖器の形態をもとに大きく4つのグループに分けることが可能であるという (Fooden, 1976, 1985)。その4グループとはすなわち、silenus-sylvanus (シシオザル・バーバリーエイプ) グループ、sinica (トクモンキー) グループ、fascicularis (カニクイザル) グループ、arctoides (ベニガオザル) グループである。silenus-sylvanusグループにはシシオザル・バーバリーエイプ以外にブタオザルなどが、sinicaグループにはトクモンキー以外にボンネットモンキー・アッサムモンキーなどが、fascicularisグループにはカニクイザル以外にニホンザル・アカゲザル・台湾ザルなどが、それぞれ含まれるとされる。この分類は、交尾行動などの行動的特徴とも対応するものである。これは、見方を変えればマカカ属の種分化と種間の勢力関係の結果の現れとみることもできる。一口にマカカ属と総称しても、その母子関係には多少とも種差が存在することは容易に推測できる。本研究においては、母子関係という行動的側面から複数の種のマカカ属を調べ、そのことによって彼らの繁殖戦略上の特徴を指摘してみたい。すでに Kaufman と Rosenblum は、silenus-sylvanusグループに分類されるブタオザルと sinicaグループに分類されるボンネットモンキーが、その母子関係において質的に大きく異なることを明らかにしているが (Kaufman & Rosenblum, 1969; Rosenblum & Kaufman, 1967)、本研究はその

点をさらに追求し、社会生物学的観点から、マカカ属の母子関係における種間の変異の存在をより包括的に説明したい。

6. 本研究の構想

霊長類の子が自立してゆく過程は、けっして単調な過程ではない (Horwich, 1974; Rijt-Plooij & Plooij, 1987)。それは実際には複雑多様な行動的やり取りによって達成されている。その過程を解明するためには、大きくって2つの方法、すなわち観察法と実験法がある。

母子を観察して相手に対する行動の量的・質的変化を母・子それぞれにおいて記述するというのが、通常の母子関係研究におけるもっとも基本的な研究方法である。相互作用とは、個体間における行動のやりとりの時間軸に沿った展開である。これを母子間のあらゆる行動にわたって行うことは相当こみいった分析になり困難であるが、ある特定の行動(母親によるものであれ子によるものであれ)に的を絞って、その行動を相手の何が引き起こし、またその行動によって相手がどう変わるかという分析を行うことは、比較的たやすい。

具体的な相互作用は実に複雑な相互影響的過程であり、それを母・子の各個体情報の記述のみから分析することには限界がある。母子関係を分析しようとするとき、母子のやりとりをそのまま観察するのではなく、人為的にその相互的影響性のループを断ち切ることによって、複

雑に絡み合った相互作用の構成要素を抽出することもできる。ただしそのためには、実験的手法の手助けが必要である。その一つの例が、さまざまな年齢段階にある子を母親から強制的に分離して一頭のみで飼育し、その個体の行動変容を調べるといふ、いわゆる隔離飼育である（糸魚川，1978；Minami，1975；根ヶ山，1978）。

本研究は、今まで述べてきた社会生物学的な考え方を背景に、霊長類、特にニホンザルとカニクイザルというマカカ属2種のサルを対象にして、母親から子への攻撃行動などの反発的行動と親和的行動の関連性に注目し、実験室及び野外においてさまざまな観察と実験の事態を設定することによって、母子関係の発達的变化、特に離乳と子の自立を多重的に明らかにするものである。以下に、本研究の全体的な構成の概略を説明する。

A. ニホンザルの母親における子への攻撃行動の研究

母子関係の発達的变化は、母子の具体的な行動的やり取りを通じて描き出すことができる。そして、母子を観察してそのそれぞれの相手に対する行動の量的・質的变化を記述するというのが、そのもっとも基本的な研究方法である。ここではまず問題発見的に、実験室と野外において、ニホンザルの母親の子に対する攻撃行動を含む母子の反発的・親和的諸相互作用を観察し、発達過程の概要を知る。実験室においては、条件の統制が比較的容易であり、母子相互の関係の発達的变化が、他による妨害

なしに観察できる。また野外集団においては、社会的・空間的に広がりをもった事態における母子関係の発達的变化が明らかにされる。さらに野外集団では給餌場面も観察されたが、これはBの研究へとつながる事態である。

B. ニホンザルおよびカニクイザルの離乳に関する実験的研究

母親による攻撃行動等の発現過程が、子の発達において社会生物学的にいかなる適応的な意味をもっているかを知るために、子の栄養摂取形態の発達的变化を明らかにする。子の栄養摂取は乳か固形物によってなされるのであり、その発達的变化の解明とは、乳と固形物のどちらにどの程度栄養的に依存しているかを、発達的に究明することである。そのために、分析的な実験事態を飼育下のニホンザルおよびカニクイザルにおいて設け、その発達的变化を抽出する試みを行う。

C. マカカ属霊長類における母親から子への反発性に関する比較研究

ここでは飼育下のさまざまなマカカ属霊長類における母子関係の発達的变化の特徴を明らかにする。種によって繁殖戦略に差があることが指摘されており、それは子の行動発達の速度や母親行動の質的・量的差として具体的に現れるとされている。異なる種間における母・子行動の比較を行うことは、母親の攻撃行動を含めた反発性

が繁殖上どのような適応的機能を果たしているかを知る有力な手段である。そこで飼育下という条件統制された事態でのマカカ属各種の母子観察を行ってその行動を比較し、マカカ属母子における反発性の繁殖戦略もしくは適応様式としての意味を探る。

II. 研究成果の報告

A. ニホンザルの母親における子への攻撃行動の研究

A-1. 実験室における母親から子への攻撃行動の研究

< 目的 >

多くの霊長類種において、母親は子の行動発達に非常に大きな役割を果たす。子の身体的・心理的な要求を満たすことの重要性はいうまでもなく、そこにおける母親の親和的な役割が多くの研究において強調されているが、一方でその反発的な関わりの意味も過小評価されてはならない。母子関係はむしろ、母親の親和的な側面と反発的な側面の両方に等しく注意を払うことによって、より包括的な理解に近づくことができる。

霊長類の母親行動の反発的な側面に言及した研究もないわけではない。たとえばHarlow & Harlow (1965) や Hansen (1966) はアカゲザルにおいて「罰」として、また Jensenら (1967, 1969) はブタオザルにおいて「離別 (leaving)」や「打叩 (hitting)」として、それぞれこの問題を扱った。本研究においては、霊長類の社会的相互作用により一般的にみられ、より高い客観性をもつと考えられる「攻撃行動」によって、母親の反発的な関わりを分析してみたい。母親の子に対する攻撃行動について知ることによって、母子の2者関係の発達的变化を

描き出すことができるであろうし、それはまたそこにみられる攻撃行動が霊長類の社会的関係全体の中でいかなる特性をもったものであるかについても、明らかにしてくれるであろう。

本研究は、そのような観点から、飼育下におけるニホンザル (Macaca fuscata) の母親が子に示す攻撃行動を観察し、その特徴と機能を指摘しようとするものである。それは、母子関係を社会生物学的に考察するという本論文の目的にかかわるさまざまな問題を提起するであろう。

< 方法 >

被験体： 本研究の被験体は、個別に飼育されているニホンザルの母子6対である。母親は4歳から10歳の間に岡山県勝山餌付け集団において捕獲された成体である。本研究で観察された子の出産時点での母親の年齢は、5歳から19歳までにわたっている。母親のうち2頭は初産個体であり、残り4頭が経産個体である。また子のうち3頭が雄であり、残り3頭が雌である。

手続き： 妊娠した被験体の成体雌を、個別に幅0.5 m、奥行き0.7 m、高さ1.5 mの檻に収容し、出産を待って観察が開始された。観察は、各母子対につき週1回15分間連続して行われ、それが生後1年間続けられた。各母子対の1年間での総観察時間は、それぞれ15時間であった。発現した行動は、その強弱にかかわらず5秒毎に記録され、それに基づいて生起率が求められ

た。

< 結果 >

生後初期の段階においては、母親は子に対して極めて親和的に接していた。母親の子に対する毛づくろい行動（grooming, グルーミング行動）は、子への親和的な行動の代表的なものの一つであるが、生後初期にはそれが多発し、その一方で攻撃行動は非常に少ない（図 A-1-1）。ここで扱った攻撃行動は、「咬む」・「手によって押さえつける、つかむ、打つ」・「とびかかる」・「手をすばやく伸ばす（missing strike; de Waal et al., 1976）」・「口を開けて威嚇する」である（以下の諸研究においても同様の行動を攻撃行動として扱った）。母親の毛づくろい行動は生後まもなく急減するが、それと反対に母親の攻撃行動は、子が4か月齢に達するまで急増し、その後に極めてゆっくりと減少していった。

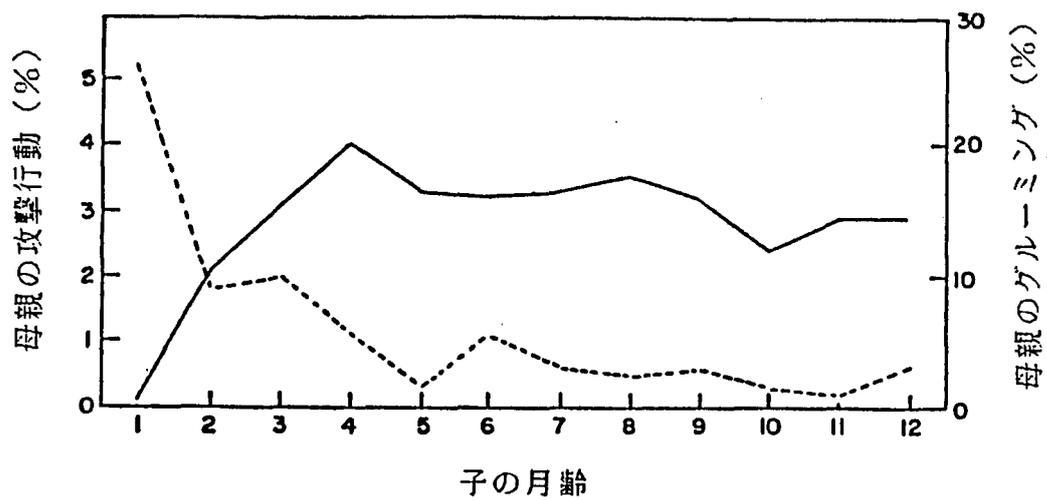
咬むことと威嚇することとがもっともよく発現した攻撃行動であったが、威嚇はその発現頻度が増加した後でそのまま高頻度を維持し続けるのに対し、咬みは生後4か月まで増加した後に減少を示した。咬む行動が威嚇よりもその生起頻度において上回っていた時期は、生後4か月間のみであった（表 A-1-1）。このことは、子が母親からより距離をとるようになったことの現れとも考えられるし、また母親の行動に対する子の反応性の発達によってもたらされたものであるとも考えられる。母

親の咬みに対して子は悲鳴をあげることが月齢に応じて増加したが、これも母親の咬む行動の強度が増してきたためという解釈と、子の反応性の増進のためという解釈の両方が考えられる。

母親の攻撃行動の規定因を探るため、攻撃の直前に発現した子の行動を分析した。結果を2か月毎にまとめたものが表A-1-2であるが、それによると一般的に母親の攻撃行動は、発達初期にはたとえば母親に手で触れるとか母親の上に乗るなどの子の接触性の行動にひきつづき発現することが多く、発達後期にはたとえば母親に接近するなどの非接触性の行動に続くことが多かった。ただし例外として、乳首への接触以外の口唇を用いた接触行動（すなわち、咬む、かじる、なめる）や母親の上へ飛び降りる、母親を軽く叩いて交渉に誘うといった接触行動に続く攻撃は、発達につれて増加する傾向があった。これらは、そのほとんどが母親への遊び的働きかけであることが共通した特徴である。

子は攻撃を受けると、表A-1-2でみたようなその攻撃の直前に行った行動をやめ、母親から遠ざかることが多かった（図A-1-2）。

図A-1-3は、母親と子の距離の隔たりが発達的にどう変化するかを図示したものである。母親と子の距離は、生後5か月の間増加した。後期における近接性の再発は、気温の低さによってもたらされたものかも知れない。子の位置移動行動は、生後5か月間にわたって増加



図A-1-1. 母親の子に対するグルーミング（破線）と攻撃行動（実線）。

表 A - 1 - 1. 母親の子に対する攻撃行動のパーセンテージ。

Behaviors	Month of offspring's age											
	1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th	8th	9th	10th	11th	12th
Biting	0.1	1.6	1.9	2.0	1.3	1.0	0.8	1.1	0.6	0.6	0.9	0.9
Attack	—	0.2	0.3	0.6	0.5	0.5	0.8	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5
Lunge	—	—	—	—	0.0	—	—	0.0	0.0	—	0.0	0.0
Missing strike	—	0.0	—	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.3	0.1
Threat	—	0.5	1.2	1.7	1.5	1.9	2.0	2.0	2.0	1.7	2.1	1.8

(—) indicates no data for that month.

- Biting : 咬む
 Attack : 手で打撃を与える
 Lunge : とびかかる
 Missing strike: 手をすばやく伸ばす
 Threat : 威嚇する

表A-1-2. 母親の攻撃行動を子の行動が誘発したパーセンテージ。

Behaviors	Offspring's age in months					
	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12
In contact with mother						
Clinging to mother and/or on mother's nipple	10.8	8.0	6.2	6.4	2.6	1.1
Manual contacts with mother	22.6	12.3	12.0	13.7	8.2	8.0
Riding on mother	16.1	23.4	20.1	12.6	10.7	8.3
Jumping at mother	3.2	5.1	0.7	0.8	0.4	—
Oral contacts with mother	3.2	2.0	3.3	4.5	6.4	2.7
Jumping down to mother	—	0.6	1.6	2.8	5.6	2.7
Jumping up from mother	—	0.3	0.3	1.4	1.7	0.8
Soliciting mother for interaction	—	2.0	1.0	5.9	5.6	1.1
Others	1.1	2.0	1.3	1.1	1.7	1.9
Unknown	8.6	12.3	14.9	12.0	6.4	14.0
Out of contact with mother						
Approaching mother	12.9	19.7	20.5	14.8	24.9	34.5
Visually orienting mother	1.1	4.0	3.9	6.7	9.0	7.6
Romping about mother	—	1.4	2.9	5.0	3.0	1.1
Vocalization	—	1.1	3.6	2.5	3.0	3.0
Others	2.2	0.3	0.7	0.3	—	0.4
Unknown	18.3	5.4	7.1	9.2	10.7	12.9

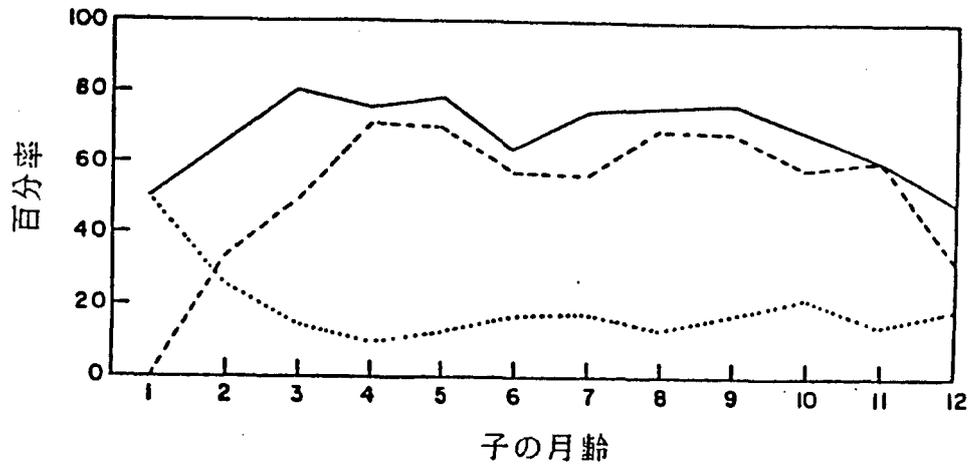
(—) indicates no data for that month.

母親への接触行動

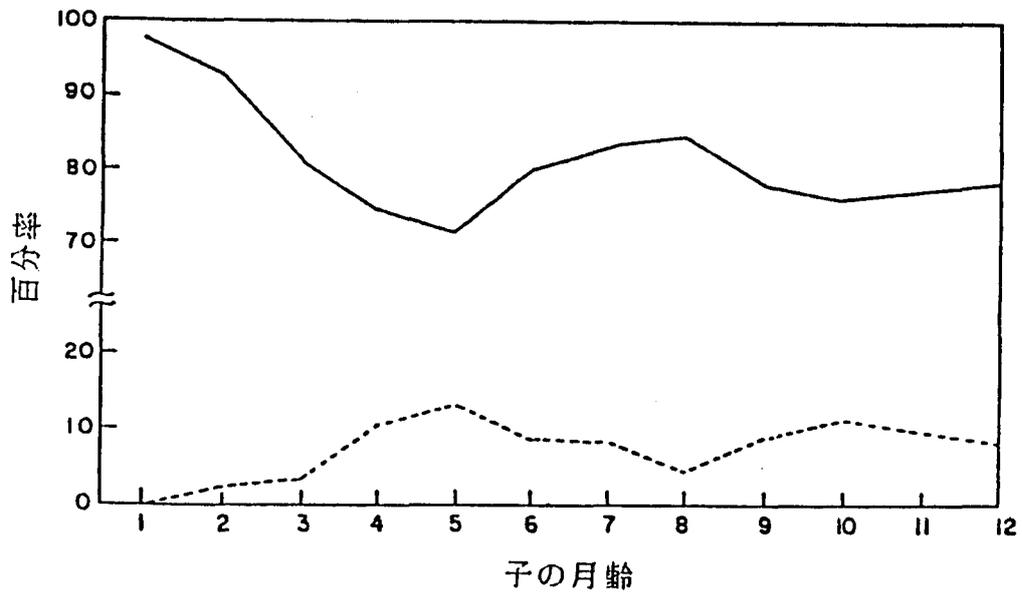
Clinging to mother and/or on mother's nipple	:しがみつく・乳頭に接触する
Manual contacts with mother	:手でさわる
Riding on mother	:乗る
Jumping at mother	:とびかかる
Oral contacts with mother	:口で接触する
Jumping down to mother	:とび降りる
Jumping up from mother	:けってとび上がる
Soliciting mother for interaction	:反応を誘う
Others	:その他
Unknown	:詳細不明

母親への非接触行動

Approaching mother	:接近する
Visually orienting mother	:見る
Romping about mother	:回りで暴れる
Vocalization	:声を発する
Others	:その他
Unknown	:詳細不明



図A-1-2. 母親の攻撃に対する子の反応：攻撃誘発行動の中止（実線），母親からのひきさがり（破線），明瞭な変化なし（点線）。



図A-1-3. 母子間の隔たり：0.5m以下（実線），1.0m以上（破線）。

し、逆に母親へのしがみつき行動は生後5か月の間減少した。これらの結果は、子の母親からの独立が5か月齢に達する頃に大きく達成されることを示唆している。

< 考察 >

ここで得られた結果から、母親の子に対する攻撃行動が、母親の親和的な行動や子の行動と対応をもって発達的に変化する行動であることが示されたといえよう。母親の攻撃行動は、主として子の母親に対する行動によって惹起されるものと見なしえた。その惹起行動を詳細にみると、母親の攻撃行動が、大部分はそれらの子の先行行動によって喚起された母親の苛立ちによるもの（Hinde & Spencer-Booth, 1967）であることが示唆される。

母親の攻撃行動と子のそれに対する反応としての母親からの遠ざかりは、生後4か月間にわたって増加し、また子の位置移動行動や母親へのしがみつき、さらに母子の隔たりによって示される子の母親からの独立傾向は、5か月齢になって大きく達成された。ここにみられる1か月のずれは、母親の攻撃行動が子の母親からの独立を促進したことを示唆しているのではなかろうか。このように、母親の子に対する攻撃行動の変化は、子の独立の単なる結果ではなく、むしろそれにある積極的な役割を果たすものであると考えられる。

集団下においては、母親は子にさほど多くの攻撃を向けないといわれている（Murray & Murdoch, 1977; Nash

1978)。筆者自身による野外餌付け集団の観察からも、そのような傾向はうかがい知ることができる（後述）。これらの事実は、本研究においてえられた結果が、過度に一般化されてはならないことを示している。空間の広さが「罰」の生起に影響をもっていることが指摘されており（Castell & Wilson, 1971）、さらに他個体の存否も何らかの効果を与えているに違いない。しかしながら、それらのことによって本研究の結果の重要性を過小評価すべきでもない。むしろ、限られた空間に母子を長期間拘束し、他個体の介入をいっさい絶った事態における本研究によって、ニホンザルの母子関係におけるある内在的かつ本質的な特徴があらわになったと考えるべきであろう。

通常の社会的文脈でみられる攻撃行動とは、相手に傷害を付加したり、他者を排除してある資源に優先的に到達したり、あるいは多者的事態において個体間の社会的親疎を主張したりするという機能をもっている（根ヶ山、1979；1981）。それらの機能のために、通常攻撃行動は大げさに誇張されて発現されることが多い。それに比べると、母親の子に対する攻撃は、次のような点において独自のものである。まず、それは通常、行動発現の持続時間が極めて短い。発達初期においては「咬む」という行動が優勢であるが、しかしながらその咬みは強度において弱く、子に傷を与えることはまずない。母親による攻撃行動は、子の発達に応じてその内容が徐々に変化し、

やがて威嚇が主となる。また発声をともなう攻撃は決してみられず、追跡という行動要素も極めてまれにしか発現しない。

これらの特徴は、母親から子に向けて生起する攻撃行動が、霊長類の攻撃的相互作用全体の中で独特なものであることを示している。それはとりもなおさず、母子という2者関係の特異性を反映したものである。すなわち母親から子への攻撃行動は、母子関係に特有のある機能を果たしていることが示唆される。本研究では、その機能を社会生物学的観点から探ってみようというのである。

A - 2. 野外餌付け集団における母親から子への攻撃行動の研究

< 目的 >

A - 1 の実験室的研究は、母親の子に対する攻撃行動が、その親和的行動とともに子育ての重要な機能を担っていることを示唆していた。本研究は、母子の相互的独立の過程を野外場面において究明し、母親の攻撃行動が子の行動発達にもつ意味とその規定要因の一端を、社会生物学的に離乳との関係で論じようとするものである。給餌という人為的操作は、霊長類の行動研究においては妨害的要因として消極的にうけとめられるきらいがあったが、ここではそれを一つの実験変数として積極的に位置づけ、それによって母子関係の発達的变化のある側面が顕在化されるものと考ええる。具体的には、野外餌付け集団において展開される攻撃行動を含めたさまざまな母子相互作用を観察すると同時に、子の固形物摂取の発達的变化を給餌場面における摂食行動の観察から調べ、両者の対応関係からその因果性を推測する。

さらに、給餌場面と非給餌場面とにおける同一母子の関係を比較することにより、給餌という操作によって母子関係にどのような変容が生ずるかを明らかにする。

< 方法 >

岡山県真庭郡勝山町神庭滝付近に生息する餌付けニホ

ンザル集団を対象に、1981年から1984年にかけて出生した8頭（雄雌各4頭）とその母親（血縁系順位をカウンターバランスさせた経産雌）について、各母子対につき月1回1日間の割で観察を行った。観察は、子が1か月齢に達した時点から開始され、子が12か月齢に達するか、もしくは母親が次の子を出産するまで続けられた。各母子毎に、1回の観察につき、朝の餌場入来から夕刻の餌場退出までの終日が充てられた。その間に朝夕計2回の給餌（大豆・小麦）が行われ、集団は通常午前の給餌後一旦山中に入るという移動パターンを示す（糸魚川、1982）。母子を同時に並行して観察することが原則であるが、両者が遠く隔たるとか、遮蔽物にさえぎられて同時に観察することが不可能であるなどの場合は、母親は無視して子が追跡された。

ここで扱う主たる観察場面は、給餌場面（給餌が始まり、観察対象とする母子が2頭とも摂餌を終えるまで）と、非給餌場面（非給餌時に、集団全体が餌場及びその近辺で安定して滞在している場面）の2場面である。昼間の山中遊動滞在時の観察は、雄の子4頭とその母親に対してのみ行われたが、個体の発見・追跡の極度の困難さゆえに、母子を実際に観察できた有効観察時間は少なかった。

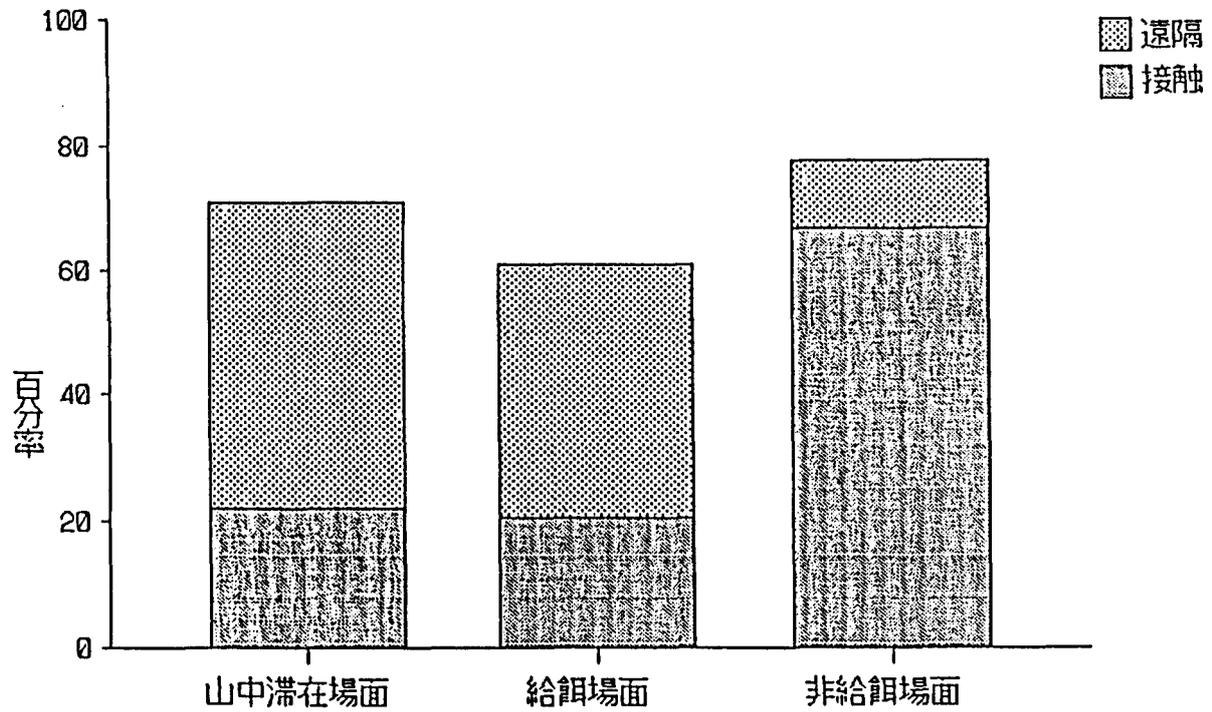
観察は、母子間の距離・母子の社会的相互作用・給餌時における子の摂食行動・母子それぞれの個体行動および他個体との社会的相互作用について行われた。それら

について、1分間を単位時間として生起がフィールドノートに記録された。観察に充てられた総時間数は565時間であったが、有効観察時間は合計330時間であった。結果は、すべて子の月齢毎に中央値を代表値として示している。

< 結果 >

前述の通り、勝山集団は規則的な日内変動性をもった遊動パターンを示す。観察された集団の状況は大別して、①餌場近辺での非給餌場面、②給餌場面、③遊動場面、④山中での滞在場面、の4種類に区別することが可能であった。

図A-2-1は、そのうちの③を除く3場面での、対象母子の2者間距離を示したものである。これを見ればわかるように、母子関係は集団の状況に大きく規定される。母子間距離からは、山中滞在場面がむしろ給餌場面に近いことが示された。実際、山中でサル達は主として採食を行い、子はしばしば母親から離れて他の個体と遊ぶ。したがって、山中から餌場近辺に出現してきて動きの少ない非給餌場面とは、文字どおり彼らが休息している時間なのかも知れない。ここではとりあえず、観察時間の豊富な非給餌場面と給餌場面とに分析の対象を絞り、その二つの異なった位相における母子関係のあり方を明らかにしよう。



図A-2-1. 母子間距離の場面比較。遠隔とは、5m以上の距離もしくは遮蔽物により直接の視覚的接触が不可能な場合をさす。

非給餌場面

まず、母子の独立過程を把握するために、母子間距離の発達的变化をみる（図 A-2-2）。大まかな傾向としては、1年間を通じて距離の増大することが示されているが、より詳細にみるならば、前半の半年間には隔たりが少なく、6か月齢を越えると遠隔的位置関係が恒常的に高頻度となる。3～4か月齢までは母子の隔たりは非常に小さい、といった特徴が指摘できる。

では、そのような母子間距離の変化は、母子のどのような行動の増減と対応するのであろうか。それを知るために、母子間の身体接触をもたらす母親の抱き行動（図 A-2-3）、毛づくろい行動（図 A-2-4）、子のしがみつき行動（図 A-2-5）の発達的变化を検討する。

まず、母親の抱き行動と毛づくろい行動についてであるが、両行動をみる限り、母親が距離の変化に対応した身体接触志向行動を示しているということにはなかった。子への毛づくろい行動は、12か月間にわたってほとんど一定の生起率で発現しているし、抱き行動にいたっては、むしろ1年間の中間期に多発している。この時期の多発は、ちょうどこの頃が厳寒期にあたっていることと深い関係があると思われる。従来報告に比べると、出産直後の抱き行動の頻度が少ないようであるが、それはその行動の最も多発する生後1か月未満の観察が本研究においてなされていないことが一因と考えられる。

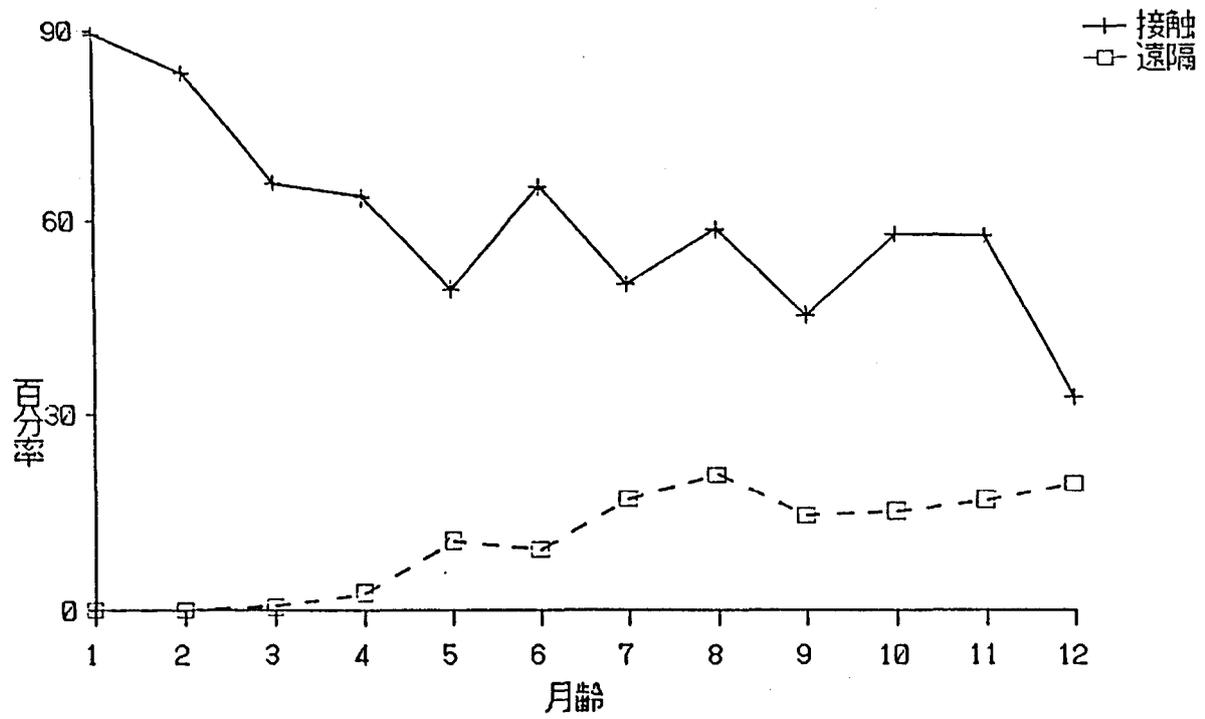
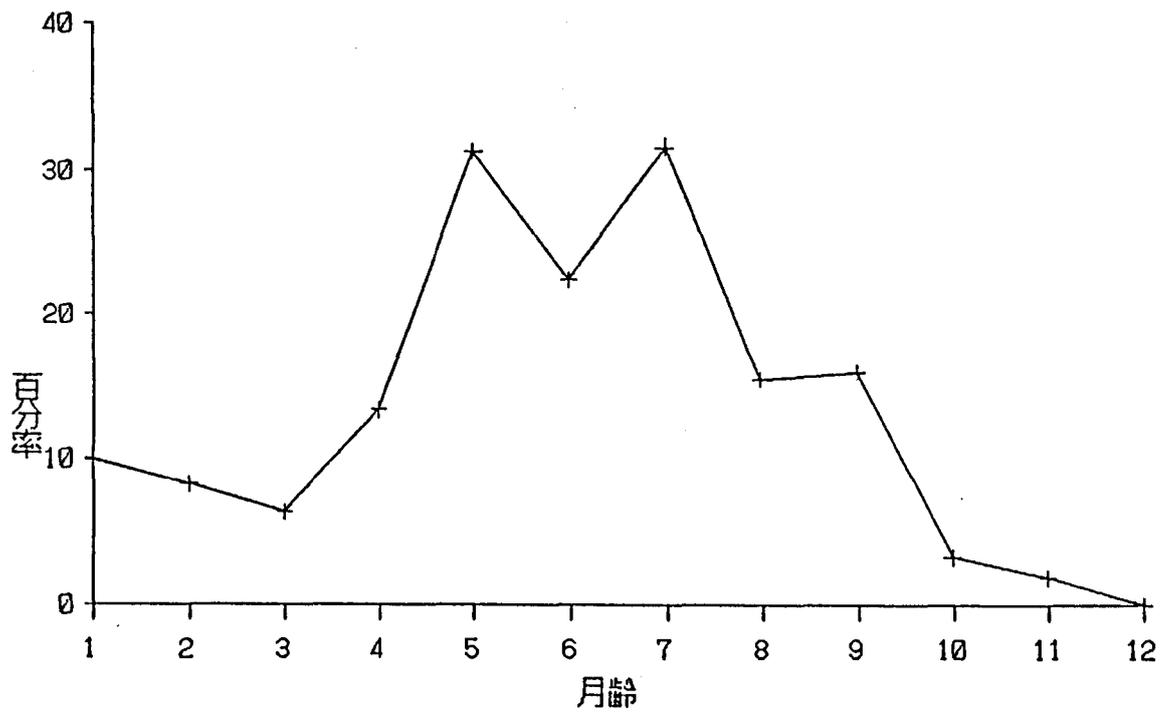
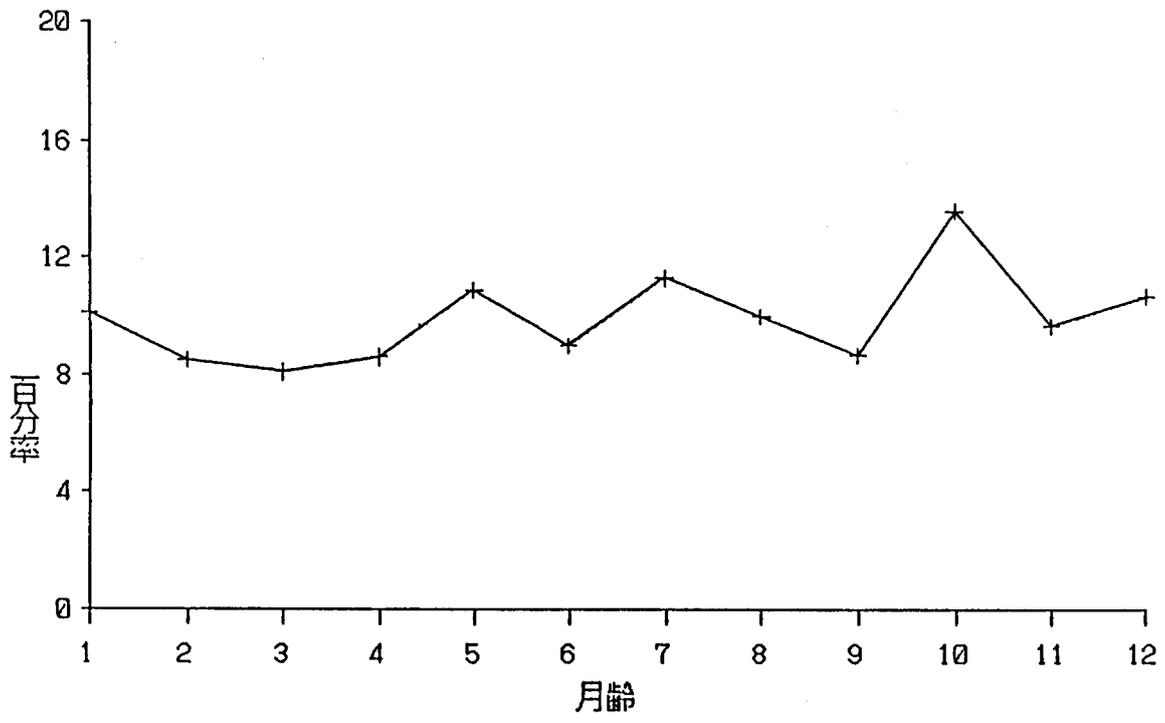


図 A - 2 - 2. 非給餌場面における母子間距離。



図A-2-3. 非給餌場面における母親の子に対する抱き行動。



図A-2-4. 非給餌場面における母親の子に対する毛づくろい行動。

一方、子のしがみつきの行動（図 A - 2 - 5）は、明らかに母子間距離の増大と負の対応を示している。ここでいうしがみつきの行動には、腹部・腹部外を問わず、母親のいかなる身体部位に向けられたものも含まれるが、その子による身体接触志向行動は、1年間の前半に顕著な減少を示し、その後低レベルを維持している。

しかしながら、母子間距離と子のしがみつきの行動の対応はあくまでも対応関係に過ぎず、子が母子相互独立の主導権をもっていることを意味するものではない。母子の隔たりをさらに因果的に説明するためには、少なくとも母親の子に対する反発的行動と、子の母親以外の個体との交渉の実態を明らかにせねばならない。

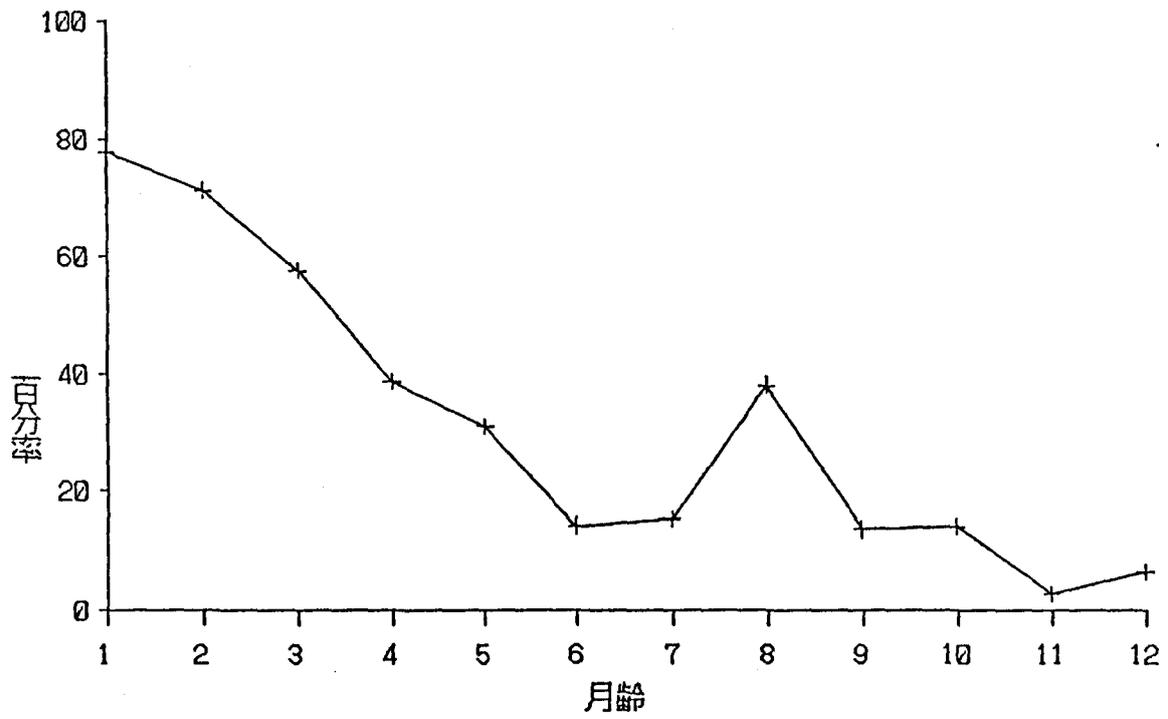
母親の反発的行動として、攻撃行動（咬む、つかむ、打つ、威嚇するなど）と拒否行動（払いのける、子の接近を拒むなど）が分析された。攻撃行動とは、咬むことを最終行動とする一連の行動群からなっており、相手に対する物理的・心理的加圧行為である。それゆえ、結果として遠ざけることになるとしても、攻撃行動は相手を指向し相手に近づくことをその行動成分として持っている。それに対し拒否行動は、咬むという文脈から外れた行動であり、むしろ相手を直接的に遠ざける行動型から成り立つ。

そのような差異にもかかわらず、非給餌場面では攻撃行動も拒否行動も、その発現パターンは基本的に酷似していた（図 A - 2 - 6, 7）。攻撃行動は子が生後3か

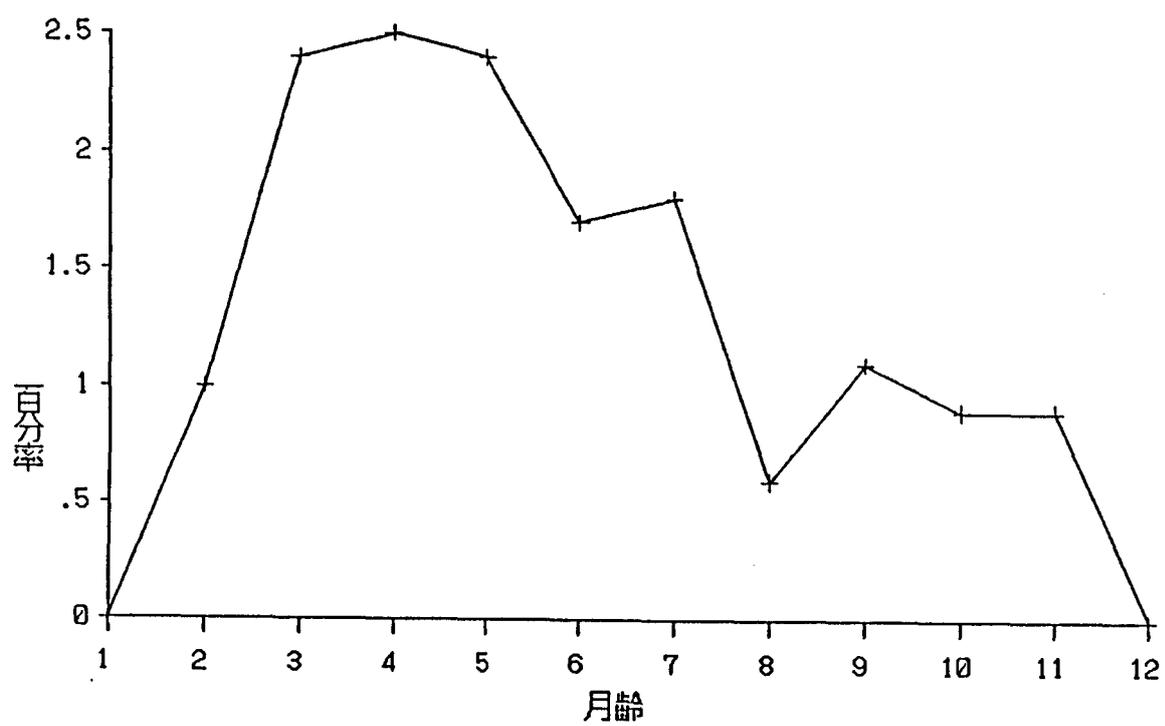
月齢に達するまで急激に増加し、その後5か月齢まで高頻度を維持した後に再び急減する。他方、拒否行動についても、初期の増加が緩徐であるものの、5か月齢でピークを迎えた後減少を示している。すなわちいずれも、母子の隔たりの増大と子のしがみつき減少によって表される母子相互独立の時期までに増大をみせ減少に転じていたのである。また、攻撃行動における3か月齢までの急増は、母子間接触におけるその間の急な減少とも対応している。

その一方で、子による他個体との交渉（ここでは、身体接触をとまなう全ての社会的相互作用および接近の意）は、生後5か月間増加をみせるが、安定した傾向を示しているとはいえない（図A-2-8）。

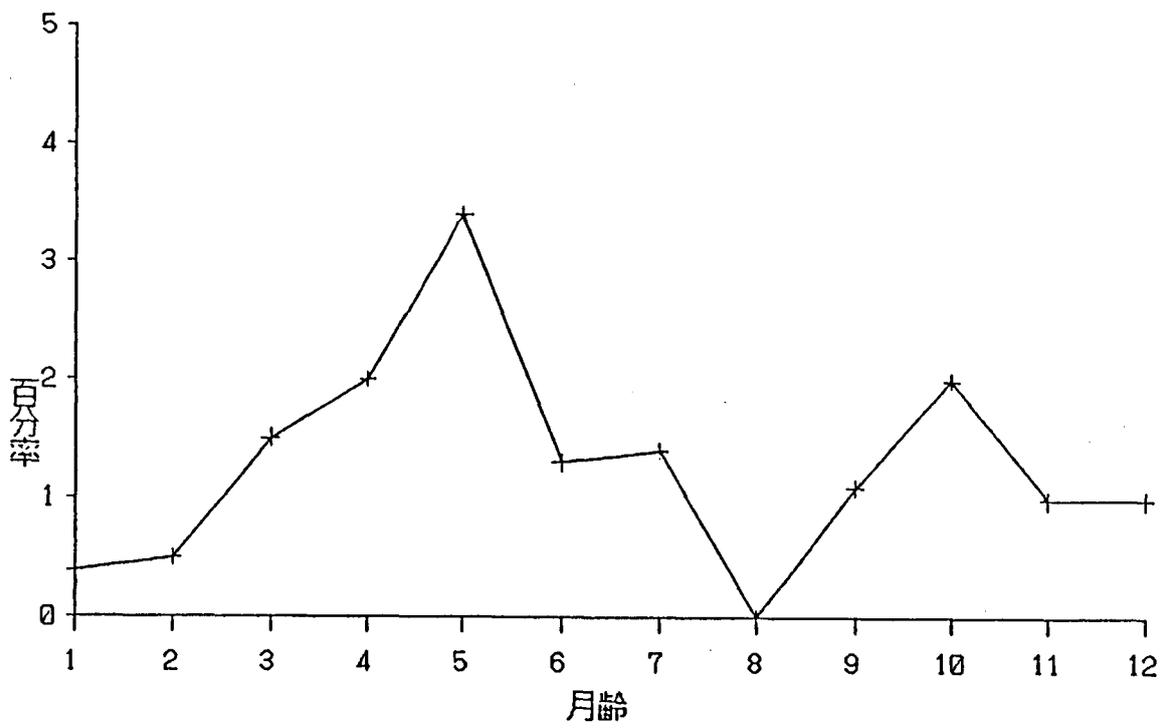
図A-2-9は、非給餌場面と山中滞在場面を含めて、母・子それぞれの相手に対する近接志向性を数量化して図示したものである。ここでは、たがいに相手から1m以内の距離に近づくことを相手への「接近」、1m以上の距離にはなれることを相手からの「分離」とした上で、 $\frac{\text{接近の回数}}{\text{接近の回数} + \text{分離の回数}}$ を各母子の近接志向性の指標とした。これによれば、子はその発達にもかかわらず一貫して母親への強い近接志向性を維持しており、むしろそれは徐々に増加しているとさえいえる。一方母親は、子が1～2か月齢の時点でこそ子と近接した値を示すが、その後近接傾向は徐々に減じ、1年の後半にはほとんど失われてしまう。



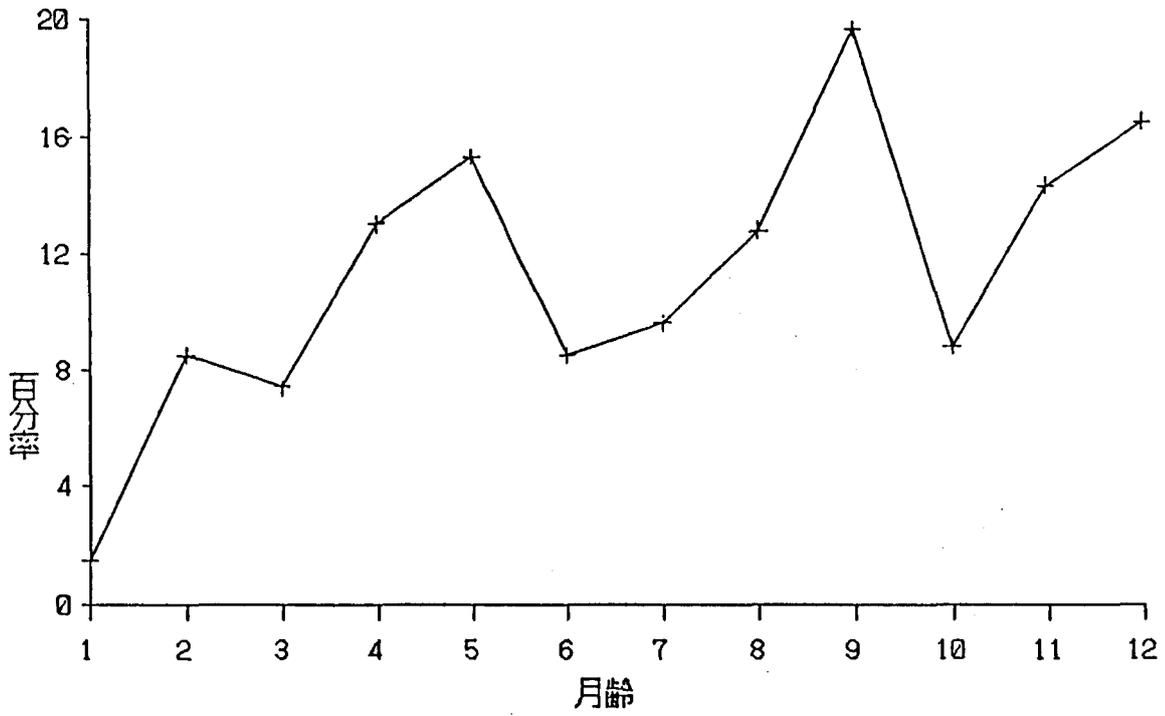
図A-2-5. 非給餌場面における子の母親に対するしがみつき行動。



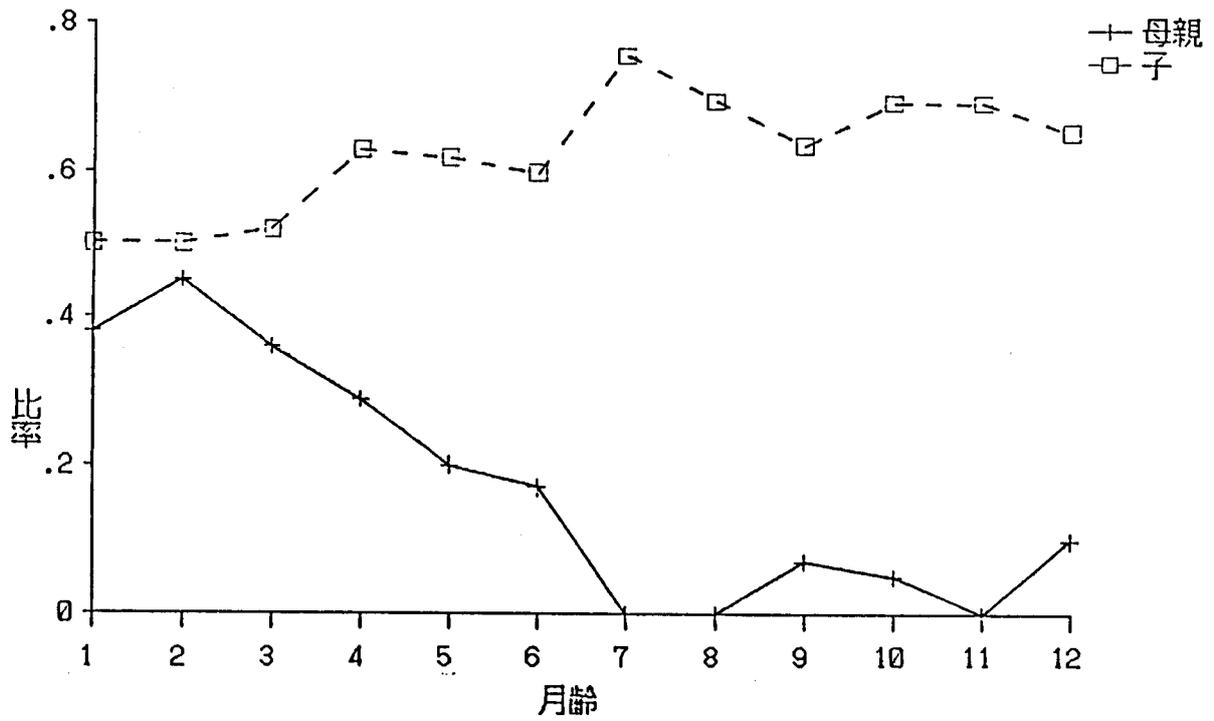
図A-2-6. 非給餌場面における母親の子に対する攻撃行動。



図A-2-7. 非給餌場面における母親の子に対する拒否行動。



図A-2-8. 非給餌場面における子の他個体との交渉。



図A-2-9. 非給餌場面及び山中滞在場面における母親・子の相手に対する近接志向性。数値は、 $\frac{\text{接近回数}}{\text{接近回数} + \text{分離回数}}$ によって求められた。

以上を総合すると、母子の相互独立は、子の側よりもむしろ母親の側によって推進されているようであるといえる。子の側からみると、母親に対するしがみつきが減じ、他個体との社会的交渉が増加するとはいうものの、母親への近接志向性は1年を通じて高レベルに維持されている。

母子の相互独立が母親の子に対する反発的行動によって促進されているとすれば、そこにはいかなるメカニズムが想定されるのであろうか。次に給餌場面の母子関係を検討することによって、その究明を試みよう。

給餌場面

もし母子関係が、子の栄養摂取に関して拮抗的意味合いをもつものであるとすれば、給餌場面における観察は、母子関係におけるある側面での発達的变化を明瞭に描き出してくれるのではないか。また、非給餌の場面では母子の状態及びその周囲の状況がまった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もできる。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、一つの実験的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。

まず最初に、給餌場面における母子間距離をみる（図A-2-10）。給餌場面では、母親の関心が餌に集中

するため、もし子の成長にともない母親から子に対する近接志向性が減少し、栄養摂取に関して母子間に拮抗的關係が増大するものならば、また子も、自らの摂餌のためには母親の身体から離れることが多くなるとすれば、非給餌場面よりも給餌場面においてより明瞭に母子の相互独立が反映されるはずである。図によれば、その仮説通り子の生後3か月間にわたって一気に接触が減り、6か月齢まで隔たりが増大し続ける。このように、非給餌場面において示唆された二つの発達の節目は、給餌場面においてよりはっきりと認めることができた。

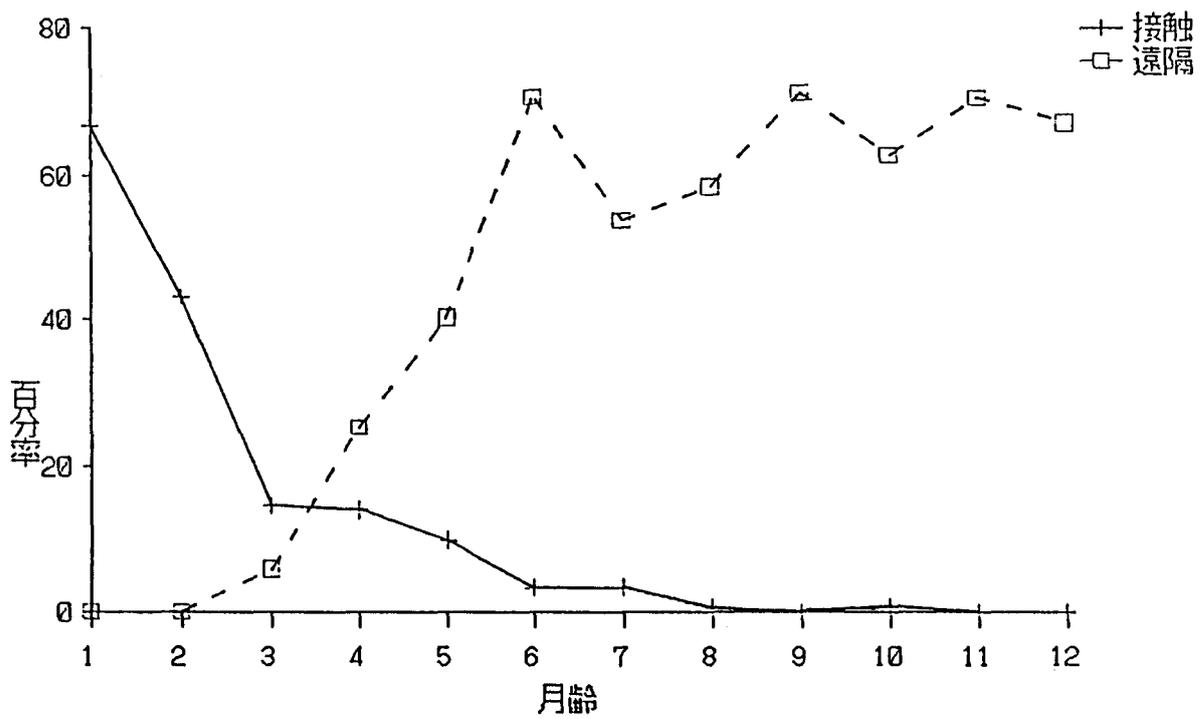
母親から子に対する抱き行動、毛づくろい行動は、子が1か月齢の時点を除きほとんどみられない（図A-2-11, 12）。ここにも、給餌場面において母親が子を放置する傾向の増大することがうかがえる。これらの母親行動の生起率は、非給餌場面のそれとは顕著な差異を示しているが、このようにこれらの行動は場面規定性が強く、生起率の変動が激しい。それゆえに母親による子からの独立過程をある限定された場面での行動のみから読み取るとは避けねばならない。

一方、子の母親に対するしがみつき行動については、非給餌場面と比べるとやや頻度は少ないものの、それと類似した傾向を示している（図A-2-13）。この点からも、子の母親に対するしがみつき行動の減少は、子の独立性をある程度忠実に反映したものと考えることができよう。

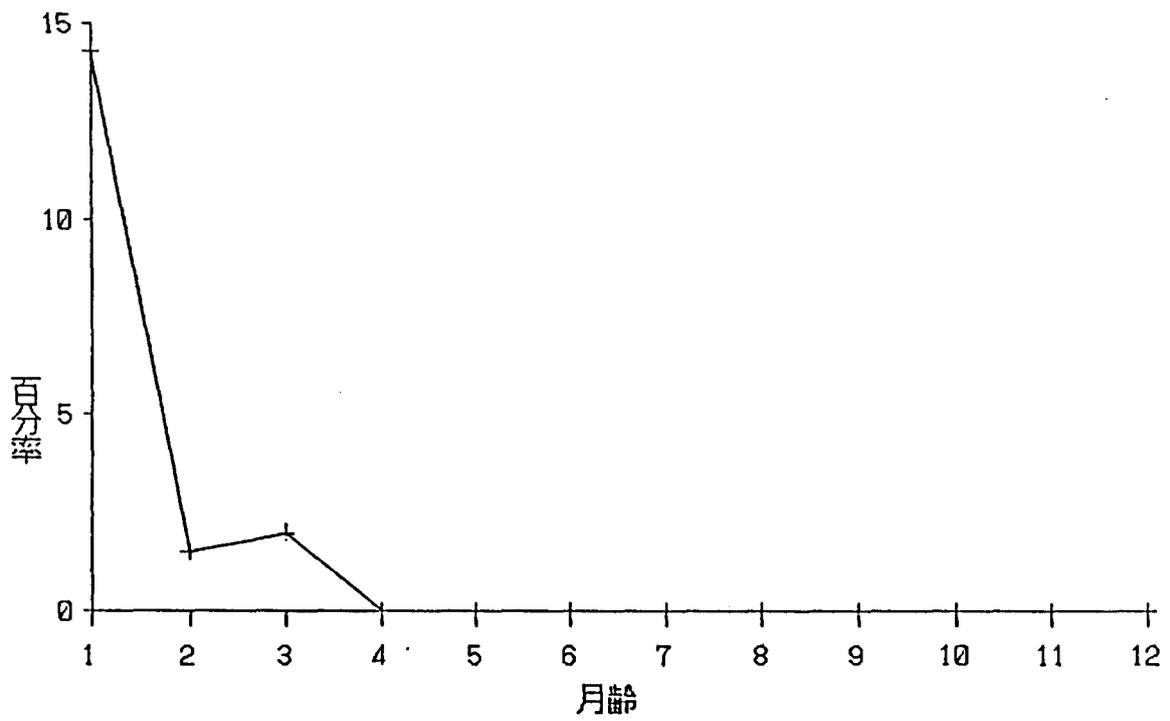
給餌場面における母親の子に対する反発的行動として、図 A - 2 - 1 4 に拒否行動を示した。拒否行動は、非給餌場面と同様に 1 年の前半にピークがあり、やがて減少した。ただし、子の 1 か月齢の時点ですでに高い値を示しているところが顕著な差として指摘できる。他方攻撃行動は、本観察対象母子の中央値としては 1 2 か月間を通じてすべて 0 % であり、同じ反発的行動といってもこの点に拒否行動との明らかな差がみられた。

給餌場面では、母子が同時に餌を食べ終わるということはまずない。子は母親よりも早く食べ終わり、母親が食べ終わるのを遊び仲間とともに適当な場所で待ち、母親と一緒に餌場を退出することが多い。子が発達すると子同士のグループのみで退出することもしばしばみられるようになるが、いずれにせよ給餌場面では、そのような摂餌後の子に社会的遊びがよくみられる。図 A - 2 - 1 5 に示された交渉の内容はそういった社会的遊びが中心であるが、それは 1 年間の前半で増加し、後半はむしろ減少している。この減少は、摂餌以外の行動に時間が費やされることが少なくなるためと考えられる。

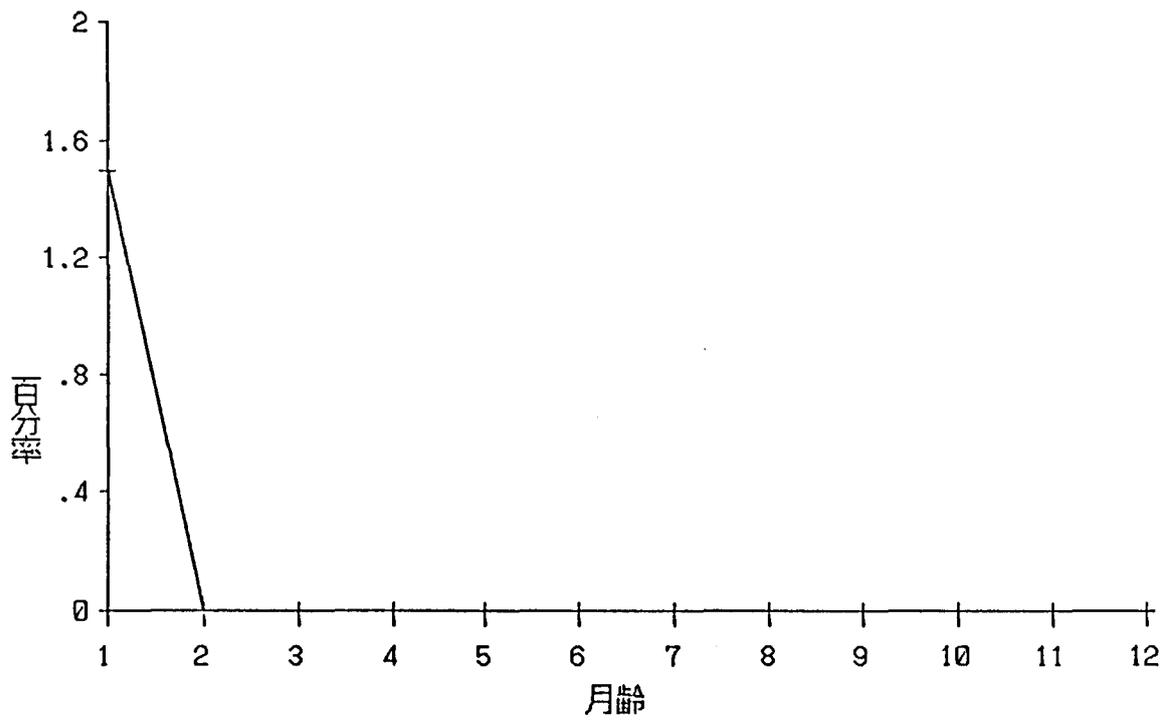
さてここで、母子独立の重要な契機と考えられる子の離乳過程を知るために、子の摂餌行動の発達的变化を調べてみよう。摂餌行動とは、具体的には給餌場面で与えられた小麦等に対する摂取をさす。とはいえ、野外における肉眼観察では嚥下までは確認できないので、ここではもっぱら餌が口中に取り込まれることをもって摂取と



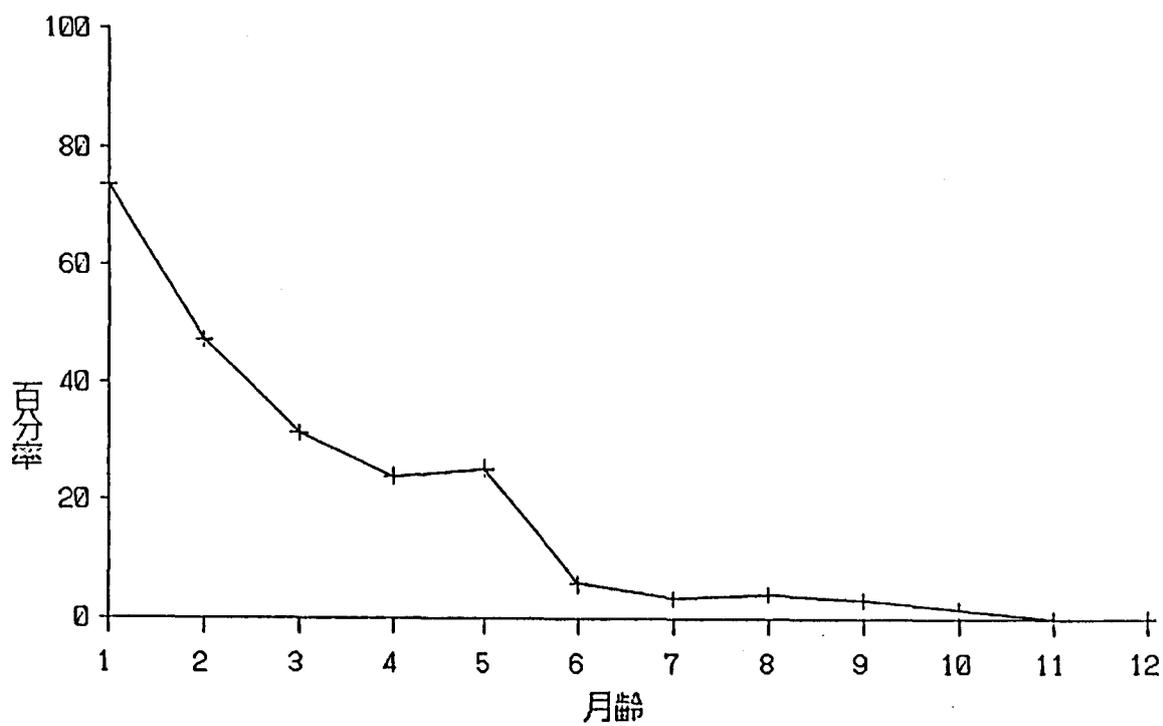
図A-2-10. 給餌場面における母子間距離。



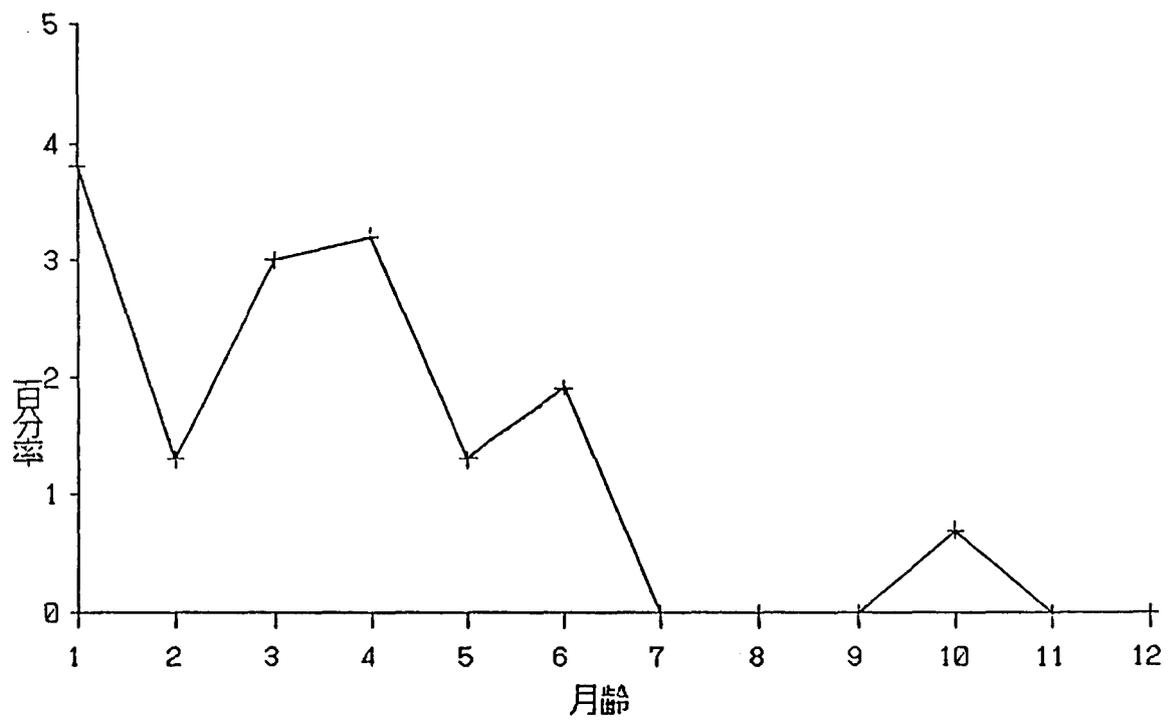
図A-2-11. 給餌場面における母親の子に対する抱き行動。



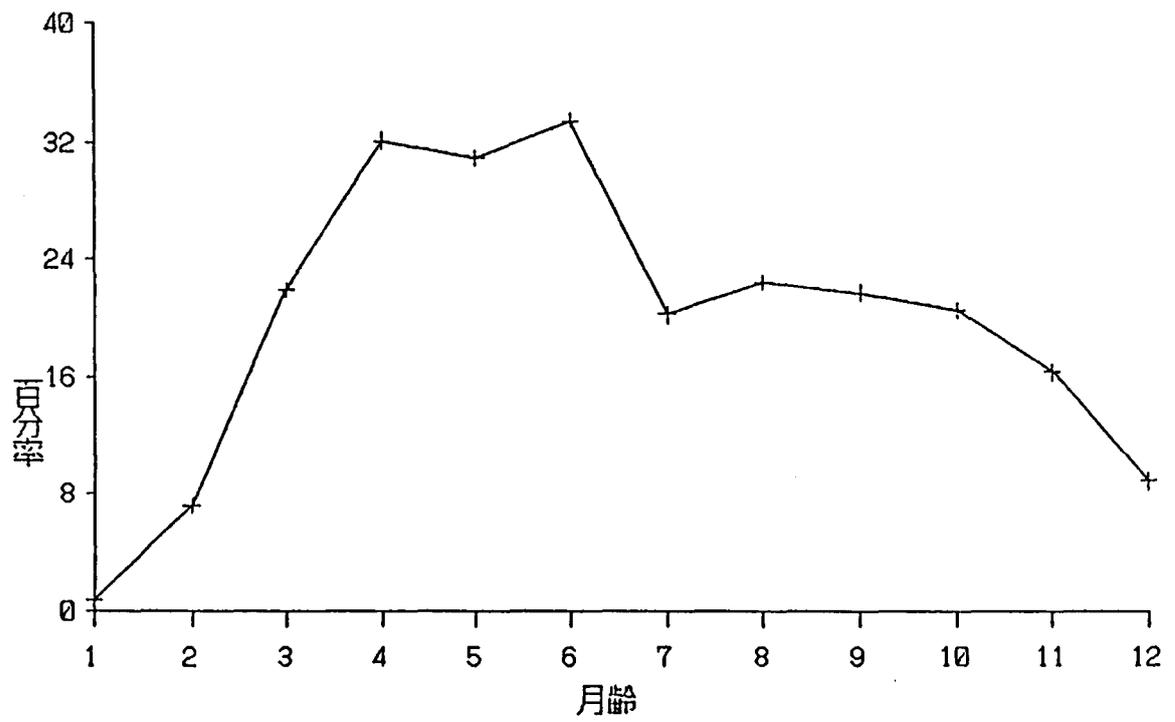
図A-2-12. 給餌場面における母親の子に対する毛づくろい行動。



図A-2-13. 給餌場面における子の母親に対するしがみつき行動。



図A-2-14. 給餌場面における母親の子に対する拒否行動。

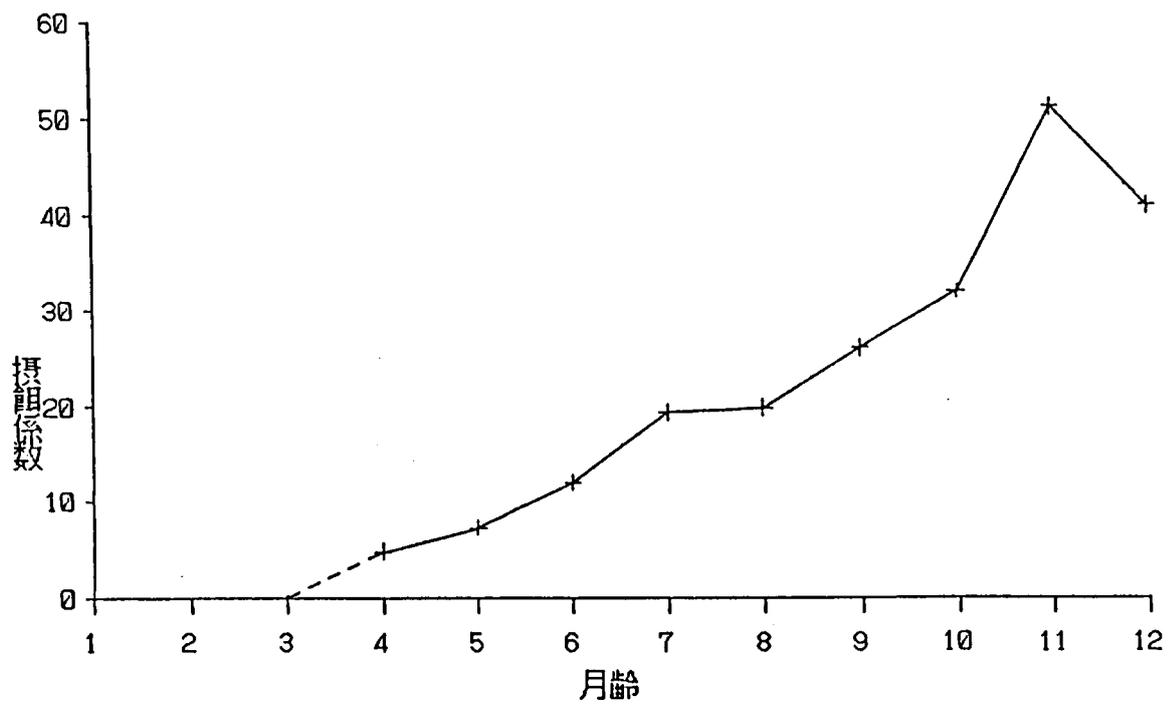


図A-2-15. 給餌場面における子の他個体との交渉。

した。

もちろん一旦口に取り込んだ固形物が必ず嚥下されるとは限らないし、また人間の与える餌以外に自由に採食を行いうるため、この行動をもって固形物摂取の発達とすることは必ずしもできないが、その発達的变化をかなり忠実に反映するものであると考えて差し支えはなからう。固形物摂取は離乳の重要な要素であり、その増大は母親の栄養補給の負担を大幅に軽減するであろう。母親の子に対する反発性は、そのような文脈において機能していたと考えることが可能である。

実際に調べたのは、給餌時における子の摂餌行動の、単位時間を1分間とした生起コマ数と、比較的長く続いた摂餌bout（摂餌は、給餌場面中まんべんなく行われるのではなく、位置移動その他で分断された複数のboutによって構成される）ごとにおける摂取された小麦の粒数とその摂取所要時間（秒）であった。後者からは、摂取小麦数を所要秒数で割り込んだ摂餌速度が算出された。摂餌の絶対総量は計測しなかったが、上記の摂餌生起コマ数と摂餌速度とを掛け合わせることにより、1日当りの摂餌量の変化を近似的に求めることはできる。そうした処理によって求められた数値をここでは摂餌係数とよび、図A-2-16にその中央値を示した。摂餌速度を算出するためには、摂餌がある程度連続的になされboutを構成する必要があるが、3か月齢までは摂餌がきわめて散発的かつ不規則であったため、正確な数値を求める



図A-2-16. 給餌場面における子の摂餌回数。数値は、摂餌行動の生起コマ数×1秒当りの摂餌量によって求められた。

ことが不可能であった。その値は実質的に0に非常に近いので、3か月と4か月の間は図のように破線で結んである。

図A-2-16によれば、4か月齢から摂餌が顕著に増加し、それ以降ほぼ単調な増加傾向を示していることがわかる。したがってここでみる限り、3～4か月齢という時期は母子関係の大きな転機と考えられる。母親の反発的行動がこのあたりから高い値をしばらく維持した後、後に減少するのは、実に意味のある対応ということになる。

< 考察 >

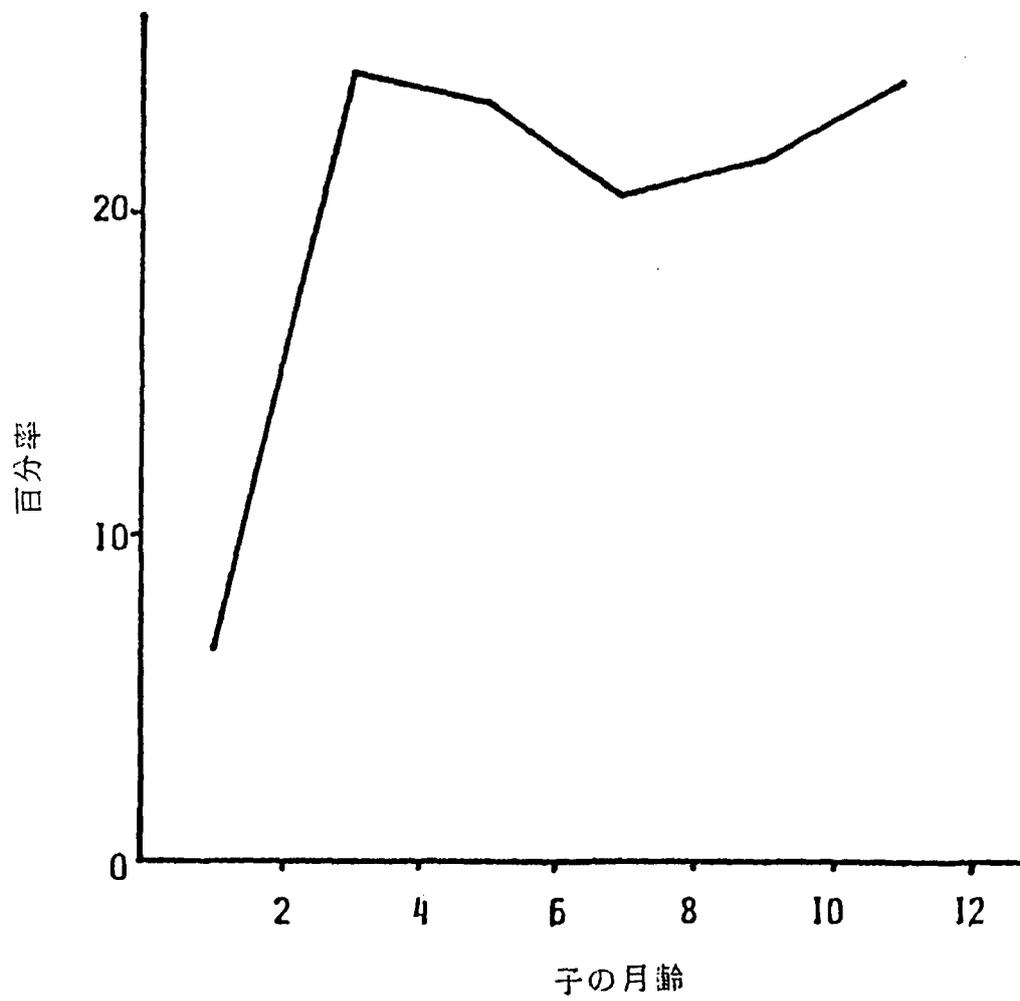
本研究においては、集団場面におけるニホンザルの社会化の出発点としての初期母子関係を取りあげ、その相互独立過程を描写し、またその機序について、母親の反発的行動との関連で若干の指摘を行った。それらは、まず、母子両者の相互的な独立は子が4か月齢になる前後の時期に大きな変節点がみられること、それはどちらかといえば母親の側によって推進される過程であること、さらにそこには子の栄養摂取の手段が母乳から固形物へ移行するという変化が横たわっていること、などに要約できよう。

A-1において、飼育ニホンザルにおいても母親から子への攻撃行動が子の生後4か月間増加し続け、それが子の独立を促進する機能をもつことを示した。その傾向

は野外場面でも追認されたのであり、そのメカニズムの普遍性が確かめられた。ただし、実験室場面の方がその発現頻度ははるかに高く、かつ高レベルが長期にわたり維持された。図 A - 2 - 17 は、図 A - 1 - 1 の資料の単位時間を、図 A - 2 - 6 と同じく 15 秒に修正して再集計し、描き直したものである。この結果は、母子をとりまく空間の余裕が飼育事態下ではきわめて制限されていて、母子が四六時中近接を余儀なくされていることや、他個体など交渉の相手が飼育下では存在しないことなどによって生じたものであろう。

初期母子関係は、そこを経由して子がさらに外界へ向かう重要な通過点であり、そこをどう経由するかが後の社会化に大きく影響する。本研究はあくまでも子と母親が互いに互いに分離独立してゆくかの究明に焦点を絞ったが、子の性・母親の血縁系順位・出産歴など、初期母子関係のあり方を規定する要因は数多い。今後はそのような要因の関与の分析と同時に、初期母子関係のその後に及ぼす影響なども見極める必要があるだろう。

この研究から明らかになったように、子の成長にともなって発現しその離乳を促進する母親の攻撃性は、子の保護の必要性が減少することと深く関係している。保護性の減少は、母親自身の内的要因と子のもつ外的要因の両方によってもたらされるものであろう。次に B では、実験的手法を用いて、ニホンザルとカニクイザル母子の保護性と攻撃性の関連に関する分析を試みる。



図A-2-17. 実験室事態における母親から子に対する攻撃行動の生起率。

B. ニホンザル及びカニクイザルの離乳に関する実験的研究

B-1. 搾乳法を用いたニホンザルの研究

A-2の餌付け集団における研究の中で、母子関係の発達的变化と子の摂食行動の発達の対応について、予備的に明らかにした。本研究はそれを受けて、母親の攻撃性と子の離乳の関係をより実証的に究明するために、実験場面を設定したものである。

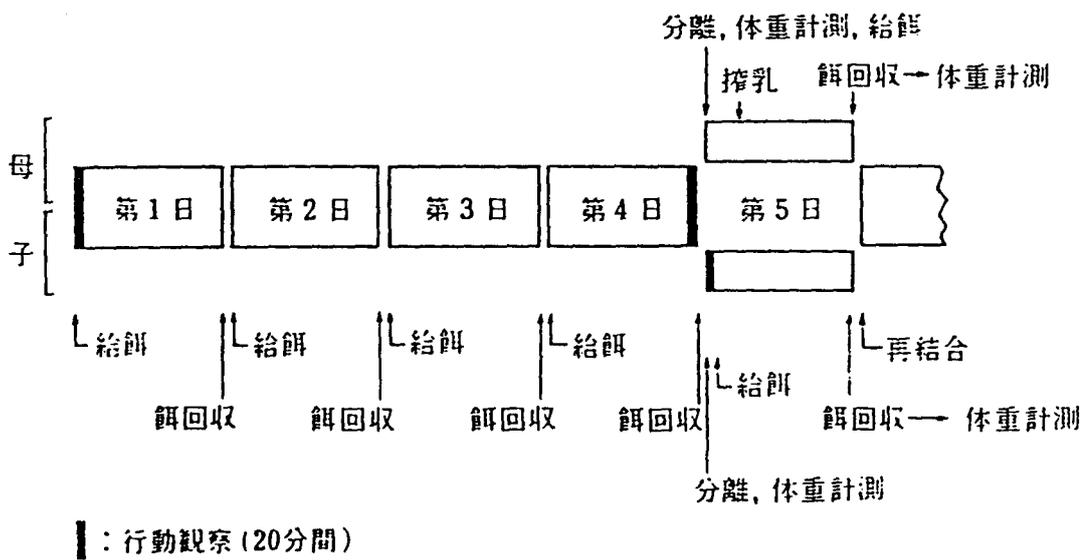
離乳の定義については議論のあるところであるが(Martin, 1984, 1985; Counsilman & Lim, 1985), ここではひとまず離乳を、子の生存を保障する栄養の確保が、母乳を通じてなされる状態から子自身の固形物摂取を通じてなされる状態へと変化する過程として捉えることとする。そして、その過程が実際の母子間の相互作用とどう対応するのかを調べるのが、本研究の目的である。この研究は、Altmann(1980)から着想された(序章4-b参照)。本研究は、その発想を引き継ぎ、より実証的に離乳の過程を分析しようとするものである。とくに、離乳が母乳の減少を契機として母親主導型で生ずるのか、それとも子の固形物摂取の増大がまず先行し、それに続いて泌乳量の減少がもたらされるのかを実験的に明らかにし、それをもとにAで述べた母親の攻撃行動の生起が時期的にどう対応するかを考える。そうすることによっ

て、母親による子への攻撃行動の直接・間接的な機能についてのより確かな社会生物学的示唆がえられるであろう。具体的には、実験室において、一方では母親から定期的に搾乳することによって泌乳量の変化を、他方では子の固形物摂取量の測定と摂食行動の直接観察によって固形物摂取の過程を、それぞれ明らかにする。

< 方法 >

被験体： 飼育ニホンザル母子3組。いずれも母親は野外の餌付け集団において6年以上生育したサルであり、実験開始時点で6歳から17歳であった。3組のうち1組のみ母親が初産のケースであったが、この母親は、捕獲し実験室での飼育を開始した直後に本被験体となる子を生んだという特殊性をもっていた。子の性は、2頭が雌で残る1頭が雄であった。

手続き： 本研究は、定常の給餌事態の観察と実験の2つの部分からなる。飼育サルには通常1日に1回午前中に給餌（オリエンタル酵母工業製サル用固形飼料AB型および野菜・果物）がなされるが、定常観察とは、その時間帯に固形飼料AB型のみ与え、母子によるその摂食行動を観察するものであり、各母子最低週1回、固形物摂取が子に発現し急速に増大する時期には週2～3回の割合で観察が行われた。いずれも観察時間は1回につき15分間である。結果は、ここでは1か月毎にまとめて示される。



図B-1-1. 実験手続き。

実験は、子による固形物摂取量と母親の泌乳量の変化を定量的に追跡するために0.5か月毎になされたもので、図B-1-1のような手続きをとった。まず、最初の4日間はサルに食べきれないだけの十分な餌が与えられ、サルの食欲のレベルが統制される。そして5日目に母子分離が行われる。分離後、母子ともに体重計測が行われ、さらにそれぞれが個別檻に入れられ、あらかじめ計量してある十分な量のAB型固形飼料がそれぞれに与えられる。そして、約24時間後に残った餌が回収され、その乾燥重量を投与量から差し引いて摂取量が算出される。また、母親は子からの分離4時間後に塩酸ケタミン（三共株式会社「動物用ケタラール」）によって麻酔され、搾乳が行われる。搾乳は、サルを座位に保定し、人間が手によって直接乳汁をしぼり出すという方法によって行われた。搾乳を助けるために、あらかじめ両乳房を温湿布しておく。図には1日目の最初と分離直前、および分離直後に各20分間のビデオ観察がなされたことが示されているが、その結果はここでは触れない。なお、給餌は檻の前面に取り付けられた給餌皿に対してなされた。

< 結果 >

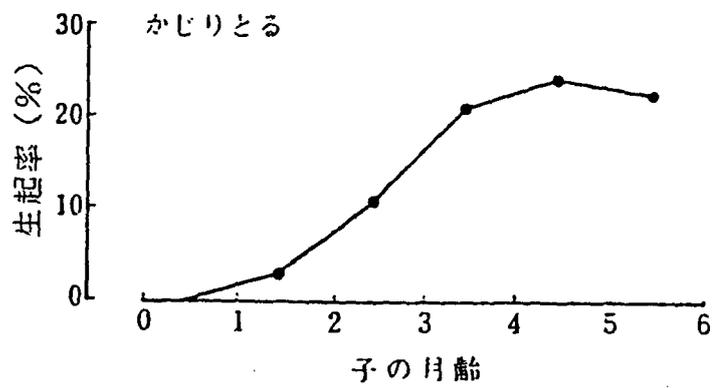
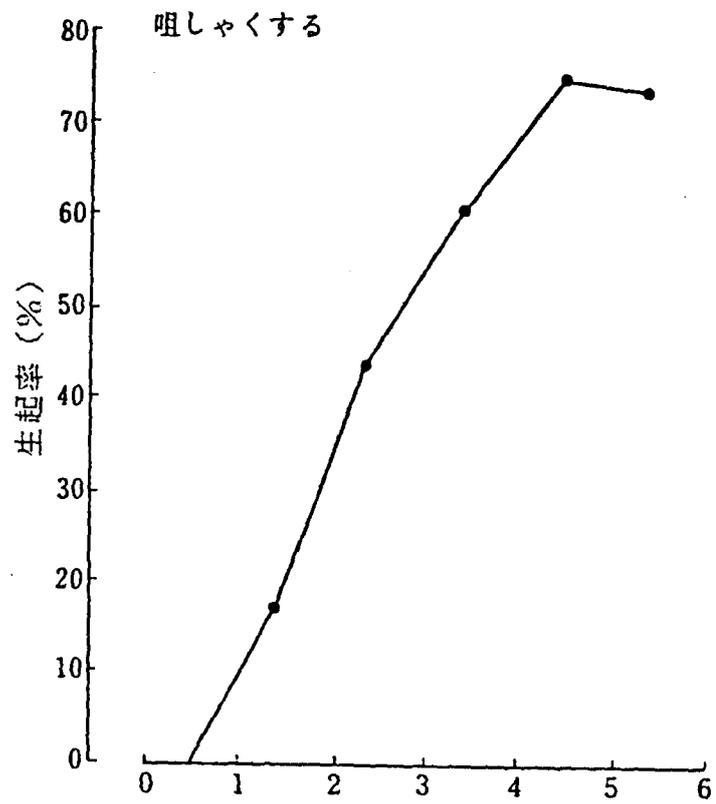
以下に示す結果は、いずれも3頭のデータの中央値を代表値としたものである。

固形物の摂取行動のもっとも確実な指標は嚥下である

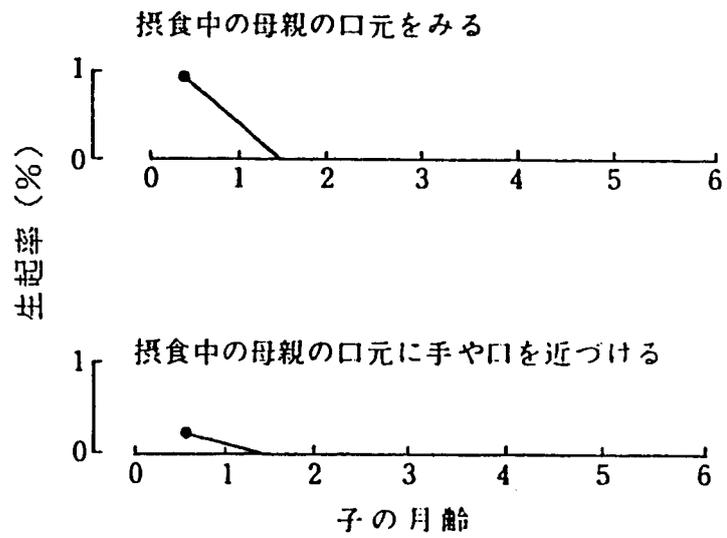
うが、肉眼による観察ではその特定が非常に困難であったため、定常観察に関しては固形飼料を「かじり取る」行動と「そしゃくする」行動をその指標とした（図 B - 1 - 2）。それによると、それらの行動は生後 1 か月間は発現せず、多発し出すのは生後 3 ~ 4 か月目であることがわかる。生後 1 か月目における固形飼料への関わりとしては、母親の摂食行動を見る、それに対し手や口を近づける、といった摂取行動発現の前駆的行動がみられた（図 B - 1 - 3）。給餌事態における母子関係の中で、母親が子の保持する固形飼料を奪い取って食べてしまう、という行動が子の生後 2 ~ 3 か月目に一過的に多発したことを付記しておこう。

次に、実験の結果に移る。まず図 B - 1 - 4 は、0.5 か月毎の実験における子の、単独事態下での 1 日間の摂食量を示したものである。データは固形飼料の摂取重量を含有カロリーに換算して示している。本手続きが 24 時間の母子分離を必要とするため、生後 1.5 か月間については行われていない（ただし、その間も母親に対する搾乳だけは行われた）。結果から明らかなように、摂取量は生後 3 ~ 4 か月目で増加し、6 か月目でさらに急激に増加した。ただし、子の体重変化は固形飼料摂取量と明確な対応を示さず、むしろ単調に増加した。

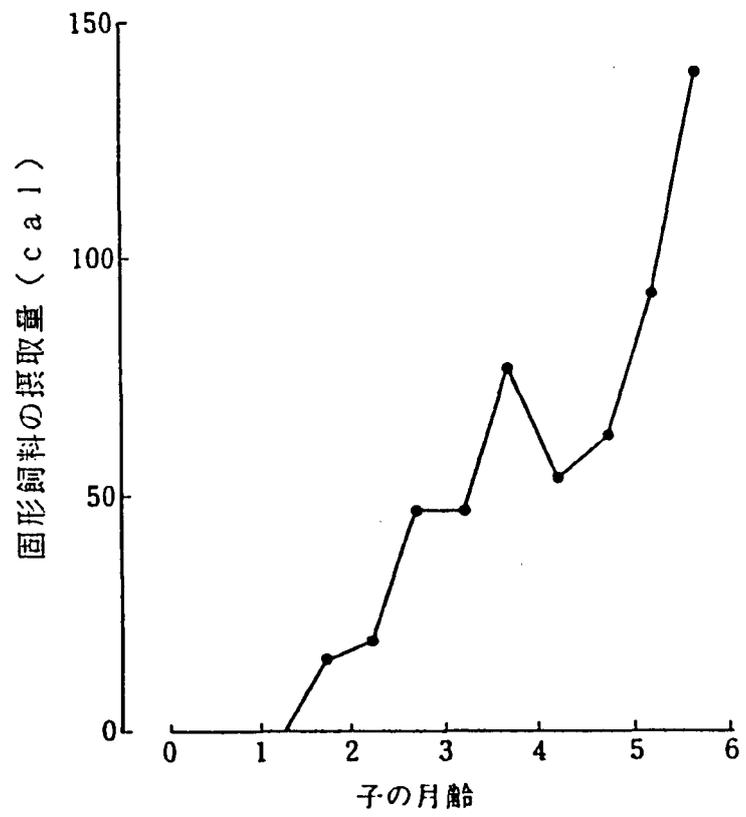
一方、搾乳の結果を 1 か月毎にまとめてみると、母乳の分泌量は子の生後 3 か月目から激減することが示された（図 B - 1 - 5）。このことは、子の固形物摂取が、



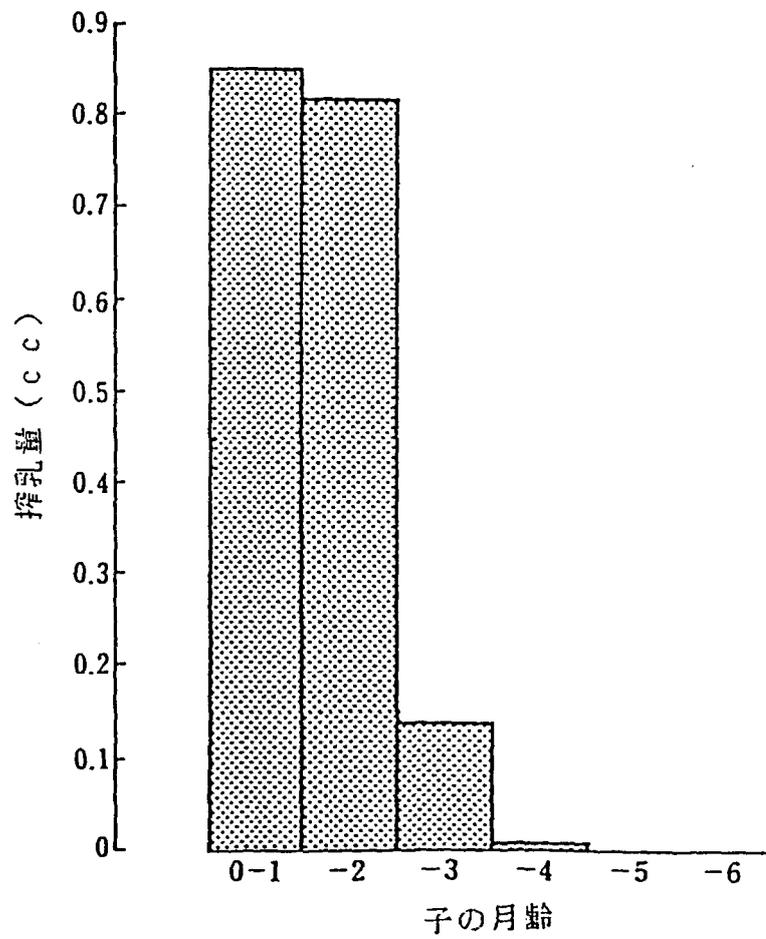
図B-1-2. 固形飼料に対する「そしゃく」と「かじりとり」。



図B-1-3. 母親の行う摂食行動に対する関心。



図B-1-4. 固形飼料の摂取量の変化。



図B-1-5. 搾乳量の変化。

時期的に母乳の出が悪くなることに続いて生ずるものであって、その逆ではないことを示唆するものであった。言い換えれば、離乳はその点に関しては母親主導型で進行する過程であるということになる。

< 考察 >

前述したように、子の固形物摂取の発現過程は、母子関係の発達的变化を考える上できわめて重要な部分であるにもかかわらず、従来はこの点に関する詳細な実証的研究はまったくなかったといっても過言でない。

子の固形物摂取は、母子相互の独立に関して基本的な要件であるが、その獲得過程は今見たように質的・量的に漸次的なものであった。その端緒が、母親の行う摂食行動に対する関心であったことは興味深い。われわれは実験室において、生後すぐに母子分離を行って子を単独で人工的に飼育するという手続きをとることがあるが、その場合は固形物摂取の開始が本被験体の場合よりも通常ずっと遅延する。極端な場合には、固形飼料を毎日与えてもついに1年間まったく固形物を摂取しないというケースすらあった。このように、固形物摂取の開始にあたっては、子の自発的要因はもとよりのことであるが、同時に母親の果たす役割も決して小さくない。そういった母親の摂食行動に対して子の関心が向けられることは、野外集団場面においても指摘されている（Hiraiwa, 1981）。

本研究において、固形飼料をかじりとる、そしゃくするといった指標によって表された摂取行動は、生後2か月間低頻度であり、その本格化は生後3～4か月目に始まったが、これはA-2の野外観察の結果とよく符合するものであった。

一方、母親の子に対する攻撃性を考えると、そのような摂食行動の発達には、母乳の量および成分変化と関連づけられなければならない。量についていえば、その分泌量は子の生後3か月目に激減した。名古屋大学農学部の太田克明氏の協力をえて、この乳の組成分析を行ったところ、蛋白質・乳糖ともに乳量の減少に一義的に対応した変化は認められないが、なかで脂質の含有率が一貫して漸増してゆく傾向のあることがわかった。しかし、それとても乳量の減少をカバーするというには程遠い増加率であったので、乳量の変化そのものが概ね母親における栄養供給上の負担の変化を表しているとして、大きな間違いはないであろう。

これらの結果を総合すると、Aで述べた母親の子に対する攻撃がニホンザルにおいて子の生後4か月まで増加し、その後減少するというところにある意味づけが可能であろう。すなわち、固形物摂取の本格化は、時期的にみて母乳の急激な減少に続くものであり、その減少が有力な促進要因であることが推測された。母親の攻撃はその両変化の中間的移行段階で頻発するものとすることができ、まさにAltmann(1980)が仮定したような栄養摂取を

介した母子間の葛藤を意味するものであることが強く示唆された。

もっとも、本実験事態での固形物摂取量は、子にとって母子分離というストレス下で計測されたものであり、また泌乳量も、麻酔下のサルに対し人為的に搾乳するという手法によってえられた数値である。搾乳直後であっても、オキシトシンを用いればさらに若干の乳をサルから得ることが可能であるといわれる。したがってここで得られた数値を、そのまま飼育ニホンザルの離乳の絶対的標準値とすることはまったく無意味であり、むしろあくまでも関連資料の欠落した現時点における一応の目安であり、発達上の相対的变化を示す参考資料であると考えべきであろう。その点を考慮して、B-2の研究が計画された。

B - 2. 体重計測法によるカニクイザルの研究

< 目的 >

B - 1 では、搾乳法を用いて離乳の過程を明らかにしてきた。しかしそこには最後の部分で述べたような問題点も指摘された。そこで本研究では、手法を変え、母子の一定時間分離・再結合の前後における母子それぞれの体重変動を手がかりに、摂乳量の発達的变化を調べた。同時に、定常飼育事態における給餌場面下での固形物摂取の発達も観察し、摂乳量の変化と対応づけた。この研究は、国立予防衛生研究所筑波医学実験用霊長類センター（TPC）において飼育されているカニクイザル（Macaca fascicularis）を用いて行われたものである。

給餌場面の観察

< 方法 >

被験体： 0～180日齢までの飼育カニクイザルの子とその母親149組。0，1，2，3，4，5か月齢の幼体とその母親の組が、それぞれ23，35，31，37，13，10組という構成であった。

手続き： オリエンタル酵母工業製サル用固型飼料AS型を上記母子に給餌し、それに対する摂食に関連する行動と母子相互作用を、給餌直後から各母子ごとに5分間にわたって観察した。

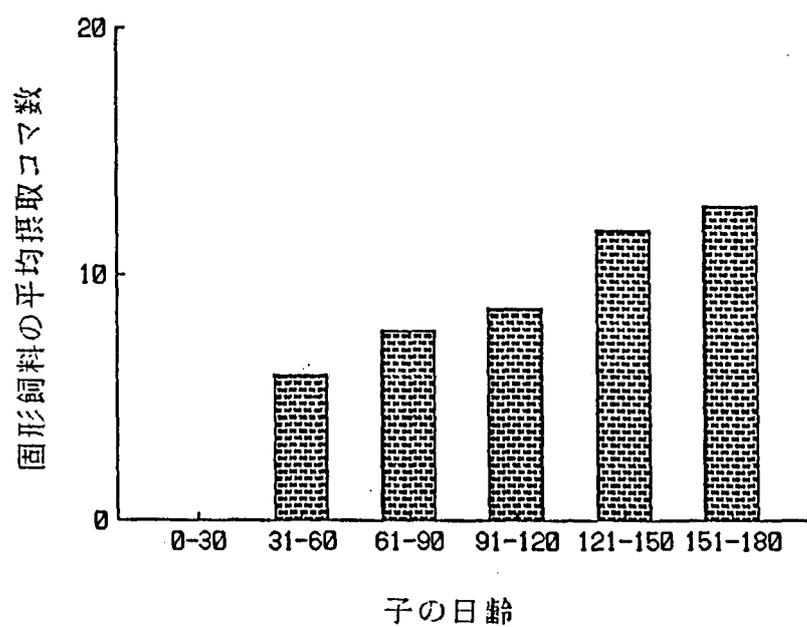
行動は15秒毎にその生起が記録され、それにしたがって生起率が算出された。

< 結果 >

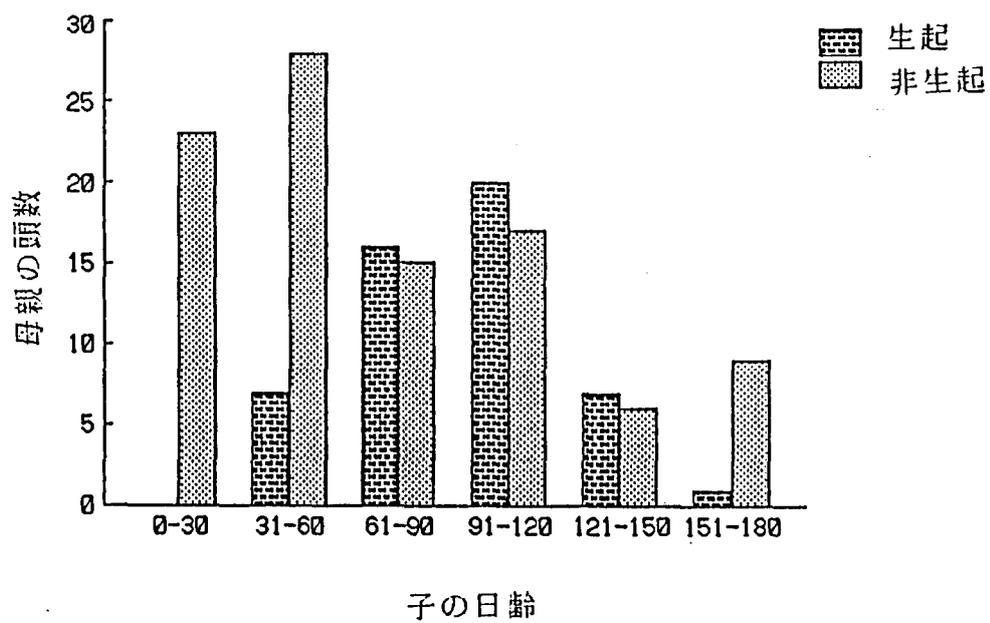
図B-2-1は、そのようにして求められた固形飼料摂取行動（固形飼料を口に入れる行動）の頻度変化を平均値を代表値として示したものである。これによれば、生後1か月目はまったく固形物摂取がみられないが、2か月目に発現し、後は漸増していた。ただし、2か月目からの増加傾向には、変化の顕著な節目は指摘できなかった。

子が固形物を摂取し始めると、給餌場面において母親から子への反発的行動（攻撃行動および拒否行動）の発現がみられるようになる（図B-2-2）。この図は、反発的行動がみられた母親とみられなかった母親の数をそれぞれ示している。しかしながら、この反発的行動は、生後4か月目に発現率のピークに達した後に、また減少した。この変化は、1%水準で有意であった（ χ^2 検定）。

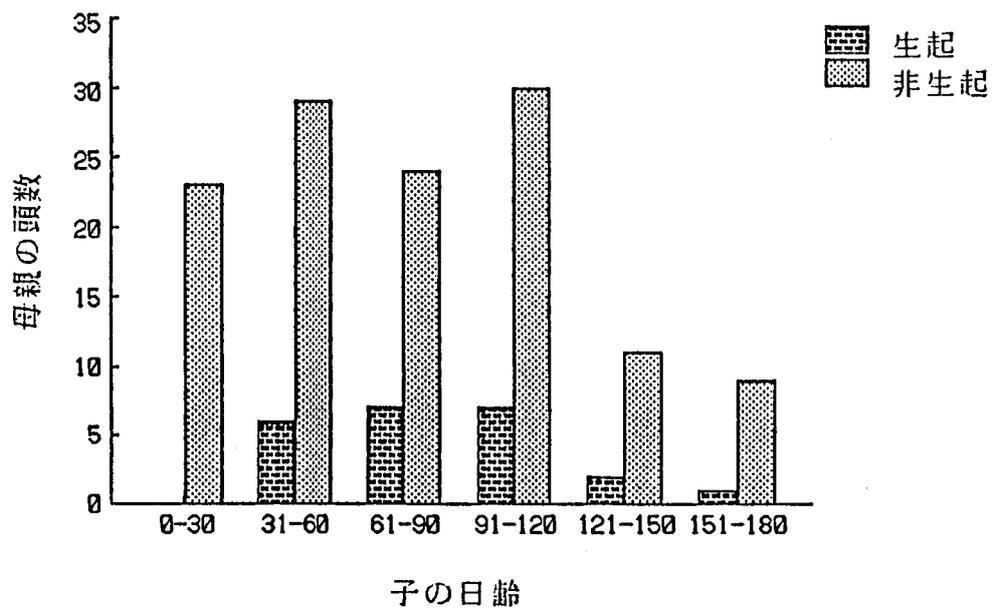
母子関係の変化を示唆する興味深い行動として、子がいったん手もしくは口にした固形飼料を、母親が奪い取る行動がある（図B-2-3）。この行動は、子が固形物を摂取しはじめる時期に多発し、5～6か月頃には減少している。これらのことからして、4か月目の前後に固形物摂取をめぐる節目があるように思われる。



図B-2-1. 固形飼料摂取行動の頻度変化。



図B-2-2. 給餌場面における母親から子への反発的行動。



図B-2-3. 母親による子からの飼料奪取行動。

摂乳量の推定実験

< 方法 >

被験体： 0 から 180 日齢までの飼育カニクイザル幼体とその野生由来の母親計 80 組。幼体はいずれも T P C において出生したものであり、そのうちわけは、0 ～ 30 日齢が 15 頭、31 ～ 60 日齢が 18 頭、61 ～ 90 日齢が 14 頭、91 ～ 120 日齢が 20 頭、121 ～ 150 日齢が 5 頭、151 ～ 180 日齢が 8 頭であった。

手続き： 実験前日の夕刻に定常の給餌を行った後、実験当日は午前の給餌直前（原則として午前 11 時頃）に母子を分離した。分離後、母親に関しては定常分量の給餌と給水を行うが、子は分離後 4 時間にわたって絶食させ、給水も停止した。その状態で 4 時間経過後に、母子それぞれの体重をデジタル式体重計（カールツァイス社製ザルトリウス F 61 - S）により 1 グラム単位で計測した。その直後に母子を再結合させ、無給餌・無給水下で 1 時間を経過させた。そして 1 時間経過後に、再度母子を分離して、母子それぞれの体重を同じ手続きで計測した。そして、子の 1 回目と 2 回目の体重差から、1 時間における摂乳量の推定を行った。

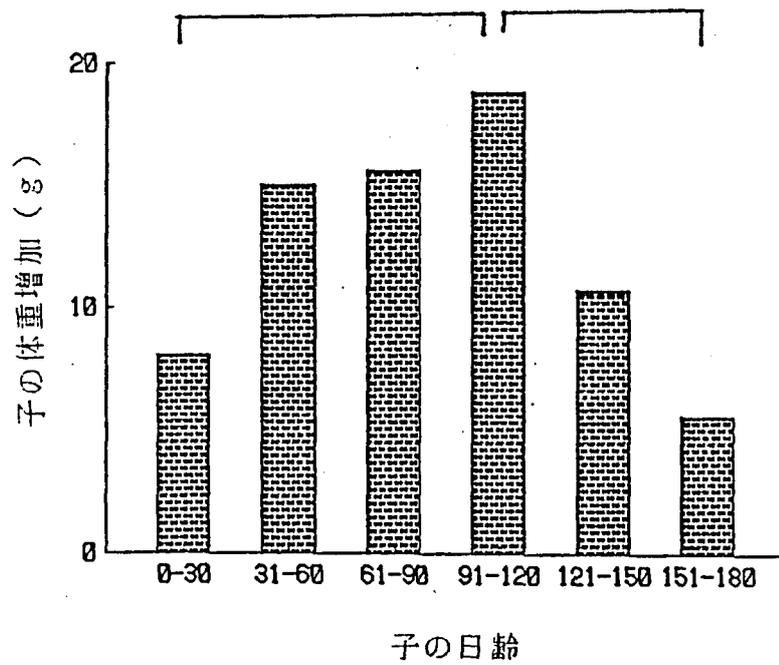
< 結果 >

そのようにして得られた体重の増減のうち、図 B - 2 - 4 では子の増加分における 30 日齢毎の平均値を示す。

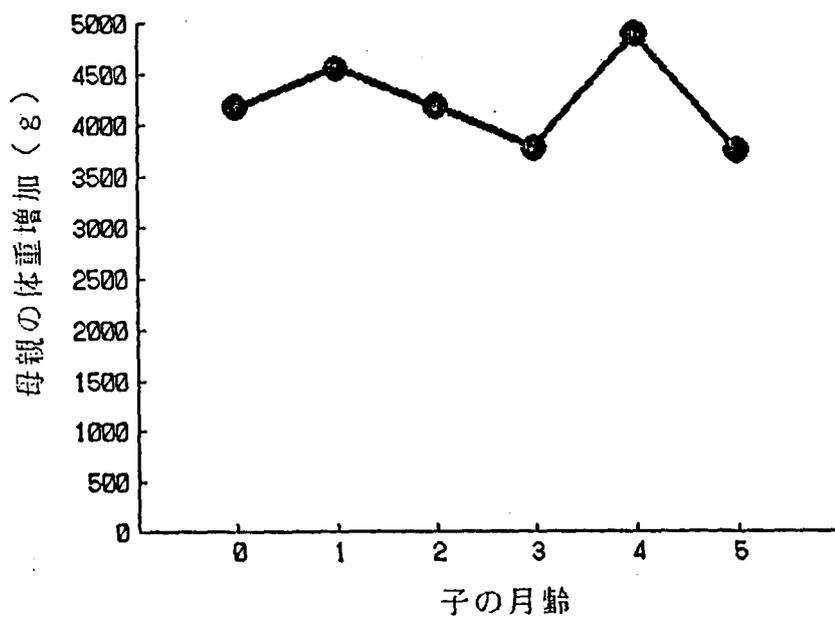
この事態で子の体重を増加させる要素は母親の乳のみであるため、この増加量は基本的に1時間内の乳摂取量を反映しているとみなしうる。子の排泄によって失われる部分もあるが、予備的に調べたところ1時間の中でそれは多くとも数グラムにすぎず、結果を大きく歪めることはないと考えられたので、実験手続きの簡略化のためにその計測は省略された。したがって乳摂取量は厳密に言えば、個体によっては体重の増加量を若干上回っている可能性がある。

図をみると、子の体重増加は生後4か月目にピークを迎えていた。6か月間の増減傾向を多重比較により検定したところ、1か月目と4か月目、および4か月目と6か月目の間に有意な変化が指摘された。

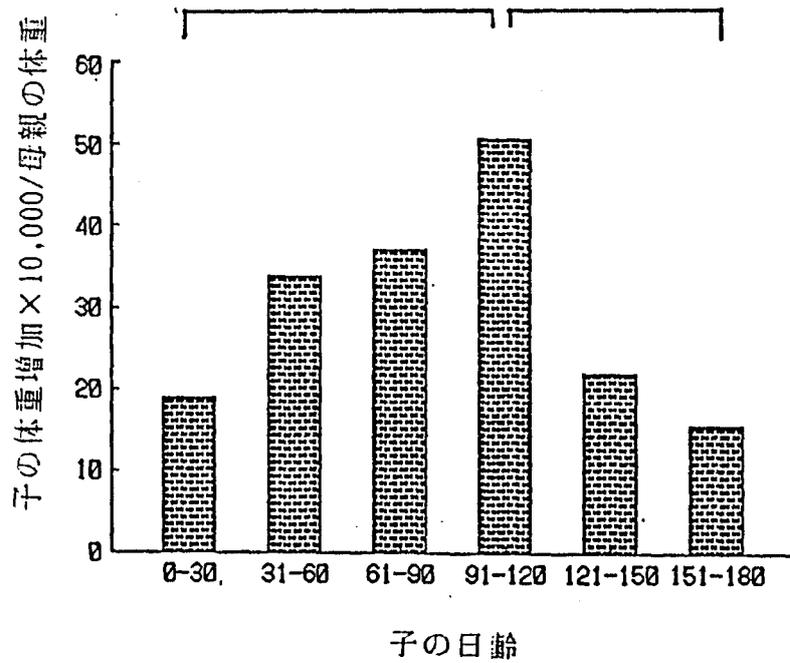
図B-2-4は子の摂乳量のみを分析したものであったが、それを行動的に意味づけるためには、その母親への負担度とそれへの子自身の栄養依存度を知る必要がある。たとえば出生直後には子の摂乳量が少なかったが、これは子の乳依存度の低さを意味しないであろう。そこで、以下では摂乳の母親に対する負担度と子自身の依存度を算出するために、一つの試みとして子の体重増加量を母親・子の体重の絶対量で割り込んでみた。その意味は、一定量の乳が母親から子に移行する場合、母親の体重が大きいほどその負担は小さいであろうし、子の体重が大きいほどその依存度が小さいことになるであろうということである。この推測には、厳密に言えば発達にと



図B-2-4. 子の摂乳量の変化。多重比較の結果5%レベルで有意差のあったブロックを上部に示している。



図B-2-5. 母親の体重。



図B-2-6. 摂乳に対する母親の負担度。数値は、子の摂乳量を母親の体重で割って求めた。多重比較による有意差 ($P < 0.05$) を上部に示している。

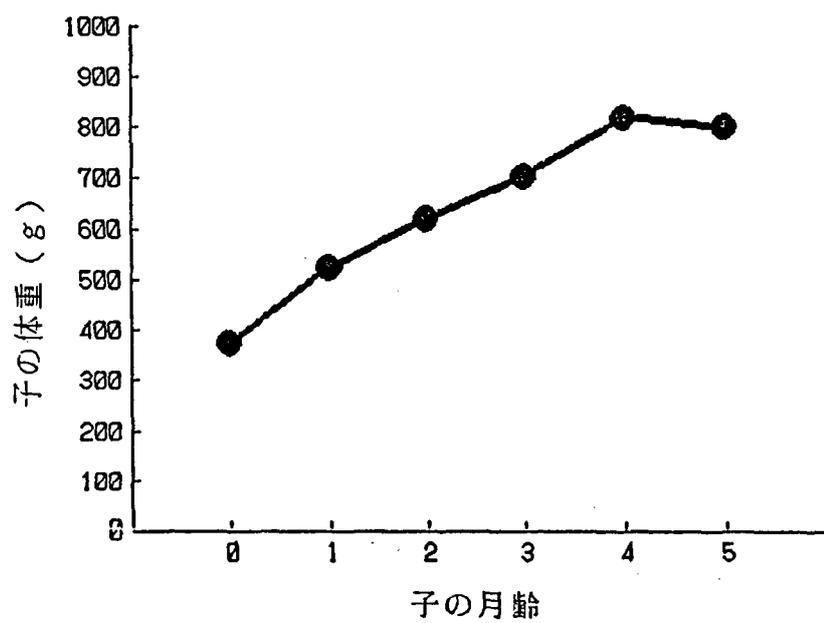
もなう乳の成分変化や、子の活動性、あるいは移動における母親のサポートの有無といった要素も加味するべきであろう。しかしながら、ここではそこまで徹底した補正を行わず、いわばもっとも単純な処理として、計測された体重と摂乳量との比率を求めるにとどめた。

まず、摂乳に対する母親の負担度を調べてみよう。図 B-2-5 は、1 時間の共生直前に計測された母親の体重を、子の月齢毎に平均して示したものであるが、これによれば母親の体重に子の成長にともなう意味のある変化が認められるとはいえない。

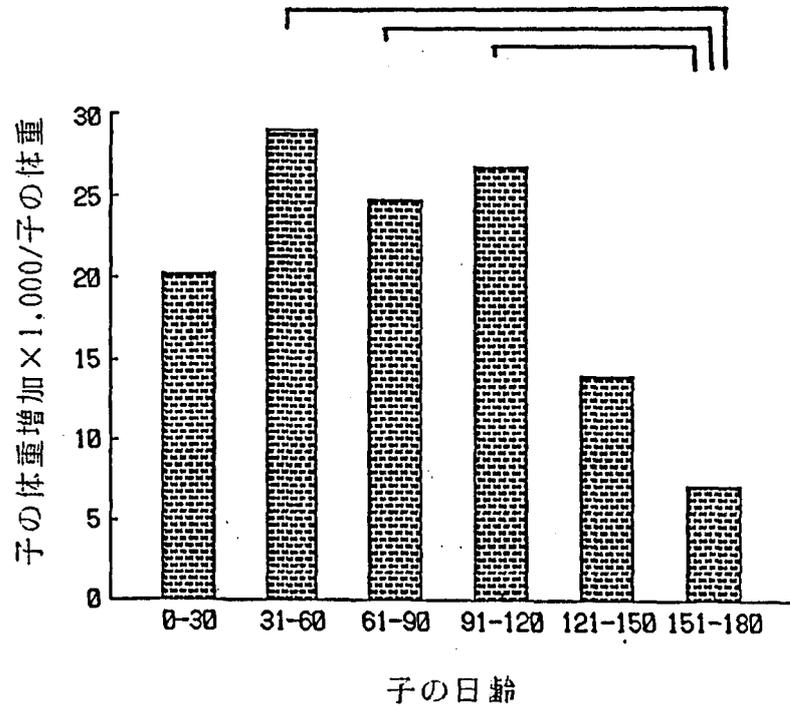
子の体重増加量をそれぞれの母親の体重で割り込んだ母親の負担度の結果の平均値が、図 B-2-6 に示されている。ここでも 4 か月目をピークとする単峰的傾向がみられるが、図 B-2-4 に比べて増減の勾配がより強調されている。

共生直前に計測された子の体重は、発達的に単調な増加傾向を示していたが（図 B-2-7）、それによって摂乳量を割り込んだ値すなわち乳に対する子の栄養的依存度は、最初の 4 か月間においては高レベルを維持しており、その後 5、6 か月目に大きく落ち込むという変化をみせた（図 B-2-8）。多重比較の結果から、2～4 か月目と 6 か月目の間に有意な減少が指摘できた。

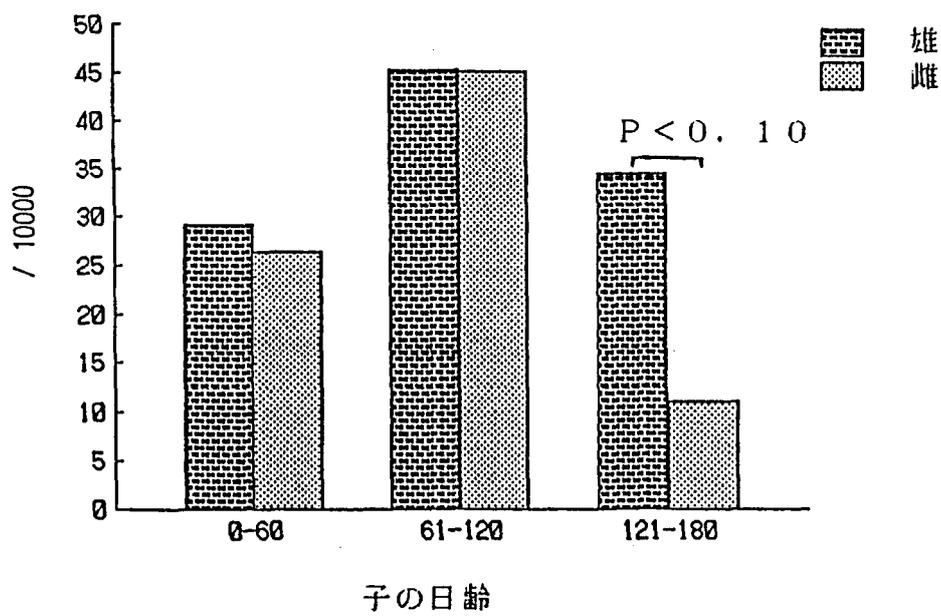
すなわち、摂乳に対する母親の負担と子の依存は、4 か月目から 6 か月目にかけて減少するという点では一致していたが、それまでの期間においては、子の依存度は



図B-2-7. 子の体重。



図B-2-8. 摂乳に対する子の依存度。数値は、子の摂乳量を子の体重で割って求めた。多重比較による有意差 ($P < 0.05$) を上部に示している。



図B-2-9. 母親の負担度における子の性差。

ほぼ一貫して高いのに対し、母親の負担度は徐々に増加するという差がみられたのである。

最後に、子の摂乳量・母親の負担度・子の依存度に、子の性によって差がみられるかを、日齢により3分割して分析した。その結果、子の摂乳量と依存度にはどの日齢段階においても性差がみられなかったが、母親の負担度に関して、121-180日齢において10%レベルの有意差が得られた（雄>雌、図B-2-9）。

< 考察 >

摂餌行動の頻度からは、発達的にいつカニクイザルの離乳が促進されるのかについての有力な手がかりは得られなかった。しかしながら、一定時間の母子共生の前後における体重変化から摂乳量を推定したところ、4～6か月目を離乳の進行期と見なしうる結果が得られた。摂乳に対する母親の負担度および子の依存度を試算した結果は、4か月目まで子の摂乳に対する依存が一貫して高く、一方母親の負担は徐々に増大するという、両者の不一致が指摘できた。おそらく、4か月目の時点で母親の負担度が極限に達したのではなかろうかと解釈される。固形飼料摂取場面での母親の行動をみると、3～4か月目頃に母子の餌をめぐる拮抗的關係が顕在化していた。母親が摂乳の負担を軽減するために、子に固形物の摂取を促すような行動をとったのだという解釈も成り立つが、ここではそのような合目的的解釈よりも、この時期に母

親から子に対する反発性が高まり、それにより給餌場面での攻撃行動などがみられたのだと理解する方がより妥当であろうと考える。

定常場面でのカニクイザル母子間では、3か月目に母親からの攻撃行動が一過的に多発した（Negayama & Honjo, 1986）。このことは、母親から子への攻撃行動の高まりが、子の自立促進に若干先行して発現するという、さきのAのニホンザルの研究で示唆したことと一致する結果であった。いずれにせよ、子の発達にともなって摂乳の負担が母親に増大し、母親による子への攻撃行動の増加によって、結果的に母親の負担が軽減され離乳が促進される、これが彼らの離乳における重要な機序なのだと結論づけられるであろう。このことは、いいかえれば彼らの離乳が、原則として母親主導で進行する過程であることを示している。ただし、ニホンザルの搾乳によって得られた乳量は3か月目で激減しており、それはむしろ攻撃行動がピークを迎えるよりも前であった。この減少は本結果に比べると早い、そのことはB-1で指摘したような、搾乳という人為的手法によってもたらされた誤差かもしれないし、あるいはニホンザルの方がより母親主導性が強いという種差の反映なのかもしれない。

5、6か月齢時に、雄の子の母親が雌の子の母親に比べて摂乳に対するより大きな負担を負うにいたる傾向が示唆されたが、それは雄の子と母親との栄養をめぐるあつれきが、雌の場合と比べて、やがて発達的に高まって

くるという可能性を示している。そのことは、雄の子がより早くまたはより大きな自立を獲得することにつながるのかもしれない。これは、アカゲザルの雄の子に対してやがて母親の反発的行動がより多くなる（Mitchell, 1968）という事実や、ブタオザルの雄の子がより大きな母子間の隔たりをもつ（Jensen et al., 1968）という事実とも一致している。

C. マカカ属霊長類における母親から子への反発性に関する比較研究

これまではすべて、ニホンザルとカニクイザルというマカカ属の近縁2種を対象とした研究であったが、ここではそれ以外の種に対象を広げ、飼育下のさまざまなマカカ属霊長類種における母子関係の発達的变化の特徴を明らかにする。Bにおいては、母親の子に対する反発性の適応的機能を、子の栄養的自立という観点から、実験事態を設けて「微視的」に分析したが、ここではその反発性をマカカ属全体の中で位置づけ、繁殖戦略として「巨視的」に考察する。

種によって繁殖戦略の差があることは社会生物学がすでに指摘するところであり(Krebs & Davies, 1981; Pianka, 1970; Trivers, 1974, Wilson, 1975), その差は子の行動発達の速度や母親行動の質的・量的差として具体的に現れているにちがいない。マカカ属は、霊長類の中でも地球上にひろく適応放散し、生息環境と行動や形態の様式を多様に発達させてきた種である(Fooden, 1976, 1982; Lindburg, 1980)。したがってマカカ属の異なる種間における母・子行動の比較を行うことによって、母親の攻撃行動が繁殖上どのような適応的機能を果たしているかがより明らかになるであろう。RosenblumとKaufmanは、マカカ属のうちのボンネットモンキーとブタオザルという2種をとりあげ、その2種の母子関係の間

に大きな差異が存在することを指摘した (Kaufman & Rosenblum, 1969; Rosenblum, 1973; Rosenblum & Kaufman, 1967)。そのような先駆的な種間比較研究をふまえ、本研究では飼育下でのマカカ属母子を通常の飼育事態で観察することを通じてその種差の分析を試みる。

< 目的 >

マカカ属母子の定常飼育場面を定期的に観察し、その母子関係の発達的变化を、子の母親からの分離過程とそれに対する母親の反発的行動の関連性にもとづいて比較する。種の違いは生態学的な違いによって枠づけられているが、ある意味においては生息条件を統制し、類似の環境で飼育される個体の行動を比較することによって、内発的な種差が明らかになるとも考えられる。さらに、マカカ属の繁殖の形態には周年性か季節性かの2種類があるが (Lancaster & Lee, 1965)、そのいずれかによって母子関係と離乳の過程は大きく規定されるものと思われるので、その点にも注目して分析を行う。

< 方法 >

被験体： 京都大学霊長類研究所，日本モンキーセンターおよび神戸市立王子動物園において飼育されている6種のマカカ属霊長類，計25組の母子を対象に観察を行った。6種とは Macaca sylvana (バーバリーエイプ，1組)・M. radiata (ボンネットモンキー，7組)・M. f

ascicularis (カニクイザル, 5組) ・ M. cyclopis (タイワンザル, 5組) ・ M. arctoides (ベニガオザル, 1組) ・ M. fuscata (ニホンザル, 6組) である。

母親はいずれも集団内で生育した個体であり, そのほとんどは野生由来である。各母子は同種 of 他個体と共生飼育されていたが, その他個体の年齢・性別と数は一定ではなかった。また, 1歳未満の幼体がある中に存在していた場合もいなかった場合もある。このように, 集団の構成は十分に統制されているとはいえなかったが, 原則として1頭の成体雄, 1頭または数頭の成体雌とその子によって成り立っていた。本研究のために形成されたニホンザル集団を除くすべての集団は, 研究開始時点ですでに繁殖用として形成され機能していた。

手続き: 観察は定常の飼育状態でなされた。檻の大きさと構造は集団ごとに多少異なっていたが, いずれも母子の行動を大きく拘束することはなかった。ここでは個々の檻の構造について言及することはしない。

観察は, 子が生まれて最初の6か月間は2週間に1回, その後6か月間は1か月に1回行った。各母子の観察は, 10分間の連続観察を4回断続的に行うことをもって1セッションとした。観察された行動カテゴリーは, 母子間距離, 母子間相互作用, および母子と集団他個体との交渉であり, それらが15秒を単位時間として記録・分析された。

原則として生後1年間にわたって観察が継続されたが,

それまでに母親が次子を出産した場合はそこで打ち切られた。カニクイザルとバーバリーエイプについては、それぞれやむを得ない理由により、生後半年間のみ観察がなされた。

< 結果 >

まず図 C - 1 - 1 によって、観察されたマカカ属各種の母子間の隔たりの大きさをみてみる。これは 0.5 m より大きく隔たったコマ数を、接触したコマ数と 0.5 m より大きく隔たったコマ数の和で割り込んだ比率（分離率）を示したものである。この数値が高ければ高いほど、母子の隔たりが大きいことを意味する。実線と破線は、それぞれ集団内に他にも幼体がいた場合といなかった場合を示している。この図からは、カニクイザル（M. fascicularis）とボンネットモンキー（M. radiata）の 2 種において、母子の隔たりが急速に大きくなっていることがわかる。タイワンザル（M. cyclopis）・ニホンザル（M. fuscata）・バーバリーエイプ（M. sylvana）の 3 種は、分離の速度が遅いという特徴をもつ。そこで以下では、前者を「分離加速群」、後者を「分離遅速群」と呼ぶことにする。ベニガオザル（M. arctoides）は、加速型から遅速型へと変化しており、そのどちらとも分類することができなかった。

母子間の隔たりの増加は、母親の子に対する抱き行動（図 C - 1 - 2）の減少、および子の母親に対するしが

みつき行動の減少とほぼ対応しており、それらの行動の減少は分離加速型の母子により顕著であった。一方、母親から子に対する毛づくろい行動・攻撃行動・回収行動（retrieving, 図 C-1-3）・制止行動（restraining）に関しては、その発現ピークが発達途上にみられ、しかもそれらは分離遅速型の母親により多くみられる傾向があった。

それらの発達的变化の種差の概要を把握するために、主成分分析を利用して分析を試みた。生後6か月間にわたる各個体の行動（身体接触・ $> 0.5m$ ・抱き・毛づくろい・回収行動・制止行動・攻撃行動・非攻撃的反発行動・子によるしがみつ）の生起頻度を一括して分析し、その結果を各月毎に示したのが図 C-1-4 a-f である。図には、それぞれの種の平均と範囲が示されている。また破線による矢印は、前月からの変化の方向および大きさを意味している。

第1・2主成分の累積寄与率はそれぞれ0.42, 0.61であった。係数の絶対値が0.6を上回っているもののみをもとに論ずると、図の第1主成分は、母親の抱き行動、子のしがみつき行動の係数が負に大きく、隔たり $> 0.5m$ の係数が正に大きい。したがって第1主成分は母子の隔たりを表すといつてよかろう。第2主成分は母親の攻撃行動、制止行動、毛づくろい行動の係数が正に大きく、子の行動に対する規制を表すものと考えられる。

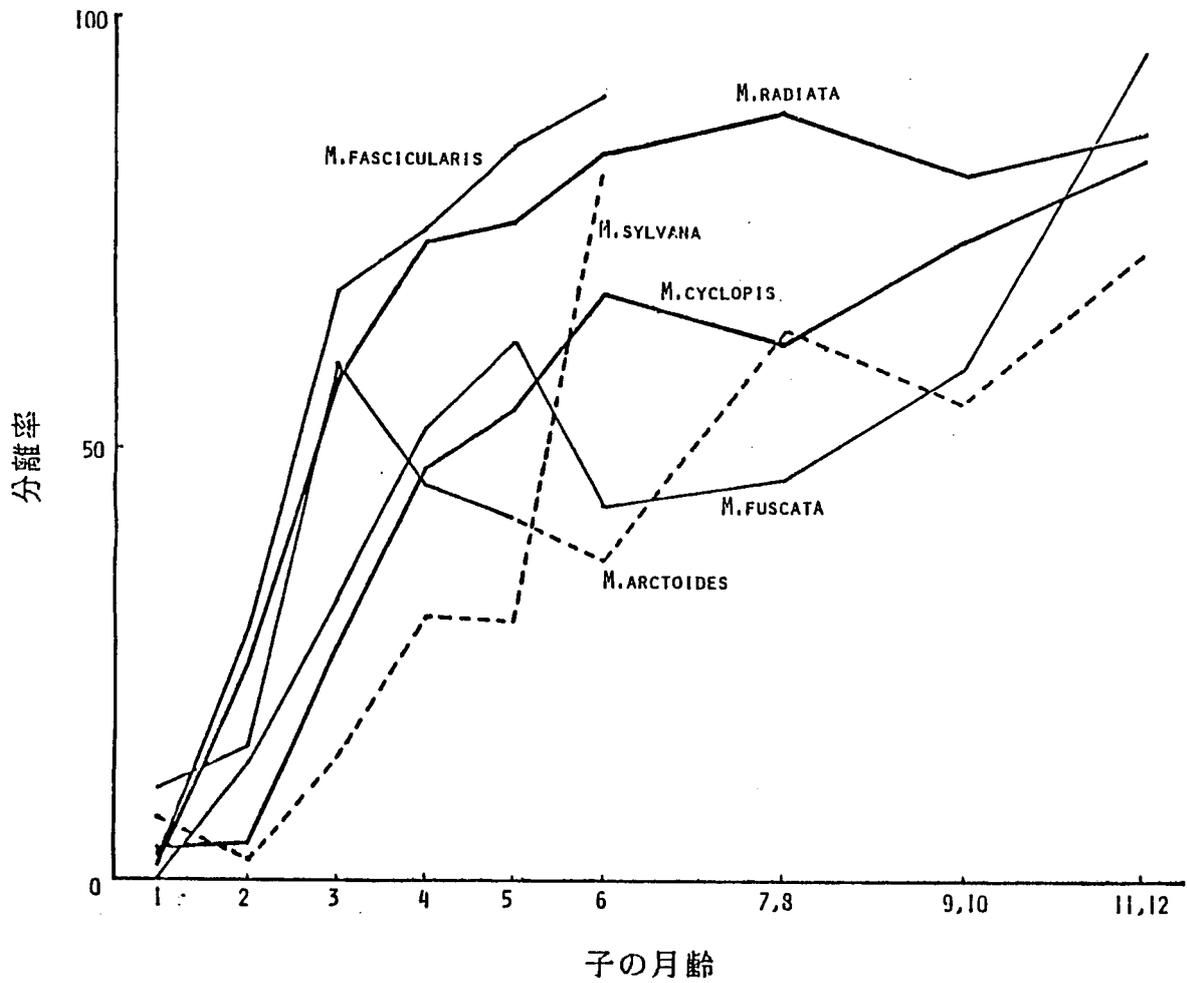
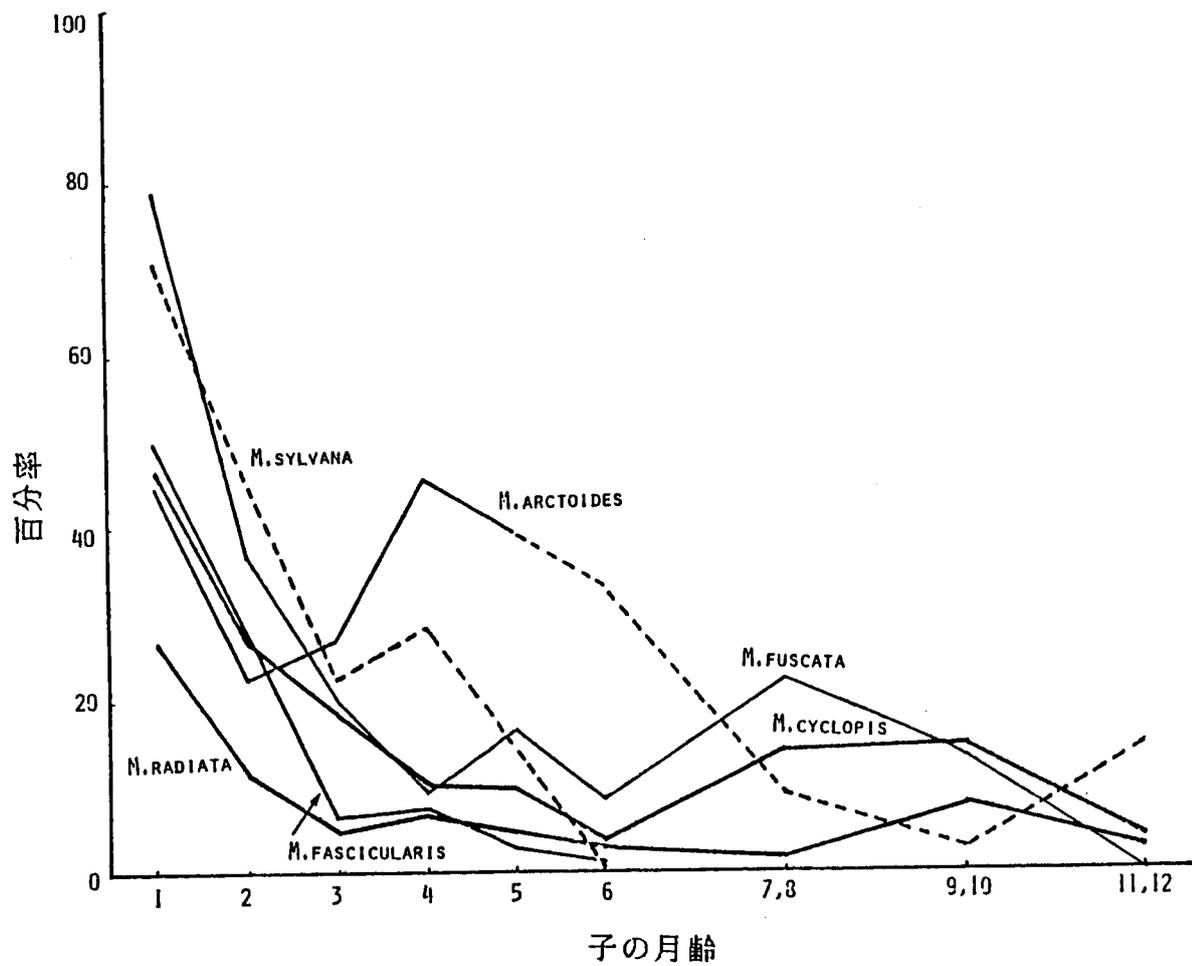
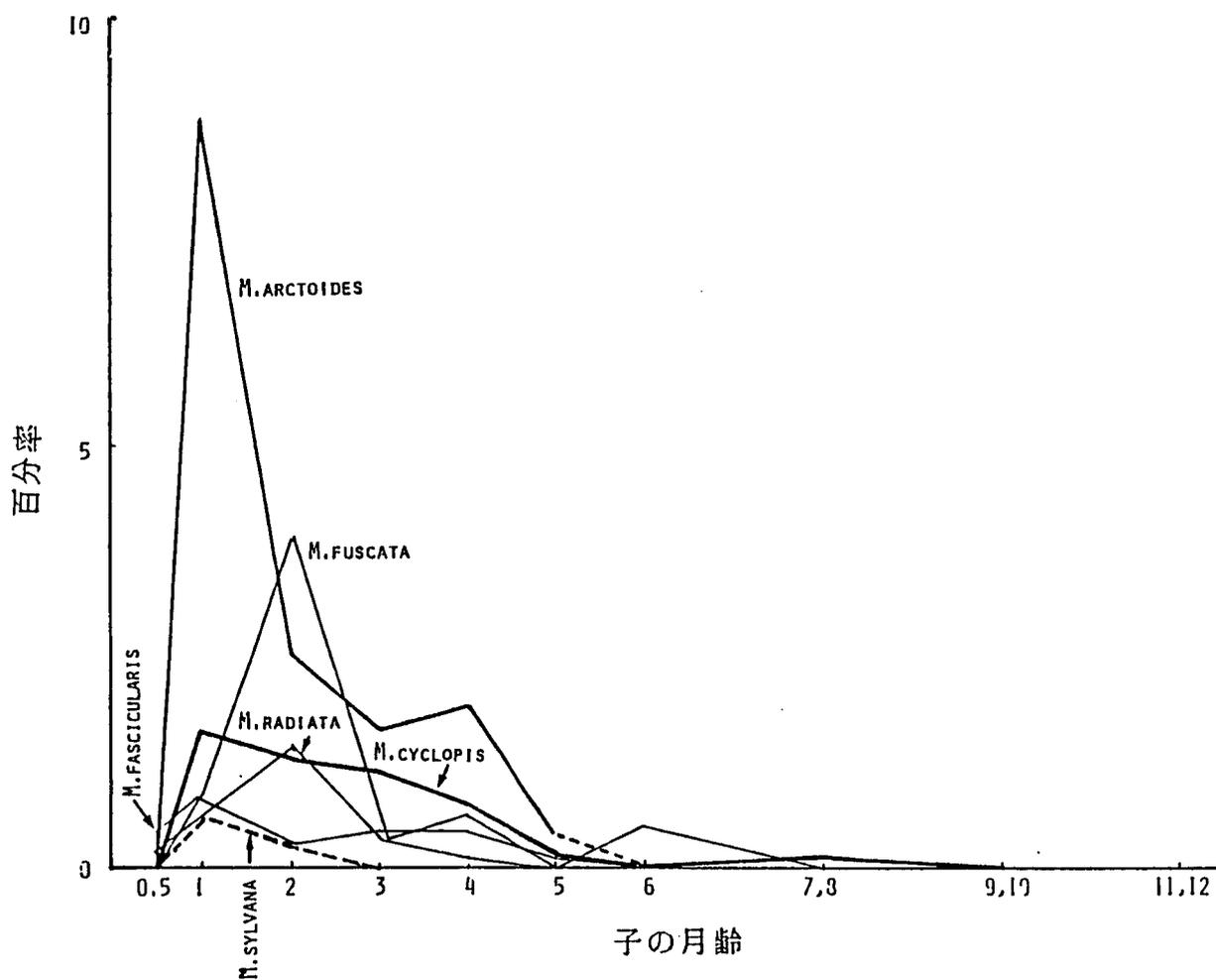


図 C-1-1. 母子間の隔たり（分離率）の変化。数値は、 $>0.5m$ のコマ数 / （身体接触したコマ数 + $>0.5m$ のコマ数）によって求めた。

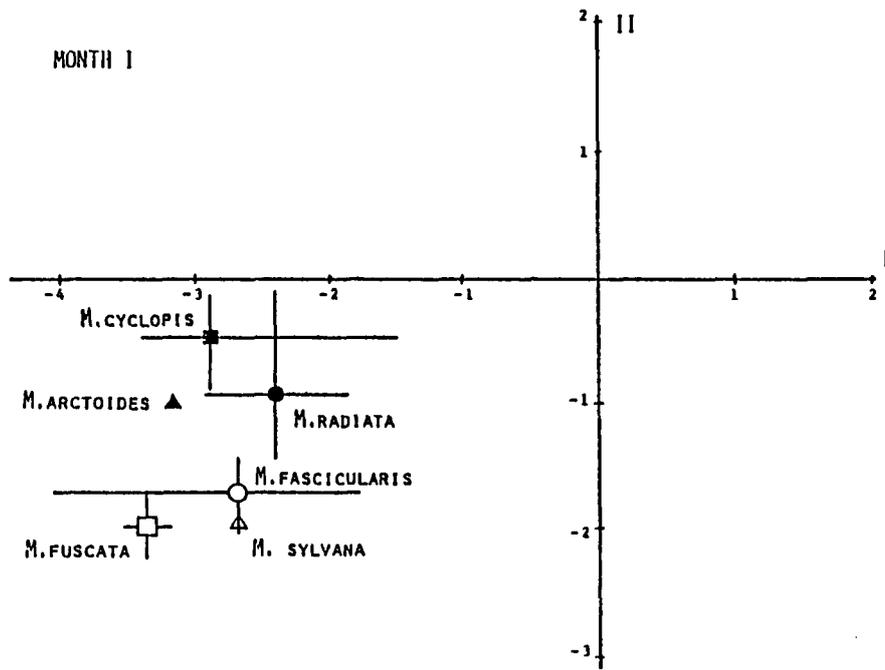
M. cyclopis : タイワンザル, M. arctoides : ベニガオザル,
M. radiata : ボンネットモンキー, M. fascicularis : カニクイザル,
M. fuscata : ニホンザル, M. sylvana : バーバリーエイブ
(以下の図においても同じ)。



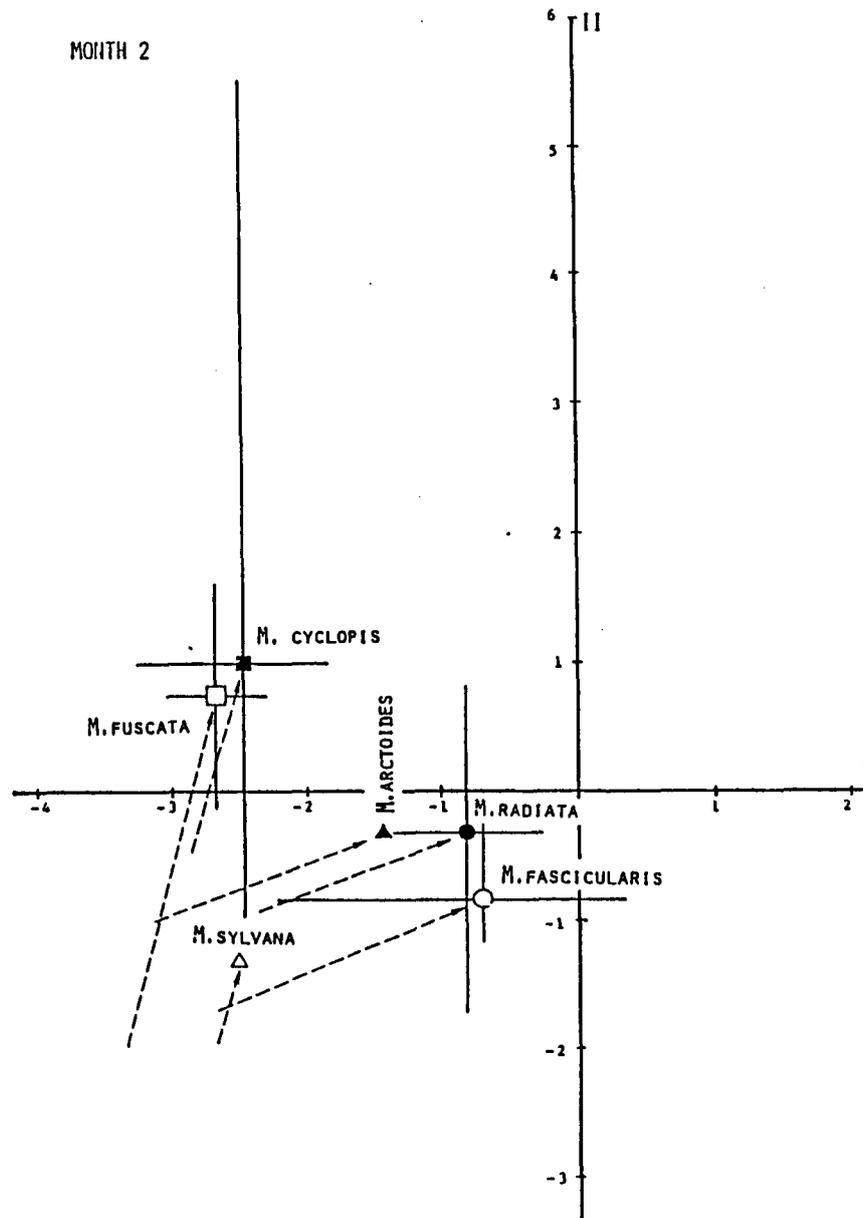
図C-1-2. 母親による子の抱き行動。



図C-1-3. 母親による子の回収行動。



図C-1-4a. 主成分分析による母子関係の発達的变化(生後1か月目)。



図C-1-4b. 主成分分析による母子関係の発達的变化(生後2か月目)。
 図の矢印は、過去1か月間の変化を示している。

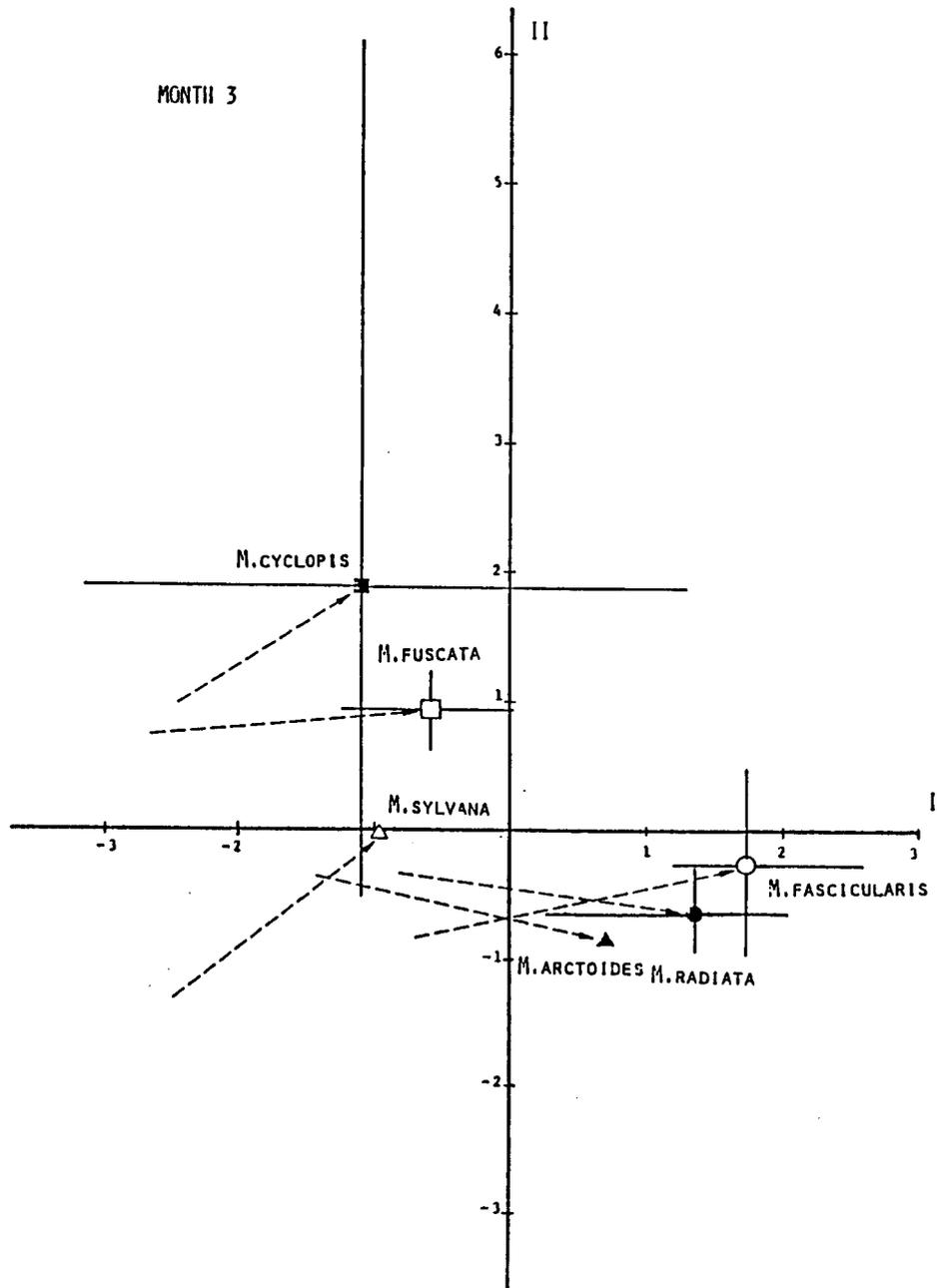
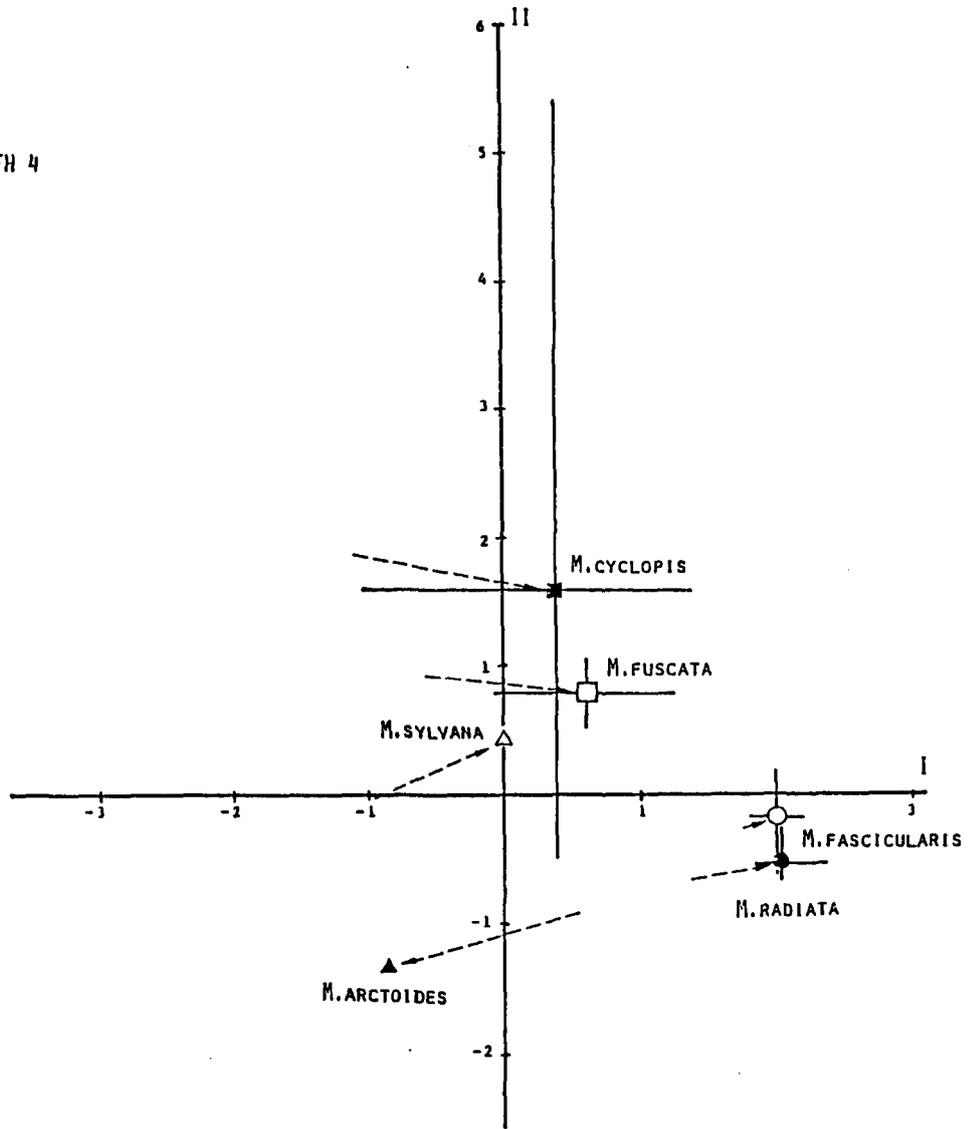


図 C-1-4c. 主成分分析による母子関係の発達的变化(生後3か月目)。
 図の矢印は、過去1か月間の変化を示している。

MONTH 4



図C-1-4 d. 主成分分析による母子関係の発達的变化(生後4か月目)。
図の矢印は、過去1か月間の変化を示している。

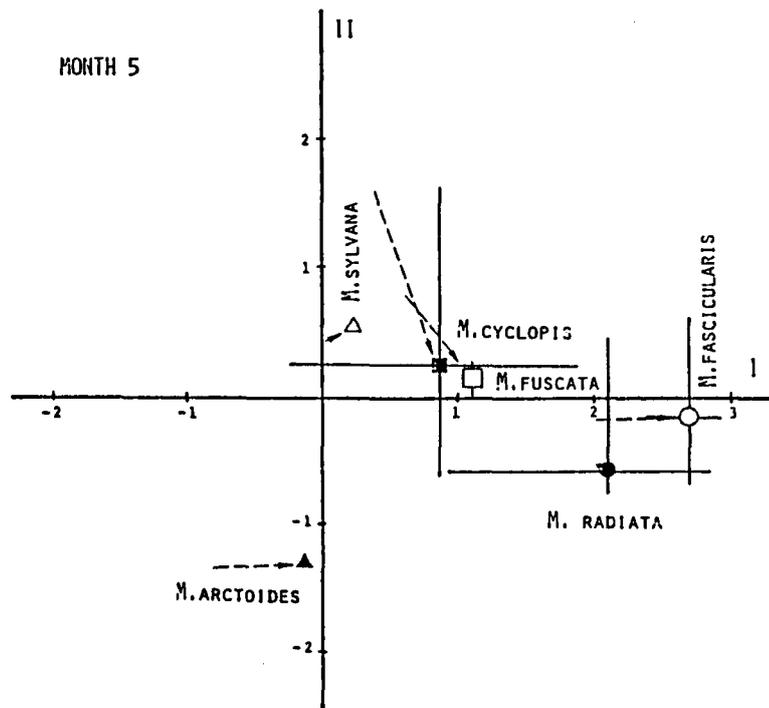


図 C-1-4 e. 主成分分析による母子関係の発達的变化（生後5か月目）。
 図の矢印は、過去1か月間の変化を示している。

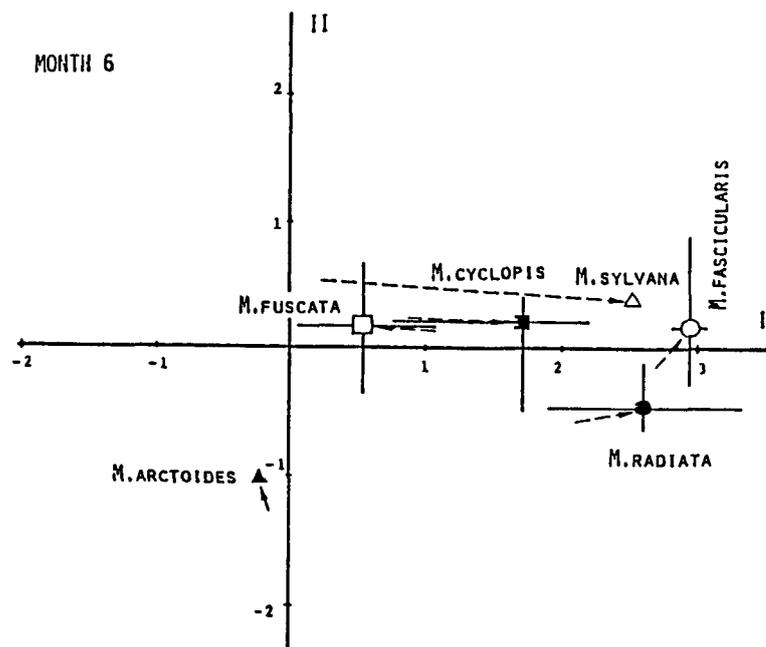
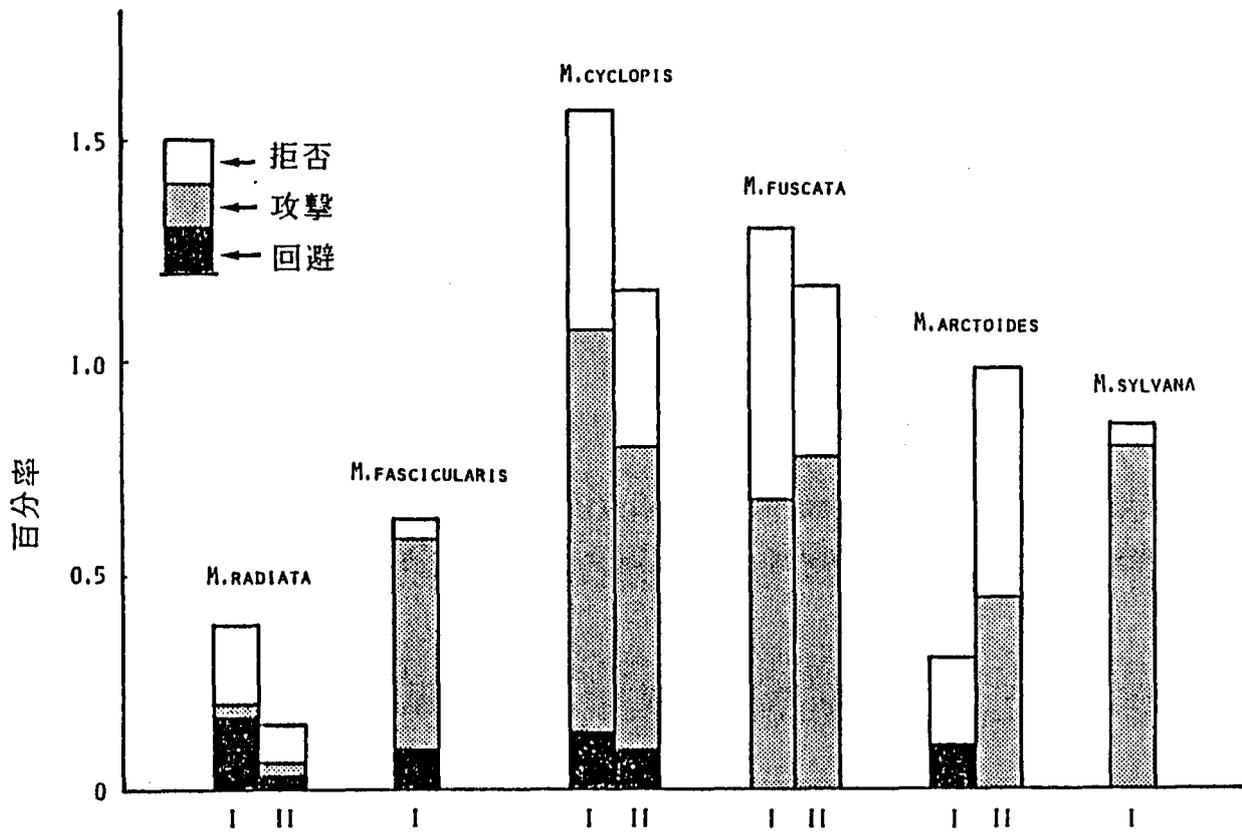


図 C - 1 - 4 f . 主成分分析による母子関係の発達的变化 (生後 6 か月目)。
 図の矢印は、過去 1 か月間の変化を示している。



図C-1-5. 母親から子に対する反発的行動。I, IIはそれぞれ1年目の前半6か月間, 後半6か月間をさす。

生後1か月目はまだ種差の開きが大きくないが、2か月目に早くも分離加速群と遅速群間に異なった変化が認められた。加速群は母子分離が進むが、遅速群はむしろ規制を強める方向に変化がみられている。ベニガオザル (M. arctoides) はこの時期には加速群的な変化を示していた。

3か月目にはすべての種において距離が拡大する方向に変化がみられている。4か月目では、加速群の距離はもはや大きく拡大せず、遅速群の疎隔傾向が顕著であった。奇妙なことにベニガオザル (M. arctoides) はいったん大きくなっていった隔たりが再度縮小した。そして5・6か月目にはまた全体に種差が小さくなっていった。

図C-1-5は、母親から子に対する反発的行動の頻度を、拒否・攻撃・回避の別に半年毎に示したものである。これをみれば明らかなように、加速群に属する種の母親達は、総体に反発的行動が少なかった。ただし、高頻度に反発的行動を発現させたからといっても、それがすなわち攻撃行動の多さと同義であるということにはなかった。

< 考察 >

以上マカカ属のいくつかの種にわたって、母子関係の発達的变化を、母親から子への反発的行動との関連で分析してきた。その結果、マカカ属には母子の分離の速度に関して大きな種差があり、それは母親の反発的行動と

大いに関係があることが示唆された。ここでその意味を考察してみたい。

近縁種間で発達の遅速があるということは、Pianka (1970) のいう K 戦略と r 戦略の区別に対応するようと思われる。図 C-1-6 は、それぞれの種における体格と分離速度の対応を示したものである。本研究の中では動物の体格を実際に計測することはしていないので、Foden (1980) の成体雄の頭胴長の測定資料をひとまずマカカ属各種の体格に関する参考資料として、その数値のところに各個体の結果を表示した。図の縦軸は、分離速度の変化が比較的直線的であった生後 4 か月間の分離率 (図 C-1-1 参照) に対する回帰係数を示している。この図から、体格の大きな種ほど母子分離が遅い傾向のあることがうかがえる。分離遅速群の母親により大きな反発性がみられていたが、これらの事実は、より大きな種の個体がより K 戦略的で親の保護を長期にわたって受け、やがてその絆を断ち切るためにより大きな反発性を受けられるようになる、と解釈することによって整合的に理解することができよう。マカカ属の繁殖に関する情報は、他属に比べるとかなり充実しているが、それでもそれは特定の種に限られており、またそこにおいてすら寿命・繁殖年齢・出産間隔・幼体死亡率などの基本的情報が必ずしも明らかではない。したがって Pianka のような繁殖戦略的観点からの本格的な議論は、今後待つところが大きいといわざるを得ない。

この点と関連して、マカカ属に繁殖周期の種差がみられるという事実はきわめて興味深い。なぜならば、それは彼らの繁殖戦略の重要な差異を示している可能性があるからである。繁殖周期の点に関してもけっして十分に明らかであるとはいえないが、Smith (1984) によれば、タイワンザル・ニホンザル・バーバリーエイプ・ボンネットモンキーは季節性の繁殖形態をとり、カニクイザルとベニガオザルは周年性の繁殖形態をとる。今まで見てきたように、本研究の分離遅速群はすべて季節性の繁殖形態をとる種であり、加速群のカニクイザルは周年性である。また同じく周年性のベニガオザルは、やや複雑な過程を示していたが、その初期には加速群的なパターンがみられた。ちなみにこのベニガオザルの複雑な過程は、この種にのみきわめて顕著な幼体性の体毛色が存在し、その時期に幼体が集団成員からの強い志向性を受けるが、その体毛色が消失するにつれてその志向性も低下するということと無関係ではないように思われる。ボンネットモンキーのみがこのような繁殖周期と分離速度との対応に関して食い違いを示していたが、ボンネットモンキーはLancaster & Lee (1965) によると年中交尾が観察されるということであり、ニホンザルなどでみられる季節性とは多少とも性格が異なる可能性がある。いずれにせよ、繁殖周期の有無と母子分離の速度およびそこでの母親の反発的主導性の関連は、種の繁殖様式として意味のある対応であると考えられる。このあたりの問題は、今後さ

らに繁殖生理学などとも連携して検討されることが待たれる課題であろう。それを通じて、マカカ属の繁殖上の適応戦略がより包括的に解明されるであろうし、そのことがまた翻って、彼らの母子関係の発達的变化のより深い理解を導くものと期待される。

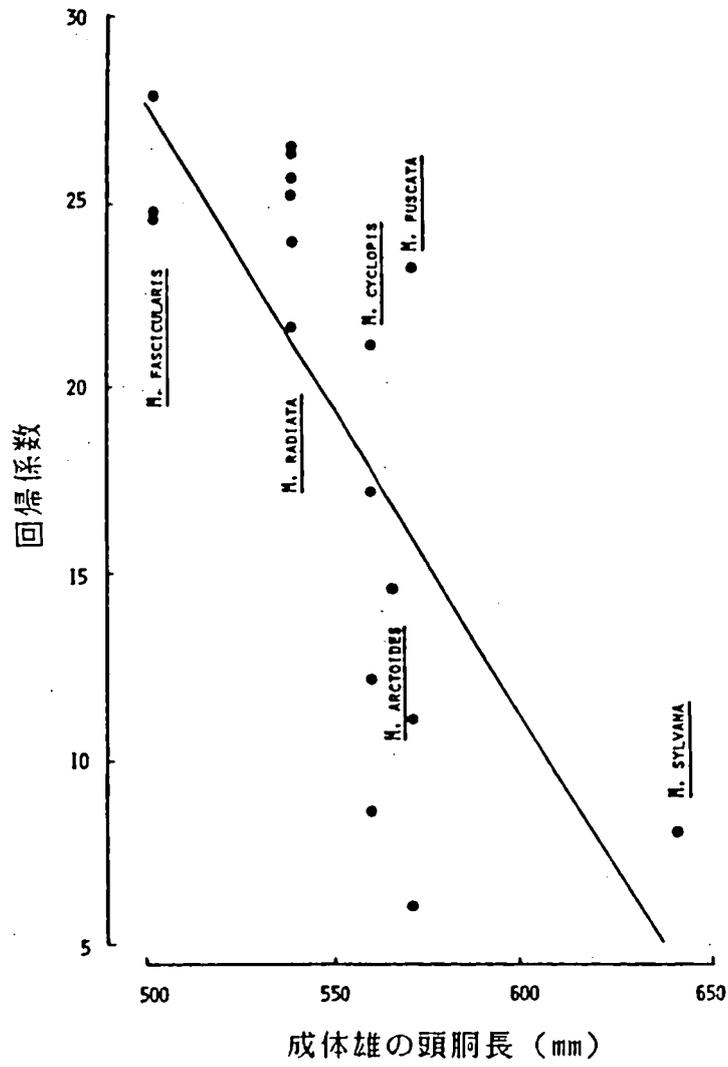


図 C-1-6. 各種における体格と分離速度の対応。

Ⅲ. 総合論議

1. 結果の要約

以上霊長類，特にマカカ属の母子関係を，母親による攻撃行動を中心とする反発的行動と子の離乳および自立過程との関連において検討してきた。それらを吟味する事態は多岐にわたっているので，最初にここではそれらの結果をまとめておこう。

まず，母親の子に対する攻撃行動は，マカカ属において，親和的行動と対応した発達的变化を示した。そしてそれらは，子の母親に対する行動を減じさせ，子を母親から離す働きがあった。ただしそれらの傾向は，母子のおかれている物理・社会的環境のあり方や種によって大きく規定されていた。

それらの攻撃行動の増減が，子の栄養摂取形態の発達的变化と深くかかわっていることが指摘されたことは，本研究の大きな成果であった。母親の攻撃行動は，子の離乳を促進する機能をもっていたのである。このことは，本研究のきっかけの一つとなったAltmann(1980)のモデルの妥当性を裏付けるものであった。

母親の攻撃行動はこのように，親和的行動と対になって子との近接性を調整し，子の離乳と母親の新たな繁殖のサイクルへの参入を可能にするという意味で，彼らの繁殖戦略として重要な役割をもっていると結論される。種差に関する結果は，この点において貴重な情報となっ

ている。

2. 母親による反発性に関する考察

a. 母子関係の発達的变化

哺乳類の母子関係は、妊娠という出発点から本質的に身体接触を前提としている。その身体接触によって、子は危険から守られ、運搬され、保温され、また栄養の供給を受ける。したがって、母子関係における変化を記述するのに、両者の物理的距離という側面は非常に有効な指標であると考えられる。母子の「関係」は、両者間の「相互作用」という行動次元に引き下ろして検討することができるが、それはある面においてそのような隔たりの増大や減少をめぐる母子間の複雑な相互影響的過程であるともいえる。

霊長類の母子が隔たってゆく過程は、けっして単調な過程ではない (Horwich, 1974; Rijt-Plooij & Plooij, 1987)。隔たりは、母親が子から、もしくは子が母親から離れることによってもたらされるのであり、それは実際には複雑多様な行動的やり取りによって達成されている。それをごく単純な行動的志向性に還元すれば、子による母親への求心性と母親からの遠心性、および母親による子への求心性と子からの遠心性という4種類のベクトルから構成されているといえる (図 D-1)。そして個々の具体的な相互作用は、そのような志向性の基盤の

上に展開されると考えてみることもできる。ここではニホンザルの母子関係などを念頭に置きながら、その発達的变化を整理してみよう。

生後の母子関係は、ほとんどの霊長類種において図 D-1 の A 型の相互的志向から出発する。ただし種によっては、母親の子に対する志向性が明瞭でない場合や、子が母親以外の個体（父親など）を強く志向する場合もある。A 型の相互的志向は、具体的には母親からの抱き行動や子からのしがみつき・乳頭接触行動などによって実現される。母親は子以外の個体などとも交渉を行うが、それはこの段階では、普通子に向けられたベクトルを相殺し凌駕するほどのものではない。まもなく子の運動能力や周囲への好奇心が発達し、B 型の状況がしばしば登場するようになる。これは子が母親から離れて周囲を探索し、母親がその子の外界指向をひきとどめたり離れた子を連れ戻したりするといった行動によって特徴づけられる。この場合は、子の遠心的ベクトルと母親の求心的ベクトルとの大小関係によって、接近か分離かが分かれる。

B 型の相互作用が見られる時期は比較的短く、続いて C 型の相互作用が頻繁に見られる段階へと移行する。この段階では特に母親の反発的行動が特徴的な役割を果たす。ここでいう反発的行動には、子を放置し去るという文字通りの遠心的行動と、子を拒否・攻撃して寄せつけないという、遠心的行動としては間接的なものが含ま

- A. 母親 → ← 子 . . . 接近する。
- B. 母親 → 子 → . . . 接近する /
離れる。
- C. ← 母親 ← 子 . . . 接近する /
離れる。
- D. ← 母親 子 (→) . . . 離れる。
または
(←) 母親 子 → . . . 離れる。

図 D - 1. 母子の隔たりに関する行動的志向性の型

れる。子を置き去りにするという行動に対して、子は時に母をあと追いついたり大げさに「すね」てみせたりする。また遠く離れた母親に対して、呼び声を発したりすることもよくある。母親による攻撃や子の「すね」などは、いってみれば自分は動かずに、相手の行動の志向性を逆転させて相手を動かそうという「高等戦術」であり、確かに攻撃は子を遠ざけることに役立つが、しかし子がすねても母親を引き戻す効果は実際にはさほどあるようには見えない。C型の母子相互作用が、子の離乳にとって大きな役割を果たすことを本研究は示してきた。ただし個々の状況において接近と分離のいずれが結果するかは、B型と同様両ベクトルの大小によるため一概にいけない。

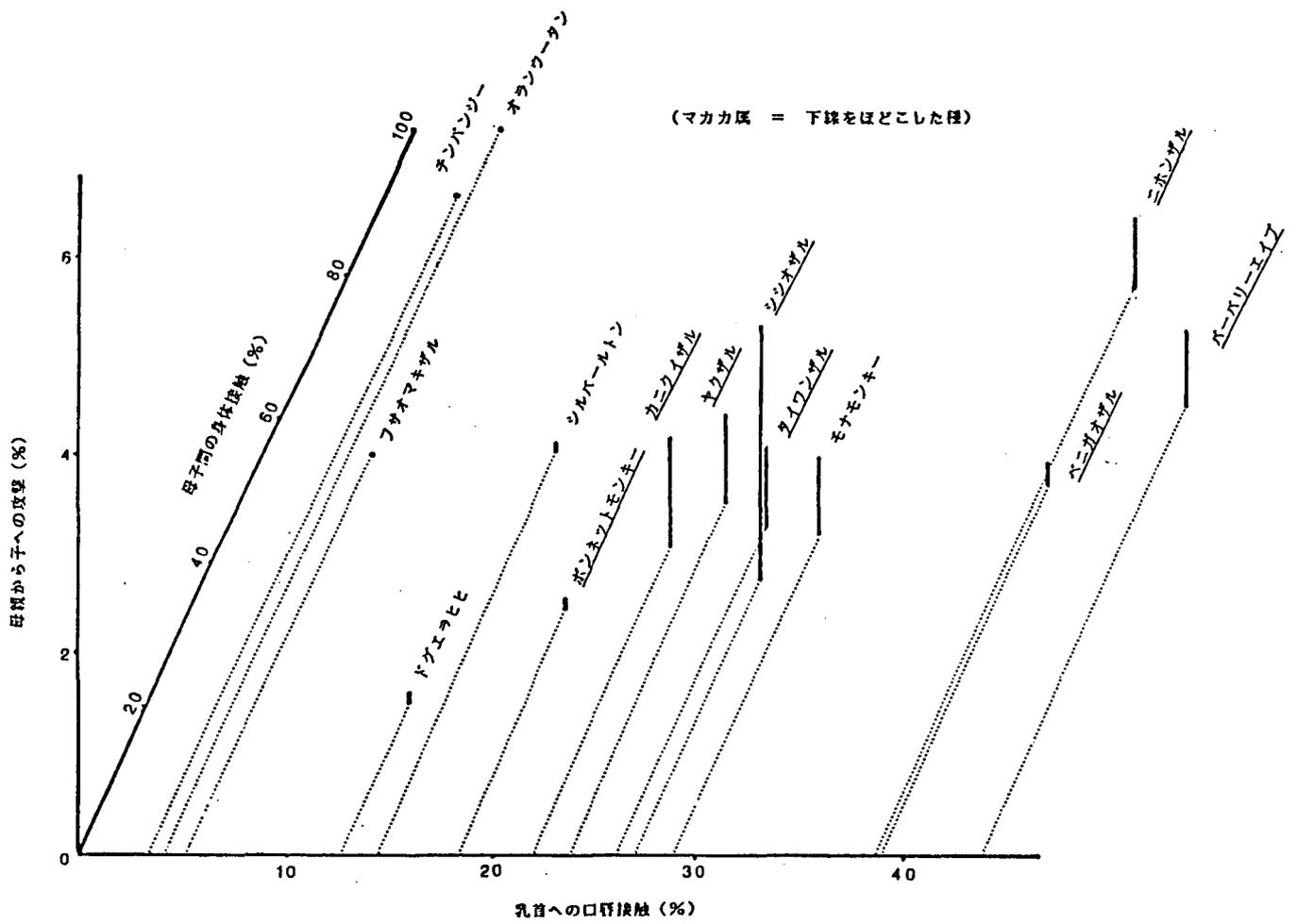
最後に、母子ともに求心性が弱まる一方で遠心性が強まり、母子分離が促進されるD型主流の段階となる。図において片方の矢印に括弧がつけられているのは、その個体に必ずしも遠心性が存在しなくても、結果的に疎隔がもたらされることを示したものである。この型においては、子は他の未成体との遊びが重要な活動となり、母親も他の個体との社会的交渉にそのエネルギーを割く。母親にとっては、それを通じた雄との接触が次の繁殖活動のスタートとなることもある。

以上が、母子関係の変化に対する素描である。もちろん実際には、それら4つの型はAを基本型として発達の重複しつつ推移するものである。

b. 母親から子に対する反発性をめぐる問題

母子間距離の増大という発達的变化の中で興味深いのは、なんといっても求心性と遠心性がせめぎ合う場面である。そのせめぎ合いは図D-1でいうとB型とC型の二種類のパターンに大別される。社会生物学は、とりわけC型が離乳に大きく関わっていると主張する。母子の隔たりが、主として母親の側によってもたらされるのか、それとも子の側によってもたらされるのかは、母子関係の発達的变化を理解する上で重要な問題である。しかしながら母親の子に対する反発性が子の独立に貢献しているとする説は、それを支持する研究と支持しない研究があって議論の分かれるところとなっている。

その不一致の一因には、疑いなく「種差」の問題がある。種によって子の成長と独立の速度に差がみられるのであるから、母親による反発性の役割にも大小があつてなんの不思議もない。確かにニホンザルでは母親の攻撃行動が子の独立に大いに関与しているというのが筆者の得た結論であつたが、後述するように、ニホンザルを含めたマカカ属は一般的にいうと、母親による子の保護性と母親の反発性をともに強めて繁殖の効率を高めたという、その意味ではかなり特異な霊長類である。図D-2は、筆者自身が観察した霊長類各種の母子間における身体接触・乳頭への口唇接触・母親から子への攻撃行動の生起傾向（未発表）を示したものである（図にはCで発表した結果も含まれている）。この図をみれば、一般的



図D-2. 霊長類各種の母子間における身体接触・乳頭への口唇接触・母親から子への攻撃行動の生起傾向。

にみてマカカ属の保護性と反発性の高いことが理解されるであろう。それはマカカ属が、母親の反発性における格好の社会生物学的なモデルになり得ることを示すと同時に、一方で他属の種には母親の反発性がさほど重要な機能を果たしていないものもあるということを示唆するものである。同じマカカ属のサルでさえ、母親の子に対する攻撃行動の発現にかなりの種差がみられることは、すでに指摘した通りである。

父親が子の運搬に積極的に関与するティティという霊長類では、子に対して母親の方が父親よりも拒否的で、子も母親より父親を選好するということが明らかにされている (Mendoza & Mason, 1986a, 1986b)。霊長類の母子関係や行動発達の実験的研究は、従来マカカ属、それもアカゲザル、ブタオザル、ニホンザルなどのごく特定の種の資料に偏っていたが、ここに述べたことは、そこから霊長類全般について過度に一般化された結論を導き出すことに対し、慎重でなければならないことを物語っている。

c. 反発的行動の内容に関する問題

ところで、そのような種差に関する議論を行うことは、扱われた行動の内容に、相互の比較が可能なような共通性がなくてはならない。ところが、少なくとも霊長類の母子関係における反発的行動に関する限り、その点にきわめて重大な問題があるといわざるを得ない。根ヶ山

(印刷中)は、霊長類の母親から子への反発的行動を扱った諸論文を比較し、反発的行動の呼び方がまちまちであること、さらに同じ呼称を用いている場合においてすら、それを構成する行動の内容がきわめてばらばらであることを指摘した。現象からいわば恣意的に行動が拾われて一括され、それらが反発的行動の名のもとに個々の研究において独り歩きしている。それが母親の子に対する反発的行動の研究に関する現状なのであり、そこに行動カテゴリーを統一もしくは整理しようとする問題提起すらない。

同じ攻撃行動として一括されるものでも、行動によってその発現の発達的变化が一様でないことは、すでにA-1で指摘した通りである。したがって行動カテゴリーの恣意的な選択によって、結果は大いに変動しうる。子の独立における母親の反発的行動の機能に対する評価が分かれているといっても、上のような不統一がある限り、それを踏まえた議論の妥当性には疑いを差し挟まないわけにいかない。ましてそれらから種差を論じることには慎重でなくてはならない。Fairbanks & McGuire (1988)は、ベルベットモンキーの母子の観察結果に対して主成分分析を行い、拒否が保護と並んで母親行動を構成する独立した重要な次元であることを見いだしたが、にもかかわらず上述のような事実が存在することは、従来霊長類の母子関係の研究において、反発的側面がいかに軽視され、それに対して十分な配慮が払われてこなかったか

を雄弁に物語っている。

種差や行動カテゴリーの不統一以外にも、Jensen et al. (1969)の研究が示すように、環境の質や子の性が母子の隔たりに及ぼす影響の大きさを忘れることはできない。したがって母親の反発的行動の役割を論ずる際には、それが複合的要因のもとに生じるものであることを認識した上で、きめ細かな吟味がなされなければならない。

母子関係といえども、当然他から独立した閉鎖的な系でなく、より大きな系の中に包まれる下位系である。すなわち、母子が相手から離れてゆく過程というものは、より大きな視野に立てば同時に、母子が別の個体との接触を求めて多様な関係の網を広げてゆくという積極的な過程でもある。そのなかで個体は、母子関係においては得ることのできない経験や資源を獲得し、繁殖の一環として機能する。母親の反発性も、そのような相対的な視点から考察する必要がある。このように、個体の生存と適応・繁殖という観点から、母子関係の発達的变化をより大きな系のなかに位置づけて考えてみるという視点が行動発達研究にとって必要である。

3. 対立的母子観の再検討

行動から親子の対立性を論じようとするにあたって、序論で述べたような打算的あるいは生物経済学的な説明を許さないような事実があることが、本研究のなかで明

らかになった。ここで、本研究のなかで明らかになったことなどをもとに、Trivers流の対立的母子観を見直し、それに対して再検討を加えてみよう。

まず、固形物摂取の本格化のはるか以前に、子は母親の行う摂食行動に強い興味を示し、自発的に固形物に関わるという事実があった。つまり、離乳は母乳依存を脱して自ら固形物をとるにいたる過程として、実際には、母親に促されるよりもむしろ、子自身の中に固形物摂取に対する自発的関心が芽生えることが最初の大きな契機となっていたのである（Hiraiwa, 1981; 根ヶ山, 1987）。言いかえれば、行動レベルでみると、必ずしも親によって離乳のきっかけが作られるというばかりではなく、子も積極的に離乳に関与しているのであり、その意味では離乳とは親子の共同作業であるともいえる。このような理解は、母親側からの反発的な離乳像を大きく修正するものである。

もうひとつの重要な事実は、母乳の分泌が減少しその栄養的価値がなくなるとすぐに乳首への接触も消失するのではなく、いくつもの種にわたって、その後にも、子が長期間母親の乳首をしゃぶり続けることがみられ、それがまた母親によって徹底的に排斥されもしないという事実が指摘されていることである（Hinde & Spencer-Booth, 1967; Clark, 1977; Hoff et al., 1981）。もし、栄養の授受だけが乳首への接触を規定すると仮定するならば、この子による一見無駄な行動の存在は説明できな

い。長期にわたる乳首への非栄養志向的な口唇接触は、次の子の妊娠・出産によって終息することが多い。

一般に子による乳首への口唇接触の継続は、母親の内分泌の状態に影響してその不妊を長引かせることにつながるといわれている（Anderson, 1983）。だとすれば、母親の乳首に対する子の口唇接触の継続とそれに対する母親の許容が長期にわたって広くみられるという事実は、それがいわば母親に対する出産調節としての繁殖上の適応的機能を備えているゆえなのだと考えられないだろうか。子育ては反復的な繁殖過程の一環であるが、この意味合いでは親子はそこにおいて決して対立的な関係ではなく、むしろ協力的関係にある。Alberts & Gubernick (1983) にならえば、子は栄養的価値がなくなっても、ある期間母親の乳首への接触から受ける刺激作用を求め続けるといえる。心理学的表現を用いれば、子が乳首への接触の「欲求」をもっているということになる。社会生物学的な演繹的視点からすれば、そのような解釈は具体的、個体的、至近要因的な見方に過ぎるともいえようが、個体関係の実像を生々しく描き出すことにかけては、こちらの方がすぐれている。行動研究において、安易な演繹的解釈の導入が正しい理解を往々にして損なうこともあり慎重を要するということを、ここで指摘したこれらの事実は物語っている。

また一方で、しばしば死んだ子に対しても死後しばらくの間は母親行動が向けられる（根ヶ山, 1983a）といっ

たことも、Trivers流の打算的文脈においては説明が難しい。分析のレベルを具体化すればするほど親子の対立性は複雑な様相を呈し、しかも非対立的もしくは協調的な要素も絡んでいることが明らかになったのである。

Triversの構想の原点は、母子がそれぞれの繁殖効率の「最大化」のために親性投資をめぐる対立し、そこに離乳の抗争が出現するというものであった。ところがここでみてきたように、母子は必ずしも対立的にせめぎ合う関係であるとばかりはいえず、むしろ協調的関係ですらありうる。河合(1990)は、捕食者の少ないことが霊長類の一つの特徴であるとした上で、ポピュレーション調節のために、霊長類は繁殖サイクルの速度を自ら鈍化させるという適応を遂げてきたという興味深い仮説を提示している。この仮説は、Triversのいわば「繁殖最大化」的理論とは明らかに異なっているが、ここで指摘してきたマカカ属の諸事実は、このような河合の仮説を支持するものとして注目される。そしてこのことは、ヒトの母子関係を考えるときに、さらに重要な意味をもつであろう。

社会生物学的発想に基づく対立的母子観は、母子関係のとらえ方の転換をもたらした極めて斬新な問題提起であった。本研究においては、その問題提起に強く影響され、子育てに関する新しい視座としての社会生物学的観念に依拠して、特にマカカ属霊長類の親子の対立性と子の離乳に関わる問題点を検討した。そして、そこで得ら

れた結果は原則的に社会生物学的構想に合致していたものの、ここで指摘したようなさまざまな矛盾点も同時にもっていた。ここで吟味したことは、Triversの提唱したモデルが、必ずしも全ての現象に妥当するものではないことを示していた。しかし、それらの議論を通じて、親子間の対立性も子育ての重要な一環であり、母親の攻撃行動も母性行動というより大きな概念の中に包括することが可能であることが示されたことは、貴重な成果であった。序章でも述べたように、Trivers的モデルは、それ自体の理論的完結性においてよりは、むしろそのモデルが親子の対立的側面に関する議論を活性化したことにおいて、高くその功績が評価されるべきであろう。

4. 社会生物学的にみた霊長類の母子関係の進化と反発性

さて、マカカ属を中心とした母親から子への反発的行動の分析を踏まえ、より広い見地から霊長類の母子関係の進化を反発性との関連においてみてみよう。

a. 基本的視点

母子関係とは、現象としては母と子の行動的相互作用によって成立しているものであるため、その進化を論じる場合には、現存種の行動比較から出発せねばならない。行動という形質は環境との関係で変容を受けやすく、現存種の比較からその進化の軌跡を推察することは容易ではない。そうではあるが、ここではまず、原猿類から広鼻猿類、狭鼻猿類、類人猿までの母子関係を概観する作業によって、その進化の大枠が捉えられるものと基本的に仮定する。

すでに述べたように、哺乳類が授乳と胎生を発達させたということは、子の養育にとって画期的なことであった。それは端的に言えば、母親が子のもっとも危険な時期にその栄養確保と保護を引き受けるということに他ならない。霊長類も当然そのような育児様式を継承しているわけであるから、その様式を比較することは、霊長類の母子関係の輪郭を描き出すのに大いに有効であるに違いない。以下においては、霊長類の母子関係を構成する

場面の中で、そのようにいくつか重要と思われるものに絞って、具体的に検討してみよう。

b. 妊娠・出産

妊娠とは、免疫学的見地からいえば臓器移植に相当する現象である（佐藤，1981）。すなわち胎児は、母体にとっては本来「異物」なのである。それが母体から拒絶されないで成長するという事実は、哺乳類が、免疫機構の摂理をあえて曲げてまでも、子を母親の体内で一定期間保護するという育児の様式を選択したことを物語っている。そのために、哺乳類は胎盤をより効率的なものへと進化させてきた（舘・舘，1979）。この選択によって子の生存の可能性は飛躍的に増大したに違いない。逆にいえば、出産はその保護の様式に見切りをつける瞬間であり、それを胎児の発達の中の時期に発来させるかは、母子関係を考える上で極めて重要な問題であろう。

妊娠とは、その時期の子にとってはおそらく最も安全な育児の様式であるが、母親にとっては必然的に子の「運搬」という負荷が絶えずともなうという意味において、母子の葛藤の事態であるともいえる。出産によって子が母親の体内から排除され直接外界にさらされるということは、子の安全性を多少とも減少することにはなるが、母親の負担を軽くするという側面ももっている。出産とはつまるところ、母親から子に対する非行動的拒否なのであり、母親の子に対する反発性の一形態なのであ

る。

身体のサイズが、霊長類における生態学的適応として一次的に重要なものだとするならば (Clutton-Brock & Harvey, 1977; Harvey & Clutton-Brock, 1985), 母親の体重に対する新生体の体重比は, そういった葛藤を考えるうえで参考になる。Leutenegger (1973) は, 霊長類の種間比較から, 母親の体重が重くなるほど子の体重も重くなるという傾向があり, さらにメガネザルを除く原猿類の子は, 母親の体重がそれと同等である真猿類の子と比べて, 体重がより軽いことを指摘した。いいかえるとそれらの原猿類では, 母親の負担がより軽い時点で子を体外に排出していることになる。メガネザルの子が大きいのは, 原猿類の中で唯一真猿類と同じく, より進化した構造の胎盤をもっている (Martin, 1975) ためだとされている。

さらに Leutenegger (1979) は, そのように子の体重比が大きな小型霊長類の中でも, その値が特に大きな種に限って, 一度に複数の子を妊娠するという特徴を備えていることを指摘した。そのような多胎の事例は, 原猿類と広鼻猿類のそれぞれ一部にみられる一方, 狭鼻猿類ではきわめて稀な現象である (Geissmann, 1987)。Leuteneggerによれば, 原猿類の多胎は彼らの原始的特徴の現れであるのに対し, 広鼻猿類の場合は身体の小型化という適応 (Ford, 1980) にともなう二次的な産物であるという。いずれにせよ, 母親に対する胎児の体重比が大きい

くなることは、子が産道を通過することが困難になるということであり、一頭当りの子の大きさを抑えるという多胎はその進化的な解決法だというのである。原猿類の情報についてはDoyle (1974) やKlopfer & Boskoff (1979) に詳しいが、そのうちのキツネザルに関してRasmussen (1985) は、生息環境と産子数の関連を示唆している。一回当りの産子数の問題は、出産後の母子関係とも関連のあることなので、後でもう一度とり上げる。

このように妊娠の様式からみて、原猿類の母子関係は原始的な特徴を色濃く残しており、この点からいえば、原猿類は一般に、妊娠における投資が小さい霊長類であるといえる。これらの点を踏まえ、出産時の母子関係における行動的側面を見てみよう。

出産によって子は体内環境から体外環境へ移行し、呼吸・体温保持・栄養摂取の必要にたちまち迫られる。出産は母親の子に対する反発性であると規定したが、したがって、出産場面における母親の行動的課題は決して子を攻撃したり拒否したりすることでないことは自明である。一般的にいうと、新奇個体というものは攻撃の標的とされ排除される傾向にあるが (Bernstein et al., 1974), そのことは出産場面における母親の子に対する関わりに関しては妥当しない。新奇個体でもある新生体の突然の出現に対して、母親はむしろ攻撃や拒否を抑制しなくてはならない。

Negayama et al. (1986) によれば、新生体に対する拒

否や回避は、特に初産個体に若干みられたものの、隔離飼育個体を除き、それは子の受容という点からは全くとるに足らない軽微なものであった。また、新生体に対する攻撃行動は、野外集団での生育個体にはみられず、隔離飼育個体においてわずかに発現したのみであった。Brandt & Mitchell (1971)によっても、霊長類全体を通じて、新生体に対する強い排除行動の存在は見当たらない。それらのことは、出産時点で新生体の出現を受容しうるような準備性が出産を迎える霊長類の雌に備わっていることを意味しているが、そこに内分泌的要因を含めた何らかの要因の関与が考えられる (Gibber, 1986; Rosenblum, 1972)。ただし、チンパンジーについては、初産の出産場面で新生体の出現に非常な驚きをみせたという記録があり (Tinklepaugh, 1932; Nissen & Yerkes, 1943)、彼らの出産場面における経験要因の関与の大きさを示すものとして特記される。

子の生存を脅かす母親の行動としては、むしろ飼育下のツパイ (Hendrickson, 1954) やショウガラゴといった小型原猿類およびタマリンという小型広鼻猿類などで報告されている「子食い」行動がある (Brandt & Mitchell, 1971による)。これらの霊長類はいずれも昆虫などの小動物を食べる習性があるので、それとの関連性は大いに考えられるところである。この子食い行動は、必ずしも母親に限られたものではないが、せっかく大きな負担を引き受けて胎内で育てた子をみすみす自分で食べてし

まう、あるいは子が他個体によって食べられることを許すということは、飼育下の特殊性という事情を割り引くとしても、やはり彼らにおける母性の不全性を見る思いがする。

子食い行動との関連で注目されるのは、胎盤食の問題である。普段は肉食をしない種においてさえ、出産時に胎盤を食べることが一般的にみられる。狭鼻猿類であるマカカ属の隔離飼育個体において、あたかも胎盤処理の一環であるかのように出産時に子を咬んだという事例が報告されており、(Ruppenthal et al., 1976), 筆者もニホンザルの隔離飼育個体で新生体の四肢の末端がしゃぶりとられたように失われている事例を経験している。しかしそのような特殊事例を除けば、それら肉食をしない種において子が食べられることはまずない。ほとんど時を同じくして娩出される二つのつながった物体の、一体何が一方を世話するものとして、また他方を摂食するものとして区別させるのであろうか。これ自体興味深い問題であるが、その仕組みはまだ明らかでない。胎盤食が類人猿に他の種ほど顕著でない (Brandt & Mitchell, 1971) ことは、その仕組みの進化を考えるときの一つの参考になるにちがいない。

筆者らは、前述の飼育ニホンザルの研究において、母親が新生体を娩出後直ちに抱き、その頭部をはじめ全身を入念になめることを観察した。それによって母親は新生体の体温低下を防ぎ、皮膚への刺激を与えているので

あろう。原猿類（エリマキキツネザル：Foerg, 1982；スレンダーロリス：Kadam & Swayamprabha, 1980）・ホエザル（Sekulic, 1982）からマカカ（Kemps & Timmermans, 1982）・ヒヒ（Dunber & Dunber, 1974；Love, 1978）・チンパンジー（Goodall & Athumani, 1980）にいたるまで、ぬれた新生体の身体をなめる行動は、出産場面で霊長類全般にわたってひろく見られる最も基本的な母親行動であり、その点での種差はほとんどないものと思われる。またなめる行動は、当初頭部に多く向けられるという事実が、複数の種で観察されている（リスザル・モナグェノン：Takeshita, 1961-2；ニホンザル：糸魚川と田中, 1963；アカゲザル：Brandt & Mitchell, 1973；オランウータン：Maple, 1980；ゴリラ：Beck, 1984；Nadler, 1974；Stewart, 1977）。その際、大型の類人猿各種においては興味深いことに、母親があたかも蘇生術的な関わりを新生体の口唇部に向けると報告されている（Beck, 1984；Brandt & Mitchell, 1971；Maple, 1980）。それらを踏まえて考えれば、新生体をなめる行動には、Stewart（1977）のいうような新生体の呼吸を（必ずしも必須ではないにせよ）助けるという機能も認めてよいかもしれない。

このように、妊娠・出産を通じてみられる霊長類の母子関係は、種の差を超えた極めて高い類似性を基本的特徴とするものであり、その他に一部の小型霊長類における母性の未熟さ、類人猿の特殊性などがあわせて指摘さ

れる。

c. 子の運搬

出産によって母親の体内から排出され、外界に直接さらされるようになった子は、それ以後は主として行動的に母親等から世話を受け、保護されてその生存を確保してゆくことになる。その世話にはさまざまな内容の行動が含まれるが、中でも子の「運搬」と「授乳」とが、母親にとっておそらく最も大きなエネルギーの投資を必要とする関わりであろう。したがってその様式を種間で比較することは、母子関係の進化の過程をあとづけるうえで最も基本的な作業であると考えられる。ここではまず運搬について論じてみよう。

出産により、子の運搬は母親にとって不可避の負荷ではなくオプションとなる。その選択肢は、子を巣などに残して運搬の労を極力軽くするか（Ⅰ型）、誰か自分以外の個体に運搬をある程度委ねるか（Ⅱ型）、それとも引き続き自分で恒常的に運搬するか（Ⅲ型）の3つである。そして霊長類の中には、その3種類の様式のすべてが存在する。子を運搬することは、移動中も子と身体接触をもち続けることである。それは、子にふりかかる外界からの危険を未然に防ぎ、あるいはそれを退けるひとつの、そして多分最も確実な方法であろう。自らの負担を犠牲にして子の安全を図るという意味において、今述べた3つ選択肢は、その順に母親の子に対する関与度が

相対的に高まっていることを物語っていると考えられる。

では、その3つのタイプには、それぞれどのような種が含まれるのであろうか。

まず子を巣に置く行動は、ツパイをはじめ、キツネザル（エリマキキツネザル・ネズミキツネザル）、ガラゴ（コガタガラゴ・ショウガラゴ・オオガラゴ）といった原猿類に特異的にみられるが、同じ原猿類でもロリスにはみられない（Doyle, 1974）。またDoyle（1974）やKlopfer & Boskoff（1979）・Klopfer & Klopfer（1970）によれば、それらI型の原猿類は、子を移動させるときに母親が口でくわえてそれを行うという特徴もあわせもっているが、真猿類の中で口を使って子を運ぶのは、オリーブコロブスだけだとされている（Napier & Napier, 1985）。

ところで、原猿類のもう一つの特徴として、ロリスやガラゴ・メガネザルの仲間には、子の残留行動（parking）が母親にみられることがあげられる（Klopfer & Boskoff, 1979; Napier & Napier, 1985; Pereira et al., 1987）。この行動は、母親が採食に出かけるときなどに子を木の枝などの比較的安全な場所に一時残しておく行動である。残された子は、そこであまり動かずに母親を待っている。この残留行動も、子の保護を多少犠牲にすることと引き換えに、運搬の負担を母親から軽減するものである。このような側面からみても、原猿類の母親行動には、さきにも述べたような不全性が認められるよう

である。Welker & Schäfer-Witt (1987) は、この残留行動が進化的に一步進んで、他個体に対して向けられ、子の保護性がより向上したものがⅡ型であると考えた。

Ⅱ型には、さまざまな適応的機能が想定されているが (McKenna, 1981), この型はKohda (1985) によれば、さらに2つのタイプに分けることが可能である。それはすなわち、他個体による子の運搬の頻度が多く、それに対して母親が寛容でまた子の回収も容易なタイプと、反対に母親が子を保持する傾向が強くて他個体による運搬が少なく、回収も困難なタイプである。前者は主としてペア型の広鼻猿類の特徴であり、後者は特に単雄群型の狭鼻猿類の特徴である。その区別は、子の移行が子の自発性によってなされるか、あるいは他個体のイニシアチブによって惹起されるか、という区別とも関わっている。多くの種において生後間もない子だけに独特の体毛色がみられ、それが他個体による子の保護に役立っているといわれるが (Alley, 1980; Higley et al., 1987), 狭鼻猿類の中でも子の個体間移行が頻繁なヤセザル類に、子の独特な色彩がみられることは偶然ではない。McKenna (1979, 1981, 1982) は、ヤセザルに関して、それが彼らの歯・消化器系による採食様式の特異な適応と、それに由来する社会的軋轢の希薄さのせいであるという興味深い考察を行っている。

小型の広鼻猿類において、母親以外の個体による子の運搬という独特な様式が進化した背景には、前述の通り

彼らにおける子の相対的な大きさと、それによる母親の負担の大きさがあることを忘れてはならない。Dunber (1988) は、Altmann (1980) のモデルに基づいて、アカマントタマリンを例に、母親が2頭の子に対し授乳に加えて運搬の負担を負うことは行動の時間配分という点から不可能であることを示した。そのように運搬の負担は、子の母親に対する相対的大きさだけで必ずしも説明できるものではなく、行動の時間配分や母親の移動を含めた運動量といった側面も考慮されねばならない問題であるといえよう。それらの霊長類では、父親をはじめとするいわゆる家族が子の運搬を分担するのであり、それは血縁選択説 (Krebs & Davies, 1981) のモデルにうまくあてはまっている。またDunber (1988) は、ゲーム理論の観点から、先に一夫一婦制が進化し、その後に多胎が進化したと推測している。McGrew (1988) はワタボウシタマリンにおいて、運搬を含む子守り行動 (baby-sitting) は他の成体ヘルパーがいなくは父親が、いる場合は母親が、それぞれより大きく担うことを明らかにし、家族構成によってそれがダイナミックに変動するものであることを示した。Kohda (1985) の観察においては、リスザルのみが複雄群を形成する広鼻猿で他個体による子の運搬を発現させたが、そうであるとすればそれはリスザルがマーモセットの近縁では単胎がみられる最小のサルである (Leutenegger, 1973, 1979) ことと無関係ではないかもしれない。子が主として父親によって運ばれるダ

スキーティティの親子を実験的に分離してみると、子は母親よりも父親を、また母親は子よりも父親を、それぞれ選択する傾向が強いという結果がえられた (Mendoza & Mason, 1986a, 1986b)。このことは、このⅡのタイプにおいて母子の心理的結合度が低い可能性を示唆するものとして興味深い。

3つめの型、すなわち母親が恒常的に子を運搬するタイプは、今までにみてきた種を除く霊長類の一般的な様式といってよい。この型は、ロリスやワオキツネザル・インドリなどの原猿類にもみることができる (Doyle, 1974)。今まで議論してきたように、相対的に身体の大きな種で子の運搬の負担が比較的小さい場合に、より保護的なこの運搬様式が発現しうるのだと考えられる。ところで、このタイプは、それを母親の背部で行うか腹部で行うかによって、さらに二分することが可能である。腹部で運搬する種の中でも、地上性の特徴を強くもつものに関しては、子が成長し子に対する保護の必要性が減少するにつれて、運搬する部位は徐々に背側に移動する (ヒヒ: Rhine et al., 1984, 1985; ゴリラ: Hoff et al., 1981; チンパンジー: Miller & Nadler, 1981)。このことは逆に、腹部での運搬が子の保護の可能性と大きく関わっていることを示している。ただし、ホエザルという広鼻猿では、腹部に抱くタイプであるにもかかわらず、毛づくろいなどの積極的な母親行動は乏しいらしい (Higley & Suomi, 1986)。背部であろうが腹部であ

ろうが、どちらも子の運搬の負担を母親が引き受けると
いう点においては差がないといえるが、このようにみると、
この違いもやはり子の保護性を強めるといふ母性の
進化を反映する問題であるように思われる。ちなみにチ
ンパンジーにおいては、腹部の子を母親が積極的に手で
支持することがその落下を防止するのに重要な役割を果
たしており (Goodall, 1967)、そのことは母親の保護的
関与性の大きさを物語るものといえよう。またオナガザ
ル類の近縁種比較からは、落下の危険性のある樹上性の
強い種において母親の保護性がより顕著だとされている
(Chalmers, 1972; Rowell & Richards, 1979)。

麻酔やテープによって子の側からの接触が不可能な事
態をつくると、原猿類では母親が自ら運搬を試みることは
特にないが (Rosenson, 1977)、リスザルでは、通常
はみられることのない抱き運び行動が示されたという
(Rumbaugh, 1965)。子の麻酔下における母親のそのよ
うな補佐的行動はマカカ属においても指摘されているが、
その積極性は子が幼いほど顕著である (根ヶ山, 1988;
Rosenblum & Youngstein, 1974)。これらの結果もまた、
霊長類の母性における積極性の増大として、その進化の
一段面を浮き彫りにするものであろう。

母子の分離に対して子が独特の反応を示し、母子隔離
飼育という手続きが子の行動障害の大きな契機になると
いうことは、狭鼻猿類や大型類人猿においてよく知られ
た事実である (Hinde & Spencer-Booth, 1971; 糸魚川,

1978; Minami, 1975; 根ヶ山, 1978, 1983bなど)。それは見方を変えれば、それらの霊長類における親の保護性と母子関係の緊密性の大きさに対する傍証でもある。母子の絆とは、そのような緊密性に対する心理学的な説明概念であるといえる。それとの関連で、隔離されたコモンマーモセットには母子分離に由来する常同行動が発現しないという知見 (Berkson et al., 1966) は示唆的である。

d. 授乳

母親が自ら摂取した栄養を子に直接搾取されるという意味において、乳をめぐる母子関係は「寄生」的性格が強い (Galef, 1981)。巣に子を置く I の型においても、あるいは他個体に運搬を委ねる II の型の母子関係においても、授乳のときには子は母親と接触せねばならない。出産によって運搬がオプションになったのとは異なり、栄養の供給という親性投資は、胎盤から母乳へという様式の変化があるものの、母親にとっては相変わらず逃れることのできない課題であり負荷である。

授乳には前述の運搬の場合のように種間で顕著な質的差異がないだけに、霊長類種間におけるその比較は量的側面からなされなければならない。霊長類の乳首は必ずしも胸部に一对のみ存在するとは限らないが (Doyle, 1974), いずれにせよその位置と授乳時における母子の接触の状況からして、子による摂乳の有無を確実に記録す

ることは、通常の観察方法では一般的にいて非常に難しい。したがって摂乳に言及した研究自体が必ずしも多くはなく、言及したとしても多くの研究において、子による乳首への口唇接触の有無を記録することにとどまっていることもやむを得ない。乳首への口唇接触が摂乳の実態を正しく反映しているとは必ずしもいえないし (Izard, 1987)、夜間の情報が欠落していることも承知の上で、あえてそれらの限られた資料をながめ、霊長類の授乳行動を検討する一助としてみよう。

ツパイは、巢にいる子に対し1日に1回前後しか授乳しないとされており (Doyle, 1974)、その回数は霊長類の中でも極端に少ない。子が背にしがみつくリスザルでは、子の位置移動によって摂乳が比較的容易に記録される。Rosenblum (1968) によれば、リスザルの摂乳は生後第1週では観察時間の約4分の1においてみられ、その後は生後6か月間にわたって単調に減少しほぼ消失するという。コモンマーモセットの観察によると、子が摂乳位置をとることは生後1週目には40パーセント弱あるが、その後はやはり単調に減少して生後4か月目にはほとんど消失する (Ingram, 1977)。ゲルディーモンキーの子の授乳位置における変化は、コモンマーモセットよりも減少の速度がより速いものの、基本的にはそれと非常によく似た変化を示す (Heltne et al., 1973)。またワタボウシタマリンにおいては、生後20週間の観察期間を通じて、その摂乳行動の発現率は20パーセントを

超えない (Cleveland & Snowdon, 1984)。

Horwich (1974) の資料を見ると、それらの広鼻猿類に比べて狭鼻猿類では、一般的に乳首への口唇接触がはるかに多い。特にマカカ属では、生後数週間における生起率が80パーセント前後の高い値を示し、その後の減少も緩慢であることが際だった特徴である (Berman, 1980; Bolwig, 1980; Johnson & Southwick, 1987; Rhine & Hendy-Neely, 1978)。またChism (1986) はパタスモンキーを対象に、子の覚醒時における乳首への接触頻度を調べ、それが生後1年を通じて20パーセントを超えないことを示した。この数値は子の覚醒時のものであることを考慮せねばならないが、同様の条件下でのアカゲザルの結果 (Hinde & Spencer-Booth, 1967) と比較しても、その値は一貫してかなり低い。なお、大型の類人猿では、乳首への口唇接触の生起率が非常に低いことが特徴である (Hoff et al., 1981; 根ヶ山, 未発表(図D-2参照))。

それぞれの研究における方法論上の不一致を無視することはできないが、霊長類における授乳的接触の頻度に関しては、進化の段階が進むにつれてひとまず増加し、マカカ属を頂点として再び減少するという傾向が推察される。

授乳における母親の負担に種間での差があるとすれば、それは乳に含まれる栄養量および授乳期間の差としてみることができる。乳を通じて子に渡される栄養量は、乳

組成と授乳量の2要因，すなわちどのような栄養成分の乳をどれだけの量与えるかによって求められる。乳組成に関しては，Schwartz & Rosenblum (1983) が，原猿類からヒトまでの霊長類の比較から，小型の種ほど乳中の脂肪と乳糖に対するタンパク質の含有率が高いという傾向があることを指摘し，それを小型の種ほど子の成長が早いという事実と関連づけて考察している。そうであるならば，母親にとって授乳とは，早い成長をもたらす高蛋白の乳を短期間に供給するか（r 戦略的），もしくは低蛋白の乳を長期にわたり供給するか（K 戦略的）の選択であるということになる。

マカカ属の授乳量の発達的变化に関しては，本研究の中で推測した。特に体重計測による方法は摂乳量の推測に有効性が高いが，しかしながらそれはあくまでもある限られた事態における授乳量の相対比較に過ぎない。夜間における泌乳量の計測を含めたその絶対量の測定とその組成の分析，及びそれにもとづく母乳を介した栄養移行の発達的变化に関する総合的調査が，今後の大きな課題として残されている。それによる種間比較は，霊長類の母子関係の進化をあとづける上で，重要な作業となるに違いない。

e. 離乳

霊長類の離乳の時期は，進化の階梯が進むにつれて相対的に遅くなる（Harvey & Clutton-Brock, 1985; Napi

er & Napier, 1985)。そのことは前述の乳成分とも関連がある。いいかえればそれは、母親への依存期間の延長を意味しているが、子にとっての栄養源が母乳か他の食物かの二者択一であるという点からすれば、それは同時に、母親の負担と引き換えに子自身による採食のリスクと消耗を軽減することを含んでいる。類人猿では乳首に対する口唇接触が長期にわたって継続するが、中でもチンパンジーにおいてはその期間が4～5年間も続く（Clark, 1977; Horvat & Kraemer, 1982）。ただし、固形物の摂取が本格化してからも乳首への口唇接触が続く場合、それは必ずしも栄養摂取の手段ではない。その最後の時期には、乳首はむしろ子の心理的安定源として機能している（Clark, 1977）。

離乳過程を知るには、今述べた乳首への接触頻度や授乳量の変化が基本的な情報となるが、それ以外にも、固形物摂取行動の発達がその有力な手がかりとなる。実際に、乳首への接触行動の減少と固形物の摂取行動の増加とは時期的に対応している（タマリン：Cleveland & Snowdon, 1984; リスザル：Rosenblum, 1968; マカカ：根ヶ山, 1987; ヒヒ：Rhine et al., 1985）。それらの結果やラングール（Dolhinow & Murphy, 1982）のデータによれば、固形物摂取行動はおおむね漸増する傾向にある。子が固形物の摂取を開始する際に、母親などが子に対してそれを積極的に促したり教えたりすることは、原猿類や狭鼻猿類ではないとされており（Altmann, 1980; Doy

le et al., 1969; Hinde et al., 1964), おそらくそれが霊長類の一般的性質であると思われるが, オランウータンでは母親が固形物を咬みくだいて柔らかくして子に与えるという報告がある (Horr, 1977)。その点にも, 子の養育に対し類人猿の母親が積極的な貢献をしていることの一部が現れている。

出産をなんらかの内分泌的要因の作用による子の分離とすれば, 離乳期における子の排除は行動的手段によってなされると考えられる。その意味で, 母親の子に対する反発的行動も, 離乳における親子の関係のあり方を把握する一つの重要な手がかりといえる。

母親から子への反発的行動は, 原猿類のキツネザル (Harrington, 1978), 広鼻猿類のマーモセット (Locke-Haydon, 1984; Locke-Haydon & Chalmers, 1983), 狭鼻猿類のオナガザル (Struhsaker, 1971), マカカ (Berman, 1980; Hansen, 1966; Hinde et al., 1964; Negayama, 1981), ヒヒ (Nash, 1978), ラングール (Jay, 1965), 類人猿のゴリラ (Hoff et al., 1981), チンパンジー (Clark, 1977; Goodall, 1967; Horvat & Kraemer, 1982; Rijt-Plooij & Plooij, 1987) といったさまざまな種において記載されている。それらの行動は子による母親へのしがみつきや乳首への接触, 接近などによって惹起されることが多く, 母子間の距離がひらくと発現しなくなるなど, それらの行動と子の独立との関連が示唆されている。しかしながら, 本研究でみられたよ

うにその役割の大きさは種によって異なっているらしい。

筆者がオマキザル・オナガザル・マカカ・ヒヒ・ラングール・チンパンジーの真猿類を比較したところ、母親から子に対する攻撃行動がマカカ属に特異的に多発することが観察された（図D-2参照）。このことは、さきに述べたマカカ属の子における乳首への強い志向性と表裏をなす現象ではないだろうか。ちなみに、乳首への志向性が極めて低いパタスモンキーでは、母親の反発性も同時に低く、その離乳における役割が否定されている（Chism, 1986）。筆者による今述べた研究においても、またKaufmanとRosenblumの諸研究（Kaufman & Rosenblum, 1969; Rosenblum & Kaufman, 1967など）においても、マカカ属で母子関係の緊密度が大きな種は小さな種よりも、より強い反発性を発現させている。ここにおいても限られた資料で推測するならば、母子の緊密性が強まることと、それを断ち切るための母親の反発性が発達後期において増大することとは、母性の進化の両輪であるように思われる。その点で、母親の保護性が強まっている類人猿において、反発性が逆に弱まっており（Clark, 1977; Goodall, 1967; Hoff et al., 1981; Horvat & Kraemer, 1982）、離乳時期が後傾していることは、母子関係の進化の過程を考える上で重要な事実であろう。

f. 総括

今まで、霊長類各種の母子関係と母親の反発性に関し

て、妊娠から離乳までにわたって、特に母親における子の運搬と栄養供給の負担という観点から概観してきた。そして、妊娠および授乳による子の保護という点では哺乳類としての一貫性があるものの、運搬の様式などにはかなり大きな種差が存在することもみてきた。最後にそれらをふまえ、霊長類の母子関係の進化という観点から若干の概括的な考察を行ってみたい。

霊長類においては、妊娠期間をはじめ、成体および新生体の体重・脳重、離乳年齢、成熟年齢、寿命など、霊長類における生活史上のさまざまな変数が相互に関連している (Harvey & Clutton-Brock, 1985)。そのことは、行動という可変的な属性を介した「母子関係」も、種の繁殖システムにおける一つの要素であり表現であることを示唆するものである。すでにみてきたように、霊長類の母子関係をとるべく繁殖様式は極めて多様であり、Portmann (1951) のように霊長類を離巢性として単純に一括して済ませることはできない。むしろ Martin & MacLarnon (1985) のいうように、晩成性と早成性との間は連続的であり、霊長類においてもさまざまな段階があり得ると考えるべきであろう。ところで、少なくとも原猿類の多くのものは明らかに就巢性的性質を帯びている一方、最も進化の進んだ大型類人猿そしてさらにはヒトにおいても、子の行動発達の未熟性が指摘されており (Dienske, 1986)、子の成熟度から霊長類の進化過程を反映する単一の傾向を指摘することはできない。

離巢性の子は、就巢性的な発達段階を胎内というより安全な環境で通過している。すなわち離巢性とは、個々の子にとってはより大きな保護の様式である。また、多胎から単胎への変化は、母親による特定の子への集中的注意を可能にする。さらに大型類人猿の子にみられる頼りなさは、原猿類とは違い、前述のように母親の積極的な関与によって大いに保障されている。そのように子の成熟度ではなく母親による養育という観点からみると、原猿類から類人猿に至るまでの母子関係における進化の傾向が、より一義的に捉えられはしないだろうか。ここですでにみてきたように、霊長類の進化過程に対応する母子関係の変化の一つは子への母親自身による運搬の増加であり、また授乳期間の延長とそれにとまなう出産間隔の延長であった。さらにいえば、そこには子と母親相互の対面的接触と母親の前肢による積極的関与の増大、およびそれによる世話の増加があわせて指摘される。出産時点における子食い現象の消失も重要な変化であろう。霊長類を貫くそのような母子関係の進化の傾向を一言でいうならば、母親の子に対する保護性の促進、すなわち「少産・保護戦略」（伊藤，1978，1982）の強化ということになる。

その点で興味深いのは、原猿類や広鼻猿類において出産直後に発情し交尾するという指摘であり（Brandt & Mitchell, 1971; Doyle, 1974; Doyle et al., 1969; Napier & Napier, 1985），回転の早い繁殖がめざされてい

るのに対し、大型類人猿では育児にともなう非常に長い不妊の期間があるということである。子の長期にわたる摂乳もしくは乳首への接触が月経・排卵を後傾させ、結果的に受胎を遅らせることにつながっているものと考えられる（Anderson, 1983; Lincoln, 1983）。マカカ属における子の乳首志向およびその母親の反発性の強さはすでに指摘したところであるが、それはおそらく母子の緊密性と繁殖の回転率の高さをともに達成しようとした一つの極限的形態なのであろう。実際マカカ属の内部でも、緊密性の高い種ほど反発性も強いことはKaufmanとRosenblumも繰り返し指摘するところである（Kaufman & Rosenblum, 1969; Rosenblum & Kaufman, 1967など）。本研究においてマカカ属がその主たる対象とされたことによって、彼らのこの繁殖戦略上重要な特徴を認識することができたことはまことに有意義であった。霊長類における母子関係や行動発達の研究は、従来マカカ属によってなされたものの比率が圧倒的に高かったといえるが、ここで指摘されたような彼らのある意味での特殊性を知っていることは、それらの先行研究を正しく理解し、またそれをヒト等と比較する上で非常に大きな意味があることを強調しておきたい。

マカカ属に比べると、大型類人猿における反発性の低い母子関係は、明らかに異質なものである。大型類人猿ではむしろ、繁殖の回転率を犠牲にして特定の子に対する長期にわたる養育と保護への専念が達成されている。

さきに述べたように、子にとっては、乳首の機能が栄養の源から心理的安定の源へと切り替わっていく（Clark, 1977）。つまり、子が心理的安定のために乳首を求めることが、結果として受胎の調節をもたらしているともいえるのである。そのことは、前述の河合（1990）の仮説を支持するものであるし、またそれは彼らにおける母親を通じた学習の重要性とも無関係ではなかろう（Higley & Suomi, 1986）。この問題は、今後の大きな検討課題である。

IV. 要約

1. 問題

哺乳類においては、母親が未熟な子の生育に積極的に関与することによって、その生存の確実性を高めている。また育児は反復的な過程であり、効率的な繁殖のためにはやがて適当な時期に母子相互の分離が達成されねばならない。

本論文では、霊長類とくにマカカ属の母子に焦点を絞り、未熟な子の保護システムである母子関係の解消過程すなわち「離乳」との関連において、社会生物学的観点から、その母子行動における発達的变化の適応的な意味を検討した。母子関係は、親和的な側面だけでなく、反発的な側面にも注意を払うことによってより包括的に理解されるという前提のもとに、ここではとくに母親から子に対する攻撃行動を中心にした反発的行動が注目された。

2. 研究成果の概要

本研究では、上に述べた社会生物学的な考え方を背景に、霊長類、特にニホンザルとカニクイザルというマカカ属2種のサルを対象にしていくつかの事態を設定し、離乳と子の自立を多重的に明らかにした。本研究成果の概略は以下の通りである。

2 - 1. ニホンザルの母親における子への攻撃行動の研究

まず問題発見的に、実験室と野外において、ニホンザルの母親の子に対する攻撃行動を含む母子の反発的・親和的諸相互作用を観察し、母子関係の発達的変化の概要を明らかにした。

実験室においては、個別に飼育されているニホンザル母子を子の出生後1年間にわたって継続的に観察し、それによって母子による親和的・反発的相互作用の消長を明らかにした。生後初期の段階においては、母親は子に対して極めて親和的に接していたが、母親の攻撃行動は子が4か月齢に達するまで急増し、その後に極めてゆっくりと減少していった。つまり母親の子に対する攻撃行動は、母親の親和的な行動や子の行動と対応をもって発達的に変化する行動であった。それは、主として子の母親に対する行動によって惹起された。母親の子に対する攻撃行動の変化は、子の独立の単なる結果ではなく、むしろそれにある積極的な役割を果たすものであると考えられた。

続いて、野外餌付けニホンザル集団において給餌・非給餌両場面での母子を子の生後1年間にわたって観察し、その相互独立過程を描写するとともに、その機序について母親の反発的行動との関連で若干の指摘を行った。それらは、母子両者の相互的な独立には子が4か月齢になる前後の時期に大きな変節点がみられること、それがど

ちらかといえは母親の側によって推進される過程であること、さらにそこには子の固形物摂取の増加が横たわっていること、などに要約できよう。実験室での子の生後4か月間にわたる母親の攻撃行動の増加と子の自立の促進は野外場面でも追認されたのであり、そのメカニズムの普遍性が確かめられた。

2-2. ニホンザル及びカニクイザルの離乳に関する実験的研究

次に、母親による攻撃行動等の発現過程が子の発達において社会生物学的にいかなる適応的な意味をもっているかを知るために、ニホンザル及びカニクイザルにおいて、子の栄養摂取形態の発達的变化を明らかにした。子の栄養摂取は乳か固形物によってなされるのであり、その発達的变化の解明とは、乳と固形物のどちらにどの程度栄養的に依存しているかを、発達的に究明することである。特に離乳が母乳の減少を契機として母親主導型で生ずるのか、それとも子の固形物摂取の増大がまず先行し、それに続いて泌乳量の減少がもたらされるのかを実験的に明らかにした。

まず飼育ニホンザルを対象に、一方では母親から定期的に搾乳することによって泌乳量の変化を、他方では子の固形物摂取量の測定と摂食行動の直接観察によって固形物摂取の過程を、それぞれ調べた。固形飼料をかじりとる、そしゃくするといった指標によって表された摂取

行動は、生後2か月間低頻度であり、その本格化は生後3～4か月目に始まったが、これは上記野外観察の結果とよく符合するものであった。一方、母乳の分泌量は子の生後3か月目に激減した。すなわち、固形物摂取の本格化は、時期的にみて母乳の急激な減少に続くものであり、その減少が有力な促進要因であることが推測された。母親の攻撃はその両変化の中間的移行段階で頻発するものとすることができた。

さらに、飼育カニクイザルにおいて、母子の一定時間分離・再結合の前後における母子それぞれの体重変動を手がかりに、摂乳量の発達的变化を推測し、同時に定常飼育事態における給餌場面下での固形物摂取の発達も観察して、摂乳量の変化と対応づけた。それによれば、固形物摂取は生後1か月目はまったくみられないが、2か月目に発現し、後は漸増していた。摂乳量の変化からは、4～6か月目が離乳の進行期と見なしえた。摂乳に対する母親の負担度および子の依存度を試算した結果は、4か月目まで子の摂乳に対する依存が一貫して高く、一方母親の負担は徐々に増大するという両者の不一致が指摘でき、4か月目の時点で母親の負担度が極限に達したのではなかろうかと解釈された。子の発達にともなって摂乳の負担が母親に増大し、母親による子への攻撃行動の増加によって、結果的に母親の負担が軽減され離乳が促進される、これが彼らの離乳における重要な機序なのだと結論づけられた。

2 - 3. マカカ属霊長類における母親から子への反発性に関する比較研究

異なる種間における母・子行動の比較を行うことは、母親の攻撃行動を含めた反発性が繁殖上どのような適応的機能を果たしているかを知る有力な手段である。そこで飼育下という条件統制された事態でのマカカ属各種の母子観察を行ってその行動を比較し、マカカ属母子における反発性の繁殖戦略もしくは適応様式としての意味を探った。その結果、マカカ属には母子の分離の速度に関して大きな種差があり、それは母親の反発的行動と大いに関係があることが示唆された。また同時に、体格の大きな種ほど母子分離が遅い傾向のあることも明らかになった。これらの事実を、より大きな種の個体が親の保護をより長期にわたって受け、やがてその絆を断ち切るためにより大きな反発性を受けようになる、と解釈することによって整合的に理解することができた。本研究における母子分離速度の早・遅は、周年性・季節性という繁殖周期の種差とも大まかに対応しており、母子分離の速度およびそこでの母親の反発的主導性と繁殖周期の有無との関連は、種の繁殖様式として一括できるものと考察された。

3. 総合論議

社会生物学的発想に基づく対立的母子観は、母子関係

のとらえ方の転換をもたらした極めて斬新な問題提起であった。本研究においては、その問題提起に強く影響され、子育てに関する新しい視座としての社会生物学的観点に依拠して、特にマカカ属霊長類の母子の対立性と子の離乳に関わる問題点を検討した。そしてそれらの議論を通じて、親子間の対立性も子育ての重要な一環であり、母親の攻撃行動も母性行動というより大きな概念の中に包括することが可能であることが示された。

最後に、本研究におけるマカカ属の母子関係の成果をふまえ、霊長類全体にわたる母子関係の進化の問題について、妊娠・出産、子の運搬、授乳、離乳といった基本的観点から考察を加えた。霊長類を貫く母子関係の進化の傾向は、母親の子に対する保護性の促進であるといえる。そして母子の緊密性が強まることと、それを断ち切るための母親の反発性が発達後期において増大することとは、母性の進化の両輪であると考えられる。マカカ属はそのような観点からすると、母子の緊密性と繁殖の回転率の高さをともに達成しようとした一つの極限的形態であるというのが、本研究の結論である。一方、母親の保護性が強まっている類人猿において反発性が逆に弱まっており、離乳時期が後傾していることは、繁殖の回転率を犠牲にして特定の子に対する長期にわたる養育と保護への専念が達成されているという意味で、母子関係の進化上重要な事実であると思われる。このことは、今後人間研究を行う上でも示唆的であろう。

V. 引用文献

Alberts, J. R., & Gubernick, D. J. 1983 Reciprocity and resource exchange: A symbiotic model of parent-offspring relations. In Rosenblum, L. A., & Moltz, H. (Eds.) Symbiosis in parent-offspring interactions. New York: Plenum Press, Pp. 7-44.

Alley, T. R. 1980 Infantile colouration as an elicitor of caretaking behaviour in Old World primates. Primates, 21, 416-429.

Altmann, J. 1980 Baboon mothers and infants. Cambridge: Harvard University Press.

Anderson, P. 1983 The reproductive role of the human breast. Current Anthropology, 24, 25-45.

Beck, B. B. 1984 The birth of a lowland gorilla in captivity. Primates, 25, 378-383.

Berkson, G., Goodrich, J., & Kraft, I. 1966 Abnormal stereotyped movement of marmosets. Perceptual & Motor Skills, 23, 491-498.

Berman, C. M. 1980 Mother-infant relationships among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago: A comparison with captive pairs. Animal Behaviour, 28, 860-873.

Bernstein, I. S., Gordon, T. P., & Rose, R. M. 1974 Factors influencing the expression of aggression during introductions to rhesus monkey groups. In Holloway, R. L. (Ed.) Primate aggression, territoriality, and xenophobia. New York: Academic Press, Pp. 211-240.

Bolwig, N. 1980 Early social development and emancipation of Macaca nemestrina and species of Papio. Primates, 21, 357-375.

Brandt, E. M., & Mitchell, G. 1971 Parturition in primates: Behavior related to birth. In Rosenblum, L. A. (Ed.) Primate behavior: Developments in field and laboratory research, Volume 2. New York: Academic Press, Pp. 177-223.

Brandt, E. M., & Mitchell, G. 1973 Labor and delivery behavior in rhesus monkeys (Macaca mulatta). American Journal of Physical Anthropology, 38, 519-

522.

Castell, R. & Wilson, C. 1971 Influence of spatial environment on development of mother-infant interaction in pigtail monkeys. Behaviour, 39, 202-211.

Chalmers, N. R. 1972 Comparative aspects of early infant development in some captive Cercopithecines. In Poirier, F. E. (Ed.) Primate socialization. New York: Random House, Pp. 63-82.

Chism, J. 1986 Development and mother-infant relations among captive patas monkeys. International Journal of Primatology, 7, 49-81.

Clark, C. B. 1977 A preliminary report on weaning among chimpanzees of the Gombe National Park, Tanzania. In Chevalier-Skolnikoff, S., & Poirier, F. E. (Eds.) Primate bio-social development: Biological, social, and ecological determinants. New York: Garland, Pp. 235-260.

Cleveland, J., & Snowdon, C. T. 1984 Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (Saguinus o. oedipus). Animal Behaviour

r. 32, 432-444.

Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H. 1977 Primate ecology and social organization. Journal of Zoology, 183, 1-39.

Counsilman, J. J. & Lim, L. M. 1985 The definition of weaning. Animal Behaviour, 33, 1023-1024.

Dawkins, R. 1976 The Selfish Gene. London: Oxford Univ. Press. (日高敏隆他訳 生物 = 生存機械論 紀伊国屋書店 1980)

de Waal, F. B. M., van Hooff, J. A. R. A. M., & Netti, W. J. 1976 An ethological analysis of types of agonistic interaction in a captive group of Java-monkeys (Macaca fascicularis). Primates, 17, 257-290.

Delson, E. 1980 Fossile macaques, phyletic relationships and a senario of development. In D.G. Lindburg (Ed.) The macaques. New York: Van Nostrand Reinhold, Pp. 10-30.

Dienske, H. 1986 A comparative approach to the que

stion of why human infants develop so slowly. In Else, J. G., & Lee, P. C. (Eds.) Primate ontogeny, cognition and social behaviour. Cambridge: Cambridge University Press, Pp. 147-154.

Dolhinow, P., & Murphy, G. 1982 Langur monkey (Presbytis entellus) development: The first 3 months of life. Folia Primatologica, 39, 305-331.

Doyle, G. A. 1974 Behavior of prosimians. In A. M. Schrier, & F. Stollnitz (Eds.) Behavior of nonhuman primates, Volume 5. New York: Academic Press, Pp. 155-353.

Doyle, G. A., Andersson, A., & Bearder, S. K. 1969 Maternal behaviour in the lesser bushbaby (Galago senegalensis moholi) under semi-natural conditions. Folia Primatologica, 11, 215-238.

Dunber, R. I. M. 1988 Primate social systems. London: Croom Helm.

Dunber, R. I. M., & Dunber, P. 1974 Behaviour related to birth in wild gelada baboons (Theropithecus gelada). Behaviour, 50, 185-191.

江原昭善 1985a 霊長類をどう理解するか 江原昭善・大沢濟・河合雅雄・近藤四郎（編） 霊長類学入門 岩波書店 Pp. 9-19.

江原昭善 1985b 霊長類の起源と系統 江原昭善・大沢濟・河合雅雄・近藤四郎（編） 霊長類学入門 岩波書店 Pp. 25-44.

Fairbanks, L. A. & McGuire, M. T. 1988 Long-term effects of early mothering behavior on responsiveness to the environment in vervet monkeys. Developmental Psychobiology, 21, 711-724.

Foerg, R. 1982 Reproductive behavior in Varecia variegata. Folia Primatologica, 38, 108-121.

Fooden, J. 1976 Provisional classification and key to living species of macaques (Primates: Macaca). Folia Primatologica, 25, 225-236.

Fooden, J. 1980 Classification and distribution of living macaques (Macaca lacépède, 1799). In Lindburg, D. G. (Ed.) The macaques: Studies in ecology, behavior and evolution. New York: Van Nostrand Re

inhold, Pp. 1-9.

Fooden, J. 1982 Ecogeographic segregation of macaque species. Primates, 23, 574-579.

Ford, S. M. 1980 Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the Callitrichidae in Platyrrhini. Primates, 21, 31-43.

Galef, B. G., Jr. 1981 The ecology of weaning: Parasitism and the achievement of independence by altricial mammals. In D. J. Gubernick, & P. H. Klopfer (Eds.) Parental care in mammals. New York: Plenum, Pp. 211-241.

Galef, B. G. 1983 Costs and benefits of mammalian reproduction. In L. A. Rosenblum & H. Moltz (Eds.) Symbiosis in Parent-Offspring Interactions. New York: Plenum. Pp. 249-278.

Geissmann, T. 1987 Twinning frequency in catarrhine primates. Human Evolution, 2, 547-555.

Gibber, J. R. 1986 Infant-directed behavior of rhesus monkeys during their first pregnancy and partu

rition. Folia Primatologica, 46, 118-124.

Goodall, J. 1967 Mother-offspring relationships in free-ranging chimpanzees. In D. Morris (Ed.) Primate ethology. London: Weidenfeld & Nicolson, Pp. 287-346.

Goodall, J., & Athumani, J. 1980 An observed birth in a free-living chimpanzee (Pan troglodytes schweinfurthii) in Gombe National Park, Tanzania. Primates, 21, 545-549.

Hansen, E. W. 1966 The development of maternal and infant behavior in the rhesus monkey. Behaviour, 27, 107-149.

Harlow, H. F., & Harlow, M. K. 1965 The affectional systems. In Schrier, A. M., Harlow, H. F., & Stollnitz, F. (Eds.) Behavior of nonhuman primates, Vol. II. New York: Academic Press, Pp. 287-334.

Harrington, J. E. 1978 Development of behavior in Lemur macaco in the first nineteen weeks. Folia Primatologica, 29, 107-128.

Harvey, P. H., & Clutton-Brock, T. H. 1985 Life history variation in primates. Evolution, 39, 559-581.

Hauser, M. D. & Fairbanks, L. A. 1988 Mother-offspring conflict in vervet monkeys: variation in response to ecological conditions. Animal Behaviour, 36, 802-813.

Heltne, P. G., Turner, D. C., & Wolhandler, J. 1973 Maternal and paternal periods in the development of infant Callimico goeldii. American Journal of Physical Anthropology, 38, 555-560.

Hendrickson, J. R. 1954 Breeding of the tree shrew. Nature, 174, 794-795.

Higley, J. D., Hopkins, W. D., Hirsch, R. M., Marris, L. M., & Suomi, S. J. 1987 Preferences of female rhesus monkeys (Macaca mulatta) for infantile co-rotation. Developmental Psychobiology, 20, 7-18.

Higley, J. D., & Suomi, S. J. 1986 Parental behaviour in non-human primates. In W. Sluckin, & M. Herbert (Eds.) Parental behaviour. Oxford: Basil Blackwell.

Rowell, Pp. 152-297.

Hinde, R. A. 1974 Mother/infant relations in rhesus monkeys. In White, N. F. (Ed.) Ethology and Psychiatry. Toronto: Univ. of Toronto Press, pp. 29-46.

Hinde, R. A. 1974 Interactions, relationships and social structure in non-human primates. In Kondo, S. et al. (Eds.), Symp. 5th Cong. Int'l Primat. Soc. Japan Science Press.

Hinde, R. A., Rowell, T. E., & Spencer-Booth, Y. 1964 Behaviour of socially living rhesus monkeys in their first six months. Proceedings of the Zoological Society of London, 143, 609-649.

Hinde, R. A., & Spencer-Booth, Y. 1967 The behaviour of socially living rhesus monkeys in the first two and a half years. Animal Behaviour, 15, 169-196.

Hinde, R. A., & Spencer-Booth, Y. 1971 Effects of brief separation from mother on rhesus monkeys. Science, 173, 111-118.

Hinde, R. A. & White, L. E. 1974 Dynamics of a relationship: rhesus mother-infant ventro-ventral contact. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 86, 8-23.

Hiraiwa, M. 1981 Maternal and alloparental care in a troop of free-ranging Japanese monkeys. Primates, 22, 309-329.

Hoff, M. P., Nadler, R. D., & Maple, T. L. 1981 Development of infant independence in a captive group of lowland gorillas. Developmental Psychobiology, 14, 251-265.

Horr, D. A. 1977 Orang-utan maturation: Growing up in a female world. In Chevalier-Skolnikoff, S., & Poirier, F. E. (Eds.) Primate bio-social development: Biological, social, and ecological determinants. New York: Garland, Pp. 289-321.

Horvat, J. R., & Kraemer, H. C. 1982 Behavioral changes during weaning in captive chimpanzees. Primates, 23, 488-499.

Horwich, R. H. 1974 Regressive periods in primate

behavioral development with reference to other mammals. Primates, 15, 141-149.

Hunchingford, F. 1984 The Study of Animal Behaviour. London: Chapman and Hall.

Ingram, J. C. 1977 Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (Callithrix jacchus). Animal Behaviour, 25, 811-827.

糸魚川直祐 1978 隔離による動物行動の研究 心理学評論 21, 2-18.

糸魚川直祐 1982 ニホンザルの行動の日周期性に関する実験的研究 昭和55・56年度科研費補助金(一般A)研究成果報告書.

伊藤嘉昭 1978 比較生態学 第2版 岩波書店.

伊藤嘉昭 1982 社会生態学入門 東大出版会.

Izard, M. K. 1987 Lactation length in three species of galago. American Journal of Primatology, 13, 73-76.

Jay, P. 1965 The common langur of North India. In DeVore, I. (Ed.) Primate behavior: Field studies of monkeys and apes. New York: Holt, Rinehart and Winston, Pp. 197-249.

Jensen, G. D., Bobbitt, R. A., & Gordon, B. N. 1967 The development of mutual independence in mother-infant pigtailed monkeys, Macaca nemestrina. In Altmann, S. A. (Ed.) Social communication among primates. Chicago: The University of Chicago Press, Pp. 43-53.

Jensen, G. D., Bobbitt, R. A. & Gordon, B. N. 1968 Sex differences in the development of independence of infant monkeys. Behaviour, 30, 1-14.

Jensen, G. D., Bobbitt, R. A. & Gordon, B. N. 1969 Patterns and sequences of hitting behavior in mother and infant monkeys (Macaca nemestrina). Journal of Psychiatric Research, 7, 55-61.

Johnson, R. L., & Southwick, C. H. 1987 Ecological constraints on the development of infant independence in rhesus. American Journal of Primatology, 1

3. 103-118.

Kadam, K. M., & Swayamprabha, M. S. 1980 Parturition in the slender loris (Loris tardigradus lydekkerianus). Primates, 21, 567-571.

Kaufman, I. C. 1974 Mother/infant relations in monkeys and humans: a reply to Professor Hinde. In White, N. F. (Ed.) Ethology and Psychiatry. Toronto: Univ. of Toronto Press. Pp. 47-68.

Kaufman, I. C., & Rosenblum, L. A. 1969 The waning of the mother-infant bond in two species of macaque. In Foss, B. (Ed.) Determinants of infant behaviour, Volume 4. London: Methuen, Pp. 41-59.

河合雅雄 1990 子どもと自然 岩波書店.

Kemps, A., & Timmermans, P. 1982 Parturition behaviour in pluriparous Java-macaques (Macaca fascicularis). Primates, 23, 75-88.

Klopfer, P. H. & Boskoff, K. J. 1979 Maternal behavior in prosimians. In Doyle, G. A. & Martin, R. D. (Eds.) The study of prosimian behavior. New York

rk: Academic Press, Pp. 123-156.

Klopfer, P. H., & Klopfer, M. S. 1970 Patterns of maternal care in lemurs: I. Normative description. Zeitschrift für Tierpsychologie, 27, 984-996.

Kohda, M. 1985 Allomothering behaviour of New and Old World monkeys. Primates, 26, 28-44.

Krebs, J. R., & Davies, N. B. 1981 An introduction to behavioural ecology. Oxford: Blackwell. 城田安幸・上田恵介・山岸哲（共訳） 1984 行動生態学を学ぶ人に 蒼樹書房.

Lancaster, J. B., & Lee, R. B. 1965 The annual reproductive cycle in monkeys and apes. In DeVore, I. (Ed.) Primate behavior. New York: Chicago, Pp. 486-513.

Leutenegger, W. 1973 Maternal-fetal weight relationships in primates. Folia Primatologica, 20, 280-293.

Leutenegger, W. 1979 Evolution of litter size in primates. American Naturalist, 114, 525-531.

Lincoln, D. W. 1983 Physiological mechanisms governing the transfer of milk from mother to young. In Rosenblum, L. A., & Moltz, H. (Eds.) Symbiosis in parent-offspring interactions. New York: Plenum, Pp. 77-112.

Lindburg, D. G. 1980 The macaques. New York: Van Nostrand Reinhold.

Locke-Haydon, J. Infant-caregiver interactions in common marmosetts (Callithrix jacchus): Consequences of rejections and rub-offs of infants by caregivers. Primates, 25, 450-461.

Locke-Haydon, J., & Chalmers, N. R. 1983 The development of infant-caregiver relationships in captive common marmosets (Callithrix jacchus). International Journal of Primatology, 4, 63-81.

Love, J. A. 1978 A note on the birth of a baboon (Papio anubis). Folia Primatologica, 29, 303-306.

McGrew, W. C. 1988 Parental division of infant caretaking varies with family composition in cotton-t

op tamarins. Animal Behaviour, 36, 285-286.

McKenna, J. J. 1979 The evolution of allomothering behavior among Colobine monkeys: Function and opportunity in evolution. American Anthropologist, 81, 818-840.

McKenna, J. J. 1981 Primate infant caregiving behavior: Origins, consequences, and variability with emphasis on the common Indian langur monkey. In Gubernick, D. J., & Klopfer, P. H. (Eds.) Parental care in mammals. New York: Plenum, Pp. 389-416.

McKenna, J. J. 1982 The evolution of primate societies, reproduction, and parenting. In Fobes, J. L. & King, J. E. (Eds.) Primate Behavior. New York: Academic Press, Pp. 87-133.

Maple, T. L. 1980 Orang-utan behavior. New York: Van Nostrand Reinhold.

Martin, R. D. 1975 The bearing of reproductive behavior and ontogeny on strepsirrhine phylogeny. In Luckett, W. P., & Szalay, F. S. (Eds.) Phylogeny of the primates: A multidisciplinary approach. New Y

ork: Plenum Press, Pp. 265-297.

Martin, P. 1984 The meaning of weaning. Animal Behaviour, 32, 1257-1259.

Martin, P. 1985 Weaning: a reply to Counsilman & Lim. Animal Behaviour, 33, 1024-1026.

Martin, R. D., & MacLarnon, A. M. 1985 Gestation period, neonatal size and maternal investment in placental mammals. Nature, 313, 220-223.

Maynard Smith, J. 1977 Parental investment: a prospective analysis. Animal Behaviour, 25, 1-9.

Maynard Smith, J. 1982 Evolution and the Theory of Games. (寺本英・梯 正之訳 進化とゲーム理論 産業図書 1985)

Maynard Smith, J. 1984 The ecology of sex. In Krebs, J. R., & Davies, N. B. (Eds.) Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach, 2nd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. Pp. 201-221.

Mendoza, S. P., & Mason, W. A. 1986a Parental divi

sion of labour and differentiation of attachments in a monogamous primate (Callicebus moloch). Animal Behaviour, 34, 1336-1347.

Mendoza, S. P. & Mason, W. A. 1986b Parenting with in a monogamous society. In Else, J. G., & Lee, P. C. (Eds.) Primate ontogeny, cognition and social behaviour. Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 255-266.

Miller, L. C., & Nadler, R. D. 1981 Mother-infant relations and infant development in captive chimpanzees and orang-utans. International Journal of Primatology, 2, 247-261.

Minami, T. 1975 Early mother-infant relations in Japanese monkeys. In Kondo, S., Kawai, M., & Ehara, A. (Eds.) Contemporary Primatology. Basel: Karger, Pp. 334-340.

Mitchell, G. D. 1968 Persistent behavior pathology in rhesus monkeys following early social isolation. Folia Primatologica, 8, 132-147.

Mitchell, G. 1979 Behavioral Sex Differences in No

nonhuman Primates. New York: Van Nostrand Reinhold.

Murray, R. D., & Murdock, K. M. 1977 Mother-infant dyad behavior in Oregon troop of Japanese macaques. Primates, 18, 815-824.

Nadler, R. D. 1974 Periparturitional behavior of a primiparous lowland gorilla. Primates, 15, 55-73.

Napier, J. R., & Napier, P. H. 1967 A handbook of living primates. London: Academic Press.

Napier, J. R., & Napier, P. H. 1985 The natural history of the primates. Cambridge: MIT Press.

Nash, L. T. 1978 The development of the mother-infant relationship in wild baboons (Papio anubis). Animal Behaviour, 26, 746-759.

Nash, L. T. & Wheeler, R. L. 1982 Mother-infant relationships in non-human primates. In Fitzgerald, H. E., Mullins, J. A., & Gage, P. (Eds.) Child Nutrition, Vol. 3: Studies of Development in Nonhuman Primates. New York: Plenum. Pp. 27-61.

根ヶ山光一 1978 隔離飼育霊長類の常同行動 心理学
評論 21, 19-37.

根ヶ山光一 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, 293-316.

Negayama, K. 1981 Maternal aggression to its offspring
in Japanese monkeys. Journal of Human Evolution, 10, 523-527.

根ヶ山光一 1981 成体ニホンザルオスの攻撃行動に関
する実験的研究 動物心理学年報, 31, 103-111.

根ヶ山光一 1983a 死んだ子ザルへの母ザルの反応 モ
ンキー, 191・192, 28-34.

根ヶ山光一 1983b 剥奪飼育と行動変容——行動障害の
発生 岡野恒也(編著) 霊長類心理学 I ブレーン
出版 Pp. 191-237.

根ヶ山光一 1986 親子の関係——親と子の対立 ここ
ろの科学, 8, 40-46.

根ヶ山光一 1986 初期母子関係——摂餌との関連につ
いて 昭和60年度文部省 科学研究費補助金(一般研究

A) 研究成果報告書 ニホンザルの生涯発達に関する比較行動学的研究 (代表 糸魚川直祐) Pp. 2-14

根ヶ山光一 1987 母子関係と繁殖——その実験的究明の試み 糸魚川直祐・藤井尚教・根ヶ山光一(著) 繁殖行動と適応戦略——ニホンザル集団を中心に 東海大学出版会 Pp. 128-191.

根ヶ山光一 1988 飼育カニクイザルの母性行動に及ぼす子の行動の効果——麻酔によるその実験的分析 霊長類研究, 4, 1-10.

根ヶ山光一 1989a 子育ての論理 糸魚川直祐・日高敏隆(編) ヒューマン・エソロジー 福村出版 Pp. 59-75.

根ヶ山光一 1989b 母子関係の進化 心理学評論, 32, 21-41.

Negayama, K. 準備中 Comparison of early mother-infant relationships in macaques.

Negayama, K., Negayama, T., & Kondo, K. 1986 Behavior of Japanese monkey (Macaca fuscata) mothers and neonates at parturition. International Journal o

f Primatology, 7, 365-378.

Nissen, H. W. & Yerkes, R. W. 1943 Reproduction in the chimpanzee: Report on forty-nine births. Anatomical Record, 86, 567-578.

Pereira, M. E., Klepper, A., & Simons, E. L. 1987 Tactics of care for young infants by forest-living ruffed lemurs (Varecia variegata variegata): Ground nests, parking, and biparental guarding. American Journal of Primatology, 13, 129-144.

Pianka, E. R. 1970 On r- and K-selection. American Naturalist, 104, 592-597.

Portmann, A. 1951 Biologische fragmente zu einer Lehre vom Menschen. Basel: Verlag Benno Schwabe. 高木正孝 (訳) 1961 人間はどこまで動物か 岩波書店.

Rasmussen, D. T. 1985 A comparative study of breeding seasonality and litter size in eleven taxa of captive lemurs (Lemur and Varecia). International Journal of Primatology, 6, 501-517.

Rhine, R. J., & Hendy-Neely, H. 1978 Social develop

velopment 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.

Rhine, R. J., Norton, G. W., & Westlund, B. J. 1984 The waning of dependence in infant free-ranging yellow baboons (Papio cynocephalus) of Mikumi National Park. American Journal of Primatology, 7, 213-228.

Rhine, R. J., Norton, G. W., Wynn, G. M., & Wynn, R. D. 1985 Weaning of free-ranging infant baboons (Papio cynocephalus) as indicated by one-zero and instantaneous sampling of feeding. International Journal of Primatology, 6, 491-499.

Rijt-Plooij, H. H. C. van de, & Plooij, F. X. 1987 Growing independence, conflict and learning in mother-infant relations in free-ranging chimpanzees. Behaviour, 101, 1-86.

Rosenblum, L. A. 1968 Mother-infant relations and early behavioral development in the squirrel monkey. In Rosenblum, L. A., & Cooper, R. W. (Eds.) The

squirrel monkey. New York: Academic Press, Pp. 207-233.

Rosenblum, L. A. 1972 Sex and age differences in response to infant squirrel monkeys. Brain, Behavior and Evolution, 5, 30-40.

Rosenblum, L. A. 1973 Maternal regulation of infant behavior. In Carpenter, C. R. (Ed.) Behavioral regulators of behavior in primates. Lewisburg: Bucknell University Press, Pp. 195-217.

Rosenblum, L. A., & Kaufman, I. C. 1967 Laboratory observations of early mother-infant relations in pigtail and bonnet macaques. In Altmann, S. A. (Ed.) Social communication among primates. Chicago: University of Chicago Press, Pp. 33-41.

Rosenblum, L. A., & Youngstein, K. P. 1974 Developmental changes in compensatory dyadic response in mother and infant monkeys. In Lewis, M., & Rosenblum, L. A. (Eds.) The effects of the infant on its caregiver. New York: Wiley, Pp. 141-161.

Rosenblum, L. M. 1977 The response of some prosimians

n primate mothers to their own anesthetized infants. Primates, 18, 579-588.

Rowell, T. E., & Richards, S. M. 1979 Reproductive strategies of some African monkeys. Journal of Mammalogy, 60, 58-69.

Rumbaugh, D. M. 1965 Maternal care in relation to infant behavior in the squirrel monkey. Psychological Reports, 16, 171-176.

Ruppenthal, G. C., Arling, G. L., Harlow, H. F., Sackett, G. P., & Suomi, S. J. 1976 A 10-year perspective of motherless-mother monkey behavior. Journal of Abnormal Psychology, 85, 341-349.

佐藤和雄 1981 分娩発来機序の生理 産婦人科MOOK, 17, 177-200.

Schwartz, G. G., & Rosenblum, L. A. 1983 Allometric influences on primate mothers and infants. In Rosenblum, L. A., & Moltz, H. (Eds.) Symbiosis in parent-offspring interactions. New York: Plenum, Pp. 215-248.

Seay, B. Maternal behavior in primiparous and multiparous rhesus monkeys. Folia Primatologica, 4, 146-168.

Seay, B., Schlottmann, R. S., & Thorne, B. M. 1970 Maternal and filial behavior in monkeys. Developmental Psychology, 3, 66-72.

Sekulic, R. 1982 Birth in free-ranging howler monkeys Alouatta seniculus. Primates, 23, 580-582.

下條信輔 1988 まなざしの誕生 新曜社.

Simpson, M. J. A., Simpson, A. E., Hooley, J. & Zunz, M. 1981 Infant-related influences on birth intervals in rhesus monkeys. Nature, 290, 49-51.

Simpson, M. J. A., Simpson, A. E. & Howe, S. 1986 Changes in the rhesus mother-infant relationship through the first four months of life. Animal Behaviour, 34, 1528-1539.

Smith, E. O. 1984 Non-seasonal breeding patterns in stump-tail macaques (Macaca arctoides). Primates, 25, 117-122.

Snowdon, C. T. & Suomi, S. J. 1982 Paternal behavior in primates. In Fitzgerald, H. E., Mullins, J. A., & Gage, P. (Eds.) Child Nurture, Vol. 3: Studies of Development in Nonhuman Primates. New York: Plenum. Pp. 63-108.

Stewart, K. J. 1977 The birth of a wild mountain gorilla (Gorilla gorilla beringei) Primates, 18, 965-976.

Struhsaker, T. T. 1971 Social behaviour of mother and infant vervet monkeys (Cercopithecus aethiops). Animal Behaviour, 19, 233-250.

館野・館澄江 1979 胎生の進化 日本比較内分泌学会 (編) ホルモンと生殖Ⅱ その相関と機構 学会出版センター Pp. 267-283.

Takeshita, H. 1961-2 On the delivery behavior of squirrel monkeys (Saimiri sciurea) and a mona monkey (Cercopithecus mona). Primates, 3, 59-72.

Tinbergen, N. 1963 On aims and methods of ethology. Zeitschrift für Tierpsychologie, 20, 410-433.

Tinklepaugh, O. L. 1932 Parturition and puerperal sepsis in a chimpanzee. Anatomical Record, 53, 193-205.

Tribers, R. L. 1972 Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.) Sexual selection and the descent of man 1871-1971. Chicago: Aldine. Pp. 136-179.

Trivers, R. L. 1974 Parent-offspring conflict. American Zoologist, 14, 249-264.

Vogt, J. L., Carlson, H., & Menzel, E. 1978 Social behavior of a marmoset (Saguinus fuscicollis) group I: Parental care and infant development. Primates, 19, 715-726.

Welker, C., & Schäfer-Witt, C. 1987 On the carrying behaviour of basic South American primates. Human Evolution, 2, 459-473.

Wickler, W. & Seibt, U. 1983 Männlich Weiblich: der grosse Unterschied und seine Folgen. München: Piper. (福井康雄・中嶋康裕訳 男と女 産業図書 198

6)

Wilson, E. O. 1975 Sociobiology: The New Synthesis.

Cambridge: Harvard Univ. Press. (柏谷英一他訳 社会生物学 第3卷 思索社 1984)

VI. 図表タイトル一覧

(括弧内は出典をあらわす。出典の明記されていない図表は、未発表)

図 A - 1 - 1. 母親の子に対するグルーミング (破線) と攻撃行動 (実線)。 (Negayama, 1981)

表 A - 1 - 1. 母親の子に対する攻撃行動のパーセンテージ。 (Negayama, 1981)

表 A - 1 - 2. 母親の攻撃行動を子の行動が誘発したパーセンテージ。 (Negayama, 1981)

図 A - 1 - 2. 母親の攻撃に対する子の反応: 攻撃誘発行動の中止 (実線), 母親からのひきさがり (破線), 明瞭な変化なし (点線)。 (Negayama, 1981)

図 A - 1 - 3. 母子間の隔たり: 0.5 m 以下 (実線), 1.0 m 以上 (破線)。 (Negayama, 1981)

図 A - 2 - 1. 母子間距離の場面比較。遠隔とは, 5 m 以上の距離もしくは遮蔽物により直接の視覚的接触が不可能な場合をさす。 (根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 2. 非給餌場面における母子間距離。実線: 接触, 破線: 遠隔。 (根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 3. 非給餌場面における母親の子に対する抱

き行動。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 4. 非給餌場面における母親の子に対する毛づくろい行動。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 5. 非給餌場面における子の母親に対するしがみつき行動。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 6. 非給餌場面における母親の子に対する攻撃行動。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 7. 非給餌場面における母親の子に対する拒否行動。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 8. 非給餌場面における子の他個体との交渉。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 9. 非給餌場面及び山中滞在場面における母親・子の相手に対する近接志向性。数値は、接近回数 / (接近回数 + 分離回数) によって求められた。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 10. 給餌場面における母子間距離。実線：接触, 破線：遠隔。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 11. 給餌場面における母親の子に対する抱き行動。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 12. 給餌場面における母親の子に対する毛づくろい行動。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 13. 給餌場面における子の母親に対するしがみつき行動。(根ヶ山, 1986b)

図 A - 2 - 14. 給餌場面における母親の子に対する拒否行動。(根ヶ山, 1986b)

- 図 A - 2 - 1 5. 給餌場面における子の他個体との交渉。
(根ヶ山, 1986b)
- 図 A - 2 - 1 6. 給餌場面における子の摂餌係数。数値は、摂餌行動の生起コマ数×1秒当りの摂餌量によって求められた。(根ヶ山, 1986b)
- 図 A - 2 - 1 7. 実験室事態における母親から子に対する攻撃行動の生起率。
- 図 B - 1 - 1. 実験手続き。(根ヶ山, 1987)
- 図 B - 1 - 2. 固形飼料に対する「そしゃく」と「かじりとり」。(根ヶ山, 1987)
- 図 B - 1 - 3. 母親の行う摂食行動に対する関心。(根ヶ山, 1987)
- 図 B - 1 - 4. 固形飼料の摂取量の変化。(根ヶ山, 1987)
- 図 B - 1 - 5. 搾乳量の変化。(根ヶ山, 1987)
- 図 B - 2 - 1. 固形飼料摂取行動の頻度変化。
- 図 B - 2 - 2. 給餌場面における母親から子への反発的行動。
- 図 B - 2 - 3. 母親による子からの飼料奪取行動。
- 図 B - 2 - 4. 子の摂乳量の変化。多重比較の結果5%レベルで有意差のあったブロックを上部に示している。
- 図 B - 2 - 5. 母親の体重。

図 B - 2 - 6. 摂乳に対する母親の負担度。数値は、子の摂乳量を母親の体重で割って求めた。多重比較による有意差 ($P < 0.05$) を上部に示している。

図 B - 2 - 7. 子の体重。

図 B - 2 - 8. 摂乳に対する子の依存度。数値は、子の摂乳量を子の体重で割って求めた。多重比較による有意差 ($P < 0.05$) を上部に示している。

図 B - 2 - 9. 母親の負担度における子の性差。

図 C - 1 - 1. 母子間の隔たり (分離率) の変化。数値は、 $> 0.5m$ のコマ数 / (身体接触したコマ数 + $> 0.5m$ のコマ数) によって求めた。

図 C - 1 - 2. 母親による子の抱き行動。

図 C - 1 - 3. 母親による子の回収行動。

図 C - 1 - 4 a. 主成分分析による母子関係の発達的变化 (生後 1 か月目)。

図 C - 1 - 4 b. 主成分分析による母子関係の発達的变化 (生後 2 か月目)。図の矢印は、過去 1 か月間の変化を示している。

図 C - 1 - 4 c. 主成分分析による母子関係の発達的变化 (生後 3 か月目)。図の矢印は、過去 1 か月間の変化を示している。

図 C - 1 - 4 d. 主成分分析による母子関係の発達的变化

化（生後4か月目）。図の矢印は、過去1か月間の変化を示している。

図 C - 1 - 4 e. 主成分分析による母子関係の発達的变化（生後5か月目）。図の矢印は、過去1か月間の変化を示している。

図 C - 1 - 4 f. 主成分分析による母子関係の発達的变化（生後6か月目）。図の矢印は、過去1か月間の変化を示している。

図 C - 1 - 5. 母親から子に対する反発的行動。I, II はそれぞれ1年目の前半6か月間、後半6か月間をさす。

図 C - 1 - 6. 各種における体格と分離速度の対応。

図 D - 1. 母子の隔たりに関する行動的志向性の型。

図 D - 2. 霊長類各種の母子間における身体接触・乳頭への口唇接触・母親から子への攻撃行動の生起傾向。

VII. 謝辞

本論文は、私の15年余りにわたる霊長類研究の中から生み出されたものである。内容的にはけっして十分なものではないが、一貫して追究してきたものがこのような形となったことには、深い感慨がある。

この研究は、もとより私一人の力によるものではなく、前田嘉明先生をはじめ、故澤田昭先生、そして誰よりも、たえず研究の何たるべきかをあたたくまた厳しく身をもってご教示下さった糸魚川直祐先生、あるいは南徹弘先生など、諸先生方のご指導のたまものである。

また、この研究を実施するにあたり、私の研究活動を快くお受けいれ下さった国立予防衛生研究所筑波医学実験用霊長類センター前所長本庄重男先生および長文昭先生、京都大学霊長類研究所や日本モンキーセンター・神戸市立王子動物園・大阪市立天王寺動物園その他の諸施設の方々、岡山県勝山町の皆さん、あるいは山本司郎さんなどの諸先輩方、吉田敦也さんをはじめとする研究室の後輩諸氏にも随分とお世話になった。

そしてなによりも、この論文は、私のわがままな研究生活を支え、またそれと忍耐強くつきあってくれた妻と子供達、また研究の対象となったおびたしいサル達の協力なしには存在し得ないものであった。

この論文の執筆を終えるにあたり、それらすべてのお世話になった方々やサル達に、衷心から感謝の意を捧げ

たい。