

ニホンザルの母子行動—集団の変遷と母子関係—

糸魚川直祐(大阪大学人間科学部)

研究のねらい

ニホンザルの母子行動の研究の原点は、野外に生息する集団にある。野外集団は種維持の役割を果たす繁殖集団であり、子は集団の中で生まれ育つ。ニホンザルの集団は母子の集まりである母系血縁系のメンバーと、比較的少数の成体雄、準成体雄を中心に成り立っている。集団の中には複数の母系血縁系があり、それぞれの血縁系のメンバーは、相互にまた成体雄や準成体雄と多様な関係を結び、その結びつきが全体として集団のまとまりをかたちづくっている。

母系血縁系間には、優劣の順位関係が見られ、優劣順位は年とともに変化する。母系血縁系の消長や優劣順位の変化は、ニホンザル集団のまとまりの変化や維持の過程を表す。これまで、母系血縁系の消長や優劣順位の変化は、おもに血縁系内の成体雌とリーダーなど集団の有力な成体雄との関係によって、とくに性的関係によって説明された。しかし、それは問題の一面をとらえているにすぎない。母系血縁系の消長や優劣順位の変化は、それぞれの血縁系の雌がいかにかに子を産み育てるか、また母子関係がどのようなかかと深くつながっている。

本研究ではこれらをふまえ、以下の点を明らかにすることをねらいとする。

1. 集団の変遷と母系血縁系の消長や優劣順位の変化について。
2. 各母系血縁系の出産率の年次変化と血縁系の消長や優劣順位との関連について。
3. 集団の変遷や母系血縁系の優劣順位の変化に重要な役割を果たした特定血縁系における出産率や母子関係の変化について。

集団の変遷と母系血縁系の優劣順位の変化

(1) 対象集団

本研究の対象集団は、岡山県真庭郡勝山町神庭溪谷を中心に生息するニホンザル集団(勝山集団)である。この集団は1958年1月に餌付けされ、同年3月に集団成員はほぼ全員個体識別され、それ以後現在まで個体識別と観察が続けられている。

(2) 母系血縁系

1958年3月における集団成員の総数は104頭であり、このうち4歳以上の準成体雌、成体雌は41頭であった。この41頭のうち3頭を除く38頭は、相互の血縁関係を特定することができず、このため38頭を1958年3月における母系血縁系の祖と定め、それぞれ独立の母系血縁系名を与えた。これが勝山集団における38頭の母系血縁系の発祥である。それ以後各血縁系に生まれた子は、血縁系にしたがって命名され、母系血縁系統樹にまとめられた。

(3) 成体雄とリーダー

1958年3月のとき、集団には4歳以上の準成体成、成体雄が18頭いた。このうち1頭を除き、いずれも相互にまたは成体雌との間に血縁関係を特定することができなかつたため、これら18頭の準成体雄、成体雄には、母系血縁系名とは別の1代限りの名を与えた。

集団の成体雄のうち優劣順位の高い数頭は、成体雌や子ザルと行動を共にすることが多く、中心部成体雄と呼ばれている。中心部成体雄のうち、最も優劣順位の高いものがリーダー(Alpha Male)であり、1958年3月のときのリーダーはRomeoと命名された。

(4) 集団の変遷

1958年1月の餌付け開始より1985年

12月まで、集団に起きたおもな出来事と、3つの年代区分を示したのが表1である。

第1期は1958年から1964年までの期間である。1958年餌付け開始のときリーダーであったRomeoは1964年に死亡し、Gaboと呼ばれる成体雄がリーダーとなった。リーダー交代にともない、集団内の成体雄、雌間の関係や母系血縁系の優劣順位に変化が生じた。集団成員数は1958年3月では104頭であったが、1958年9月では112頭となり、1964年9月では196頭となった。

第2期は1965年から1973年までの期間である。この期間の前半のリーダーはGaboであったが、Gaboの老化により1970年にRika'58'62がリーダーになった。集団は1973年に2つに分裂し、この分裂により第2期が終った。集団成員数は分裂により184頭に減少した。

第3期は1974年以降現在までである。リーダーのRika'58'62は1976年に失踪(死亡と推定)し、Rika'60'65が次のリーダーになり、現在に至っている。集団成員数は分裂後増加し、1985年では278頭になった。

(5) 母系血縁系の消長と優劣順位の変化

表2は、1958年以降現在までの母系血縁系の消長と優劣順位の変化を示す。前述のように、1958年3月の餌付け開始のとき、38の母系血縁系を定めたが、1958年9月には1系が系祖の死亡により消滅し、37系となった。表2には、各年9月における系名と優劣順位を示す。

1958年の第1位はDera系であり、第2、第3位のRika系、Mara系はDera系の近縁系と推定された。このときの最下位はKera系であった。1964年では、Deraの死亡によりDera系の順位が下がり、Rika系が第1位となった。また、1964年における血縁系の数は、系祖の死亡等により31となった。

1970年では、系数はさらに減少し23と

なり、優劣順位にも中低位を中心に変化が見られた。最も顕著な変化は、それまで最下位であったKera系の上昇であり、1970年では、Kera系は第12位になった。

1973年の分裂により、それまで上位であったRika系、Dera系、Dana系のメンバーはごく一部の成体雄、準成体雄を除き全員が集団を去り、これら3つの血縁系は消滅した。また、Mara系、Masa系はごく数頭の未成年雌、成体雄が集団に残り、他はすべて集団から去った。

分裂により第1位血縁系はDera系となり、その他の優劣順位にかなりの変化があった。また、Kera系の順位はさらに上昇し、第9位となった。1973年以降1976年までの間では、系の消滅や優劣順位の変化はなかったが、1984年ではKera系の優劣順位は第5位まで上昇した。

(6) 考察

1958年以降現在まで、集団にとって最大の出来事は1973年の分裂であった。この分裂では、Bera系とKera系の成体雌が当時のリーダーでRika系出身のRika'58'62と親密な関係を結び、Rika系などの成体雌や子ザルをほとんど全て集団より追い出した。これは比喩的に言えばリーダーをめぐる「嫁と姑の争い」である。

この争いに中心的な役割を果たしたのがKera系の成体雌であった。Kera系の優劣順位は、1958年では最下位であったが、その後目立って上昇し、また出産率も増加した。このことについては、後に検討する。

母系血縁系の優劣順位と出産率

(1) 1958年以前の出産率

研究を開始した1958年以前の出産率資料はないから、次の方法にしたがって1958年以前4年間のお産率を推算した。すなわち、各血縁系の7歳以上の成体雌について、1958年3月の時点でそれぞれ0, 1, 2, 3歳の子を産む可能性のあった年数を分母に、それぞれの

成体雌がそのとき実際に持っていた0, 1, 2, 3歳の子の数を分子にし、出産率を推算した。その理由は、ニホンザルの子は3歳頃まで母親のそばにすることが多く、3歳以下の子の数によって、出産率を推算できるからである。

推算した出産率の平均は0.458(最高0.75, 最低0.000)であり、出産率は血縁系によりかなりばらっていた。次に、各血縁系の推算出産率と優劣順位の高低との相関を求めたところ、 $r = -0.217$ を得た。これは優劣順位の高い血縁系の推算出産率は高いという可能性を示唆しているが、相関は統計的に有意ではなかった。

(2) 1958年より1964年までの出産率

この時期は表1に示した第1期である。出産率は、各母系血縁系の5歳以上の成体雌について、出産可能年数を分母に、実際に産んだ子の数を分子として算出した。この場合、各血縁系によって成体雌の個体数は異なるため、各血縁系について1頭当たりの出産率を算出した。

それによると、第1期における全血縁系の平均出産率は0.552(最高1.00, 最低0.250)であった。この平均出産率は1958年以前4年間の推算出産率である0.458より高いが、両者を比較することは算出方法に違いがあるためむづかしい。

次に、各血縁系の出産率と、1964年におけるそれぞれの優劣順位の高低との相関を求めたところ、 $r = -0.392$, $P < 0.025$ を得た。つまり、優劣順位の高い血縁系の出産率は高く、優劣順位の低い血縁系の出産率は低いという有意な相関が得られた。

(3) 1965年より1973年までの出産率

この時期は表1に示した第2期である。第2期における出産率の算出方法は第1期と同じである。それによると、第2期の平均出産率は0.599(最高0.800, 最低0.387)であり、平均出産率は第1期より増加している。次に、各血縁系の出産率と1973年におけるそれぞれの優劣順

位の高低との相関を求めたところ、 $r = -0.181$ を得たが、これは統計的に有意ではなかった。

(4) 1974年より1984年までの出産率

この時期は表1に示した第3期である。第3期の出産率も、第1期と同じ方法で算出した。その結果、第2期の平均出産率は0.582(最高は0.900, 最低は0.400)であり、平均出産率は第2期よりやや減少したが、第1期に比べると高かった。

次に、各血縁系の出産率と、1984年におけるそれぞれの優劣順位の高低との相関を求めたところ $r = -0.651$, $P < 0.05$ を得た。つまりこの時期も第1期と同じく、優劣順位の高い血縁系の出産率は高く、優劣順位の低い血縁系の出産率は低いという有意な関係が見出された。

(5) 考察

1958年以前の出産率とそれ以降の出産率とを比較すると、1958年以降では出産率は上昇し、かつ血縁系の優劣順位の高低と相関することが多いことがわかる。このことは、餌付けによる影響が現れたのかもしれない。

優劣順位の高い血縁系の雌が、優劣順位の低い血縁系の雌に比べ、繁殖に関して社会的、生物的に有利であると一般には考えられやすいが、どのような要因が、出産率の上昇に直接関与するかについては、細かく検討する必要がある。

優劣順位が上昇した母系血縁系の出産率

(1) Kera系の出産率

勝山集団の母系血縁系中、Kera系の優劣順位が過去28年間にきわ立って上昇した。1958年Kera系は37系中最下位であったが、1970年には第12位、1973年には第9位、1984年には第5位となった。集団全体の血縁系数が過去28年間に37より20に減少したことを基準に比較しなければならないが、Kera系のきわ立った順位上位は明白である。

Kera系の順位上昇は、Kera系のおもな成体雌がリーダーと親密に結びつき、リーダーの庇

護を受けたことによる。成体雌がリーダーなど有力な成体雄と結びつき、優劣順位を上昇させることは、集団内でしばしば見られるが、これは特にKera系に顕著であった。

リーダーとの親密な結びつきは性的関係を含み、これはKera系の雌の出産率に影響を及ぼす。ただし、リーダーとの性的関係がKera系の雌の出産率の上昇を直ちにもたらすとは限らない。リーダーの繁殖能力やリーダーとの性的関係がKera系の雌をして他の成体雄と性的関係を結びにくくさせていることもある。次にKera系の出産率の変化を調べてみる。

1958年から1964年までの間、Kera系の優劣順位は集団最下位であり、Kera系の平均出産率は0.400であった。これは集団の全血縁系の平均出産率である0.552よりかなり低い。

1965年から1973年までの間、Kera系の優劣順位は著しく上昇し、1973年では、全血縁系中第9位となった。この時期におけるKera系の平均出産率は0.514であり、全血縁系の平均出産率である0.599より低かったが、平均値との差は縮小した。

1974年から1984年までの間、Kera系の優劣順位はさらに上昇し、1984年では全血縁系20中第5位になった。この時期におけるKera系の平均出産率は0.719であり、全血縁系中の平均出産率である0.582より著しく高かった。

(2) 考察

Kera系の優劣順位の上昇は出産率の増加と関連することがわかったが、関連の仕方は必ずしも一義的ではない。第1期では、優劣順位も出産率も低かったが、第2期では優劣順位が著しく上昇したにもかかわらず、Kera系の出産率は全血縁系の平均出産率より低かった。第2期におけるKera系の優劣順位の上昇に最も重要な役割を果たしたのは、Kera'59という成体雌であり、その出産率は、第1期では0.000(出産数0/出産可能年数1)、第2期では0.444(出

産数4/出産可能年数9)であった。第1期の出産率0は出産可能年数が少ないためであるが、第2期の出産率はKera系の平均出産率0.514、全血縁系の平均出産率0.599に比べるとかなり低い。

Kera'59は第2期において前半のリーダー及び後半のリーダーと性的関係を結び、両リーダーの庇護によりKera系の優劣順位の上昇に寄与した。Kera'59はリーダーとの性的結びつきを背景に、優劣順位の高い個体にも攻撃を向けることがあったが、上述のように出産率はあまり高くなかった。このことから、同一血縁系のなかには、優劣順位の上昇に寄与する雌と、出産率の増加をもたらす雌とがいることがわかる。

第3期ではKera系の優劣順位は上昇したが、上昇程度は第2期ほど大きくなかった。しかし第3期では出産率は0.719と著しく上昇した。第3期におけるKera系の出産率増加に寄与した雌は、Kera系の若い成体雌たちであった。Kera'59の出産率は第2期より増加したものの、0.667にとどまった。

このように、Kera系の優劣順位の上昇は古い世代の雌によってなしとげられ、出産率の増加は優劣順位上昇の結果、若い世代の雌たちによってなしとげられたことがわかった。

母子関係の長期的変化

(1) 問題と研究方法

母系血縁系の消長や優劣順位の変化は、母子関係と密接に関連する。このため、集団内の主要な血縁系について、母子関係の変化を長期間調べる必要がある。

母子関係は母子のさまざまな行動によって調べることができるが、一般的で定量的な指標を用いる必要がある。そのひとつが母子間の近接の頻度の測定である。これは母子がほぼ1m以内に近接している場合を一定時間毎に記録し、母子関係を測定する方法である。母子が1m以内に近接しているとき、両者はほとんどの場合

親しい間柄にあるとみてよい。

本研究では、はじめに子の成長にともない母子間の近接の頻度が一般にどのように変化するかを調べ、次に、高血縁系、低血縁系、及び優劣順位が著しく上昇したKera系について、母子間の近接の頻度を1963年と1984年とで比較した。

(2) 子の成長にともなう母子間の近接の変化

図1は、集団内のさまざまな血縁系より抽出した15ペアの母子につき、子の成長にともなう近接の平均発生頻度を示したものである。これによると、子が生後1ヶ月以内では、母子は観察時間の90%以上の高い頻度で1m以内に近接していることがわかる。子が2ヶ月齢、3ヶ月齢になると、近接の発生頻度は50~60%となり、4ヶ月齢になると30%ほどに減少する。このことから、母子間は子が1ヶ月齢以内ではきわめて密接であるが、1ヶ月齢以上4ヶ月齢以内では徐々にへだたっている状態が多くなることがわかる。

これまでの研究から、子が1ヶ月齢以上4ヶ月齢の時期では、母子間の近接の程度は母子によってかなり差があることが明らかにされている。そこで、特定の血縁系について、母子間の近接の程度がこの時期にどのように異なるかを1963年と1985年とで比較した。

図2は、子が1ヶ月齢以上4ヶ月齢までの時期において、母子間の近接の発生頻度を高順位系と低順位系とで比較したものである。これによると、両年とも高順位系の母子の方が近接しているときが少なく、子は母から離れていることがわかる。1963年では最下位のKera系の母子は近接していることが多かったが、優劣順位が上昇した1985年では、他の高順位系の母子と同程度になった。

(3) 考察

母子関係の近さを示す指標のひとつである母

子間の近接の発生頻度を高順位と低順位の血縁系とで比較すると、高順位系の母子間の方がへだたっている場合が多いことがわかる。これは高順位系の母の子の方が他から攻撃されることが少ないため、しばしば母から離れるためである。高順位系と低順位系とに見られるこのような母子関係の差は、1963年から20年以上たった1985年でもほとんど変わりなかった。

優劣順位をきわ立って上昇させたKera系は、高順位になると母子間の近接の程度が低くなり、他の高順位系の母子間と同様な特徴を示した。Kera系のなかのどの母子間にこのような特徴が現れたのかを調べると、それは若い世代の母子間であった。これはKera系における若い世代の成体雌の出産率の上昇と同様、母子間の世代間変化を示しているといえよう。

まとめ

岡山県勝山に生息するニホンザル集団の母系血縁系とその優劣順位は、集団の分裂などさまざまな出来事により変化した。

過去28年間の集団の変遷を3つの時期に区分し、それぞれの時期に成体雌の出産率と母系血縁系の優劣順位の高低との関連を調べると、2つの時期において優劣順位の高い血縁系ほど出産率が高いことがわかった。

優劣順位がきわ立って上昇したKera系では出産率が増加した。この場合、優劣順位の上昇はKera系の古い世代の雌によって、出産率の増加は次の世代の若い雌によってなすとげられた。

母子関係を母子間の近接の頻度で測定し、高順位系と低順位系とで比較すると、高順位系の母子間の方がへだたっていることがわかった。

Kera系は高順位になると他の高順位系の母子間と同様な近接の特徴を示し、これはKera系の若い世代の母子間に顕著であった。

表1 集団の変遷—岡山県勝山ニホンザル集団—

Period	1 1958 - 1964	2 1965 - 1973	3 1974 -
Event	Start of Observation and Artificial Feeding(1958,Jan)	Fission of Group(1973,Apr)	
Alpha Male	Romeo (?-1964)	Gabo (1964-1970)	Rika ¹ 58'62 (1970-1976) Rika ¹ 60'65 (1976-)
Group Size	112 196 (1958)(1964)	217 (1970)	184 (1973) 196 (1976) 278 (1985)

表2 母系血縁系と優劣順位の変化—岡山県勝山ニホンザル集団—

1958 Rank	1964 Rank	1970 Rank	1973 Rank	1976 Rank	1984 Rank
1 Dera	1 Rika	1 Rika	1 Bera	1 Bera	1 Bera
2 Rika	2 Mara				
3 Mara	3 Dera	3 Dera	3 Masa	3 Masa	3 Masa
4 Masa	4 Masa	4 Masa	4 Tana	4 Tana	4 Elza
5 Bera	5 Bera	5 Bera	5 Fera	5 Fera	5 Kera
6 Mora	6 Mora	6 Dana	6 Elza	6 Elza	6 Tana
7 Bara	7 Bara	7 Tana	7 Bara	7 Bara	7 Tera
8 Malta	8 Malta	8 Fera	8 Tera	8 Tera	8 Bara
9 Dana	9 Dana	9 Elza	9 Kera	9 Kera	9 Fera
10 Tera	10 Tera	10 Bara	10 Lira	10 Lira	10 Lira
11 Tana	11 Tana	11 Tera	11 Fena	11 Fena	11 Fena
12 Rura	12 Rura	12 Kera	12 Mora	12 Mora	12 Mora
13 Mama	13 Mama	13 Lira	13 Pipa	13 Pipa	13 Pipa
14 Nana	14 Hilda	14 Fena	14 Rola	14 Rola	14 Rola
15 Hilda	15 Mona	15 Mora	15 Lipka	15 Lipka	15 Lipka
16 Mona	16 Rena	16 Pipa	16 Mona	16 Mona	16 Mona
17 Rena	17 Pipa	17 Rola	17 Jura	17 Jura	17 Jura
18 Malga	18 Lipka	18 Lipka	18 Viva	18 Viva	18 Lisa
19 Pola	19 Lira	19 Mona	19 Lisa	19 Lisa	19 Viva
20 Pipa	20 Rita	20 Jura	20 Cera	20 Cera	20 Cera
21 Sara	21 Fera	21 Viva			
22 Santa	22 Rola	22 Lisa			
23 Lipka	23 Elza	23 Cera			
24 Lira	24 Jura				
25 Rita	25 Viva				
26 Fera	26 Gilda				
27 Rola	27 Fena				
28 Elza	28 Lisa				
29 Moka	29 Cera				
30 Jura	30 Gina				
31 Viva	31 Kera				
32 Gilda					
33 Fena					
34 Lisa					
35 Cera					
36 Gina					
37 Kera					

(糸魚川直祐、表1、2)

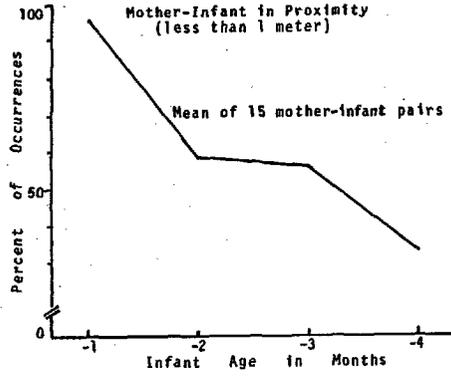


図1 子の成長による母子間の近接の変化

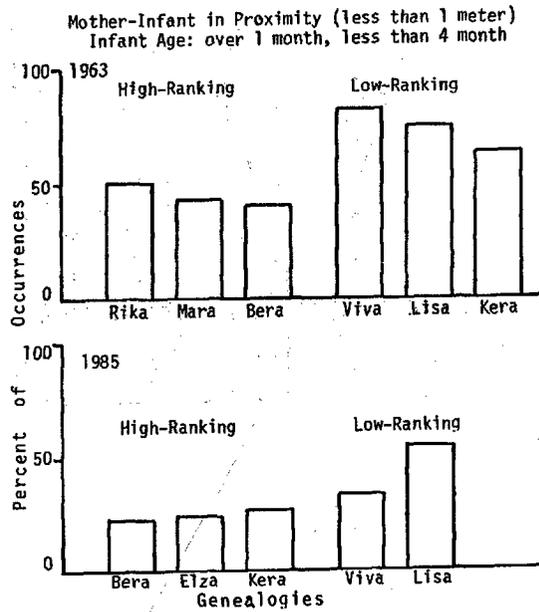
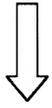
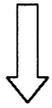


図2 母系血縁系による母子間の近接の比較



検索用テキスト OCR(光学的文字認識)ソフト使用

論文の一部ですが、認識率の関係で誤字が含まれる場合があります



まとめ

岡山県勝山に生息するニホンザル集団の母系血縁系とその優劣順位は、集団の分裂などさまざまな出来事により変化した。

過去 28 年間の集団の変遷を 3 つの時期に区分し、それぞれの時期に成体雌の出産率と母系血縁系の優劣順位の高低との関連を調べると、2 つの時期において優劣順位の高い血縁系ほど出産率が高いことがわかった。

優劣順位がきわ立って上昇した Kera 系では出産率が増加した。この場合、優劣順位の上昇は Kera 系の古い世代の雌によって、出産率の増加は次の世代の若い雌によってなしとげられた。

母子関係を母子間の近接の頻度で測定し、高順位系と低順位系とで比較すると、高順位系の母子間の方がへだたっていることがわかった。

Kera 系は高順位になると他の高順位系の母子間と同様な近接の特徴を示し、これは Kera 系の若い世代の母子間に顕著であった。