

母系集団におけるメール・ボンド

——ニホンザル社会の再吟味——

佐藤 俊 京都大学霊長類研究所

THE MALE BOND IN MATRILINEAL GROUP—SOCIOLOGICAL REEXAMINATION OF JAPANESE MONKEY TROOP

Shun SATO, *Primate Research Institute, Kyoto University.*

1. はじめに

ニホンザルの本格的な野外調査が1952年にはじめられて以来(伊谷・徳田1958), 社会学的, 生態学的あるいは行動学的研究が多くの研究者によって継続されてきた。その結果, 現在までに幾多の成果や資料が集積されている。しかし, その中で, 最も大きい影響を残してきたものは, ニホンザルの社会構造に関する研究であった。

河合(1969)は, 伊谷(1954)が群れの中に社会的なクラスがあり, 順位制があることを発見し, それを基盤にして, 模式図的に表現した群れの時間的, 空間的構造モデルをふまえつつ, その後得られた血縁構造の成果(川村, 1958. 河合, 1958. 小山, 1967)を加味して, ニホンザルの群れは, リーダー制, 血縁制, 順位制によって統合されると指摘した。

しかし, オスが群れを出て別の群れに入ることが確認されたり(間, 1962. 和田, 1964. 山田, 1966), ヒトリザルはニホンザルオスの正常な存在様式である(西田, 1966)と指摘されるにおよんで, 閉鎖系をなすとされて構築された群れの社会構造のモデルは, 群れの開放性をも再吟味しながら, 新たな考察を必要とするようになった。

一方, 川中(1973)は, ニホンザルの群れの分布様式を調べて, 隣接群を有する群れが75%にも達することを指摘して, これを地域的集中と呼んで, オスを媒介とした血縁集団と見なしてよいのではないかと考えた。確かに, 地域的集中あるいは地域個体群の社会学的な問題は, 群れ間を移動したり, 単独生活を送るオスの問題である。しかしながら, 群れを重視した, 従来の研究では, こういったオスが完全にフォローされて, 充分に取扱われてきたとはいえない。

ここで, 筆者が検討を加える問題点は, オスの生活様式, オスの群れとのかかわり, そして, 群れの内部構造の再吟味であり, 以上の点を, オスの個体間関係をもとにして解明しようとするのである。

2. 方法と対象

筆者は, 1972年から1974年まで, カムリA群を主として観察してきた。この群れは, 白山国立公園北部, 尾添川および蛇谷流域一円に生息する群れのうちでは唯一の餌付群である。調査は次の日程で行われた。

1972年7月～8月 36日間

9月～10月 11日間

11月～12月 31日間 (交尾期)

1973年2月～3月 37日間
 4月～5月 22日間 (出産期)
 11月～12月 17日間 (交尾期)
 1974年5月～6月 17日間 (出産期)
 7月～8月 20日間
 11月～12月 22日間 (交尾期)

調査の総日数は213日間である。

調査は、カムリA群に近接したオスの個体識別にもとづく長期間の観察によって行なった。その主眼は、オス間の交渉のあり方とオスとメスの交渉のあり方に関する資料を得ることであった。

資料は、介入行動、グルーミング行動、オスの群れ近接度、オスとメスの親和的關係について得られた。

介入行動は二つに大別されている。一つは、ある個体が他の個体を攻撃したときに、そばにいる第3者の個体が、攻撃個体に加勢した行動であり、もう一つは、第3者の個体が、攻撃された個体を、結果的に助けるかのように、攻撃個体を攻撃する行動である。

グルーミング行動は、一日を単位にして、計量され、さらに、それが一方的なグルーミングと相互的なグルーミングに区別された。

群れ近接度は、ある時期に、オスが群れのひろがりの近くに姿を見せたり、群れとともに行動した日数を、その時期の群れ観察日数で割って100を掛けたもので示された。

オスの年齢は、カムリA群出自個体以外は、すべて推定年齢である。年齢区分は、ワカオス (Adoles. 4～6才)、オトナオスI (Adult I. 7～12才)、オトナオスII (Adult II. 13才以上) というようになされた。なお、年齢層の移行期は、Adult I～Adult II のように示した。

3. カムリA群の概略

白山山麓は、日本でも有数の豪雪地帯である。この北部に蛇谷溪谷があり、この流域に少なくとも7群が生息している (伊沢, 1971)。

白山蛇谷一円に生息するニホンザルについては、糸田 (1964)、林 (1969, 1970)、河合他 (1970)、伊沢 (1971, 1972 a, 1972 b, 1973)、増井 (1971, 1972)、佐藤 (1973) 菅原 (1974)、木村 (1973) らが報告してきた。

蛇谷川流域に生息する7群の冬の遊動域は図1-aに示されている。彼らは、積雪期になると、低

Categories Year	Females				Males					Total
	Adult (6 yrs ≤)	Adolescent (4-5)	Juvenile (1-3)	Infant (0)	Adult II (13 ≤)	Adult I (7-12)	Adolescent (4-6)	Juvenile (1-3)	Infant (0)	
1972	25	5	16	6	3	9	11	12	2	89
1973		2	22	9	3	10	6	10	6(2)*	98
1974	25	2	17	2	4	12	7	6	4	79

* : unknown sex

Table 1. Population of Kamuri A-troop observed in mating season

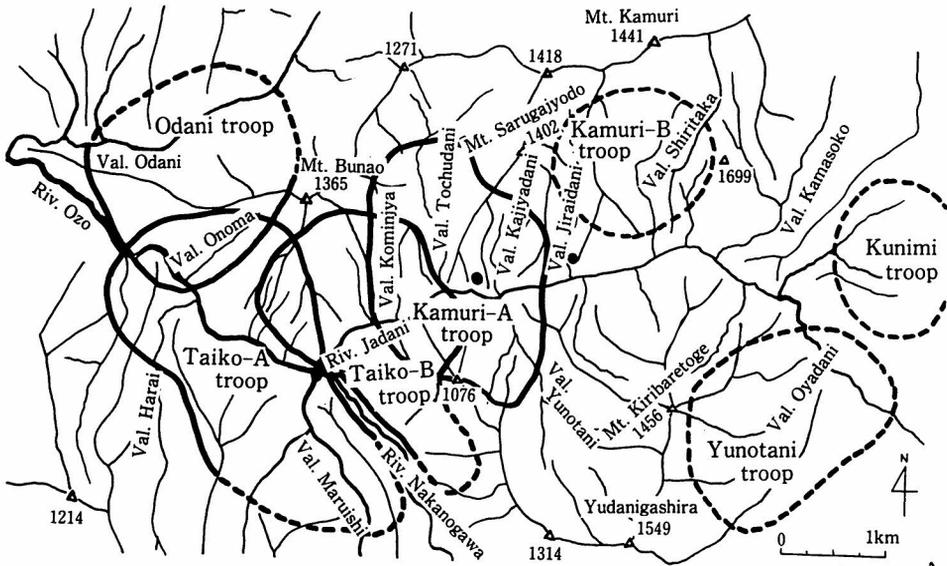


Fig. 1-a. Nomadic range in winter of seven troops in and around Jadani-Ozo river.

- ▲ : peak
- : provisioning place
- : certified nomadic range
- - - : incompletely certified nomadic range

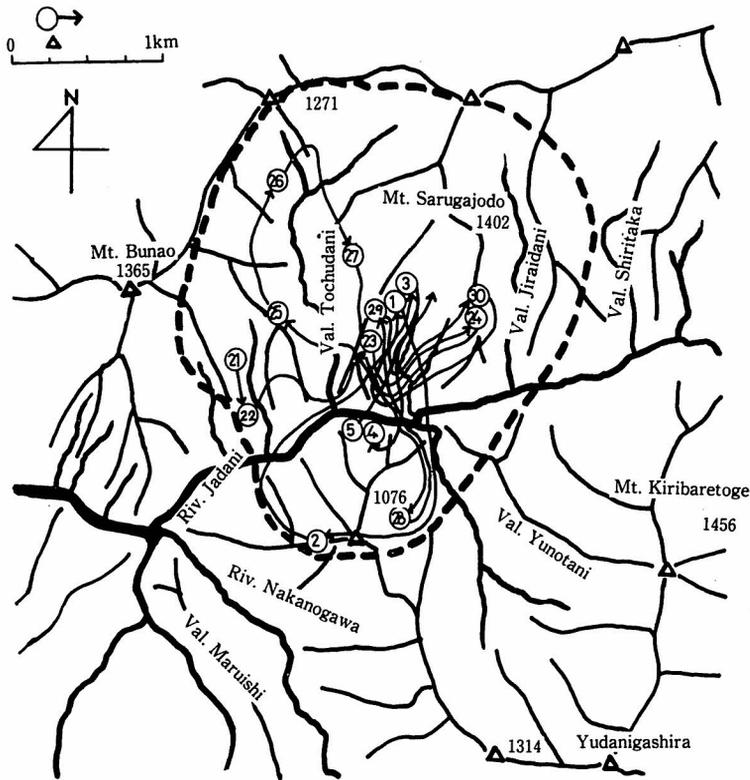


Fig. 1-b. Nomadic range and daily route of movement of Kamuri-A troop from November to December in 1974.

- - - : a year's nomadic range of Kamuri-A troop.
- > : daily route of movement and date
- ▲ : peak

地におりるが、非積雪期には、標高2000メートルぐらいまで移動する(図1—b)。

カムリA群の交尾期における個体数は、表1に示されている。なお、1973年から1974年にかけて、メスとコドモの約30%のサルが行方不明になった。この原因の一つとして、10年来の豪雪が考えられるが、このほかに、近年とみに姿を見せることの多くなった野犬による被害を無視することはできないと考えられる。この問題は、現在も継続されている野生群の個体数調査によって、ある程度、解明されるであろう。

4. カムリA群に近接したオスたち

ある個体が、群れに所属しているかいないかということは、その時点時点で判定しにくかったために、ここでは、社会的位置を抜きにして、性別をもとにして、一括して考慮することにした。そして、メスとコドモからなる集団に、何らかのかかわりをもったすべてのオスを、近接個体とみなして、調査の対象にした。しかし、これらのオスの中には、後述されるように、順位序列にくみ込まれたオスとそうでないオスが見られる。

1972年から1974年にかけて、カムリA群の群れのひろがりの近くに姿を見せたオスは、すべて4才以上であった。それゆえに、カムリA群で生育した幼年個体は、4才になってから近接個体として取扱うことにした。そうすると、カムリA群の近接個体は39頭であった。

(i) 近接の時期

1年を出産期、交尾期、そして、これらの中間期の4時期にわけた。調査期間中、常に観察できたオス(図2参照)を除き、ある時期に姿を消して、別の時期に再び群れの近くに現われたオスたちの年令と近接の時期との関係を見ることにする(表2)。

対象となったオスは25頭あって、のべ34例得られた。34例中24例(71%)は交尾期に集中的に群れに近接している。しかし、この傾向はAdult IIに顕著に認められるのみで、4才から12才の若干の個体は、非交尾期にも近接している。したがって、オスの近接時期は年令と関係があるといえるだろう。図2は、1年を交尾期と非交尾期にわけて、各時期の個体の近接度を示したものである。

(ii) 近接のタイプ

1年を非交尾期と交尾期にわけることによって、オスの近接の仕方をみることにする。まず、タイプの要素を示しておく。

タイプA₁:カムリA群に非交尾期と、その年の交尾期に近接する。

タイプA₂:交尾期のみ近接する。

タイプB₁:非交尾期のみ近接する。

タイプB₂:全く近接しない。

Periods Age Classes	Birth	Interim	Mating	Interim	Total
Adult II	0	0	4(12)	0	4(12)
Adult I	3(9)	1(3)	10(29)	0	14(41)
Adolescent	4(12)	2(6)	10(29)	0	16(47)
Total	7(21)	3(9)	24(71)	0	34(100)

():%

Table 2. Periods when males come close to Kamuri A-troop.

Fig. 2. Degree of males' staying in or near by Kamuri-A troop.

Age Class	Name	1972		1973		1974		Age Class
		N.S.	M.S.	N.S.	M.S.	N.S.	M.S.	
Adult-II	Kikuzo		▨					Adult-II ()
	Boke		▨					
	Akutaro	▨	▨	▨	▨	▨	▨	
	Ozo	▨	▨	▨	▨	▨	▨	
Adult-I	Z♂				▨	▨	▨	Adult-I (13)
	A♂					▨	▨	
	Shirohige	▨	▨	▨	▨	▨	▨	
	Hanzo			▨	▨			Adult-I (7-12)
	Ichiro			▨	▨			
	Akabutsu			▨	▨		▨	
	Michio			▨	▨			
	Nisuke		▨					
	X♂				▨		▨	
	Q♂				▨		▨	
	Jiro	▨	▨	▨	▨	▨	▨	
	Saizo	▨	▨	▨	▨	▨	▨	
	Goro	▨	▨	▨	▨	▨	▨	
Sansuke	▨	▨	▨	▨	▨	▨		
Siro	▨	▨	▨	▨	▨	▨		
Adolescent	Sichiro	▨	▨	▨	▨			Adolescent (4-6)
	Kakuzo*	▨	▨	▨	▨			
	Aka			▨	▨			
	Yasuke		▨					
	Ichisuke		▨					
	Hachiro	▨	▨	▨	▨		▨	
	Rokuro	▨	▨	▨	▨		▨	
	Saburo	▨	▨	▨	▨		▨	
	Emuo*	▨	▨	▨	▨		▨	
Sisuke	▨	▨	▨	▨		▨		
Kuro	▨	▨	▨	▨		▨		
Adolescent	Kikuo*	▨	▨	▨	▨	▨	▨	Adolescent (4-6)
	Matsuo*	▨	▨	▨	▨	▨	▨	
	Centa			▨	▨		▨	
	Manta			▨	▨		▨	
	Kanta			▨	▨		▨	
	Tabuo*			▨	▨		▨	
	4♂-1						▨	
4♂-2						▨		
4♂-3						▨		
Number of males staying in or near by Kamuri-A troop.		16	23	22	19	13	23	
Average degree of staying in or near by Kamuri-A troop.		53	50	38	75	72	61	

▨: above average degree of staying in or near by Kamuri-A troop.
 ▨: below average degree of staying in or near by Kamuri-A troop.
 ----: indicate that individual is under 4 years old, whose original group is Kamuri-A troop.

N.S.: non-mating season

M.S.: mating season

* : male whose original troop is Kamuri-A troop.

ただ、このようにタイプわけされたオスたちがカムリA群に近接していない時期に、他の群れに近接していないという保証はない。このタイプわけは、あくまでも、あるオスがカムリA群に近接しているかないかということについてなのである。

このようにタイプわけしたオスたちを、1年単位に区切って、それらを年令層との関係でみると表3-aのようになる。

Adult II でタイプB₁が見られないことは、前節の結果の通りである。Juv. でタイプA₁を示した個体は、すべてカムリA群の出自個体であり、タイプB₂を示したのは、他群出自個体であった。Adoles. とAdult I の個体は、タイプA₁とA₂を多く示す(70%と62%)といいながらも、他の年令層ではみられないタイプB₁をも示している。したがって、Adoles. とAdult I の4才から12才のオスは、カムリA群に近接する仕方が他の年令層のオスにくらべて多様であるといえる。

連続した2年間で単位としてみると、タイプの組み合わせは、理論的に16通り考えられる。しかし、タイプB₁A₁とB₁B₁の2つはみられなくて、実際には14通りしか存在しなかった(表3-b)。つまり、前年の非交尾期しか近接しなかった個体は、次の年には交尾期に近接するか、あるいは全く近接しないかのいずれかである。しかし、タイプB₁A₂はわずか1例しかなく、タイプB₁B₂が5例であるから、タイプB₁がタイプB₁B₂に移行する確率は83%であるといえる。

年令層の間の過渡期の個体が示す9つのタイプのうち、Adoles.~Adult I のタイプB₁A₂とJuv.~Adoles. のタイプB₂A₁以外は、いずれも過渡期前後の年令層の個体が示すタイプを示している。各年令層にみられるタイプは、Adoles. で7種類(44%)、Adult I で9種類(56%)、Adult II で5種類(31%)であり、Adult I がもっとも多様であり、Adult II がもっとも変化に乏しいといえる。また、タイプA₁A₁のうちでは、Adult I が12例(52%)を占めているのが目立っている。したがって、Adult I は、もっともよく群れに近接しているといえるだろう。

ところで、オスが同一の群れに何年間滞在するかということは、インセスト回避機構を考える際の重要な要素である(Slater 1959, 伊谷 1970, 1972)。この点をカムリA群についてみると、3年目がタイプB₂であるオスは13頭いる(表3-c, ただし、タイプB₂B₂B₂は除く)。2年目がタイプB₁のオスは、翌年にはほとんどタイプB₂になっているから、3年目がタイプB₁あるいはB₂になっている個体は、翌年にはタイプB₂に移行すると考えられる。こういった個体は、Juv.~Adoles. で2頭(22%)、Adoles. で3頭(100%)、Adoles.~Adult I で3頭(38%)、Adult I で3頭(30%)、Adult I~Adult II で2頭(40%)、Adult II で2頭(50%)となり、計15頭になる。これは、オス全体の38%に相当する。したがって、Adoles. からAdult I になるときに、Adult II のオスの多くが、3年以内に姿を消す傾向にあるといえる。

Age Classes Types	Juvenile	Adolescent	Adult I	Adult II	Total
A ₁	4(31)	15(44)	21(42)	7(35)	47(40)
A ₂	0	9(26)	10(20)	3(15)	22(19)
B ₁	0	4(11)	4(8)	0	8(7)
B ₂	9(69)	6(18)	15(30)	10(50)	40(34)
Total	13(100)	34(99)	50(100)	20(100)	117(100)

():%

Table 3-a. Males who stay in or near by the Kamuri A-troop during one year.

Types	Age classes							Total
	Juv.	Juv.-Adoles.	Adoles.	Adoles.-Ad. I	Ad. I	Ad. I -Ad. II	Ad. II	
A ₁ A ₁	1	2	2	2	12	1	3	23(29)
B ₂ B ₂	3		2		4	1	4	14(18)
A ₁ B ₁		1	2	1	1			5(6)
B ₂ A ₂		3			2	1	1	7(9)
A ₁ A ₂			3	2				5(6)
B ₁ B ₁			2		1	2		5(6)
A ₁ B ₂			2				2	4(5)
A ₂ B ₂				2	2			4(5)
A ₂ A ₁					1		1	2(3)
B ₂ A ₁		3						3(4)
A ₂ B ₁			1					1(1)
B ₁ A ₂				1				1(1)
B ₂ B ₁					2			2(3)
A ₂ A ₂					2			2(3)
B ₁ A ₁								0
B ₁ B ₁								0
Total	4	9	14	8	27	5	11	78(99)
Number of types	2	4	7	5	9	5	5	

():%

Table 3-b. Males who stay in or near by the kamuri A-troop during two years.

Types	Age classes						Total
	Juv.-Adoles.	Adoles.	Adoles.-Ad. I	Ad. I	Ad. I -Ad. II	Ad. II	
A ₁ A ₁ A ₁	1		2	4	1	1	9(23)
B ₂ B ₂ A ₂	3				1		4(10)
B ₂ A ₁ A ₂	3						3(8)
A ₁ A ₁ B ₁	1			1			2(5)
B ₂ A ₂ A ₂				2			2(5)
A ₁ A ₁ A ₂			2				2(5)
B ₂ A ₂ A ₁					1		1(3)
A ₂ A ₁ A ₁			1			1(3)	1(3)
A ₁ B ₁ A ₂			1				1(3)
A ₂ B ₂ B ₂			2	2		1	5(13)
A ₁ B ₂ B ₂		2				1	3(8)
B ₂ B ₁ B ₂					2		2(5)
A ₁ B ₁ B ₂	1		1				2(5)
B ₂ B ₂ B ₂						1	1(3)
A ₂ B ₁ B ₂		1					1(3)
Total	9	3	8	10	5	4	39(100)

():%

Table 3-c. Males who stay in or near by the Kamuri A-troop.

タイプA₁A₁A₁のオスは9頭いて、出自個体のタブオ(4才)を除くと、わずか21%(8/39)のオスしか群れに滞在しつづけていない。また、これら8頭の1974年現在の年令構成は、16才、14才、9才が各々1頭づつであり、10才が3頭、8才が2頭であり、14才以外のオスは、のちに述べる群れの順位序列に組み込まれている。これらのオスのうち、現在8才から10才のオスは、観察期間中に群れ指向性を強めて、群れのメスやコードモ達との交渉を強めてきたのに対して、一方では、図2に示されているように、ワカオスたちがカムリA群に近接しなくなるという現象が生じている。

(iii) オスの結びつき(メール・ボンド)

1972年以来の観察の過程で、カムリA群にかかわりのあったオスのなかで、とくに親しい間柄にあるオスたちが観察された。彼らの間では、とくにグルーミング行動がよく見られたし、エサ場から引き上げるときには、よく連れ合っていた。また、オスグループをつくって、群れと別行動をとったときも、一緒にいることがよく見られた。

タイガー(L. Tiger 1970)は、他のオスに対するのとはちがった交渉を、互いにもっている2頭以上のオスの特殊な関係をメール・ボンドと呼んだ。一方、母子関係、父母関係、オス・メス関係のような社会的なつながり(Social ties)が遺伝的そして社会的なプロセスの結果として生じたものとして、メール・ボンドと区別した。

メール・ボンドを形成する行動は、いろいろあるが、ここでは、親和性の意味あいをもっとも強いと思われるグルーミング行動をメール・ボンドの指標とした。

グルーミング行動がみられるシチュエーションは様々であるが、一方的なグルーミングは宥和行動

Table. 4-a. One-side grooming relationship.

groomer.	groomee. Akutaro	Jiro	Saizo	Kakuzo	Goro	Sansuke	Siro	Sichiro	Emuo	Kikuo	Tabuo	Hachiro	Rokuro	Saburo	Kanta	Manta	Centa	Others	Total
(1) Akutaro	-																		80
(2) Jiro	3	-																	3
# (3) Saizo	3	5	-																8
* (4) Kakuzo	4	3	3	-	2**														12
# (5) Goro	1	1			-	1													3
# (6) Sansuke	1	2				-	2	2											7
# (7) Siro							2	-											2
# (8) Sichiro		1					4	2	-								1	1	9
* Emuo	3			1				1		-				1					6
* Kikuo	3				1						-								4
* Tabuo	1	1								1		-							3
# Hachiro								2					-						2
# Rokuro							2							-				2	4
# Saburo			2	1	1	2	1								-			1	8
# Kanta					1											-			1
# Manta								1									-		1
# Centa																		-	0
# Others						1													4
Total	19	8	10	2	6	11	6	5	0	1	0	0	0	1	0	0	2	7	78

(): Dominance Rank Order.
 *: Males whose original troop is Kamuri A-troop.
 #: Males sometimes observed in all-male group.
 However many events may occur, numbers are for one per day for each individual

の一つと考えられる場合が多い。実際、優位個体が劣位個体にグルーミングを行った例数は、順位序列に組み込まれた8頭のオスのなかでも、44例中5例* (11%)でしかない(表4-a)。相互的なグルーミングは、当事者のどちらにも防禦的な表情がほとんどみられないし、また、休息時に30分から40分も続くことがよくあった。だから、相互的なグルーミングは、一方的なグルーミングよりも親和性の強い交渉であるといえる。

オスのすべてにみられたグルーミング行動は120例であり、このうち一方的なグルーミングは78例(65%)みられ、相互的なグルーミングは42例(35%)みられた。

相互的なグルーミングは、高順位のオスの間では2位と3位のオスの間と、低順位のオスの間では、6位、7位、8位のオスの間で、他の組合せよりも、数多くみられる。このことから、グルーミングをよくしあう個体関係が順位序列の中に2つあることがわかる。このような個体関係を、以後、グルーミング・クラスターと呼ぶことにする。そして、この2つのクラスターを結ぶ個体としてサイゾー(第3位)がいることが、表4-bより見てとれる。とくに、低順位の3頭、サンスケ、シロ、シチローからなるクラスターでは、13例の相互的なグルーミングがみられており、これは、全体の31%に相当する。このクラスターでは、優位個体から劣位個体への一方的なグルーミングもみられている(表4-a)。

一方、ここで注目すべきことは、グルーミング関係のネットワークのなかで、4位のカクゾーと5位のゴローが、他のオスとグルーミング関係を、ほとんどもっておらず、いわば、ネットワークの中

	Akutaro	Jiro	Saizo	* Kakuzo	# Goro	# Sansuke	# Siro	# Sichiro	# Hachiro	# Rokuro	# Saburo	# Kanta	# Manta	Others	Total.
(1) Akutaro	-	1													1
(2) Jiro	1	-	2												3
# (3) Saizo	2		-	2	1										5
* (4) Kakuzo				-	1	1									2
# (5) Goro					-								1		1
# (6) Sansuke	2	1		-	2	5	1	1				1			13
# (7) Siro		1	2		-	6			1						10
# (8) Sichiro	1		5	6		-	1					3			16
# Hachiro			1	1		-	1				1				4
# Rokuro			1		1		-						1		3
# Saburo					1				-						1
# Kanta												-	1		1
# Manta			1	3	1						1		-		6
Others				1				1		1				8	10+8
Total															84

Tabele. 4-b. Mutual grooming relationship.

(): Dominance Rank Order.

*: Males whose original troop is Kamuri A-troop.

#: Males sometimes observed in all-male group.

However many events may occur, numbers are for per day for each individuals.

* 表4-aで、カクゾーがゴローにグルーミングを2回しているが、これは、前者が後者よりも劣位であったときに、見られたものである。

で孤立した存在であるということである。

一方的なグルーミングが、第1位のオスに対して、集中的に行なわれる傾向は、高順位のオスとカムリA群出自の個体とにみられる。しかし、この傾向は、低順位になるにつれて薄れ、逆に、低順位個体はサイズに対して集中的にグルーミングをする傾向を示している。このような関係は、オスグループを、一時的に形成して行動したワカオスたちが、そのとき、そのグループの中核的な存在であった3頭のオス（サンスケ、シロ、シチロー）に対しても示した。

オスの親和的關係を、グルーミング行動を指標にして析出させてみると、直線的な順位序列内では決して一様ではなく、いくつかのメール・ボンドが含まれているといえるだろう。

チャンス (Chance 1967) は、順位序列 (Rank Order) とコホート (Cohort)、バンド (band) あるいは、両性集団の凝集性は、劣位個体の優位個体への執拗な注視 (persistent attention) の結果として生じると言っている。

劣位個体が優位個体に対して、一方的なグルーミングを行なうということは、そうすることによって、優位個体とボンドを形成しようとしていると考えられる。しかし、実際にグルーミングが行なわれる範囲には限界があり、これが、個体間のより親密な結びつきの範囲であると考えられる。そこで、相互的な交渉で、この範囲が限定できた個体間関係の全体を、一つのメール・ボンドであるということができる。

群れ指向性を強めてきた低順位のオスからなるメール・ボンドは、少なくとも3年間持続して現在に致っている。しかし、高順位の2頭からなるメール・ボンドは、当事者の一方が、離脱したことで、少なくとも2年間で断ち切られた。これは、群れという両性集団における、オスの存在の仕方の問題があると思われるが、この点については、のちに考察する。

小山 (1967) は、同世代をオスの生理的性成熟の年令をもって5年とした。しかし、彼は、オスが3才頃から末子優位の母系的秩序に従わなくなることを指摘しており、また、彼の資料から、ワカオスが年長個体への順位をおびやかすのは、互いの年令差が3才以内の間であることが読みとれる。また、幸島においても、コドモの遊びは、2才から3才で質が変化する (森 梅代、私信)。これらのことから、同世代は、年令差が3才以内のものであると思われる。そうすると、群れのメスやコドモたちのひろがりで見られたメール・ボンドは、すべて、同世代の個体によって形成されていることになる。

(iv) 順位変動

筆者は、群れに生育したオスや、その群れで順位序列に組み込まれていた個体が、その群れから姿を消すことをもって、離脱個体と呼ぶことにする。そうすると、1972年から1974年の間に、カムリA群を離脱したオスは、5頭になる。このうちの4頭は4～5才のときに、1頭は10才のときに離脱した。ワカオスの離脱の時期は、出産期が1頭、交尾期が3頭であった。10才のオス (ジロー) は、中間期の7月に離脱した。

キクオの母が、メス間の順位で第1位であるということから、筆者は、キクオの挙動を注目していた。同年令のオスに、マツオという、メス間の順位で低いメスを母親にもっているオスがいたが、彼は、キクオよりも1年早く、4、5才で群れを離脱した。キクオが5才のときに、5位以下のオスたちに威張り行動を下したことは、現在、8才になっても、群れに残留しているカクゾーの若いときと同じであった。観察の限りでは、順位の下落が原因となって、キクオが離脱したとは考えられない。

次に、オトナオスの離脱について述べることにする。図3は、オスの順位序列の変動を示してある。

* キクオは、離脱後1975年2月12日に、タイコA群にて確認された。

石川県白山自然保護センター研究報告 第3集

Individuals who made cooperative attack with individuals in lateral column.

(NAME)	Males in Dominance Rank Order(D.R.O.)								total	other males	Adult females	Juveniles	Total
	Akutaro	Jiro	Saizo	Kakuzo	Goro	Sansuke	Siro	Sichiro					
1. Akutaro	-		1	1					2 (5)	0	38(35)	13(23)	53(25)
2. Jiro		-	2	5					7 (19)	1(1)	5(5)	1(2)	14(7)
3. Saizo	4	2	-		2	1	1		10 (27)	0	13(12)	14(25)	37(18)
4. Kakuzo		1	2	-			1		4 (11)	2(3)	33(30)	19(33)	58(28)
5. Goro			1	4	-		2		7 (19)	0	18(17)	4(7)	29(14)
6. Sansuke		1	1	1	1	-		2	6 (16)	2(3)	2(2)	3(5)	13(6)
7. Siro							-		0	0	0	3(5)	3(1)
8. Sichiro							1	-	1 (3)	1(1)	0	0	2(1)
total	4	4	7	11	3	1	5	2	37 (100)	6(100)	109(101)	57(100)	209(100)
Other males									(9.2)	(1.5)	(27.0)	(14.0)	(51.9)
Adult females	4	1	3	5			2		15 (3.7)	(10.2)	84 (20.8)	56 (13.9)	156 (38.7)
Juveniles		3	7	4					14 (3.5)	0	(23.7)	X	(37.9)
Total	8	8	17	20	3	1	7	2	66 (16.4)	(8.2)	216 (53.6)	113 (28.0)	403 (100)

Table 5. Frequency of cooperative attack in favour of attacker.

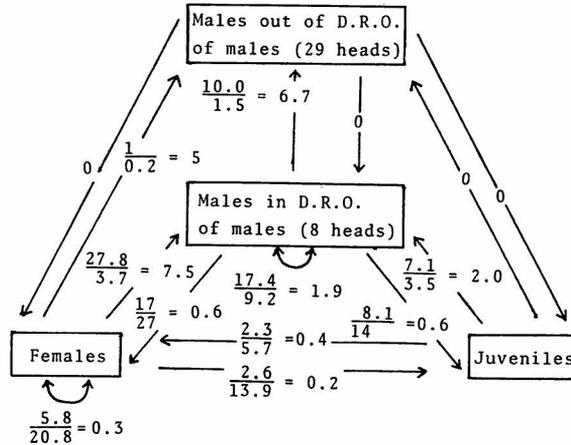
(Attacker)

	(Attacked individuals.)								total	Other males	Adult females	Juveniles	Total
	Akutaro	Jiro	Saizo	Kakuzo	Goro	Sansuke	Siro	Sichiro					
1. Akutaro	-	2	4	2	2				10 (19)	1(3)	23(43)	8(32)	42(26)
2. Jiro		-	3			3			6 (11)	1(3)	2(4)	0	9(6)
3. Saizo			-	1	4	1	1		7 (13)	5(16)	12(23)	2(8)	26(16)
4. Kakuzo	1	8	7	-	7	2	1		26 (48)	3(10)	5(9)	4(16)	38(23)
5. Goro				1	-	1			2 (4)	8(26)	10(19)	5(20)	25(15)
6. Sansuke						-	1	2	3 (6)	6(19)	1(2)	5(20)	15(9)
7. Siro							-		0	3(10)	0	1(4)	4(2)
8. Sichiro							-		0	4(13)	0	0	4(2)
total	1	10	14	4	13	7	3	2	54 (101)	31(99)	53(100)	25(100)	163(99)
Other males									(17.4)	(10.0)	(17.0)	(8.1)	(52.8)
Adult females	7	12	23	13	17	5	7	2	86 (27.8)	(31.0)	18 (5.8)	(8.6)	115 (37.2)
Juveniles		6	7	1	3	1	3	1	22 (7.1)	0	(7.3)	?	(29.4)
Total	8	28	44	18	33	13	13	5	162 (52.0)	36 (11.7)	78 (25.2)	33 (10.7)	309 (100.0)

Table 6. Frequency of attack.

(): %

Fig. 4. Degree of exclusion



向は、メスやコドモも全体として示している。一般的にいって、互いに近づきあうことがない限り、あるいは、順位がより高くない限り、他の個体を攻撃することはできないのであるが、それでも、第4位のカクゾーのみは、高順位のおスへの攻撃を行なっている。このことは、カクゾーの個性であるかもしれないが、彼が、出自群に残留しているということと決して無関係でないと思われる。

次に、既に生じた争いに対して、第3者として、そのときの攻撃個体に加勢した頻度に対する、そのときの攻撃個体を攻撃した頻度の割合を、排斥度と考えて、図示したものが図4である。順位序列外のオスは、全くといってよいほどに、メスやコドモと交渉をもっていない。メス同士とメスとコドモの間では、いずれも排斥度は弱い。しかし、メスやコドモと順位序列内のオスとの間では、メスやコドモのオスに対する排斥度は強い。つまり、メスとコドモからなる母系集団は、オスに対して閉鎖的な性質をもっているといえる。前述したカクゾーは、他のオスに対して多くの攻撃を行ない、メスやコドモからは、比較的攻撃されず、逆に、メスやコドモをよく助けるといった特徴がみられたのであるが、このような行動様式は、メスやコドモの母系集団内の秩序をそのまま反映していると考えられる。

(ii) オスとメスの親和的ペア

1974年の非交尾期に、オスとメスの間で、一つの変化を見てとることができた。それは、それまで、オスとメスが互いに近くに坐るようなことはなく、いつものように反撥していたのが、特定のメスとオスの間では、そうしたことがなくなり、ときにはグルーミングを行なうまでになったことである。一方、コンソート関係は、性行動を伴うものと、そうでないものの二つに大別できた。つまり、オスが尻尾を上げて白毛を誇示するといったようなディスプレイが見られなく、ペアのすぐそばに、他のメスやコザルが休息していて、グルーミングや居眠りをして、全体として、ひとつの集まりをなしていることが多くて、性的高まりを感じさせないペアがみられた。とくに、こういったペアでは、オスからメスに対する一方的なグルーミングや交差的なグルーミングがみられるのであり、以後、こういった親和的な間柄にあるオスとメスを親和的ペア (affinitive pair) と呼ぶことにする。

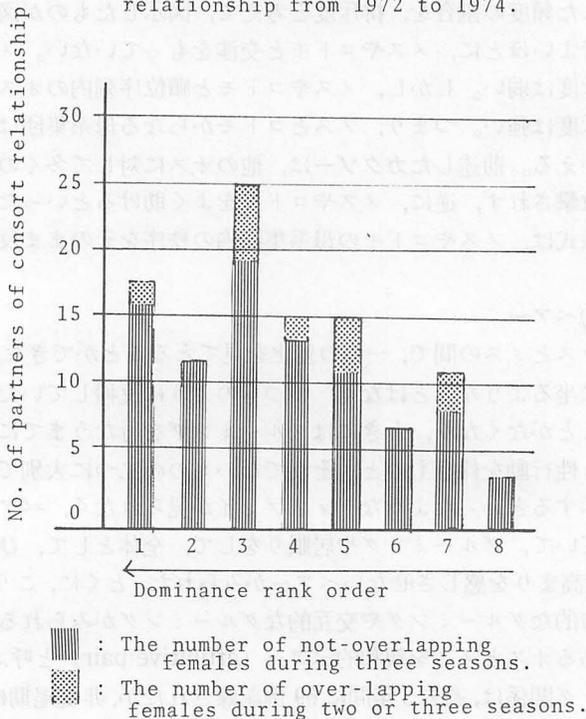
オスとメスのグルーミング関係は、過去3年間に69例記録されたが、非交尾期に観察したのは、1974年になってからである。また、オスがメスにマウンティングする行動は、交尾期のみ56例記録された。これらのうち、特定のオスが特定のメスにグルーミングとマウンティングがみられたのは28例で

あった。それゆえ、グルーミングとマウンティングの重複率は約30% (28 / 97) となる。これは、グルーミング関係にあるペアに、マウンティングが見られない場合が70%あることになる。性行動を伴わずに、オスがメスにグルーミングを行ったり、オス・メス交互にグルーミングが見られたペアは、1974年の交尾期で19例あった。さらに、その年の非交尾期に、互いに近くに坐ることの多いペアには、全く性行動が認められなかった。表7は、1974年の非交尾期に、互いに3メートル以内に坐ることの多いペアと、その年の交尾期における、親和的ペアを示したものである。順位が1位から5位までのオスのうち、離脱した2位のオス以外は、すべて、非交尾期と交尾期を通して、親和的ペアを持続させていることがわかる。

ここに指摘した、親和的ペアは、メスのコドモや、血縁的に近いメスたちが加わって、一つの集まりをなすことが多い。また、このような集まりは、群れ全体の移動に際しても、かたまって移動している。そこで、親和的ペアを含んだ、群れ内部でのオスとメスの集まりをサブ・グループと呼んで、群れ全体から区別することにする。

図5は、順位序列に組み込まれたオスが、3年間にコンソートの相手にしたメスの数を示してある。順位序列に組み込まれたオスの中で、3年間、重複させたメスをもつオスは、2頭のみである。それは、3位のサイゾーであればキク(メス第1位)であり、5位のゴローであればノギク(メス第25位)であった。また、2位のジローと6位のサンスケは、そういったメスはいなかった。コンソートの相手数は、3位のサイゾーが最高である。逆に、ほとんどのオスが、コンソートの相手を変えているといえるが、その一方で、親密なコンソート相手をつくるオスがいることがわかる。

Fig. 5. The number of female partners of consort relationship from 1972 to 1974.



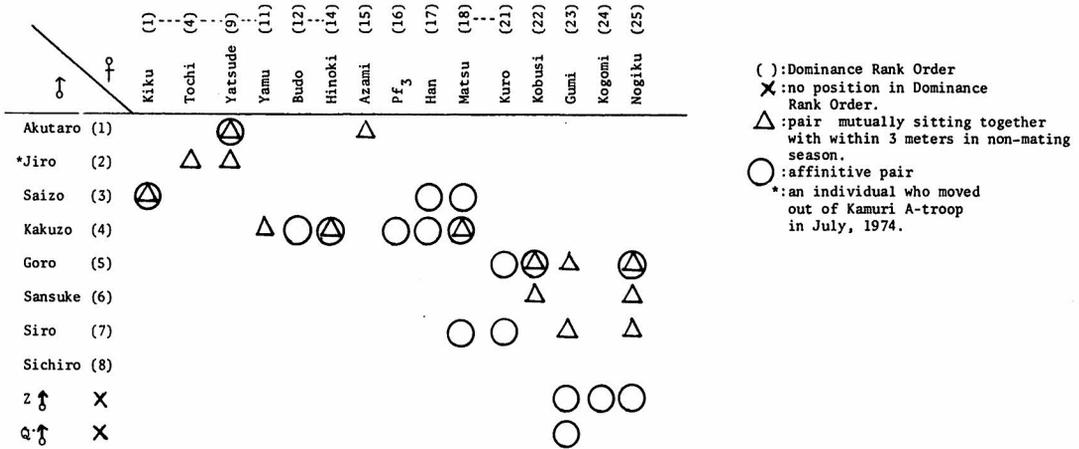


Table 7 Affinitive pair relation between male and female.

6. ディスカッション

本論では、過去3年間にカムリA群に近接した、あるいは、現在も近接しているオスの生活をまとめたのであるが、この結果、いくつか重要な指摘をすることが可能になった。ひとつは、ニホンザルの単位集団に内在するサブグループについて、もうひとつは、メール・ボンドという、オスの個体関係をもとにした、順位序列の把握の仕方についてである。

(i) サブ・グループ

群れの順位序列に組み込まれたオスには、メール・ボンドを他のオスと形成しないオスとしているオス、また、オスと親和的ペアを形成しているオスとそうでないオスとがみられた。これは、群れ内部に、オスと個別的に結びつくメスたちがいて、その結果、サブ・グループを形成するものといえる。このサブ・グループに加わったメスやコドモたちの結びつきは、血縁的であるので、このサブ・グループは、同一血縁集団である可能性は強いと考えられる。

カムリA群において、メス第1位のキクは、オス第1位のアクタローがエサ場の中央で採食しているときは、彼のそばに近づかず、彼のまわりには、中位のメスたちが取り巻き、彼がそこから去ると、すみやかにやって来て、彼女と彼女のコドモたちでエサ箱を占拠してしまう。これは、3年間、変わっていない。一方、彼女は、当時3位のサイゾーと親和的ペアをつくるようになってきているし、また、遊動時においても、サイゾーを含む小さい集まりをつくって、移動した。このことは、オス間の順位のみで、律しきれないことを示している。つまり、オスの順位序列は、メスの母系集団内の秩序とは別なものであり、群れという全体でみれば、唯一第1位のオスのみが、群れ全体の注視的であるといえる。1頭乃至複数のオスと複数のメスやコドモたちからなるサブ・グループが群れ内部にあり、オスは、独自の順位序列に組み込まれ、メスは独自の母系集団内の秩序にのって、群れという全体を、オス第1位の個体を頂点にして、成り立たせていると考えられる。

(ii) オスの順位序列

カムリA群の順位序列に組み込まれたオスたちの、個体間関係を詳細にみれば、いくつかの断層がみられた。しかし、彼らは、群れのメスやコドモと頻りに交渉をもち続けていたオスたちであり、彼らをいわゆる群れのオスといえることができる。ただ、オスたちのアグレッションの発揮の仕方や群れの遊動ということのみならず、他の個体の注視的になっているということで、第1位のオス個体し

か意味がなかった。

オス間の交渉では、メール・ボンドが認められたのであり、特異な行動は、一頭の群れ出自個体カクゾーにみられた。群れの順位序列に組み込まれたオスと、そうでないオスたちが、一堂に会すると、後者は、年令と無関係に、最下位の個体として振舞った。一方、現在の順位序列で、低順位の3頭のオス、サンスケ、シロ、シチローは、ときには、オスグループの中核的存在として、ワカオスたちと共に行動することがあった。この点に関してみれば、オス間の順位序列を、これらのワカオスまで通すことも可能である。しかし、このようにした順位序列の劣位個体間には、積極的な交渉はみられないし、また、それにすら組み込み得ないオスで、比較的年令の高いオスも一方では存在する。つまり、順位序列の内部を一様なものとしてとらえることはできない。それ故、個体間関係の二次的な現象として、オスの順位序列を考えることにした。

オスグループを形成したワカオスたちの、同年令間の順位があいまいであることは、小山(1970)がいうように、群れの母系集団内の秩序で形成されたオスの順位は、オスグループでは有効でないということになり、それ故に、オスの順位の再編成がみられると同時に、オスの相互認知も行なわれると考えられる。

出自群に残留して、社会的成熟を達したオスが生じさせた順位変動は、単に、順位の変化ではなしに、彼がメスやコドモの間のみで通用する秩序から脱しきっていないが故に、生じたものと考えられる。そして、彼の行動によって、群れの順位序列内の断層部分が、逆に、明確になったといえる。さらに、彼が最終的に落着いた位置は、彼が社会的成熟に達する時期に、すでに群れのオスであったということは注目されてよい。

オスの過去3年間の動向は、ひとつには、オスグループの中核的存在であった3頭のオスが、群れへの指向性を強めたことと反対に、オスグループに加っていたワカオスたちが、成長するにつれて、姿を見せなくなったことで特徴づけられる。これと平行して、群れ内部において、サブ・グループが形成されてきたことである。

筆者は、すでに、ニホンザルの群れにおいて、第1位のオスは、他のオスにとっては直接的な、そして、メスにとっては、直接的なあるいは、親和的ペアをなすオスを介して間接的な、アテンションの中心であると指摘した。このアテンションを引き起こさせるものは、メスにおいては母一娘関係を基軸においた血縁の絆であり、オスにあっては、個体間関係を基盤にした順位序列である。

オスグループのワカモノの同年令間に、あいまいな順位しかみられなかったこと、また、嵐山群のオスが、オスグループに入っていたあとでは、群れの中にいたときみられた、はっきりした血縁順位にパラレルな順位が、乱れていたといったこと(小山, 1970)は、オスがメスやコドモとの関係を離れると、もはや、母系集団内の秩序に従わなくなることを示している。これと逆に、出自群で社会的成熟をとげて8才になっても残留しているカクゾー(3位)の行動が、メスやコドモの行動様式と非常に似ていたことは、他群出自の個体でカムリA群に近接したオスたちの行動様式に比べて異質であった。

ここで、カムリA群に残留して、ワカモノ時代に、離脱したオス、キクオと、一方は、オトナになっても残留しているオス、カクゾーを素材にして、オスの離脱と順位序列について、考察したいと思う。

カクゾーが6才のとき、群れのメスやコドモから、エサ場で許容されたオスは、サイゾー(当時3位で8才)までの3頭のみであって、サンスケ(当時5位で8才)、シロ(当時6位で7才)、シチロー(当時7位で6才)は、エサ場でメスやコドモから排斥されながらも、一方で、他のワカオスたちとオスグループを形成して、その中核的存在として行動していた。そして、ゴロー(当時4位で8才)は、過渡的な存在であった。一方、キクオが5.5才のときは、サンスケ、シロ、シチローの3頭は、

群れ指向性を強めており、メスやコドモとの交渉もみられるようになっていた。また、これらの3頭は、強いメール・ボンドを形成していたことは、前述の通りである。順位序列内の個体間関係をみると、高順位のオスたちと、低順位のオスたちに、それぞれメール・ボンドが形成されていたが、この中で、ゴローが孤立していた。カクゾーが社会的成熟に近づいたとき、群れのオスたちのとっかかりに、ゴローが位置していたのに対して、キクオのときには、強いメール・ボンドを形成している3頭のオスたちが、とっかかりに位置していた。そして、高位のオスたちのメール・ボンドと低位のオスたちのメール・ボンドの間隙に、ゴローとカクゾーが位置していた。キクオがサイゾー（当時3位）と親密な交渉をもっていたとしても、既に過密になった順位序列内に、自らの位置をみつめて入り込む余地はなくなっており、それ故に、彼は離脱したものと考えられる。

両性集団における、オスの順位序列は、他群出自であるか、出自群に残留しているかといった、出自の違いと、当事者の年齢の違いによって、構造的になっているものと思われる。

以上のように、筆者は、順位序列を構造としてとらえてきた。また、群れのオスに関して、中心部、周辺部といった伝統的な類別をせず、メール・ボンドといった個体間の親和的な結びつきを重視してきた。志賀A群において、オスの群れへの加入を記録した好広真一（京大自然人類：私信）は、群れの順位に空席ができると、他のオスは、順位の最下位に入る傾向があること、群れに生まれた同年令の2頭のオスが互いに親密にあったが、一方は第1位のオスの弟であったために、5才のときに2位になり、他の一頭は、2～3才のときに、その群れに近接したオスの次の順位に組み込まれていること、そして、第2位のオスは、第1位のオスである兄がいない場合には、第3位のオスとの優劣関係が乱れるということを指摘している。群れの順位序列に、許容できる個体数があるらしく思える。

カムリA群において、オスグループの中核的存在であった3頭のオスが、群れ指向性を強めてきたのにもなって、それまでオスグループに加わっていたワカオスたちが、姿を消すようになったということは、彼らが社会的成熟に近づいて、互いに群れあうといったことよりも、自立化の度合を強めたことと同時に、それが故に、カムリA群の既に過密になったオスの順位序列に、自らの位置を得ることが困難になったからともいえる。これは、同世代内の生活様式の多様化であるともいえる。また、この現象は、群れの順位序列の中に、許容定員といったものがあって、それが障壁となったともいえる。一方、群れのメスやコドモたちからみれば、複数のオスが、一団となって、入り込んできたともいえる。

当時、第2位であったジローの離脱は、彼が、とくに親密なメスをもっていないということと、オスの順位序列構造に、新たに、サンスケ、シロ、シチローといった3頭のオスが、組み込まれてきたために、この順位序列構造の内部に緊張が生じたこと、また、彼がメール・ボンドを形成していたサイゾーが、メスと親和的ペアを形成したために、両者のボンドが弱められたことが、離脱の理由と考えられる。

要 約

筆者は、1972年から1974年まで、白山国立公園に生息するニホンザルを調査対象にした。そこに生息するニホンザルのうちで、唯一の餌付群であるカムリA群の観察をもとにしてオスザルの生活様式について、報告することにする。

オス間の個体関係をみると、順位序列の内部でも、より親和的交渉を持ちあうオスたちと、そうでないオスたちがみられた。グルーミング関係をもとにすると、順位序列内には、高位と低位に、それぞれ、グルーミング・クラスターを認めることができた。こうした、オス同士の親和的結びつきをメー

ル・ボンドと呼ぶことができる。一方、順位序列内のオスのあるものと、特定のメスとの間に、親和的な結びつき（アフィニティブ・ペア）がみられ、これをもとにして、メスの身近な血縁個体が加わった。サブ・グループが、群れの内部に存在することが認められた。

オスの群れからの離脱、あるいは残留といった問題は、古くから問題にされていたが、オスの年齢と、順位序列の構造的性のほかに、メール・ボンドとアフィニティブ・ペアの形成を重視することによって、ある程度、解明されるものと思える。

7. 謝 辞

今回の調査遂行にあたって、いろいろな人の援助が得られた。日本モンキーセンターの伊沢紘生氏、京都大学霊長類研究所の河合雅雄先生には、原稿を見ていただいた。また、同霊長研の豊田氏には、図表作成の手伝いをしていただいた。本報告を作成するにあたり、ディスカッションをしていただいた霊長研、京大自然人類研究室、日本モンキーセンターの人達、および、フィールドでいろいろとお世話していただいた、石川県白山自然保護センターのスタッフ及び、北陸電力三俣発電所の人達に、謝辞を表します。とくに、エサ場の管理をしている外一次、糸田敬仁の両氏には、多大の援助をしていただいた。

文 献

- CHANCE, M. R. A. (1967) Attention structure as the basis of primate rank order, *MAN*, vol. 2
 間直之助 (1962) 嵐山ニホンザル群の動態と体重測定, 岩田山自然史研究所調査報告 I
 林 勝治 (1969) 白山のニホンザル——冬の生活, *モンキー*: 13 (5): 5—11
 —— (1970) 白山周辺におけるニホンザルの生態学的調査 II, 白山の自然 (石川県) p.344—373
 伊谷純一郎 (1954) 高崎山のサル, 日本動物記第2巻, 今西綿司 (編), 光文社, 東京
 —— (1970) 霊長類の近親交配回避機構, 遺伝 24 (6)
 —— (1972) 霊長類の社会構造, 生態学講座, 19, 共立出版, 東京
 ——・徳田喜三郎 (1958) 幸島のサル, 日本動物記第3巻, 今西綿司 (編), 光文社, 東京
 糸田敬仁 (1964) 白山の野生ニホンザル, 野猿, vol. 20—21: 41—45
 伊沢紘生 (1972) 白山蛇谷一円に生息する野生ニホンザルの生態学的調査, 白山資源調査事業, 1971年度報告, 石川県
 河合雅雄 (1958) ニホンザルの自然群における順位制について (I) 基礎順位と依存順位, *Primates* 1 (2), 111—130
 —— (1969) ニホンザルの生態 (改訂版) 河出書房新社, 東京
 河合雅雄 他 (1970) 白山周辺におけるニホンザルの生態学的調査 I, 白山の自然 (石川県) 335—343
 川村俊蔵 (1958) 箕面谷 B 群に見られる母系的順位構造, ——ニホンザルの順位制の研究, *Primates*, 2: 149—156
 KAWANAKA, K. (1973) Intertroop relationships among Japanese monkeys, *Primates*, 14: 113—160
 木村光伸 (1973) 白山のニホンザル——10年ぶりの豪雪は蛇谷のサルたちにどのような影響を与えたか。モンキー, 17 (5): 6—9
 KOYAMA, N. (1969) On dominance rank and kinship of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama, *Primates* 8 (3) 189—216
 —— (1970) Changes in dominance rank and division of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama, *Primates* 11 (4) 335—390
 増井憲一 (1971) 蛇谷周辺の野生ニホンザルの調査報告, 白山資源調査事業, 1971年度報告
 —— (1972) ニホンザルのポピュレーション・ダイナミックス, 東京大学霊長類研究所年報, vol. 2: 30—31
 NISHIDA, T. (1966) A sociological study of solitary male monkeys, *Primates*, 7: 141—204
 佐藤俊 (1973) カムリ A 群の報告, 白山資源調査事業, 1972年度報告, 60—65, 石川県
 SLATER, M. K. (1959) Ecological factors in the origin of Insect, *American anthropologist* Vol. 61
 菅原和孝 (1974) カムリ A 群のオスの個体間関係, 石川県白山自然保護センター研究報告, 第1集, 104—108
 杉山幸丸・大沢秀行 (1974) 鈴鹿山系霊仙山生息ニホンザルの個体群動態, (イ)概観, 日生態会誌, 24 (1): 51—60
 TIGER, L. (1970) *Men in group* Vintage books, Random house, New York

- 常田英士・和田一雄 (1974) 志賀高原 A 群を中心にしたオスの離群, 入群過程, オスの生活史: ニホンザル地域個体群の研究 I, 和田, 東, 杉山 (編) 京都大学霊長類研究所, p.28-34
- 和田一雄 (1964) 志賀高原のニホンザル, 積雪期の生態, 生理生態, 12 (1-2) : 151-174
- YAMADA, M. (1966) Five natural troops of Japanese monkeys in Shodoshima (I): Distribution and social organization, *Primates*. 7 : 315-362

Summary

I studied Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) living in the Hakusan National Park, Ishikawa Prefecture, Japan, from 1972 to 1974, and the life history of male monkeys is examined through direct and longterm observation of Kamuri-A troop, which is provisionized troop unlike other neighbouring six natural troop.

It is clarified through the intensive observation of male-male grooming relationships that some males have affiliative acquaintance and the others have not. Two grooming clusters constitute in their ranking order such a male-male relationships based on affinity would be regarded as male bond.

On the other hand, I could find out the affiliative pair between some of male constituting ranking order and specific female group based on kinship. So, I could confirm that sub-groups consisted of affiliative pair are included in the troop.

It has been discussed for a long time, why and how the male monkeys break away from *the troop or stay in the troop*. I am assured that we have been rather able to get the answer through attaching great importance to the formation of male bond and affiliative pair, in addition to ages of males and the structural characteristics of ranking order of the Japanese monkey.