

# ニホンザルの群れの「同心円二重構造モデル」再考

中川尚史

神戸市看護大学

## Reconsideration of “Double Concentric Circle Structure Model” in the Troop of Japanese Macaques

Naofumi NAKAGAWA

Kobe City College of Nursing

### Abstract

Itani proposed “Double Concentric Circle Structure Model” in 1954 on the basis of the observation of the artificially provisioned Japanese macaques in Takasakiyama. This model says that adult females, their offsprings, and high-ranking males occupy the central part of the troop while low-ranking males occupy the peripheral part. Later, some primatologists criticized that such a spatial distribution of the troop members resulted from monopolistic use of the localized foods in the provisioning site by the high-ranking individuals and that “Double Concentric Circle Structure Model” was not applicable to the wild troop of the monkeys, which subsisted on dispersed foods. In this paper, the applicability of this model to the wild Japanese macaques is reconsidered from the socioecological point of view. In conclusion, it is suggested that even the wild troops shows “Double Concentric Circle Structure” when foods localized in a small patch.

**Key words** : Japanese macaques (ニホンザル), Social structure (社会構造), Socioecology (社会生態学), Double concentric circle structure model (同心円二重構造モデル)

### 1. はじめに

日本霊長類学の第一世代としてその土台を築いてきた伊谷純一郎は、著書『サル・ヒト・アフリカ』<sup>1)</sup>の中で、自身が宮崎県幸島を初めて訪れた日について述懐している。「島をひと回りし、深い森の中で方向を失ったりした。食痕や糞は見たが、サルに出会うことはできなかった。しかし、この日、1948年12月3日をもって、ニホンザル研究のスタートの日としたい。」彼のこの記述を尊重すれば、わが国でニホンザル研究が始まっておよそ半世紀が経過したことになる。そこで本稿では、伊谷のニホンザル (*Macaca fuscata*) に関する重要な発見のひとつである、いわゆる「同心円二重構造モデル」<sup>2)</sup> について、社会生態学<sup>3)</sup> の観点から再考してみることにする。

### 2. これまでの「同心円二重構造モデル」に関する議論

「同心円二重構造モデル」は、大分県高崎山の餌付けされたニホンザルの群れの共時的・通時的な社会構造を示したモデルである(図1)。同心円の中心部にはオトナ雌とそのアカンボウやコドモ、そして当時はボスと呼ばれた高順位のおとな雄が位置する。他方、若者組と呼ばれた若い雄やボス見習いと呼ばれた一部のおとな雄といったいずれも低順位の雄は、その周縁を取り囲む。また、こうした群れの共時的構造は、以下のような通時的な変化を示すと考えられた。中心部で生まれたアカンボウのうち雄の子供は成長とともに中心部から周縁部にはみ出し、さらにその身体的・社会的な完成に伴って中心部に戻ってくる。雌は中心部に生まれ、一生中心部を離れない<sup>2)</sup>。

だが、「同心円二重構造モデル」の発表後およそ10

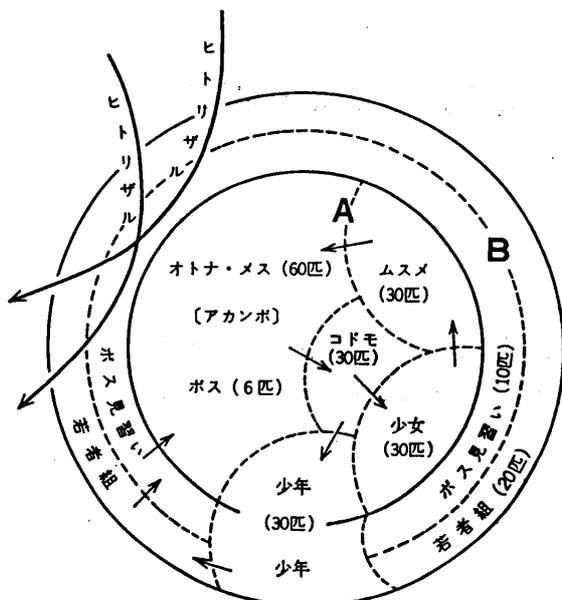


図1 ニホンザルの群れの「同心円二重構造モデル」<sup>2)</sup> (1953年5月に行った大分県高崎山の群れの観察をもとに描いたもの。Aは中心部を、Bは周縁部を表す。矢印は、群れの構成員の身体的・社会的成長過程を示す。)

年経過して、群れの通時的構造に重大な修正が加えられた。雄のほとんどは生まれた群れを離脱することが知られるようになったのである。また、疎外個体として扱われていたヒトリザルも、群れに移入してくることも分かった<sup>4)</sup>。他方、共時的構造については、様々な地域での餌付け群の調査を通じて、中心部と周縁部の境界が不明瞭な群れも見つかったが、そうした群れも含めて基本的にはこのモデルが当てはまると考えられてきた<sup>5), 6)</sup>。

しかしながら、その後野生群を対象とした調査が進むにつれ、モデルの妥当性に疑問を投げかける声が高まってきた。伊沢紘生は、著書『ニホンザルの生態—豪雪の白山に野生を問う』<sup>7)</sup>の中で、石川県白山の野生群について次のように述べている。「これまで、群れをまとまらせている中心的存在としてボスがおり、群れのまとまりはボスの統率力によるところが多いこと、群れは中心部と周縁部よりなる同心円二重構造をもっていて、…(中略)…、ざっと、以上のように理解されてきた。だが今、目の前にいる31頭のサルたちの、…(中略)…そのようなものは何ひとつとして読み取ることが私にはできないのだ。」また井口基も、著書『東京のサル』<sup>8)</sup>の中で、東京都奥多摩に生息する野生群の観察に基づき、以下のように述べている。「私のニホンザルのイメージとは、…(中略)…私の観察の範囲では先の同心円二重構造の配置が見られな

いのである。」このように、これらの記述を読む限り、野生のニホンザルの群れには、「同心円二重構造」はみられないということになる。

しかし、果たして彼らは本当に「同心円二重構造モデル」を否定しようとしていたのだろうか? というのも、先のように否定してはいるものの、その根拠が今ひとつ明解ではないばかりか、むしろ肯定ともとれる記述さえ散見されるのである。伊沢は、同じ著書<sup>7)</sup>の中で、異なる群れ同士が近接した状況における個体の空間配置について述べている。「ひとつは、アカンボウや一歳のコドモ、その母親と思われるメス。それに主だったオスが、群れの広がりの中でも、それとわかるかたまりをつくることである。…(中略)…もうひとつは、比較的年齢の若いオトナやワカモノや二歳や三歳のコドモの、おもにオスたちが、…(中略)…かたまりをつくることである。」さらには、移動時に比較的若い雄たちが群れの先頭や最後尾を占め、中心部には体格の大きな主だった雄とアカンボウや一歳仔を持った雌がいることを図示した上で、次のようにまとめている。「だから群れの日々の遊動生活の中で、幼な仔を持つ母親たちは、群れの中でももっとも体格のすぐれた、多分もっとも年齢の高い世代のオスたちに心理的にも頼ろうとするだろう。…(中略)…その結果が、普段でもアカンボウや一歳仔と母親たちの近くに主だったオスがいる傾向を生むと考えられる。群れがある種の緊張状態におかれると、この傾向がかなり鮮明化する。すなわち、二つの群れが近接し合った状態のとき、これらのサルたちは、きまって他群から最も遠い所に位置することになる。」また井口<sup>8)</sup>も、「交尾期に、大きなオスザルの周りにアカンボウをもったメスとコドモが数頭よりそったかたまり」が見られるとしている。

上述のように、「同心円二重構造モデル」がほんとうの意味で否定されたかには疑問が残る。しかし、「餌場のような食物の異常な局在を、自然は決して示さ」ないため、「強い弱い関係を見事に反映した餌場におけるオスたちの空間配置」は見られない、という伊沢の指摘<sup>7)</sup>は社会生態学の観点からして非常的に得ている。そこでまず、最近の定量的な研究をもとに、ニホンザルの順位による採食量の違いと食物の集中度の関係について考えてみる。

### 3. ニホンザルの順位による採食量の違いと食物の分布様式

Iwamoto<sup>9)</sup> は、餌付け群である幸島の群れを対象に、オトナ雌の順位と採食量の関係を2月、5月、9月の3つの月で調べた。いずれの月でも高順位雌は栄養価が高く集中分布した餌場の食物をより多く摂取したが、低順位雌は栄養価は劣るが分散した自然の食物を多く食べることにより不足を補った。しかし、自然の食物が乏しい2月には、完全には補えきれず、低順位雌の可消化エネルギー摂取量は高順位雌より少なかった。また、夏と冬に高崎山餌付け群を調査したSoumah and Yokota<sup>10)</sup> も、幸島の2月と同様の結果を得ている。

Saito<sup>11)</sup> は、宮城県金華山の野生群を対象に、食物の分布様式が採食量の順位差に及ぼす影響を調べた。その結果、エネルギー摂取速度の高いケヤキの堅果が大きなパッチ（塊）を形成する場所のそばを群れが通過した日には、エネルギー摂取速度の低いイヌシデの堅果との合計で、雌の順位に従ったエネルギー摂取量の差は認められなかったが、そうした場所を通過しなかった日には、低順位雌のエネルギー摂取量は高順位雌のそれに比べ有意に低いことが明らかとなった。また、同じ小さなパッチであっても隣接するパッチまでの距離が長くなれば、そこで伴食する個体の数が増え、その結果、低順位雌ほどそうした混み合ったパッチを避けることを示した。つまり、野生状態であっても、質の高い食物が小さなパッチで、しかも孤立した形で分布することがあり、そうした場合には、低順位雌の採食量が高順位雌に比べ低くなるということが起こり得ることである。

この場合、高順位個体が栄養価の高い孤立した小さなパッチに群がり、低順位個体はその周縁で採食していると考えれば、順位に従った「同心円二重構造」が見られることになる。しかしこの研究は、そこまで分析もしていなければ言及もしていない。また、ニホンザルを対象にした個体の空間的な配置を中心部と周縁部に二分して定量的に調べた研究は皆無である。そこで次節では、ニホンザルと同様、直線的な順位序列や血縁びいきが見られ、母系複雄複雌群を形成する幾つかの霊長類種<sup>12)</sup>の群れの空間構造に関する研究を参照することで、ニホンザルの群れにおける「同心円二重構造モデル」の妥当性を検討していくことにする。

### 4. ニホンザルの群れ個体の空間配置—ニホンザル以外の霊長類の証拠から

ニホンザルと同じマカク属に属するカニクイザル (*Macaca fascicularis*) では、高順位のおトナ雌ほど最も大きなサブグループにいる頻度が高かった。しかし、低順位雌は小さなサブグループに属して食物を巡る直接的競争を避けることで、高順位雌と同程度の食物を確保できた。他方、母親の順位が低い場合、独立して採食を始める3ヶ月齢以降のコドモの死亡率が高く、これは母親が小さなサブグループに属する頻度が高く、捕食の危険に晒されるためだと考えられた<sup>13)</sup>。この研究はそれぞれのサブグループの空間配置について言及していないものの、最も大きなサブグループをその群れの中心部と見なせば群れの中心部にいることの意義を示唆している。

アヌビスヒヒ (*Papio anubis*) 野生群のおトナ雌では、高順位個体ほど質が高く集中分布を示す食物を食べる結果、伴食個体数は多く、supplanting（相手をいまいる場所から立ち退かせる行動）の頻度は高くなるが、より多くの食物を獲得することができた<sup>14)</sup>。餌付け群では、高順位雌ほど中心部におり、最近接個体までの距離が短いわりに、supplantingを受けることが少なく、その結果、食物摂取量も多かった。ただし、最近接個体までの距離やsupplantingの頻度が同じ場合には、中心部にいることは食物摂取速度の低下を招くことも分かった。このことは、群れの周縁部にいることで捕食者に対する警戒性を高める必要があるというデメリットよりも、中心部にいることによって群れの他個体の接近を警戒するというデメリットが高いことを示唆している<sup>14)</sup>。

フサオマキザル (*Cebus apella*) では、最優位のおトナ雄と最優位のおトナ雌は、前方で中央部やや周縁より、コドモはやや後方の中心部、中順位雌と若雄は進行方向中央部のやや周縁部、低順位雌と中順位雄が後方の周縁部に位置した<sup>15)</sup>。最優位個体が前方に位置したのは、樹洞や樹皮の裏に隠れた昆虫を長時間探索して採食する場合に、後方の個体が追いついてくることにより伴食個体数が増えても独占的に採食を続けることができるためであった。他方、コドモは攻撃を受ける頻度が低いため前方で採食することが有利であったにも関わらずやや後方に位置することが多かったのは、そこが最も安全な場所であるためであった<sup>16)</sup>。

以上の結果から、高順位個体が群れの中心部を、低順位個体が周縁部を占める傾向にあることは確かなことであり、それは、高順位個体が、質が高く集中分布し小さなパッチを形成する食物を優先的に利用することによるようだ。他方コドモたちは、捕食者からの安全を優先させて中心部を占めるようである。ニホンザル同様、直線的な順位序列や血縁びいきが見られ母系複雄複雌群を形成する、これら霊長類野生群の空間構造から判断して、ニホンザル野生群でも高順位個体やコドモが、採食の面や対捕食者の面から好ましい位置である中心部を占め、それがかなわない低順位個体が周縁部を占めることは起こっていきそうである。

しかしながら、Saito<sup>11)</sup>が明らかにしたように、食物パッチのサイズが大きいか、小さくてもパッチ間の距離が短く連続していれば、低順位個体も高順位個体と同じように採食できる。逆に言えば、高順位個体はその優位性をひけらかすメリットがない。パッチが集中分布を示さず、分散していればなおさらである。また、捕食の危険が低ければ、中心部を占める必然性はさらに低くなる。そうした状況では、順位制は緩やかになり、高順位個体が中心部を占めることも見られ難くなると考えられる。つまり、ニホンザルの生息地それぞれの食物パッチの大きさ、パッチ間距離、分布様式、あるいは捕食圧の違いにより、群れが「同心円二重構造」を示す傾向は強くもなり弱くもなる。

実は伊谷も、著書『高崎山のサル』<sup>2)</sup>の中で指摘している。「最後に、群れの社会構造を図示しておこう。ただし、これは便宜的な、理解しやすいために作った、模式図に過ぎない。…(中略)…しかし、そのおのおのは、たがいに連続のものであり、場所や環境条件や群れのおかれた状態に応じて、適宜にとられた群れの相なのである。全貌をとらえることができた場合というのは、豊富な食物が集中してまかれた、えさ場を中心とする別院の境内に投影された群れの姿…(後略)」なのであると。

## 5. おわりに

本来の「同心円二重構造モデル」に立ち返って考えれば、あくまでもこのモデルは高順位雄が中心部に、低順位雄が周縁部にいるというモデルであり、雌の順位に従った空間配置について示したモデルではない。それに対し本稿では、Janson<sup>15), 16)</sup>を除けばすべて雌

の順位とその空間配置に関する証拠から、特に雌雄の違いに言及することなく、「野生ニホンザル群であっても食物が小さなパッチに集中分布する場合に高順位個体が群れの中心部を占める」という結論を導き出した。雄についても雌と同様に考えることも可能だからこそ導き出された結論ではあるが、雌が競争の対象とすべき最重要資源は食物であり雄のそれは雌であるという視点<sup>17)</sup>に立てば、雄の順位に応じた空間配置は、雌の分布様式により決定される側面が強いと考えられる。今後、こうした視点から、真の意味でニホンザルの群れの「同心円二重構造モデル」の検証がなされていくことが期待される。

## 謝 辞

本稿は、日本モンキーセンター・プリマーテス研究会「ニホンザルを見渡す」における発表原稿を加筆・修正したものである。発表の機会を与えて下さった日本モンキーセンター岩本光雄所長に感謝の意を表します。また、本稿に対し有益な助言を下された2名の本誌査読者の方々にも厚くお礼申し上げます。

## 引用文献

- 1) 伊谷純一郎：サル・ヒト・アフリカ、日本経済新聞社、東京(1991)
- 2) 伊谷純一郎：高崎山のサル、光文社、東京(1954)。
- 3) 中川尚史：食は社会をつくる—社会生態学のアプローチ、(西田利貞・上原重男編)、霊長類学を学ぶ人のために、50-92、世界思想社、京都(1999)。
- 4) Nishida, T. : A sociological study of solitary male monkeys. *Primates*, 7 : 141-204 (1966)。
- 5) 河合雅雄：ニホンザルの生態、河出書房新社、東京(1969)。
- 6) Yamada, M. : Five natural troops of Japanese monkeys in Shodoshima Island (I)-Distribution and social organization-. *Primates*, 7 : 315-362 (1966)。
- 7) 伊沢敏生：ニホンザルの生態—豪雪の白山に野生を問う、どうぶつ社、東京(1982)。
- 8) 井口基：東京のサル、どうぶつ社、東京(1991)。
- 9) Iwamoto, T. : Food and energetics of provisioned-wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*), (Fa,

- J. E. and Southwick C. H., eds.), Ecology and behavior of food-enhanced primate groups. 79-94, Alan R. Liss, Inc., New York (1988).
- 10) Soumah, A. G. and Yokota, N. : Female rank and feeding strategies in a free-ranging provisioned troop of Japanese macaques. *Folia primatol.*, 57 : 191-200 (1991).
- 11) Saito, C. : Dominance and feeding success in female Japanese macaques, *Macaca fuscata* : effects of food patch size and inter-patch distance. *Anim. Behav.*, 51 : 967-980 (1996).
- 12) Sterck, E. H. M., Watts D. P., and van Schaik, C. P. : The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 41 : 291-309 (1997).
- 13) van Noordwijk, M. and van Schaik, C. P. : Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Anim. Behav.*, 35 : 577-589 (1987).
- 14) Barton, R. : Sociospatial mechanisms of feeding competition in female olive baboons, *Papio anubis*. *Anim. Behav.*, 46 : 791-802 (1993).
- 15) Janson, C. H. : Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Anim. Behav.*, 40 : 910-921 (1990).
- 16) Janson, C. H. : Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Anim. Behav.*, 40 : 922-934 (1990).
- 17) Wrangham, R. W. : An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75 : 262-299 (1980).

(受付：1999年11月26日；受理：2000年1月19日)