ニホンザル集団成員の空間分布に 基づく集団構造の分析¹⁾

大阪大学 渡辺 義雄²⁾

霊長類の集団は、集まりを構成する個体間の結びつきが密で恒常的な社会的集まりであり、霊長類における集団の研究では、個体間における相互作用に基づく関係構造から集団の構造を描く方法がとられている。個体間の相互作用には、親和的な関係も反発的な関係も存在するが、それらの関係はそれぞれ独立に存在するものではない。個体同士は、親和的な関係に基づいて集団としてのまとまりをもって集合しているが、同時に、反発的な関係に基づいて集団内で適当な距離を保って分散している。すなわち、個体間の相互作用の総体として個体間距離が個体の間にとられている。ニホンザル集団における初期の研究では、集団成員の空間配置から、その集団構造の記述が行われた。伊谷（2）は、大分県高崎山のニホンザル集団がリーダーと雌によって構成される中心部とリーダー以外の雄によって構成される周辺部とに分かれ、集団がリーダーを中心に同心円状に集まっていることを模式的に示した。これは、ニホンザル集団において、優位な雄であるリーダーを中心とする中心一周辺構造として一般に認められるようになった。岡山県勝山の集団でも、この中心一周辺構造は認められている。鵜飼（7）は、給餌時の空間配置で、中心部には雌や子ザルたちが集まっていること、中心部の雌や子ザルの集まりの中に特定の雄がいること、周辺部には雄ザルが集まっていることを示した。これらの先駆的研究にみられる集団構造は、集団成員の空間的配置から模式的に記述されたものであった。このような集団構造の記述においては、観察者が注目する個体を中心とする構造になったり、また、集団成員の数が多い場合には、より複雑な個体間の関係構造を抽出することが困難になるなどの問題が生じる。個体の空間布置から得られる個体間の距離は個体間の関係構造の指標として有効であるから、これらの問題点を解決するためには、集団成員間の個体間距離を測定し、これをもとにより客観的に集団構造を分析する必要がある。個体間距離は状況や時間によって絶えず変化するので、一般には、個体間距離を測定するかわりに近接性の指標を操作的に定める方法がとられる。例えば、ある個体と他個体との5 m以内の近接の頻度によって集団成員間の相対的な近接性の値を算出し、その近接性の指標を使って、集団構造

- 1) 本論文は、昭和56年度提出の大阪大学人間科学部修士学位論文の一部をまとめたものである。
- 1) 本論文の作成にあたり御指導いただきました、大阪大学人間科学部名誉教授川口勇先生、大阪大学人間科学部糸魚川直祐教授に心から感謝いたします。

が描かれる。このような手続きによって求められる近接性の指標は、接触や毛づくろいなどの具体的な行動のように個体間のより限定された親和性をあらわすものではないが、そういった具体的な行動にあらわれない個体間の結びつきをも抽出できると考えられる。

本研究の目的は、ニホンザル集団において個体の空間布置から得られる個体間の近接性の指標に基づいて、集団の構造を描くことである。

方 法

観察対象 本研究は、岡山県真庭郡勝山町神庭滝周辺に生息するニホンザル餌付け集団（勝山集団）において行われた。1980年7月現在、勝山集団の構成は、成体雄28頭、成体雌88頭、未成体及び幼体112頭、合計228頭であった。このうち、観察対象となったのは、1980年7月時点で4歳以上の全個体で、雄21頭、雌79頭、合計100頭であり、すべて個体識別が完全になされていた。また、勝山集団には20の血縁系があり、それらは優劣順位によって順位づけられている。

観察手続 勝山集団は給餌の行われる餌場を中心とした生息圏を遊動している。餌場に現われた個体は相互の個体関係に基づいて、空間的に分布し、餌場では給餌前と給餌時では集団の分布の様相が変化する。給餌前には、各個体は比較的広く分布していて、個体間の争いなども少ない。給餌時には、各個体は給餌場所に集まるので、分布の範囲が狭くなり、個体間の争いなども多くなる。給餌は個体間の距離を縮小するように集団に操作を加えた事態と考えられる。本研究では、給餌の行われていない状態を定常時とし、給餌の事態を給餌時として区別した。観察は朝夕2回の給餌時と給餌前の定常時に行われた。餌場及びその周辺地域を40の区域に分け、観察者は餌場を1回当たり約20分かけて巡回し、各区域にいた個体を記録した。給餌は40区域中11区域においてなされ、給餌時には給餌の行われた11区域で摂食中の個体のみが記録された。観察は、1980年7月から1981年9月まで毎月数日間行われ、定常時は計71回、給餌時は計91回の観察記録が得られた。

分析方法 本研究では、各個体の観察された回数を総観察回数で割ることによって、各個体の出現率が算出された。野外観察においては、観察対象が実際にどの程度観察できるかを示す観察率が問題にされる。本研究では、観察地域を一定の範囲に限定したこと、観察を行う事態を統制したこと、1回の観察時間が比較的短かったこと、観察対象個体に対する識別がほぼ完全であったことなどの理由から、個体毎の観察率の違いは、個体の観察地域への出現率の違いによるとみなされた。この出現率は絶対的な値ではなく、ある個体が他の個体に比べて、限定された地域へより多く出現しているかどうかを示す相対的な値である。したがって、出現率の分析には順位相関を用いた。

上記の観察手続によって得られた観察記録から、同一区域内にいた個体同士を同伴個体として、同伴の回数を集計した。こうして得られた個体間の同伴回数の行列から、MORGANの方法(3)によって、類似性行列を計算し、これを個体間の近接性の指標とし

た。観察期間は3か月毎の5つの期間に分けられ、期間毎に類似性行列が求められた。これらの類似性行列に基づいて、各個体について最も近接性の高い個体を結びつけていくことによってクラスターを作り、集団構造の分析を行った。

結 果

集団構造の分析に先立って、定常時と給餌時における集団成員の空間的分布の違いを分析した。1回の観察で記録された個体数の平均は、定常時62.8頭、給餌時67.5頭であった。この場合の個体数には、1回の観察で重複して記録された個体の重複の回数も含まれている。両事態における観察個体数の差はほとんどないが、給餌時の方が観察地域が狭くなっているため、個体の密度は給餌時の方が高いことになる。集団成員の空間的分布の特徴を分析するために、観察対象個体100頭の中から、1980年7月当時8歳以上の成体雌を各血縁系から1頭ずつ20頭と10歳以上の成体雄9頭を標本として選んだ。このような標本を用いる理由は、以下の分析において個体間の優劣順位を扱う場合、集団の全個体を順位づけることが困難であったため、個体間の順位づけが可能な範囲で個体を抽出する必要があったからである。また、優劣順位については、雄雌間の順位が交尾関係などによって季節的に変化するので、雄雌を別々に分析した。

Table 1. Mean percentage of presence
for population and sample.

Situation	n	Mean	F	t
Normative Population	100	57.3		
Sample	29	61.4	1.08	0.84
Adult male	9	45.2	1.74	-1.49
Adult female	20	68.6	0.52	2.11*
Feeding Population	100	59.6		
Sample	29	60.8	1.10	0.24
Adult male	9	58.4	2.00	-0.40
Adult female	20	61.9	0.78	0.40

F-ratio: d.f. = (n-1, 100-1)

t-value: d.f. = (n+100-2)

*: $p < 0.05$

Table 1は、母集団と標本について出現率の平均を示し、出現率について母集団に対する各標本の等分散 (F 比)、平均値の差 (t 値) を検定したものである。この場合の出現率

は、各個体について各観察毎に重複を許さず、その出現回数を数え、各個体の出現回数を全観察回数で割ったものである。分散は定常時においても給餌時においても標本と母集団の間には有意差がない。平均も定常時に成体雌の標本が母集団より有意に高い値を示すが、他は有意差がない。選ばれた標本はこのような特徴を持っており、母集団の特性をほぼ表わしていると考えられる。

Table 2. Spearman Rank Correlation Coefficients between rank orders of presence and of dominance and Kendall Coefficients of Concordance(W) for seasonal changes of presence in each sample.

Situation	Sample	1980		1981			Total	W
		Jul-Sep	Oct-Dec	Jan-Mar	Apr-Jun	Jul-Sep		
Normative	Adult male	.86**	.51	.74*	.73*	.90**	.87**	.83**
	Adult female	.69**	.49*	.26	.64**	.68**	.81**	.60**
Feeding	Adult male	.93**	.81**	.68*	.89**	.88**	.89**	.84**
	Adult female	.77**	.69**	.79**	.78**	.80**	.82**	.78**

*: $p < 0.05$

** : $p < 0.01$

Table 2 は、標本の特徴を出現率と優劣順位との順位相関及び出現率の季節変化に対する一致係数で分析したものである。順位相関は、全観察期間の15か月を3か月毎の5期間に分けて各期間毎に求められた。また、一致係数は、これらの5期間を用いて求められた。出現率と優劣順位との順位相関は、すべて正の値である。相関の値は、ほとんどが有意であるが、定常時において成体雄では10月—12月期に、成体雌では1月—3月期に有意でなくなる。相関が有意でなくなる理由は、これらの期間が交尾期に含まれており、中心部成体雄と言われる上位4頭以外の成体雄もよく餌場で見られるようになること、交尾期のために周辺部の雄が中心部へ接近し、中心部が不安定な状態になることなどが考えられる。5期間の季節変化に対する一致係数は、定常時も給餌時も有意である。これらのことから、事態や季節変化にほとんどかわりなく、優劣順位の高い個体ほど餌場での出現率がより高いことがわかった。

Table 3 は、1区域当たりの出現個体数を示している。標準偏差を平均値で割った相対標準偏差は定常時の方が給餌時より大きな値を示している。定常時の方が観察地域が広く、観察区域の数も多いので、分散が大きくなると考えられる。各地域での出現個体数の分布について、母集団と標本を独立性の検定(χ^2 値)で比較した。その結果、母集団と標本の空間的分布の違いについて、定常時には有意差がなく、給餌時には有意差のあることがわかった。定常時には、各地域にどの個体も同じぐらいの割合で現われ、特定の個体が

Table 3. Frequency of presence of animals per grid square.

situation	n	$\bar{x}$	S.D.	S.D./ $\bar{x}$	χ^2
Normative Population	100	111.5	74.0	0.66	
Sample	29	34.7	24.0	0.69	40.70 (d.f. = 39, n.s.)
Feeding Population	100	558.1	270.6	0.48	
Sample	29	164.2	65.1	0.40	19.34 (d.f. = 10, $p < 0.05$)

特定の地域に多く出現するという傾向がみられない。すなわち、定常時には、区域と個体との結びつきが比較的希薄である。一方、給餌時には標本の空間的分布を母集団のものと比較すると有意な差があるので、特定の個体が特定の区域に高い頻度で現われる傾向があると考えられる。つまり、給餌時には特定の個体が特定の区域を選好する傾向がより強いことが考えられる。

中心部成体雄4頭の特定区域に対する選好の違いを調べるために、それぞれの雄の区域別出現回数について、ケンドールの一致係数 (W) を求めた。定常時には、 $W=0.50$ ($P < 0.005$, $d.f. = 39$)、給餌時には、 $W=0.53$ ($0.01 < p < 0.025$, $d.f. = 10$) で、有意確率で比較すると、給餌時の方が定常時よりも中心部成体雄の区域別出現回数についての一致度が低いことがわかった。このことから、それぞれの雄が選好する区域は給餌時の方が違いが大きいことがわかった。給餌時における各個体の地域への選好の違いは、中心部成体雄と成体雌との近接関係において、これらの雄を中心にみた場合には、特定の雄に対する成体雌の依存関係としてあらわれると考えられる。

次に、近接性の指標に基づいて、各個体について最も近接性の高い関係を結びつけてクラスターを作る方法で、集団構造の分析を行った。ニホンザル集団では、個体間の近接関係は出産期や交尾期などによって季節的に変化すると考えられるので、観察期間を3か月毎の5期間に分けて分析を行った。尚、各期間において出現回数が3回以下の個体は除いた。Fig. 1は、クラスターに含まれる個体数の度数分布を、5つの期間をひとつにまとめて示した。定常時における個体数の平均は、3.06、分散は3.31、給餌時における個体数の平均は3.77、分散は9.36であった。定常時よりも給餌時の方が個体数の平均が高く、分散も大きい。ポアソン近似を調べると、定常時はポアソン近似をする ($s^2/x=1.08$) が、給餌時はポアソン分布よりも分散が大きい ($s^2/x=2.48$)。したがって、給餌時には、定常時に比べて大きなクラスターが構成され、より多くの個体関係が抽出できると考えられる。

Table 4は、各事態で5期間中3期間以上において同じクラスターに含まれた個体関係を血縁関係によって分類したものである。定常時は同一血縁系での関係が多く、一方、給餌時は他の血縁系との関係が多いことがわかる ($\chi^2=22.92$, $d.f. = 1$, $p < 0.01$)。そして、両事態とも同一血縁系での関係は母子間が多い。非血縁の関係のうち、中心部成体雄

Fig. 1 Distribution of size of clusters

Table 4. Proximity relationship according to kinship.

	Situation	
	Normative	Feeding
Kinship	31	14
Mother-offspring	25	11
Other	6	3
Non-kinship	5	29
Total	36	43

$$\chi^2 = 22.92 \text{ (d.f. = 1, } p < 0.01)$$

を含む関係は、定常時に 3 例、給餌時に 9 例で、しかも、中心部成体雄と高順位血縁系の雌との関係が大部分を占めていた。定常時には母子を中心とした血縁系内の個体を結びつける構造があらわれ、給餌時には血縁系間を結びつける構造があらわれると考えられる。

観察期間を 5 期間に分け、定常時と給餌時について、10 事態でのクラスター分析を行った結果から安定した個体関係を抽出するために、10 事態のうち少なくとも 3 事態で同一クラスターに入った個体関係を選び出した。

Fig. 2 は、それらの個体関係をもとに血縁系間及び中心部成体雄と血縁系との関係構造を描いたものである。血縁系の名称と共に示した数字は血縁系の優劣順位をあらわして

Fig. 2 Proximity Relationship

いる。中順位より上位の血縁系では順位の近い血縁系同士が結びつき、一方、順位の低い血縁系では孤立しているものや高順位の血縁系と結びつくものがあることがわかる。雄は、それぞれ中順位より上位の複数の血縁系と結びつきを持っている。そして、順位の高い雄が、順位の高い血縁系と関係を持っている。

考 察

餌場への出現回数と優劣順位との順位相関から、優劣順位の高い個体が季節に関係なく、餌場での出現回数も多い傾向のあることがわかった。餌場の餌に対して高順位の個体はより優先性を持っているので、観察範囲を餌場に限った場合、高順位の個体がより多く出現するのが観察されたと考えられる。

餌場に現われた集団内の個体は、個体間の距離を適当にとりて分布している。その分布の状態には定常時と給餌時とで違いがある。MORI (4) が指摘したように、ニホンザル集団では、餌場以外の場所で母子間以外の個体間距離は大きい。本研究においても、定常時における近接関係はほとんどが母子間であった。定常時のように個体同士が大きな距離をとっている場合には、母子を中心とした血縁系がまとまる傾向がある。しかし、この場合でも、母子間以外に、中心部成体雄と高順位血縁系個体との近接関係が現われており、

これらの関係が集団構造の中核となっていることを示唆している。一方、給餌時には定常時に比べて個体が密集し、特定の個体が特定の地域を選好する傾向がみられた。これは、給餌が集団を操作的に密集させる事態であり、優劣順位による餌への優先性が各個体の特定地域への選好としてあらわれてくるためと考えられる。特に、中心部成体雄は餌に対する優先性に基づく相互の反発的な関係から、互いに距離をおいて餌場に場所を占めている。そして、それらの雄と親和的な関係を持っている個体とその回りに集まり、それぞれの雄に対する結びつきの強さに従って、雄からの距離が決まり、かれらの空間的分布が定まる。これは、雄を中心とした場合の空間的分布の例であり、実際にはもっと複雑な個体関係に基づいて空間的に分布している。

近接関係のクラスター分析において、給餌時には、定常時に比べてより大きなクラスターができたため、クラスター内の関係構造もより複雑になった。給餌時には給餌によって操作的に個体間の距離を縮めたために、定常時にはあらわれにくい近接関係も明らかになったと考えられる。本研究では、給餌時にあらわれる近接性の高い個体関係の中で、長期間あらわれる関係、または、定常時にもあらわれる関係は、結びつきが比較的強く、安定した関係と考えられるので、そのような強く、安定した関係を抽出して集団構造の分析を行った。勝山集団の中心部における集団構造は、母子の結びつきを中心とした血縁系のまとまりを基本としており、血縁系間の関係は中心部成体雄と高順位血縁系の結びつきを中核とした構造を示している。また、高順位血縁系においては、順位の近い血縁系同士が結びつく傾向がみられた。この傾向は順位階層を持つ集団構造を示す他の種においても認められ(1. 5. 6)、順位の維持に関連があると考えられる。また、雄の加わった集団は、雄のいない集団よりも安定しているという報告(8)もあり、優位な雄と近接する血縁系は集団の中でより安定した地位を保っていると考えられる。そして、餌場での出現率は優劣順位と結びついて、餌に対する優先性を示しているので、高順位血縁系は優位な雄や順位の近い血縁系との安定した関係を保ちながら、その地位を維持し、餌に対する優先性を確保していると考えられる。

霊長類集団の研究では、集団構造の枠組として、血縁系と優劣順位が考えられ、血縁は親和的な関係によって個体を結びつけており、優劣順位は反発的な関係によって集団を統制する機能を持つとされている。本研究の集団構造の分析でも、血縁系と優劣順位という枠組を用い、集団成員の空間的分布から、血縁系間の関係や雄と血縁系との関係を描くことができた。勝山集団のように集団成員数の多い集団での集団構造の分析には、本研究で用いた近接性の指標のように、操作的な方法によって求められる量的な指標を使うことが有効であると考えられる。

要 約

岡山県に生息する勝山ニホンザル餌付け自然集団において、餌場における集団の空間的

布置に基づいて、集団構造の分析を行った。観察は4歳以上の個体100頭を対象として、1980年7月から1981年9月までの15か月間にわたって行われ、定常時に71回、給餌時に91回の餌場における集団成員の空間布置の記録が得られた。その記録から、次の結果が得られた。事態や季節にかかわらず、優劣順位の高い個体は餌場での出現回数が多い傾向がみられた (Table 2)。定常時に比べて、給餌時には、集団成員が密集しており、特定の区域を選好する個体がみられた (Table 3)。また、給餌時には、中心部成体雄の各区域への選好の仕方に違いがみられ、雄同士は距離をおいて摂食していると考えられた。このような各個体の地域への選好は、中心部成体雄を中心とした近接関係を考える時、これらの雄に対する成体雌の依存関係としてあらわれる。クラスター分析の結果から、給餌時には、給餌によって個体間距離が縮小されているため、定常時に比べて、大きなクラスターができる (Fig. 1)。個体関係の構造は、定常時には母子間を中心とした同血縁系の個体を結びつける構造が明らかになり、給餌時には血縁系間を結びつける構造が明らかになった (Table 4)。勝山集団の中心部の集団構造は、血縁系のまとまりを基本として、中心部成体雄と高順位血縁系を中核とする構造を示している (Fig. 2)。ニホンザル集団のように順位階層のある集団では、高順位血縁系は優位な雄や順位の近い血縁系との安定した関係を保ちながら、その地位を維持し、餌などに対する優先性を確保していると考えられる。

REFERENCES

1. ALVAREZ, F. Social hierarchy under different criteria in groups of squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. *Primates*, 1975, 16, 437-455.
2. 伊谷純一郎, 高崎山のサル, 光文社. 1954
3. MORGAN, B. J. T., SIMPSON, M. J. A., HANBY, J. P. and HALL-CRAGGS, I. Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour: Theory and application of cluster-analysis methods. *Behaviour*, 1976, 56, 1-43.
4. MORI, A. Intra-troop spacing mechanism of the wild Japanese monkeys of the Koshima troop. *Primates*, 1977, 18, 331-357.
5. RHINE, R. J. and KRONENWETTER, C. Interaction patterns of two newly formed groups of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *Primates*, 1972, 13, 19-33.
6. SEYFARTH, R. M. Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour*, 1976, 24, 917-938.
7. 鵜飼信行, 勝山野生ニホンザルの群構造に関する一考察, 待兼山論叢, 1971. 4巻, 13-28.
8. VANDENBERGH, J. G. The development of social structure in free-ranging

rhesus monkeys. *Behaviour*, 1967, 29, 179-194.

(最終受付 1985年 3月 1日)

Abstract

Analysis of Social Structure Based on Spatial Distribution of Animals in a Free-Ranging Group of Japanese Monkeys (*Macaca fuscata*)

YOSHIO WATANABE

Osaka University

This study was conducted on a free-ranging group of Japanese monkeys at Katsuyama Prefecture during the period from June 1980 through September 1981. The subjects were a total of 100 monkey of four years of age or more. The spatial distribution of each monkey was recorded totally in 71 times in normative situations and 91 times in feeding situations.

The results indicate that the dominant animals were found more frequently in the observation area than the subordinate ones in both situations throughout the year (Table 2). Monkeys were found more crowded in the feeding situations than in the normative ones, some showing preference for particular positions in the feeding area (Table 3). The central adult males were distributed distantly in the feeding situations. In general, positional preference of adult females reflects their dependency on the central adult males.

The results of cluster analysis of inter-individual spatial proximity indicated that clusters were found more in the feeding situations than in the normative ones because of crowding by feeding (Fig. 1). The results of inter-individual spatial distribution revealed structure of close linkage between individuals of same genealogies in the normative situation and of different genealogies in the feeding situation (Table 4). The central part of Katsuyama group consists of the core of central adult males and individuals of higher ranking genealogies (Fig. 2).

The individuals of higher ranking genealogies evidently showed strong proximity to the central adult males, which enabled them to maintain their status and priority to get desirable resources such as food.