サルの初期母子関係における接触行動¹

大阪大学 南 徹弘

Contact behavior in early mother-infant relations in macaques

TETSUHIRO MINAMI

*Department of Psychology, Faculty of Human Sciences, Osaka University
1-2 Yamadaoka, Suita, Osaka 565*

1. サル類とは

すでに滅亡したサル類ではなく現在生息するサル類はおおよそ200余種を数える。これらのサル類が、原始的な形態を保っている原猿、サルとしての共通の特性をもっている真猿に大別されることはすでによく知られている。サル類は多様な動物種の集合であり、形態、生息環境、採食、行動、繁殖の特徴も種の違いにより異なる。むしろ、全てのサル類に共通する特徴をほとんどもたないといった方がサル類の特徴を言い表しているかもしれない。

ところで、真猿は中南米に生息する広鼻類と、アフリカから中近東そしてアジアに至る広大な地域に生息する狭鼻類に分けられる。広鼻類は鼻口が外側に開いているという形態上の特徴にその名の由来がある。中央・南アメリカに生息するところから新世界ザルともいわれる。狭鼻類は、オナガザル、オランウータン、そしてヒトに分類される。このサル類は分布の特徴から旧世界ザルとも呼ばれている。本稿においてはオナガザルの中でも特にマカク(マカカ属)、とりわけ主としてニホンザルとカニクイザルについて話を進める。マカクは中近東からアジアに

広く分布している。ニホンザルなどでは採食や移動、あるいは夜の休息に木の根に集まるなど、樹上ばかりではなく地上で過ごす時間も結構長い。数十頭から100頭を超える個体が集まる比較的に大きな集団を形成し、その中には複数の成体オスと成体メスがおり、とりわけメスは母親を中心とする母系血縁集団を作り、その中では相互に密接なかかわりをもつ。

サル類以上にヒトに近縁の霊長類はオランウータン、チンパンジー、ゴリラなどであり、この3種は特に大型類人猿といわれる。これらの大型類人猿、例えばオランウータンは基本的には単独生活者であり、チンパンジーは離合集散の激しい集団を作り、ゴリラは数頭の成体メスとその子からなる小さな集団を作って生活する。マカク類が比較的に大きな集団を作り、しかもその中でさらに母系血縁集団を作るという点で、マカク類は類人猿以上に複雑な社会的集団を作っており、このことが類人猿と比較したマカクの大きな特徴といえる。したがって、母子関係、兄弟姉妹関係、成体オスーメス関係といった複雑な社会的関係を研究するときにマカクはきわめて重要な動物といえる。

2. 哺乳類としてのサル類

母と子が授乳—吸乳という行動を媒介としてその社会的関係を相互に取り結ぶ動物は、一般に哺乳類といわれる。他の動物と比較すると個

¹本稿は日本動物心理学会第57回大会(滋賀大学、1997年4月27日)で開催された、シンポジウム「哺乳類の種特異的行動」において発表した内容を中心にまとめたものである。

体発達のプロセスが緩やかである霊長類は、きわめて長期間にわたって母と子が授乳—吸乳という行動を媒介とした哺乳類に共通したかわりをもつ。つまり、200 種もの多様性に富む動物の集合である霊長類において多くの例外がみられるのは当然のこととして、霊長類の一般的な母子関係はきわめて長期間にわたって持続する緊密な社会的関係である。とりわけ、初期発達段階におけるサル類の母子は、触覚、嗅覚、平衡感覚、運動感覚、視覚、聴覚などのあらゆる感覚器官を用いた身体接触を伴う緊密なかわり合いをもつ。出生直後のサルは手がかりのない床などにおかれると手掌部と腕を開き、しがみつき行動を反射的に示す (Figure 1, 2) し、1 歳齢の頃になって母ザルから離されてペアで飼育されているサルは観察者の接近により相互のしがみつき行動が見られる (Figure 3)。したがって、初期発達段階における子ザルの行動の特徴は、哺乳類の特徴である口唇部を用いた身体接触に加えて、手足を用いた身体接触をもつところにみられる。

マカクなどのサル類において、出生後の最初の3, 4 カ月間、子ザルは母にしがみつき、乳首をくわえ、母ザルも子ザルを抱き、グルーミングを向ける。この時期は母子の身体接触期(南, 1994)といわれ、子ザルの生物としての生命を

Figure 1. 緊急の医学的処置の必要から帝切で出生した直後のカニクイザルの子ザル。手がかりの少ない場所に置かれると手足をいっぱい延ばす。

維持する上できわめて重要な時期である。同時に、この時期は、サル集団の中で社会の一員としての、いわば社会的生命という基礎的能力を獲得する時期でもある。3, 4 カ月齢をすぎると、子ザルは母ザルから次第に離れて母子が相互に自立して生活するようになり、この時期は母子の相互分離期と言われる (南, 1994)。

Figure 2. 緊急の医学的処置の必要から帝切で出生した直後のカニクイザルの子ザル。体温に近い温水の入ったタンクにタオルを巻きつけた上に置かれると、子ザルは手足を使ってしっかりとしがみつことが出来る。

Figure 3. 1 歳齢で母から離されペアで飼育されているカニクイザルの子ザル。観察者など人間が接近すると相互にしっかりとしがみつぐ。

子ザルの行動発達には、出生後の急速な運動と外界志向性の発達が大きく関与しているが、このような子ザルの急速な行動発達に対して、このような子ザルの急速な行動発達に対して、子ザルの2カ月齢の頃から母ザルは子ザルにさまざまな攻撃行動を向けるようになる(例えば、Figure 4, 5)が、この点に関しては飼育ニホンザル母子の観察がなされている(Negayama, 1981)。当然のことながら、母ザルから子ザルに向けられる攻撃行動は、例えば成体オス間の攻撃行動などとは異なり、子ザルを傷つけるような結果に至るようなことはなく、子ザルの運動と外界志向性の急速な発達により、子ザルの保護と、離れていくことにより保護することの出来ない事態に十分に適応することの出来ない母

Figure 4. 野外に生息するニホンザルの母子。離れようとする子ザルの足をもって引きとどめる母ザル。

Figure 5. 野外に生息するニホンザルの母子。母ザルが引きとめても、なお離れようとする子ザルの手を噛む母ザル。

ザルが、威嚇する、噛むといった攻撃行動を子ザルに向けることにより、子ザルとの間に生じた緊張を解消する働きがあるものと考えられる。また、このことは、同時に、子ザルに母からのへだたりをとるようにさせ、母ザルからの自立をいっそう促進させることともなる。このように、母子の相互分離は、一方では身体接触を保ちながら、同時に母子の相互分離がすでに同じ時期に準備され、子ザルと母ザルとの複雑なかかわり合いの中で相互分離が少しずつ、しかし確実に進行することとなる。

本稿においては、野外の生活場面と飼育場面におけるニホンザル (*Macaca fuscata*) とカニクイザル (*Macaca fascicularis*) を主な対象として取り上げ、身体接触期から相互分離期の母子関係について次に概観する。

3. サルの初期行動発達と母子関係

1) 餌付けニホンザルの初期母子関係

Figure 6 は餌付け後間もない時期で野生にほぼ近い状態のニホンザル集団における子ザル(母子17ペア)の行動発達過程を示している。野生のサルを餌付けすることにより、かれらの生活や仲間関係あるいは社会的関係に大きく長期的な影響を及ぼし、しかも今日ではそのような人為的影響などによりサルと人間との関係がいつそう緊張をはらむようになることが明らかになってきたこともあり、野生のサルを新たに餌付けすることは事実上困難なことである。それに加えて、このデータは野外場面という複雑な社会的場面における発達を取り上げており、出生からかなりの程度自立して生活するようになる時期までの子ザルの物理的・社会的環境に対する行動発達過程を知ることが出来る。したがって、この結果はニホンザルばかりではなく、霊長類の初期行動発達研究においても、きわめて重要なデータである。

出生直後の子ザルは、大半の時間を母ザルにしがみつ き、母ザルは子ザルに毛づくろいに向けている。このデータに直接には示されていない

Figure 6. 勝山野生ザル集団における幼体の行動発達過程(母と子17組の平均)(前田, 1967)。

いが、その後の多くの研究からも明らかにされているように、この時期では、子ザルが母ザルにしがみついている間、母ザルは子ザルを抱き、時に毛づくろいをする。母ザルと子ザルの身体接触を伴うこのようなかかわり合いは、75日齢—105日齢(2.5カ月齢—3.5カ月齢)にかけて大きく減少する。この3カ月齢の頃が、ニホンザルにおける母子関係の大きく変化するひとつの時期といえる。その間、子ザルから母ザルへのかかわりがみられ母子関係が双方向的な社会的関係となり、また子ザルの事物へのかかわりも始まる。子ザルの母ザルへのかかわりは急速に減少するが、子ザルの事物へのかかわり、子ザルの未成体へのかかわり、そしてなによりも子ザル相互のかかわり合いが急速に増加する。

最初の3カ月間という母子の身体接触期を過ぎると、子ザルは、事物とかかわり、社会的関係としては、同じ頃に出生した子ザル相互のかかわり合い、未成体とかかわり合い、ついに

Figure 7. 出生後12カ月間におけるオスの子ザルのしがみつつき行動 (clinging) の発達。

は身体接触を伴うかかわり合いが大きく減少するといえ母ザルとのかかわり合い、母以外の成体メスザルとのかかわり合い、といった年齢・性・社会的位置などの異なる、さまざまなサルとのかかわり合い、複雑な社会的かかわり合いをもつようになる。発達に伴うこのような社会的関係の変化が子ザルの社会的行動発達、あるいは社会性獲得に大きな影響を及ぼし、成体に達したときの仲間との社会的関係の調節、性行動や子ザルとの社会的関係など繁殖ともかわる社会性の基礎的能力形成に大きな役割を果たすことは当然である。

2) 飼育ニホンザルの初期母子関係

Figure 7と8は、実験室で飼育されているニホンザルの母子3ペア(子ザルはオス)を1週間に2回、1年間継続して行った観察結果である。この観察場面では、母子は相互の直接のかかわりは出来るし他のサルの音声やさまざまな物音を聞くことも出来るが、他のサルを直接に見ることはほとんど出来ない。したがって、子ザルの社会的行動発達にとって重要な他のサルとの直接的かかわりは不可能な事態である。

Figure 7は子ザルが母ザルに向けたしがみつつき行動 (clinging) の発達を示している。個体差はみられるが、出生直後の子ザルは高い頻度で母ザルにしがみついている。このしがみつつき行動は子ザルの3, 4カ月齢の頃には急速に減少する。他方、母ザルの子ザルを抱く行動(Figure

Figure 8. 出生後12カ月間における母ザルによるオスの子ザルを抱く行動 (embrace) の発達。

8) も、しがみつきの行動と同様に、個体差を示しつつも、やはり子ザルの3, 4カ月齢の頃までには大きく減少する。子ザルのしがみつきの行動と母ザルの抱き行動ともに、身体接触と直接にかかわる行動であり、飼育場面においてもニホンザルは野外場面と同じく、子ザルの3, 4カ月齢の頃までには身体接触を伴うかかわり合いが急速に減少することがわかる。この飼育場面においても母子関係が基本的には同様の経過を辿ることは、例えば子ザルの運動機能や子ザルの外界志向性の発達が、仲間の働きかけであるとか、物理的環境が野外の方が複雑であるとかいった、社会的・物理的環境特性などの生活場面に依存するのではなく、むしろ成熟要因により進行する可能性を示唆している。放飼場面における初期母子関係研究においても同様の結果(木村, 1983) が得られており、野外—放飼—飼育という生活環境の大きな違いにもかかわらず、子ザルの行動発達や母ザルとの基本的なかわり合いは、ニホンザルという種に固有の行動であり、固有の行動発達過程であるということになる。

3) 飼育カニクイザルなどの初期母子関係

Figure 9 は飼育カニクイザルにおける出生直後の子ザルとその母ザルである。子ザルは母

Figure 9. 飼育カニクイザルの母子。子ザルは1週齢前後。この頃は、まだ、大半の時間を子ザルは母ザルにしがみつきの乳首をくわえ、母ザルは子ザルを抱えていることが多い。

ザルにしがみつきの、母ザルは子ザルを抱えている。このような場面で1週間に2回の母子ペアの行動観察を12週間(子ザルが3カ月齢に達するまで) 継続して行なった。母子の身体接触とこの行動に関与する子ザルの行動 (Figure 10) および母ザルの行動 (Figure 11) を手がかりとして、1週齢、1カ月齢、そして3カ月齢の各発達段階における母子関係の発達を調べた。

Figure 10. 飼育カニクイザルにおける母子接触と母ザルに対する子ザルの行動発達。

Figure 11. 飼育カニクイザルにおける母子接触と子ザルに対する母ザルの行動発達。

Figure 10 は、身体接触と子ザルの母へのしがみつつき行動と乳首接触行動 (nipple contact) の発達を示している。母子の身体接触が3カ月間で大きく減少することは、野外のニホンザルや飼育ニホンザルと同様の結果である。さらに、この行動の減少を詳しくみると、1週齢—1カ月齢および1カ月齢—3カ月齢と急速に減少することがわかる。この間の子ザルの行動は、しがみつつき行動が最初の1カ月間で大きく減少するが、乳首接触行動は有意には減少せず、子ザルの乳首に対する強い欲求を示している。他方、母ザルの行動 (Figure 11) は抱く行動が1週齢—1カ月齢で急速に減少し、1カ月齢—3カ月齢では減少しない。子ザルへのグルーミングも発達に伴う変化はみられない。

飼育カニクイザルの初期母子関係の特徴は、すでに述べた野外のニホンザルや飼育ニホンザルの結果とほぼ同様であり、しかもすでに古典的研究といっても良い、Harlow らの飼育アカゲザルの結果 (Harlow, Harlow, & Hansen, 1963) においても同様の結果が得られている。

4) サルの初期母子関係のまとめ

以上述べてきたように、野外のニホンザル、飼育ニホンザル、飼育カニクイザル、および飼育アカゲザルにおける初期母子関係の研究結果から、

(1) 出生後の最初の3, 4カ月の頃まで、子ザルと母ザルは身体接触を伴う緊密なかかわりをもつ。これをまとめたのが Figure 12 である。横軸に子ザルの月齢、縦軸に行動の発現率をとり、子ザルの位置移動を子ザルの運動発達や身体成長などの指標と考え、子ザルの母ザルへのしがみつつき行動を初期母子関係の指標と考えると、3カ月齢の頃の子ザルは体重が出生体重のおよそ2倍となり、乳歯が萌出し、固形物を嚥下することが出来るようになり、母ザルとの身体接触を伴うかかわり合いが減少し、また特に同年齢個体とのかかわり合いが増加するといった身体と行動の多様で大きな変化のみられる時期である。

(2) この身体接触行動は、生活環境が異なっても共通に発現し、ニホンザル、カニクイザルなどにおいて種に固有の行動で、その発達過程も種に固有である可能性が高い。

(3) 身体接触行動とその発達過程は、ニホンザルばかりではなく、カニクイザルやアカゲザルといった他のマカカ属のサル類にもほぼ共通に発現し、種を越えて属に共通する特徴である可能性がある。しかしこの点については、マカカ属の他種のサルについても詳細な資料を収集し、比較検討することが必要である。

Figure 12. サル類の初期発達段階における子ザルの行動発達と母子関係の発達。

4. サルの初期母子関係からみた種特異的行動

行動を手がかりとしてサル類において種特異的な行動を明らかにするためには、まず第1に行動(型)に注目することが必要である。特に、性行動や保育・養護などの繁殖と関連する行動には種特異的な行動が多く関与し、行動の型から手がかりを得ることが比較的容易である。ところが、行動は生じたその瞬間に消滅することから、第2に行動のつながり(sequence)に注目しなければならない。つまり、サル類の種特異的行動研究には行動(型)と行動間のつながり(連鎖)に関する長期間にわたる変容過程、つまり発達を明らかにすることが必要である。ある特定の行動とその行動発達を長期間にわたって追跡し、さまざまな生活場面を越えても、なおその行動が変容しないで、あるいは大きな変容をしないで継続して観察することが出来る時、その行動は種特異的行動である可能性が高い。次のステップとしては、この行動とその行動の発達過程を近縁種間で比較することが必要である。その行動と発達が同じであるならば、その行動は種特異的行動と考えられる。サル類

は学習能力が高く優れた適応能力をもっていることから、サル類の種特異的行動を明らかにするためには、長期間にわたる行動観察が必要である。また、マカカ属では形態上の性差のみならず、行動上にも性差がみられている(例えば、Itoigawa, 1973; Mitchell, 1979)。性の違いという生物学的に異なる特徴を手がかりとして種特異的行動を明らかにすることも可能であると考えられるが、本稿では触れなかった。また、本稿で取り上げたような母子の接触行動をさらに微細な行動の発達にまで踏み込んで分析する、あるいは逆に少し大きな行動を取り上げて生涯発達について分析を行うことも可能であると考えられるが、これらの点については今後の課題である。

引用文献

- Harlow, H. F., Harlow, M. K., & Hansen, E. W.
1963 The maternal affectional system of rhesus monkeys. In H. L. Rheingold (Ed.), *Maternal behavior in mammals*. New York: Wiley. Pp. 254-281.
- Itoigawa, N. 1973 Group organization of a natural group of Japanese monkeys and mother-

- infant interactions. In C. R. Carpenter (Ed.), *Behavioral regulator of behavior in primates*. Lewisburg: Bucknell University Press. Pp. 229-250.
- 木村光伸 1983 ニホンザル未成熟個体の社会的行動—生後 6 ヶ月未満における攻撃行動の発現と発達 日高敏隆 (編) 動物行動の意味 東海大学出版会 Pp. 197-221.
- 前田嘉明 (編) 1967 ニホンザルの行動研究—岡山県中国勝山の野生集団を中心に 大阪大学文学部心理学的研究室
- 南 徹弘 1994 サルの行動発達 東京大学出版会
- Mitchell, G. 1979 *Behavioral sex differences in nonhuman primates*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Negayama, K. 1981 Maternal aggression to its offspring in Japanese monkeys. *Journal of Human Evolution*, **10**, 523-527.