老齡メスザルの社会的行動研究再考

大阪大学 加藤英子^{1 2}

Reconsideration of observational studies on social behaviors of aged female monkeys

EIKO KATO

*Department of Ethology, Faculty of Human Sciences, Osaka University
1-2 Yamadaoka, Suita, Osaka 565-0871, Japan.*

Abstract It is well known that aged female monkeys show not only poor performance in cognitive tasks, but also low activity and social isolation. However, recent behavioral studies on aged monkeys living in social groups have emphasized that the process of social isolation is also influenced by dominance rank. To understand the effects of age and dominance rank, two hypotheses have been proposed. The “dominance history-stress hypothesis” (Veenema et al., 1997) maintains that the greater social withdrawal in low-ranking monkeys reflects a reduced ability to cope with complex social interactions, due to greater social stress influenced by their dominance history. On the other hand, Kato (1999) reported that the differences in social behavior between older high- and low-ranking animals are not due to social withdrawal by low-ranking animals, but rather to the social attractiveness of high-ranking animals (“dominance rank-attractiveness hypothesis”). To assess the validity of these two hypotheses, further studies on the relationships among dominance relation, stress, cognitive decline, and attractiveness with increasing age should be conducted.

Key words : aged monkeys in social groups, dominance rank, social withdrawal, aging process.

1. サル類を用いた老化研究

加齢に伴う脳の各部位の機能損傷を探る上で、マウスやラットを用いた老化の研究は、その寿命の短さからも非常に有効である (Gallagher, 1993)。これに対して、マカクを中心とするサル類を用いた老化研究は、主として複雑な要因によって生じるヒトの老人病モデルを考える上で有効であり (吉川, 1998)、ヒトとの系統発生的近縁性、形態の相同性、生理解剖学的類似性から重要な知見を提供する。たとえば、

老齡サルの前頭葉にも、ヒトの加齢過程で現れるようなβアミロイドを含む老人斑が見られる (Uno, Alsum, Dong, Richardson, Zimbric, Thieme, & Houser, 1996)。加えて、ヒトでも施行可能な実験を行うことができるのが、あえてサル類を用いる理由となっている (Dias, Robbins, & Roberts, 1996; Squire, Zola-Morgan, & Chen, 1988)。

サル類ということに限ると、老化研究は記憶・学習実験と、社会集団の中での個体の行動変化を調べるものとに大別される。記憶・学習実験は、実験手続きを様々に変えることによって、脳の各部位の機能と対応させながら、記憶の保持や新たに学習セットを獲得する過程における認知的機能低下を明らかにしようとする (落合・伊藤・泉・小嶋, 1998)。これに対し、行動観察は、老化がどのように日常の行動に現れるのかを調べるものである。すなわち、個

1 別刷請求 e-mail : e-kato@hus.osaka-u.ac.jp

2 本論文の作成にあたり、御指導、御支援戴きました大阪大学人間科学部の南 徹弘教授、日野林俊彦教授に厚く御礼申し上げます。大阪大学人間科学部の中道正之助教授には草稿の段階で建設的な御意見を賜りました。心より感謝いたします。

体の生活リズムを含め、そもそも獲得・形成がなされている行動が、加齢によっていつから変容するのかに焦点をあてている。これを学習実験で行おうとすれば、学習実験に使用されてきたサルが数年前には達成した課題をいつ頃からできなくなるのかを調べることになる。残念ながら、新たな学習セットの獲得における困難さと、すでに獲得された学習セットの維持の困難さが異なるのか否かは、学習実験では議論されていない。

本研究では、新たな行動の獲得ではなく、個体が日常行っている社会的行動が加齢に伴ってどのように変容するかを、行動観察によって調べるという手法について取り上げる。ニホンザル (*Macaca fuscata*)、カニクイザル (*Macaca fascicularis*)、アカゲザル (*Macaca mulatta*) を中心としたマカクのメスの社会的行動に見られる老化を扱った研究の問題点を整理し、今後の課題を展望する。

2. 老齢メスの行動特徴

集団生活を送るサル類における老齢メス (20歳齢以上) の行動特徴は、活動性の低下と社会的孤立化傾向である (Hauser & Tyrrell, 1984; Kato, 1999; Nakamichi, 1984, 1991; Noordwijk & Schaik, 1987; Pavelka, 1990, 1994; Pavelka, Gillespie, & Griffin, 1991; Ratnayeke, 1994; Veenema, Spruijt, Gipsen, & Hooff, 1997)。老齢個体の方が、若齢個体に比べて多くの時間を休息に費やすという傾向は、餌付けニホンザル集団 (嵐山, Nakamichi, 1984; 勝山, Kato, 1999)、集団飼育ベニガオザル (*Macaca arctoides*) や嵐山からテキサスに移植されたニホンザル放飼集団 (Hauser & Tyrrell, 1984)、トクモンキー (*Macaca sinica*) の野生集団 (Ratnayeke, 1994) でも確認されている。老齢個体よりも若齢個体の方が採食に費やす時間が長いことから、老齢メスの活動性低下は基礎代謝率の低下の問題と絡めて考えられている (Johnson, Malik, & Berman, 1991; Noordwijk & Schaik, 1987)。

活動性の低下が多くの研究者によって一致して指摘されている一方、社会的孤立化傾向は様々な社会的交渉を指標に調べられ、観察集団によって違いが見られる。老齢個体は、若年齢個体に比べて他個体との空間的近接の生起率が少なく、身体接触や毛づくろいに費やす時間も少ない (Hauser & Tyrrell, 1984; Nakamichi, 1984)。これに対して、嵐山テキサス集団 (Pavelka, 1990) では、はっきりした社会的孤立化傾向は報告されていない。

こうした観察集団による違いを説明するために、年齢以外の要因が社会的孤立化に影響を及ぼすか否

かが検討された。なかでも、年齢と順位の関係が注目を集めることとなった。

3. 社会的孤立化に影響を及ぼすのは年齢か順位か?

ニホンザルでは、年老いたからといって個体の順位が下降することは一般的ではない (Hauser & Tyrrell, 1984; Nakamichi, 1984)。性成熟に達する前に出自集団から移籍するオスに対し、出自集団に一生残ることが一般的なニホンザルのメスには、個体間および母系血縁系間で優劣順位が存在する (Kawai, 1958)。同血縁内では、①母が娘より優位であり、②妹は姉より優位である (末子優位の法則) という川村の法則が成立することが多い (Kawamura, 1958)。マカクの中でも明瞭で安定した優劣順位が存在する種 (アカゲザル, カニクイザル, ニホンザル) では、母系血縁系に基づく優劣順位がメスの社会的相互作用 (毛づくろい交渉, 近接関係, 争い時の連合形成) に影響を及ぼすことはよく知られている (安藤, 1982; Bernstein, Judge, & Ruehlmann, 1993; Machida, Inoue, & Takenaka, 1991; Oki, & Maeda, 1973)。したがって、年齢だけでなく、順位も社会的行動に重要な影響を及ぼすと考えられる。

Pavelka et al. (1991) は、嵐山テキサス集団で40頭のニホンザル成体メスの行動を観察し、ネットワークサイズ (身体接触, 毛づくろい, けんかなど社会的関わり記録された他個体の数) と社会的接触時間 (身体接触, 毛づくろいに費やした時間) の2つの社会性指標と年齢, 順位の影響を調べた。その結果、順位はネットワークサイズ, 社会的接触時間と有意な正の相関を示したが、年齢は2指標のいずれとも関連が見られなかった。年齢よりも順位の方が社会的行動をよりよく説明するというのである。

4. 加齢と順位に関する2つの仮説

年齢か順位かといった二律背反的な議論は要因分析計画へと進み、年齢と順位に交互作用を検討する方向へと発展した。というのは、集団によって順位が社会的行動に影響を及ぼす程度に違いがあり、例えば加齢に伴って高順位個体の値が上昇し、反対に低順位個体の値が下降するのであれば、年齢の影響は相殺される可能性があるからである。飼育カニクイザル集団での行動観察の結果、高順位個体に比べて、低順位個体は他個体との親和的な関わりや総量や他個体への接近が加齢に伴って減少し、低順位個体の方が年齢の影響がはっきりと見られた (Veenema et al., 1997)。彼らは加齢過程について、「(長期に渡

り安定した)順位(歴)―(心理的)ストレス仮説(Veenema et al., 1997)」を提起する。ラットやサル類において糖質コルチコイド値が高いと、認知・記憶の障害をもたらす海馬ニューロンの死を引き起こすことが知られている(Sapolsky, Krey, & McEwen, 1986; Uno, Tarara, Else, Suleman, & Sapolsky, 1989)。また、生育の過程で経験してきた心理的ストレスの量が多いため、低順位個体の方が高順位個体に比べ糖質コルチコイド値が高い(Gust, Gordon, Hambright, & Wilson, 1993; Uno et al., 1989; Welker, Schafer-Witt, & Voigt, 1992)。よって、低順位個体は心理的ストレスの蓄積による認知的機能低下を補うために、反応の予測が難しい他個体との関わりを避けるようになる、すなわち、より社会的関わりを減じる傾向にあるというのだ(Veenema et al., 1997)。

一方、順位によらず老齡個体は社会的関わりを減じる行動調整を行うが、そこに他個体からみた老齡個体の順位魅力が介在する「順位魅力介在説」をKato (1999)は主張する。Kato (1999)は餌付けニホンザル集団において老齡母ザルとその成体娘を1年半に渡り行動観察した。その結果2つの社会的指標のうち、社会的に関わる時間の多少をあらわす「独りである」時間の割合には、年齢と観察時期の主効果、年齢と観察時期、順位と観察時期の交互作用が見られたが、順位の主効果は見出されなかった。老齡母ザルは成体娘より独りである時間が多く、期間を重ねるにつれ(成体娘には見られない)独りである時間の増大傾向を示した。社会的に関わらない時間は順位ではなく年齢の影響を受けるのである。順位の影響はどのような種類の個体とどの程度(量)関わるかにあらわれるようだ。群居性をあらわす平均近接頭数は3つの要因が複雑に絡み合った影響が見出だされている。特に、高順位老齡母ザルが低順位老齡母ザル、高順位成体娘、低順位成体娘よりもとびぬけて非血縁個体との関わりが多いことが分かっている。加えて、低順位の老齡母ザルと成体娘との間に差がないことから、低順位メスの老化が促進されているとはいいい難い。むしろ、非血縁個体との関わりの多い高順位老齡母ザルが魅力的(Seyfarth, 1977)であると考えられる(Kato, 1999)。「順位―ストレス仮説(Veenema et al., 1997)」は適切な社会的関わりに必要な反応とその(反応課題の)難易度は個体によらず等質であると考えられる。しかしながら、高順位老齡メスがより親和的な関わりを受けやすいならば、個体が社会生活を送る上で必要な課題の難易度はその順位によって異なると考えねばならない。例えば、ある行動を行ったとき攻撃を受ける可能性がどれだけ高いかといった他個体との関係性を考える

と、「親和的關係を築く」という課題の難易度(あるいは社会的關係を維持するコスト)は順位によって異なるといえる。

「順位魅力介在説(Kato, 1999)」は老齡個体による行動調整を、順位によって程度の異なる認知的機能低下への対処行動というよりも、老齡個体全般に見られる活動性低下に対する対処行動と捉えている。これを考えるのに役立つのが、老齡母ザルが出産期(4～9月)よりも交尾期(10～3月)で非血縁未成体と多く関わるという観察時期による違い(Kato, 1999)である。この傾向は成体娘ではまったく見られなかった。保温のため(Day, Derwelis, Fineg, & Riper, 1968; Southwick, Beg, & Siddiqi, 1965)、またオスの追いかけに伴うトラブルに直接巻き込まれる(長谷川, 1992)のを避けるためにも、繁殖に関わらない個体が気温の低い交尾期において凝集性を高めることには意味がある。反対に出産期においては、凝集性を高めることが必ずしも重要とはいえない。こうした時期の特徴に応じて適切に他個体と関わるという調整機能が老齡メスにも残されている可能性がある。

5. 仮説検証の1つの形：老齡個体は自ら行動を調整しているのか

順位が加齢過程に与える影響を取り上げた2つの仮説(Kato, 1999; Veenema et al., 1997)はどちらも老齡個体他個体と関わる際の行動調整のあり様を1つの論拠としている。これを検討する典型的な手続きは老齡個体と若年齢個体の共生実験である。Fitts (1982)は、同じ繁殖集団出自のアカゲザルにおいて、実験前一定期間個別飼育下にあった4頭の老齡メスと6頭の若年齢メスを被験体とし、被験体の年齢(老齡・若齡)×パートナーの年齢(老齡・若齡、当該被験体を除くメスに18歳齡のメスを追加)という要因計画の共生実験を行った(観察者は被験体の行動を記録)。その結果、被験体の年齢に関わらず異年齢ペアより同年齢ペアの方が親和的な行動が多く、異年齢ペアの場合には若年齢メスの方が老齡メスに対し積極的に接近したり、毛づくろいを行ったりといった社会的な調整行動を多く示した(Fitts, 1982)。カニクイザルの共生実験で時系列分析を行った結果でも、老齡個体の行動は相手個体の行動に対する反応としてよりも、先行する自らの行動に影響されていた(Veenema, Hooff, Gipsen, & Spruijt, 1998)。老齡個体による行動調整は、相手への同調ではなく、自らの選好の結果による次の行動の決定という形をとる。若齡個体の方がより多く相手に関わりかけ、出会わせ・同居によるストレスが高まる傾

向がある（リンパ球数の増大）のに対して、老齢個体はむしろ関わらないという形をとってうまく対応している（小山・寺尾, 1998）。

反応が予測しがたいものについては積極的に関わろうとしないという行動パターンは、新奇物の導入においても顕著である。飼育カニクイザル集団への新奇物導入実験においても、老齢個体は新奇物に接近するまでの潜時が若齢個体よりも長かった（Veenema, Blijswijk, Spruijt, Gipsen, & Hooff, 1998）。加えて、低順位の老齢個体の方がより長くなるという傾向が報告されている。この結果を考えても、老齢個体が自ら社会的に関わらなくなっている（Active Withdrawal）可能性が高い。

これらの実験から老齢個体は新奇な物、反応の予測しがたい他個体には自ら関わらない傾向があることは裏付けられよう。しかし、これらの結果は、新奇事態への対応の獲得であると同時に、活発でいろいろな物事にに関わりかけるといふ若い個体の特性を見ているにすぎないという批判は免れない。老化の特性を語るなら、中年齢から老齢にかけて行動がいかに変化するかに言及する必要がある。

加藤（1999）は、老齢母ザルと（中年齢）成体娘の行動が加齢に伴ってどう変わるかを4年間に渡り縦断的に調査した数少ない研究である。老齢母ザルの活動性は20歳齢前半ですでに低く、それ以降ほとんど変動しない。しかし、その後4年間で、老齢母ザルは成体娘では見られない社会的関わり（空間的近接、身体接触、毛づくろい交渉）の減少傾向を示す。接近行動、接触の開始・終了といった調整行動の分析から、他個体からの関わりかけが減少しているというだけでなく、老齢母ザルも自らの関わりかけを減少させ、それが社会的関わりの減少につながっていることが確認された。特筆すべきは、血縁個体との関わりは維持されるものの、非血縁個体との関わりが急激に減少するという選択性が老齢個体に見られたことである。このことは、他個体との関係の維持に不可欠な社会的に関わる時間（Altmann, 1980）の減少を補償するために、親しい個体との関わりはできる限り保ち、反応の予測しがたい個体との関わりを減少させるという老齢個体の方略を示唆する。むしろ、反応を予測しがたいものとの関わりを避ける基盤には老化に伴う認知的機能低下が介在するかもしれないが、それが順位一ストレスによって変動するものかは検討の余地があるだろう。

6. まとめと今後の課題

ニホンザル、カニクイザル、アカゲザルなどのマカクの社会的孤立化に、年齢と順位が関連している

ことは間違いない。それを説明するために、「順位（歴）一ストレス仮説（Veenema et al., 1997）」と「順位魅力介在説（Kato, 1999）」の2つの仮説が提起された。今後はこれらの仮説を検証すべく、行動観察や実験がなされなくてはならない。

まず、「順位一ストレス説（Veenema et al., 1997）」は心理的ストレスが海馬の細胞死をもたらし得るから、他の部分で代替不可能であるならこの変化は機能障害へとつながる。その場合、行動変化は不可逆であると想定される。したがって、老齢に達してからしばらくの縦断的なデータが機能改善なく死亡にいたることを示すのであれば、この説はより強力な支持を得るだろう。むしろ今後、順位と心理的ストレスの関係、それらがもたらす脳の機能低下の生理・解剖学的知見が詳細に明らかにされることが待望される。というのも、長期に渡って安定した順位歴というのは操作しにくいので、例えば環境条件（食物の得やすさ・空間的広さ）を変化させるなどして、ストレスの強弱を統制した実験・観察が必要であろう。ただし、これを今からサル類で準備してということになると多大な時間を要するので、順位とストレスについては（そのまま適用可能かは検討しなくてはならないが）他の動物種を用いることも有益であろう。

老齢個体の順位と行動の関係について多くの資料を得るという目的ならば、マカクの中でも、緩やかな優劣スタイルを持つ（順位が明瞭でない）とされるトンケアンザル（*Macaca tonkeana*）、バーバリーモンキー（*Macaca sylvanus*）、ベニガオザル、ボンネットモンキー（*Macaca radiata*）など（Thierry, 1990; Thierry, Anderson, Demaria, Desportes, & Petit, 1994; Waal, & Luttrell, 1989）で加齢過程を調べるという解決策も有効である。緩やかな優劣スタイルを持つ種の方がそうでない種よりも老齢個体のばらつきが少なく、かつ社会的孤立化が見られるのであれば順位の影響を傍証することができる。

一方、「順位魅力介在説（Kato, 1999）」にも多くの課題が残されている。まず、老齢個体の順位によって非血縁個体の対応が異なることを老齢個体の魅力とするより具体的な証拠が提出されなくてはならない。高順位・低順位の老齢個体・中年齢個体が他個体からどの程度選好されるかを実験的に調べる必要があるだろう。老化に伴って、関わる時間を行動パターンの予測しやすい血縁個体へと収斂していく過程は加藤（1999）によっても描き出されているが、より詳細な検討が求められる。

さらに、どちらの仮説にもいえるが、活動性の低下に見られるような覚醒リズムの変化、社会的孤立化に見られる行動パターンの変化、脳の機能低下そ

のものである認知的機能低下がどのような順に起こっているのかを明らかにすることは、老齡に至る行動変容過程を理解するのにたいへん役立つだろう。この背景には生殖機能の低下に伴うホルモンレベルの変化があるはずである。これらが整理されれば、現在老齡とひと括りにされている年齢層が、例えば活動性は低下しているが生殖機能・認知的機能はまだ衰えていない高年齢、生殖機能・認知的機能すべてに衰えが確認される老齡、あるいは行動パターンも生殖機能も衰えていないのに認知機能だけに衰えのえられるという個体へと細分化されるだろう。条件の統制を考えると、少数のサンプルであってもこれらの情報が複合的に呈示されることが、老化過程を描き出すには生産的であるといえよう。

引用文献

- Altmann, J. 1980 *Baboon Mothers and Infants*. Cambridge: Harvard University Press.
- 安藤明人 1982 ニホンザルのグルーミング関係の分析—勝山餌付け集団において— 動物心理学年報, **32**, 59-71.
- Bernstein, I. S., Judge, P. G., & Ruehlmann, T. E. 1993 Kinship, association, and social relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*, **31**, 41-53.
- Day, P. W., Derwelis, S. K., Fineg, J., & Riper, D. C. van 1968 An outdoor monkey nesting box. *Laboratory Animal Care*, **18**, 206-209.
- Dias, R., Robbins, T. W., & Roberts, A. C. 1996 Primate analogue of the Wisconsin card sorting test: Effects of excitotoxic lesions of the prefrontal cortex in the marmoset. *Behavioral Neuroscience*, **110**, 872-886.
- Fitts, S. S. 1982 Behavioral stereotypy in old and young rhesus monkeys. *Primates*, **23**, 406-415.
- Gallagher, M. 1993 Issues in the development of models for cognitive aging across primate and nonprimate species. *Neurobiology of Aging*, **14**, 631-633.
- Gust, D. A., Gordon, T. P., Hambright, M. K., & Wilson, M. E. 1993 Relationship between social factors and pituitary-adrenocortical activity in female rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Hormones and Behavior*, **27**, 318-331.
- 長谷川寿一 1992 雌にとっての乱婚 伊藤嘉昭(編) 動物社会における共同と攻撃 東京 東海大学出版会 Pp.223-250.
- Hauser, M. D., & Tyrrell, G. 1984 Old age and its behavioral manifestations: A study on two species of macaque. *Folia Primatologica*, **43**, 24-35.
- Johnson, R. L., Malik, I., & Berman, C. M. 1991 Age- and dominance-related variation in feeding time among free-ranging female rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, **12**, 337-356.
- Kato, E. 1999 Effects of age, dominance and seasonal changes on proximity relationships in female Japanese macaques (*Macaca fuscata*) in a free-ranging group at Katsuyama. *Primates*, **40**, 291-300.
- 加藤英子 1999 勝山ニホンザル集団における老齡メスの社会的孤立化に関する行動研究 大阪大学博士論文 (未公開).
- Kawai, M. 1958 On the rank system in a natural group of Japanese monkey I: The basic and dependent rank. *Primates*, **1**, 111-131.
- Kawamura, S. 1958 The matriarchal social order in the Minoo-B group: A study on the rank system of Japanese macaque. *Primates*, **1**, 149-156.
- 小山高正・寺尾恵治 1998 老齡ザルの心理・社会的ストレスに対する反応特性 霊長類研究, **14**, 109-114.
- Machida, S., Inoue, M., & Takenaka, O. 1991 Alliance formation in a captive group of Japanese monkeys: Matrilineal kinship, paternity and reproductive success. In A. Ehara, T. Kimura, O. Takenaka, & M. Iwamoto (Eds.) *Primatology Today*. Amsterdam: Elsevier. Pp.141-144.
- Nakamichi, M. 1984 Behavioral characteristics of old female Japanese monkeys in a free-ranging group. *Primates*, **25**, 192-203.
- Nakamichi, M. 1991 Behavior of old females: Comparisons of Japanese monkeys in the Arashiyama East and West groups. In L. M. Fedigan, & P. J. Asquith (Eds.) *The Monkeys of Arashiyama: 35 Years of Research in Japan and the West*. New York: State University of New York Press. Pp.175-193.
- Noordwijk, M. van, & Schaik, C. P. van 1987 Competition among female long tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, **35**, 557-589.
- 落合牧子・伊藤浩介・泉 明宏・小嶋祥三 1998

- 老齡ザルの認知機能に関する研究 霊長類研究, **14**, 95-102.
- Oki, J., & Maeda, Y. 1973 Grooming as a regulator of behavior in Japanese macaques. In C. R. Carpenter (Ed.) *Behavioral Regulators of Behavior in Primates*. Lewisburg: Bucknell University Press. Pp.149-163.
- Pavelka, M. S. M. 1990 Do old female monkeys have a specific social role? *Primates*, **31**, 363-373.
- Pavelka, M. S. M. 1994 The nonhuman primate perspective: Old age, kinship and social partners in a monkey society. Special issue: Women's age hierarchies. *Journal of Cross Cultural Gerontology*, **9**, 219-229.
- Pavelka, M. S. M., Gillespie, M. W., & Griffin, L. 1991 The interacting effect of age and rank on the sociability of adult female Japanese monkeys. In L. M. Fedigan, & P. J. Asquith (Eds.) *The Monkeys of Arashiyama: 35 Years of Research in Japan and the West*. New York: State University of New York Press. Pp.194-207.
- Ratnayeke, S. 1994 The behavior of post-reproductive females in a wild population of Toque macaques (*Macaca sinica*) in Sri Lanka. *International Journal of Primatology*, **15**, 445-469.
- Sapolsky, R. M., Krey, L. C., & McEwen, B. S. 1986 The neuroendocrinology of stress and aging: The glucocorticoid cascade hypothesis. *Endocrine Reviews*, **7**, 284-301.
- Seyfarth, R. M. 1977 A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, **65**, 671-698.
- Southwick, C. H., Beg, M. A., & Siddiqi, M. R. 1965 Rhesus monkeys in north India. In I. DeVore (Ed.) *Primate Behaviour: Field Studies of Monkeys and Apes*. New York: Holt. Pp.111-159.
- Squire, L. R., Zora-Morgan, S., & Chen, K. S. 1988 Human amnesia and animal models of amnesia: Performance of amnesic patients on tests designed for the monkey. *Behavioral Neuroscience*, **102**, 210-221.
- Thierry, B. 1990 Feedback loop between kinship and dominance: The macaque model. *Journal of Theoretical Biology*, **145**, 511-521.
- Thierry, B., Anderson, J. R., Demaria, C., Desportes, C., & Petit, O. 1994 Tonkean macaque behaviour from the perspective of the evolution of Sulawesi Macaques. In J. J. Roeder, B. Thierry, J. R. Anderson, & N. Herrenschmidt (Eds.) *Current Primatology 2*, Strasbourg: Louis Pasteur University Press. Pp.103-117.
- Uno, H., Tarara, R., Else, J. G., Suleman, M. A., & Sapolsky, R. M. 1989 Hippocampal damage associated with prolonged and fatal stress in primates. *Journal of Neuroscience*, **9**, 1705-1711.
- Uno, H., Alsum, P. B., Dong, S., Richardson, R., Zimbric, M. L., Thieme, C. S., & Houser, W. D. 1996 Cerebral amyloid angiopathy and plaques, and visceral amyloidosis in aged macaques. *Neurobiology of Aging*, **17**, 275-281.
- Veenema, H. C., Spruijt, B. M., Gipsen W. H., & Hooff, J. A. R. A. M. van 1997 Ageing, dominance history, and social behaviour in Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Neurobiology of Aging*, **18**, 509-515.
- Veenema, H. C., Blijswijk, B. van, Spruijt, B. M., Gipsen, W. H., & Hooff, J. A. R. A. M. van 1998 Responses of aged and young Java-monkeys (*Macaca fascicularis*) to novel objects. In *Social Influences on Ageing in Group-living Long-tailed Macaques (Macaca fascicularis)*. Unpublished doctoral dissertation, Utrecht University, Utrecht. Pp.35-53.
- Veenema, H. C., Hooff, J. A. R. A. M. van, Gipsen, W. H., & Spruijt, B. M. 1998 Increased rigidity with age in social behaviour of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). In *Social Influences on Ageing in Group-living Long-tailed Macaques (Macaca fascicularis)*. Unpublished doctoral dissertation, Utrecht University, Utrecht. Pp. 55-74.
- Waal, F. B. M. de, & Luttrell, L. M. 1989 Toward a comparative socioecology of the genus Macaca: Different dominance styles in rhesus and stump-tail monkeys. *American Journal of Primatology*, **19**, 83-109.
- Welker, C., Schafer-Witt, C., & Voigt, K. 1992 Social position and personality in *Macaca fascicularis*. *Folia Primatologica*, **58**, 112-117.
- 吉川泰弘 1998 霊長類を用いた老人病モデルの開発研究 — 研究プロジェクトの経緯とその展開 — 霊長類研究, **14**, 77-81.
(1999. 9. 30 受稿, 2000. 4. 11 受理)