総説

霊長類学の発展に餌付けが果たした役割

杉山幸丸¹⁾・渡邊邦夫²⁾・栗田博之³⁾・中道正之⁴⁾

1) 京都大学霊長類研究所

2) 京都大学野生動物研究センター幸島観察所

3) 大分市教育委員会

4) 大阪大学大学院人間科学研究科

はじめに

本稿は第二次世界大戦後の霊長類学を切り開いたニホンザルの研究を中心に、餌付けによってどのような研究が可能になったかを明らかにし、その中で餌付けが果たした役割を簡潔に示す。さらに、生物学、人間学、心理学、その他の分野に多大な貢献をしてきた、半世紀以上におよぶ継続研究の調査地で餌付け状況を利用してどんな研究が行われたかを示す。その一方で餌付けの継続で問題点も生じてきたが、それについての詳細な検討は稿を改めたい。また餌付け調査地で長期間にわたって研究を続ければその管理運営と研究との狭間で多くの難問が生じるが、これについてもここで深くは触れない。これらの問題もふくめて餌付けを基礎において進められてきた日本の霊長類研究の根本的総括は本稿の主要目的ではないことをお断りしておく。

本稿は餌付けを伴う研究の歴史を踏まえた上で、餌付けされたニホンザルの主要な調査地における研究史を紹介するものである。本稿で取り上げた下記の3調査地は、いずれも半世紀を超える長期継続研究が行われ、多くの成果を生み出したところである(図1)。本文中、幸島については渡邊が、高崎山につい

図1 本稿で取り上げた主要3調査地

ては栗田と杉山が、勝山については中道が、そのほかについては主として杉山が執筆し、全員の意見を交えて杉山が全体の調整をした。なお、本稿のもとになった2012年の日本霊長類学会大会の自由集会では嵐山も対象として取り上げたが、諸種の事情により本稿では割愛した。各場面で著者全員の見解が必ずしも一致していない場合もあるが、その場合は責任執筆者の見解が主になっていることをお断りしておく。各調査地の研究史と特徴を知ることによって、それぞれの調査地に適した課題を持って参画する新しい研究者が登場することを期待して本稿を執筆した。

なお本稿で餌付けとは自然環境に生息する自然個体群に人為的に餌を投与する行為、またはその状況を示すものとする。また特定の人工餌場で餌を投与する場合を集中餌付け、市民や観光客があちこちで随意に餌を投与する場合を任意餌付けという。したがって餌付けは自然状態に実験手法を導入した状況という認識に立つ。

1. 餌付けで始まった新しい霊長類学

1948年11月に始まったと言われる今西錦司、川村俊蔵、伊谷純一郎らによる野生ニホンザル (*Macaca fuscata*) の調査は、1950年の幸島と高崎山で本格的なものとなった。伊谷は個体識別を十分にできるほど群れに接近できない中でも、群れサイズ、遊動ルート、音声伝達、採食食物など、博物学的記載を克明に行った (伊谷, 1954; 伊谷・徳田, 1958)。1952年6月に幸島と高崎山で開始された餌付けの試みが8月に幸島で、翌年2月には高崎山でも実を結び、サルが投与された餌を食べるようになった。これで急速に接近観察が可能になった。接近観察は個体識別を可能にし、これに基づく行動の詳細が記録されて研究は飛躍的に進んだ。そして研究対象への密着研究は個体間の社会関係、なかでも母娘関係の永続性 (血縁認識) や個体間と家系間の長期に安定した優劣順位関係、近親交配回避、雄雌の相反した移動性と定住性、さらには各個体の順位序列を柱とした群れの社会構造の解明へと進展した (伊谷, 1954)。この流れは必然的に餌付け個体群の長期継続研究へと歩を進めた。ニホンザル研究の初期には餌付け、個体識別、長期継続観察が3本柱として機能したのである (Asquith, 1996)。

第二次世界大戦前には Carpenter (1964) などによる優れた野外研究があったが、行動研究に関しては博物学の域を大きく超えるものではなかった。第二次世界大戦後、世界に先駆けて野外研究を開始した日本での霊長類学の

展開に餌付けの成功が極めて大きな貢献をしたことはまちがいない。餌付けなしにはその後の研究の進展は不可能だったし、世界に先駆けて日本で始まった霊長類学はありえなかっただろう。

餌付けのもたらすさまざまな弊害が目にくようになってきたのは1960年代中頃以降である (杉山, 1999)。個体数の増加が極端に多く、自然状態では考えられないような様相を示したことが第一だ。このことが個体間関係に影響を及ぼすことは当然考えられたが、研究の中で明らかにされたのは1980年代に入ってからだった (Sugiyama & Ohsawa, 1982)。鹿児島県の屋久島で丸橋珠樹らが、宮城県の金華山で伊沢紘生が餌付けなしのいわゆる「人付け habituation」のみによって接近観察を始めたのは、それが可能であることが示唆されるようになった1970年代の中頃以降になってからである (Nakagawa *et al.*, 2010)。

人付けのみの接近観察でそれまでと同程度の詳細な個体および社会行動のデータ収集が可能になると、若手研究者の多くが非餌付け野生個体群を研究の対象に選ぶようになり、同時に、次第に高まってきた餌付けの弊害が声高に叫ばれるようになった。1996年に大阪大学で開かれた第12回日本霊長類学会大会には、同学会霊長類保護委員会的主催で「野猿公園のあるべき姿について」という集会がもたれた。さまざまな弊害が露わになってきた以上、もう新たに餌付けをすることはやめようという意見が大半だったことは当然であり、現在餌付けされている群れにどう対処して行ったらよいかが議論の中心であった (日本霊長類学会保護委員会, 1997)。しかし、この集会においてもその後においても、餌付けの肯定面と否定面をきちんと整理して議論されたことはなかった。

2. 世界的な傾向

世界的にみるとニホンザルにおけるような観光と研究を目的として意図・開始された集中餌付けは中国における2, 3の例 (Zhao & Deng, 1992; 和田, 2010) を除いて少ないようだ。多くは市民または観光客によるあちらこちらでのばらばらな任意餌付けであり、あるいはサルが町や残飯捨て場に進出したものである。東南アジアでのマカク類の餌付けの多くはこの類であろう (渡邊, 2007; Radhakrishna *et al.*, 2013)。インドや台湾では宗教的またはそれに近い目的での給餌が全土で一般的である (インドについては杉山, 1980; 台湾については杉山, 2013)。環境許容量に対する個体群密度や出産率などからこれまでに明らかになっている例を見る限り、多くの地域での任意餌付けは強力餌付けをしていたところの高崎山よりもさらに強力なようだ [e.g. インド, Jodhpur のハヌマンラングール (*Semnopithecus entellus*) について杉山, 2010; タイワンザル (*Macaca cyclopis*) について杉山, 2013]。アジアの多くの地域で行われている任意餌付けは、環境収容力に対する個体群密度や出産率などの点から見ると、全土でアカゲザル (*Macaca mulatta*) の80–90%は餌付け状態にあったという (Southwick & Siddiqi, 1976) インドと同じような状態ではないかと推測される。任意餌付けはニホンザルにおける野猿公園のような狭い範囲に集中的に餌が投与されることの影響が少ない代わりに、どれほどの人工餌が供給されているのか全く把握できていないという問題を抱えている。また各所で少量ずつの餌投与が個体間の関係にどんな影響を与えるか、まったく分かっていない。

意図して始められたわけではないにしても Goodall (1968) によるチンパンジー (*Pan troglodytes*) の餌付けに始まり各種の野生霊長類に対する餌付けが利用され、そこから優れた研究がもたらされた。例えば、Goodall のタンザニアでの研究が餌付けの成功によって全

個体識別と接近観察に進み、その後の大きな発展をもたらす野生チンパンジー研究の先駆けになったことは改めて説明する必要もなかろう (Goodall, 1968)。なお、Gombe での餌付けのチンパンジーとバブーン (*Papio anubis*) におよぼす影響への反省は1970年代前半にすでに行われていた (Wrangham, 1974)。

Mohnot (1971) は住民の信仰による餌付けを利用して、半砂漠の Jodhpur でハヌマンラングールの社会構造と群れ外雄による群れ雄の追放、それに引き続く子殺しを詳細に観察し、Sugiyama (1965, 1966) の研究の裏付けに成功した。Jodhpur では自然環境の食物資源は極めて乏しく極限された場所に人為的食物が集中しているために、上記のような現象が起こりやすかったことが研究の成果を大きくした。さらに近年は東南アジアで任意餌付け個体群を利用した研究が盛んに行われるようになった (e.g. 渡邊, 2007)。

なお、プエルトリコの Cayo Santiago 島のアカゲザルは1930年代末から研究の続けられてきた個体群である。インドで個別に捕獲された350頭のサルを集めて複数の群れづくりが行われた。しかし食物はほとんど人工給餌器から与えられる固形飼料であり、15.2 ha の島に囲い込まれた完全管理個体群である (Carpenter, 1964)。このため、本稿での餌付け個体群の対象外とする。[ただし Asquith (1989) は Cayo Santiago の例も餌付けと称している]。

一方で餌付けのもたらす霊長類の行動へのさまざまな影響が取沙汰されるようになると、餌付けの事実を明記しない論文が現れ始めた (例えば Hsu *et al.*, 2000; Ingmansson, 1996; 後述)。他方で、例えば Gombe と Bossou のチンパンジーの出産率について言及した Nishida *et al.* (2003) は、両調査地の Mahale より若い初産年齢の原因を実際には餌付けが Mahale と同程度かそれ以下であるにもかかわらず、両調査地のチンパンジーが餌付けによって高い繁殖率を得たという誤解に基づく考察も行われた (Sugiyama, 準備中)。

餌付けが動物の野生生活に多大な影響を与えることは必然である。つまり餌付けは野生動物を対象にした半実験環境の形成である。このことを十分認識して、餌付けがどの側面でどのような野生動物の行動に変更をもたらしたかを探れば、むしろ動物の本性を明らかにする重要な進展をもたらすことになるはずである。

3. 餌付けがもたらした大きな変化

3-1. 個体数の増加

餌付けに難点があるとして考えられるようになったのはまず個体数の急激な増加だったことは前述の通りである。生息地の自然の食物でほぼ均衡を保っていた個体群に栄養価の高い食物が大量に与えられれば個体数が増加するのは必然だった。

餌付けが成功してからのニホンザルの研究者はサル寄せ場（人工餌場）で接近観察によるデータ収集、とくに個体間に繰り上げられる社会行動とその結果明らかになってくる社会構造の研究に集中的に取り組んだ（例えば Furuya, 1957; 水原, 1957; 伊谷, 1958）。このままサルが増えて行ったらどうなるのかという危惧は抱いても、いずれサル自身が解決するだろうという楽観的な予想の基に研究者たちは自ら手を下そうとはしなかったし、餌付けの当事者に個体数急増のもたらす問題を指摘することさえしてこなかった（水原, 1957）。こうして 1960 年代後半からは各餌付け地で個体数増加に見合う餌量の増加を控えるようになってきたが、公園管理者に対して異常な個体数増加を抑制するために投与餌量を減らすよう正式に勧告したのは杉山（1977）が初めてだった。自然状態ではありえないような大きな個体群の出現はさまざまな変化をもたらしたが、その点については次節で検討する。

一方で大きな個体群の出現は通常ではめったに見られないサルの行動を量的・統計的に分析できるまで記録することが可能になった。

Sugiyama *et al.* (2009) は高崎山で 157 例の死児を少なくとも半日以上抱えて行動する母親を記録し、その原因を分析することができた。母親による死児運搬は多くの餌付け個体群で観察されているが、数 10 年に及ぶ観察でも統計的分析に耐えられるほどの例数に達することはほとんどない。双生児も比較的稀な現象である。これもいくつかの餌付け個体群で観察されているが、特定の調査地でせいぜい数 10 年に 1 - 2 例見られているに過ぎない。Sugiyama *et al.* (2011) は高崎山で 9 例の双生児を記録してその出現比率が栄養状態と関係することを突き止めた。これらの研究は餌付けのもたらした大型個体群だからこそ明らかにできたことだったと言える。

3-2. 資源獲得競争の激化

Sugiyama & Ohsawa (1982) は餌付け中と餌付けを放棄して森林内の食物だけで生活するようになった時とで、滋賀県霊仙山における群れの各家系の繁殖成功度を比較分析した。これによって餌付けが母系血縁系（家系）間の優劣格差を大きくしていたことを繁殖成功の面から明らかにした。すなわち、餌付けは限定された場所に撒かれた高栄養の人工食物が優位家系に属する個体の食物資源の独占を容易にし、個体間の優劣関係を激化または顕在化させることを明瞭に示した。Wrangham (1974) もチンパンジーについて同様のことを述べている。

優位個体ほど繁殖成功度が上昇するので各個体はより多くの高栄養食物を獲得しようとする（ただし霊仙山の群れで明らかにしたのは繁殖成功度を観察で測定できた雌に限定された）。したがって餌付け環境では優劣関係が明瞭になるという道筋である。それに対して自然環境では食物資源は広範囲に薄く分布しており、特定個体が良質な食物を大量に独占することが困難である。もしくは独占することに費やすエネルギー（コスト）に比べて独占の利益が少ない。初期のニホンザルの野外

研究が明らかにしてきた個体と家系間の明瞭な順位関係とは、餌付けが個体間の優劣関係を強調・強化してきたのだった。

自然環境でも個体間・家系間に優劣順位関係がないわけではない〔屋久島について Hill & Okayasu (1995)。一方、具体的なデータを示していないが伊沢 (2009) によれば金華山では少なくとも対立的な関係としての個体間順位は否定されている〕。しかし自然環境の中では優位の個体にとってもそれを明確に主張するために費やすコストに対して利益が少ないために、餌付けされた群れの人工餌場ほどはつきりかつ頻繁には優劣の関係が顕在化されなかったということだろう。そしてこの事実、餌資源の集中した人工餌場では優位家系の各個体がより多くのより高栄養の資源を獲得し、少なくとも結果としてはずっと高い繁殖成功をあげていることを示している (Soumah & Yokota, 1991, 1992)。餌付けと非餌付けの両方のデータがあつてこそ優劣順位の意味が明らかにされたと言える。

3-3. 母系血縁系の大型化とその影響

餌付けの高栄養な人工餌のおかげでそれぞれの雌の出産率が上昇し、かつ乳幼児死亡率が低下すると (Sugiyama & Ohsawa, 1982)、生きている兄弟姉妹間の年齢差が接近するとともに母系血縁系 (家系) 内の個体数が多くなる。とくに優位雌の家系は多くの人工餌を摂取してより大型化し、個体間のいざこざに際して家系内個体の支援を得てより強くなる。こうして家系間の優劣格差は広がり、顕在化する。家系内では母親の近くでその保護を一身に受けながら、優位雌の子はその優位性を受け継いで近隣個体と交渉している若い子ほど優位に立つ。妹が姉より優位になり、これが成長しても続いて固定化する、いわゆる「末子優位」が認められた (川村, 1958)。しかし自然群で末子優位の認められた例は少ないようだ (Hill & Okayasu, 1995)

3-4. 群れ分裂と雄の移動

個体数が増えれば群れは分裂することが当然考えられる。しかし餌付け条件下での分裂は非餌付け条件でよりも個体数が増えてから分裂は起こるようだ。高崎山で餌付け開始時にこれまで観察されたニホンザルで最大の約 220 頭の最大群だった。最初の分裂はおよそ 600 頭を超えてから (Sugiyama, 1960) で、それほど大きな群れは自然群では見つからないから餌付けの影響と考えていいだろう。嵐山でも (Koyama, 1970) 他の餌付け群 (e.g. 幸島について宮藤, 1984) でも、多くは最初の発見時よりはるかに大きくなってから分裂が起きている。ただし後 2 者については餌付け当初より個体数が多かったからといって、これを理由に餌付けの影響だと断言することはできない。餌付けがなければ同じ群れが何頭で分裂したか分からないからだ。しかし独立群になれば主群にさえぎられて人工餌場に来にくくなると予想されるから、投与餌を得る利益の放棄を覚悟しなければ独立行動に踏み切れないだろう。やはり餌付け条件下では個体数増に対して群れ分裂が遅くなる可能性は否定できない。

若雄の群れ離脱が遅れる傾向にあることは餌付け各群で知られている (Sugiyama & Ohsawa, 1982)。各地の資料の整理が十分でないが優位、とくに優位家系の雄の離脱が遅く、逆に劣位家系の雄の離脱が早い (もしくは自然状態と同じ) 傾向が広く認められている。高崎山では壮年になるまで母群にとどまる優位家系雄も珍しくない (栗田・杉山, 未発表)。これらの現象は優位家系に有利な人工餌の魅力がこのような若雄の離脱時期の差をもたらしている可能性が考えられる。しかし餌付けが離脱時期の差の主要因であるとは言い切れない。各地で起きている森林伐採と土地開発が単独雄の移動をより困難にしている等の可能性が考えられるからだ。このように餌付け群で起きているいくつかの現象について餌付けが関与している可能性が指摘されているも

の、明確な証拠がなく、厳密に検証できないことが多い。

4. 餌付け条件下でこそできた研究

4-1. 新しい行動の解発

4-1-a. イモ洗い

1954年に幸島で初めて観察されたイモ洗い行動は餌付けによって解発された行動である(Kawai, 1965)。海岸の砂浜に撒かれたサツマイモに砂粒が付いた。10 m か 20 m 先の水辺まで持って行ってイモの表面をこすれば砂粒が落ちて食べ易くなる。洗うという行動の解発に絶好の条件が揃っていたわけだ。この行動がたった1歳半の子ども雌によって始められたことは極めて示唆に富む。自然環境の中に水で洗ったほうが食べ易くなる食物が水辺の近くに存在することは少ない。人為的に与えた食物以外にサルが食物を洗って食べる行動は勝山で3-4月に草の根を引き抜いて川で洗って食べることが観察されているが、これも餌付けされた群れである(Nakamichi *et al.* 1998)。これ以外に水で洗うという行動はほとんど観察されていない。イモ洗いは餌付けがあって初めて生じた行動だと考えてよいだろう。しかし餌付け条件下であるとはいえ、もともとは野生のサルの群れが自発的に開始した行動であることは間違いない。したがってニホンザルの能力を知る上でも、新しい行動がどんな個体によってどのようにして始まり同一集団内の個体に広まるのかという過程を知る上でも、さらには人類文化の成立過程を考える上でも重要な示唆をもたらした。

イモ洗い行動は1958年に嵐山の群れでも(Sugiyama, 2012)、1959年に高崎山の群れでも(杉山, 未発表)餌場内に作られた池で観察することができた。つまり条件さえ整えばどの地域でも始められる能力がニホンザルにはあることが示されたわけである。自然環境には洗うことを必要とする条件が少なかったのだろう。

4-1-b. 石遊び

餌付け条件下の、しかも1970年頃から初めて観察された行動に石遊びがある(Huffman, 1984)。下記のようにさまざまな行動が確認されているが遊びであるという確証がないとして英語ではstone-handlingと表現されている。石扱いまたは石いじりと訳せばよいかもしれないが、日本語に馴染まないので本稿では石遊びで通しておく。1950年代から少なくとも5つ以上の餌付け個体群を対象とした継続接近観察が行われていたにもかかわらず、この行動が観察されるようになったのは1970代中頃からである。つまり、古くからあったのに気がつかなかったのだという考えもあるが、継続観察をしていながらこの目立ち、かつ特異な音の発する行動が誰にも気づかれなかったことから考えると石遊びはその少し前ごろに始まったとするのが妥当だろう。餌付け開始から20年近く経って石遊びが各地でほぼ同時期になぜ観察されるようになったのかは未だに謎だ。この行動は餌付け個体群の嵐山、高崎山、臥牛山、淡路島、高宕山(平岩, 1975)の人工餌場および日本モンキーセンターと京大霊長類研究所の囲い込み群で頻繁に観察されてきた(中川ら, 2011)。

人工餌場近くに落ちている小石を集めて右から左に一つずつ移動させたり、頬袋にいっぱい詰めて込みでは取り出したり、ガチャガチャとかき混ぜたり、手にした石で大きめの石を叩いたりこすったり、さらには両手に一つずつ持った石を互いに叩き合わせるなど、小石を使った多様な行動が見られる。それに対してガレ場のような小石のたくさんある場所でも高崎山の山中では見られていない。自然環境の中では屋久島の野生群で稀に見られた行動として記録されているにすぎない(中川ら, 2011)。

石遊び発生の原因はまだ突き止めるには至っていないが、ニホンザルの石遊びは類人猿をのぞくサル類の道具使用としては多様なヴァリエーションを持っている点で突出して

いる。さらに特異なのは、食物獲得とか威嚇・攻撃のような明確な目的の見出せない「遊び」としか解釈しようのない行動だということだ(杉山, 1999)。また、両手に持った石を叩き合わせている様子はカチカチ鳴る音を楽しんでいるとしか考えられない様相を呈している。音楽の萌芽とさえ言ってよいだろう。石遊びが囲い込み飼育条件か餌付け群の人工餌場でのみ惹起される行動とはいえ、屋外のあるいは野外の自然群が自発的に解発した行動として、これもまた人類文化の誕生過程を考えるうえで多大な示唆に富む現象である。なお、この行動には何らかの生活上の機能があるのではないかとの考えもあるが(西江, 2002)、機能が明らかにされるまでは遊びの範疇に入れておくのが妥当だろう。

イモ洗いや石遊びほど突出し衝撃的な行動ではなくとも餌付け環境下で初めて出てきた行動はまだまだあるように思われる。

4-2. 珍しい行動の発生と観察頻度の増加

先に挙げた死児運搬や双生児は複数の調査地で1度は観察されている現象だが、数量的データが収集できるほど多く見られる現象ではない。その他にも稀にしか見られない行動があちこちの調査地でいくつも見つまっている。非餌付け個体群と餌付け個体群の実際の調査者数も観察量も分からないが、稀に見られる行動は1対3の割合で餌付けされた個体群から多くの報告が届いている(中川ら, 2011)。このことは行動の詳細が観察できるのは餌付けされている環境でこそ可能もしくはより容易であることを示している。もちろん餌付け群でこそ発生した行動も含まれているはずだ。

ニホンザルではないがコンゴ共和国のWambaでIngmanson (1996) は6ヶ月の観察で餌付けされたボノボの道具使用行動を多数記録することに成功した。すでに餌付けを止めてから10年以上経過した2010年に同地を訪れた杉山は、2ヶ月の調査ではあったが前者

の1/3よりはるかに少ない数しか道具使用行動を記録できなかった(杉山, 2011)。この事実は自然環境の中ではあまり多くは見られない行動を餌付けが増幅させることを示す好例である。Ingmansonはその論文の環境記載の中で同地が熱帯多雨林であるという記載とともに、ボノボに対して餌付けが行われていた事実も環境要素として書くべきだったろう。

4-3. 先天性障がい個体の誕生

餌付けそのものが原因ではないだろうが、餌付けが関連した可能性の高い現象に多数の先天性障がい個体の誕生が挙げられる。1960年代後半から1970年代前半にかけて、ニホンザルの総出生数の40%に達する先天性障がい個体の誕生が確認された群れが複数あった(ニホンザル奇形問題研究会, 1979)。それほどまでではなくとも、少なくとも14の餌付け個体群である野猿公園で数%以上の先天性障がい個体が誕生した。人間生活との関係から話題になり原因究明の調査研究が行われた(Iwamoto, 1967; Minezawa *et al.*, 1990; 野沢, 1975; 四手井ら, 1981)。サルに与える農作物に付着した農薬が主要因ではないかと疑われ、原因の確定ができないまま各地の野猿公園で農薬のかかったと思われる餌の投与が控えられるようになったようだ。やがて1970年代後半になると兵庫県の淡路島を除いて先天性障がい個体の誕生はごく少数になったからだろう、人々の口の端に先天性障がい個体問題が上ることはほとんどなくなった。しかしゼロに収斂したわけではない。最近10年の高崎山での先天性障がい個体の出生率は平均0.2%で推移している(Sugiyama *et al.*, 投稿中)。これは1960 - 1970年代の野生個体群で見つかった率より低い。高崎山のように大型個体群だからこそ、わずか0.2%でも統計的な検討に耐えるだけのデータが得られたのである。

5. ニホンザル餌付け個体群の研究史

5-1. 幸島

幸島での研究は餌付けの程度と餌量の多寡により大きく四つの時期に分けられる(Watanabe *et al.*, 1992)。餌付け開始時から1963年までは研究者や篤志家たちによって餌の投与が散発的に行われた。1964 - 1971は研究費が確保できたことにより毎日継続してより多くの餌が与えられた。餌付けにより個体数が増加し、ニホンザル社会にもさまざまな影響を与えるということが明らかになって1971年冬から給餌量の制限が始まった。それ以降1977年まではその方針に則り、給餌は定期的な個体チェック等、必要不可欠な時のみ行われた。しかし結果として繁殖の遅れる雌個体が続出したため(Mori, 1979), 1978年からは餌の不足する夏1カ月程度は大豆7 - 8 kgを毎日与えることとなった。それ以外の時期には週2 - 3回程度、麦3 kgを広く砂浜にまく給餌方法が現在まで続いている(2012以降、夏の給餌は取りやめられている)。

幸島群は霊長類研究所が串間市から管理を委託されていて餌量のコントロールは研究者にまかされている。その点が他の餌付け群とは異なる。幸島には研究者以外にも来島者があり多少の隠れた給餌があった可能性はあるが、群れの様相を大きく変えることはなかった。

幸島群における研究史を紐解くとおおよそ3つの時期に分けられる。1950年代から1960年代半ばまでは、餌付けの成功によって個体識別に基づくニホンザル社会構造の研究が大きく進んだ。もう一つ、幸島ひいては日本の霊長類学が世界の注目を集めることになったのは文化的行動の発見であった(Kawai, 1965など)。イモ洗い行動や砂混じりになった麦の砂金採集法が代表的なものだが、その後世界各地における多様な研究の発展につながったことは明記すべきだろう(Goodall, 1986など)。この当時は野生ニホンザルについての基本的な事項が次々と明らかになった時期であり、

繁殖季や利き手の存在(Kawai, 1967; Tokuda, 1969), 知的能力に関する個体差の研究(Tsumori, 1965)などが行われた。河合・安藤によるハナレザルの研究(Kawai *et al.*, 1968)に用いられたテレメトリー技術は、その後さまざまな野生動物研究に応用されて大きな役割を果たした。

1960年代末から1970年代にかけては多くの研究者で賑わった。京都大学に霊長類研究所が創設され、他の多くの大学でも野生ニホンザル研究が盛んになり、幸島にも多くの研究者が訪れて多様な研究が進められた。この時期は初期の研究が一段落したのを受けて人為的な影響が極力おさえられた上に、群れサイズも手頃で詳細な研究が可能な幸島の好条件を生かし、新たな観点や方法論に基づいた研究が行われた。とくに採食生態に関する研究(Iwamoto, 1974など)は現在まで続くニホンザルの生態研究の先駆けとなった。Mori (1975)などによる行動学的な研究, Green (1975など)らによる音声レパートリーや方言についての研究, 森梅代による母子関係や子ザルの遊びに関する研究(森・宮藤, 1986), 菅原(1975)などによるハナレザルや若雄の社会関係の研究等がこの時期の代表といえる。いずれもそれぞれのテーマに関する先駆的な研究成果だった。

第3期が1980年頃から現在までで、長期継続観察によって蓄積されたデータを用いた研究が主流になる。Mori (1979)は幸島における繁殖と食物条件、体重変動の関係について詳細な分析を行った。同様にWatanabe *et al.* (1992)は幸島における食物条件と繁殖の関係について長期的なデータのまとめを完成させた。これらは幸島でなくては得られない詳細な資料をまとめたもので、ニホンザルの個体群動態を扱った重要な論文である。他にも長期的な雌間の順位変動, Mori *et al.* (1989), Kawai *et al.* (1992)による文化的行動の変遷なども報告された。この時期は研究の幅が広がり、多様な研究が行われた。樋口(1992)に

よる行動の伝播に関する実験的研究, Hayaki (1983) による子供の社会交渉, 宮藤 (1984) による新群形成と雌の他個体への働きかけ行動, Ihobe (1989) の採食場所をめぐる順位関係の影響, Muroyama (1991) による個体間のグルーミング交換, Go (2010) による食物分布が土地利用に及ぼす影響についての研究などが主なものである。また Kimura & Hamada (1995) は幸島で蓄積された死亡個体の骨格標本を用いて, 幸島のサルは骨端部の成長点が年長になっても化骨せずに残っているという特異性を示した。

幸島の餌付け群は 60 年間に存在した全個体の記録が途絶えることなく続いている。また幸島本来の状態に近い環境の下で管理されてきたという意味でも, 餌付け群としては他とは異なる得難い存在である。こうした条件の下で群れ個体数は 100 頭内外を保っている。現在は主群約 80 頭と小群約 10 頭が生息している。島の広さは 30.6 ha で, 近づけない断崖絶壁はあるがそれなりに追跡可能である。近年, 群れ内の社会関係と採食生態との関係に着目した研究が増えているが, それはこうした幸島の研究条件に依存している。純粋な自然群では詰め難い生態学的な研究には適した調査地である。

ただこうした利点はその反面で制約ともなる。まず第 1 に生息条件を変えることは基本的にできない。それをいい加減にしようとしてこれまで蓄積されたデータの価値を貶めてしまうことになる。したがって群れ管理条件を大きく逸脱することはできない。例えば自由に餌を与えて群れを引き留めたいというような研究はできない。そしてもう一つ, 研究者には辛いことだが幸島では 1960 年代から続くそのままの生活環境しか用意できない。小さな無人島で電気もなければ水の便が悪くて風呂にも入れない。海が荒れれば何日でも島に閉じこめられてしまうような現代の若者には過酷とも言えそうな生活を余儀なくされる。幸島での滞在条件改善のためには本土側のよ

り大きな支援体制が必要である。

5-2. 高崎山

高崎山でのニホンザル研究は 1950 年 4 月に始まった (伊谷, 1954)。高崎山に生息するサルの個体数が初めて数えられたのは 1950 年 10 月で, 166 頭 + α の 1 群だった (伊谷, 1954)。観光客誘致と畑荒らしの抑制を目的にして, 1952 年に当時の大分市長によって餌でサルを寺の境内に引き寄せる試みが始まり, 翌 1953 年 2 月に餌付けが成功して同年 3 月に高崎山自然動物園が開園した (Kurita *et al.*, 2008; 大分市, 2003)。当初, 伊谷によってパターンルケア (Itani, 1959), 音声レパトリーとその分類 (Itani, 1963), キャラメルなどの新しい食物の獲得と伝播の過程 (伊谷, 1958) など, その後の霊長類学に大きな影響を与えた先駆的な研究が行われた。餌付け当初は接近観察による個体識別の利点を利用して社会構造の解明が主であった (Itani *et al.*, 1963) し, これには「ボスザル列伝」のような物語的研究もあった (水原, 1957, 1971)。

1959 年には群れの分裂が起こって 2 群 (A・B 群) となり, その過程を詳細に記録した Sugiyama (1960) は霊長類の集団分裂過程を明らかにした世界で最初の研究となった。その後 A 群から分裂して C 群が新たに誕生し (加納, 1964), A・B・C の 3 群が交代で人工餌場を利用するようになった。しかし C 群誕生以後は和らによる性成熟に関する研究 (Nigi *et al.*, 1980, 1989) などがあったが, 研究フィールドとして維持するための組織的な調査は 1970 年にポピュレーションセンサスを開始するまで中断していた。それまで何頭のサルがいるのかさえ分からない状態が続いていたが, 高崎山における研究は生態学的な研究へと方向付けられた。スマと横田による優位雌と劣位雌の, 自然食と人工食の採食量の違い, さらに雌の繁殖成功との関連の研究 (Soumah & Yokota, 1991, 1992) は 1980 年代も末になってからである。

高崎山個体群は1950–1960年代の大量給餌によって急激に個体数が増えたため(Ohsawa & Sugiyama, 1996; Kurita *et al.*, 2008), それまで個体数増加に見合う給餌量の増加が行われてきたが, 1965年から抑制が始まった。給餌量抑制によって個体数増加率は漸減したものの増加は続き, 1990年代には餌付け個体群の総個体数が2000頭を超えた(Kurita *et al.*, 2008)。しかし, C群との群れ間関係の軋轢から2002年6月を最後にA群がそれまでの遊動域を放棄して人工餌場に現れなくなり(大分市, 2008), 現在ではB・Cの2群が交代で人工餌場を利用するようになっている。2012年12月現在の個体数はB群614頭, C群754頭, 計1,368頭である。当面総数800頭の安定個体群を目標にさまざまな対策が講じられている。

自然界では存在しないような大型個体群になり, 個体識別が全個体に及ばなくなったことは研究遂行上の難点だが, 死児運搬(Sugiyama *et al.*, 2009), 双生児出現率(Sugiyama *et al.*, 2011), 近年低下した先天性障がい個体出現率(Sugiyama *et al.*, 投稿中)などの比較的稀な行動や現象も統計的に把握できるほどのデータが得られるなど, 他の調査地では困難な研究も可能にしている。また高崎山自然動物園は開園当初からの投与餌量の記録が残されており, 観光客が持ち込んだ餌や私設売店が販売した餌以外は, 長期的にほぼ把握できていることは生態学の研究にとって有利な資料を備えている。なお近年では観光客による給餌は禁止され餌売店は撤去されている。

最近10年間に高崎山を訪問した研究者は多くないが, 石遊び行動(Leca *et al.*, 2008 など)や目の色に関する研究(Zhang & Watanabe, 2007)などとともに, 栗田とその共同研究者によって餌付け群の個体群動態分析(Kurita *et al.*, 2008), サルの体重変動(Kurita *et al.*, 2002), 乳幼児の成長(栗田, 2008 など), 乳児死亡率(Kurita, 2010; Kurita *et al.*, 2012) および高崎山ニホンザルを題材にした理科教育に関する研究(栗田, 2007, 2010)などが行われてきた。

高崎山ニホンザルの研究は他の野猿公園と同様, 野猿公園職員による個体識別や日常の観察記録に大きく支えられてきたが, 特筆すべきは近年, 高崎山自然動物園職員が自分でテーマを選んでデータを取り, 年度末にその成果を報告書にまとめていること(大分市高崎山管理公社, 2010, 2011, 2012)や, 日本霊長類学会大会で口頭発表を行ったこと(下村ら, 2008)である。

高崎山ニホンザル個体群が餌付けされたことで得られた利点は, 間近でサルを観察することができたことで個体識別に基づいた長期研究が実施され(Yamagiwa, 2010), 幸島とともに世界の霊長類学を先導しつつその関連分野に大きく貢献したこと, 大分市を代表する観光地として地域の観光に大きな役割を果たしてきたこと(大分市, 2008)が挙げられる。また最近では児童生徒による体験学習・職場体験(大分市, 2008)や高校生によるサルの行動研究, 大学生の実習など, 教育面での活用機会が増えてことも餌付けによる成果といえる。

一方, 過去の大量給餌によって超大型群ができたことは各種の弊害をもたらしてきた。最近では現場職員の努力によって識別個体数は成雌を中心に標識個体もふくめて数百頭に上ってはいるが全個体にまでは及ばず, 血縁関係の把握も限定的である。また, 一部の個体が周辺地域に住み着き農作物被害を引き起こしたこと(杉山・大沢, 2001)や, 高密度に生息するサルの採食によって樹木の枯死が起こったり(山田・横田, 2001), 多くの個体が地面を踏み固めることで樹木の根の伸長が妨げられて種子の発芽や稚樹の成長が困難なほどに地面が硬くなったり(横田・小野, 1993)している。遠くから見ると山は鬱蒼とした森に覆われているが山の中を歩いてみると成木ばかりで後継幼樹の少ないことが分かる。生態系の崩壊が眼に見える状態になる前に対策を講じることが高崎山では喫緊の課題となっている。

5-3. 勝山

勝山集団（岡山県真庭市、当時の真庭郡勝山町）の餌付けは1957年11月、この集団の降雪期の泊り場である神庭の滝溪谷で始められた。翌年の1958年2月にはこの溪谷に設定された人工餌場でサルを観察が可能になった。集団が餌場に入場したときには餌場の管理者が1日2回の定常給餌を行い、入場しないときには給餌しない方式が現在まで続いている。餌付け当初から観光客が大豆などを与えることがあったが、1972年以降は観光客による給餌は全面的に禁止されている。勝山集団は神庭の滝溪谷の山間地域に以前から生息しており、サルによる農作物への被害があった。この被害防止と神庭の滝溪谷の観光に役立てるため、そして観察を容易にするために餌付けは行われた（糸魚川, 1997）。

餌付け開始当初の個体数は104頭であった。推定5歳以上のおとな雌が32頭、そして血縁関係が全く推定できなかった推定4歳の若雌6頭を加えた38頭を母系血縁系の祖とした（糸魚川, 1997）。それから54年経過した2012年3月現在、母系血縁系の数は7に減少している。個体数は餌付け開始から7年後には200頭を超えるまでに増加したが、その後の集団分裂や給餌量の削減などで2005年以降は150頭前後で推移している。

勝山集団での研究は開始当初から現在まで、一貫して集団内で展開される種々の社会的関わりを行動観察によって記述していくことが主たるテーマであり手法だった。したがって観察のほとんどが集団の餌場滞在時に行われてきた。これは研究の中心的役割を担ってきた大阪大学の比較行動学研究グループが自然場面だけでなく放飼場の集団や檻の中の小集団で暮らすニホンザルの行動を観察し、比較することに大きな関心を持っていたためである（Itoigawa, 1973）。

勝山集団での行動研究は、1）母子関係・行動発達、2）おとなの社会関係、3）その他の行動研究の3つに分類できる。餌付け当

初から個体識別をして観察を続けていた糸魚川は1963年から個体追跡法を用いて子ザルの生後8カ月間のデータを収集し、母子関係が子ザルの性によって大きく異なることを定量的に示した（Itoigawa, 1973）。この研究と同時期にアフリカの野生ベルベットモンキーの母子を対象にした研究（Struhsaker, 1971）は、1950年代から飼育霊長類を対象にして行われていた個体追跡法を用いて定量的に行動を記録する手法を野生場面で実施した最初の研究であった。餌場での小麦投与時に子ザルが誰と一緒に食べるかを記録し、高順位の子ザルは母との伴食が、中低順位の子ザルは高位雄との伴食が多いことを発見した（Imakawa, 1989）。若雌に母がいるかどうか、孤児であっても姉妹がいるかどうかで毛づくろい関係が異なることを明らかにした研究（Yamada *et al.*, 2005）、離れている子ザルに対する母ザルのモニタリング行動の様相を録画した映像から明らかにするなど（Onishi & Nakamichi, 2011）、自然集団よりも個体数が多く、かつ餌場近辺の比較的通しの良い場所だからこそ可能だった詳細な観察研究が行われてきた。

長年にわたり個体識別を継続することにより実年齢が把握できる老齢個体も増えてくる。これらの個体を対象にして老化に関する行動研究も可能になった。勝山集団のデータを基に書かれた老化と行動に関して糸魚川（1982）は、餌付け集団であっても野外の霊長類における老化と行動について発表された最初の論文だろう。その後、老母とおとな娘の比較（Kato, 1999）やすべての成体雌を対象にした毛づくろい関係の分析（Nakamichi, 2003）から、低順位高齢雌において老化による社会的関わりや減衰が定量的に示された。また親和的行動である毛づくろいに占める血縁雌間での毛づくろいの割合が餌付け後のどの時期でも勝山集団では60%前後であること（Okii & Maeda, 1973; 安藤, 1982; Nakamichi & Shizawa, 2003）、さらに10年にわたる毛づくろい関係を維持する非血縁雌ペアが存在すること（Nakamichi &

Yamada, 2007) などのように、同一集団を継続して観察することによって得られた成果は大きい。第1位雄の交代に伴う雄と雌の社会関係の変化を記録しようとしても、そのような交代を実験的に行うことは困難である。日常的な行動観察を継続する中で第1位雄の交代が生じた時、その前後の行動を定量的に比較することによって雄同士だけでなく雄と雌の日常では顕在化しない様相も理解できるようになる。例えば Nakamichi *et al.* (1995) は老齢の第1位雄の順位の維持には高位雌との心理的結びつきが重要なことを明らかにした。

ニホンザル集団によって個体間距離や親和的関わりの在り方などに違いがあることが指摘されている。この違いを実験的手法で明らかにする研究も行われた (Koyama *et al.*, 1981)。小山らは餌場内の直径 8 m の円内に小麦をまき、その円内で小麦を食べる個体数の時間的变化と個体間の緊張の指標としてケンカの音声を記録した。勝山集団は 8 m 円内の個体数は少なくケンカの音声も少ないという特徴を示したが、同じような特徴を示す集団、逆に 8 m 円内の個体数が多くケンカの音声数も多い集団、さらに個体数が多いのにケンカの少ない集団もあることなどが明らかになった。餌付け集団であるからこそ可能であった 8 m 円実験は集団間で社会関係の様相を定量的に比較可能とする有用な方法であった。

勝山集団での 50 年余の行動観察に主眼を置いた研究のほとんどは餌付けされた集団だったからこそ可能となった研究が多い。餌付け集団を対象とした研究では、集団内の各個体の行動を詳細に記録することを長期にわたって継続することが容易であった。しかも餌付けされていない集団に比べてやや個体数の多い勝山集団では、比較のためのサンプルサイズを大きくすることができた。条件統制した実験的研究も可能であった。長期間の継続研究の過程で稀な行動の記録も可能となった。もちろんこのような研究は研究者だけの努力でできるものではない。餌場において個体識

別し、日々、集団の動向を見つめ記録している餌場管理者からの詳細な情報と支援があって初めて可能となった。さらに餌付け集団という比較的容易に観察可能な勝山集団は学部学生の研究訓練として、そして小学生から高校生までの野外学習や環境教育の場としても最適の環境であった。

討論

第二次大戦後の霊長類学発展のきっかけを作ったのはニホンザルの餌付けだった。人を恐れてほとんど姿を現さず、100 m も離れた樹上にちらちらと認められる程度のサルを対象にしていたのでは研究の進展はおぼつかなかっただろう。餌付けの成功なしにその後の霊長類の行動と生態研究、ひいては霊長類学そのものの展開がずっと遅れていたことは明らかである。しかしどのような方法でも長短があるのは当然だ。その長短、特に短所を初期の段階から認識すべきだった。至近観察で得られる新事実に関心を集中して、冷静な反省を怠ったことが初期の日本の霊長類学の最大の欠陥だったといっても過言ではないだろう。1960 年代初めまでの日本の霊長類学が人工餌場における社会行動と個体間の社会関係に基づく社会学に集中して、サルの生活をさまざまな方向から見ようとする視野を失っていたことが主な原因だと思われる (e.g. 水原, 1957)。初期の研究が人間に近い存在としてのサルを見ることによって人間文化の起源と維持の機構、血縁認識の社会的役割、集団生活における社会行動の役割、コミュニケーションの発達など、人間理解に多大の貢献をした反面、サルを動物としてみる視点が不足していたのだ。餌付けを「自然状態に実験手法を導入した環境」と捉えれば、純野生状態のサルを観察してただけでは把握できないサルの本性の理解を深めることがより一層進んでいただろう。

Asquith (1989) によれば欧米では当初から餌

付けには批判的だったという。しかしそれは視点の違いだろう。欧米の生物学者は自然環境の中に生きる生物の正確な記載、つまり博物学から出発し、霊長類の生物学・生態学へと進んでいる。このことは DeVore (1965) を見るとよく分かる。これに対して日本の霊長類学は人類進化のモデルをサルに求めたのであった。人間の本性を探究する作業に餌付けされていることは大きな障害とは考えなかったと思われる。必ずしも「かく乱されていない自然社会」が求められていたわけではなかったのである。DeVore (1965) の基になった長期合宿シンポジウムには日本の研究者も参加しているながらニホンザルの章が欠けていることは、この違いを痛烈に示している (Sugiyama, 準備中)。

時の経過と共に餌付けのもたらす問題点があらわになり野外研究者たちが餌付けされた個体群を研究対象から避けるようになったのは世界的な傾向だった。そのとき餌付けのどの部分がどのような問題をはらんでいるかを各側面から検討することなしに研究対象として避けたのは誤りだった。餌付けザルは実験手法を導入した野生個体群なので、その長短を認識して扱えば純自然群との対比によって純自然群だけでは明らかにできない、しかも囲い込み群でも実験室内の集団でも明らかにできない人間を含む霊長類の本性を、もっと早い段階から明らかにしてこられたはずである。

さて、最盛期の 1950 年代後半から 1960 年代前半にかけて、日本全国で 34 か所以上におよんで餌付けが行われた (和田, 2008)。この中で成果の発表された行動・生態・社会の現地研究が行われ、かつ現在も餌付けが続けられているのは、本稿で取り上げた 3 か所と嵐山のほかに、たぶん志賀高原の地獄谷と兵庫県淡路島の 2 個体群に過ぎない。ただし志賀高原と淡路島の 2 か所は数名以上の研究者が長期にわたって資料を継承しながら研究を進めてきたわけでは必ずしもない。すなわち半世紀以上におよんで多数の研究者によって多面的な研究が続けられている個体群は、純野

生個体群もふくめて本稿で取り上げた 3 か所と嵐山しかないということでもある。

これまで国内調査地で何 10 年にもおよんで研究費を取得し続けられることはあり得なかった。したがって研究者は断続的にしか調査に入ることができない。それにもかかわらず幸島・高崎山・勝山・嵐山の 4 か所が研究成果をあげるにとどまらず各種の基礎資料を継続的に蓄積し続けられたのは、多くの研究者の協力があつたことと餌付け地である野猿公園・管理団体職員の絶え間ない基礎資料の収集とその提供があつたからだ。それに加えて野猿公園の管理者・経営者の協力も欠かせない。高崎山だけは個体群があまりに巨大化してしまったために個体識別がほぼ成熟個体に限られ、血縁関係も一部しか分かっていないが、ほかの 3 か所では調査開始以来の全個体におよぶ個体識別と血縁関係が記録され続けている。

表 1, 2 に本稿で取り上げた 3 調査地に関する情報を簡潔に記してあるが、以下に少し補足する。幸島は自治体の所有地であり、かつ管理運営は京都大学に任されている。島に面した九州本土に安定した施設を保有して大学職員が常駐し、観光客からはほぼ隔離され、猿害問題に煩わされることもない。外部との間の雄の移出入が閉ざされていることと島での生活に多少の不便を感じることを除けば、研究に絶好の条件を備えてきた。高崎山は天然記念物指定地であり、国立公園の一部にもなっているので人為的に環境を改変することは困難である。自治体が管理運営して、関係研究者たちとの間には太いパイプが通じている。サルの生息地が村落や耕作地に囲まれて半ば隔離され、常に多数の観光客がいるため実験手法の導入が大幅に制限されるが、巨大個体群の利点を活用することができる。勝山も自治体が管理し、大阪大学の研究施設があつて自由な研究が保証されている。このように調査地の管理運営が大学に委ねられている幸島を除けば、研究者たちが管理運営者・経営者や現場職員と良好な関係を維持し続けてき

表 1 各調査地の研究基本資料

調査地	餌付け開始年	当初/現個体数	当初/現群数	遊動域面積	研究者概数 ^a	経営管理母体	研究希望の問合せ	調査地の概観・歴史・現状を示す文献
幸島	1952	13/90 (含む小群約25)	1/2	32ha (2群計)	約80人, 年6-7人, 延べ約600人/年	京都大学	京都大学野生動物 研究センター	伊谷・徳田(1958); Kawai(1965); 渡邊(1999, 2002)
高崎山	1952	220/1368	1/2 (一時3群)	300ha (全群計)	約30人, 年5-6人, 延べ約120人/年	大分市	大分市商工農政部 観光課	伊谷(1954); Kurita <i>et al.</i> (2008); 杉山(2010)
勝山	1958	104/150	1/1	1100ha	約30人, 年2-3人, 延べ約150人/年	真庭市	大阪大学大学院人間 科学研究科比較行動 科学研究分野及び比較 行動実験施設	糸魚川(1997); Nakamichi & Yamada (2003); Nakamichi <i>et al.</i> (2010)

1: 現地調査のない研究も含み, これまでに成果を公表/公表準備中の人数

表 2 各個体群の研究材料としての特徴

調査地	個体識別	血縁把握 ¹	投与餌量の把握 ¹	遊動域の把握	長所	短所
幸島	○	○	○	群れ毎には△; 小群が北部側に偏って生息	全てを研究者が管理。群れ個体数は野生群に近い。餌量は少なく、観光客用の特段の操作なし。精緻な行動観察に好適(場所によって地形急峻)	餌量を含む生息状況の大幅な変更は不可。個体数が少ないので量的なデータは集めにくい。アクセスと生活条件がきつい
高崎山	△	△	○	○; B群が東部約3割, 残り全域をC群が占拠	自然動物園職員が年中無休で管理。個体数が多いため量的データ収集が短期間で可能	個体数が多く個体識別や血縁把握が部分的である
勝山	○	○	○	△	真庭市職員, 大阪大学人間科学研究科関係者が, 集団の動向, 個体関係を把握	餌場入場率が近年低下し, 特に, 5-6月には餌場での観察はほとんど不可能。餌場外での行動観察は困難

1: 完全/ほぼ完全: ○, 部分的: △

たことがこれらの調査地の長期継続研究を可能にさせてきたと言えよう。なお完全管理個体群の Cayo Santiago のアカゲザルも, 創設以来研究者が管理し続けてきた (Rawlins & Kessler, 1989)。

このように本稿で取り上げた調査地はそれぞれの特徴を生かした研究が遂行されてきた。いずれも全方向的な研究が進められてきたが, 特に近年の特徴をあげれば, 幸島は静かな環境で実験操作もふくめた自由な研究, 高崎山は短期間でサンプル採集をふくむ大量のデータを必要とする研究, 勝山は研究者集団が最も組織化されて行動学と心理学に集中した研究などである。このような, それぞれの調査地の特徴を生かした研究がこれからも登場し, 維持され続けていってほしい。

謝辞

本稿執筆の過程で2人の査読者から貴重なコメントをいただいた。ここに記して感謝する。

引用文献

- 安藤明人 1982: ニホンザルのグルーミング分析ー勝山餌付け自然集団においてー 動物心理学年報 32: 59-71.
- Asquith PJ 1989: Provisioning and the study of free-ranging primates: History, effects, and prospects. *Yb Phys Anthropol* 32: 129-158.
- Asquith PJ 1996: Japanese science and western hegemonies: Primatology and the limits set to questions. In: Nadler J (ed.): *Naked Science: Anthropological Inquiry into Boundaries, Power, and Knowledge*. New York, Routledge. Pp. 239-303.
- Carpenter CR 1964: *Naturalistic behavior of nonhuman primates*. Pennsylvania State University Press, Pennsylvania.
- DeVore I (ed.) 1965: *Primate Behavior*. New York, Holt, Rinehart & Winston.
- Furuya Y 1957: Grooming behavior in the wild Japanese monkeys. *Primates* 1: 47-68.
- Go M 2010: Seasonal changes in food resource distribution and feeding sites selected by Japanese macaques on Koshima islet. *Primates* 24: 445-455.
- Goodall J 1968: The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Anim Behav Monogr* 1: 161-311.

- Goodall J 1986: The Chimpanzees of Gombe – Patterns of Behavior. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (MA).
- Green S 1975: Dialects in Japanese monkeys: vocal learning and cultural transmission of locale-specific vocal behavior? *Z Tierpsychol* 38: 304-314.
- Hayaki H 1983: The social interactions of juvenile Japanese monkeys on Koshima islet. *Primates* 24: 139-153.
- 樋口義治 1992: ニホンザルの文化的行動－獲得と伝播：動物はどのようにして文化を持つか. 川島書店, 東京.
- Hill D, Okayasu N 1995. Absence of ‘youngest ascendancy’ in the dominance relations of sisters in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Behaviour* 132: 367-379.
- 平岩真理子 1975: コザルの石集め. モンキー 145-146: 24-25.
- Hsu MJ, Lin J, Agoramoorthy G 2000: Occurrence of twins in wild Formosan macaques. *Macaca cyclopis*, at Mt Longevity, Taiwan. *Folia Primatol* 71: 154-158.
- Huffman MA 1984: Stone-play of *Macaca fuscata* in Arashiyama B troop: Transmission of a non-adaptive behavior. *J Hum Evol* 13: 725-735.
- Ihobe H 1989: How social relationships influence a monkey's choice of feeding site in a troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*). *Primates* 30: 17-25.
- Imakawa S 1989: Development co-feeding relationships in immature free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*). *Primates* 29: 493-504.
- Ingmanson EJ 1996: Tool-using behavior in wild *Pan paniscus*, social and ecological considerations. In Russon, AE, Bard KA, Parker ST (eds) *Reaching into Thought*, Cambridge: Cambridge University Press, Cambridge, pp. 190-210.
- 伊谷純一郎 1954: 高崎山のサル. 光文社, 東京.
- 伊谷純一郎 1958: 高崎山のニホンザル自然群における新しい食物の獲得と伝播. *Primates* 1: 84-98.
- Itani J 1959: Paternal care in the wild Japanese monkey, *Macaca fuscata fuscata*. *Primates* 2: 61-93.
- Itani J 1963: Vocal communication of the wild Japanese monkey. *Primates* 4: 11-66.
- 伊谷純一郎, 徳田喜三郎 1958. 幸島のサルーその性行動. 光文社, 東京.
- Itani J, Tokuda K, Furuya Y, Kano K, Shin Y 1963: The social construction of natural troops of Japanese monkeys in Takasakiyama. *Primates* 4: 1-42.
- Itoigawa N 1973: Group organization of a natural troop of Japanese monkeys and mother-infant interaction. In Carpenter CR (ed) *Behavioral regulators of behavior in primates*. Bucknell University Press, Lewisburg. pp. 229-250.
- 糸魚川直祐 1982: ニホンザルの老化と行動 民俗学研究 46: 376-389.
- 糸魚川直祐 1997: サルの群れの歴史－岡山県勝山集団の36年の記録. どうぶつ社, 東京.
- 糸魚川直祐, 南徹弘 (編) 1998: サルとヒトのエソロジー. 培風館, 東京.
- Iwamoto M 1967: Morphological observations on the congenital malformation of limbs in the Japanese monkey. *Primates* 8: 247-270.
- Iwamoto T 1974: A bioeconomic study on a provisioned troop of Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*) at Koshima Islet, Miyazaki. *Primates* 15: 241-262.
- 伊沢紘生 2009: 野生ニホンザルの研究. どうぶつ社, 東京.
- 加納一男 1964: 高崎山ニホンザル自然群の第2次分裂について. 伊谷純一郎, 池田次郎, 田中利男編「高崎山の野生ニホンザル－餌さづけ10年目の総合調査報告」, 勁草書房, 東京, pp. 42-73.
- Kato E 1999: 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.
- Kawai M 1965: Newly acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates* 6: 1-30.
- Kawai M 1967. Ecological studies of reproduction in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) I, problems of the birth season. *Primates* 8:35-74.
- Kawai, M, Watanabe K, Mori A 1992: Pre-cultural behaviors observed in free-ranging Japanese monkeys on Koshima Islet over the past 25 years. *Primate Report* 32: 143-153.
- Kawai M, Yoshida K, Ando S, Azuma S 1968: Some observations on the solitary male among Japanese monkeys: A pilot report for a socio-telemetrical study. *Primates* 9: 1-12.
- 川村俊蔵 1958. 箕面谷B群に見られる母系的順位構造. *Primates* 1(2): 149-156.
- Kimura T, Hamada Y 1995: Retardation of bone development in the Koshima troop of Japanese macaques. *Primates* 36: 91-100.
- Koyama N 1970: Changes in dominance rank and division of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates* 11: 335-390.
- Koyama T, Fujii H, Yonekawa F. 1981: Comparative studies of gregariousness and social structure among seven *Macaca fuscata* groups. In Chiarelli AB, Corruccini RS (eds) *Primate Behavior and Sociobiology*. Springer, Berlin, pp. 52-63.
- 宮藤浩子 1984: 幸島ニホンザル群の新群形成過程における社会関係の動態－「働きかけ」と印象づけ

- 行動について. 日本人類学会誌 92: 253-271.
- 栗田博之 2007: 中学 1 年生のニホンザルに関する知識についての予備調査—野猿公園での理科教育のすすめ. 霊長類研究 23: 17-23.
- 栗田博之 2008: 高崎山ニホンザルにおける幼児成長の性差. 日本成長学会雑誌 14: 43-47.
- 栗田博之 2010: 高校生によるニホンザル体重の推測. ヒトと動物の関係学会誌 27: 46-50.
- Kurita H 2010: Stochastic variation in sex ratios in infant mortality rates due to small samples in provisioned Japanese macaque (*Macaca fuscata*) populations. *Primates* 51: 75-78.
- Kurita H, Matsui T, Shimomura T, Fujita T, Oka T 2012: Maternal investment in sons and daughters in provisioned, free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Anthropol Sci* 120: 33-38.
- Kurita H, Shimomura T, Fujita T 2002: Temporal variation in Japanese macaque bodily mass. *Int J Primatol* 23: 411-428.
- Kurita H, Sugiyama Y, Ohsawa H, Hamada Y, Watanabe T 2008: Changes in demographic parameters of *Macaca fuscata* at Takasakiyama in relation to decrease of provisioned foods. *Int J Primatol* 29: 1189-1202.
- Minezawa M, Nozawa K, Gotoh S, Yoshihiro S, Hamada Y, Inagaki H, Nigi H 1990: A cytogenetic study on congenital limb malformation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*). *Primates* 31: 571-577.
- Leca J-B, Gunst N, Huffman MA 2008: Of stones and monkeys: Testing ecological constraints on stone handling, a behavioral tradition in Japanese macaques. *Am J Phys Anthropol* 135: 233-244.
- 水原洋城 1957: 日本ザル. 三一書房, 東京.
- 水原洋城 1971: サルの国の歴史. 創元社, 大阪.
- Mohnot SM 1971: Some aspects of social changes and infant-killing in the Hanuman langur, *Presbytis entellus* (Primates: Cercopithecidae), in Western India. *Mammalia* 35: 175-198.
- Mori A 1975: Signals found in the grooming interactions of wild Japanese monkeys of the Koshima troop. *Primates* 16: 107-140.
- Mori A 1979: Analysis of population changes by measurement of body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys. *Primates* 20: 371-397.
- Mori A, Watanabe K, Kawai M 1989: Longitudinal changes of dominance rank among the females of the Koshima group of Japanese monkeys. *Primates* 30: 147-173.
- 森梅代, 宮藤浩子 1986: ニホンザルメスの社会的発達と社会関係. 東海大学出版会, 東京.
- Muoyama Y 1991: Mutual reciprocity of grooming in female Japanese macaques. *Behaviour* 119: 161-170.
- Nakagawa N, Nakamichi M, Sugiura H 2010: Preface. In Nakagawa N, Nakamichi M, Sugiura H (eds): *The Japanese Macaques*, Springer, Tokyo, pp. v-xv.
- 中川尚史, 中道正之, 山田一憲 2011: ニホンザルにおける稀にしか見られない行動に関するアンケート調査結果報告. 霊長類研究 27: 111-125.
- Nakamichi M. 2003: Age-related differences in social grooming among adult female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Primates* 44: 239-246.
- Nakamichi M, Kato E, Kojima Y, Itoigawa N 1998: Carrying and washing of grass roots by free-ranging Japanese macaques at Katsuyama. *Folia Primatol* 69: 35-40.
- Nakamichi M, Kojima Y, Itoigawa N, Imakawa S, Machida S 1995: Interactions among adult males and females before and after the death of the alpha male in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates* 36: 385-396.
- Nakamichi M, Shizawa Y 2003. Distribution of grooming among adult females in a large, free-ranging group of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Int J Primatol* 24: 607-625.
- Nakamichi M, Yamada K. 2007: Long-term grooming partnerships between unrelated adult females in a free-ranging group of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Am J Primatol* 69: 652-663.
- Nigi H, Hayama S, Torii R 1989: Rise in age of sexual maturation in male Japanese monkeys at Takasakiyama in relation to nutritional conditions. *Primates* 30: 571-575.
- Nigi H, Tiba T, Yamamoto S, Floesheim Y, Ohsawa N 1980: Sexual maturation and seasonal changes in reproductive phenomena of male Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) at Takasakiyama. *Primates* 21: 230-240.
- 日本霊長類学会保護委員会 1997: 自由集会会議録. 日本霊長類学会保護委員会ニュースレター 7: 6-22.
- ニホンザル奇形問題研究会 1979: 奇形ザル: 野猿公園からの報告. 汐文社, 東京.
- Nishida T, Corp N, Hamai M, Hasegawa T, Hiraiwa-Hasegawa M, Hosaka K, Hunt RD, Itoh M, Kawanaka K, Matsumoto-Oda A, Mitani JC, Nakamura M, Norikoshi K, Sakamaki T, Turner L, Uehara S, Zamma K 2003: Demography, female life history, and reproductive profiles among the chimpanzees of Mahale. *Am J Primatol* 59: 99-121.
- 西江仁徳 2002: 嵐山ニホンザルはなぜ「石遊び」をするのか? ～「石遊び」行動の近接要因を探る～. 霊長類研究 18: 225-231.
- 野沢謙 1975: 霊長類の遺伝学. 臨床科学 11: 886-892.
- Ohsawa H, Sugiyama Y 1996: Population dynamics of Japanese monkeys at Takasakiyama: Trends in

- 1985-1992. In Shotake T, Wada K (eds): Variations in the Asian Macaques, Tokai University Press, Tokyo, pp. 163-179.
- 大分市 2003: 高崎山の四季Ⅴー国立公園高崎山自然動物園開園 50 周年記念誌ー. 大分市, 大分.
- 大分市 2008: 高崎山のあゆみー国立公園高崎山自然動物園開園 55 周年記念誌ー. 大分市, 大分.
- 大分市高崎山管理公社 2010: 平成 21 年度国立公園高崎山自然動物園調査研究ー高崎山のサル生態 3. 財団法人大分市高崎山管理公社, 大分.
- 大分市高崎山管理公社 2011: 平成 22 年度国立公園高崎山自然動物園調査研究ー高崎山のサル生態 4. 財団法人大分市高崎山管理公社, 大分.
- 大分市高崎山管理公社 2012: 平成 23 年度国立公園高崎山自然動物園調査研究ー高崎山のサル生態 5. 財団法人大分市高崎山管理公社, 大分.
- Oki J, Maeda Y 1973: Grooming as a regulator of behavior in Japanese macaques. In Carpenter CR (ed): Behavioral regulators of behavior in primates. Bucknell University Press, Lewisburg, pp. 149-163.
- Onishi K, Nakamichi M 2011: Maternal infant monitoring in a free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). Int J Primatol 32: 209-222.
- Radhakrishna S, Huffman MA, Sinha S 2013: The Macaque Connection. Springer, New York.
- Rawlins RG, Kessler 1986: The history of the Cayo Santiago colony. In Rawlins RG, Kessler MJ (eds.) The Cayo Santiago Macaques. History, Behavior and Biology. New York, State University of New York Press, pp. 13-45.
- 四手井綱英, 和秀雄, 野沢謙, 後藤俊二, 峰沢満, 浜田穰, 好広真一 1981: ニホンザルの先天性四肢異常及びその原因究明に関する研究. 昭和 53.54.55 年度文部省科学研究費補助金報告書. 日本モンキーセンター, 犬山.
- 下村忠俊, 河野光治, 但馬孝光, 村田美由紀, 種村将, 江川順子, 嵯峨由朗, 栗田博之 2008: 高崎山餌付けニホンザル群における体重の推移について. 霊長類研究 24(Supplement): S-14.
- Soumah AG, Yokota N 1991: Female rank and feeding strategies in a free-ranging provisioned troop of Japanese macaques. Folia Primatol 57: 191-200.
- Soumah AG, Yokota N 1992: Rank-related reproductive success in female Japanese macaques. In Itoigawa N, Sugiyama Y, Sackett GP (eds): Topics in Primatology vol 2, Behavior, Ecology and Conservation, University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 11-22.
- Southwick CH, Siddiqi MF 1976: Demographic characteristics of semi-protected rhesus groups in India. Yb Phys Anthropol 20: 242-252.
- Struhsaker TT 1971: Social behaviour of mother and infant vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). Anim Behav 19: 233-250.
- 菅原和孝 1975: 幸島におけるニホンザルワカオスの社会関係. 人類学雑誌 83: 330-354.
- Sugiyama Y 1960: On the division of a natural troop of Japanese monkey at Takasakiyama. Primates 2: 109-148.
- Sugiyama Y 1965: On the social change of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) in their natural condition. Primates 6: 381-418.
- Sugiyama Y 1966: An artificial social change in a Hanuman langur troop (*Presbytis entellus*). Primates 7: 41-72.
- 杉山幸丸 1977: 高崎山自然動物園のあり方への提言. 高崎山ニホンザル調査報告: 1971 - 1976 年. 大分市, 大分. pp. 92-95.
- 杉山幸丸 1980: 子殺しの行動学. 北斗出版, 東京.
- 杉山幸丸 1999: サルの生き方・ヒトの生き方. 農山漁村文化協会, 東京.
- 杉山幸丸 2010: 私の歩んだ霊長類学. はる書房, 東京.
- 杉山幸丸 2011: ワンバ・ボノボの道具使用. 霊長類研究 27: 51-56.
- Sugiyama Y 2012: Arashiyama monkeys in the late 1950s. In Leca J-B, Huffman MA, Vasey PL (eds): The Monkeys of Stormy Mountain: 60 Years of Primatological Research on the Japanese Macaques of Arashiyama. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 34-41.
- 杉山幸丸 2013: 台湾におけるサル事情. 霊長類研究 29: 9-14.
- Sugiyama Y, Kurita H, Matsui T, Kimoto S, Shimomura T 2009: Carrying of dead infants by Japanese macaque. Anthropol Sci 119: 113-119.
- Sugiyama Y, Kurita H, Matsui T, Shimomura T 2011: Twinning frequency of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Takasakiyama. Primates 52: 19-24.
- Sugiyama Y, Ohsawa H 1982: Population dynamics of Japanese monkeys with special reference to the effect of artificial feeding. Folia Primatol 39: 238-263.
- 杉山幸丸, 大沢秀行 2001: 個体数の変動と現況. 高崎山管理委員会編: 高崎山のサルおよび自然の管理についてー高崎山管理委員会中間報告書ー. 高崎山管理委員会, 大分, pp. 4-16.
- Tokuda K 1969: On the handedness of Japanese macaques. Primates 10: 41-46.
- Tsumori A 1965: Delayed response of wild Japanese monkeys by the sand-digging method, I; Case of the Koshima troop. Primates, 6: 195-212.
- 和田一雄 2008: ニホンザル保全学. 農山漁村文化協会, 東京.
- 和田一雄 2010: 中国サル学紀行. 東海大学出版会, 東京.
- 渡邊邦夫 1999: 幸島ニホンザル社会の政権抗争 50

- 年史. 科学 4 月号: 359-366.
- 渡邊邦夫 2002: さる学発祥の地から—宮崎県幸島—. 大井徹・増井憲一編「ニホンザルの自然誌」, 東海大学出版会, pp.213-228.
- Watanabe K, Mori A, Kawai M 1992: Characteristic features of the reproduction of Koshima monkeys, *Macaca fuscata fuscata*: a summary of thirty-four years of observation. *Primates* 33: 1-32.
- 渡邊邦夫 2007: 道具を使うサルたち. 京都大学霊長類研究所編「霊長類進化の科学」, 京都大学学術出版会, 京都, pp. 129-138.
- Wrangham RW 1974: Artificial feeding of chimpanzees and baboons in their natural habitat. *Anim Behav* 22: 83-93.
- Yamada, K., Nakamichi M, Shizawa Y, Yasuda J, Imakawa S, Hinobayashi T, Minami M 2005: Grooming relationships of adolescent orphans in a free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Katsuyama: a comparison among orphans with sisters, orphans without sisters, and females with a surviving mother. *Primates*, 46: 145-150.
- 山田俊弘, 横田直人 2001: サル生息環境の変遷と状況. 高崎山管理委員会編「高崎山のサルおよび自然の管理について」, 大分市教育委員会, 大分, pp. 18-23.
- Yamagiwa J 2010: Research history of Japanese macaques in Japan. In Nakagawa N, Nakamichi M, Sugiura H (eds): *The Japanese Macaques*, Springer, Tokyo, pp. 3-25.
- 横田直人, 小野勇一 1993: サル個体数増加に伴う植生の変化. 高崎山管理委員会編「高崎山のサルおよび自然の管理について」, 大分市教育委員会, 大分, pp. 38-40.
- Zhang P, Watanabe K 2007: Preliminary study on eye colour in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) in their natural habitat. *Primates* 48: 122-129.
- Zhao QK, Deng Z-Y 1992: Dramatic consequences of food handouts to *Macaca thibetana* at Mount Emei. *Folia Primatol*, 58: 24-31.

(Summary)

The Role of Artificial Feeding on the Development of Primatology in Japan

Yukimru SUGIYAMA¹⁾, Kunio WATANABE²⁾, Hiroyuki KURITA³⁾, Masayuki NAKAMICHI⁴⁾

1) Primate Research Institute, Kyoto University

2) Koshima Field Station, Wildlife Research Center, Kyoto University

3) Division of Cultural Property, Board of Education, Oita City

4) Graduate School of Human Sciences, Osaka University

Primatology in Japan after the World War II began in the late 1940s with the observation of shy wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*) from more than 100 m. Depending on artificial feeding students succeeded to observe macaques within a short distance and identified each individual. Individual identification of calm free-ranging macaques within a short distance made it possible to record individual and social behavior of each identified individual in detail; long-lasting kin-recognition between a mother and her offspring, dominance relations among individuals and kin-groups, and then, social organization. Artificial feeding is a form of semi-experimental manipulation introduced into the wild monkey groups. This paper showed how students contributed to the primate studies under such a condition at Koshima, Takasakyama and Katsuyama. Some behaviors, particularly cultural ones, were found only in the artificially-fed groups. Some other exceptional or uncommon phenomena or behaviors seen in non-artificially-fed groups were recorded, with many episodes sufficient for statistical analysis at artificially-fed groups. As far as we are cautious that artificial feeding is semi-experimental manipulation on the wild monkey groups, we can find out more about the important nature of human and non-human primates and evolutionary relations of them.

Key words: Artificial feeding, Koshima, Takasakyama, Katsuyama, Individual identification, Long-term studies, Kin-recognition, Cultural behavior

杉山幸丸	京都大学霊長類研究所 〒 484-8506 愛知県犬山市官林 41-2
Yukimaru SUGIYAMA	Primate Research Institute, Kyoto University Inuyama, Aichi 484-8506, JAPAN e-mail: hqvg62yd@qc.commufa.jp