

〔論文〕

アカホエザル *Alouatta seniculus* の集団構成と社会構造

—コロンビア・マカレナ熱帯季節林における長期観察の総括として—

木村 光伸

名古屋学院大学国際文化学部

要 旨

これまで蓄積してきたホエザル属各種にみられる群れの構成と群内、群間の社会的な諸関係を比較し、ホエザル属の社会構造の特徴をとくにオスの社会的な立場から考察した。これまで社会性に乏しいサルとして行動を通して彼らの社会性と共同性に迫ることがなかったホエザルだったが、木村が1987年当時から主張してきたように、社会性の豊かな側面を見出すことが可能であることを再確認し、新世界ザル（広鼻猿類）の中でも広範な地域に分布し、多様な自然環境や人為的攪乱に曝された環境においても適応的に生き抜くことを可能にした生活上の背景や高密度の生活にも対応する実態をホエザル属4種の観察結果をもとに論じた。

キーワード：新世界ザル，広鼻猿類，ホエザル属，社会構成，社会構造

Age-sex group composition and social structure of wild red howler monkey's society: A new understanding based on long-term observation data from La Macarena tropical seasonal forest in Colombia

Koshin KIMURA

Faculty of Intercultural Studies
Nagoya Gakuin University

発行日 2018年12月31日

1. はじめに——研究史に立ち返って考える——

新世界はコロンブスによって開かれた (Mann, 2005) が、新世界ザルの進化史は長く謎に包まれたままであった。1976年から始まった私の新世界ザル調査はコロンビア・マカレナ調査地における長期に及ぶ集中的観察期間 (1976-77, 1987-2002) を中心に、ペルー (1987-88), パナマ (1987, 2010), ブラジル (1995, 2010), メキシコ (2010, 2013), グアテマラ (2010) での短期調査を加えて、16種のサルを比較検討するところまで拡大することができた (木村, 2005他)。日本でのニホンザルの野外研究 (Kimura, 1988など) と並行して、中南米における広鼻猿類の調査研究の当初は主としてフサオマキザル *Cebus apella* の観察を行い (木村, 1977, 1991, 1994b; Kimura, 1989; 佐藤, 1992), また1976年および1998年以降はクモザル *Ateles belzebuth* の調査に集中した (Izawa et al, 1979; 伊澤紘生編, 2000) が、1987年以降の調査研究の大半はホエザル属 Genus *Alouatta* に対象を絞って観察を行ってきた。その過程でホエザルに関しては4種の直接観察によって、社会構成, 社会的行動, 発達過程の一部, さらにそれらを総合して種ごとの社会構造のあり方を検討することを可能にする資料をある程度は収集できたと考えている。もちろんフィールドワークにおける調査資料というのは精粗の差が大きく, また調査期間や調査コンディション, さらに調査をサポートする体制などの影響を大きく受けるために, 実験的研究のような条件の厳密な統制ということが極めて困難である。したがって観察された事実と事実を繋ぐ論理的推論の部分に大きく依存するという点で, 自然科学的考察としては大きな問題点を含んでいる。さらに科学的報告の基本条件である再現性という点においては「私は確かに見た!」ということを担保する手法が著しく欠落しているということが否めない。とりわけ私が主要な調査を実施していた時代は, まだ双眼鏡とノートと鉛筆という旧時代的な観察手段に依存するほかはなく, また私の観察の興味はラジオテレメトリー法や生態資料の遺伝子解析などで判明する事柄とは少々趣きを異にする分野でもあった。そのような肉眼での観察を科学的に情報化するという手法は, フィールド調査の機器技術依存が著しかったアメリカ合衆国などではとくに否定的であったようだ。かつて1987年にパナマのバロ・コロラド島 Barro Colorado Island (BCI: スミソニアン熱帯研究所 STRI が管理・運営しているパナマ運河内のガトゥン湖に取り残された島状地形の調査地) で, 私が STRI の visiting scientist として滞在し, マントホエザルの調査を行っていた際に, ホエザル研究のパイオニアでもあるキャサリン・ミルトン K. Milton から「ホエザルのように個体識別ができないサルで社会行動を観察するのは無理で, 信用できない」「社会的交渉の少ないサルでそのような社会行動を観察するのは学問的に意味がない」と直接非難されたことがある。彼女はそれ以前に同地でホエザルの個体数, 個体密度, 食とエネルギー問題などを研究し, 博士号を得ていた (Milton, 1977) が, 唯一, 社会という問題には関心を示していなかった。私と鉢合わせした際も, 目的とするサルを麻醉銃で捕獲し, 四肢にカラー・タグをつけて識別していた。そのような操作がホエザルの集団に与える影響の方が, 研究上はよほど問題であると私は考えるのだが, 彼女はそのようなことは微塵も意に介していなかった。たしかにホエザルは顔の表情が乏しく, 日常の動作も緩慢であることから, 個体を識別することが比較的困難では

ある。とはいえ、少なくともニホンザルなどで個体識別を訓練している研究者であれば、十分容易なのだが、「わからない」という研究者にそれを伝授することは不可能であり、ここは物別れにならざるを得なかった。今日であれば動画撮影なども活用できるので、理解を共有することも当時ほどには困難ではないだろう。しかし、この認識の差異という問題は、現実には、動物の社会性、ひいては私がいふ共同性の問題(木村, 2018)を考察するに際しては非常に重要な点であり、ホエザル属の種分化を考察する上で慎重に論じるべき論点でなければならない。種の違いというものを形態や、遺伝的背景だけで評価する最近の傾向は科学的装いをしてはいるものの、進化の本質的議論を深化させるという点では物足りないのである。そういう意味において、21世紀の今日であってもダーウィンの思考法を放棄してはならないのだ。

チャールズ・ダーウィンは主著『種の起源』(Darwin, 1859)の中で「生物がもとの種から限りなく遠ざかっていく」という現象を新種の形成すなわち種の分化と捉えた。そのようなことが起こるプロセスとして、彼は生存競争という概念とその具体的な方法としての自然選択を考えたのである。そしてよく知られるように、そのような方法によって生物の存在の様態、とりわけ形態と行動が変化する根本的な要因として種を構成する生物個体のもつ変異性 variation ということに注目したのであった。ダーウィンはこのような現象が生起することを家畜種や栽培植物種の人為的な品種改良という行為との関連において理解していた。ということは、人為的行為としては、そのような選別行為を行う主体を明確にすることが必要であったのであるが、自然界においてはそのようなものの存在を認めることができなかった。「神の手がそれをなされたのである」ということがもっとも簡単に彼の主張を人々に認めさせる必要かつ十分な条件であるようにも見えるが、それは当時の思想から見て妥当なことではない。なぜなら誤謬のない神の手によって個別に創造された種が改良しなければならないような不完全な存在ではあり得なかったからである。現存する生物種が完成されたものであるのか否かということについては、キリスト教的な自然観においては議論の余地がない。それは聖書の冒頭(創世記第1章)にはっきりと明記されているからである。ではどうしてダーウィンは自然界において種が変化する存在であるという確信をもったのであろうか。定説によれば、彼の青年期の経験すなわちビーグル号による足かけ5年にわたる航海の大部分を占めた南米およびガラパゴス諸島での自然との出会いが、ダーウィンのその後を決定したといわれる。ダーウィンが考えた生物進化の観念(ここではあえて観念といっておきたい)はその後20世紀の生物学の精緻化の中で遺伝学、分子生物学の手法と技術の画期的な発展によって、具体的には遺伝情報としてのDNAの塩基配列が種分化を想定した複数種間の遺伝的距離として、すなわち分岐年代を推定する重要な指数として、遺伝学領域を越えて多くの分野の研究者に認証されてきたのである。霊長類研究もその例に漏れず、生態学的観点からの社会構造の類似性に基礎づけられた素朴で不完全な系統論と化石というゆるぎなき証拠がありながら年代を確定することの困難さから自由になれなかった古生物学・古人類学などの議論とはやや独立的に、DNA研究の成果は分子遺伝学的な分岐分類学、系統学を構築してきた。だが、そのような研究史が、霊長類の世界的な分布の中でも最難関の問いを要求する新世界ザル New World Monkey (広鼻猿類 Platyrrhini) の移動と定着、さらには種分化の過程を明らかにする方法論を提

供してきたかという点、今のところまだまだ状況証拠にも乏しい仮説が氾濫しているというのが現状ではないだろうか (de Queiros, 2014などを参照)。

霊長類 Order Primates という分類群の中で、新世界ザルは極めて特異な進化的位置にある。かつて、霊長類の祖先は地球上の陸地の大半がパンゲアとして1枚のプレートであった時代に、現在の北米大陸の相当する部分で起源したと考えられていたが、この考え方の大半は現在では否定的であり、また2013年には現在の中国湖北省から最古で原始的な化石が発見されたという報告がなされている (Xijun, 2013)。その化石の年代はおよそ5,500万年と推定され、そこを起点として霊長類の種分化と分布の拡大が進んだと考える新たな試論では、その後、ユーラシア大陸、アフリカへと分布が拡大するとともに種分化も進行していったものと推測されているが、その中で、およそ4,000万年以前の南米大陸に霊長類が生息し、その後、南米大陸、のちには中米へも、急速に分布を拡大すると同時に、現生の広鼻猿類の多くの分類群を網羅するような種の拡散が進行したと考えられている。実際に知られている新世界における霊長類化石の最古の証拠は今から2,500万年前のものでボリビアから発見されている。新世界ザルの起源問題は、旧世界由来の霊長類の一部がどのように大西洋を越えて南米大陸に定着しえたのかという難問を絶えず突き付けてきた。それは単に新世界ザルの起源に関する問題を提起するにとどまらず、現生の新世界ザルの社会生態学的特徴や社会構造論全体にも影響するものであり、出自が不明であるということで片付けることができない性質のものであったのである。

この問題は古生物学的研究では解決できず、分子遺伝学による系統進化研究の発展にゆだねられたが、そこで提出された多くの仮説もまた信頼性の低いものが多く、新世界ザルの分岐年代は不明のままであった。スプリンガーらはそれらの多くのデータの中から信頼性の高い条件を満たしているものを選択し、さらに年代測定の結果がはっきりした化石と併せることで、分岐年代を現在から2,600万年より以前で、かつ5,100万年前までであると推測した (Springer et al, 2012)。デケイロスらはそれらを基に統計学的に信頼する最上の分岐年代として4,100万年前という数値を提唱している (de Queiros, 2014)。

このような研究成果を基に新世界ザルの進化を考えると、瀬戸口烈司らが南米コロンビアで発見した中新世のスタートニア *Startonia* (現生ホエザルの祖先と考えられる) の進化史的存在意義は極めて大きいといわねばならない (瀬戸口他, 1981; 瀬戸口, 1983)。私たちが1975年から現生霊長類の生態学的調査を継続してきたマカレナ調査地とほぼ同緯度で、調査地の西側に横たわる東アンデスの反対側の乾燥地域に瀬戸口らの調査地・発掘ポイントがあり、そこで現生のホエザルと形態学的に極めてよく似た化石霊長類が出土したという事実は、ホエザル属 Genus *Alouatta* のサルたちがおよそ2,000万年にわたって、その形態を大きく変化させずに生活を維持してきたことを物語っている。アマゾン熱帯森林の生態学的構造が安定的に推移してきたという事実と関連づけて考えるならば、ホエザル属のそれぞれの種が持つ生態学的特徴や社会構造のありようは、長期にわたって大きく変化することなく現在に至ったことを想像させる。したがって、彼らの社会構造を比較検討することは、ホエザル属が南米から中米へと分布を拡大しつつ、種分化を遂げてきた歴史を跡づけることにつながると思われるのである。

2. マカレナのアカホエザル社会を検討する前に

2-1 ホエザル属 Genus *Alouatta*

21世紀に入って広鼻猿類（新世界ザル）の分類全体が大きく変更されるのにもなって、また分類の考え方がよりスプリッター的（種の変異を細分化してとらえる姿勢が強い）になることで、ホエザル属の分類も複雑になってきた。現在もっとも一般的に利用されている分類の体系では、ホエザル属は表1（Groves, 2001, 2005）のように従来から大きく変更された。

私のマカレナ調査地におけるアカホエザル観察は1976-77年の予備的観察に始まり、1987年から2002年の長期継続観察で一通りの研究成果を上げた。その対象は研究当初から現在まで *Alouatta seniculus* として命名されている種である。その観察と並行して、1987年にはパナマのパロ・コロラド島のマントホエザル *Alouatta palliata*（現在の狭義のマントホエザル）を、1995年にはブラジル・パンタナルでクロホエザル *Alouatta caraya* を、さらに2010年にはメキシコとグアテマラにおいてグアテマラクロホエザル *Alouatta pigra*（現在のメキシコクロホエザル）の直接観察を行い、それぞれの社会構成の違いとそこから想定される社会構造に比較進化学的な考察をすることが可能となった。直接的資料の少なさが本研究におけるホエザル属の進化の謎解きの大きな障害ではあるが、現状で想定される進化の過程を推測しておきたい。

2-2 *Alouatta caraya*

この種に関しては雨期が明けた直後のブラジル・パンタナルでの限られた観察事例のみであるために、多くの事実を把握しきれてはいない。他の多くの報告などとあわせて、私の感触を述べるにとどめなければならない。パンタナルは1年の大半の時期が水位の上昇によって森林が分断され、また浸水林として陸上生物の生息や、移動には不適当な環境である。さらに近年では通年陸地であるところが広範に牧場化されており、野生動物にとって好適な生息環境はますます狭め

表1 ホエザル属の分類（Groves, 2005の分類に準拠）

マントホエザル・グループ		
コイバホエザル	<i>Alouatta coibensis</i>	Coiba Island Howler
マントホエザル	<i>Alouatta palliata</i>	Mantled Howler
メキシコクロホエザル	<i>Alouatta pigra</i>	Guatemalan Howler
アカホエザル・グループ		
カッシュョクホエザル	<i>Alouatta guariba</i>	Brown Howler
和名なし	<i>Alouatta macconnelli</i>	Guyan Red Howler
和名なし	<i>Alouatta nigerrima</i>	Amazon Black Howler
和名なし	<i>Alouatta sara</i>	Bolivian Red Howler
アカホエザル	<i>Alouatta seniculus</i>	Venezuelan Red Howler
（マカレナ生息種。アンデス山脈を除く南アメリカ北西部に棲息）		
クロホエザル・グループ		
クロホエザル	<i>Alouatta caraya</i>	Black Howler



図1 乾期のブラジル・パンタナルにおけるクロホエザル*Alouatta caraya*。最下層にいる黒い個体だけが成熟オスの単雄群である（撮影：H. Palo, Jr.）

られている（木村，2016他）。私は1995年8月に北部パンタナル，マツト・グロソ州の中心都市クイアバから南南西へ200kmのクイアバ川（パラグアイ川の支流）で，クロホエザルの探索を行った。生息を確認することはできたものの，残念ながら，追跡調査をすることができず，断片的な個体数調査にとどまってしまった。直接観察で集団の個体数が得られたのは5回（表2）であるが，そのすべてで群れの全個体が捕捉されたという確信は得られておらず，同じ群れであるかどうか不明である。ただしホエザル属一般の行動域（遊動域，およそ30～50ha程度）から見て，それぞれが別の群れであったという可能性が高い。得られた個体数は3頭から8頭に分散しており平均値は4.6頭であった。5回の観察の中で成熟オスとみられる体色が黒色の大型個体が確認されたのは4回であり，この感触から見当をつければ，ほぼ全個体を捉えていたのではないと思われる。クロホエザルは時として10頭以上の比較的大きな集団で見出されているが，大半の群れのサイズが私の観察事例の範囲内に入る単雄小集団であるといっていよう。さらにこの観察で，母親と一緒にいるあかんぼうは4頭の群れで1個体，8頭の群れで2個体の2事例しか確認されていない。出産期を特定すべきであるという指摘もあるだろうが，これだけのデー

表2 パンタナルで観察されたクロホエザル*Alouatta caraya*の群れの構成

観察事例	個体数	オトナオス	オトナメス	未成熟個体	あかんぼう
1	3	1	2		
2	8	1	3	2	2
3	4	0	2	1	1
4	5	1	3	1	
5	3	1	1	1	

※観察事例3では成熟オスが観察されていないことから，全数のカウントに失敗している可能性が高い。

タから見ても、出産率には一定の限界がありそうで、かつ生後1年、あるいは2年未満の生残率は決して高くないということが理解されるだろう。

2-3 *Alouatta pigra*

メキシコクロホエザル（あるいはグアテマラクロホエザル）と呼称されるこの種は、一般にクロホエザルと呼ばれている *Alouatta caraya* と違って、オスもメスも全身が黒いという特徴を持っている。この種については近年に入ってから、とくにメキシコの研究機関などの調査が進みつつあるが、基本的には比較的小さな単雄群であるということしかわかっていないといってもよい。ユカタン半島南部からコスタリカに分布するこの種に関して、ユカタン南部地域で調査を行ったメキシコのビクトールらは、小さく分断されつつあるユカタンの森林地帯で、森林のパッチサイズとそこに生息するホエザルの個体数にある種の相関関係があることを見出した。小さなパッチにおいては総個体数が小さくなるものの面積に対して相対的な生息密度は高くなるという関係は、この種が小さな森にも生息可能性を残存させているということとともに、集中的な森林資源の利用に適しているという特性を示してもいるということなのである（Victor et al., 2013などを参照）。この報告にはホエザル属が持つ高い適応性と広範な分布を可能にしている生態学的な特徴が良く表れているといっておく、そのことは他の種の分布や生息密度を考えるうえでも重要な示唆を提供してくれていると思われる。私は2010年にユカタン半島を広範に調査して回ったが、同種が生息するところでは非常に高密度に、分布域を離れると全くなくなるという極端な分布パターンに驚いたが、その謎を解くカギは、おそらく小さな群れ構造とそれらが高密度に、しかし遊動域を重複させることなく連続的に共存している状況にあるのだろうと思う。そしてそのような構造を持つこのサルたちの性質が、後述するBCIのマントホエザルの個体数の大きな群れやマカレナ調査地の単雄群として比較的大きな群れを維持しつつ、高密度な群れの集中を可能にしている生態学的メカニズムの本質的な部分に関係しているのだと想像させるのである。



図2 飼育されているメキシコクロホエザル(メキシコ・ユカタン州メリダにて)

2-4 *Alouatta palliata*

私は1987年4月から10月の約6ヶ月間、バロ・コロラド島BCIに生息するマントホエザルの社会行動と集団構造に関する調査を行なった。調査の詳細はすでに報告済みであるが、この種の、とくにBCIに生息する地域個体群には他のホエザル属とは異なる集団構造上の、つまり社会構造論において重要な特徴が認められるということも過去の論文では指摘しておいた(木村, 1994a)。今回特にアカホエザルとの比較検討をするにあたって、その主要な部分を再掲しつつ、議論を展開したい。

かつてミルトンらが1977年に実施したセンサス調査によれば、BCI全島で生息するマントホエザルは65群およそ1250頭から1350頭であると推定されている。この資料では1群あたりの平均個体数は23.0頭である。彼女らの記述では同種は全島にほぼ均一に分布しており、地域的偏在は大きくないらしい。一方、同報告によれば、BCIの植生はけっして均一ではなく、3タイプのold forestと2タイプのyoung forestに分類されるらしい(Milton, 1982)。このようなミルトンらの調査結果から見てきたことは、島内の植生の違い、すなわち森林の階層的な構造と植物生産量の相違が、当該地域の個体群の遊動域の大きさや群れ自体の個体数に関係しているであろうということであった。にもかかわらずミルトンらはBCIにおけるマントホエザルの分布と群れあたりの個体数があたかも均質であるかの仮定にもとづいて論を展開している。そのような矛盾をどのように解決すべきだろうか。限られた期間の中でこの問題点を明らかにすることには大きな制約が伴うので、私の調査では一つの小さな区画の中で複数の群れを見ることによって、個体間の関係を通して、群れの構造を解き明かすと同時に、植生・地形等の地域特性が個体数の維持や群れの社会的構成にどのように関与しているのかという点に焦点を絞った調査を実施することになったのである。

調査の詳細は過去の論文(木村, 1994a)に譲るとして、ここでは本稿の主旨であるアカホエザルの長期観察と関係づけられる調査結果だけを取り上げて考察しておきたい。そこで問題となるのはマントホエザルが大きな群れを形成するというBCIにおける一般的傾向をどのように理解することができるかという点であろう。パナマ運河が構築された際に孤立した陸地となったバロ・コロラド島という地形がわずか50年程度の時間でホエザルの群れサイズを大きくしたという仮



図3 パナマのバロ・コロラド島で調査したマントホエザルの集団(木村, 1994a)

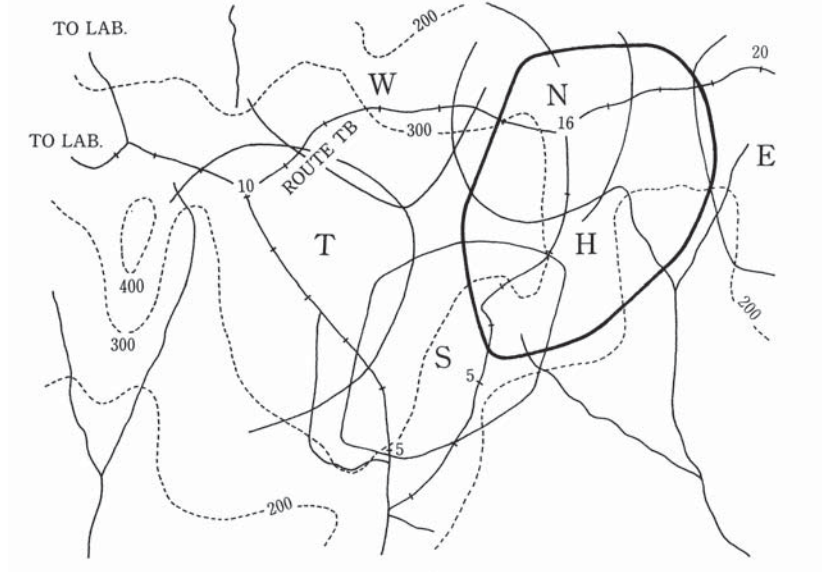


図4 調査地域におけるマントホエザルの分布 (木村, 1994)

説は到底受け入れがたい。それではその構造の中を実際に観察するしかないのであるけれど、当時はまだ誰もそのようなことには関心を払っていなかったというのがBCIの現実であった。

1987年の調査で主たる対象群としたのは、H群であった。この16頭からなる群れは過去のBCIにおけるセンサス調査の平均から見れば少々小さな集団ではあったが、調査地周辺で私自身が調査した限り、平均サイズが23.0頭というような条件を満たすような環境は存在していなかったといってよい。過去の調査がover estimationであったというには根拠が薄弱ではあるものの、センサスそのものの信頼性を疑わざるを得ないというのが、私の感覚であった。またこの構成から特筆すべきことは、マントホエザルの比較的大きな集団には複数のオトナオスが参加しており、これまでに記述してきたホエザル属の他の種のような単雄群的構造とは相当に趣きを異にする社会を持つように見えるということであろう。

表3 調査地域に生息するマントホエザルの群れサイズと構成 (木村, 1994a)

GROUP	ADULT		JUVENILE		INFANT		TOTAL
	MALE	FEMALE	MALE	FEMALE	MALE	FEMALE	
H	4	6	1	2	1	2	16
E	3	5		2		1	11
S	4	7		4		3	18
MEAN	3.7	6.0		3.0		2.3	15.0
MG*	1			1			2

* temporary male group あるいは solitary male (調査期間 Aug. -Sept., 1987)

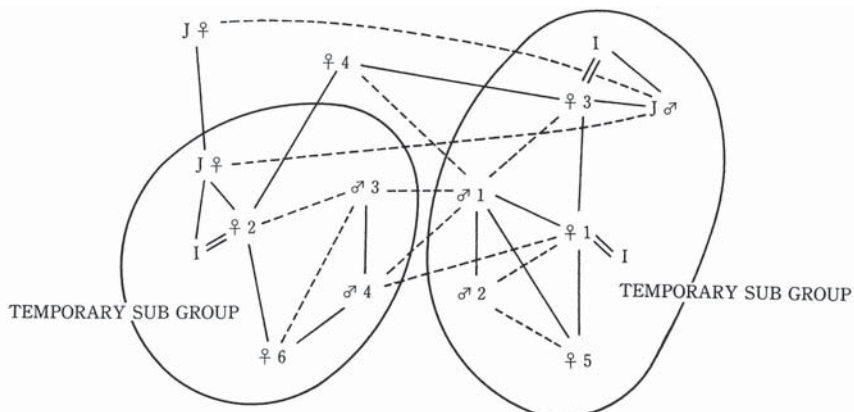


図5 H群におけるサブグループの形成と個体間関係（木村，1994a）

さてそのような調査条件の中でH群の各個体間の社会的な接触や位置関係などを包括的に考慮して描かれたのが図5の模式図である。この図が物語ることを一言でいえば、H群は複数のサブグループが一つにまとまった構成から成り立っているといっていよう。ホエザルだけにとどまらず、オマキザル科の中・大型サル類の中で安定したサブグループが認められた事例を私は他に知らない。したがって、BCIのマントホエザルはきわめて特異な社会構成を獲得したといわねばならない。

ホエザル各種の中でBCIのマントホエザルは突出して大きな群れを形成する傾向があるといわれてきたが、実際に私が観察したいくつかの群れの個体数は、私たちがコロンビア・マカレナ調査地で長期観察してきたアカホエザルよりは少々大きなものの、基本的には同様であったといっていよう。しかし、1点だけ違いがあったのは、それぞれの群れに複数のオトナオスが含まれていたということである。これは社会構造を考えるうえで大きな問題点となり得る。この問題を合理的に理解するために、私はサブグループの存在を仮設し、観察の結果からもそれを支持する資料を得た。このような事態がBCIのマントホエザルに生じた原因として、私は同調査地のホエザルの生息密度の高さを指摘しておきたい。ホエザルは多くの調査地でたくさんの群れが互いに遊動域を密接させながらも可能な限り重複域を避けるという傾向を見せてきた。それ自体が地域個体群の個体数調節機能を持つというには、まだ証拠となる観察が少ないけれど、BCIのように1910年代にいきなり孤立した島となった空間では、ホエザルたちに緩やかな群間関係を形成させる時間的余裕や空間的ゆとりがなかったのではないのかということが想定される。そのように理解すれば、BCIのマントホエザルだけが他の種とは異なった社会構成を持つということの意味が理解され、基本的にはホエザル属はいずれも同様の比較的小さな単雄群を基本としてそれが連続的に分布するような基本的社会構造を持つのだということになる。その内部構造の詳細を長期観察によって確認したのが次章のマカレナ調査地におけるアカホエザルの事例なのである。

3. アカホエザル *Alouatta seniculus* の社会構成

3-1 長期観察対象群 (MN-2群を中心に)

私は1976年から2002年までの27年間にわたってコロンビア中部メタ県の中央部に広がるマカレナ山塊の西部地域に広がる熱帯雨林で霊長類の調査活動に携わってきた (Izawa et al, 1979; 木村, 1977, 1993, 1994b, 2005; Kimura, 1993)。その中でも1987年から2000年までの期間は主としてアカホエザルの集中的観察を実施して、ホエザル属の生態特性を明らかにしたいと考えてきた。調査地はオリノコ川 Rio Orinoco 源流域グァジャベロ川 Rio Gayabero のさらに最上流部から分岐するドゥダ川 Rio Duda の右岸にあって、グァジャベロ川の右岸はすでにアマゾン川 Rio Amason 流域へと連なる森林であることから、私たちはこの地をアマゾンとオリノコの二つの特性を備えた特異な生物相を有する地帯であると理解してきた (Nishimura et al., 1995; JCCSP-CIPM, 1992; Univ. National. Colombia, 1989)。同地では10月下旬から2月中旬にかけて雨がほとんど降らない時期を持ち、私はそれを熱帯季節林 tropical seasonal forest と呼称してきた (木村, 1993; Kimura et al, 1994)。熱帯季節林では植物の年周性 phenology が顕著であるために、植物生産の中でも、新葉の生長や果実の季節偏在など、植食性の動物にとっては季節変化に対応した採食戦略が要求される。樹木の果実と若葉に食物の大半を依存するホエザル属のサルたちにとっては、このような環境は季節ごとに異なった食物採取を余儀なくされるという反面、いつでも何らかの果実が入手可能であるというバラエティの利点がある (Yumoto et al, 1999)。そのような特徴をもったマカレナで、アカホエザルの集中的な研究は1987年から2002年まで断続的に実施された。その成果は日本コロンビア生態学共同研究プロジェクト Proyecto Colombo-Japones de Ecologicas が年報として発行してきた“FIELD STUDIED OF NEW WORLD MONKEYS LA MACARENA COLOMBIA”で報告してきた (研究対象が動植物全般の生態に拡大したために Vol. 10より“FIELD STUDIED OF FAUNA AND FLORA LA MACARENA COLOMBIA”と名称変更, Vol. 13, 1999で終刊)。これらの調査では伊澤紘生がアカホエザルの1群 (MN-1) を、木村がMN-2と名付けられた1群 (図6, 7参照) を、さらに1時期ではあるが、コロンビアの共同研究大学であったロスアンデス大学 Universidad de los Andes (UniAndes) のカルロス・メヒア Carlos



図6 マカレナ調査地のアカホエザル (MN-2群のサルたち)

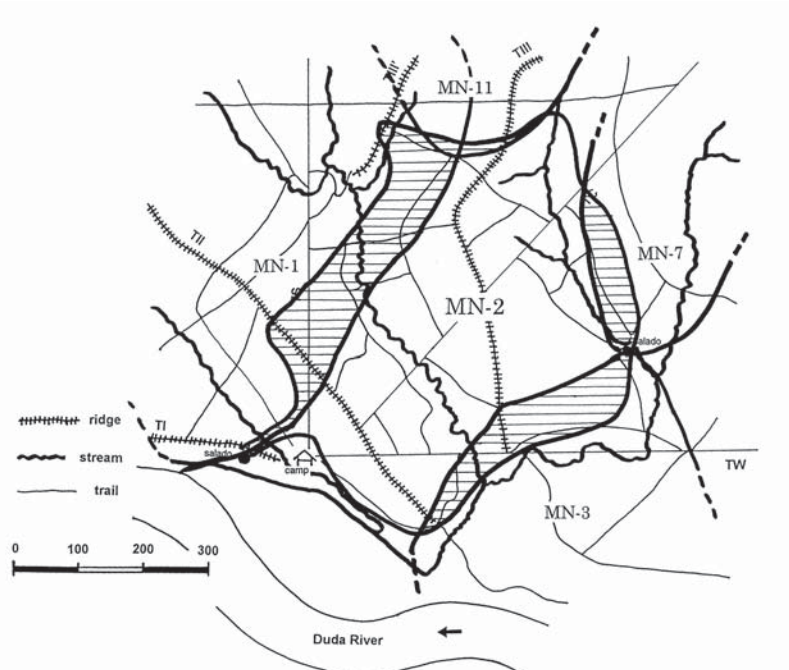


図7 MN-2群の遊動域home rangeと隣接群 (Kimura, 1999)

A. Mejia教授 (Mejia, 1995) が主宰する生態学研究室の学生たちがMN-4群において、個体識別を基礎とした経時観察を行い、報告を重ねた。その情報を基にマカレナにおけるアカホエザルの動態の詳細が逐次明らかになっていったのである。

さて私が観察の対象としたMN-2群は調査地の中央部に位置し、河岸の崖を利用して土を採食し、ドゥダ川からおよそ600m南西奥までを固有の遊動域としていた。その周囲にはMN-1, MN-3, MN-4などの群れが存在し、その境界では頻繁に遭遇する（あるいはわざわざ出会いに向かう）群れ同士の巨大な音声による鳴き交わしが森を揺るがしていた（図7）。これを群れ間のvocal battleなどということもある。

MN-2群の個体数は集中調査期の16年間にわたって極めて安定的であり、11頭から14頭の範囲で推移してきた。これはMN-1の個体数が不安定に変化し、遊動域内に新たな小グループの形成が観察されており (Izawa, 1997), のちに群れ自体がいくつかの小グループに分裂、もしくは消失したものと推測された (Izawa, 1999) ことなどと比較すると、MN-2群が長期にわたって安定的な個体数を維持してきたことは特異なことであろう (Kimura, 1992, 1997, 1999など)。

3-2 個体群の動態とその変動要因

集中的な調査期間の前半の1987年から2005年の9年間で、MN-2群の出産と個体数の変動が詳細に記録された (kimura, 1997) たので、その資料を基にアカホエザルの個体数変動の実体を考察してみたい。9年間の調査期間中に19例の出産が観察された。その中で17例についてあかん

表4 MN-2群の性・年齢構成の推移 (kimura, 1997)

Age-sex class	88/3	89/3	90/3	91/1	91/3	92/3	93/3	94/3	95/3	96/3
♂ adult	2	2	1	2	1	1	2	2	2	1
sub-adult	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
juvenile	2	3	3	2	2	2	2	2	2	
infant	1	1				1	1	1		1
♀ adult	4	4	4	4	4	4	4	4	3	4
sub-adult									1	1
juvenile	1	1	2	2	2	1	1	2	1	2
infant		2	1			2	2	1	1	2
sex-unknown onfant				2						
total	11	14	12	13	12	12	13	13	11	12

ぼうの性が確認されており、オス・メス比は6:11となり、オスの性比は0.353であった。つまりメスの出産のほうがおスよりほぼ2倍の多さであったということになる。これが観察事例数が少ないことによるものなのかどうかはよくわからないが、長期にわたってこの傾向が続いているということは記録する必要があるだろう。

一方、あかんぼうの消失という現象が個体数変動に大きな影響を与えていることも明らかである。9年間の観察の中であかんぼうが生まれなかったのは2年のみであって、それ以外にはほぼ複数の個体が生まれていることになる。それでも群れ全体の個体数に大きな変化が生じない主たる原因はあかんぼうからこども期における消失率の高さによるものであるものと推測される。このデータでは19事例中、3頭のあかんぼうが観察期間後に生存確認されていたため、16事例について検討することとなる。その結果、1歳未満での消失率は57.1%、2歳未満での消失率はじつに71.4%となっている。大人のメスはほとんど変化することなく生存が確認され、また、MN-2ではオトナオスの消失（死亡を含むが、死亡そのものが確認されたことはまだ1例もない）がこの10年間で2例しか知られてはいない。そのうち1事例はハナレザル・オスの群れへの接近に伴うアルファー・メール (α -male, 群れ内で最優位のオス)の交代によるものであり、出入りを含めると個体数の変化は相殺されている。また、比較的若いオスが複数消失したことがわかっているが、そもそも群れへの加入時期も不明確なものが多く、群れで生まれ育ったオスが成熟期前に群れを離れたという確証のあるものは3例を数えるのみである。このような資料から読み取れることは、オトナオスの交代が少ない単雄群では、こどもの出産と死亡がほぼ拮抗して、わずかに生き残った未成熟オスが群れを離れ、成長した未成熟メスと高齢で死亡等の理由によって群れから消失する個体とが適当にバランスすることによって、群れの個体数の安定性が図られているということになる。

3-3 社会的調節機能としての子殺し

私が観察していたMN-2群では、1991年に子殺しInfanticidesが発生した。この間の事情はすでに詳述した (Kimura, 1992) ので、ここでは繰り返さないが、単雄群であるホエザル属では、

すべての種でこの行動が認められていると考えられる。私はBCIの観察では、マントホエザル*A. Palliata*の子殺しを確認してはいない。しかし、彼らの社会構成が2つのサブ・ユニットからなることを示して、大きな個体数の群れの正体が単雄群社会の連結によることを明らかにした。そこから考えると、それぞれのサブ・ユニットの中でのオトナオス間の優劣や社会的成熟の差などが誘因となって子殺しが生起することは何ら不思議なことではないであろう。子殺しという一見不合理で誰にとっても意味がないように見える行動にも、オスにとっての繁殖戦略とメスのための自己の性選択における有利な行為とが一致した（結果としての）目標となった社会的所作であるということが理解されるだろう。

伊澤らが観察していたMN-1群では、オトナオスの出入りが激しく生じ、また群れ内のアルファ・メスと、より若いオスの間の抗争的關係から、集団内での争いが頻発し、その結果として、あかんぼうの死亡する事例が多数報告(Izawa, 1997, 1999他多数の報告がある)されている。このような事例とMN-2群の個体数変動の経過を合わせて考えると、ホエザルの群れ社会におけるオスの安定性の重要性が良く理解されるのである。ホエザルの群れの個体数にある一定の上限が認められるということも、このように社会的な要因を背景に考えることによってその意味するところが明らかとなる。

3-4 個体数変動の多様性、限定要因と社会構造

先に私は、MN-2群の個体数が長期にわたって11頭から14頭の間を推移しているということ（表4参照）が、その最大の理由はオトナメスがほとんど変わらない（消失事例が2件しかなく、若いメスが1頭オトナになった以外に変動がない）という点で説明がつく。さらにMN-2群ではオス間の抗争が少なく、オスの移出入もオトナオスについては2例、未成熟個体が数例あるにとどまるのである。このような事例だけを見ていると、ホエザルの集団はあたかも争いを好まず、互いに無関心であるかのようにも見えるかもしれない。しかしMN-1群のようにオス間の抗争的關係が絶えることなく、またそれに伴ってメスの消失や子殺しと思われる行動が頻発する。最終的には1997年ころには群れそのものが外形的には崩壊し、そこに残存していた小グループもまた、消失してしまった事例も見出されている。

このようなマカレナ調査地の事例からは、オトナオスの不安定性が引き金となって、群れ全体が安定を欠き、長期にわたって混乱が持続するということがありそうだ。それに引き換え、オトナオスがいったん安定的な位置を占めると、群れの構成そのものは安定化し、長期にわたって、出産・死亡等の自然要因が優位になって強固で安定的な群れ構成が出来上がるのであろう。ただし、そのような安定性を保障するような群れの個体数は限定的であって、MN-2群が最大14頭までの集団で維持されているのは興味深い現象である。

MN-1, MN-2の東側から南にかけての領域にはMN-4と命名された群れが存在していた。この群れは1995年ころには18頭という大きな集団になっていたが、その後分裂した模様で、2つの小集団が観察され、その後様子がわからなくなってしまったという(UniAndesの学生たちのpersonal communication)。他方、MN-1群は最大9頭を超えることがなく、最終的には消滅して

しまったわけであるから、アカホエザルが群れとして安定的に長期間にわたって維持されるためには10頭から14頭程度の個体数が持続される必要があるということがわかる。そのような個体数の力は隣接する他の群れとの関係においては必要であり、かつ、群れ内の個体間関係を社会的にうまく調整するには大きな集団では困難が付きまとうことになる、というのが、アカホエザルの社会を成立させている個体にかかる行動力学上の制限要因なのである。したがってホエザルは大きな群れをつくるのが困難であるといえよう。

4. ホエザル属の社会構造の基本的形態とバリエーション——結論に代えて——

前章で、ホエザル属が全体として大きな群れを維持できない理由が垣間見えてきたように思える。ホエザル属のそれぞれの種は、いずれも比較的小さな集団を単位として生活している。その背景には彼らの社会的行動の単調さ、非活発さが潜んでいるとともに、そのような彼らが常に近接した状態で日々を過ごしているという社会的な状況が関係している。隣接した集団との間で交わされる咆哮の際には、群れ内のすべての個体が互いを注目し合いつつ、他集団と対峙しているという情景が目撃される。そのような結束の固さは、日常的に樹上で互いに毛づくろいgroomingすらせずに休息している状態のサルとは別種のようにも映る。さらに、群れにハナレザルのオトナオスが接近してきても、オスどうしは激しい音声のやり取りで互いを威嚇し、排除しようとしているのであるが、他のメスや子どもたちには社会的な激変が近づいているという緊張感がまるでないように見える。群れ外から入ってきたオスに追われると、確かにメスは逃げるけれども、すぐにその場にとどまってしまうことも少なくない。そのような際に、あかんぼうがオスに噛みつかれたり、母親から引き離されて転落したりするという事故が発生する。これがいわゆる子殺しの実体なのである。もちろんその結果として、あかんぼうを失ったメスは発情し、あかんぼうを死に追いやったオスとも交尾する。先に私はオスの繁殖戦略と書いたが、それはあたかも結果から見ればそのように見えているということの説明でしかない。遺伝子上の進化という視点でこれを捉えると、明確に戦略なのであるけれども、個体レベルでの認識を欠いた原因と結果という因果関係をそのまま戦略と呼ぶことに、私は大いに抵抗がある。とはいえ、オスの社会的行動が群れの中では何より重要なのだ。

ホエザル社会を下支えするオスザルの一般的傾向として次の諸点を指摘して稿を閉じたいと思う。

- (1) あかんぼう段階での身体上の性差は大きくない。
- (2) 出生時における出生率の性差が認められたが、これがホエザル属において普遍的であるという確証はない
- (3) 死亡率に性差があるという証拠はない。
- (4) 大半のオスザルは未成熟の段階で生まれた群れを去る。
- (5) オスは乗っ取りtakeoverによって群れの最優位の（しかも唯一の）オスとなる。

- (6) 最優位のオスが何らかの理由で消失した際には、そこに劣位にとどまっていたオスがいる場合に限り、最優位オスとなることがある。
- (7) 群れの中では最優位のオスだけが交尾することができる。
- (8) 最優位のオスの将来はなんら保障されていない。
- (9) どんな状況であってもオトナオスどうしは互いに十分な距離をもって他者と離れて位置している。

ホエザル属のそれぞれの種にはもちろん固有の生態学的特徴があり、それが種の地域的拡大と何らかの関係をもつことは明らかである。しかし、それらの特徴をもって種分化しなければならなかったというほどの決定的な社会構造上の差異というものを特定することは困難であった。研究の当初は、BCIのマントホエザルの大きな集団が、種分化上の大きな意味を持つものであるかも知れないと考えて、重点的に調査を行なったわけであるけれど、どうやらそれは見当違いであったようで、比較的小さな単雄群こそがホエザルの社会構造の決定的な特徴であるらしい。そのような特徴をすべてのホエザル属の種が維持しつつメキシコからアルゼンチンまでに分布を拡大していった進化的道程は、社会構造の比較からだけでは詳らかにすることが叶わなかった。これまでに蓄積した食生、群間関係、他種との関係などの資料を社会構造論と突き合わせながら、次なる展開を期待したいと考えるものである。

文 献

- Darwin, C., 1859. *The Origin of Species*.
- De Queiroz, A., 2014. *The Monkey's Voyage: How Improbable Journeys Shaped the History of Life*. Basic Books, New York.
- 柴田裕之・林美佐子訳『サルは大西洋を渡った』みすず書房, 2017.
- Groves, C., 2001. *Primates Taxonomy*. Smithsonian Institution.
- Groves, C., 2005. In Wilson, D. E., and Reeder, D. M. (eds), *Mammal Species of the World*, 3rd edition, Johns Hopkins University Press,
- 伊澤紘生(編), 2000. 新世界ザル・クモザル社会の離合集散性とその適応的意味に関する研究(平成9~11年度文部省科学研究費補助金:基盤研究A2, 研究成果報告書).
- Izawa, K., 1997. Stability of the home range of red howler monkeys. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 11: 41-46.
- Izawa, K., 1999. Social changes within a group of red howler monkeys, VII. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 13: 15-17.
- Izawa, K., K. Kimura and S. Nieto, 1979. Grouping of the wild spider monkey. *Primates*, 20: 503-512.
- JCCSP-CIPM, 1992. The study site: a brief description. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 6: 1-2.
- 木村光伸, 1977. フサオマキザルを追って. モンキー, 153/154: 14-21.
- 木村光伸, 1991. 給餌条件下で観察されたフサオマキザルの群間関係. 名古屋学院大学研究年報, 4: 127-136.
- 木村光伸, 1993. マカレナ熱帯季節林の環境構造. 名古屋学院大学研究年報, 6: 241-251.

- 木村光伸, 1994a. マントホエザルの集団構成についての一試論. 名古屋学院大学研究年報, 7: 139-146.
- 木村光伸, 1994b. オマキザル類の社会. 生物科学, 46(2): 89-94.
- 木村光伸, 2005. マカレナの森と7種のサル—熱帯林における霊長類の同所性・歴史性・多様性をめぐって—. 名古屋学院大学論集 人文・自然科学篇, 41(2): 1-20.
- 木村光伸, 2016. 改訂『地域生態論』晃洋書房.
- 木村光伸, 2018. 行動の社会化と共同性の発達. 名古屋学院大学論集 人文・自然科学篇, 55(1): 1-14.
- Kimura, K., 1988. Forest utilization for food resources of Japanese monkeys at Koshima islet. *The Nagoya Gakuin Univ. Review (Ser. Humanities and Natural Sciences)*, 25: 25-50.
- Kimura, K., 1989. The local community of wild black-capped capuchins. *Annual Report of the Institute of Industrial Science, Nagoya Gakuin University*, 2: 261-271.
- Kimura, K., 1992. Demographic approach to the social group of wild red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 7: 29-34.
- Kimura, K., 1997. Males' life history and their relations of wild red howler monkeys. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 11: 35-40.
- Kimura, K., 1999. Home ranges and inter-group relations among the wild red howler monkeys. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 13: 19-24.
- Kimura, K., A. Nishimura, K. Izawa and C. A. Mejia. 1994. Annual changes of rainfall and temperature in the tropical seasonal forest at La Macarena Field Station, Colombia. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 9: 1-3.
- Mann, C. C., 2005. *1491: New Revelations of the Americas before Columbus*. 布施由紀子訳『1491: 先コロンブス期アメリカ大陸をめぐる新発見』日本放送出版協会, 2007.
- Mejia, C. A., 1995. *Fauna de la Serranía de La Macarena*. Amazonas Editores y Ediciones Uniandes.
- Milton, K., 1977. The foraging strategy of the howler monkey in the tropical forest of Barro Colorado Island, Panama. Ph D. Dissertation, New York University.
- Milton, K., 1982. Density quality and demographic regulation in a howler monkey population. *In: The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press.
- Nishimura, A., K. Izawa and K. Kimura, 1995. Long-term studies of primates at La Macarena, Colombia. *Primate Conservation*, 16: 7-14.
- 佐藤静枝, 1992. 野生フサオマキザルの体重変化を追う. モンキー, 243: 16-21.
- 瀬戸口烈司, 渡辺毅, 近藤四郎, 1981. 南米ザルは偽似ハイボコーンを持っているか. 人類学雑誌, 89: 7-26.
- 瀬戸口烈司, 1983. ホエザルの上顎臼歯の個体異変と臼歯の構造から見た南米ザルの系統. 人類学雑誌, 91: 1-10.
- Springer, M. S. et al. 2012. Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primates diversification inferred from a species super matrix. *ProS One*, 7: e49521.
- Universidad Nacional de Colombia, 1989. *La Macarena: Reserva Biológica de la Humanidad, Territorio de Conflictos*. Centro Editorial, Universidad Nacional de Colombia.
- Víctor A-R, I. M. González-Perez, A. Garmendia, M. Solà and A. Estrada, 2013. The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler monkey populations in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Landscape Ecology*, 28(9): 1717-1727.
- Yumoto, T., K. Kimura and A. Nishimura, 1999. Estimation of retention time and distances of seed dispersed by two monkey species, *Alouatta seniculus* and *Lagothrix lagothricha*, in a Colombian forest. *Ecological Research*, 14: 179-

191.

Xijun, N., D. L. Gebo, M. Dagost, J. Meng, P. Tafforeau, J. Flynn and K. C. Beard, 2013. The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. *Nature*, 498: 60–64.