第11章 サルの人口学

大沢　秀行

人口学という学問がある。人間の人口動態を研究する学問分野であるが、サルでも寿命は何年か、何歳ぐらいで何頭ぐらい子供を生むのか、という問いが生ずる。サルの人口学はこうした個体数の変化を基にしてサルの生活を明らかにしようとする。

人間の人口学は、時々新聞に掲載される国勢調査として知られている。国民の健康状態を反映する年齢別生存率、結婚年齢の傾向が影響する年齢別出産率などが公表され、それに基づいて将来の日本の人口動態も予測されている。サルの人口学も本質的にこれと同じで、サルの生活史を反映し、かつ個体数の将来を予測するものである。この章ではそうしたサルの人口学の基本とその適用例を紹介する。これまで集められてきたニホンザルの死亡や出産の人口学的資料を用いて、まず、ニホンザルの個体数動態と各人口学的資料の算術的関係を実地に示しその検討を行う。これを基に餌づけされたニホンザルの人口動態と野生群のそれとの相違を分析する。さらに野生群での実例を吟味、その人口学的特性の検討を基に野生群保護にどのように寄与できるか考える。

一　サルの個体数と人口学

高崎山自然動物園には、「ただいま一〇〇〇匹」というような看板が公園の入口に立てられている。餌づけが始まって二〇年ほどたった頃からのことである。初期の高崎山自然動物園は一八〇頭ばかりの野生群を餌づけして一九五三年に開園したが、餌を与えつづけたため、群れは急速に成長していった。他方、自然の群れでは個体数のある程度の増減はあるものの、このような急速な増加はない。むしろ生息環境の悪化などで個体数減少や絶滅している地域すらある。サルの個体数は、食物条件など環境に大きく支配されながら変動する。

個体数の変動は、人間の場合はで人口学（Demography）と呼ばれる学問分野が扱っている。動物の生態学のなかでは個体群生態学（Population Ecology）とも呼んでいる。ある一定地域に生息するある種の動物の集団を個体群と呼んでいる。本

章では個体群（population）はなるべく集団と呼んでおくが、その意味は一般的な集団という意味ではなく、上記の個体群の定義に従う。ある集団の個体数の消長がどのようにして決まるかを明らかにしようということである。

この章では人口学の基本概念の説明とともにニホンザルの集団を実際に調べて得た人口学的資料を示そう。資料は、大分県高崎山[185][230][184]と滋賀県霊仙山[229]で私たちが長年にわたって調べた資料を中心とし、他に文献資料を加えた。人口学では、サルの生死、出産等を個体ごとに詳しく知る必要がある。上記調査では入れ墨による個体識別を行い、それらの厳密な追跡調査を行って資料を収集した。

ある地域のサルの集団内の個体数は、出産と死亡、それに移出と移入の四つの要素によって変動する。これを人口学的変数と呼んでいる。これらの数の消長を体系的に理解するためいくつかの概念が用いられている。私たちが新聞等でときおり目にする平均寿命、平均余命、平均世代間隔、人口増加率、（特殊）出産率、生命表などである。これらを理解しながら人口学的分析の方法を検討しよう。

集団内の個体数の変動を分析するとき、ニホンザルでは雌雄で群れ移出入の様式が異なっていることをまず考慮する。雄の大部分は成年に達するまでに群れから出て行く。しかし雌は群れの分裂でもないかぎりほぼ全員生まれた群れで過ごし、そこで子どもを産む。ニホンザルのある集団について雌だけを考えるなら、移出、移入は一応考慮からはずしてもよい。そこで残るものはマイナス要素の死亡とプラス要素の出産である。その各々について考える。

❶ 死　亡

まず死亡の要素が年齢とともに変化する点に焦点を当てる。一〇〇〇頭の新生個体がいるとして、これが毎年何頭生

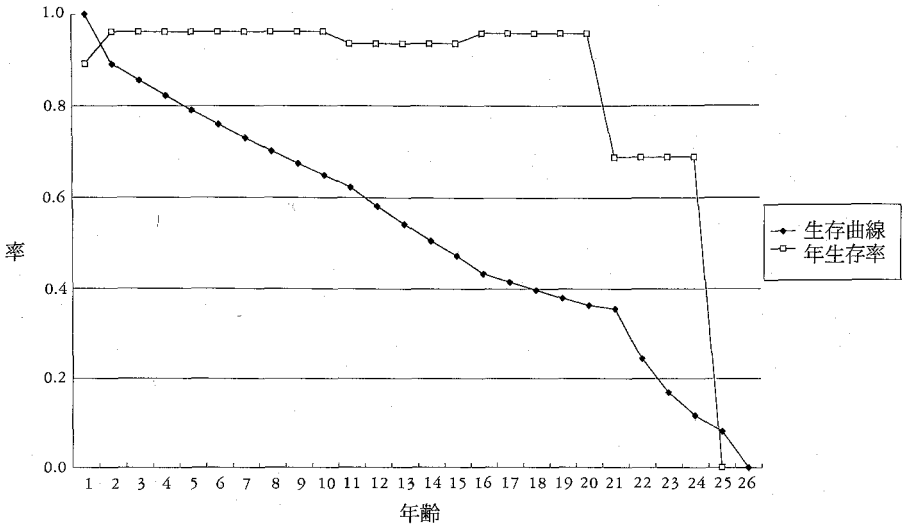

図 11-1　ニホンザル高崎山群の雌の生存曲線

き残り何頭死ぬかを調べる。高崎山の例（餌づけ群）では年齢とともに少しずつ死亡し、二五才までにすべてが死ぬ（表11-1　生命表）。これは年齢に対する個体数減少のグラフとしても描ける。この減少のグラフを生存曲線（図11-1）と呼んでいる。図では一〇〇〇頭の代わりに生まれた総数を一〇〇パーセント（$l_0=1.00$）とし年齢 x 才における生存率を l_x/l_0 で示してある。この資料を基礎にして生存と死亡についていろいろなことがわかってくる。年ごとに生き残る率（年生存率）は出産年に八九パーセントと少し低く（初期低生存率期）、その後はほぼ九五パーセント以上を保ち（幼壮年高生存率期）、二〇才までいたる。二〇才を越えると六八パーセント程度となり（老令低生存率期）、この資料では二五才ですべて死亡する。この生き残りのパターンは動物のなかでは比較的人間に近く、三〇パーセント程度の個体が老令期にはいる二〇才まで生きているといえる。ただしこの例は餌づけ条件下であり、野生群では後述するように、もっと早く死ぬことが多いようだ。

平均寿命は文字どおり集団における平均的な寿命であるが、

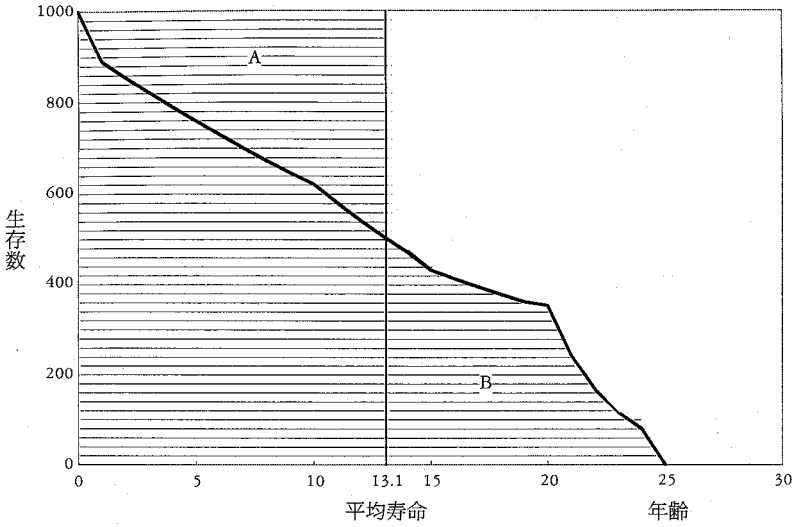

図 11-2　生存曲線と平均寿命（高崎山雌）

この生存曲線からそれを知ることができる。生存曲線は、グラフをY軸のほうから見ると例えば一〇〇個体の寿命を短命な個体から順に上から並べた横棒グラフと読める（図11-2）。平均寿命はこの棒グラフの平均である。平均寿命までに死んだ個体の平均寿命までの年数の総計と、平均寿命以上生き残った個体の生存年数の総計は等しくなるから、図解的にはAとBが等しくなるように引いた線が平均寿命のラインとなる。グラフの面積を求めることによってこの数値は得られる。高崎山の例では一三・〇年となった。なお、最長寿命は、この資料では二四才であったが、高崎山その他の餌づけ群では三〇才近くまで生存する例もまれにはある。しかし二五才を越えて生存する個体は極めて少ない。それでも二四年の最長寿命まで生存した個体が全体の八パーセントにおよぶということは、他の哺乳動物ではまれであるばかりでなく、[187] ニホンサルをはじめとするマカク類でも餌づけ条件下でこそ生じることのようである。

表 11-1 生命表（高崎山群・雌）

年齢	生存数 ×1000[1]	年死亡数 ×1000	生存率	年死亡率	年生存率	平均余命	平均死亡年齢	出産率	出産数 /1[2]	母娘の年齢差と個体数[3]	構成[2]	年齢群構成[2]	年齢群構成(%)	構成×出産[2]
x	$1000 \cdot lx$	$1000 \cdot (l_x - l_{x+1})$	l_x	$dx = (l_x - l_{x+1})/l_x$	$1 - d_x$	e_x	$e_x + x$	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$	$C_x = \lambda^{-x} \cdot l_x$	ΣC_x	ΣC_x (%)	$C_x \cdot m_x$
0	1000	110	1.000	0.11	0.89	13.0	13.0	0	0	0.000	1.000	1.000	0.150	0.000
1	890	35	0.890	0.039	0.961	12.1	13.1	0	0.000	0.000	0.804			0.000
2	855	33	0.855	0.039	0.961	11.2	13.2	0	0.000	0.000	0.698	2.634	0.394	0.000
3	822	32	0.822	0.039	0.961	10.4	13.4	0	0.000	0.000	0.606			0.000
4	790	31	0.790	0.039	0.961	9.6	13.6	0	0.000	0.000	0.526			0.000
5	759	30	0.759	0.039	0.961	8.8	13.8	0.347	0.263	1.317	0.457			0.158
6	729	28	0.729	0.039	0.961	8.1	14.1	0.347	0.253	1.519	0.396			0.138
7	701	27	0.701	0.039	0.961	7.3	14.3	0.347	0.243	1.703	0.344			0.119
8	674	26	0.674	0.039	0.961	6.7	14.7	0.347	0.234	1.870	0.299			0.104
9	647	25	0.647	0.039	0.961	6.0	15.0	0.347	0.225	2.022	0.259			0.090
10	622	41	0.622	0.066	0.934	5.4	15.4	0.341	0.212	2.121	0.225			0.077
11	581	38	0.581	0.066	0.934	4.8	15.8	0.341	0.198	2.179	0.190			0.065
12	543	36	0.543	0.066	0.934	4.2	16.2	0.341	0.185	2.220	0.160			0.055
13	507	33	0.507	0.066	0.934	3.7	16.7	0.341	0.173	2.247	0.135			0.046
14	473	40	0.473	0.066	0.934	3.2	17.2	0.341	0.161	2.260	0.114			0.039
15	433	19	0.433	0.043	0.957	2.7	17.7	0.261	0.113	1.695	0.094	3.051	0.456	0.025
16	414	18	0.414	0.043	0.957	2.3	18.3	0.261	0.108	1.730	0.081			0.021
17	397	17	0.397	0.043	0.957	1.9	18.9	0.261	0.104	1.760	0.070			0.018
18	380	16	0.380	0.043	0.957	1.5	19.5	0.261	0.099	1.783	0.061			0.016
19	363	8	0.363	0.043	0.957	1.1	20.1	0.261	0.095	1.801	0.053			0.014
20	355	111	0.355	0.312	0.688	0.8	20.8	0.153	0.054	1.086	0.046			0.007

21	244	76	0.244	0.312	0.688	0.5	21.5	0.153	0.037	0.785	0.029		0.004
22	168	52	0.168	0.312	0.688	0.3	22.3	0.153	0.026	0.566	0.018		0.003
23	116	36	0.116	0.312	0.688	0.1	23.1	0.153	0.018	0.407	0.011		0.002
24	80	80	0.080	1	0	0.0	24.0	0	0.000	0.000	0.007		0.000
25	0	0	0.000			0.0	25.0		0.000	0.000	0.000		0.000
合　計	1.000					5.357	2.801	31.069	6.684	6.684	1.000	1.000	1.000

注 1）出産数を 1000 とした値
　 2）出産数を 1.000 とした値

	近似値	正確な値
3）本文および数式による説明の BOX 参照	平均世代間隔 ： $T_1 =$ 11.092	$T_2 =$ 10.133
	年間集団増加率： $\lambda_1 =$ 1.097	$\lambda_2 =$ 1.107

❷ 出　産

出産の要素についても、年齢に伴う変化として検討する。この一連の分析は雌だけで行っているので、出産数、出産率も娘の出産だけについて考える。餌づけ下では雌は四歳半頃に発情し、満五歳で子どもを産みはじめるものが多い。各年齢における出産率は雌当たりどれだけ子どもが産まれたかを調べればよい。表11-1にその数値が示されている。高崎山では出産率は初産年齢の五才で〇・三四七となり最も高い出産率を示す。出産性比はほぼ一対一なので、雄の子どもを合わせた出産率は〇・六九四となる。雌三頭のうち二頭が出産していることになる。個体で考えると、三年に二回生むことになる。出産率は一四才ぐらいまで、ほぼ同じ率を維持するが、一五才頃から下がりはじめ、二〇才では〇・一五三、雄の子どもを会わせると〇・三〇三、すなわち三頭に一頭ぐらいしか出産しなくなる。

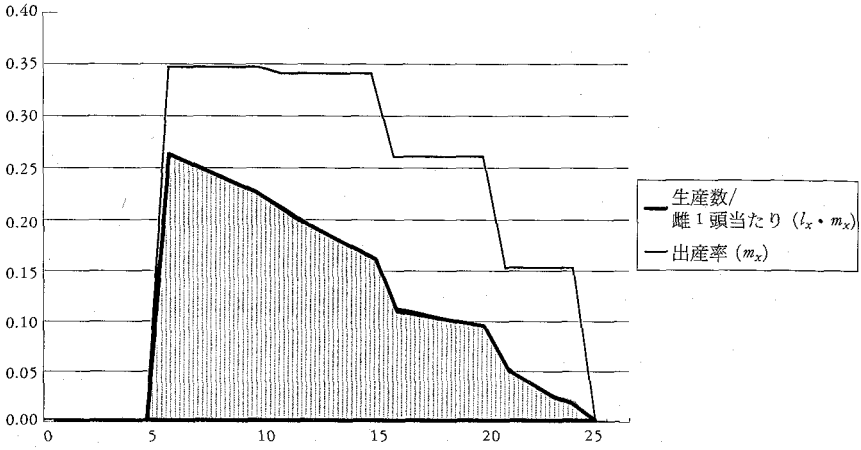

図 11-3　出産率と群の出産数（高崎山雌）

❸ 集団としての出産率

前節で示した年齢別出産率は最長寿命まで生き延びた雌たちがどのように子どもを産むかということを示したものである。集団としては最長寿命を全うしないで死んで行く個体があるので、それだけ産まれてくる子どもの数は減少する。集団としての出産率は死んで行く雌達の数を考慮しなければならない。人口学的計算では、この集団の出産率は各年齢ごとに生存率（l_x）と個体の出産率（m_x）をかけた値（$l_x \cdot m_x$）で示される。表11-1のなかで出産数／一で示されたものである。数値は一頭の雌が生む数として示されている。すなわちはじめに一〇〇〇頭の雌がいるとすると、五歳になったときに生存者は九六一頭（$l_5 \times 1000$）その出産率は〇・三四七であるので集団としての出産数はそれらを掛けた値、二六三頭となる。グラフで表すと図11-3となる。そしてその各年齢の集団の出産率の合計は次世代の数となる（$\mathrm{M}(l_x \cdot m_x)$）。この値は約二・八となる。はじめ一〇〇〇頭雌がいたとすれば、それらが死に絶えるまでに次世代である雌の子どもが二八〇〇頭産まれることということである。図解的に示すと

$l_x \cdot m_x$ のグラフが囲む面積（積分値）となる。母親の世代が生まれたときの数が一（一〇〇パーセント）で、次世代の数が二・八ということは、一世代の間に二・八倍になるということである。

❹ 世代間隔

では一世代とは実際には何年を指すのか。人間では一世代を常識的に約三〇年ぐらいとしているが、これは父系社会における父親と次世代である長男との年齢差に近いものだろう。女性の例で示すと、長女が二五才で、次女が二七才で、三女が二九才で生まれたとすると、母娘の平均年齢差、すなわち世代間隔は $(25+27+29)/3=27$ となる。つまり世代間隔は母子（娘）の年齢差の平均なのである。ある集団の平均世代間隔は、x 才で生まれる赤ん坊の数（母親の生存率×個体の出産率：$l_x \cdot m_x$）と年齢差 x 年をかけた数、すなわち母親が x 才のときに産まれたコドモと母親の年齢差の合計（$x \cdot l_x \cdot m_x$）を求め、さらに各出産年齢すべてを合計した値、$\Sigma(x \cdot l_x \cdot m_x)$ を生まれた赤ん坊の総個体（$\Sigma l_x \cdot m_x$）で割ることによって得られる。すなわち $\Sigma(x \cdot l_x \cdot m_x)/(\Sigma l_x \cdot m_x)$ が平均世代間隔ということになる。[14] 高崎山の資料で得られた世代間隔は一一・一年となった。平均寿命より少し低い数になったのは、平均寿命以降は平均寿命以前より出産率が低下しているためである。人間の女性の場合は生涯の半ばで出産はやめてしまうので、平均世代間隔は平均寿命に比べずっと短いものになる。

❺ 集団の個体数増加率

前二項で一世代、一一・一年で二・八倍になることがわかった。それでは一年間にはどの程度増加するのか。これはいわゆるねずみ算や銀行の複利計算と同じ計算である。この算出には先に求めた世代間隔から算出する簡便法と、正確な算出法があるが、まず前者の簡便法を用いる。年当たり増加率をλ_1とすると、λ_1の一一・一乗が二・八ということになる。$1 \cdot \lambda_1^{11.1} = 2.8$である。すなわち$\lambda_1 = (2.8)^{1/11.1}$であるが、最近のパソコンや関数計算機は$\lambda$を簡単に計算してしまう。例えば表計算ソフトのエクセルではλ_1= POWER(2.8, 1／11.1)であり、答えは一・〇九七、約一・一である。すなわち一年間に一・一倍、一〇パーセントほどの増加率ということになる。

増加率の正確な計算法は年齢別出産率と年齢別生存率から直接集団の年増加率を計算する方法である。原理としては一定の年齢別生存率（l_x）、年齢別出産率（m_x）をもつ集団は一定の増加率（λ_2）、一定の年齢構成（$\lambda_2^{-x} \cdot l_x$ 次項参照）をもつこと、およびその安定年齢構成の集団からは一だけ新生児が産まれるという数式を用いる（数式説明ＢＯＸ参照）。この数式のλ_2の解を求めればよいことになる。このような複雑な式は代数的には当然解けない。したがって、パソコンなどで正しい解が出るまで試行錯誤的に数値を代入する。その結果この資料ではλ_2は一・一〇七という数値を得た。平均世代間隔（T_2）は前段の簡便法とは逆にこの増加率から計算する。すなわち$\lambda_2^{T_2} = 2.8$（一世代で増加する比率）でT_2は一〇・一年という値を得た。この数値に基づくと、集団からある年に一だけ子どもが産まれるとすると、そのときの総個体数は六・六八四頭（$\Sigma(\lambda_2^{-x} \cdot l_x)$）となる。例によって一〇〇〇頭単位で考えると、一歳以上の雌たち五六八四頭から一〇〇〇頭のアカンボウが生まれたということになる。最も実際に子どもを産む雌は五歳以上である。このあたりの計算の説

BOX

《人口学的諸量 ── 数式による説明》

x 才における生存率：l_x

平均余命：$e_x = 1/2 + \sum_{i=x}^{\infty} l_x$

平均寿命：$e_0 = 1/2 + \sum_{x=0}^{\infty} l_x$

x 才における出産率：m_x

x 才における集団の出産率：$l_x \cdot m_x$

集団の一生の間（平均世代間隔）の出産数：$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty}(l_x \cdot m_x)$

平均世代間隔（近似）：$T_1 = (\sum_{x=0}^{\infty}(x \cdot l_x \cdot m_x) / \sum_{x=0}^{\infty}(l_x \cdot m_x)$

個体数増加率（近似）：λ_1，$R_0 = \lambda_p^{s.p}$

個体数増加率（正確な値）：λ_2

安定齢構成集団における等式：$\sum_{x=0}^{\infty}(\lambda_2 \cdot l_x \cdot m_x) = 1$

を解いて求める

平均世代間隔（正確な値）：T_2，$R_0 = \lambda_2^{T_2}$

安定齢構成集団における年齢構成：$C_x = \sum_{x=0}^{\infty}(\lambda_2^{-x} \cdot l_x)$，$C_0 = 1$

明は生態学の教科書に詳しい。[116][102] また上に掲げてある説明BOXも参照してもらいたい。

❻ 年齢構成

年齢構成と個体数の増加率は密接な関係がある。人間の年齢構成を示す人口ピラミッドでは「釣り鐘型」をしたものは増加の鈍い集団、「裾の広いピラミッド型」は増加率の高い集団だといわれている。生存曲線や年齢別出産曲線が変化せず、かつ個体数が増減しない集団では、年齢構成の図（年齢ピラミッド）は生存曲線の図と等しくなる。増加中の集団では、裾広がりの人口ピラミッドと同じく幼齢個体が多くなる。年増加率が λ で現時点の出産数が一とすると、x 年前には λ^{-x} 個体生まれたはずである。そして現時点ではそのうち l_x の率で生存しているはずであるから、現時点で x 才の個体は $l_x \cdot \lambda^{-x}$ 頭となる。λ に λ_2 の数値を当てはめると総個体数は $\Sigma(l_x \cdot \lambda^{-x})$ で、六・六八四頭（表11-1参

照）となる。

以上の各項目の相互関係で重要な点は、生存曲線、齢別出産率曲線が一定であると、集団はある一定の年齢構成になり、個体数増加率も一定のものになるという点である。生存曲線と齢別出産曲線が一定であれば、どのような構成から出発しても集団が存続していればやがて一定の集団構成比、一定の個体数増加率に収束して行くことが理論的に明らかになっている。

❼ 実際の個体群調査（センサス）との比較

これまでの計算に基づく資料は、高崎山の一〇〇〇頭以上の個体数のうち、四一二頭の数年間の生存率と延べ三〇四年・頭分の出産率の資料であり、標本抽出の誤差がありうる。このため調査期間中の個体数調査（センサス）によって得られた実際の集団の増加率および、年齢構成と比較しなければならない。高崎山におけるセンサスは一九五〇年から始まり、はじめは数年おきに、一九七〇年からは毎年行っている。個体追跡による人口学的資料が得られているのは一九七〇～一九八〇年であり、その間は毎年一・〇六七倍の率で増加している。先の人口学的資料から得られた正確な増加率（λ_2）が、一・一〇七であり、幾分人口学的資料による増加率のほうが高い。ところで高崎山の群れは毎年相当数の捕獲が行われており、全数に対する捕獲の割合はこの資料の最終期五年間の資料では三パーセント（一九七四）から一二パーセント（一九七八）におよんでいる。一九七三年以前については資料が不正確であるが、ほぼ一九七四年の状態に準じると考えられている。捕獲個体の性・年齢についてはオトナ雄、離脱時期の若雄が多いという他は不詳であるため、捕獲が集団の数に与える影響の程度は明確ではないが、もし雌が三パーセント程度の捕獲率であれば、死亡出生の過程

から算出された集団の増加率は三パーセントの捕獲を補正して、1.067/(1.00−0.030)＝1.100となり、人口学的資料による増加率にかなり近くなる。四パーセントの捕獲で増加率は一・一一一となるから算定値一・一〇七はまず妥当な数値といえるだろう。実際の年齢構成についても調べておこう。センサスはでは、アカンボウ（〇才）、四才までの性を区別しない各年齢の個体、五〜六才のワカ雌、七歳以上のオトナ雌という年齢区分をしているが、ここでは、概略〇才、一〜四才、五才以上の三段階に分ける。それぞれ、一五パーセント、四〇パーセント、四五パーセントとなった。人口学的資料による構成では、これがそれぞれ一五パーセント、四〇パーセント、四五パーセントとなりまったく一致した。母親が捕獲され、時には、そのアカンボウやコドモも同時に捕獲されることが多いので、雌については捕獲の影響は年齢に偏りがなく、両者の構成は一致したのだろう。

二　雄の人口学

集団の増加率を考える場合、多くの生物種では出産に関わる性である雌を問題にすればすむ。雄については、雄独自の現象に注目するときにはじめて人口学的分析が意味をもってくる。はじめにも述べたように、ニホンザルの雌は群れ分裂でもないかぎり生まれた群れにほぼ全員残留する、雄は反対に、オトナになるまでにほとんどの個体が生まれた群れから移出する。雄独自の現象である移出は雌の死亡と同じような人口学的表記ができる。雌における死亡に加え、移出の項を設ければよい。残念ながら移出した雄の消息を確認することは一般に大変困難である。高崎山のように隣接して大きな群れがいて移出個体の多くがそれらに移籍する場合でも、一部は高崎山以外に移出していくので正確に移出と

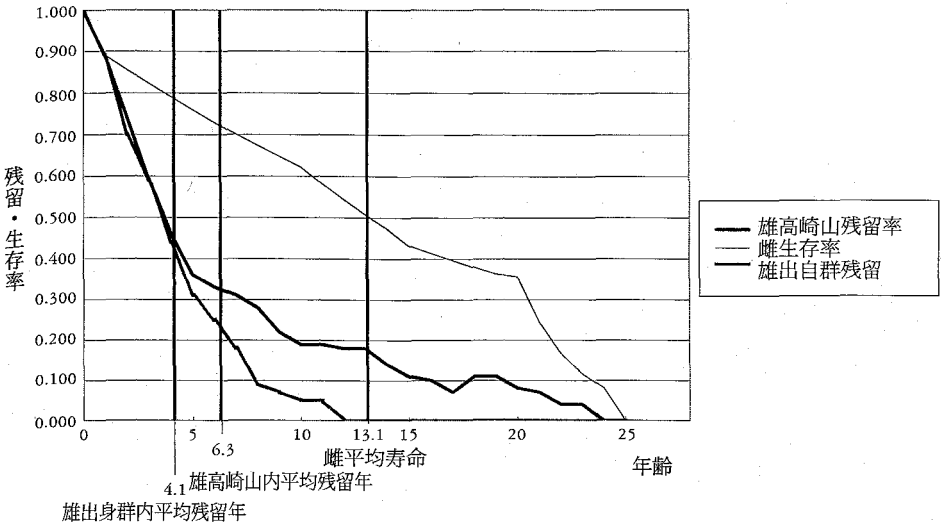

図 11-4　高崎山雄の群残留（高崎山）

死亡数を確定することはできない。そこでここでは、移出と死亡を合わせて消失としておく。雄の消失したものの残りを残留数とすると、年齢別残留曲線（f_{1x}）が雌の生存曲線と同じように描ける（図11-4）。さらにこの残留率は出生した群れ（出生群、出自群ともいう）への残留率（f_{1x}）と、高崎山内隣接群への移籍を含む高崎間内残留率図（f_{2x}）とに分かれる。雌の平均寿命と同じ概念で雄については平均残留年が算定できる。出生群平均残留年は四・一年、高崎山平均残留年は六・三年である。なお図中には参考までに雌の生存曲線も描いてある。もし仮に雌雄の死亡率が同じであれば、グラフで、雌の生存曲線と雄の残留曲線の間の数は、移出してからもまだ生存している雄を表していることになる。もっとも高崎山から離れて生活する雄の生存率は群れ内に生息する雌の生存率に等しいという保証はない。知られている他の動物の例では移出した個体の死亡率は一般に高くなるようだ。

雄の残留曲線が計算されると、それに基づき理論的年齢構成が算出できる。計算方法は雌と同じである。すなわち現時点での出生個体数を一（頭）とすると、その時点での x 才の個体つま

りx年前に生まれた個体は集団の増加率λから算定してλ^{-x}頭となる。そしてその残留率はf_xであるから、現在のx才の個体数は$\lambda^{-x}\cdot f_x$頭となる。雌と同じくセンサス資料との照合を行ってみると、〇才、一～四才、五才以上（～二三才）の各区分で、センサス資料がそれぞれ、二三パーセント、五一パーセント、二六パーセント、人口学的資料（理論的年齢構成）がそれぞれ、二三パーセント、五〇パーセント、二七パーセントとなった。オトナ雄の捕獲の影響のためかセンサス資料のほうがわずかにオトナ雄の比が低いが、おおむねセンサス値と人口学的資料は一致した。雄においても残留の人口学的資料は妥当なものとみてよいだろう。

以上のように、サルの集団の個体数変動も人間の人口学とまったく同じ方法で解析でき、変動の要素である生存（残留）と出産とをどちらも年齢に依存する数値（関数）として読みとり、個体数の増加率、年齢構成がどのようにして決まるかを明らかにできる。

三　人口学のニホンザル自然集団への応用とその意義

自然集団の個体数変動は、はじめの節で紹介したように生息環境とくに食物条件、捕食者や競合する他種の動物の存在、人為的圧迫等に大きく影響を受ける。その結果として、個体数が増大したり、減少したりする。本節では個体数増加率変動の要素である年齢別出産率と年齢別死亡率が環境によってどのように変化するかを分析する。

私たちがかって調査していた滋賀県の霊仙山では、餌づけ放棄後、群れは自然の生活に戻った。[29] このとき、食物条件の低下に伴う年齢別生存率、年齢別出産率の予測できる変化は、A：〇才児の高死亡率、B：老齢期の高死亡率あるい

は、C：最長寿命の短縮、D：初産年齢の遅延、E：出産率の低下である。実際に観測されたものは、このうちA、D、Eであり、これまでと同じようにそれらから人口学的に計算された集団の増加率も餌づけ中の一・〇九四から餌づけ放棄後の一・〇一〇へと大幅に低下している。なお実際に測定されている集団の増加率は、餌づけ期間中一・一三九、餌づけ放棄後一・〇四九で、計算値より少し高いが、これも当然餌づけ放棄からの時間経過とともに減少の傾向を示している。この計算値と実測値の違いについては分析を加えてはいないが、小集団サンプルの場合は、出生性比が偶然雄に偏るだけでこの程度の差は生じうる。なお計算による個体数増加率がまったくの一・〇〇（〇パーセント増加）になるためには、初期生存率あるいは出産率でさらに八パーセントの減少が必要である。

なお雄に関する移籍・消失もある程度は食物条件と関係しているらしく、餌づけ状態では雄は群れに遅くまで残る傾向があるが、自然状態ではその傾向は低下するようである。

さて、このように霊仙山の集団では、餌づけ放棄後は主として初期死亡、オトナ個体死亡の上昇と出産率の低下がみられた、初産年齢の遅延により集団の個体数増加はゼロに近くなった。野生群の場合、必ず増加率がゼロになるわけではないが、少なくとも餌づけ群で見られる持続的な大幅増加はないといえそうだ。

四　他の野生群との比較および応用

野生群の人口学的資料は、一九七〇年代まではほとんど皆無であったが、一九八〇年代に入り餌づけをしない野生群の調査が進みはじめ、その人口学的資料も蓄積されるようになってきた。ここでは、それらの紹介、比較を行う。とく

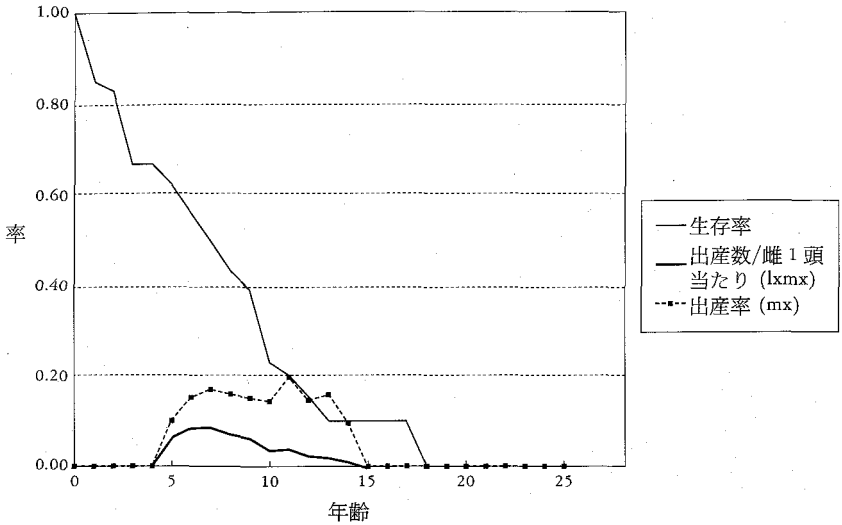

図 11-5　ヤクシマザル雌の生存曲線と群の出産数

に屋久島のヤクシマザルの群れははじめて野生群の精密な人口学的資料の集積が成功した集団で、この集団資料[24]を前節までに示した方法と同じ方法で計算してみる。分析結果は概略図11-5に示すとおりである。増加率の項で計算したごとく各年の出産数／一（雌一個体当たり、一年当たりに換算した出産率）のグラフとx軸が囲む面積が一世代当たりの増加率である。値は〇・五五八となり一世代でほぼ半数に減少する。人口学的計算によればこの集団の一世代は約七・四三年であり、年当たりの増加率は〇・九二すなわち約八パーセント（1.00－0.92）の割合で減少することになる。

屋久島で調査されている集団は消滅する集団が多いという。この計算では雌一〇頭の集団が三〇年で一頭以下（10×0.98^{30}）になり絶滅する。つまり四世代以内で絶滅にいたる（10×0.558^{4}）。この絶滅年はあくまで平均絶滅年であり、実際にはそれより早く群れサイズが一頭以下になりより早く絶滅する可能性もある。この結果は調査された群れの資料を用いたもので、屋久島のすべての群れが絶滅に瀕しているとはいえないが、ここで示された資料と同じような人口学的変数を

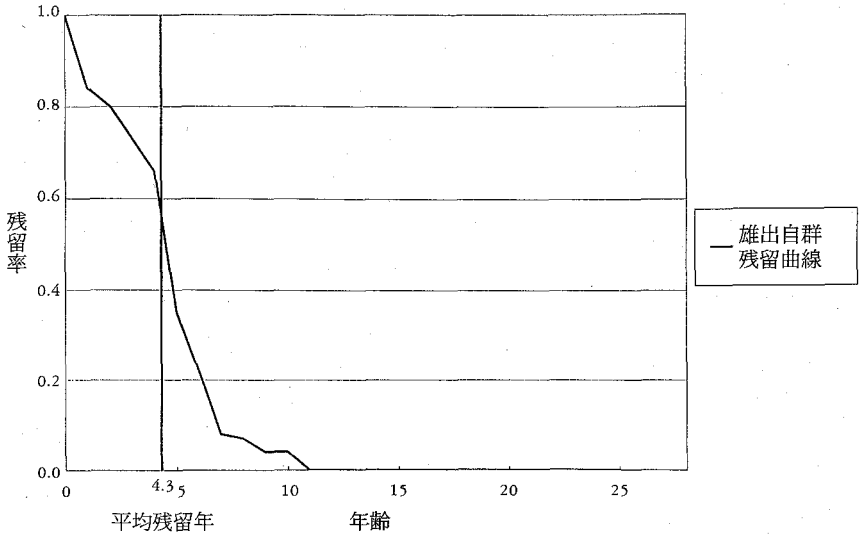

図 11-6　ヤクシマザル雄の群残留

もつ集団では絶滅はかなりの高確率で生じると言わざるをえない。保全生物学ではこのλ（あるいは瞬間増加率：$\lambda = e^{r}$）、を基に絶滅確率を計算し、集団の存続可能性の分析を行っている[196]。集団（＝個体群）存続可能性分析（Population viability analysis：PVA）では個体数の増加率が負でなくとも、いつか絶滅する可能性はある。負であればその可能性はより早く来る。この資料の例でいうならば一〇頭の個体は平均三〇年で絶滅するが、PVAでは例えば九五パーセントの確率で五〇年存続する初期集団の数は何頭である、という表現を使う。

雄についても検討を加えよう。ここでは出身群への残留率を示している（図11-6）が、高崎山の資料（図11-4）に驚くほど近いものとなっている。平均出身群残留年も四・三年で高崎山の平均出身群残留年（四・一）とほぼ同じ値となっている。すなわち、出身群残留の状態は餌づけ群も野生群もあまり大きな差異はないといえる。

食物条件の低下に伴う年齢別生存率、年齢別出産率の変化で予測できるものは、霊仙山の例でも挙げたようにアカンボウの高死亡率、あるいは老齢期の高死亡率、最長寿命の短縮、

初産年齢の遅延、全年齢における出産率の低下等である。屋久島の例では雌の低い出産率とアカンボウ、コドモの低い生存率、高年齢層の高い死亡率の四点が高崎山餌づけ群の例と比較して顕著である。それらの結果増加率が負となっている。初産年齢についてはとくに示さなかったが、年齢別出産率のグラフでわかるように、野生群の例では若齢出産期五〜七才の間、高崎山の例、霊仙山の餌づけ中の例に比べ出産率が低くなっている。これはこの年齢区間で初産をまだ迎えていない個体が出産率を下げていると考えるのが妥当だろう。

野生群の環境は群れにより地域により変化があって当然であり、人口学的研究においても、様々な地域の資料がほしいところである。しかし野生群を対象にした場合、屋久島や金華山、霊仙山の例を除くと経年的な人口学的資料の収集は困難であり、実際ニホンザル全体としては出産率や増加率がどの程度変化に富むのかあまり解らない。しかしそれでもラフな人口学的資料ならある程度集めることはできる。それらからどれほどの人口学的分析が可能か検討してみよう。集められる資料は各地の野生群のセンサスにおける年齢構成の資料である。これらの構成の資料は一般に、アカンボウ、コドモ、オトナ雄、オトナ雌程度には分けてある。これを用いればよい。これから抽出が可能な数値は集団の増加率と出産率である。これまでの節で示したように、年齢ピラミッドは集団の増加率の指標になりうる。オトナ雌に対するコドモの比率を増加率の指標とする。またオトナ雌と新生アカンボウの比率は出産率そのものである。ただし野生群のセンサスは出産終了直後とはかぎらず新生児の死亡による値の低下があるので、これは近似出産率としておこう。これらの二つの数値について野生群から資料を集めてみる。[135] 図11-7はこうした野生群の資料から、上述の出産率、構成に関わる資料を引き出して示したものである。値は大きく分散しているが、構成（コドモ／オトナ雌）の比率は高崎山群に比べ低い。実際には〇・四八から〇・一以下という大きな幅をとるが、二六例中一七例が〇・二五以下の値を示している。出産と構成の関係から見ると高い出産率を示している群れでは構成の値（横軸）も高いという傾向がわずかに見られる。構

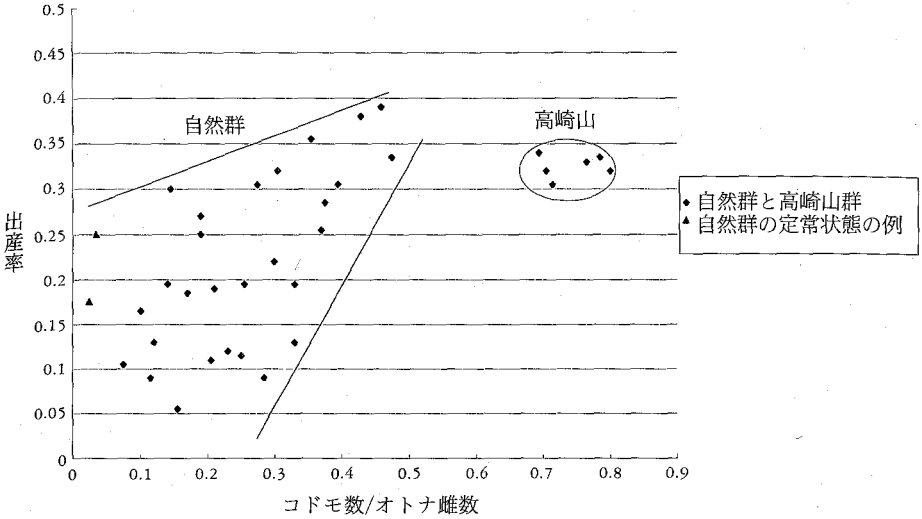

図 11-7　自然群の出産率と年齢構成　各地のニホンザルのセンサス資料に基づく．コドモ数/オトナ雌数の構成は集団の増加率または死亡曲線の指標として用いている（本文参照）．

成の値が高いということは、コドモの数がオトナに比べ相対的に多いということで、出産率が高ければ通常コドモの数も多くなることの反映であるが、一方、人口ピラミッドが末広がり型で増加傾向が強いという可能性もある。つまり高崎山の個体数増加型の集団の構成に似てくるといえよう。高崎山の資料も示しておいたが、この場合は、出産直後のセンサスによる初期死亡影響の少ない近似出産率の影響と実際に高い出産の影響の二つが近似出産率を押し上げ、高い出産率と高い個体数増加率が構成比を押し上げている。

先に説明したように、安定した増加率、構成の集団では、出産数を一としたとき、各年齢の個体数は、その年齢の生存率に個体数増加率の x 乗の逆数をかけたものになる。すなわち、x 年前に生まれたがその個体数は現在の λ^x 分の一であり、その生き残り率は l_x であるから x 才の個体は $l_x \cdot \lambda^{-x}$ となる。生存曲線を λ^{-x} だけ変化させたものといえる。したがって個体数が変化しない集団では、年齢構成は生存曲線と同じになる。このような安定年齢

構成集団では、コドモからオトナにいたるまでの死亡率が相対的に高いか個体数増加率が高いかの二つの要素でコドモ数／オトナ雌数は小さくなる。しかし増加率は多くとも一〇パーセント程度なので、この値はむしろ後者の生存曲線のタイプに影響されるほうが大きいだろう。野生群でこの値が高崎山群より低いのは、アカンボウの時期の死亡率が高く、その結果それ以降の生存曲線が相対的になだらかになり、オトナに対するコドモの数が相対的に少なくなっているのかもしれない。いずれにせよ餌づけ群の高崎山群は野生群とはその構成がはっきりと異なることがわかった。その原因は、高い出産率と初期死亡率の低さによると考えられる。

五　まとめ

餌づけニホンザルの出産と死亡の資料から人口学的な再構築を行い、その人口学的特質を明らかにしてきた。同じような手法で、野生群の資料についてもその増加率や平均寿命等を算出、検討した。本章での分析は餌づけと非餌づけの二つのカテゴリーに分けるにとどめた。人口学的分析には、餌づけの程度、天候等の環境要因、群れサイズ、群れ内の順位等、様々な要因を加えた分析が可能であるが、分析する資料の基本は本章で述べたように年齢別出産率、年齢別生存率、雄の年齢別群残留率である。高崎山群の例では、その高い増加率の原因が餌づけに起因する高い出産率と初期死亡の低さとされた。しかしながら、生身の集団に対して、一挙に投与餌量を減少させるようなことはできない。群れの分裂、人の生活圏への生息域の拡大など人間の手で制御できない反応をサル自身が行う可能性が高いからである。これまで、投与餌量の漸減、避妊手術などが試みられてはいる。生息環境に見合った適正な個体数へ回帰するには未だいたっ

ていないが、人口学的なモニタリングを続けながら、これらの試みを続ける必要があるだろう。他方野生群の人口学的資料の収集は屋久島の例で示されるように多大の労力と時間を要するが、それらを収集することにより、はじめて、絶滅の危機にある種の保存計画が立てられるといえよう。屋久島群の例を見ると、数十頭程度の小さな群れの消滅は実際よく起こりうることである。しかし野生ニホンザルは社会的まとまりの維持やあるいは食物獲得量の限界のため、群れサイズを巨大にすることはできない。小さな群れの絶滅確率がある程度高いのは免れえないことである。これに対する一つ対応策は、日本の霊長類学者達が保全生態学という語が知られるずっと以前から言いつづけてきた「複数群（地域個体群）の監視と保護」であろうか。つまり個体数の大きな地域集団として、絶滅確率を低くするということである。これはニホンザルにかぎったことではない。集団存続可能性分析などが今後多くの種で必要になってくるはずであるが、それにはさらに多岐にわたる精密な人口学的資料の収集が必要になろう。