

- molecular markers provide unique windows onto the evolutionary history of macaque monkeys. *Evolution*, 57 (6) : 1419-1435.
- [8] Rae, T.C., Hill, R.A., Hamada, Y., and Koppe, T. (2003) Clinal variation of maxillary sinus volume in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) . *Am. J. Primatol.*, 59: 153-158.
- [9] Fooden, J., and Albrecht, G.H. (1999) Tail-length evolution in *fascicularis*-group macaque (Cercopithecidae: *Macaca*) . *Int. J. Primatol.*, 20 (3) : 431-440.
- [10] Maschenko, E.N. (2005) Cenozoic Primates of eastern Eurasia (Russia and adjacent areas) . *Anthropol. Sci.*, 113: 103-115.

3 | 霊長類における成長・発達パターンの進化

ヒトの成長・発達パターンは、他の霊長類・哺乳類とくらべてひじょうにユニークで、さまざまな特徴がある。ヒトに最も近縁なチンパンジーとの間にさえ、不連続なギャップが認識される場合も多い。そして、そこにヒトの最大の特徴、大型化した脳との関連性を考えないわけにはいかない。その関連性はけっして、直接的なものでなく、生活スタイル・生態など、さまざまな要因が介在しているだろう。これらの要因や関連性をヒトを含む霊長類の比較を通じて明らかにし、ヒトのパターンの進化史を考えてみよう。

■進化・適応と成長・発達パターン

人類の進化は、ヒト以外の生物の進化と同じ基本的メカニズムで説明できるのだろうか？ 19世紀、進化論構築の主役のひとり A. R. ウォーレスは、C. ダーウィンの意見とは違って、別物とみなすべきだとの認識をもっていた。しかし、その後、人類も他の生物となんら違いなく、生物学一般のメカニズムが適用できると考えられるようになった。特に社会生物学の発展によって「人間らしい」行動にも、その基盤に適応が働いていることが認められるようになった。こうして成長・発達パターンのいかなる側面にも、適応が関与している。すなわち成長発達の形質（特徴）は、その個体にとって遺伝子になるべく多く次世代に遺す、あるいは同種の集団のなかで割合を増大させることに貢献する性質をもった形質が選択される（はずである）と認識される。たとえばヒトの成長特徴にも、なんらかの適応的意義があり、与えられた環境における最適な「戦略」のひとつとして、ヒト祖先が採用した特徴だと解釈できるだろう。

■系統発生と個体発生間の関係

霊長類は新生代（6500 万年前）に、現生の種につながるようなグループを進化させてきた：原猿類・新世界ザル・オナガザル類・類人猿・人類と、それぞれ独特の特徴をもつグループである。このようなグループが産み出される（祖先と分岐して発展する）。この順序で進化（高等化）していき、成長・発達パターンもそうだと以前は考えられていた。進化とは体の構造や機能がだんだんと向上していく傾向があるとの考えである。一方、進化は必ずしも向上していくのではなく、祖先とは“違う集団”ができていく過程であるという分岐進化の考え方が一般化している。

A. ポルトマンは古い進化傾向の考えから、ヒトの成長発達パターンの進化を、「二次的就巢化仮説」で説明した^[1]。哺乳類全般に進化の進行とともに、成熟程度の進んだアカンボウを産む傾向があるというのだ。鳥でもその傾向があり、早く成長してすぐに巣立つ（離巢的）グループと未熟に生まれて長い間かかって巣立つ（就巢的）グループが認められる。霊長類では原猿類からオナガザル類へと、早熟化した。ところが類人猿ではアカンボウは未熟であり、長い間かかって成長する（晩熟化）。さらに人類では、この傾向がさらにすすんだ。このように霊長類の成長・発達パターン進化は、いったんオナガザル類で離巢性へ進化した後に、二次的に就巢性になっていったと説明した。

A. ポルトマンはこの説を支持する、もうひとつの説明仮説を提出した。それは「生理的早産仮説」である。脳が大型化した人類では、類人猿と同程度に母胎内で育ったとしたら、胎児は狭い骨盤を通り抜けられなくなる。そこで早産することになり、アカンボウはひじょうに未熟なのだと。脳の大型化と成長・発達パターンをうまく組合わせた仮説である。しかし、この仮説に対しては、次節以降で説明するように、多くの反論が加えられた。まず類人猿の祖先がオナガザルのように早熟で、成長の早いパターンを持っていたとは考えられないこと、ヒトのアカンボウは類人猿と比べて、けっして未熟ではないことなどである。

成長・発達パターンはその種の生活スタイル・生態に密接に関連し、進化傾向といったものでは、説明されない。しかし、系統発生過程を無視すべきではない。ヒトの成長・発達パターンは、類人猿祖先のパターンを基本として、進化（変化）させてきたものだ。したがって、その系統的継承性についても検討する必要がある。

る。

■成長・発達はどうやって研究するのか？

成長・発達研究法には大別すると（１）対象個体を決めて、その成長を追跡調査していく縦断的方法（Longitudinal method）と、（２）異なる年齢の個体を短期間のうちに調査する横断的方法（Cross-sectional method）がある。詳細な成長変化を分析するためには、縦断的方法が望ましいが、成長期間の長い対象の場合には、長期研究を続けられる体制が必要となる。一方、横断的方法では基本的に、異なる年齢の異なる個体のデータをまとめるので、成長変化パターンの個体変異、また時代差などの影響を受けてしまう。たとえば、ある年には果実が豊作で、翌年は不作だったとすると、年齢クラス間の身体サイズ差は、成長だけでなく栄養の影響も含んでしまう。

ヒト以外の霊長類の成長・発達研究対象は、研究所や施設（動物園など）で飼育されている個体、および野生（自由遊動）の個体だが、人づけされていて比較的容易に計測できる個体などである。

身体サイズは、基準となる解剖学的特徴点を参照し、長さや幅をノギス・触角計・巻尺などを用いて計測する。たとえば、座高は頭頂から坐骨結節の最後点であり、胴体をまっすぐにして、それに対して顔が直角方法に向くような基準の姿勢をとるようにする必要がある。

発達項目としては、歯の萌出、性成熟指標（臀部、大腿後面、顔などの皮膚の赤変・腫脹の観察、あるいは睾丸サイズ、乳首サイズの計測）の観察や計測項目がある。哺乳類の長い骨は一般に、未成熟段階では骨端と骨幹が分離していて、その間で骨を伸長させる骨成長過程が働いている。オトナになるころに、骨端が骨幹へ癒合を始め、完全に癒合すると長さ成長が終了する。したがって骨端部分の状態は、長さ成長がいつごろ停止するのかの指標となる。骨格のレントゲン写真をTW3法などの基準に従って^[2]、成熟程度を評価する。最近では、骨格成熟の他にも質的年齢変化が注目され、骨量・脂肪量・脂肪以外の軟部重量などの体組成も研究されている。骨や筋量はレントゲン写真で、脂肪量は皮厚計測などで指標値が得られるが、正確な計測には身体密度計測法（身体容積と体重から求める）や二波長X線吸収量測定法（Double Energy X-ray Absorptiometry, DEXA）が用いられて

いる。

分析方法：年齢別にサイズや発達段階の平均値や標準偏差値によって成長を記述することはまず基本である。文部科学省が毎年報告している学童の身体サイズ統計値は、そういった成長数値で、日本の学童のおかれている状況を表す良い指標となっている。成長曲線（Growth curve）、距離曲線（Distance curve）は、年齢に対してサイズや発達段階をプロットし、それを結ぶ折れ線グラフなどによって示したもので、それをスプライン法や Loess 法で平滑化し（Smoothing）、曲線にする。この曲線から単位時間あたりの変化量を求めて、年齢に対してプロットしたグラフ曲線を速度曲線（Velocity curve）と呼ぶ（速度は距離変化を時間で微分したものだとの定義から、時間あたり増加量は厳密には速度と呼ばない）。成長曲線は、これら距離・速度の二つの曲線を指す。速度曲線は、成長のペースやその変化を知る上で重要である。特にヒトでは思春期に身長や体重で急速に成長が進む“思春期成長加速”（Adolescent growth spurt）が見られ^[3]、そのピーク速度やピーク時年齢が成長の重要なパラメータとされている。横断的方法是、こういった速度変化が大きく、しかも個体差の大きい成長事象の研究には向かない。

以上のように、研究テーマに従って、採用する方法（縦断・横断）は決められる。また対象の数や質（栄養状態・遺伝的バックグラウンド）も考慮する必要がある。ヒト以外の霊長類では、データを十分に多く収集することは困難なので、いかに個体差などの影響を除いて真の成長・発達パターンを抽出するかは、研究者の根気と計画立案のセンスにかかっている。

■霊長類の成長・発達のあらまし

表1は、霊長類の各分類群を代表する種の成長・発達に関するパラメータ（特性値）である^[4]。これらのパラメータは体サイズに強い関連性があるので、種の特徴を見出すには、体サイズの影響を除いた相対値での比較も必要だ。具体的には体サイズ（その種のメスの体重）と成長パラメータ（たとえば性成熟年齢）に関するデータから対数回帰式を計算する。そのパラメータにおける、注目している種の特徴は、この回帰式からの逸脱程度で表される。

在胎期間（表1のカッコ内の数値）はヒトでは平均して267日であり、それから体サイズの影響を除くと、+13%多めである。チンパンジーの268日は、体

サイズからの推定値と同じである。このように、ひろく霊長類種からのデータをもとにヒトとチンパンジーを比較すると、前述の「生理的早産仮説」はあたらないことが解る。一方、マカク（ニホンザルなどのオナガザル類）やキツネザル（原猿類）では短い。おもしろいことにオマキザル（新世界ザル）は、ヒトと同じように相対的に長い期間、お腹の中で育てられている。

ついで新生児体重で、ヒトはここでも推定値より44%も大きい。難産であるのは、大きな脳とともに体の大きさにもよる。この項目でもオマキザルはヒトに似て、サイズの割に70%も大きなアカンボウを産む。マカクは15%増しの成熟したアカンボウを産む。一方、チンパンジーのアカンボウは約1.8kgもあるが、母親の体重からすれば小さめであり、キツネザルのアカンボウも小さい。

ヒトで興味深いのは、離乳年齢である。この年齢は幼児の期間を表す。平均して約3才なのだが、これは母親サイズから推定されるよりも30%も短い。この数値は早熟なマカクの8%を大きく上回る。チンパンジーでは逆に+64%とひじょうに長い。他の大型類人猿では、オランウータンで+12%で、ゴリラでは-4%と短めである。オマキザルはこの項目でも+22%と、幼児期に長い期間を与えている。幼児期は母親の出産間隔を決めるので、ヒトはマカクとともに、チンパンジーやオマキザルよりも“多産化”傾向を持つ。

この短い幼児期とは対照的にヒトでは性成熟年齢が相対的にひじょうに遅い。すなわち子ども期が延長されている。しかも子ども期間の成長は抑制されている。この年齢は女性では初潮が、男性では睾丸の急速成長が見られ、生殖関係の一応の成熟期にあたり、青年期の始まりと見なすことができる。チンパンジーはこの項目では、幼児期の遅れをとりもどすかのように、子ども期成長を早めている。マカクはやはりここでも早熟傾向を示し、一方、オマキザルはゆっくり成長路線を貫いている。

キツネザルは新生児体重が小さいが、出生後成長が比較的早いので、幼児期も思春期も真猿類よりも早く、イヌなどの一般的哺乳類の成長パターンへ類似している。一方、真猿類4種はそれぞれ独自のパターンを進化させている。

■脳の発達

脳（神経系）のハードウェアは、ヒトでは出生後、急速に発達する。ニューロ

表1 霊長類における成長パラメータ：相対値（絶対値）

成長パラメータ	ヒト	チンパンジー	マカク	オマキザル	キツネザル
体重：オス / メス (kg)	47.9/40.1	41.6/31.1	11.7/9.1	2.86/2.10	2.90/2.50
在胎期間（日）	+ 13 (267)	0 (268)	- 10 (170)	+ 11 (160)	- 10 (135)
新生児体重（g）	+ 44 (3300)	- 3 (1756)	+ 15 (503)	+ 70 (248)	- 24 (88.2)
離乳年齢（日）	- 30 (1095) ^a	+ 64 (1460)	- 8 (182)	+ 22 (270) ^b	- 22 (105)
生殖的成熟年齢 （月）	+ 49 (198)	+ 1 (118)	- 19 (60)	+ 31 (43.1) ^c	- 28 (10.0)
新生児脳重量（g）	+ 80 (384)	- 25 (128)	+ 13 (54.5) ^d	+ 46 (29.0) ^e	- 23 (8.0)
成体脳重量（g）	+ 205 (1,250)	+ 25 (410)	+ 24 (109)	+ 120 (71.0)	- 14 (25.6)
寿命（年）	+ 30 (60)	+ 4 (44.5)	- 11 (25.0) ^f	+ 78 (40.0)	+ 6 (27.1)

成長パラメータの相対値は、スケーリング関係式から推定された値でもとのデータ値を割って求めた。データの多くは、a ヒトの離乳年齢^[3]のほかは、ひとつの文献より引用した^[8]。マカク、オマキザル、およびキツネザルは、b-f のつけられたデータを除き、それぞれニホンザル、フサオマキザル、およびワオキツネザルで代表させた：b シロガオオマキザル、c ブラウンキツネザル、d アカゲザル、e ノドジロオマキザル、f ブタオザル。

ンが増殖し、多数のシナプスが形成され、その後、不必要なニューロンとシナプスが消去される。さらにニューロンの信号伝達速度を著しく高めるミエリン鞘が、神経線維の表面を覆う過程もある。身体機能をコントロールする脳神経系（ハードウェア）が身体に先駆けて発達するのは、当然であるが、その後、何年間ものソフトウェア発達（ニューロン・ネットワークの形成）があって、子は生活技術を習得していく。

ヒトでは出生時の脳容量は約 380cc で（表 1）、これはオトナの約 30% である。霊長類種間で比較する場合の相対値では、母親体重からの推定値の +80% と大きい。チンパンジーではこの相対サイズは -25% とかなり小さい。マカクは身体と同様に、早熟気味の大きい脳をもつ。オマキザルはここでもヒトと同じようにかなり大きい相対サイズ +46% を持っている。オトナの脳サイズでヒトは推定値の 3 倍もある。それにつぐ相対サイズはやはりオマキザルである。マカクとチンパンジーはほぼ同じような相対サイズであることは、注目すべき点である。キツネザルの脳は新生児期にも成体期にも小さい。

ここで注意しておきたいのは、チンパンジーの属する大型類人猿の中でも身体成長と脳発達に変異が大きいことである。それは特にゴリラで著しく、性成熟年

齢で-62%，新生児脳サイズで-49%，オトナ脳サイズでも-40%と，相対的に成長期間が短く，脳が小さいものである。またオナガザル類は比較的よく似た種で構成されているが，コロブス類はゴリラと同様に，マカクよりも早く成長し，小さい脳を持つ。これらが共通にもつ生態学的特徴（葉・草食）が成長・発達パターンに関係していると考えられる。

■成長期区分の期間と寿命

マカク・チンパンジー・ヒトで幼児期・子ども期・思春期（青年期をあわせて）の期間を比較すると，3者の系統による違いがはっきりする。メス（女性）で全成長期間に対する割合で，マカクではそれぞれ，7%，43%，50%で，幼児期が著しく短い。チンパンジーでは27%，33%，40%で幼児期がかなり長い。ヒトでは15%，45%，40%で，幼児期は中間的だが，子ども期が相対的に長い。

最後に平均寿命では，ヒトは相対的に長い（表1），それよりもオマキザルの寿命の長さは著しい。一方，チンパンジーの寿命は体サイズに見合う長さで，マカクの寿命は短めである。予期しなかったのはキツネザルで，+6%の相対寿命を持っている。

この寿命と生殖可能な期間（閉経年齢）との関係に注意する必要がある。ヒトとチンパンジーの閉経年齢は，あまり違わないが，ヒトでは閉経から10～20年余命があるが（現代女性では25～35年），チンパンジーでもマカクでも閉経と寿命がほぼ同じである^[5]。

■霊長類の成長・発達パターンは樹上生活への適応によるものか？

一般的哺乳類と比較すると，霊長類はゆっくりと成長し，長い寿命で，少数の子を育てるといふ，全体的に時間を使った生活史特徴「霊長類パターン」をもっている。この特徴から霊長類の生殖戦略を「時間戦略」と呼び，一般的哺乳類の「エネルギー戦略」（多くのエネルギーを成長・生殖に回し，早く成長し，多くの子を産み育てる）と対比される。霊長類パターンの進化には，霊長類の生態学的側面での特徴と，脳の大型化が関連していると推測される。

他の霊長類は基本的霊長類パターンに修飾を加えて，各グループ（各種）で特

徴のあるパターンを発展させている。オマキザルはこの霊長類パターンを全般的に発展させている。ヒトは霊長類パターンから、幼児期成長を早め、子ども期成長をゆっくりにするという修飾を加えている。こういった成長・発達パターン進化の生態学的側面を検討しよう。

哺乳類の新生代における適応放散の中で、霊長類は樹上空間（森林）を生活の場所として放散したグループである。樹上空間には捕食者の危険が少ない。もちろん樹上でのロコモーション（身体移動運動）と姿勢維持の能力が必要となったが。また、樹上では花・若葉（芽）・果実、昆虫や小動物、樹液・樹脂などの食物が豊富であり、さらに森林は永続性が高いので、食料供給の安定性がある。霊長類はその進化過程で、昆虫食から果実食へ食性を拡大し、さらに葉食者も進化した。これに伴い、夜行性から昼行性へ変化し、そして体も大型化した。

このような環境では、特徴的な成長・発達パターンが進化する。捕食者や飢饉の危険性の少ないことは、子にしろ親にしろ死亡率が低下することを意味する。そういった状況で進化する繁殖適応は、人口増加率の抑制であり、個体は適応価を高めるため（同種の間個体との競争のうえで）、多産戦略より生活能力の高い少数の子を、ゆっくりと産み育てる「時間戦略」を採る。個体の能力で最も汎用性が高いのは、脳による認知・対象物操作能力だから、脳の発達につながる成長・発達パターンが進化するだろう。

霊長類は進化過程で、いつでも森林環境に固執していたわけではない。生息地の熱帯・温帯森林は地球気候とともに変動し、冷涼乾燥期には縮小した森林から離れて、疎林・サバンナ・平原へ、生息環境を広げたグループもあった。オナガザル類がそうで、地上生息環境への適応特徴を発展させた（歯の構造、頬袋や特別の消化管構造）。さらに成長発達パターンでも、多産化をもたらす戦略、すなわち短い在胎期間・大きめの新生児・短い幼児期等の新規性を獲得している。

一方、そういった森林縮小期にあっても森林に居残った類人猿の末裔のチンパンジーでは、成長・発達パターンはオナガザル類と対照的に保守的で、幼児は長期間保護され、ゆっくりと育てられる。

ヒトはチンパンジーの祖先から起源したが、特徴的な成長・発達パターンを進化させた。その一部はより成熟した新生児や短めの幼児期のようにオナガザルの特徴と重なり、生活場所の地上化に伴う「多産化」要因が考えられる。一方で、長めの子ども期は、ヒトにユニークな特徴であり、それについては別の説明が必

要である。

■育児と得がたいが高品質の食物を摂取するというヒトの生態学的特徴の関係

長い子ども期というヒトの特徴を、ニホンザルやチンパンジーとの比較で考えてみよう。

あたり前のことながら、ヒトの親は子どもに食物を与えて育てる（給食）。もちろんチンパンジーもニホンザルも、母親は幼児に授乳する。しかし、離乳後は給食しない。子は母親にくっついて遊動し、母親が食べているものを見よう見真似でとって食べる。ヒトで子どもへの給食育児が進化したのは、なぜなのだろうか？そして長い子ども期は、それに関連するのだろうか？

哺乳類や鳥類では子やヒナへの給食はよく見られる。たとえばイヌやネコの仲間では親は、巣穴などに待つ子へ獲物を持ち帰る。この給食育児に何が共通する要因なのだろうか？まずこれらの動物では、子ども達が食物を得るのが難しいことである。たとえばトラでも、その子は体力も狩猟方法の知識もないので、獲物を捕らえられない。鳥の場合には第一、ヒナには飛行能力がない。大洋のただなかで魚群を見つけて捕獲するアホウドリなどでは、食物の得難さの面で特に著しい。さらに鳥では次のような関係も見られる。キジや野鶏のヒナは、早くから親について地上を歩き回り、餌をとることができる。こういった生態をもつ場合には、子は早く巣を離れ、自分で採食するような発達パターンが可能である。このように生態や子の食物獲得や処理の能力が、子への給食と発達に関わっている。

果実食のチンパンジーの場合、果実の場所へ連れて行けば、子どもは独力で食物をとって食べることができる。一方、ヒトではどうだろう。人類祖先は、進化の過程で森林を離れ、サバンナなどの開けた場所へ生活圏を広げていった。このために食物生態の面でも新たな食料開発が必要となった。まず土中深くにある根茎（イモのような高栄養貯蔵器官）や硬い木の実など抽出型食物である。これらは得がたいけれども道具を使用すれば、かなりの量を効率よく摂取・処理できるが、子どもには体力や知識の面でうまくできない。そこで親の給食が必要となった。

チンパンジーに抽出型食物（アリやハチミツなど）の獲得や処理に道具を使用する例が多数、報告されている。しかし、ヒトと比較するとそれに依存する程度は、ひじょうに少ない。さらにヒトの場合、狩猟は男性がもっぱら行なう、体力

と高度な技術を必要する、得がたいが高品質の食物獲得法としてヒトで発達した。

人類の進化史のなかで、こういった得がたいが高品質の食物が利用できるように技術革新と認知思考能力が発達した。子どもは親の養育によって余った時間を、生活方法の習得にあてるようになった。親からすれば、将来、より生活能力のある子へエネルギーを投資することは、自らの生殖的適応価を高めることにつながる。一方、狩猟などの生業活動面での男性の生産能力があがったため、男性は“父親”として自分の子どもへのケアを行なうようになり、家族がつくりだされた。

■社会で暮らすことと成長・発達

昼行性を獲得し、体も大きくなった霊長類の多くは、捕食者危険の回避、および食物資源の確保（ナワバリ）の要因で社会（群れ）をつくっている。子どもはそこで安全に育てられる。霊長類に社会が形成されるようになった要因として、社会はしたがって、安全性と食料獲得の面で、成長・発達・生殖に著しい影響を及ぼし、「霊長類パターン」の発展に寄与した。さらに社会での生活は、脳の発達を導いた。そして社会は、技術の個体間・世代間伝達の間としてもひじょうに重要性をもっている（社会的促進 Social facilitation）。道具使用行動の伝播（学習）は、我々が考えている以上に困難であり、学習者は他の個体が道具使用しているところを、まじかに何度も見て、まねることの重要性が指摘されている（図1）。我々の人類祖先においても、子ども達は親世代の行なう生活スタイル・道具使用方法を、習得したであろうし、そのために比較的ゆっくりした、長期間の子ども期が進化したのであろう。

＊

ヒトの成長発達パターンは、ひじょうにユニークである。それは霊長類の樹上生活への適応、社会の発達、得がたいが高品質の食物を技術で利用できるようにしたこと、などによって進化したものである。こうして成長発達パターンは脳の進化と、間接的に、しかし密接に関連している。



図1 私たちは、タイのアンダマン海に浮かぶ小島でカニクイザルのカキ（牡蠣）割り行動を発見した^[7]。ある島でオトナザルが貝を割って食べているそばで、子ザル（2～3才）が同じように石を台石に何度も打ちつけていた（左）。が、獲物を台石に置いていないので、台石に口を持っていても、そこに食物は無い（右）。それでも、何度も何度も、やっている。ヒトにしたら簡単に見える道具使用行動だが、すべての過程を、見よう見まねで習得することは結構、難しいのだ。また、それとともに、コザルが飽きもせず、繰り返していたことに、感銘を受けた。

- [1] 濱田穰, 1999. コドモ期が長いというヒトの特徴. 科学, 69 (4) : 350-358.
- [2] Tanner JM, Healy MJR, Goldstein H, Cameron N., 2001. Assessment of Skeletal Maturity and Prediction of Adult Height (TW3 Method). 3rd Ed., WB Saunders, London. pp. 110.
- [3] Bogin B, 1999. Patterns of Humn Growth. 2nd edition. Cambridge Univ. Press. Cambridge. pp. 455.
- [4] Hamada Y and Udono T, 2006. Understanding the Growth Pattern of Chimpanzees: Does It Conserve the Pattern of the Common Ancestor of Humans and Chimpanzees? in Matsuzawa T., Tomonaga M., and Tanaka M. (eds.): Cognitive Development in Chimpanzees. Springer-Verlag, Tokyo. pp. 96-112.
- [5] 濱田穰, 2004. 霊長類の寿命. 科学, 74 (12) : 1430-1435.
- [6] Stearns SC, 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 249.
- [7] Malaivijitnond S, Lekprayoon C, Tandavanittj N, Panha S, Cheewatham C, Hamada Y, 2006. Stone-Tool Usage by Thai Long-tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). Amer. J. Primatol., 68: 1-7.
- [8] Harvey PH, Martin RD, Clutton-Brock TH, 1987 Life Histories in Comparative Perspective. in Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds.) : Primate Societies. Univ. Chicago Press, Chicago, pp. 181-196.

[1：遠藤秀紀，2：毛利俊雄，3：濱田 穰]