

金華山の野生ニホンザル・交尾期における第一位オスの特異な行動

京都大学 山口飛翔

1. はじめに

筆者は2019年の9月8日から11月9日まで、宮城県金華山で野生ニホンザル・B₁群を対象にオスからメスへの攻撃とメスの凝集性を調べる調査を行ったが、その間4頭の中心オスのうち第一位オスが群れと共に行動したり、群れから離れて行動したりを繰り返すという珍しい行動が観察された。第一位オスのこのような行動は、野生群では初めての観察だろう。また調査期間中、第一位オスのこの行動に影響されてメスのまとまりが一時的に崩壊するなど、ニホンザルの群れの本質を理解するうえで興味深い事例がいくつも観察された。ここでは、第一位オスの特異な行動の全貌を記すとともに、これらの事例をまとめる。

2. 調査方法

毎日B₁群を終日追尾し、群れの全個体について群れの広がりの中（以下、“群れの内”（清家・疋田, 2019））で確認されたか否かを記録した。6歳以上のメスについては日に2回は群れの内を回って探索し、発情状態や怪我の有無を調べた。出会った群れ外オスも記録した。

3. B₁群の遊動域と構成

B₁群は1983年にB群がB₁群とB₂群に分裂して以降（伊沢, 1988）、今日まで継

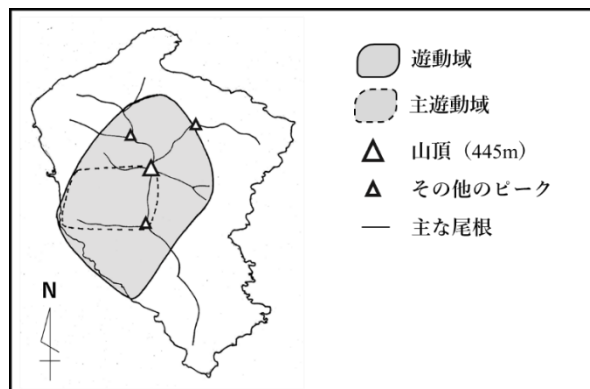


図 1. B₁群の遊動域。風張（2015）をもとに作成。

表1. B₁群の構成

オトナ		ワカモノ		コドモ				アカンボウ	計
オス	メス	オス	メス	4歳	3歳	2歳	1歳	0歳	
4	17	3	5	2	4	1	1	8	45

統的に調査されてきた（風張, 2015）。群れはハピテーションされて全個体が識別されており、家系図も作成されている（風張, 2015）。B₁群の遊動域を図1に、筆者の調査開始時の頭数と構成を表1に示した。

4. 調査期間中のB₁群の主な出来事

調査期間中のB₁群の主な出来事を表2に示した。B₁群では、9月28日から9月30日までの間に群れのまとまりが一時的に崩壊したのち、10月2日にかけて徐々にまとまりが戻るという異常な事態が起こった。この期間の出来事については第6章で詳しくまとめ、次章ではそれ以外の期間のオスの動向をまとめる。

5. 中心オスの動向

調査期間中の4頭の中心オス（個体名「タイヨウ」、「イツモ」、「ラキ」、「キール」）の確認状況を表3に示した。以下に4頭の来歴と、調査期間中の行動をまとめる。なお、交尾期前までは「タイヨウ」が第一位、「イツモ」が第二位、「ラキ」が第三位、「キール」が第四位だった。

1) 「タイヨウ」

a. 来歴

「タイヨウ」の出自は、A群出身（その場合、個体名は「アルト」）とする意見とB₁群出身とする意見があり、現在まではっきりしていない。しかし、どちらの個体であっても2006年生まれの13歳である（風張, 2015; 藤田, 2015）。彼は2011年から群れの周辺で確認され始め、2016年7月から群れの中心にいるのが確認されている（風張喜子氏, 未発表データ）。

b. 調査期間中の動向（その1. 9月27日以前）

観察開始当初から「タイヨウ」のみが群れの内にいたりいなかったりということを繰り返した（表3）。彼が1日以上確認されなかった後に姿を見せた9月10日、9月

16日、9月19日、9月23日の全てで、彼が群れに合流した直後と思われる場面を観察した。

9月10日

5時52分、群れを発見。「タイヨウ」の姿はなし。他の群れ個体は、7時27分までに確認。11時51分に「タイヨウ」を初めて確認。オトナ・メス（以下、メスと略す）の「タマ」（14歳）と「イツモ」が彼に近づき、毛づくろいを行った。

9月16日

9時32分、群れを発見。10時12分に「タイヨウ」を初めて確認。メス（「キララ」、15歳）と「イツモ」が駆け寄り、彼に毛づくろいを行った。毛づくろい終了後の10時16分と10時17分、「イツモ」が「タイヨウ」にマウンティング。その後3頭は一緒に移動。

9月19日

5時45分、群れを発見。6時53分の時点で「ラキ」と「キール」のほか19頭（メス

表 2. 調査期間中の B₁ 群の主な出来事

調査日	出来事
9月8日 ～ 27日	調査開始。「タイヨウ」が群れの内にいたりいなかったりが繰り返される。
9月28日 ～ 30日	一部の群れ個体のみが散発的に発見される（群れの崩壊）。
10月1日	「ラキ」と「キール」を含む計24頭が合流。
10月2日	「タイヨウ」を除く全ての個体が合流（群れの復元）。
10月3日 ～6日	「イツモ」と「タイヨウ」が確認されず。
10月7日	D群と接近した際「イツモ」を確認。B ₁ 群には追随せず。
10月8日 ～10日	「イツモ」と「タイヨウ」が確認されず。
10月13日	分派。「タイヨウ」を含む16頭の集団を確認。
10月14日	群れ本体を確認。「タイヨウ」と「イツモ」、メス3頭、アカンボウ2頭を確認でき
10月15日	群れ本体を確認。「タイヨウ」とメス2頭、アカンボウ1頭はD群の遊動域内で確認。「イツモ」が合流するも、「ラキ」に追い払われる。
10月16日	「タイヨウ」が合流。
10月17日 ～25日	群れがまとまりを取り戻す。
10月26日	「タイヨウ」が遊動域外へと移動。
10月27日～ 11月9日	10月26日に群れを離れた個体が徐々に群れに戻るも、調査終了まで「タイヨウ」、「イツモ」、メス2頭が合流せず。

表 3. 群れの中心オスの確認状況

調査日	タイヨウ (第一位)	イツモ (第二位)	ラキ (第三位)	キール (第四位)	調査日	タイヨウ (第一位)	イツモ (第二位)	ラキ (第三位)	キール (第四位)
9/8	×	○	○	○	10/8	×	×	○	○
9/10	○	○	○	○	10/9	×	×	○	○
9/11	×	○	○	○	10/10	×	×	○	○
9/12	×	○	○	○	10/13 ⁴	○	×	×	×
9/13	×	○	○	○	10/14	×	×	○	○
9/14	×	○	○	○	10/15	×	○ ⁵	○	○
9/15	×	○	○	○	10/16	○	×	○	○
9/16	○	○	○	○	10/17	○	×	○	○
9/17	×	○	○	○	10/18	○	×	○	○
9/18	×	○	○	○	10/23	○	×	○	○
9/19	○	○	○	○	10/24	○	×	○	○
9/20	○	○	○	○	10/25	○	×	○	○
9/21	○	○	○	○	10/26	○	○ ⁶	○	○
9/22	×	○	○	○	10/27	×	×	○	○
9/23	○	○	○	○	10/28	×	×	○	○
9/24	○	○	○	○	10/29	×	×	○	○
9/26	○	○	○	○	10/30	×	×	○	○
9/27	○	○	○	○	10/31	×	×	○	○
9/28 ¹	×	×	×	×	11/1	×	×	○	○
9/30 ¹	×	×	×	×	11/2	×	×	○	○
10/1 ²	×	×	○	○	11/3	×	×	○	○
10/2	×	○	○	○	11/4	×	×	○	○
10/3	×	×	○	○	11/5	×	×	○	○
10/4	×	×	○	○	11/6	×	×	○	○
10/5	×	×	○	○	11/7	×	×	○	○
10/6	×	×	○	○	11/8	×	×	○	○
10/7	×	○ ³	○	○	11/9	×	×	○	○

¹ B₁群が崩壊状態にあり、どの中心オスも確認できず。

² B₁群が分派中で「ラキ」と「キール」のいる集団のみ確認。

³ D群と接近した際に姿を確認するも、B₁群には追従せず。

⁴ B₁群が分派中で「タイヨウ」のいる集団のみを確認。

⁵ B₁群で確認されるも、「ラキ」に追いかけられて逃走。

⁶ 分派したあと「タイヨウ」のいる集団に合流。

なお、調査を行わなかった日は表中に記載していない。

8頭、ワカメス2頭、コドモ4頭、アカンボウ5頭)しか確認できず。その後8時33分ごろに「イツモ」を含む残りの個体が合流し、8時49分に「タイヨウ」を確認。「イツモ」が「タイヨウ」に近づき、マウンティングしたのち毛づくろいを行う(写真1A)。毛づくろい終了後、2頭は接触を維持したまま休息(写真1B)。明け方に分派が見られたのは、日暮れから明け方までの間に一部の個体が「タイヨウ」と合流し、他個体とはぐれたからだと考えられる。

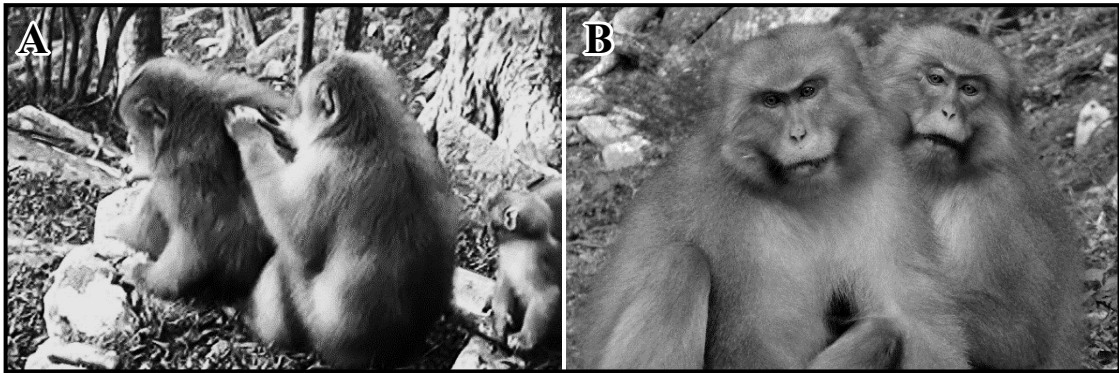


写真1. 9月19日の「タイヨウ」と「イツモ」

A. 「タイヨウ」(左)に毛づくろいする「イツモ」(右)

B. 接触したまま休息する「タイヨウ」(左)と「イツモ」(右)

9月23日

5時42分に群れを発見。「タイヨウ」と「イツモ」が確認できず。他の群れ個体は8時21分までに全頭確認。8時58分に「タイヨウ」を確認。メス(「ミコト」, 16歳)が接近し毛づくろいを始める。9時8分に「イツモ」を確認。

以上のように、「タイヨウ」が1日以上群れの中で確認できなかった後に合流した直後には、「イツモ」やメスが毛づくろいなどの親和的行動を積極的に行った。上記以外で「イツモ」から「タイヨウ」にマウンティングや毛づくろいが行われたことはない。これらのことから、9月27日までに「タイヨウ」が群れの内になかった間、彼と群れ個体の間に交渉はなく、単独で生活していた可能性が高い。

9月18日の夕方、B₁群は遊動域の南端を出てD群がよく利用する場所まで移動した後に引き返すという動きを見せた(図2)。調査期間中にB₁群が遊動域から出たのは、この日と10月26日(後述)のみである。その翌朝に「タイヨウ」が群れに戻ったことが確認されていることから、「タイヨウ」は9月18日の夕方にD群の遊動域内におり、翌朝までの間に群れと合流したのではないか。もしそうであれば、「タ

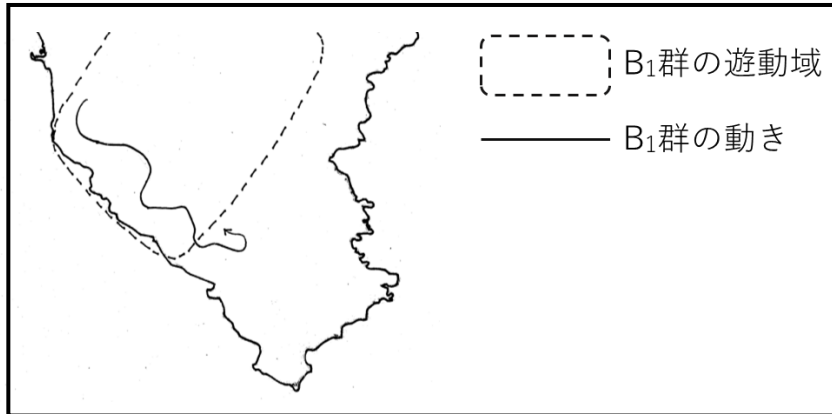


図2. 9月18日のB₁群の移動ルート

「タイヨウ」は群れの中で確認されなかった期間中、B₁群の遊動域から出ることもあったと考えられる。

c. 調査期間中の動向（その2. 9月28日以後）

群れが一時的に崩壊したのちにまとまりを取り戻した10月2日以降は、「タイヨウ」を含む分派集団を観察した10月13日を除いて、筆者は10月16日まで彼を確認していない（表3）。以下に10月13日から16日に「タイヨウ」が合流するまでの動向をまとめる。

10月13日から15日

10月13日の14時44分、「タイヨウ」とメス9頭、コドモ1頭、アカンボウ1頭の集団を発見。周囲に他個体はおらず、分派が生じているようだった。「タイヨウ」は9月27日以来初めての確認。

10月14日、「ラキ」と「キール」を含む群れ本体を確認。しかし、「タイヨウ」と「イツモ」、メス3頭とアカンボウ2頭が確認できず。10月15日も群れ本体を観察。前日いなかった「イツモ」（後述）とメス1頭、アカンボウ1頭は確認したが、「タイヨウ」とメス2頭、アカンボウ1頭は確認できず。これらの個体は、この日D群を追尾していた調査員によって、B₁群から1.5km以上離れた場所で確認された（佐々木隆志氏・宮崎麻衣氏、私信）。

10月16日

5時32分から群れの追尾を開始。14時24分、「タイヨウ」が群れに近づいてくるのを確認。直後から、「ラキ」と「キール」が「タイヨウ」に対して<ゴッゴッ>という音声を発しながら断続的に威嚇を行う（写真2）。「タイヨウ」は14時25分から



写真 2. 10月16日に「タイヨウ」（右中央）に威嚇するラキ（左上）

26分にかけて、3回「ラキ」をつかんで地面に組み伏せる。その間、少なくともメス2頭が「キール」を威嚇する。「ラキ」は「タイヨウ」に3回組み伏せられた後、「キール」へ威嚇を始める。その後、「ラキ」と「キール」から「タイヨウ」への威嚇は観察されず。騒動が収まったのち、他の個体はしばらく「タイヨウ」の周囲に近づかず散らばっていたが、徐々に群れはまとまりと落ち着きを取り戻した。16時ごろ、前日確認されなかったメス2頭とアカンボウも確認した。おそらく、「タイヨウ」がB₁群に合流したタイミングで一緒に戻ったと思われる。

10月10日には「タイヨウ」と「イツモ」を除く全個体が確認されていることから、調査を行わなかった10月11日から13日の昼頃までに「タイヨウ」が群れの個体と接触し、分派が生じたと考えられる。その後、10月14日から15日にかけて「タイヨウ」とメス2頭、アカンボウ1頭を除く個体が群れに合流した。「タイヨウ」たちは、15日にB₁群から離れたD群の遊動域内で確認されていることから、16日午後合流するまで群れとは独立に行動していたと考えられる。

d. 調査期間中の動向（その3. 10月17日以後）

群れに合流して以降、「タイヨウ」は継続して群れの中で確認されていた（表3）。しかし、10月26日の群れ追尾中、彼は突如群れを置いてB₁群の遊動域外へと移動を始め、以後調査終了日まで一度も確認されなかった。以下、10月25日から「タイヨウ」を中心とした群れの動向をまとめる。

10月25日

「タイヨウ」は発情していた「タマ」に積極的に交尾を試みるも、「タマ」が嫌がったため一度も交尾できず。この日、嫌がる「タマ」を「タイヨウ」が執拗に追いかけて、多くの個体がそれに追随したことで群れは奇妙な動きを示した（図3A）。

10月26日

6時ごろに群れを発見。初めは一部の個体しか確認できず、多くの個体がロスト・コールを発していたが、8時29分までに群れはまとまりを取り戻す。このとき、「イツモ」とメス2頭（「タマ」と「アカネ」）を除く全個体を確認。

その後、群れはまとまりを維持していたが、14時35分にB₁群の遊動域の南端まで来たところで、「タイヨウ」と「キール」を含む23頭が「ラキ」を含む群れの残りメンバーとはぐれる（図3Bの①）。なお、このとき群れ外オスは1頭も確認されず。集団はロスト・コールを発しながら30分ほど休息したが、残りメンバーと合流できなかった。

15時10分、「タイヨウ」が移動を始める。初めはほとんどの個体と一緒にいたが、彼がB₁群の遊動域からどんどん外れて移動したため、次第に多くの個体がロスト・コールを発しながら引き返していった。「タイヨウ」は気にすることなく移動を続け、最終的に15時31分までに12頭（メス5頭、ワカメス2頭、コドモ2頭、アカンボウ3頭）を除く個体が引き返して「タイヨウ」から離れていった（図3Bの②）。

その後「タイヨウ」を含む集団は採食をしながら南下を続け、島の南端近くまで移動（図3Bの③）。この間、一部の個体はロスト・コールを発しながら少し引き返して残りのメンバーを探すことがあった。16時12分、「イツモ」が合流（図3Bの③）。10月15日以来初めての観察であった。その後、メスが両オスに毛づくろいを行う。この間、「タイヨウ」と「イツモ」の間で敵対的な交渉は見られず。16時22分、「イツモ」が「タイヨウ」にマウンティング。

16時31分、「タイヨウ」と「イツモ」を含む集団は移動を再開。16時50分、D群と思われる群れとエンカウト（図3Bの④）。既に日が暮れていたため詳細は不明

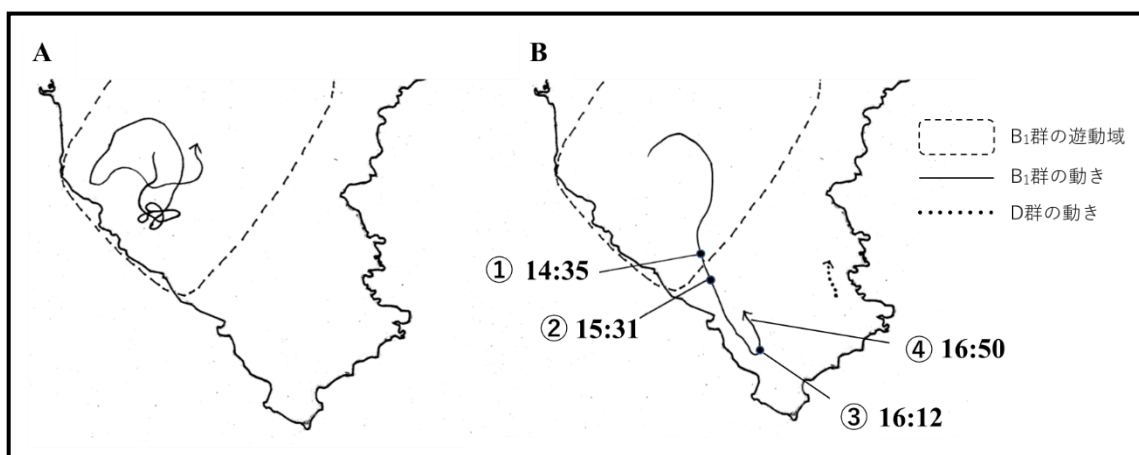


図3. 10月25日(A)と10月26日(B)のB₁群の移動ルート

だが、オスの<ガガガッ>という音声やメスの悲鳴があちこちで聞こえたため、オスからメスへの攻撃が頻繁に起こっていたと推察される。この騒動によって「タイヨウ」たちを見失う。

10月27日

5時36分、前日「タイヨウ」たちを最後に見た場所から1km強離れた場所で「ラキ」と「キール」を含む群れ本体を確認。初めはまとまりを欠いていたが、徐々に個体が集まり始める。7時ごろまでに前日「タイヨウ」と最後までいた個体以外は、「アカネ」を除き全て確認。前日「タイヨウ」と最後までいたコドモ2頭も合流した。

10月27日以降、「タイヨウ」は一度も群れの中で確認されなかった。10月26日に「タイヨウ」と最後までいた個体の内、メス2頭とワカメス1頭が11月3日に、メス2頭が11月8日に群れ本体に合流したが、「イツモ」とメス1頭、ワカメス1頭は調査終了日まで確認できなかった。

2) 「イツモ」

a. 来歴

「イツモ」の出自は不明だが、2015年11月以前からB_i群の周辺で確認されており（風張喜子氏、未発表データ）、2018年9月から10月にかけて中心オスになった。群れに加入した直後から第二位オスだった。

b. 調査期間中の動向

9月28日に群れが崩壊する前は毎日群れの中で確認。「タイヨウ」が群れにいない間は第一位オスであった。群れのまとまりが戻った直後の10月3日から確認されな



写真3. 10月15日に「イツモ」（右）に威嚇するラキ（左）

くなり、それ以降は以下2回を除いて群れの内を確認されていない（表3）。

10月7日

群れ追尾中の12時23分、「イツモ」を確認。12時29分までに木揺すり行動を3回行う。また、群れのメスや群れ外オスを突進したり、追いかけてきた。12時37分、100mほど離れたところにD群を確認。B₁群は徐々にD群から離れるように移動を始めるが、彼は群れに追従せず、13時以降は確認できず。

10月15日

群れを追尾中の12時33分、「イツモ」の姿を確認。「イツモ」はしばらくメスを追いかけて回すなど、うろうろと動き回る。その後、「ラキ」が「イツモ」から5mほどのところまで歩いてきて座る。「ラキ」は「イツモ」が接近した際には泣きっ面をしていた。

12時40分ごろ、「ラキ」が「悲鳴が入り混じったような声を断続的に発しながら、「イツモ」に対して威嚇し始める（写真3）。「イツモ」も「ラキ」に威嚇音声を発しながら3回突進したが、最終的に「ラキ」に背を向けて走っていき、「ラキ」がそれを追いかけていった。12時48分に「ラキ」が木揺すりしているところを発見するが、「イツモ」の姿は見当たらず。この日以後、調査終了まで一度も「イツモ」を群れの内を確認できず。

10月7日、D群と接近した際に「イツモ」が一時的に確認されたが、彼はその後B₁群には追従せず、D群の近くにとどまり続けた。このことから、「イツモ」はこのときB₁群を離れてD群に追従していたのではないかと思われる。

「イツモ」は10月15日に再び群れに戻るも、「ラキ」から追い払われ、以後調査終了まで群れの内を確認されなかった。おそらくこの日の交渉によって両者の順位が逆転してしまい、「イツモ」は群れに戻れなくなったのだと考えられる。

3) 「ラキ」と「キール」

a. 来歴

「ラキ」と「キール」はともにA群出身で、それぞれ2006年と2007年生まれ（藤田, 2015）。「キール」は2017年3月ごろに、「ラキ」は2018年7月ごろに中心オスになっているのが確認された（風張喜子氏, 未発表データ）。筆者がB₁群の調査を始めた2018年9月から、「ラキ」が第三位オスで「キール」が第四位オスであった。2頭ともA群出身で歳も近いいためか、しばしば近接して休息しているのを見かける

ことがあり、両者間の親密度は高かったと考えられる（写真4）。

b. 調査期間中の動向

9月28日から9月30日まで群れのまとまりが崩壊していた期間と分派していた10月13日以外は、2頭とも全ての日で確認（表3）。「タイヨウ」と「イツモ」がいない日には、「ラキ」が第一位で「キール」が第二位だった。

10月26日に「タイヨウ」がいなくなった後は、発情メスの数が増えてきたこともあり、「ラキ」と「キール」は群れ外オスが群れの中心まで侵入してくるのを防ぐことができていなかった。特に最後の数日は群れが群れ外オスに取り囲まれ、メスが集中的に攻撃を受けることが何度もあった。例えば11月9日には、夕方に群れ外オスが徐々に群れの周りを取り囲み始め、16時47分から17時13分の間に、少なくとも14回も群れ外オスの攻撃が観察された。「ラキ」が群れ外オスから攻撃を受けることもあり、彼は11月9日に左後肢に大きなけがを負い、びっこを引いていた。



写真4. 近接して休息する「ラキ」（右）と「キール」（左）

6. 群れのまとまりの一時的な崩壊と復元

9月28日から30日までの間、B₁群では群れのまとまりが崩壊し、一部の個体のみがばらばらに発見されるという異常な事態が生じた。以下、群れが崩壊し10月2日にまとまりを取り戻すまでの過程をまとめる。この期間の群れ個体の離合集散の様子を図3にまとめた。

9月27日

7時38分、群れを発見。中心オス4頭を含めた全個体を確認。群れは11時30分ごろまで採食し、この間よくまとまり非常に落ち着いた様子だった。ところが、その後東へと移動を始めた頃からまとまりを欠き始め、群れ全体としてどこへ向かってい

るのが判然としなくなった。11時50分に群れを見失う。その後17時ごろまで群れを探索するも、1個体も発見できなかった。

9月28日

この日はまとまった集団が見つからず、2~4個体が散発的に見つかるのみだった。この日見つけた個体の移動ルートを図4のAに記した。

7時17分、B₁群の追従オスを2頭発見（図5Aの1）。向かう方向に先回りすると、8時30分にアカンボウを背負ったメス（「アカネ」、13歳）が急斜面を下方へ走っていくのを確認（図5Aの2）。オスから逃げているようだった。「アカネ」が走っていった方へと向かったが、しばらくの間どの個体も見つからず。9時20分ごろ、メス（「アコ」、10歳）とワカメス（「アンズ」、5歳）を確認（図5Aの3）。2頭は少し移動した後、毛づくろいをする。この間、2頭とも他個体を探している様子はなく、周囲にもいる気配がなかったので、2個体の観察を10時に終了、他個体の探索を開始する。

11時ごろ、メスの大きな悲鳴が聞こえたためそこへ行くと、「アコ」たちがいた場所から500mほど離れた場所でメス（「ナトル」、11歳）がアカンボウと共に群れ外オスから激しい攻撃を受けているのを発見（図5Aの4）。そのオスは、B₁群によく追従している個体である。また、近くで2頭のワカオスを確認。群れ外オスの攻撃は少なくとも11時11分まで続くが、やがて「ナトル」が走って逃げていったため見失う。

12時ごろ、群れのワカオスと思われる個体を1頭発見（図5Aの5）、その先で群れ外オスを2頭見つけるが（図5Aの6）、周囲に他個体はおらず。15時20分、メス（「タマ」）が群れ外オスと連れ立って移動しているところを発見（図5Aの7）。連れ立って移動していたことから、2頭はコンソート関係にあったのではないかと考えられる。

9月29日

この日追尾調査は行えなかったが、16時45分に宿泊小屋前の樹上にメス（「アコ」）と群れ外オス4頭を確認。周囲に他個体はいなかった。「アコ」は発情の兆候がなく、どのオスとも近接していなかったため、いずれかの群れ外オスとコンソート・ペアを形成していたわけではないと思われる。4頭のオスはこれまでB₁群によく追従していた。

9月30日

9月30日も28日と同様、群れの個体を散発的にしか発見できなかった。見つけた

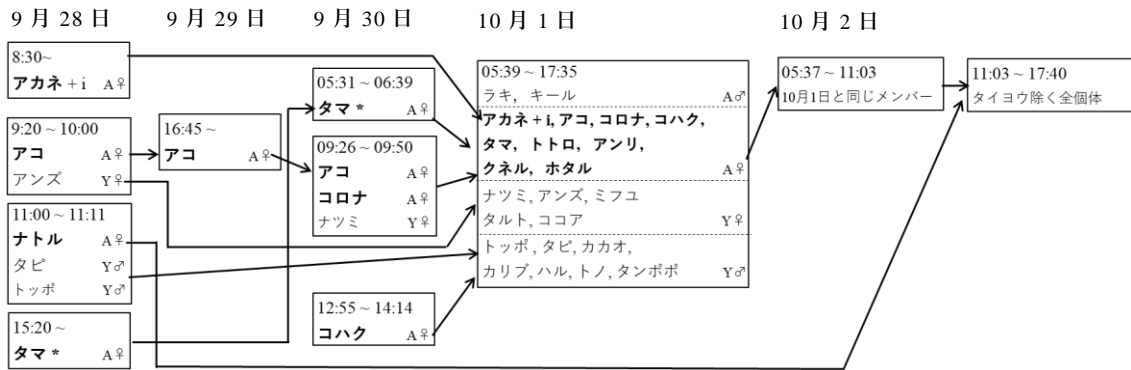
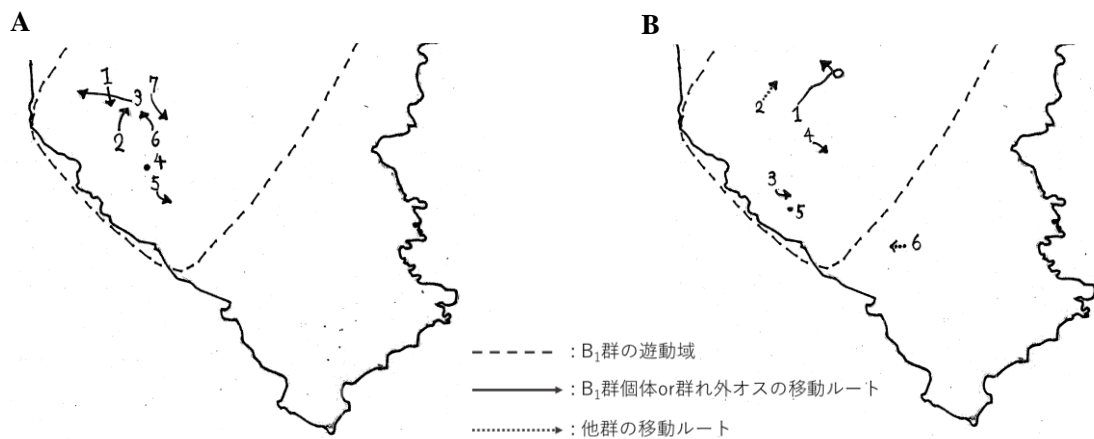


図 4. 9月28日から10月2日のB₁群個体の離合集散

枠で囲った個体たちは観察時に一つの集団を形成していたことを示す。

太字はオトナ・メスを表し、個体名に*が付いているのは発情の兆候が見られたメスである。

「i」はアカンボウを表す。



図のNo.	観察時間	群れ個体	群れ外オス	図のNo.	観察時間	群れ個体	群れ外オス
1	7:17	なし	A♂×2	1	05:31~06:39	タマ*	A♂×4
2	08:30	アカネ+i	なし	2	08:21	A群	
3	09:20~10:00	アコ 、Y♀	なし	3	09:26~09:50	アコ 、 コロナ 、Y♀	なし
4	11:00~11:11	ナトル+i Y♂×2	A♂	4	12:55~14:14	コハク	なし
5	12:00ごろ	Y♂?	なし	5	14:52	なし	A♂×2
6	13:14	なし	A♂	6	16:35~16:45	D群	
7	15:20	タマ*	A♂				

図 5. 9月28日 (A) と9月30日 (B) に観察されたB₁群の個体と群れ外オスと他群

表中の太字はオトナ・メスを表し、個体名に*が付いているのは発情の兆候が見られたメスである。

「i」はアカンボウを表す。

群れ個体と群れ外オス、および他群の移動ルートを図5Bに示した。

5時31分、調査小屋前にメス（「タマ」）が群れ外オスから追いかけているのを発見。その後5時50分までに別の群れ外オス3頭を周囲で確認（図5Bの1）。いずれのオスも、よくB₁群に追隨しているオスである。彼女はそのうちの1頭と連れ立って移動。そのオスとコンソート・ペアを形成していた可能性が高い。周囲にこれらの個体以外はおらず。6時39分、「タマ」の観察を終了し他のB₁群個体の探索を開始。8時21分、A群を確認（図5Bの2）。

9時26分、「タマ」がいた場所から1kmほど離れた場所で2頭のメス（「アコ」、「コロナ」、9歳）とワカメス1頭（「ナツミ」、5歳）を確認（図5Bの3）。周囲に他の個体はおらず。3頭ともロスト・コールなどを発するなど他個体を探す様子はなく、採食しながらゆっくりと移動。9時45分、近くでオスの<ゴゴゴッ>という音声を聞く。9時50分、3個体を見失う。

12時55分、3頭を確認した場所から500mほど離れた場所でメス（「コハク」、13歳）が樹上で採食しているところを発見（図5Bの4）。周囲に他個体はおらず。彼女を14時14分まで観察。14時52分、群れ外オス2頭を確認（図5Bの5）。16時35分、D群を確認（図5Bの6）。

10月1日

5時39分、「タマ」と4歳の息子を発見。周囲で群れ外オス約7頭（オトナ1頭、4～5歳6頭ほど）を確認。6時28分、彼女が400mほど移動した先で他の個体と合流。7時までに「ラキ」を含む15頭を確認。また、群れ外のオトナ・オス6頭も観察された。この間、群れ外オスからメスに対する攻撃が頻繁に観察された。群れ個体は頻繁にクー・コールを発しており、残りの個体を探しているようだった。

7時21分「キール」を確認。8時8分までにさらに7頭が合流。その後、群れは徐々に落ち着きを取り戻し、採食パッチをめぐる移動を開始。13時41分にもメスが合流。この日最終的には、中心オス2頭とメス9頭、ワカモノ8頭、コドモ4頭、アカンボウ1頭の24頭が確認された。なお、9月28日から30日に確認された個体は、メス1頭（「ナトル」）を除き全てこの日に確認した（図3）。この日は、群れ外オスからの攻撃が非常に多く、9月8日から9月26日までの平均と比べて約24倍の頻度で観察された。

10月2日

早朝から前日と同じメンバーで移動していたが、11時3分ごろに「タイヨウ」を除く他の個体も合流（図3）。合流の際には多くの個体からクー・コールが発せられ、

合流後には主に血縁個体間で一斉に毛づくろいが見られた。

以上のように、9月28日から30日にかけては、B₁群の一部の個体のみが散発的に発見され、同時に観察できた群れ個体が最大3頭のみだった。いずれの個体も群れを探している様子はなかったことから、9月28日に筆者がB₁群の個体を発見したときには、既に群れのまとまりが崩壊してから時間が経過していたと考えられる。この3日間に確認できなかった残りの個体がどの程度まとまりをもっていたかは分からない。しかし、B₁群の追従オスもあちこちで散発的に確認されたこと、10月1日にB₁群が分派状態にあったことから、残りの個体もこの3日間に観察された個体と同様に、複数の集団に分裂していたのではないかと推察される。

群れは10月2日にかけて徐々にまとまりを取り戻していった。まず10月1日には、群れの約半数にあたる24頭が合流した。9月28日から30日の間に確認された個体はメス1頭を除き全てこの日に確認されたことから、前日までばらばらになっていた個体の一部がこの日合流したことが分かる。10月2日には、前日の分派集団に「タイヨウ」以外の個体が合流し、群れがまとまりを取り戻した。このときクー・コールや毛づくろいが一斉に見られたことから、この日合流した個体の多くが9月27日以降しばらく接触していなかったことがうかがえる。

7. 考察1 「タイヨウ」の行動について

1) 「タイヨウ」の行動の特異性

調査期間中、「タイヨウ」は1日以上群れと離れて行動した後、群れに戻ってくるということを少なくとも5回繰り返した。長い場合には、少なく見積もって9日間（10月2日から10月10日）群れを離れることもあった。この間、10月16日に他の中心オスとの敵対的交渉はあったものの、「タイヨウ」は第一位オスの地位を維持し続けた。ニホンザルでは、中心オスが短時間群れから離れて行動することはあるものの（Otani et al., 2014, 2020）、本事例のように中心オス、それも第一位オスが1日以上群れから離れることを何度も繰り返すという行動は、少なくとも野生群では報告がない。

2) 「タイヨウ」はなぜ群れへの出入りを繰り返したのか

a. 発情メスとのコンソート

ニホンザルでは、交尾期にオスが発情メスとコンソート・ペアを形成し、短期間

群れから離れて生活をする可能性がある。しかし、「タイヨウ」が群れにいなかったほとんどの期間、全てのメスが群れで確認されている。また、彼が群れにいなかった期間に確認できなかったメスもいたものの、それらはいずれもアカンボウを持っていたか、その前後に発情の兆候が見られないメスであった。以上のことから、「タイヨウ」は群れと離れて行動していた際に発情メスとコンソート・ペアを形成していた可能性は低いと考えられる。

b. 繁殖相手を探すため

「タイヨウ」は9月18日にD群の遊動域内にいたと推測され、10月15日にはD群の近くで実際に確認されている。また、10月26日にはB₁群から離れてD群の遊動域内へと移動を行った。以上のことから、「タイヨウ」はB₁群から離れている期間にD群の近くにいることが多かったのではないかと考えられる。

2019年のB₁群では、10月26日までに1日平均1.17頭しかメスに発情の兆候が見られず、1日当たりの発情メス数が少なかった。特に、9月28日までは1日平均0.2頭しかメスの発情が確認されていない。一方で、D群にはメスが24頭いるが、そのうちアカンボウがいたのは6頭のみだったため、2019年は発情メスが多かったと考えられる。加えて、「タイヨウ」は、B₁群のメスとの交尾を試みても拒まれることが多く、ほとんど交尾ができていなかった。以上のことから、「タイヨウ」はD群に追隨して繁殖相手を探すために、しばしばB₁群から離れて行動していた可能性がある。実際、10月26日にB₁群から離れる前日には、「タマ」から一日中交尾を拒否されていた。なお、交尾期に繁殖相手を探すために中心オスが他群に短時間訪問することは屋久島では報告があるが (Sprague, 1992; Otani et al., 2020)、金華山ではこれまでにない (Takahashi, 2001)。

ただし、交尾期終了後に筆者が行った3月の調査以降も、「タイヨウ」はB₁群にいたりいなかったりを繰り返している。そのため、繁殖相手を探すためという理由だけでは、彼の行動の理由を全て説明することはできないだろう。

c. メスとの関係

もしかすると、「タイヨウ」はB₁群からの離脱過程にあり、群れから離脱しようとしているものの、他の阻害要因が働いて群れに戻ってしまうのかもしれない。そのような要因として考えうるものの1つがメスの存在である。B₁群では、交尾期にメスが他のオスからの攻撃を避けるために「タイヨウ」によく近接するなど (山口, 2020)、メスが彼を頼りにすることが多かった。そのため、「タイヨウ」が群れから離脱しようとしても、メスたちが彼との近接を維持しようとし、なかなか離脱することができなかったのではないかと考えられる。実際、D群の遊動域内で「タイヨウ」がメス

2頭と共にいるのが発見されたように（10月15日）、たとえ彼がB₁群から離れたとしても追隨するメスがいることで、結果的に彼が群れから離脱しにくくなっていた可能性はある。加えて、「タイヨウ」自身もメスを頼っている部分があったと考えられる。彼は一部のメスたちと特に親密な関係を築いており、毛づくろいなどの親和的行動を頻繁に受けていた。そのため、彼自身もメスたちと離れがたく、何度も群れに戻ってしまったのかもしれない。

ただ、過去にもメスからの信頼が厚かったオスはいたはずだが、それらのオスのいずれでも「タイヨウ」のような行動は観察されていない。よって、メスとの関係だけで彼の特異な行動を説明することはできない。

d. 「タイヨウ」の出自

前述のように、「タイヨウ」はB₁群出身である可能性がある。「タイヨウ」は2011年（当時5歳）からB₁群の周辺で確認されていることから、もしそうであればB₁群の遊動域からほとんど出たことがない可能性がある。もしかすると、「タイヨウ」は群れからの離脱を試みつつも、慣れ親しんだ土地から離れがたいためになかなか離脱できないのかもしれない。また、もしB₁群出身であればメスとの社会関係も強固になっており、それも離脱を難しくしている可能性がある。今後、遺伝子解析を行い「タイヨウ」の出自を明らかにすることで、彼の出自が行動に与えた影響を分析できると考えている。

以上、「タイヨウ」の行動が見られた要因を考察したが、明確な結論を得ることはできなかった。おそらく、どれか1つの要因のみが影響を与えたのではなく、それらが複合的に影響を与えたのだろう。このような「タイヨウ」の行動は今後も継続する可能性があるため、さらにデータを蓄積することで、その原因が解明されることが期待される。

8. 考察2 「イツモ」の行動について

1) 「イツモ」はなぜ群れから離れたか

10月3日以降、「タイヨウ」に加えて「イツモ」も群れの内で確認されなくなった。10月7日にD群と近接した際に一時的に確認されていること、10月26日にD群遊動域内で確認されていることから、彼も「タイヨウ」と同様に群れを離れた際にはD群に追隨していたのではないかと考えられる。なぜ「イツモ」がB₁群を離れたのか

は不明だが、D群に追隨していたことを考えると、繁殖相手を探すためではないかと推察される。「タイヨウ」が頻繁に群れを離れていたことで、「イツモ」も群れを離れやすかったのかもしれない。10月26日に「タイヨウ」がB₁群の遊動域外へ移動した際に「イツモ」が合流したことから、もしかすると彼らは群れから離れた際によく行動を共にしていたのかもしれない。

2) 10月15日に何が起こったのか

「イツモ」は10月15日にB₁群に戻るも、「ラキ」と喧嘩になって追い払われ、調査終了まで群れに戻らなかった。この日まで「ラキ」から「イツモ」への威嚇や攻撃は一度も観察していない。なぜこの日「ラキ」は「イツモ」に対して敵対的行動を向けたのだろうか。

飼育下のニホンザルでは、一部のオスを3ヶ月半隔離してから群れに戻したところ、隔離個体への集中的な攻撃が生じて順位が低下したことから、順位序列を維持するのに必要な日常的な交渉が途切れた際には、順位体系が新しく構築される可能性が指摘されている（青木, 2015）。本事例でも、「イツモ」が2週間ほど群れを離れたことでオス間の順位体系が新たに構築された結果、もともと劣位だった「ラキ」から「イツモ」に対する敵対的な行動が見られたのではないか。「タイヨウ」が群れに戻った際に「ラキ」と「キール」から敵対的行動が見られたのも同様の理由からだと思われる。メス間の場合は、1ヶ月以内であれば交渉が途切れても仲間意識（伊沢, 1982a）が継続し、すんなり群れに戻れると推測されていることを考えると（伊沢, 2009a）、オス間の場合は仲間意識が継続する期間がより短いのかもしれない。

結果的に「イツモ」は「ラキ」に追い払われ、調査期間中は群れに戻ることがなかった。それは、この日の交渉によって両者の順位が逆転してしまったからだと考えられる。一方で、「タイヨウ」も同様に群れに戻った際に「ラキ」と「キール」から敵対的な行動を向けられたが、「イツモ」と異なり「ラキ」を組み伏せることに成功したため、再び第一位オスの地位に就くことができた。「タイヨウ」が勝利できた理由としては、何頭かのメスが「キール」に対して敵対的交渉を向けるなどして、「タイヨウ」を援助したことが挙げられる。「イツモ」の場合には、メスからの援助は全く見られなかった。

9. 考察3 群れのまとまりの崩壊と復元

B₁群では、9月28日から30日にかけて小集団が遊動域内のあちこちで散発的に発見されるという、極めて珍しい事態が観察された。この事例は、本来強固であるはずのメスのまとまりが一時的に崩壊したという点で、2003年から2005年の交尾期にB₂群で観察された群れの崩壊（伊沢・佐藤，2004；伊沢・関・佐藤，2008）と類似している。以下、今回のB₁群崩壊の原因とB₂群崩壊との類似点について考察する。

1) 群れのまとまりはなぜ崩壊したのか

a. 「タイヨウ」の動向

B₁群では、特に交尾期になるとメスが「タイヨウ」の周囲に集まる傾向があった。ニホンザルでは、交尾期にメスが性的に興奮した群れ外オスから頻繁に攻撃を受けるため、それを避けるために「タイヨウ」を頼って周囲に集まっていたと考えられている（山口，2020）。このことから、B₁群では「タイヨウ」の存在が群れのまとまりに大きな影響を与えていたと考えられ、実際に彼が群れの内にいなかった日には、いた日に比べて群れの凝集性が低くなっていた（山口，2020）。

10月2日に群れが復元した際に「タイヨウ」のみが確認できなかったことは、群れの崩壊に彼の動きが関与していたことを強く示唆している。おそらく、群れが崩壊したと考えられる9月27日の午後から28日の明け方までの間に、まず「タイヨウ」が群れを離れるように動き初め、メスたちがその動きに影響されたことで群れがまとまりを欠いた状態になったのではないかと（図6B）。このことは、9月27日に群れを見

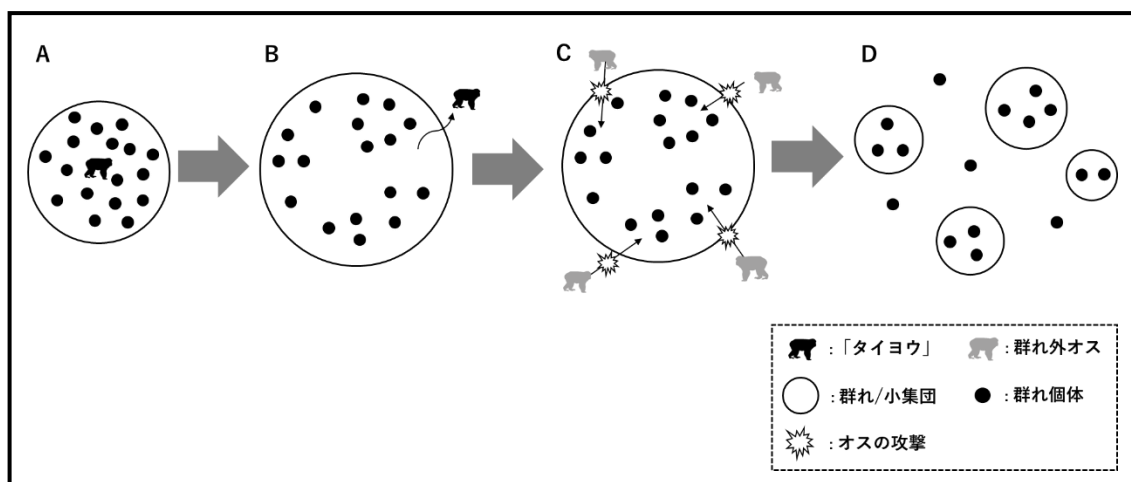


図 6. 9月28日からの群れ崩壊過程の模式図

- A: 「タイヨウ」が群れにいて、群れはまとまりを維持。
- B: 「タイヨウ」が群れから離れ、群れがまとまりを欠いた状態に。
- C: 群れ外オスからの攻撃が頻発し、メスが逃げ惑う。
- D: 逃げたメスがバラバラになり、小集団に分裂。まとまりが崩壊。

失う直前に、群れがまとまりを欠いていたという観察と符合する。もしかすると、この時点で10月26日のように群れが2つ以上の集団に分かれてしまったのかもしれない。しかし、これだけでは群れの「崩壊」にまでは至らないため、さらに他の要因が関連していると思われる。

b. 群れ外オスからの攻撃

そのような要因として考えうるのは、群れ外オスからメスへの攻撃である。2019年の交尾期、B₁群では1日に3–10頭（平均6.23頭）の群れ外オスが確認された。群れに追随する群れ外オスは発情メスが多いほど多くなるので（Takahashi, 2001）、B₁群に発情メスが少なかったことを考えれば、この数は非常に多い。これは、先行研究（Takahashi, 2001; 藤田・杉浦, 2005）と比較しても明らかである。この理由としては、2019年に隣接群のA群でアカンボウが多く（14頭、伊沢, 2019）、発情メスが少なかったと思われることが挙げられる。A群に繁殖可能なメスが少なかったため、普段はA群を追随しているオスがB₁群を訪れることが多かったのではないか。また、「タイヨウ」や「イツモ」の動向が不安定だったことで、群れ外オスが群れに近づきやすかった可能性もある。

以上のことから、群れ外オスの数が多かった2019年の交尾期は、その攻撃による脅威も大きかったと考えられる。実際、2019年は2018年と比べて群れ外オスからメスへの攻撃頻度が1.4倍以上高かった（山口, 2020）。加えて、通常メスはメス同士で連合したり、中心オス（特に第一位オス）を頼ったりすることで群れ外オスに対抗しているため（山口, 2020）、「タイヨウ」がおらず群れのまとまりが欠けた状態のときは、より一層攻撃を受けやすかったと考えられる。実際、「タイヨウ」が群れにいなかったときには、いたときに比べて3倍以上もメスが攻撃を受ける頻度が高かった（山口, 2020）。また、10月26日に「タイヨウ」がいなくなって以降、群れ外オスからメスへの集中的な攻撃が幾度となく観察されたことも、このことを裏付けている。

よって、9月27日から翌日の明け方までの間、「タイヨウ」が離れて群れがまとまりを欠いた状態であったならば、群れ外オスからメスへの攻撃が頻繁に生じていた可能性が高い（図6C）。このとき、頼れるオスや血縁の個体が近くにいなかったメスは、他に対抗手段がないので各々オスから逃げ惑うしかなかっただろう。その過程で多くのメスが散り散りになってしまい、群れのまとまりが完全に崩壊してしまったのではないか（図6D）。9月27日に直接群れ外オスの攻撃を見ることはなかったが、9月28日に走ってオスから逃げているメス（「アカネ」）や群れ外オスから激し

く攻撃されているメス（「ナトル」）を観察したこと、29日に群れ外オスに囲まれているメス（「アコ」）を観察したこと、30日に群れ外オスに追いかけているメス（「タマ」）を観察したことなどから、群れの崩壊過程で群れ外オスの攻撃が頻繁に生じていたことは示唆される。また、群れのまとまりが戻り始めた10月1日に群れ外オスの攻撃が高頻度で見られたことも、群れがまとまりを著しく欠いているときに群れ外オスからの攻撃が大きな脅威になっていたことを示している。

ところで、9月30日には見つかったB₁群個体を挟むようにA群とD群が確認された（図5Bの2と6）。もし9月27日から29日の間にもこれらの群れが近くにいたとすれば、追隨していた群れ外オスがB₁群に流れ込み、群れの崩壊をますます促した可能性がある。

以上をまとめると、B₁群は9月27日午後から28日明け方にかけて「タイヨウ」が群れから離れたことでまとまりを欠いた状態になった後（図6B）、群れ外オスからの攻撃が頻発し、各々のメスが逃げ惑って散り散りになった結果（図6C）、群れのまとまりが崩壊した可能性がある（図6D）。加えて、A群やD群が近くにおり、これらの群れに追隨しているオスが流入したことも、群れが崩壊にまで至った原因かもしれない。10月1日になると次第にサルたちが集まり始め、10月2日に群れのまとまりは復元した。

2) B₂群の崩壊との比較

a. 類似点

B₂群の崩壊（伊沢・佐藤，2004；伊沢ほか，2008）と本論文の事例は、交尾期に生じた点や群れのまとまりが失われて複数の小集団があちこちで散発的に発見された点で非常に似ている。また、B₂群崩壊の原因としては、①性的に興奮した群れ外オスが集中したことで、発情メスが連れ出されて戻れなくなったこと、②中心オスの離脱や加入が頻繁に起こっていたこと、③群れ外オスの攻撃に対して、メスたちがそれぞれ独自の対処（逃げ方）をしたことなどが挙げられているが、このうち②と③についてはB₁群崩壊と共通した部分が多い。B₂群の崩壊が起こった2003年から2005年の間、群れでは少なくとも5頭の中心オスが加入または離脱をし、中心オスの構成が頻繁に変わっていた。このように、B₂群崩壊時も本事例と同様に中心オスの動向が不安定であったと考えられる。また、B₂群崩壊時にも性的に興奮した群れ外オスの攻撃が多数観察されており、それに対してメスが身を守るために各々逃

げたことによって、群れのまとまりが崩壊した可能性が指摘されている。

b. 相違点

一方で相違点もある。例えば、両事例で群れの崩壊が持続した期間の長さは大きく違っている。B₂群崩壊時は、例えば2003年は少なくとも8月上旬から11月下旬まで群れが継続的に崩壊状態にあるなど、群れの崩壊が長期間続いた。一方で、B₁群では9月28日から10月2日の5日間で群れの崩壊は収束した。この違いは、両事例が生じた原因に違いがあるためだと思われる。B₂群崩壊時（特に2003年と2005年）には多くのコンソート・ペアが観察され、群れ外オスがメスを連れ出したのちに、数頭で囲い込むなどして行動の自由を奪ったことが崩壊の原因の1つだと考えられている。一方で、B₁群の崩壊時には、「タマ」以外の個体はコンソート・ペアとして観察されていない。また、崩壊前の9月27日にどのメスも発情の兆候を示しておらず、復元後の10月2日にも1頭しか発情が確認されていないことから、群れ外オスによる発情メスの連れ出しはほとんど起こっていないと考えられる。このことから、B₁群の崩壊時にはメスが群れ外オスに行動の自由を奪われることが少なく、比較的すぐに多くの個体が合流できたのだと考えられる。加えて、B₂群では群れ崩壊時に中心オスが最大2頭しか観察されていない一方で、B₁群は中心オスが4頭いた。そのためB₁群では、たとえ「タイヨウ」が群れを離れていても、残りのオスたちを中心として比較的すぐに群れのまとまりを取り戻せたのではないかと考えられる。

その他の違いとして、B₂群崩壊時には2003年3月に23頭だった個体数（中心オスとワカオスを除く）が2006年3月には9頭になるなど、非常に多くの個体が消失したことが挙げられる。なお、消失個体には群れとは独立して生活し始めた3個体（伊沢, 2009b; 伊沢・関, 2009）を含む。このとき、特にメスが15頭から4頭に減っている。一方で、B₁群では2019年3月から2020年3月までにメスが1頭、アカンボウが6頭死亡したと推定されており多くの個体が死亡しているが（山口, 2020）、そのほとんどがアカンボウであり、メスの死亡が少ない点でB₂群の崩壊時とは異なる。この理由としては、B₁群の方が群れの崩壊が比較的早く収束したことや、メスが頼れる中心オスが多かったことで、群れ外オスの攻撃で致命的な怪我を負うリスクが少なかったからではないかと考えられる。

以上の比較から、今回のB₁群の崩壊とB₂群の崩壊には共通点があるものの、短期間で収束した点やメスの消失が少なかった点など、相違点も多かった。B₂群の崩壊は3年連続で生じていることから、B₁群でも繰り返し同様の現象が観察される可能

性がある。B₁群の中心オスは2020年5月の時点では「タイヨウ」と「キール」のみになっていたとの報告があり（伊沢紘生氏，私信）、2020年は2019年に比べて中心オスが少なくなると予想される。また、「タイヨウ」は交尾期以後も群れからいなくなることがあるなど、その動向が安定していない。これらに加えて、もし多くのメスが発情して群れ外オスとコンソート・ペアを形成するようなことがあれば、2020年は2019年よりも長期間にわたって群れの崩壊が観察されるかもしれない。

10. 考察4 ニホンザルの地縁性について

ニホンザルの群れは、一定の土地と結びついた地縁集団であり（伊沢，1982a）、慣れ親しんだ土地への強い執着を見せることが知られている（伊沢，1982b）。ニホンザルの個体関係の基盤である仲間意識は、こうした一定の土地との結びつきをもとにした相互認知によって生じるため、ニホンザルの群れが地縁集団であるということは、群れのありようを理解するうえで非常に重要である（伊沢，1982a）。

本調査期間中、B₁群ではニホンザルの地縁性を示す興味深い事例を2つ観察した。1つ目は、9月18日の事例である。この日、群れは徐々に南へと向かい、やがて遊動域を越えて移動を行った（図2）。翌朝に「タイヨウ」が合流したことを考えると、この先に彼がいたのではないかと考えられる。しかし、群れは遊動域を越えるとすぐに遊動域内へと戻るように進路を変更した。もう1つは10月26日の事例である。この日、B₁群では「タイヨウ」が突如群れを置いて遊動域外への移動を始めたが、遊動域のちょうど境界付近に来たところで半数ほどの個体は「タイヨウ」を含む集団とは別れ（図3Bの①）、遊動域を越えたあたりで残りの個体の多くも遊動域内へと引き返した（図3Bの②）。その後、「タイヨウ」と共に遊動域を出たメスの一部からも、途中で引き返したりロスト・コールを発したりするという行動が頻繁に観察された。このことは、遊動域を越えて移動することがメスにとっていかに不安なものかをよく示している。「タイヨウ」は群れからの信頼が厚く、普段は多くのメスが移動の際に彼に追随していた。しかし、この日遊動域を外れてまで彼と共に行動する個体はほとんどいなかった。これらの事例は、ニホンザルが慣れ親しんだ土地に対する執着を強く持っており、基本的に遊動域外へ出ることを嫌うということをよく示している。

10月26日の事例は、A群の第一位オスだった「キヨシロウ」が研究者から距離を置こうと遊動域を越えて移動していった結果、全ての個体が途中で引き返したという事例と類似している（伊沢，2009c）。ただ、今回の事例では全ての個体が引き返

したわけではなく、一部の個体は彼と共に遊動域外へと移動した。それらの個体のいずれも「タイヨウ」とコンソート関係にあるわけではなかった。通常オス・メス間の関係はメス同士に比べればずっと弱いと考えられているため（伊沢，2009c）、慣れ親しんだ土地を離れてまでオスと共にいようとするメスがいるということは非常に珍しいと考えられる。

謝辞

本稿をまとめるにあたり、宮城のサル調査会の伊沢紘生先生には終始熱心なご指導をいただきました。また、京都大学の中川尚史教授からは、数多くのご助言をいただきました。この場を借りて深く御礼申し上げます。中心オスの来歴については北海道大学の風張喜子氏に、10月15日の「タイヨウ」の目撃情報については帝京科学大学の佐々木隆志氏と宮崎麻衣氏に情報をご提供いただきました。また、金華山B₁群の血縁関係や個体情報は、風張喜子氏をはじめこれまでB₁群を調査されてきた研究者の方々の継続的な観察によるものです。心からの感謝を申し上げます。最後に、調査小屋滞在中にご一緒させていただいた多くの方々には大変お世話になりました。心より御礼申し上げます。

引用文献

- 青木孝平 (2015) エンクロージャからの一時的な隔離が飼育ニホンザル (*Macaca fuscata*) の順位及び社会関係に与える影響. 「霊長類研究」, vol. 31 (2), p. 109–118.
- 藤田志歩 (2015) A群の特徴と今後の展望. 「宮城県のニホンザル」 vol. 29, p. 3–14.
- 藤田志歩・杉浦秀樹 (2005) 金華山のサル・交尾期における追従オスの頭数. 「宮城県のニホンザル」 vol. 20, p. 12–16.
- 伊沢紘生 (1982a) 『ニホンザルの生態—豪雪の白山に野生を問う—』 どうぶつ社.
- 伊沢紘生 (1982b) ニホンザルにおけるリーダーシップ行動について. 『宮城教育大学紀要』 vol. 17, p. 26–40.
- 伊沢紘生 (1985) 金華山のニホンザルの生態学的研究—交尾期の音声について—. 「宮城教育大学紀要」 vol. 20, 7–18.
- 伊沢紘生 (1988) 金華山のニホンザルの生態学的研究—個体数の変動と群れの分裂—. 「宮城教育大学紀要」 vol. 23, p. 1–9.

- 伊沢紘生 (2009a) ニホンザル・メスのハナレザルについて. 「宮城県のニホンザル」 vol. 25, p. 15–24.
- 伊沢紘生 (2009b) 金華山のサル・B2群を離れたオトナメス2頭のその後. 「宮城県のニホンザル」 vol. 24, p. 21–28.
- 伊沢紘生 (2009c) 『野生ニホンザルの研究』 どうぶつ社.
- 伊沢紘生 (2019) 金華山のニホンザル 2019年・個体数に関する秋季一斉調査のまとめ.
- 伊沢紘生・佐藤智保 (2004) 金華山B2群・群れの崩壊と復元. 「宮城県のニホンザル」 vol. 17, p. 1–43.
- 伊沢紘生・関健太郎 (2009) 金華山のサル・1頭のメスの数奇な思春期I. 群れとは独立に群れ外オスと暮らす. 「宮城県のニホンザル」 vol. 24, p. 1–10.
- 伊沢紘生・関健太郎・佐藤智保 (2008) 金華山のサル・崩壊と復元後のB2群の動向. 「宮城県のニホンザル」 vol. 23, p. 1–17.
- 風張喜子 (2015) B₁群のサルの特徴と今後の課題. 「宮城県のニホンザル」 vol. 28, p. 1–19.
- Otani, Y., Sawada, A., & Hanya, G. (2014) Short-term separation from groups by male Japanese Macaques: costs and benefits in feeding behavior and social interaction. 「American Journal of Primatology」 vol. 76 (4), p. 374–384.
- Otani, Y., Sawada, A., & Hanya, G. (2020) Spatial position-associated mating strategies employed by male Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) in Yakushima. 「Primates」 vol. 61, p. 415–426.
- 清家多慧・疋田研一郎 (2019) ニホンザル・メスも群れを“離脱”するか. 「宮城県のニホンザル」 vol. 32, p. 7–16.
- Sprague, D. S. (1992) Life history and male intertroop mobility among Japanese macaques (*Macaca fuscata*). 「International Journal of Primatology」 vol. 13 (4), p. 437–454.
- Takahashi, H. (2001) Influence of fluctuation in the operational sex ratio to mating of troop and non-troop male Japanese macaques for four years on Kinkazan Island, Japan. 「Primates」 vol. 42 (3), p. 183–191.
- 山口飛翔 (2020) 金華山島の野生ニホンザル (*Macaca fuscata*) におけるオスからメスへの攻撃とメスの対抗戦略. 京都大学大学院理学研究科修士論文 (未公刊)