

第5章 結実の年変動がニホンザルの群れ内競合を介して個体群パラメータに与える影響

5-1. 序

集団生活する動物では、食物を巡る個体間の競合は避けられない [Tilson & Hamilton, 1984; Gese et al., 1996; Janson & van Schaik, 1988]。メス同士の競合は採食成功に影響し、採食成功は生理状態を介して栄養状態 [Altmann et al., 1993]、成獣死亡率 [Dittus, 1979, Wrangham, 1981; Cheney et al., 1988]、出産間隔 [Frank, 1986]、出産率 [Holekamp et al., 1996; Bulger & Hamilton, 1987, Whitten, 1983]、新生児死亡率 [Holekamp et al., 1996, Bulger & Hamilton, 1987, Borries et al., 1991] などの個体群パラメータに影響する。とくに、主に母娘関係を核とする半閉鎖的な群れが長期にわたって維持される霊長類や食肉類では、その中で営まれる複雑な個体関係が個体の生存や繁殖に影響するので [e.g., Macdonald, 1979, 1983; Altmann & Alberts, 2003; Silk et al., 2003]、競合が個体群パラメータに与える影響は重要だと考えられる。

集団内の個体間競合には、群れメンバーのうち高順位個体が低順位個体の採食を妨害することによって後者の採食量が減少するタイプの競合（コンテスト型競合）と、限られた資源を分け合うことによる、集団メンバー全員に均等に採食成功の低下をもたらすタイプの競合（スクランブル型競合）という2つの様式がある [Nicholson, 1954; Sutherland, 1996]。前者では食物資源を獲得できる個体数が制限され、採食速度、食物獲得量や脂肪蓄積量に個体差が生じるが [哺乳類：Tilson & Hamilton, 1984; Monaghan & Metcalfe, 1985; Koenig, 2000; Harwood et al., 2003; Barton & Whiten, 1993; Holand et al., 2004; 鳥類：Robichard et al., 1996; Sutherland & Koene, 1982; Goldberg et al., 2001; Caldow et al., 1999; 魚類：Clifton, 1990; Milinski, 1982; Alanärä et al., 2001]、後者では各個体の受ける影響の程度はほぼ等しくなる [van Schaik, 1989]。現実には2つのタイプの競合は同時にはたらくため [Bulger & Hamilton, 1987; Janson, 1988b; van Schaik, 1989]、群れ内の競合の強さを把握するためには、各タイプ

の競争に影響を与える要因を見きわめ、その大きさを定量的に調べる必要がある [van Schaik & van Noordwijk, 1988, Clifton, 1990]。

コンテスト型競争の強さは食物資源の分布状態に影響を受ける。コンテスト型競争は i) 対象となる資源の栄養価が高い場合、ii) 資源が局所的に集中する、ないし食物パッチサイズがすべてのメンバーをまかなえないほど小さい場合、iii) 群れが分散して採食できないほどパッチ間の距離が離れている場合に強くなることが分かってきた [Harcourt, 1987; Koenig et al., 1998; Koenig, 2000]。それは、このような状況下にある食物資源は限られた個体による独占的な利用を可能にするため、とくに競争能力に勝る個体にとっては交渉を起すに値するものだからである [Maynard-Smith, 1974, van Schaik, 1989]。じっさい、ベルベットモンキー (*Cercopithecus aethiopus*) やフサオマキザル (*Cebus apella*)、ハヌマンラングール (*Prosimians entellus*) の高順位個体が高い採食成功を収めたのは集中分布する食物資源を利用したときであり、分散する食物資源を利用したときは採食成功の順位差は消失した [Whitten, 1983; Janson, 1985, 1988b; Koenig et al., 1998]。コンテスト型競争は、肉体的な接触を伴う直接的な個体間交渉だけでなく、劣位個体の自発的な競争回避という間接的な個体間交渉も含む [Robinson, 1981; Post et al., 1980; van Schaik, 1983; Barton, 1993]。たとえば、河川でサケを捕食するヒグマ (*Ursus arctus*) の場合、劣位個体は警戒行動の頻度が高く、河川への滞在時間が短く、また河川から離れた場所で採食することが多かった [Gende & Quinn, 2004]。これは高順位個体からの干渉を避けるためと解釈されている。同様な例は他の動物でも報告されている (e.g., ブチハイエナ (*Crocuta crocuta*) [Boydston et al., 2003]; ノドジロオマキザル (*Cebus capuchinus*) [Hall & Fedigan, 1997]; ヤチネズミ (*Clethrionomys rufocanus*) [Ims, 1987])。それゆえ、コンテスト型競争の強さを評価するためには、直接的な個体間交渉と間接的な個体間交渉の双方を考慮しなければならない [Barton, 1993]。劣位個体はコンテスト型競争で被った採食成功の不利を補うために行動するため、このような行動はコンテスト型競争の強さを反映しているはずである。具体的には、i) 代替食物への依存度を高

める、ないし食物品目数を増す [e.g., Post et al., 1980; Soumah & Yokota, 1991; Gore, 1993; Saito, 1996; but see Barton & Whiten, 1993]、ii) 全体の採食時間を延ばす（その結果休息時間が減る） [van Noordwijk & van Schaik, 1987; Soumah & Yokota, 1991; but see Post et al., 1980]、iii) 主要食物の採食速度を上げる [Deutsch & Lee, 1991; Mori, 1995]、iv) 主要食物パッチへの滞在時間を延ばす [e.g., Post et al., 1980]、v) 他個体から離れて行動し、食物資源の利用効率を高める [van Noordwijk & van Schaik, 1987; Brennan & Anderson, 1988; Janson, 1988b, 1990; Borries et al., 1991; Barton & Whiten, 1993; Hall & Fedigan, 1997; Koenig et al., 1998; Pazol & Cords, 2005] などの行動が見られると予測される。

いっぽう、スクランブル型競合は、集団の個体数と資源量、資源の分布状態から影響を受ける。すなわち、スクランブル型競合は、i) 群れサイズに対する資源量が乏しいほど [Isabirye-Basuta, 1988; Janson, 1988b]、ii) パッチサイズが小さいほど [Janson, 1988b]、iii) パッチ密度が低くパッチ間距離が長いほど [Chapman, 1990; Chapman et al., 1995]、iv) パッチが分散して分布しているときほど [Chapman, 1990] 強くなる。その極端な例として、離合集散性の顕著なチンパンジー (*Pan troglodytes*) やジョフロイクモザル (*Ateles geoffroyi*) では、パーティーサイズは食物の供給状態によって決定される [Isabirye-Basuta, 1988; Chapman et al., 1995]。他の種でも、食物の供給量が減少すると個体間の距離が広がることが知られており [Janson, 1988a]、これもスクランブル型競合を弱める方法のひとつといえる。

第3章でも述べたように、植物の開花・結実には年次的な変動がある [Kelly, 1994; Herrera et al., 1998; Mcshea, 2000]。この現象は、花や果実を食物資源として利用する動物からみれば、食物パッチの供給状態が年次的に変化することを意味し、したがって群れ内の競合（コンテスト型、スクランブル型）の程度や採食成功の順位差の程度はそれに応じて年次的に変化すると予想される [Gouzoules et al., 1982; Barton, 1993]。このことを検証するには、i) 食物資源の供給状態、ii) 食物を巡る群れ内競合（コンテスト型、スクランブル型）と順位関係、iii) 競合の採食成功への影響、iv) 採食成功が順位クラスごとの個体群パラメータに与

える影響という 4 項目を、同時にかつ食物の供給状態が異なる複数の年にわたって把握する必要がある。

これまで、霊長類では i) と ii) の関連性 [e.g., Boccia et al., 1988; Blois-Heulin & Martinez-Cruz, 2005; Barton & Whiten, 1993; Saito, 1996]、i) と iii) の関連性 [Iwamoto, 1974; Iwamoto, 1987]、i) と iv) の関連性 [e.g., 齊藤・伊沢, 1997; Bercovich & Strum, 1993; Suzuki et al., 1998; Soto et al., 2004] を個別に調べた研究はあったが、4 者の関連性を総合的に示した研究はなかった。さらに、ii) と iv) の関連性については、肯定的な報告がある一方で (e.g., アカゲザル (*Macaca mulatta*) [Bercovitch & Berard, 1993]; ニホンザル (*Macaca fuscata*) [Sugiyama & Osawa, 1982a]; ゲラダヒヒ (*Theropithecus gelada*) [Dunber & Dunber, 1977]; ハヌマンラングール (*Presbytis entellus*) [Borries et al., 1991]; キイロヒヒ (*Papio cynocephalus*) [Smuts & Nicolson, 1989]、競合および順位関係と個体群パラメータには関係がないという否定的な報告もあり (ニホンザル (*Macaca fuscata*) [Gouzoules et al., 1982]; ベニガオザル (*M. arctoides*) [Nieuwenhuijsen et al., 1985]; サバンナモンキー (*Cercopithecus aethiopus*) [Cheney et al., 1988]; キイロヒヒ (*Papio cynocephalus*) [Packer et al., 1995, Bercovitch & Strum, 1993])、その関連性は明瞭ではない [Harcourt, 1987; Silk, 1988]。

金華山島のニホンザル個体群は、秋に堅果類を主要食物とする [伊沢, 2004; 第 3 章]。堅果類は栄養価が高く、エネルギー消化率が高く、またエネルギー摂取速度が高いので、秋のエネルギーバランスの高さにもっとも貢献する食物である [Nakagawa, 1989b; 第 4 章]。堅果類の結実周期 [伊沢, 2005] や樹木の分布様式・樹冠サイズ [Tsuji & Takatsuki, 2004] は樹種ごとに異なるため、秋の主要食物の供給状態は年毎に大きく変化する。それゆえ、金華山島におけるサルの交尾期の競合の程度は堅果類の結実状態に応じて年ごとに大きく変化すると予測される。サルでは攻撃的な交渉が血中コルチゾル濃度を高めることが知られている [Nakamichi et al., 1992]。このホルモンは繁殖を抑制する機能があることが知られているので [Creel, 2001]、Abbott [1987] が指摘したように、食物を巡る競合から受けるスト

レスは生理状態を介して繁殖や生死などの個体群パラメータに影響すると予想される。食物環境と個体群パラメータの関係は、捕食者の存在や群れ間の交渉など、さまざまな要因が関わるために一般には因果関係の検出が困難であるが、金華山島のニホンザルには捕食者がいないので [ただし Iida, 1999] 個体群パラメータに及ぼす捕食圧の影響を考慮しなくてよく、また隣り合う群れ同士の遭遇頻度が低く、また群れ同士の交渉が穏やかなので [Saito et al., 1998; Sugiura et al., 2000]、他の群れの存在が群れの採食行動に影響する可能性は考えなくてもよいと考えられる。

このような背景から、本章では、金華山島のニホンザルの交尾期の食物環境の年次変動が群れ内の競争を介してニホンザルの個体群パラメータに与える影響を明らかにすることを目的とした。具体的には、結実状態の異なる 2 つの年（「凶作年」と「豊作年」）の間でニホンザルの行動および個体群パラメータを比較することにより、以下の 5 つの予想の妥当性を検証する。ここでいう「凶作年」とは、堅果類が特定の個体しか利用できない形で供給される年を指し、「豊作年」とは、堅果類がどの個体も利用可能な形で供給される年を指す。

予想①攻撃的な交渉の発生頻度は主要食物である堅果類を利用するときに高い。

予想②「凶作年」には、コンテスト型競争が強く働き、それは採食成功の順位差に反映される。

予想③コンテスト型競争は、一連の採食努力（滞在時間、食物の多様性、行動時間割合、群れの広がりなど）に順位差をもたらし、この傾向は「凶作年」に強くなる。

予想④「凶作年」には、スクランブル型競争が強く働き、これは採食成功に反映される。

予想⑤コンテスト型競争の影響により、各種の個体群パラメータは、「凶作年」には高順位個体に有利に作用する。また、スクランブル型競争の影響から、「凶作年」の各種の個体群パラメータのパフォーマンスは、「豊作年」よりも低い。

5-2. 方法

5-2-1. 調査対象

調査期間中のニホンザル A 群の群れ構成は 14-17 頭の成獣メス、2-5 頭の成獣オス、8-9 頭の子供 (1-5 歳)、1-11 頭の新生児 (0 歳) の計 29-39 頭だった。なお、個体 *At* と *Ar*、*Kr* と *Rr*、*Fr* と *Fp*、*Fk* はそれぞれ親子であり、また個体 *Be*、*Sf*、*Ib* および *Ml* と *Mr* は姉妹である (Table 5-1)。

5-2-2. 結実量、採食パッチ数、堅果類のアベイラビリティ

各年の交尾期にサルが「採食木」(定義は後述)として利用した堅果類生産木の位置を GPS [SONY PACY-CNV 10] で記録し、樹冠サイズ(長径、短径)を目視により 1m 単位で評価し、両者の平均値をその採食木の樹冠半径として樹冠面積 (m^2) を求めた。

第 3 章で用いた種子トラップを引き続き使用し、毎年 9-12 月にかけて、約 2 週間ごとに落下物を回収するとともに堅果類の数および充実率を計測して期間中の単位面積あたりの落下個数 (m^{-2}) を推定した。方法の詳細は第 3 章を参照されたい。

Nakagawa [1990] によれば、サル以外の動物(鳥類やげっ歯類)による堅果類の採食圧の影響は無視できない。そこで、堅果類の地上密度を評価するために、毎年 9-12 月にかけて、約 2 週間ごとにランダムに選択した堅果類生産木の樹冠下に 50cm×50cm のコドラート ($n=5-8$) を設け、コドラート内の堅果類の数を計測して単位面積あたりの落下個数 ($\text{個}\cdot m^{-2}$) を求めた。

5-2-3. 行動観察

A 群のサルの交尾期の行動観察は、2004 年 9-11 月の 41 日間と 2005 年 9-11 月の 36 日間、計 77 日間(総観察時間: 557 時間)にわたって行った (Table 5-1)。観察法としてフォーカルアニマル・サンプリング法 [Martin & Bateson, 1990] を用いた。2-5 時間の個体追跡を一回

の「観察セッション」と定義し、期間中に計 142 の観察セッションを実施した (2004 年 : 72 セッション、2005 年 : 70 セッション)。行動は 1 分間隔の瞬間サンプリング [Martin & Bateson, 1986] により、採食、移動、休息、社会的行動、その他の 5 つに分けて記録した。追跡個体が地上に落下した堅果類を採食した場合、そこに生えている堅果類生産木を「採食木」と定義し、採食の開始時間および終了時間を記録した。開始時間と終了時間の差を、「採食パッチへの滞在時間」と定義した。

観察セッション中に追跡個体と他の成獣メスとの間で攻撃的な交渉が見られた場合はすべて記録した。攻撃的な交渉は、Saito [1996] にしたがって 3 つのカテゴリに区分した。すなわち、追いかけ、噛み付きなどの激しい交渉を「攻撃」、表情に出す威嚇や、押しのけなどの交渉を「威嚇」、そして場所を立ち退いた場合や服従のディスプレイを見せるような交渉を「立ち去り」と定義した。van Nordwijk & van Schaik [1987] にしたがって、追跡個体が他の個体に対して行った交渉と、追跡個体が他の個体から受けた交渉とを分けた。追跡個体と他の成獣メスとの間で生じた攻撃的な交渉から優劣関係の表を作成し (Tables 5-2, 5-3)、この表より Landau の直線性指数 (h) [Chase, 1974] を算出して成獣メス間の順位関係の直線性を求めた。グループの成獣メスの個体数を n 、個体 a が優位である成獣メス個体数を v_a とすると、指数 h は式 5-1 で表される :

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \sum_{a=1}^n \left(v_a - \frac{(n-1)}{2} \right)^2 \quad \text{式 5-1}$$

h は 0 と 1 のあいだの値をとり、0 は完全にランダムな順位関係、1 は完全に直線的な順位関係を表す。A 群の成獣メス間の順位関係の解析には、交尾期以外の時期のアドリブ・サンプリング [Martin & Bateson, 1990] のデータ (期間 : 2004 年 6 月から 2005 年 12 月) も含めた。また対象個体から半径 3m および半径 5m の範囲内の個体数 (新生児を除く) を 5 分ごとにスキャンサンプリング [Martin & Bateson, 1990] で記録し、これを近接個体数とした [van Nordwijk & van Schaik, 1987]。

行動観察終了後、追跡個体が採食した食物を採集した。2004 年と 2005 年の交尾期に採集

した食品目 (63 品目) はこの時期に観察した全採食品目 (n=71) の 88.7%に相当するので、この時期の食物をほぼ代表すると考えられる。第 4 章で示したのと同じ方法で食物サンプルの栄養分析を行い、その結果および個体追跡のデータから、観察セッション中の追跡個体の日代謝可能エネルギー摂取量 (DEI) を求めた。いっぽう、各セッションの平均値から、各順位個体の行動時間配分を求め、これより日エネルギー摂取量 (DEE_{min}) を求めた。日代謝可能エネルギー摂取量 (DEI) と日エネルギー摂取量 (DEE_{min}) の差からエネルギーバランスを評価した。エネルギー摂取量およびエネルギー要求量の推定法は第 4 章に書いた。

ある観察セッション中の食物の多様性は Shannon-Wiener 指数 (H') で評価した。

$$H' = -\sum p_i \times \ln(p_i) \quad \text{式 5-2}$$

ここで p_i は食品目 i の採食時間割合を示す。

追跡した時間帯の違いが各種の観察データに与える影響を除去するため、各成獣メスの追跡セッションを午前 (6:00-12:00) と午後 (12:00-18:00) の両方をできるだけ含むように設定し、同じ月の同一個体の複数のデータを平均した。なお、追跡時間が 2 時間未満の 12 セッション (2004 年 : 5 セッション 271 分、2005 年 : 7 セッション 420 分) のデータは解析から除いた。

5-2-4. 個体群パラメータ

2004 年 6 月から 2006 年 6 月にかけて、計 21 回のセンサスを行い、A 群の成獣メス各個体の出産、消失を記録した。各個体群パラメータは以下のように定義した。

1) 出産率 (Infant Female Ratio, IFR): 金華山島の個体群の出産期は 4 月から 7 月であるため [Fujita et al. 2004]、この時期の新生児とその母親を記録した。野生ニホンザルの出産間隔は通常 2 年であるから [Tanaka et al., 1970; Takahata et al., 1998; Takahashi, 2002b]、メスの繁殖履歴の影響を除去するために、van Schaik & van Noordwijk [1985] や Fujita et al. [2004] にしたがって、前年出産していない成獣メスの出産率を算出した。それゆえ、年における新生

児数を I_i 、年における出産可能な成獣メス個体数を AF_{i-1} とすると、年 i の「出産率」 (IFR_i , %) は式 5-3 で表される。

$$IFR_i = I_i / AF_{i-1} * 100 \quad \text{式 5-3}$$

2) 新生児死亡率 (Infant Mortality, IM): 年 i における新生児数を I_i 、年 $i+1$ における 1 歳児数を J_{i+1} とすると、年 i の「新生児死亡率」 (IM_i , %) は式 5-4 で表される。

$$IM_i = (I_i - J_{i+1}) / I_i \quad \text{式 5-4}$$

3) 成獣死亡率 (Adult Mortality, AM): ある年の交尾期開始時 (9 月) の成獣メス個体数に占める翌年の同時期の個体数の割合を「成獣死亡率」とした。ニホンザルの成獣メスは出自の群れに生涯とどまるので (ただし餌付け環境下における一部の事例 [e.g., Sugiyama & Osawa, 1982b; 福田, 1983] を除く)、群れからの消失を死亡とみなした。それゆえ、年 i の交尾期開始時の成獣メス数を AF_i 、年 $i+1$ の交尾期開始時の成獣メス数を AF_{i+1} とすると、年 i の成獣率死亡率 (AM_i , %) は式 5-5 で表される。

$$AM_i = AF_{i+1} / AF_i \quad \text{式 5-5}$$

本章では、2004/2005 年と 2005/2006 年の 2 シーズンのデータを含めて、A 群の個体群パラメータが得られた計 25 シーズン (1982 年～2006 年) のデータを解析した。なお、ほぼ同じデータセットを用いて、Suzuki et al. [1998] および Takahashi et al. [2002] が個体群パラメータの解析を行っている。

5-2-5. 統計処理

攻撃的な交渉および採食行動についての各変数について、年の効果と順位の効果、および年と順位の間相互作用を評価するために、反復測定分散分析を用いた。追跡個体の順位クラス (H, M, L) を個体間要因、年 (2004, 2005) を個体内要因とした。検定に先立ち、行動時間割合と採食単位速度を除く変数は平方根変換を、行動時間割合は逆正弦変換を行った [Grafen & Hails, 2002]。また、各食物の採食単位速度は、各食物の総平均に対する残差を検

定に使用した。採食成功（日摂取エネルギー量）の検定は、食物量の減少の影響を考慮し、交尾期を前半（9月－10月上旬）と後半（10月下旬－11月）の2つに分けて行った。各順位個体の交尾期前半と後半の採食成功の比較は、対応のある t 検定で行った。

先行研究の結果より、2004/2005年（「凶作年」）のシーズンは2005/2006年（「豊作年」）のシーズンに比べて各個体群パラメータの順位差が大きく、この場合低順位個体のほうが不利だと考えられる。しかし、この結果は「豊作年」と「凶作年」いずれも1シーズンのデータに基づくものであるから、この結果を一般化することには慎重であるべきである。そこで、過去に集められたA群の個体群パラメータのデータをもとに、結実状況と個体群パラメータ（出産率（*IFR*）、新生児死亡率（*IM*）、成獣死亡率（*AM*））の関係を分析した。A群の個体群パラメータが得られた25シーズン（1982年～2006年）のうち、伊沢 [2005] および Tsuji et al. [2006] から結実状況を評価した。主要堅果類4樹種のうち、カヤは樹冠サイズが小さく（しかも一本一本が孤立している）、また利用可能な期間が短い（Table 3-1）。いっぽう、ケヤキは樹冠サイズこそ大きいものの生育本数が少なく、したがってケヤキしか利用できない年には競合は熾烈になると予想される（Table 3-1）。つまり、これらの樹種はスクランブル型、コンテスト型競合が生じやすい樹種であると考えられたので、交尾期にカヤのみを利用できた年、ケヤキのみを利用できた年、あるいはいずれの樹種も利用できなかった年（ $n=15$ ）を「凶作年」、それ以外のすべての年（ $n=10$ ）を「豊作年」として、両者の間で各個体群パラメータを比較した。Fisherの正確確率検定を用い、「豊作年」と「凶作年」の間で各パラメータに差がないという仮説を検定した。有意水準 $\alpha=0.05$ とした。ついで、「豊作年」「凶作年」それぞれについて、順位間での個体群パラメータを比較した。この場合も Fisherの正確確率検定を用い、順位間で各パラメータに差がないという仮説を検定した。データの多重性を考慮して $\alpha=0.017 (=0.05/3)$ とした。

5-3. 結果

5-3-1. 結実量、採食パッチ数、堅果類の供給量

主要堅果類4樹種のうち、2004年はカヤだけが結実したのに対して2005年はすべての樹種が結実した (Fig. 3-4)。さらに2005年はブナ、ケヤキ、シデ類が過去6年間で最高の結実量を示した (Fig. 3-4)。2004年の交尾期の採食木は低標高部 (0-200m) のカヤが中心だった (Fig. 5-1a)。調査期間中に126本の木を利用し、うちカヤが92本を占め、それ以外はコナラ (*Quercus serrata*) が多かった (Table 5-4)。樹冠サイズの平均は $41 \pm 28\text{m}^2$ (カヤ $36 \pm 23\text{m}^2$) だった (Table 5-4)。いっぽう2005年の交尾期は調査期間中に301本の木を利用し、とくに高標高部 (100-300m) のブナが中心で223本を占め、他にはケヤキ、シデ類、カヤ、コナラが多かった (Fig. 5-1b, Table 5-4)。2005年の交尾期の採食木の樹冠サイズの平均は $70 \pm 44\text{m}^2$ (ブナ $75 \pm 41\text{m}^2$) で、2004年の交尾期の採食木の樹冠サイズに比べて有意に大きかった (Mann-Whitney *U*-test, 全採食木: $U=10895$, $P<0.001$; 主要樹種: $U=3931$, $P<0.001$)。

2004年の交尾期のカヤの堅果の地上密度は9月下旬には $20 \text{個}\cdot\text{m}^{-2}$ だったが、その後急激に減少し、11月下旬にはほとんど $0 \text{個}\cdot\text{m}^{-2}$ となった (Fig. 5-2a)。これに対して2005年の交尾期にはブナ、ケヤキ、シデ類がいずれも11月上旬まで増加し続け、ブナは11月下旬から、ケヤキとシデ類は12月上旬から減少に転じたが、行動観察終了時でさえいずれの樹種も $500 \text{個}\cdot\text{m}^{-2}$ 以上という高密度を維持していた (Fig. 5-2b)。さらに、2005年の交尾期にはカヤの地上密度は期間を通じて約 $10 \text{個}\cdot\text{m}^{-2}$ で安定していた。

5-3-2. 順位関係

2004年には609回 (Table 5-2)、2005年には175回 (Table 5-3) の成獣メス同士の攻撃的な交渉を確認した。劣位個体から優位個体への交渉はほとんど見られなかった。Landauの直線性指数 (h) は、2004年が0.926、2005年が0.991と、いずれの年も0.90を越えたので、成獣メス間の順位は直線的と考えられた。さらに2004年から2005年にかけて個体間の順位関係は安定していた (Tables 5-2, 5-3)。そこで上位2家系に属する4個体 (*At*, *Ar*, *Kr*, *Rr*)

を高順位個体 (*H*)、次の4家系に属する6個体 (*Be, Sf, Ib, Kk, Ku, Hn*) を中順位個体 (*M*)、下位4家系に属する7個体 (*Fr, Fp, Fk, Op, Hr, Ml, Mr*) を低順位個体 (*L*) とし、3つの順位クラスについて以降の解析を行った。

5-3-3. 攻撃的な交渉のタイプ

追跡個体の成獣メスから他の成獣メスに対する攻撃的な交渉の発生頻度 (回・時間⁻¹) は、立ち去り、威嚇、攻撃の順に高かった (Table 5-5)。2004年の交尾期にはいずれのタイプの交渉でも順位間で有意差があり、高順位個体 (*H*) で高かった (反復測定分散分析, 立ち去り: $F_{2,11}=27.78, P<0.001$; 威嚇: $F_{2,11}=11.00, P=0.002$; 攻撃: $F_{2,11}=5.43, P=0.023$)。年の効果は立ち去り ($F_{1,11}=28.18, P<0.001$) と攻撃 ($F_{1,11}=13.93, P=0.003$) で有意差があり、2004年に高かった。さらに年と順位の間相互作用は攻撃で ($F_{2,11}=4.11, P=0.047$) 有意だった。

いっぽう、追跡個体の成獣メスに対する他の成獣メスからの攻撃的な交渉の発生頻度も、立ち去り、威嚇、攻撃の順に高かった (Table 5-5)。2004年の交尾期と2005年の交尾期はいずれのタイプの交渉の発生頻度もほぼ等しく、有意差はなかった (いずれも $P>0.05$)。順位の効果は立ち去りについてのみ有意差が見られ ($F_{2,11}=8.26, P=0.006$)、劣位個体ほど多く立ち去っていた。相互作用はいずれの項目でも有意差はなかった ($P>0.05$)。

5-3-4. 攻撃的な交渉が生じる状況

追跡個体から他の成獣メスに対する攻撃的な交渉の発生頻度 (回・時間⁻¹) は、堅果類以外の採食中、移動中、堅果類採食中、毛づくろい中、休息中の順に高かった (Table 5-6)。2004年の交尾期は2005年の交尾期よりも全体的に攻撃的な交渉の発生頻度が高く、うち堅果類採食中、堅果類以外の採食中、移動中で年の効果は有意だった (反復測定分散分析, 堅果類採食: $F_{1,11}=9.25, P=0.011$; 堅果類以外の採食: $F_{1,11}=30.68, P<0.001$; 移動: $F_{1,11}=16.26, P=0.002$)。順位の効果も堅果類採食中、堅果類以外採食中、移動中で有意であり (堅果類採食: $F_{2,11}=9.25,$

$P=0.011$; 堅果類以外の採食: $F_{2,11}=30.68$, $P=0.001$; 移動: $F_{2,11}=16.26$, $P=0.002$)、高順位個体の値が高かった。年と順位の交互作用は堅果類以外の採食中でのみ有意だった ($F_{2,11}=4.49$, $P=0.038$)。

いっぽう、追跡個体の成獣メスに対する他の成獣メスからの攻撃的交渉の値は、毛づくろい中、移動中、堅果類以外の採食中、休息中、堅果類の採食中、それ以外の行動中の順で高かった (Table 5-6)。2005 年の交尾期の交渉発生頻度はどの行動でも 2004 年の交尾期よりも頻度が高く、堅果類採食中、堅果類以外の採食中、移動中で年の効果が有意だった (堅果類採食: $F_{1,11}=9.26$, $P=0.011$; 堅果類以外の採食: $F_{1,11}=30.712$, $P=0.001$; 移動: $F_{1,11}=16.29$, $P=0.002$)。順位の効果は堅果類採食中、堅果類以外の採食中、移動中、毛づくろい中で有意であり (堅果類採食: $F_{2,11}=9.26$, $P=0.011$; 堅果類以外の採食: $F_{2,11}=66.28$, $P=0.001$; 移動: $F_{2,11}=15.05$, $P=0.001$; 毛づくろい: $F_{2,11}=4.14$, $P=0.045$)、劣位個体の値が高かった。年と順位の交互作用は、堅果類以外の採食中でのみ有意だった ($F_{2,11}=3.99$, $P=0.050$)。

5-3-5. 順位と食物の多様性の関係

2004 年の交尾期の各順位個体の採食品目は 38-42 品目で、低順位個体 (L) の品目数ももっとも多かったが (Table 5-7)、他の順位の個体が利用しない品目の数は順位間で差はなかった。また 2005 年交尾期の各順位個体の採食品目は 33-35 品目で、順位による違いはほとんどなく、他の順位の個体が利用しなかった品目数は順位間で差がなかった。そして、2004 年と 2005 年の交尾期の食物の多様性 (Shannon-Winer 指数, H') はいずれも約 1.5 で年次的な違いは見られず、また順位の効果および年と順位の交互作用は有意ではなかった (反復測定分散分析, 年: $F_{1,11}=0.33$, $P=0.623$; 順位: $F_{2,11}=0.61$, $P=0.571$; 順位×年: $F_{2,11}=0.01$, $P=0.250$) (Fig. 5-3)。

5-3-6. 順位とアクティビティバジェットの関係

2005年の交尾期は2004年の交尾期に比べて堅果類採食、毛づくろい、休息の各行動時間割合が高く、逆に堅果類以外の採食と移動の時間割合が低かった (Fig. 5-4)。行動時間割合の年次的な違いはいずれも有意だった (反復測定分散分析, 堅果類採食: $F_{1,11}=44.23$, $P<0.001$; 堅果類以外の採食: $F_{1,11}=272.43$, $P<0.001$; 移動: $F_{1,11}=37.96$, $P<0.001$; 休息: $F_{1,11}=40.95$, $P<0.001$; 毛づくろい: $F_{1,11}=319.00$, $P<0.001$)。いっぽう行動割合の順位差は、堅果類採食だけで有意であり ($F_{2,11}=8.44$, $P=0.006$)、高順位個体で高く低順位個体で低かった。年と順位の交互作用は、いずれの行動でも有意差はなかった (いずれも $P>0.05$)。

5-3-7. 順位と堅果類パッチへの滞在時間の関係

2005年の交尾期における採食パッチへの滞在時間は2004年の交尾期のそれよりも長く、年の効果は有意だった (反復測定分散分析, $F_{1,11}=7.89$, $P=0.023$) (Fig. 5-5)。順位の効果は有意ではなかったが ($F_{2,11}=2.50$, $P=0.153$)、年と順位の交互作用は有意で ($F_{2,11}=8.44$, $P=0.010$)、2004年の交尾期は高順位個体 (*H*) の採食パッチへの滞在時間が長く低順位個体 (*L*) の採食パッチへの滞在時間が最も短かったが、2005年の交尾期には中順位個体 (*M*) の採食パッチへの滞在時間がもっとも短かった。

5-3-8. 順位と採食単位速度の関係

すべての食物の採食単位速度に年次的な差はなく、また順位の効果、年と順位の交互作用ともに有意ではなかった (反復測定分散分析, 年: $F_{1,11}=0.00$, $P=1.000$; 順位: $F_{2,11}=1.13$, $P=0.359$; 順位×年: $F_{2,11}=0.83$, $P=0.460$) (Fig. 5-6a)。しかし堅果類の採食速度のみを解析の対象にすると、順位の効果は有意であり ($F_{2,11}=7.63$, $P=0.008$)、中順位個体 (*M*) の採食速度が速く、高順位個体 (*H*) がそれに次ぎ、低順位個体 (*L*) がもっとも低かった (Fig. 5-6b)。年の効果 ($F_{1,11}=0.03$, $P=0.873$)、および年と順位の交互作用 ($F_{2,11}=0.86$, $P=0.449$) は有意ではなかった。

5-3-9. 順位と近接個体数の関係

2005年の交尾期は、2004年の交尾期に比べていずれの行動でも近接個体が多かった。すなわち、3m以内の近接個体数では堅果類採食中と移動中で年の効果が有意であり（反復測定分散分析、堅果類採食: $F_{1,11}=23.50$, $P=0.001$; 移動: $F_{1,11}=21.37$, $P=0.001$) (Table 5-8)、また5m以内の個体数では堅果類以外の採食中を除くすべての行動で年の効果が有意だった（堅果類採食: $F_{1,11}=9.41$, $P=0.015$; 移動: $F_{1,11}=102.82$, $P<0.001$; 休息: $F_{1,11}=7.51$, $P=0.019$; 毛づくろい: $F_{1,11}=9.52$, $P=0.010$) (Table 5-8)。いっぽう、順位の効果および年と順位の間接作用はいずれの行動中にも有意差は見られなかった（いずれも $P>0.05$ ）。

5-3-10. 順位と日代謝可能エネルギー摂取量の関係

交尾期間を通じた、全食物からの日代謝可能エネルギー摂取量 (DEI) ($\text{kcal}\cdot\text{day}^{-1}$) は、2004年が平均約 $1,000 \text{ kcal}\cdot\text{day}^{-1}$ 、2005年が平均約 $800 \text{ kcal}\cdot\text{day}^{-1}$ であり、検定の結果年の効果は有意だった（反復測定分散分析, $F_{1,11}=0.00$, $P=0.015$ ）。また、順位の効果も有意で ($F_{2,11}=5.58$, $P=0.021$)、高順位個体 (H) で高く低順位個体 (L) で低かった。年と順位の間接作用の効果は有意ではなかった ($F_{2,11}=0.09$, $P=0.912$) (Fig. 5-7a)。交尾期前半では2004年、2005年ともに大きな差はなく、順位、年、間接作用ともに有意ではなかった（順位: $F_{2,8}=3.37$, $P=0.087$; 年: $F_{1,8}=0.67$, $P=0.439$; 年×順位: $F_{2,8}=0.23$, $P=0.798$ ）。しかし交尾期後半は、2004年は前半と変わらない採食成功を示したが、2005年には前半に比べて急激に低下した。年の効果は有意だったが ($F_{1,11}=20.39$, $P=0.001$)、順位の効果 ($F_{2,11}=2.11$, $P=0.168$)、および年と順位の間接作用 ($F_{2,11}=2.06$, $P=0.174$) は有意ではなかった。2004年には交尾期前半と後半で各順位の採食成功に有意差な差は見られなかったが（対応のある t 検定, H: $df=3$, $t=0.33$, $P=0.760$; M: $df=4$, $t=-1.18$, $P=0.302$; L: $df=3$, $t=1.50$, $P=0.231$)、2005年には中順位個体 (M) で前半のほうが高かった (H: $df=3$, $t=0.63$, $P=0.539$; M: $df=3$, $t=3.90$, $P=0.030$; L: $df=4$, $t=-1.01$, $P=0.368$)。

いっぽう、堅果類だけからの日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) は、2004 年には高順位個体 (*H*) で約 700 kcal·day⁻¹、中順位個体 (*M*) で約 300 kcal·day⁻¹、低順位個体 (*L*) で約 200 kcal·day⁻¹ と大きな差が見られたのに対し、2005 年にはどの順位の個体も約 450 kcal·day⁻¹ だった (Fig. 5-7b)。検定の結果、年の効果は有意ではなく ($F_{1,11}=1.70$, $P=0.219$)、順位の効果 ($F_{2,11}=18.49$, $P=0.000$) および年と順位の交互作用 ($F_{2,11}=8.21$, $P=0.007$) に有意差が見られた。2004 年には中順位個体と低順位個体で交尾期の前後に差があり (paired t-test, *H*: $df=3$, $t=0.91$, $P=0.431$; *M*: $df=4$, $t=2.87$, $P=0.045$; *L*: $df=3$, $t=4.42$, $P=0.022$)、中順位個体 (*M*) と低順位個体 (*L*) の日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) は日エネルギー消費量 (*DEE*) を下回っていた。2005 年には低順位個体でのみ有意差が見られた (*H*: $df=3$, $t=-1.02$, $P=0.315$; *M*: $df=3$, $t=-0.16$, $P=0.880$; *L*: $df=4$, $t=-3.45$, $P=0.026$)。

5-3-11. 順位と個体群パラメータの関係

2004 年の冬から 2005 年の春にかけて 3 頭の成獣メス (個体 *Sf*, *Hn*, *Ml*) が消失した。これに対して 2005 年の冬から 2006 年の春にかけての消失個体はいなかった。それゆえ調査期間中の成獣死亡率 (*AM*) は 2004 年が 17.6% (3/17)、2005 年が 0.0% (0/14) で、各順位個体 (*H*, *M*, *L*) の成獣死亡率 (*AM*) は、2004 年がそれぞれ 0.0%, 33.3%, 14.0%、2005 年がそれぞれ 0.0%, 0.0%, 0.0% だった。いっぽう、2005 年春の出産個体は 17 頭中 1 頭 (個体 *Kr*) だけだったのに対して 2006 年の春には 14 頭中 11 頭 (個体 *At*, *Ar*, *Kr*, *Rr*, *Be*, *Ib*, *Fr*, *Fp*, *Fk*, *Op*, *Ml*) が出産し、とくに個体 *Kr* は連続出産だった。各順位個体 (*H*, *M*, *L*) の出産率 (*IFR*) は、2004 年がそれぞれ 25.0%, 0.0%, 0.0%、2005 年がそれぞれ 100.0%, 50.0%, 83.0% だった。また 2004 年生まれの新生児は翌春まで生存したので新生児死亡率 (*IM*) は 0.0% (0/17) だった。

さらに、1982 年～2006 年までのデータセットを用いた解析の結果、「豊作年」の出産率 (*IFR*) は、「凶昨年」のそれよりも有意に高かった (Fisher の正確確率検定, $P<0.001$) (Fig. 5-8a)。いっぽう順位差については、「豊作年」には全体として出産率 (*IFR*) に順位差はみ

られなかった (カイ二乗検定, $\chi^2=0.61$, $df=2$, $P=0.737$) (Fig. 5-8b)。これに対して「凶作年」には順位間で出産率に有意な違いがあり ($\chi^2=8.44$, $df=2$, $P=0.015$)、高順位個体 (H) の出産率 (IFR) が低順位個体 (L) のそれよりも有意に高かった (Fisher の正確確率検定, $P<0.013$)。それ以外の組み合わせでは有意ではなかった (H vs M : $P=0.408$; M vs L : $P=0.056$) (Fig. 5-8b)。

「豊作年」の新生児死亡率 (IM) は、「凶作年」のそれに比べて有意な差はなかった (Fisher の正確確率検定, $P>0.05$) (Fig. 5-9a)。いっぽう順位差については、「豊作年」は高順位個体 (H) の値が低順位個体 (L) のそれよりも有意に低かったが、それ以外の組み合わせでは有意ではなかった (H vs M : $P=0.036$; H vs L : $P=0.002$; M vs L : $P=0.302$) (Fig. 5-9b)。新生児死亡率 (IM) は「凶作年」には順位差は見られなかった (いずれの順位の個体の組み合わせも $P>0.017$)。 (Fig. 5-9b)。

「豊作年」の成獣死亡率 (AM) は「凶作年」のそれと比べて有意に低かった (Fisher の正確確率検定, $P<0.001$) (Fig. 5-10a)。いっぽう順位差については、「豊作年」、「凶作年」ともに順位間で有意な差は見られなかった (いずれの順位の個体の組み合わせも $P>0.017$) (Fig. 5-10b)。

5-4. 考察

2004年の交尾期の主要食物であるカヤはパッチの本数が少なく (Table 5-4, Fig. 5-1a)、また樹冠サイズが小さいため (Table 5-4)、一本の木で同時に採食できる個体数は少ない (Table 5-4)。そのうえ利用可能期間が2ヶ月間に満たないので (Fig. 5-2a)、カヤの堅果を利用できる個体数は冬に向かうにつれて減少してゆく。つまり、2004年の交尾期は例年よりも少ない堅果類に限られた個体が独占可能な形で供給されていたと考えられる。いっぽう、2005年の交尾期の主要食物であるブナはパッチの本数が多く (Table 5-4, Fig. 5-1b)、また樹冠サイズが大きいので (Table 5-4)、一本の木で同時に採食できる個体数は2004年に比べて

多い (Table 5-4)。これに加えて 2005 年はケヤキやシデ類など他の樹種も結実状態が良好であったため (Fig. 5-2b)、堅果類を利用可能な個体は冬でも多かった。つまり、2005 年の交尾期は例年よりも多い堅果類が特定の個体が独占困難な形で供給されていたと考えられる。この事実に基づき、本章の一番初めに提示した 5 つの予想と、得られた結果の関係を検討する。

予想①攻撃的な交渉の発生頻度は主要食物である堅果類を利用するときに高い。

予想通り、攻撃的な交渉の発生頻度は堅果類を利用するときに高かった (Table 5-6)。先行研究においても、攻撃的な交渉は主要食物の採食中に多く発生し [e.g., Borries et al., 1991; Janson, 1985]、また集中分布する食物資源を巡る競合は期待されるよりはるかに高い頻度で生じていた [Whitten, 1983; Koenig, 1998]。これは、Maynard-Smith [1974] が指摘したように、このような資源が、高順位個体が攻撃的な交渉を引き起こす価値のある刺激だからであろう。ところで、調査中に観察された攻撃的な交渉は、「攻撃」のような肉体的な接触を伴う激しい交渉より「立ち去り」を中心とする穏やかなタイプの交渉の発生頻度が高かった (Table 5-5)。同様な結果は他の地域や他の種でも報告されている [Furuichi, 1983; Ihobe, 1989; Saito, 1996; Hall & Fedigan, 1997]。このことは、直接的な競合を避けつつ、高順位個体 (*H*) が質の良い食物を優先的に利用するという、*Macaca* 属の特性 [van Noordwijk & van Schaik, 1987] といえるかもしれない。

予想②「凶作年」には、コンテスト型競合が強くはたらき、それは採食成功の順位差をもたらす。

交尾期の攻撃的な交渉の発生頻度は、2004 年のほうが 2005 年よりも高かった (Table 5-5)。結果として、2004 年の交尾期の優位個体の堅果類の採食速度は劣位個体よりも早くなり (Fig. 5-6b)、また堅果類の採食パッチへの滞在時間が長くなった (Fig. 5-5b)。この違いは、

採食成功の順位差に影響した。2004年の交尾期には高順位個体 (*H*) の堅果類からの日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) は低順位個体 (*L*) のそれに比べて高かった (Fig. 5-7b)。高順位個体 (*H*) の日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) はそれだけで日エネルギー消費量 (*DEE*) に匹敵する水準であったため、採食成功の面で有利だったと考えられる。対照的に、2005年の交尾期には堅果類からの日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) には順位差がなかった (Fig. 5-7b)。

堅果類の採食パッチの利用に順位差をもたらした要因が攻撃的な交渉であったことから、群れ内のコンテスト型競合が「凶作年」のニホンザルの採食成功に順位差をもたらしたことが示唆された。ただし、フサオマキザル (*Cevus apella*) [Janson, 1985]、ノドジロオマキザル (*Cebus capuchinus*) [Vogel, 2005]、カニクイザル (*Macaca fascicularis*) [van Noordwijk & van Schaik, 1987]、ミヤコドリ (*Haematopus ostralegus*) [Caldow et al., 1997] を対象とした同様の研究によれば、高順位個体 (*H*) の採食成功は採食の速度に由来したが、本章の結果は高順位個体 (*H*) の日代謝可能エネルギー摂取量 (*DEI*) がその採食の速度よりもむしろ劣位個体を採食パッチから追い出すことにより、そこに長時間滞在できたことに由来するという点で、むしろヒグマ (*Ursus arctus*) [Gende & Quinn, 2004] やイエスズメ (*Passer domesticus*) [Liker & Barta, 2002] の例に近かった。

食物資源の供給状態の変化に応じて採食成功の順位差が変化するという点で、本章の結果はサバンナモンキーを対象とした Whitten [1983] や、オマキザルを対象とした Janson [1985] の結果と類似していた。堅果類の採食パッチへの滞在時間は中順位個体 (*M*) が低順位個体 (*L*) の値よりも短く (Fig. 5-5)、また採食速度は中順位個体 (*M*) がもっとも高かった (Fig. 5-6b)。Mori et al. [1989] や Mori [1995] も、幸島のサルでは中順位個体 (*M*) が給餌場所への滞在時間がもっとも短いと述べており、それは中順位個体 (*M*) が高順位個体 (*H*) からもっとも直接的な交渉を受けるために採食パッチに長時間滞在できないためだという。つまり、中順位個体 (*M*) は限られた時間で高い摂取を納めるために採食速度は速くなるが、

低順位個体 (*L*) は群れの周辺部にいることが多く、中順位個体ほどには高順位個体 (*H*) の攻撃対象にならないので、採食成功は低いながらも中順位個体 (*M*) よりも採食パッチに長時間滞在できるのだと考えられる。同様の例はフサオマキザルでも報告されている [Janson, 1985]。以上より、凶作年にはコンテスト型競争が強くはたらき、それが採食成功に反映されていることが示され、予想②は支持された。

予想③コンテスト型競争は一連の採食努力（滞在時間、食物の多様性、行動時間割合、群れの広がりなど）に順位差をもたらし、この傾向は「凶作年」に大きくなる。

先行研究では、主要食物の獲得を巡る競争が激しい場合、低順位個体 (*L*) は群れ内競争に伴う主要食物からの摂取エネルギーで被った不利を、i) 代替食物への依存度を高める、ないし食物品目数を増す (キイロヒヒ: [Post et al., 1980]; ニホンザル: [Soumah & Yokota, 1991]; コヨーテ: [Gese et al., 1996]), ii) 全体の採食時間を延ばす (その結果休息時間が減る) (オナガザル: [van Noordwijk & van Schaik, 1987]; ニホンザル: [Soumah & Yokota, 1991]), iii) 主要食物の採食速度を上げる (アカゲザル: [Deutsch & Lee, 1991]; ニホンザル: [Mori, 1995]), iv) 主要食物パッチへの滞在時間を延ばす (キイロヒヒ: [Post et al., 1980]) などの採食努力で補うことなどが報告されている。しかし、2004年の交尾期の低順位個体 (*L*) の食物は高順位個体 (*H*) に比べてとくに多様ではなく (Fig. 5-3a, Table 5-7)、また低順位個体 (*L*) が採食時間を延ばすことも (Fig. 5-4)、堅果類パッチへの滞在時間を延ばすことも (Fig. 5-5)、また採食速度を上げることも (Fig. 5-6) なかった。したがって、コンテスト型競争の程度の変化に対する行動上の応答の存在は考えにくい。ただし有意ではないものの、低順位個体 (*L*) の移動割合が高い傾向にあり (Fig. 5-4)、これは低順位個体の採食努力を反映している可能性がある。

先行研究では、スクランブル型競争の影響を避けるために、グループのメンバーが個体間の距離を調整することも知られている。たとえばカニクイザル (*Macaca fascicularis*) の劣

位個体は群れから離れることにより、果実食に関しては中心部の優位個体と同程度の採食速度を収めることができた [van Noordwijk & van Schaik, 1987]。ニホンザルの場合、幸島の個体群では、母親と子供の場合を除いて2個体はめったに半径3 m以内にいなかったという [Mori, 1977]、同様に金華山個体群でも80%の攻撃的な交渉が3 m以内に接近した場合に生じたという [Saito, 1996]。本章では、2004年の交尾期は2005年の交尾期に比べて交尾期の群れの凝集性が低く、とくに5 m以内の近接個多数が行動の種類によらず少なかったことから (Table 5-8)、群れ全体が広がっていたと考えられ、少なくとも堅果類採食時の近接個体数の少なさは、2004年の交尾期の主要食物であるカヤの採食を巡るコンテスト型競合を避けるための行動と解釈できる。

予想④「凶作年」には、スクランブル型競合が強くはたらき、これは採食成功に影響する。

食物資源の供給状態の年次変化は、群れ全体の採食成功に影響した。2004年の交尾期と2005年の交尾期を比較すると、交尾期前半(9月-10月上旬)は両年で違いが見られなかったが、交尾期後半(10月下旬-11月)には、2004年のほうが全体に採食成功が低かった (Fig. 5-7)。2004年の交尾期の主要食物であるカヤは、11月上旬には食べ尽されてしまうため (Fig. 5-2)、サルの採食成功は低下する。これに対して2005年の主要食物であるブナは翌年の4月まで利用できた (辻, 個人的観察)。それゆえ、2004年の交尾期に17頭のサルが利用できたカヤの量と、2005年に14頭のサルが利用できたブナの量を比較すると、後者が圧倒的に高いと考えられ、予想通りスクランブル型競合は2004年の交尾期のほうが激しいと考えられる。個体間距離は2004年の交尾期のほうが2005年の交尾期より大きかったと述べたが、このことも、スクランブル型競合の強さを反映したものと考えられる。

予想⑤コンテスト型競合の影響により、各種の個体群パラメータは、「凶作年」には高順位個体に有利に作用する。また、スクランブル型競合の影響により、「凶作年」の各種の個体

群パラメータのパフォーマンスは、「豊作年」よりも低い。

スクランブル型競合の影響

Fig 5-7 では、「豊作年」の 2005 年よりも「凶作年」の 2004 年のほうが全体でも交尾期後半のみでもエネルギー摂取量、余剰エネルギーが高いという、一見予想とは異なる結果が得られた。これに対して「豊作年」の 2005 年は平均的な出産率が高く (Fig. 5-8a)、また成獣死亡率が低かった (Fig. 5-10a) という、予想通りの結果が得られた。

この、一見矛盾する結果を説明するためには堅果類の利用可能期間の問題を考える必要がある。2004 年のカヤは 11 月下旬には消費されつくしたのに対して (Fig. 5-2a)、2005 年のブナは行動観察終了時にも堅果類が地上に豊富に残されており (Fig. 5-2b)、じっさいサルは翌 2006 年の 4 月まで堅果を採食し続けた (辻, 個人的観察)。それゆえ、スクランブル型競合の程度は 2005 年の交尾期に弱く、交尾期以降の食物環境も 2005 年のほうが全体に良好だったと考えられる。「豊作年」では、交尾期後の冬じゅう堅果類が利用できることこそが出産率にとって重要であると言えるのかもしれない。野生ニホンザルの出産間隔は普通 2 年とされているので [Tanaka et al., 1970; Takahata et al., 1998; Takahashi, 2002b]、2006 年に個体 Kr が連続出産したことは、2005 年の交尾期ならびにその後の食物環境が良かったことの反映だろう。なお、新生児死亡率は「豊作年」と「凶作年」で有意な違いはなかった (Fig. 5-9a)。交尾期の母親の栄養状態が新生児死亡率に与える影響は、出産率や成獣死亡率に与える影響に比べて相対的に低いと考えられる。

コンテスト型競合の影響

各順位個体の個体群パラメータの一部は、前年の繁殖期に利用可能な樹種との関連性がみられた (Figs. 5-8~5-10)。すなわち、「凶作年」には高順位個体 (H) の出産率 (IFR) が高かったのに対し、「豊作年」には順位差は見られなかった (Fig. 5-8b)。ニホンザルのような季節繁殖者の場合、交尾期の採食成功は成獣メスの栄養状態の変化を促し、排卵・着床・

妊娠の維持などへの影響を通じて翌年の出産に影響する [van Schaik & van Noordwijk, 1985; 齊藤・伊沢, 1997]。したがって、出産率の順位差の「豊作年」と「凶作年」での違いは、食物を巡るコンテスト型競合の違いを反映していると考えられる。Gaillard et al. [1998] は、有蹄類でも出産率の年次的なバラつきが個体群サイズのばらつきにもっとも影響していると結論づけており、食物を巡る競合が出産に与える影響は、霊長類に限らず動物一般に成立する可能性がある。

新生児死亡率 (IM) は、予想とはやや異なる結果が得られた。すなわち、「凶作年」は高順位個体 (H) の新生児死亡率 (IM) が低く低順位個体 (L) の新生児死亡率 (IM) が高い傾向があったものの、その違いは優位ではなかったのに対して、「豊作年」には高順位個体 (H) の新生児死亡率 (IM) は低順位個体 (L) の新生児死亡率 (IM) に比べて有意に低かった (Fig. 5-9b)。この結果が、サンプル数の問題による統計上のものなのか、あるいは何らかの生態学的な意味を持つのかどうかは現段階では判断できない。

新生児死亡率と母親の順位の関係は、カニクイザル (*Macaca fascicularis*) を対象とした van Noordwijk & van Schaik [1987] の研究やハヌマンラングール (*Prosimians entellus*) を対象とした Borries et al. [1991] の結果と類似していた。伊沢 [2005] によると、金華山島では1997年以降の新生児死亡率 (IM) は出生後の半年間に高い。この時期、新生児は食物を母乳に全面的に依存している [Iwamoto, 1982; Tanaka, 1992]。それゆえ、少なくとも新生児の初期死亡率には母親の栄養状態が影響していると考えられ、本章の結果は食物を巡るコンテスト型競合を反映したものを見ることができる。しかし伊沢 [2005] によれば、1982年から1996年までは新生児の死亡時期は冬期に高かったという。この時期の新生児死亡 (IM) には、離れオスや猛禽類の攻撃による捕食や怪我など [Iida, 1999]、母親の栄養状態以外の要因が影響すると考えられるので、新生児死亡率 (IM) には母親の順位は関係しないという可能性も捨てきれない。ブチハイエナ (*Crocuta crocuta*) の繁殖成功と順位の間関係を調べた White [2005] も、順位の効果は出産率のみに影響し、育て上げ率には影響しないと報告し

ており、食物環境と新生児死亡率の関係については、新生児死亡の時期を考慮に入れた解析を行うなどの検討が必要である。

成獣死亡率 (AM) は、「凶作年」には高順位個体で低く、低順位個体 (L) で高い傾向があったがその違いは有意ではなく、対照的に「豊作年」には高順位個体 (H)、低順位個体 (L) ともに成獣死亡率 (AM) の値が低かった (Fig. 5-10b)。それゆえ、コンテスト型競合の影響は出産率 (IFR) や新生児死亡率 (IM) ほどには効いていないといえる。

以上より、食物資源の供給の年次変動は、食物を巡る群れ内競合 (スクランブル型競合、コンテスト型競合) への影響を介して個体群パラメータの順位差に年次変動をもたらすと結論できた。より長期的には、このような年次変化の問題が個体群動態にも影響している可能性がある。

謝辞

東京大学総合研究博物館の高槻成紀助教授には、本研究の立案ならびにデータの収集、研究上の議論、そして本稿の作成に対して多くの時間と労力を振り向けていただき、終始懇切なご助言とご指導を頂いた。私が学部生として研究室に入った当初から、論理的な思考法、論文執筆技術など多岐に渡ってご教授いただいた。

東京大学大学院農学生命科学研究科生物多様性科学研究室の樋口広芳教授には、本論の作成に当たり多くのご助言とご指導を頂いた。同宮下助教授には、本研究の着想に至る助言を頂いただけでなく、本稿の論理構成や統計処理に関するアドバイスを頂いた。同藤田剛助手には多くの時間を議論に割いていただき、建設的なコメントを数多く頂いた。

帝京科学大学アニマルサイエンス学部の伊沢紘生教授には営林署山小屋の使用に際して便宜を図っていただくとともに、金華山島ならびにニホンザル全般についてたびたびご助言いただいた。金華山島という素晴らしいフィールドで長期にわたって調査体制を維持されている伊沢教授には敬意を表したい。奥海宮司をはじめとする金華山黄金山神社の職員の方々には、調査中に数々の励ましをいただき、また調査用品の運搬や施設利用に関して便宜を図っていただいた。野外調査を円滑に進めることができたのは、神社の方々のご理解のおかげである。京都大学大学院理学研究科の中川尚史助教授、武蔵大学基礎教育センターの丸橋珠樹教授、東京大学附属緑地植物実験所の加藤和弘助教授には、博士論文の審査員を引き受けていただくと共に、原稿に対して細かなコメントを頂いたことに感謝する。

京都大学霊長類研究所の杉浦秀樹助手と山口大学の藤田志歩助手、そして宮城教育大学環境教育実践研究センターの斉藤千映美助教授には、フィールドワークを開始した当初に様々な知識を授けていただいただけではなく、その後も研究上の有益なアドバイスをいただいた。第3章の内容に関しては投稿論文の共著者として考察部分で様々なご意見を頂いた。また、第5章で使用したA群の個体群パラメータは、同氏らに加え、鎌倉女子大学の

高橋弘之氏、宮城のサル調査会の佐藤静枝氏らの献身的な努力によって収集されたものである。株式会社ピッキオの南正人博士と中川尚史助教授には未発表データの使用を許可していただいた。帝京科学大学の御園佑子氏と玄永綾子氏、山形大学大学院の中村夢奈氏、東京大学大学院の小林頼太氏には植生調査、種子トラップの設置ならびに回収を補助していただいた。東京大学大学院の松川慎也氏には 3 章のランダムマイゼーション検定で用いた解析用プログラムを作成していただいた。京都大学霊長類研究所の M.A. Huffman 博士には、懇切丁寧なコメントをいただいた。居村（松田）純子氏には、修士論文の内容および未公表データの使用を快く許可していただいた。

野生動物保護管理事務所の姜兆文博士、山梨県環境科学研究所の北原正彦博士と吉田洋博士、京都大学霊長類研究所の半谷吾郎助教授には栄養分析に関してご教示いただいた。とくに姜博士には、栄養分析装置の使用法をご指導いただいたことに感謝する。北海道大学の風張喜子氏、株式会社ピッキオの大西信正氏、弘前大学の風張寿喜氏、京都大学霊長類研究所の神田恵氏、日本大学生物資源学部の佐藤楓氏、そして荒内久美子氏には食物サンプルの採集にご助力いただいた。東京大学大学院の森口沙智子氏と松岡好美氏、森林総合研究所の島田卓也氏には栄養状態の評価に関する文献をご教示いただいた。宮城教育大学環境科学実践研究センターの溝田浩二助手と東京大学総合研究博物館の佐々木猛智助手には、それぞれ昆虫類と貝類の同定にご協力いただいた。北海道大学の揚妻直樹助教授と McGill 大学の C. A. Chapman 博士からは懇切丁寧なコメントをいただいた。

東京大学大学院農学生命科学研究科生物多様性科学研究室の学生諸氏、幸田正典教授を始めとする大阪市立大学大学院理学研究科動物機能生態学研究室の諸氏、揚妻直樹助教授を始めとする北海道大学苫小牧演習林の諸氏、そして山極寿一教授を始めとする京都大学大学院理学研究科人類進化論研究室の諸氏には、セミナーの席で数々の建設的な意見を頂いた。鳥取大学乾燥地研究センターの伊藤健彦博士、北里大学の岡田あゆみ講師、東京大学大学院農学生命科学研究科の P. Jayasekara 博士と同 U.R. Weerashinge 博士、A.

Campoz-Arceis 氏と吉原佑氏、近畿中国四国農業研究センターの上田宏則博士、日本大学の佐藤喜和助手、独立行政法人農業環境技術研究所の天野達也博士には研究に関する議論に付き合っただけではなく、日常生活を通じて精神面でも支えていただいた。自分の周囲に、目標とすべきこれらの先輩、同僚、後輩がいたおかげで、私はモチベーションを失わずに研究を続けることができた。私が 7 年間に渡って金華山島で充実した調査活動を行うことが出来たのは、以下の仲間達との、営林署山小屋における共同生活のおかげである。風張一長谷川喜子氏（北海道大学大学院）、樋口尚子氏（大阪市立大学大学院）、南正人博士（株式会社ピッキオ）、大西信正氏（同）、宇野壮春氏（宮城のサル調査会）、藤田裕子氏（同）、杉浦陽子氏（同）、金森朝子氏（東京工業大学大学院）、坂田瑞恵氏（みちのく湖畔公園）。

本研究は京都大学霊長類研究所共同利用研究による助成（2001 年度、2003 年度、2004 年度、2005 年度）を受けた。

最後に、2000 年 5 月に研究生生活をスタートさせて以来、常に私の心を捉えて離さなかった金華山 A 群のニホンザルの面々と、私の幼い頃からの夢を理解し、物心両面で常に援助してくれた父和芳と母和子に心からお礼を言いたい。

引用文献

- Abbott DH. 1987. Behaviorally mediated suppression of reproduction in female primates. *Journal of Zoology* 213: 455-470.
- Agetsuma N. 1995. Dietary selection by Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*) - the influence of food availability and temperature. *International Journal of Primatology* 16: 611-627.
- Agetsuma N, Noma N. 1995. Rapid shifting of foraging pattern by Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*) in response to heavy fruiting of *Myrica rubra*. *International Journal of Primatology* 16:247-260.
- Agetsuma N, Nakagawa N. 1998. Effects of habitat differences on feeding behaviors of Japanese monkeys: comparison between Yakushima and Kinkazan. *Primates* 39: 275-289.
- Alanärä A, Burns MD, Metcalfe NB. 2001. Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. *Journal of Animal Ecology* 70: 980-986.
- Altmann J, Alberts SC. 2003. Variability in reproductive success viewed from a life-history perspective in baboons. *American Journal of Human Biology* 15: 401-409.
- Altmann J, Schoeller D, Altmann SA, Muruthi P, Sapolsky RM. 1993. Body size and fatness of free living baboons reflect food availability and activity levels. *American Journal of Primatology* 30:149-161.
- Alves-Costa CP, Da Fonseca GAB, Christofaro C. 2004. Variation in the diet of the brown-nosed coati (*Nasua nasua*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 85: 478-482.
- Anthony RM, Barten NL, Seiser PE. 2000. Foods of arctic foxes (*Alopex lagopus*) during winter and spring in western Alaska. *Journal of Mammalogy* 81: 820-828.
- Armitage KB. 1987. Social dynamics of mammals - reproductive success, kinship and individual

- fitness. *Trends in Ecology & Evolution* 2:279-284.
- 東滋, 林勝治, 河合雅雄. 1967. 1966 年宮城県金華山島における大哺乳動物の調査—ニホンザル. *Annual Report of JIBP-CT* 5: 197-203.
- Bartel RA, Knowlton FF. 2005. Functional feeding responses of coyotes, *Canis latrans*, to fluctuating prey abundance in the Curlew Valley, Utah, 1977-1993. *Canadian Journal of Zoology* 83:569-578.
- Barton RA. 1993. Sociospatial mechanisms of feeding competition in female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour* 46:791-802.
- Barton RA, Whiten A. 1993. Feeding competition among female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour* 46: 777-789.
- Ben-David M, Flynn RW, Schell DM. 1997. Annual and seasonal changes in diets of martens: Evidence from stable isotope analysis. *Oecologia* 111: 280-291.
- Bercovitch FB, Strum SC. 1993. Dominance rank, resource availability, and reproductive maturation in female savanna baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:313-318.
- Blois-Heulin C, Martinez-Cruz B. 2005. Influence of food dispersion on feeding activity and social interactions in captive *Lophocebus albigena* and *Cercocebus torquatus torquatus*. *Primates* 46: 77-90.
- Boccia ML, Laudenslager M, Reite M. 1988. Food distribution, dominance, and aggressive behaviors in bonnet macaques. *American Journal of Primatology* 16: 123-130.
- Borries C, Sommer V, Srivastava A. 1991. Dominance, age, and reproductive success in free-ranging female hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology* 12:231-257.
- Both C, Visser ME. 2000. Breeding territory size affects fitness: an experimental study on competition at the individual level. *Journal of Animal Ecology* 69: 1021-1030.
- Boutin SA. 1984. The effect of conspecifics on juvenile survival and recruitment of snowshoe hares.

- Journal of Animal Ecology 53:623-637.
- Boutin S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates - patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* 68: 203-220.
- Boydston EE, Kapheim KM, Szykman M, Holekamp KE. 2003. Individual variation in space use by female spotted hyenas. *Journal of Mammalogy* 84: 1006-1018.
- Brennan J, Anderson JR. 1988. Varying responses to feeding competition in a group of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates* 29:353-360.
- Bronson FH. 1989. *Mammalian Reproductive Biology*. Chicago: University of Chicago Press. 325 p.
- Bulger J, Hamilton WJ. 1987. Rank and density correlates of inclusive fitness measures in a natural chacma baboon (*Papio ursinus*) troop. *International Journal of Primatology* 8:635-650.
- Caldow RWG, Goss-Custard JD, Stillman RA, Durell S, Swinfen R, Bregnballe T. 1999. Individual variation in the competitive ability of interference-prone foragers: the relative importance of foraging efficiency and susceptibility to interference. *Journal of Animal Ecology* 68:869-878.
- Campbell JL, Williams CV, Eisemann JH. 2004. Use of total dietary fiber across four lemur species (*Propithecus verreauxi coquereli*, *Haplemur griseus griseus*, *Varecia variegata*, and *Eulemur fulvus*): does fiber type affect digestive efficiency? *American Journal of Primatology* 64: 323-335.
- Chapman CA. 1990. Association patterns of spider monkeys - the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:409-414.
- Chapman CA, Wrangham RW, Chapman LJ. 1995. Ecological constraints on group size - an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:59-70.
- Charnov EL, Finerty JP. 1980. Vole population-cycles - a case for kin-selection. *Oecologia* 45: 1-2.
- Chase I. 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Science* 19:374-382.
- Cheney DL, Seyfarth RM, Andelman SJ, Lee PC. 1988. Reproductive success in vervet monkeys.

- In: Clutton-Brock TH, editor. Reproductive Success. Chicago: The University of Chicago Press.
p 384-402.
- 千々岩哲. 2004. 高人工林率地域におけるニホンザル野生群の遊動様式と環境利用に関する研究. 同志社大学大学院工学研究科修士論文. 65p.
- Chitty D. 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canadian Journal of Zoology* 38: 99-113.
- Christian JJ. 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *Journal of Mammalogy* 31: 247-259.
- Claridge AW, Trappe JM, Cork SJ, Claridge DL. 1999. Mycophagy by small mammals in the coniferous forests of North America: nutritional value of sporocarps of *Rhizopogon vinicolor*, a common hypogeous fungus. *Journal of Comparative Physiology Part B* 169:172-178.
- Clifton KE. 1990. The Costs and benefits of territory sharing for the Caribbean coral-reef fish, *Scarus iserti*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 139-147.
- Clutton-Brock TH. (ed.) 1988. Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. Chicago: University of Chicago Press. 538p.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology* 52:367-383.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex-ratios in red deer. *Nature* 308: 358-360.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337: 260-262.
- Clutton-Brock TH, Illius AW, Wilson K, Grenfell BT, MacColl ADC, Albon SD. 1997. Stability and instability in ungulate populations: An empirical analysis. *American Naturalist* 149:195-219.
- Clutton-Brock TH, Pemberton J. (eds.) 2004. Soay sheep: dynamics and selection in an island

- population. Cambridge: Cambridge University Press. 383p.
- Cork SJ, Kenagy GJ. 1989. Nutritional value of hypogeous fungus for a forest dwelling ground squirrel. *Ecology* 70:577-586.
- Creel S. 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology & Evolution* 16:491-497.
- Dasilva GL. 1992. The western black and white colobus as a low energy strategist - activity budgets, energy expenditure and energy intake. *Journal of Animal Ecology* 61: 79-91.
- Desy EA, Batzli GO. 1989. Effects of food availability and predation on prairie vole demography - a field experiment. *Ecology* 70: 411-421.
- Deutsch JC, Lee PC. 1991. Dominance and feeding competition in captive rhesus monkeys. *International Journal of Primatology* 12: 615-628.
- Dierenfeld ES, Koontz FW, Goldstein RS. 1992. Feed-Intake, digestion and passage of the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*) in captivity. *Primates* 33:399-405.
- Dittus WPJ. 1979. The evolution of behaviors regulating density and age-specific sex ratios in a primate population. *Behaviour* 65:265-302.
- Dunbar RIM, Dunbar EP. 1977. Dominance and reproductive success among female gelada baboons. *Nature* 266: 351-352.
- Edwards MS, Ullrey DE. 1999. Effect of dietary fiber concentration on apparent digestibility and digesta passage in non-human primates. I. ruffed Lemurs (*Varecia variegata variegata* and *V. v. rubra*). *Zoo Biology* 18:529-536.
- Elton CS. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *British Journal of Experimental Biology* 2: 119-163.
- Fedigan LM, Fedigan L, Gouzoules S, Gouzoules H, Koyama N. 1986. Lifetime reproductive success in female Japanese macaques. *Folia Primatologica* 47:143-157.
- Fedigan LM, Zohar S. 1997. Sex differences in mortality of Japanese macaques: twenty-one years of

- data from the Arashiyama West population. *American Journal of Physical Anthropology* 102: 161-175.
- Festa-Bianchet M. 1989. Individual-differences, parasites, and the costs of reproduction for bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *Journal of Animal Ecology* 58: 785-795.
- Frank LG. 1986. Social organization of the spotted hyaena *Crocuta crocuta*. II. dominance and reproduction. *Animal Behaviour* 34:1510-1527.
- Fujita S, Sugiura H, Mitsunaga F, Shimizu K. 2004. Hormone profiles and reproductive characteristics in wild female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology* 64: 367-375.
- 福田史夫. 1983. ニホンザルのメスの群れ離脱. *日本生態学会誌* 33: 347-355.
- Fukuda F. 1988. Influence of artificial food supply on population parameters and dispersal in the Hakone T troop of Japanese macaques. *Primates* 29: 477-492.
- Furuichi T. 1983. Interindividual distance and influence of dominance on feeding in a natural Japanese macaque troop. *Primates* 24:445-455.
- Furuya Y. 1968. On the fission of troops of Japanese monkeys: I. five fissions and social changes between 1955 and 1966 in the Gagyusan troop. *Primates* 9: 323-350.
- Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution* 13:170-170.
- Gautier-Hion A, Gautier JP, Quris R. 1981. Forest structure and fruit availability as complementary factors influencing habitat use by a troop of monkeys (*Cercopithecus cephus*). *Terre et Vie* 35:511-536.
- Gende SM, Quinn TP. 2004. The relative importance of prey density and social dominance in determining energy intake by bears feeding on Pacific salmon. *Canadian Journal of Zoology* 82: 75-85.

- Gese EM, Ruff RL, Crabtree RL. 1996. Foraging ecology of coyotes (*Canis latrans*): the influence of extrinsic factors and a dominance hierarchy. *Canadian Journal of Zoology* 74: 769-783.
- Goering HK, van Soest PJ. 1970. Forage fiber analyses. *Agricultural Handbook*, No. 379. USDA: Washington D.C. p1-20.
- Goldberg JL, Grant JWA, Lefebvre L. 2001. Effects of the temporal predictability and spatial clumping of food on the intensity of competitive aggression in the Zenaida dove. *Behavioral Ecology* 12: 490-495.
- Goodall AG. 1977. Feeding and ranging behaviour of a mountain gorilla group (*gorilla gorilla beringei*) in the Tshibinda-Kahuzi Region (Zaire). In: Clutton-Block TH, editor. *Primate Ecology*. London: Academic Press. p 449-479.
- Goodrum PD, Reid VH, Boyd CE. 1971. Acorn yields, characteristics, and management criteria of oaks for wildlife. *Journal of Wildlife Management* 35:520-&.
- Gore MA. 1993. Effects of food distribution on foraging competition in rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, and hamadryas baboons, *Papio hamadryas*. *Animal Behaviour* 45:773-786.
- Gouzoules H, Gouzoules S, Fedigan L. 1982. Behavioral dominance and reproductive success in female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Animal Behaviour* 30: 1138-1150.
- Grafen A, Hails R. 2002. *Modern Statistics for the Life Sciences*. Oxford: Oxford University Press. 351 p.
- Hall CL, Fedigan LM. 1997. Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. *Animal Behaviour* 53:1069-1082.
- Hamada Y, Hayakawa S, Suzuki J, Watanabe K, Ohkura S. 2003. Seasonal variation in the body fat of Japanese macaques *Macaca fuscata*. *Mammal Study* 28: 79-88.
- Hanley TA, Robbins CT, Hagerman AE, McArthur C. 1992. Predicting digestible protein and digestible dry matter in tannin containing forages consumed by ruminants. *Ecology* 73:537-541.

- Hanski I, Turchin P, Korpimaki E, Henttonen H. 1993. Population oscillations of boreal rodents - regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature* 364: 232-235.
- Hanson AM, Hall MB, Porter LM, Lintzenich B. 2006. Composition and nutritional characteristics of fungi consumed by *Callimico goeldii* in Pando, Bolivia. *International Journal of Primatology* 27:323-346.
- Hanya G. 2004a. Diet of a Japanese macaque troop in the coniferous forest of Yakushima. *International Journal of Primatology* 25: 55-71.
- Hanya G. 2004b. Seasonal variations in the activity budget of Japanese macaques in the coniferous forest of Yakushima: effects of food and temperature. *American Journal of Primatology* 63:165-177.
- Hanya G, Matsubara M, Sugiura H, Hayakawa S, Goto S, Tanaka T, Soltis J, Noma N. 2004. Mass mortality of Japanese macaques in a western coastal forest of Yakushima. *Ecological Research* 19:179-188.
- Harcourt AH. 1987. Dominance and fertility among female primates. *Journal of Zoology* 213: 471-487.
- Harrison MJS. 1985. Time budget of the green monkey, *Cercopithecus sabaues* - some optimal strategies. *International Journal of Primatology* 6:351-376.
- Harwood AJ, Griffiths SW, Metcalfe NB, Armstrong JD. 2003. The relative influence of prior residency and dominance on the early feeding behaviour of juvenile Atlantic salmon. *Animal Behaviour* 65: 1141-1149.
- Hashimoto Y, Kaji M, Sawada H, Takatsuki S. 2003. Five-year study on the autumn food habits of the Asiatic black bear in relation to nut production. *Ecological Research* 18:485-492.
- Herrera CM, Jordano P, Guitian J, Traveset A. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and

- seed dispersal. *American Naturalist* 152: 576-594.
- 引田裕之・金川侃. 1991. ケヤキの結実性と種子の散布様式について. *日本林学会論文集* 102: 495-496.
- Hill DA. 1997. Seasonal variation in the feeding behavior and diet of Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) in lowland forest of Yakushima. *American Journal of Primatology* 43: 305-322.
- Hiroki S, Matsubara T. 1995. Fluctuation of nut production and seedling appearance of a Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). *Ecological Research* 10:161-169.
- Hiroki S, Taira S, Yoshioka K. 1971. Distribution of evergreen broad-leaved trees and shrubs under the influence of deer in Kinkazan Island. *Annual Report of JIBP-CT (P) of the Fiscal Year 1970.* p96-101.
- Holand O, Weladji RB, Gjostein H, Kumpula J, Smith ME, Nieminen M, Roed KH. 2004. Reproductive effort in relation to maternal social rank in reindeer (*Rangifer tarandus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 69-76.
- Holekamp KE, Smale L, Szykman M. 1996. Rank and reproduction in the female spotted hyaena. *Journal of Reproduction and Fertility* 108: 229-237.
- Ihobe H. 1989. How social relationships influence a monkey choice of feeding sites in the troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*) on Koshima Islet. *Primates* 30: 17-25.
- Iida T. 1999. Predation of Japanese macaque *Macaca fuscata* by mountain hawk eagle *Spizaetus nipalensis*. *Japanese Journal of Ornithology* 47: 125-127.
- Ims RA. 1987. Responses in spatial organization and behavior to manipulations of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *Journal of Animal Ecology* 56:585-596.
- Ims RA. 1989. Kinship and origin effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocanus*. *Ecology* 70:607-616.
- 居村純子. 1998. ニホンザル (*Macaca fuscata*) の餌食物の栄養組成と消化率の関係. *東京農*

工大学大学院農学研究科修士論文. 26p.

- Isabirye-Basuta G. 1988. Food competition among individuals in a free-ranging chimpanzee community in Kibale forest, Uganda. *Behaviour* 105:135-147.
- Isbell LA. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology* 2:143-155.
- Itoigawa N, Tanaka T, Ukai N, Fujii H, Kurokawa T, Koyama T, Ando A, Watanabe Y, Imakawa S. 1992. Demography and reproductive parameters of a free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Katsuyama. *Primates* 33: 49-68.
- Iwamoto T. 1974. A bioeconomic study on a provisioned troop of Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*) at Koshima Islet, Miyazaki. *Primates* 15: 241-262.
- Iwamoto T. 1978. Food availability as a limiting factor on population density of the Japanese monkey and gelada baboon. In: Chivers DJ, and Herbert J, editors. *Recent advances in primatology*. London: Academic Press. p287-303.
- Iwamoto T. 1979. Feeding ecology. In: Kawai M, editor. *Ecological and sociological studies of gelada baboons*. Tokyo: Kodansha Scientific. p279-330.
- Iwamoto T. 1982. Food and nutritional condition of free-ranging Japanese monkeys on Koshima Islet during winter. *Primates* 23: 153-170.
- Iwamoto T. 1987. Feeding strategies of primates in relation to social status. In: Ito Y, Brown JL, Kikkawa J, editors. *Animal Societies: Theories and Facts*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press. p243-252.
- Iwamoto T. 1988. Food and energetics of provisioned wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*). In: Fa, JE, and Southwick CH, editors. *Ecology and behavior of food-enhanced primate groups*. New York: Alan Liss Inc. p79-94.
- 岩本俊孝. 1997. 採食－生きる糧を得る. 土肥昭夫, 岩本俊孝, 三浦慎悟, 池田啓 (編): 哺乳

- 類の生態学. 東京大学出版会. p75-120.
- 伊沢紘生. 1963. 金華山のニホンザル. 野猿 14: 5-11.
- 伊沢紘生. 1983. 金華山島のニホンザルの生態学的研究—第一報—. 宮城教育大学紀要 18: 24-46.
- 伊沢紘生. 1999. 金華山のサル6群の比較. 宮城県のニホンザル 10: 1-11.
- 伊沢紘生. 2000. 金華山のニホンザルの生態学的研究—個体数の変動・1995-2000— 宮城教育大学紀要 35: 329-337.
- 伊沢紘生. 2004. 金華山のサルの食物リスト・改訂版. 宮城県のニホンザル 18: 1-16.
- 伊沢紘生. 2005. 金華山のサル・個体数の変動 1982-2003. 宮城県のニホンザル 19: 1-10.
- 泉山茂之. 1994. 高山帯・亜高山帯に生息するニホンザルの生態研究 (I) —北アルプス・高瀬川源流に生息する「槍ヶ岳の群れ」の季節的環境利用—. 日本林学会論文集 105: 473-476.
- Janson C. 1985. Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). Behavioral Ecology and Sociobiology 18: 125-138.
- Janson CH. 1988a. Intra-specific food competition and primate social structure: a synthesis. Behaviour 105:1-17.
- Janson CH. 1988b. Food competition in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) - quantitative effects of group-size and tree productivity. Behaviour 105:53-76.
- Janson CH. 1990. Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. Animal Behaviour 40:910-921.
- Janson CH, van Schaik CP. 1988. Recognizing the many faces of primate food competition: methods. Behaviour 105:165-186.
- Jensen TS. 1982. Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests. Oecologia 54: 184-192.

- 梶幹男, 澤田晴雄, 五十嵐勇治, 蒲谷肇, 仁多見俊夫. 2001. 秩父山地のイヌブナ-ブナ林における 17 年間のブナ類堅果落下状況. 東京大学農学部附属演習林報告 106: 1-16.
- Kawai M, Azuma S, Yoshida K. 1967. Ecological studies of reproduction in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) I. problems of the birth season. *Primates* 8: 35-74.
- 川村俊蔵. 1958. 箕面谷 B 群に見られる母系的順位構造-ニホンザルの順位制の研究-. *Primates* 1: 149-156.
- Kawata M. 1987. Pregnancy failure and suppression by female-female interaction in enclosed populations of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:89-97.
- Kawata M. 1990. Kin interactions and population growth - reply. *Trends in Ecology & Evolution* 5:371-372.
- Kelly D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 465-470.
- Kirkpatrick RC, Zou RJ, Dierenfeld ES, Zhou HW. 2001. Digestion of selected foods by Yunnan snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti* (Colobinae). *American Journal of Physical Anthropology* 114:156-162.
- Knott CD. 1998. Changes in orangutan caloric intake, energy balance, and ketones in response to fluctuating fruit availability. *International Journal of Primatology* 19: 1061-1079.
- Koenig A. 2000. Competitive regimes in forest-dwelling Hanuman langur females (*Semnopithecus entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 93-109.
- Koenig WD, Mumme RL, Carmen WJ, Stanback MT. 1994. Acorn production by oaks in central coastal California - variation within and among years. *Ecology* 75:99-109.
- Koenig A, Borries C, Chalise MK, and Winkler P. 1997. Ecology, nutrition, and timing of reproductive events in an Asian primate, the Hanuman langur (*Presbytis entellus*). *Journal of*

Zoology 243: 215-235.

Koenig A, Beise J, Chalise MK, Ganzhorn JU. 1998. When females should contest for food - testing hypotheses about resource density, distribution, size, and quality with Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 42: 225-237.

小金沢正昭. 1997. 日光におけるニホンザル (*Macaca fuscata* Blyth) の季節的移動と個体群動態に関する研究. 宇都宮大学演習林報告書 33: 1-53.

向後きく美. 1976. 金華山島のニホンザルの生態について—その食性を中心に—. 東北大学理学部生物学科卒業論文. 32p.

Koyama N. 1967. On dominance rank and kinship of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. Primates 8: 189-216.

Koyama N, Takahata Y, Huffman MA, Norikoshi K, Suzuki H. 1992. Reproductive parameters of female Japanese macaques - 30 years data from the Arashiyama troops, Japan. Primates 33: 33-47.

Krebs CJ. 1996. Population cycles revisited. Journal of Mammalogy 77: 8-24.

Krebs CJ, Gilbert BS, Boutin S, Sinclair ARE, Smith JNM. 1986. Population biology of snowshoe hares. 1. demography of food supplemented populations in the southern Yukon, 1976-84. Journal of Animal Ecology 55:963-982.

Krebs CJ, Boutin S, Boonstra R, Sinclair ARE, Smith JNM, Dale MRT, Martin K, Turkington R. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. Science 269: 1112-1115.

Kuo CC, Lee LL. 2003. Food availability and food habits of Indian giant flying squirrels (*Petaurista philippensis*) in Taiwan. Journal of Mammalogy 84: 1330-1340.

Lee PC. 1987. Nutrition, fertility and maternal investment in primates. Journal of Zoology 213: 409-422.

Lee PC, Hauser MD. 1998. Long-term consequences of changes in territory quality on feeding and

- reproductive strategies of vervet monkeys. *Journal of Animal Ecology* 67:347-358.
- Liker A, Barta Z. 2002. The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. *Behaviour* 139:1061-1076.
- Łomnicki A. 1978. Individual differences between animals and natural regulation of their numbers. *Journal of Animal Ecology* 47:461-475.
- Macdonald DW. 1979. Helpers in fox society. *Nature* 282:69-71.
- Macdonald DW. 1983. The ecology of carnivore social behavior. *Nature* 301:379-384.
- Manly BFJ. 1997. *Randomization, Bootstrap, and Monte Carlo Methods in Biology*, 2nd ed. London: Chapman & Hall. 399p.
- Martin P, Bateson P. 1990. *Measuring Behavior*. Cambridge: Cambridge University Press. 178 p.
- Maruhashi T. 1982. An ecological study of troop fissions of Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan. *Primates* 23: 317-337.
- Maruhashi T, Saito C, Agetsuma N. 1998. Home range structure and inter-group competition for land of Japanese macaques in evergreen and deciduous forests. *Primates* 39: 291-301.
- 松岡史郎. 2000. サルがクゥと鳴くとき. 地人書館. 209p.
- Mattson DJ, Blanchard BM, Knight RR. 1991. Food habits of Yellowstone grizzly bears, 1977-1987. *Canadian Journal of Zoology* 69: 1619-1629.
- Mattson DJ, Blanchard BM, Knight RR. 1992. Yellowstone grizzly bear mortality, human habituation, and whitebark-pine seed crops. *Journal of Wildlife Management* 56: 432-442.
- Maynard LA, Loosli JK, Hinttz HF, Warner RG. 1979. *Animal Nutrition*, 7th ed. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
- Maynard-Smith J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47: 209-221.
- McShea WJ. 2000. The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations.

- Ecology 81: 228-238.
- Mech LD, McRoberts RE, Peterson RO, Page RE. 1987. Relationship of deer and moose populations to previous winters snow. *Journal of Animal Ecology* 56:615-627.
- Milinski M. 1982. Optimal foraging - the influence of intraspecific competition on diet selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 109-115.
- Millar JS. 1978. Energetics of reproduction in *Peromyscus leucopus* - cost of lactation. *Ecology* 59:1055-1061.
- Miller KE, Bales KL, Ramos JH, Dietz JM. 2006. Energy intake, energy expenditure, and reproductive costs of female wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology* 68:1037-1053.
- Milton K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *Am Nat* 114: 362-378.
- Milton K, Demment MW. 1988. Digestion and passage kinetics of chimpanzees fed high and low fiber diets and comparison with human data. *Journal of Nutrition* 118:1082-1088.
- Mitsunaga F, Nozaki M, Shimizu K. 1994. Suppressed copulatory behavior and ovarian function in lactating Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*) during the mating season. *Primates* 35: 79-88.
- 溝口紀泰, 片山敦司, 坪田敏男, 小宮山章. 1996. ブナの豊凶がツキノワグマの食性に与える影響—ブナとミズナラの種子落下量の年次変動に関連して—. *哺乳類科学*. 36: 33-44.
- Monaghan P, Metcalfe NB. 1985. Group foraging in wild brown hares - effects of resource distribution and social-status. *Animal Behaviour* 33: 993-999.
- Mori A. 1977. Intra-troop spacing mechanism of the wild Japanese monkeys of the Koshima troop. *Primates* 18:331-357.
- Mori A. 1979a. An experiment on the relation between the feeding speed and the caloric intake

- through leaf eating in Japanese monkeys. *Primates* 20: 185-195.
- Mori A. 1979b. Analysis of population changes by measurement of body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys. *Primates* 20:371-397.
- Mori A. 1995. Rank and age-related feeding strategy observed through field experiments in the Koshima group of Japanese macaques. *Primates* 36: 11-26.
- Mori A, Watanabe K, Yamaguchi N. 1989. Longitudinal changes of dominance rank among the females of the Koshima group of Japanese monkeys. *Primates* 30:147-173.
- 森明雄, 森梅代, 岩本俊孝. 1977. 幸島の野生ニホンザルの群れにおけるメスの間の順位変動について. 加藤泰安, 中尾佐助, 梅棹忠夫 (編): 形質 進化 霊長類. 中央公論社. pp. 311-334.
- 森光由樹. 1997. 野生ニホンザルにおける妊娠診断法の確立とその生息環境評価への応用に関する研究. 日本獣医畜産大学獣医学研究科博士論文. 87p.
- Mould ED, Robbins CT. 1982. Digestive capabilities in elk compared to white tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 46:22-29.
- Murie JO, Dobson FS. 1987. The Costs of Reproduction in Female Columbian Ground-Squirrels. *Oecologia* 73:1-6.
- Nagy KA. 1989. Field bioenergetics - accuracy of models and methods. *Physiological Zoology* 62:237-252.
- Nagy KA, Milton K. 1979. Energy metabolism and food consumption by wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology* 60: 475-480.
- Nakagawa N. 1989a. Feeding strategies of Japanese monkeys against deterioration of habitat quality. *Primates* 30: 1-16.
- Nakagawa N. 1989b. Bioenergetics of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) on Kinkazan Island during winter. *Primates* 30: 441-460.

- Nakagawa N. 1990. Choice of food patches by Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Primates* 31: 17-29.
- Nakagawa N. 1997a. Determinants of the dramatic seasonal changes in the intake of energy and protein by Japanese monkeys in a cool temperate forest. *American Journal of Primatology* 41: 267-288.
- 中川尚史. 1997b. 金華山のニホンザルの定量的食物品目リスト. *霊長類研究* 13: 73-89.
- Nakagawa N. 2000. Foraging energetics in patas monkeys (*Erythrocebus patas*) and tanzania monkeys (*Cercopithecus aethiops tanzania*): implications for reproductive seasonality. *American Journal of Primatology* 52:169-185.
- Nakagawa N, Iwamoto T, Yokota N, Soumah AG. 1996. Inter-regional and inter-seasonal variations of food quality in Japanese macaques: constraints of digestive volume and feeding time. In: Fa JE, Lindburg DG, editors. *Evolution and Ecology of Macaque Societies*. Cambridge: Cambridge University Press. p 207-234.
- Nakamichi M, Kanazawa T, Terao K. 1992. Relations among behavior, social rank, and serum cortisol of same-age juvenile female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). In: Itoigawa N, Sugiyama Y, Sackett G, Thompson R, editors. *Topics in Primatology*. Tokyo: University of Tokyo Press. p 91-99.
- Nakayama Y, Matsuoka S, Watanuki Y. 1999. Feeding rates and energy deficits of juvenile and adult Japanese monkeys in a cool temperate area with snow coverage. *Ecological Research* 14: 291-301.
- Nicholson A. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2:551-598.
- Nieuwenhuijsen K, Lammers A, Deneef KJ, Slob AK. 1985. Reproduction and social rank in female stumptail macaques (*Macaca arctoides*). *International Journal of Primatology* 6: 77-99.

- 和秀雄. 1982. ニホンザル性の生理. どうぶつ社. 309p.
- Nogueira-Filho SLG. 2005. The effects of increasing levels of roughage on coefficients of nutrient digestibility in the collared peccary (*Tayassu tajacu*). Anim Feed Sci Tech 120: 151-157.
- van Noordwijk MA, van Schaik CP. 1987. Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. Animal Behaviour 35: 577-589.
- Norton GW, Rhine RJ, Wynn GW, Wynn RD. 1987. Baboon diet - a 5-year study of stability and variability in the plant feeding and habitat of the yellow baboons (*Papio cynocephalus*) of Mikumi National Park, Tanzania. Folia Primatologica 48: 78-120.
- NRC. 2003. Nutrient Requirements of Nonhuman Primates. Washington D.C.: The National Academic Press. 286p.
- Oftedal OT. 1991. The nutritional consequences of foraging in primates: the relationship of nutrient intakes to nutrient requirements. In: Whiten A, and Widdowson EM, editors. Foraging strategies and natural diet of monkeys, apes, and humans. New York: Oxford University Press. p 161-170.
- 大串隆之・斉藤隆. 1997. 個体群研究のフロンティア. 日本生態学会誌. 47: 163-165.
- Oli MK, Armitage KB. 2003. Sociality and individual fitness in yellow-bellied marmots: insights from a long-term study (1962-2001). Oecologia 136: 543-550.
- Ostfeld RS. 1986. Territoriality and mating system of California voles. Journal of Animal Ecology 55:691-706.
- Ostfeld RS, Jones CG, Wolff JO. 1996. Of mice and mast. BioScience 46: 323-330.
- Owen-Smith N, Cooper SM. 1989. Nutritional ecology of a browsing ruminant, the kudu (*Tragelaphus strepsiceros*), through the seasonal cycle. Journal of Zoology 219:29-43.
- Packer C, Collins DA, Sindimwo A, Goodall J. 1995. Reproductive constraints on aggressive competition in female baboons. Nature 373: 60-63.
- Parker KL, Gillingham MP, Hanley TA, Robbins CT. 1999. Energy and protein balance of

- free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. *Wildlife Monographs*:5-48.
- Patterson MA, Vessey SH. 1973. Tapeworm (*Hymenolepis nana*) infection in male albino house mice - effect of fighting among hosts. *Journal of Mammalogy* 54: 784-786.
- Pazol K, Cords M. 2005. Seasonal variation in feeding behavior, competition and female social relationships in a forest dwelling guenon, the blue monkey (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*), in the Kakamega Forest, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 566-577.
- Pech RP, Sinclair ARE, Newsome AE, Catling PC. 1992. Limits to predator regulation of rabbits in Australia - evidence from predator-removal experiments. *Oecologia* 89: 102-112.
- Portman OW. 1970. Nutritional requirements (NRC) of nonhuman primates. In: Harris RS, editor. *Feeding and Nutrition of Nonhuman Primates*. New York: Academic Press. p87-115.
- Post DG, Hausfater G, McCuskey SA. 1980. Feeding behavior of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) - relationship to age, gender and dominance rank. *Folia Primatologica* 34: 170-195.
- Pritchard GT, Robbins CT. 1990. Digestive and metabolic efficiencies of grizzly and black bears. *Canadian Journal of Zoology* 68:1645-1651.
- Remis MJ, Dierenfeld ES. 2004. Digesta passage, digestibility and behavior in captive gorillas under two dietary regimens. *International Journal of Primatology* 25:825-845.
- Revilla E, Palomares F. 2001. Differences in key habitat use between dominant and subordinate animals: intraterritorial dominance payoffs in Eurasian badgers? *Canadian Journal of Zoology* 79:165-170.
- Rivier C, Rivier J, Vale W. 1986. Stress-induced inhibition of reproductive functions - role of endogenous corticotropin-releasing factor. *Science* 231: 607-609.
- Robbins CT. 1993. *Wildlife feeding and nutrition*, 2nd ed. San Diego: Academic Press. 352 p.
- Robbins CT, and Gavan JA. 1966. Utilization of energy and protein of a commercial diet by rhesus

- monkeys (*Macaca mulatta*). *Laboratory Animal Care* 16: 286-291.
- Robbins CT, Hanley TA, Hagerman AE, Hjeljord O, Baker DL, Schwartz CC, Mautz WW. 1987a. Role of tannins in defending plants against ruminants - reduction in protein availability. *Ecology* 68:98-107.
- Robbins CT, Mole S, Hagerman AE, Hanley TA. 1987b. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion? *Ecology* 68:1606-1615.
- Robichaud D, Lefebvre L, Robidoux L. 1996. Dominance affects resource partitioning in pigeons, but pair bonds do not. *Canadian Journal of Zoology* 74: 833-840.
- Robinson JG. 1981. Spatial structure in foraging groups of wedge capped capuchin monkeys *Cebus nigrivittatus*. *Animal Behaviour* 29:1036-1056.
- Saether BE. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: A search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12:143-149.
- Saito C. 1996. Dominance and feeding success in female Japanese macaques, *Macaca fuscata*: effects of food patch size and inter-patch distance. *Animal Behaviour* 51: 967-980.
- 斉藤千映美・伊沢紘生. 1997. ニホンザルの誕生と死ー出産率と0歳児死亡率から見た金華山島の個体群動態ー. *ワイルドライフ・フォーラム* 3: 39-49.
- Saito C, Sato S, Suzuki S, Sugiura H, Agetsuma N, Takahata Y, Sasaki C, Takahashi H, Tanaka T, Yamagiwa J. 1998. Aggressive intergroup encounters in two populations of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates* 39: 303-312.
- Sakaguchi E, Suzuki K, Kotera S, and Ehara A. 1991. Fibre digestion and digesta retention time in macaque and colobus monkeys. In: Ehara A, Kimura T, Takenaka O, and Imawamoto M, editors. *Primate Today: Proceedings of the 13th Congress of the International Primatological Society*. Amsterdam: Elsevier. p 671-674.
- van Schaik CP. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* 87:120-144.

- van Schaik CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standen V, Foley RA, editors. *Comparative Socioecology*. Oxford: Blackwell. p 195-218.
- van Schaik CP, and van Noordwijk MA. 1985. Interannual variability in fruit abundance and the reproductive seasonality in Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Journal of Zoology* 206: 553-549.
- van Schaik CP, van Noordwijk MA. 1988. Scramble and contest in feeding competition among female long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour* 105: 77-98.
- Schultz BB. 1985. Levene's test for relative variation. *Systematic Zoology* 34: 449-456.
- Schlulke O, Chalise MK, Koenig A. 2006. The importance of ingestion rates for estimating food quality and energy intake. *American Journal of Primatology* 68:951-965.
- Scucchi S. 1984. Interbirth intervals in a captive group of Japanese macaques. *Folia Primatologica* 42: 203-208.
- Shibata M, Tanaka H, Nakashizuka T. 1998. Causes and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in Japan. *Ecology* 79: 54-64.
- Shimada T, Saitoh T. 2003. Negative effects of acorns on the wood mouse *Apodemus speciosus*. *Population Ecology* 45:7-17.
- Sidorovich VE, Sidorovich AA, Izotova IV. 2006. Variations in the diet and population density of the red fox *Vulpes vulpes* in the mixed woodlands of northern Belarus. *Mammalian Biology* 71:74-89.
- Silk JB. 1988. Social mechanisms of population regulation in a captive group of bonnet macaques (*Macaca radiata*). *American Journal of Primatology* 14:111-124.
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J. 2003. Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science* 302: 1231-1234.
- Sinclair ARE, Gosline JM, Holdsworth G, Krebs CJ, Boutin S, Smith JNM, Boonstra R, Dale M.

1993. Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada - evidence from tree rings and ice cores. *American Naturalist* 141: 173-198.
- Smuts B, Nicolson N. 1989. Reproduction in wild female olive baboons. *American Journal of Primatology* 19:229-246.
- Soto KH, Trites AW, Arias-Schreiber M. 2004. The effects of prey availability on pup mortality and the timing of birth of South American sea lions (*Otaria flavescens*) in Peru. *Journal of Zoology* 264: 419-428.
- Soumah AG, and Yokota N. 1991. Female rank and feeding strategies in a free-ranging provisioned troop of Japanese macaques. *Folia Primatologica* 57: 191-200.
- Soumah AG, Yokota N. 1992. Rank-related reproductive success in female Japanese macaques. In: Itoigawa N, Sugiyama Y, Sackett G, Thompson R, editors. *Topics in Primatology*. Tokyo: University of Tokyo Press. p 11-22.
- Sprague DS, Suzuki S, Takahashi H, Sato S. 1998. Male life history in natural populations of Japanese macaques: migration, dominance rank, and troop participation of males in two habitats. *Primates* 39: 351-363.
- Sterling EJ, Dierenfeld ES, Ashbourne CJ, and Feistner ATC. 1994. Dietary intake, food composition and nutrient intake in wild and captive populations of *Daubentonia madagascariensis*. *Folia Primatologica* 62: 115-124.
- 杉浦秀樹. 1999. サルの家系図から何が分かるか. 宮城県のニホンザル 10: 40-49.
- Sugiura H, Saito C, Sato S, Agetsuma N, Takahashi H, Tanaka T, Furuichi T, Takahata Y. 2000. Variation in intergroup encounters in two populations of Japanese macaques. *International Journal of Primatology* 21: 519-535.
- 杉山幸丸. 1990. サルはなぜ群れるのか. 中央公論社. 202p.
- Sugiyama Y, Ohsawa H. 1982a. Population dynamics of Japanese monkeys with special reference to

- the effect of artificial feeding. *Folia Primatologica* 39: 238-263.
- Sugiyama Y, Ohsawa H. 1982b. Population dynamics of Japanese macaques at Ryozenyama: III. female desertion of the troop. *Primates* 23: 31-44.
- Sutherland WJ. 1996. *From Individual Behaviour to Population Ecology*. May RM, Harvey PH, editors. Oxford: Oxford University Press. 213p.
- Sutherland WJ, Koene P. 1982. Field estimates of the strength of interference between oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Oecologia* 55: 108-109.
- Suzuki A. 1965. An ecological study of wild Japanese monkeys in snowy areas - focused on their food habits -. *Primates* 6: 31-72.
- Suzuki S, Hill DA, Maruhashi T, Tsukahara T. 1990. Frog eating and lizard eating behavior of wild Japanese macaques in Yakushima, Japan. *Primates* 31: 421-426.
- Suzuki S, Noma N, Izawa K. 1998. Inter-annual variation of reproductive parameters and fruit availability in two populations of Japanese macaques. *Primates* 39: 313-324.
- Suzuki W, Osumi K, Masaki T. 2005. Mast seeding and its spatial scale in *Fagus crenata* in northern Japan. *Forest Ecology and Management* 205: 105-116.
- Takahashi H. 1997. Huddling relationships in night sleeping groups among wild Japanese macaques in Kinkazan Island during winter. *Primates* 38: 57-68.
- Takahashi H. 2002a. Changes of dominance rank, age, and tenure of wild Japanese macaque males in the Kinkazan A troop during seven years. *Primates* 43: 133-138.
- Takahashi H. 2002b. Female reproductive parameters and fruit availability: factors determining onset of estrus in Japanese macaques. *American Journal of Primatology* 57: 141-153.
- Takahata Y, Koyama N, Suzuki S. 1995. Do the old aged females experience a long postreproductive life span - the cases of Japanese macaques and chimpanzees. *Primates* 36: 169-180.
- Takahata Y, Suzuki S, Agetsuma N, Okayasu N, Sugiura H, Takahashi H, Yamagiwa J, Izawa K,

- Furuichi T, Hill DA, Maruhashi T, Saito C, Sato, S, Sprague, DS. 1998. Reproduction of wild Japanese macaque females of Yakushima and Kinkazan islands: a preliminary report. *Primates* 39: 339-349.
- Takasaki H. 1981. Troop size, habitat quality, and home range area in Japanese macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9:277-281.
- 高槻成紀. 1989. 植物および群落到に及ぼすシカの影響. *日本生態学会誌* 39: 67-80.
- 高槻成紀. 2006. シカの生態誌. 東京大学出版会. 480p.
- Takatsuki S, Gorai T. 1994. Effects of sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. *Ecological Research* 9: 115-120.
- Takatsuki S, Suzuki K, Suzuki I. 1994. A mass mortality of sika deer on Kinkazan Island, northern Japan. *Ecological Research* 9: 215-223.
- Takatsuki S, Hirabuki Y. 1998. Effects of sika deer browsing on the structure and regeneration of the *Abies firma* forest on Kinkazan Island, northern Japan. *Journal of Sustainable Forestry* 6: 203-221.
- 武田宏. 1992. 野々海ブナ林における7年間のブナの結実評価. *日本林学会誌* 74: 55-59.
- Tanaka I. 1992. Three phases of lactation in free-ranging Japanese macaques. *Animal Behaviour* 44: 129-139.
- Tanaka T, Tokuda K, Kotera S. 1970. Effects of infant loss on the interbirth interval of Japanese monkeys. *Primates* 11: 113-117.
- Tilson RL, Hamilton WJ. 1984. Social dominance and feeding patterns of spotted hyenas. *Animal Behaviour* 32: 715-724.
- Topps JH. 1997. Nutritive value of indigenous browse in Africa in relation to the needs of wild ungulates. *Animal Feed Science and Technology* 69:143-154.
- Tsuji Y, Takatsuki S. 2004. Food habits and home range use of Japanese macaques on an island

- inhabited by deer. *Ecological Research* 19: 381-388.
- Tsuji Y, Fujita S, Sugiura H, Saito C, Takatsuki S. 2006. Long-term variation in fruiting and the food habits of wild Japanese macaques on Kinkazan Island, northern Japan. *American Journal of Primatology* 68:1068-1080.
- Tutin CEG, Fernandez M. 1993. Composition of the diet of chimpanzees and comparisons with that of sympatric lowland gorillas in the Lope Reserve, Gabon. *American Journal of Primatology* 30: 195-211.
- 上原重男. 1977. 食性からみたニホンザルの適応に関する生物地理学的研究—ニホンザルの分布がたどった歴史を再構成するためのひとつの試み. 加藤泰安, 中尾佐助, 梅棹忠夫 (編). 形質 進化 霊長類. 中央公論社. pp. 187-232.
- Valenzuela D, Macdonald DW. 2002. Home-range use by white-nosed coatis (*Nasua narica*): limited water and a test of the resource dispersion hypothesis. *Journal of Zoology* 258:247-256.
- Vedder AL. 1984. Movement patterns of a group of free-ranging mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) and their relation to food availability. *American Journal of Primatology* 7:73-88.
- Vernes K, Blois S, Barlocher F. 2004. Seasonal and yearly changes in consumption of hypogeous fungi by northern flying squirrels and red squirrels in old growth forest, New Brunswick. *Canadian Journal of Zoology* 82: 110-117.
- Vogel ER. 2005. Rank differences in energy intake rates in white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*: the effects of contest competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 333-344.
- Wada K, Ichiki Y. 1980. Seasonal home range use by Japanese monkeys in the snowy Shiga Heights. *Primates* 21: 468-483.
- Waser P. 1977. Feeding, ranging, and group size in the Mangabey *Cercocebus albigena*. In: Clutton-Brock TH, editor. *Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs,*

- monkeys, and apes. London: Academic Press. p 183-222.
- Watanabe K. 1989. Fish - a new addition to the diet of Japanese macaques on Koshima Island. *Folia Primatologica* 52: 124-131.
- Watanabe K, Mori A, Kawai M. 1992. Characteristic features of the reproduction of Koshima monkeys, *Macaca fuscata fuscata* - a summary of 34 years of observation. *Primates* 33: 1-32.
- Watanuki Y, Nakayama Y. 1993. Age difference in activity pattern of Japanese monkeys - effects of temperature, snow, and diet. *Primates* 34: 419-430.
- Watkins BE, Ullrey DE, and Whetter PA. 1985. Digestibility of a high-fiber biscuit-based diet by black and white colobus (*Colobus guereza*). *American Journal of Primatology* 9: 137-144.
- Watson A, Moss R, Parr R, Mountford MD, Rothery P. 1994. Kin landownership, differential aggression between kin and nonkin, and population fluctuations in red grouse. *Journal of Animal Ecology* 63:39-50.
- White PA. 2005. Maternal rank is not correlated with cub survival in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behavioral Ecology* 16: 606-613.
- Whittaker RH, Fairbanks CW. 1958. A study of plankton copepod communities in the Columbia Basin, southeastern Washington. *Ecology* 39: 46-65.
- Whitten PL. 1983. Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology* 5: 139-159.
- Wolfe LD. 1984. Female rank and reproductive success among Arashiyama-B Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology* 5: 133-143.
- Wolff JO. 1996. Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy* 77: 850-856.
- Wrangham RW. 1981. Drinking competition in vervet monkeys. *Animal Behaviour* 29: 904-910.
- 好広真一. 1980. 金華山のニホンザル. モンキー 175:14-15.

吉井・吉岡. 1949. 金華山島の植物群落. 生態学研究 12: 84-105.

吉場健二. 1959. 東北地方の野生ニホンザル調査報告. 野猿 5: 15-23.

吉田洋. 2006. ニホンザルによる被害と被害防除の実態－富士北麓地域における事例－. 山梨県環境科学研究所国際セミナー2005 報告書 p25-35.

要 旨

「動物の個体群動態はいかなる要因に影響されているのか」という問題は生態学者の古典的な関心のひとつであった。従来の個体群生態学は個体群を構成する個体の属性についての理解が不十分であったため、各種の要因と個体群サイズの関係だけを調べるが多かった。しかし近年、各種の要因から受ける採食成功ならびに死亡率・出産率などの個体群パラメータへの影響が、個体の属するクラス（順位、性など）によって異なることが明らかになってきた。社会性の強い動物では、食物が限られる場合にしばしばそれを巡る競争が生じる。競争の強さは食物の分布状態に大きく影響され、食物パッチが一様に分布したりパッチサイズが大きい場合は穏やかだが、局在していたりサイズが小さいときは熾烈になる。その結果、順位関係は採食成功や個体群パラメータに影響する。食物の分布様式やサイズといった特性は食物となる生物種ごとに異なり、また年次変動がある。そのため、競争の程度は利用可能な食物の特性に応じて年次的に変化すると予想される。このような背景から本研究は宮城県金華山島に生息するニホンザル（サル）を対象に、食物供給の年次変動がサルの競争を介して各順位個体の個体群パラメータに及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。

まず、結実の年次変化が食性に与える影響を明らかにするために、金華山島のサルの食性と堅果類の結実状況の関係を調べた。まずサルの食性の季節変化を記述した。秋と冬の主要食物である堅果類の供給状態、エネルギー生産量、結実樹種の組み合わせは年ごとに大きく変化した。食性は年次的に変化した、その程度は夏から冬にかけて大きかった。これまでの研究では、サルの食物環境は夏と冬に悪いと考えられてきたが、金華山島のサルはこれらの時期に堅果類を利用できる年もあった。短期間の調査に基づく一般化は危険であること、食物環境が大きく変動する温帯では食物の供給状態と動物の食性を同時に調べる重要性を指摘した。

次に、食物の消化率を考慮した上でサルのエネルギーバランスおよびタンパク質バランスの季節変化を明らかにした。食物の栄養価、消化率、行動観察のデータから一日当たりのエネルギー摂取量、タンパク質摂取量を求め、同時に一日当たりのエネルギー要求量、タンパク質要求量を推定し、両者の差からエネルギーバランス、タンパク質バランスを評価した。その結果、先行研究とは異なり、ニホンザルのエネルギーバランスは早春と秋に良好で春と冬に悪く、タンパク質バランスは早春のみ良好で、他の季節は悪かった。また、エネルギーバランスには堅果類、キノコ類、花が、そしてタンパク質バランスには花が貢献しており、その貢献の高さはこれらの食物タイプの栄養価の高さだけではなく、摂取効率の良さにも由来することを示した。そして、栄養状態の評価において食物の消化率を考慮することの重要性を指摘した。

これらの結果に基づき、食物環境の年次変動がもたらすサルの競合の程度が各順位個体の個体群パラメータに与える影響を調べた。交尾期である9月から11月を中心に、2004年から2005年にかけての2年間、1) 食物環境、2) 食物を巡る競合および採食成功、3) 個体群パラメータへの影響を調べた。2004年にはカヤのみが、そして2005年にはすべての樹種が結実した。サルはブナに対する嗜好性をもっとも高かった。カヤは生育本数が少なく、樹冠面積が小さいため潜在的にサル同士の競合が発生しやすい樹種であるのに対し、ブナは生育本数が多く、また樹冠面積が大きいため潜在的にサル同士の競合が発生しにくいと予測した。2004年の交尾期は高順位個体が平均を大幅に上回るエネルギーを獲得したのとは対照的に、低順位個体は交尾期でさえ要求量ぎりぎりのエネルギーしか獲得できなかった。2004年の秋から2005年の春にかけて死亡した3頭のうち2頭は中順位個体、1頭は低順位個体であり、また2005年の春には高順位のみが出産した。これと対照的に、2005年の交尾期には攻撃的な交渉は少なく、順位に関わらず要求量を上回るエネルギーを獲得し、死亡個体はおらず、またほとんどすべての個体が出産した。過去25年分の個体群パラメータと結実状況のデータを解析したところ、今回の結果と同様の結果が得られた。こうして

食物環境の年次変動が競合を介して個体群パラメータに違いをもたらすことを示した。

本研究の結果は、ニホンザルの採食成功が交尾期の堅果の種と量の年次変動に影響される競合の程度に強い影響を受け、それが栄養状態を通じて個体群パラメータに影響する可能性を強く示唆した。そして、このことに基づいてニホンザルの個体群動態は食物環境の年次変動が競合を介して順位に基づく個体群パラメータの違いによってもたらされると結論した。

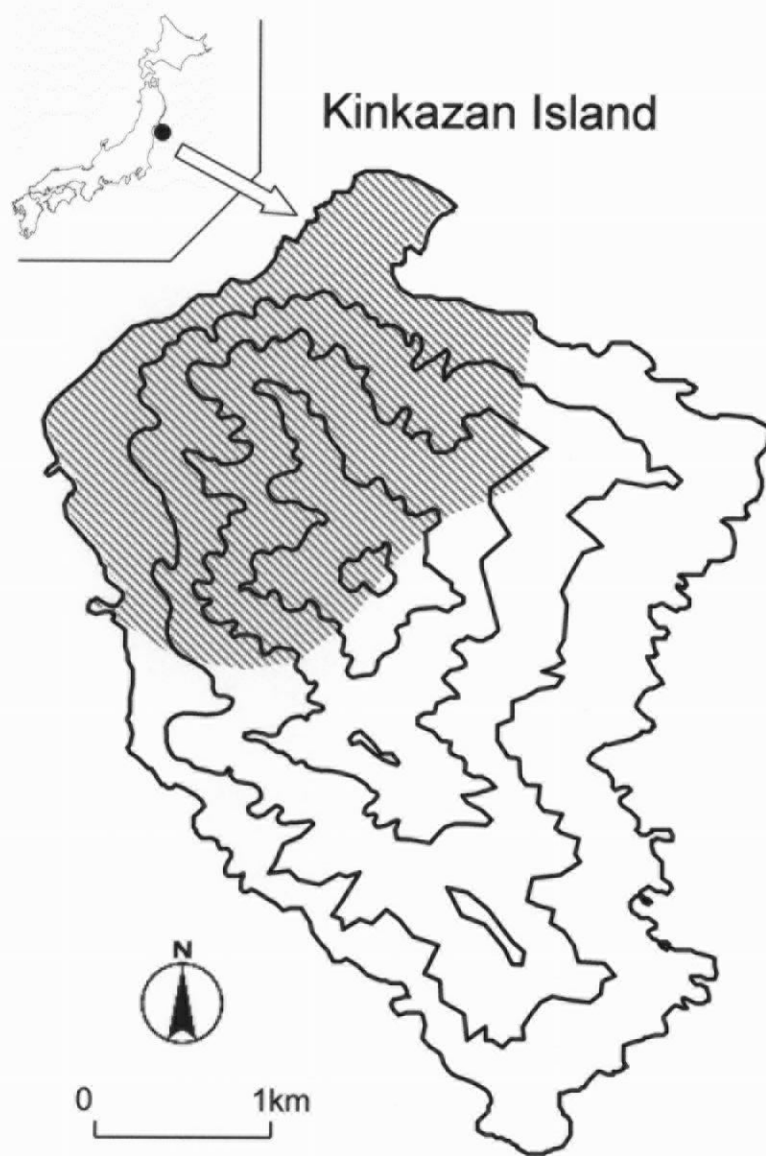


Fig. 2-1. Location of Kinkazan Island. The gray area indicates the study site, which corresponds to the annual home range of Japanese macaque troop A. Contours indicate 100 m intervals.

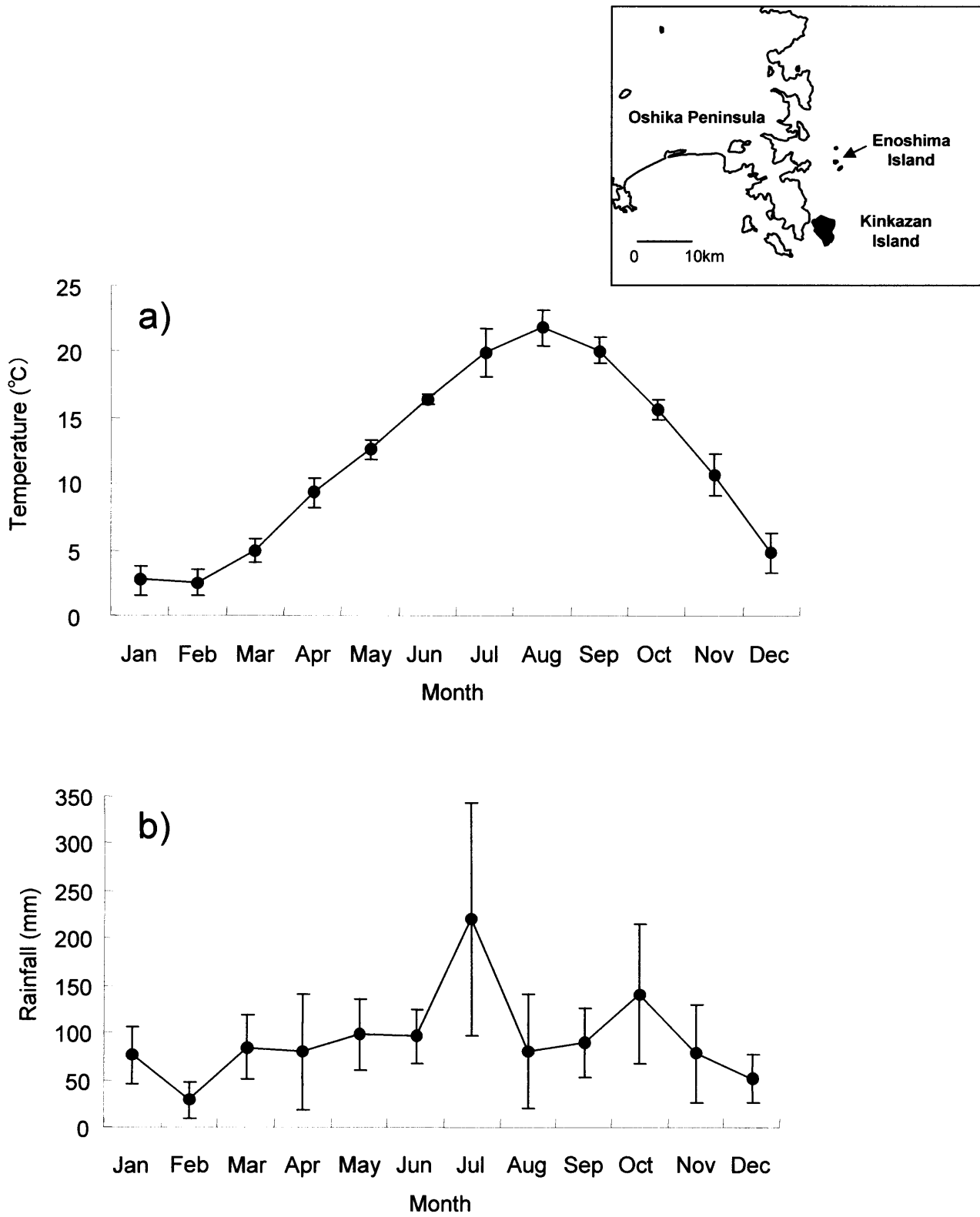


Fig. 2-2. Monthly mean a) temperature and b) rainfall in Enoshima Island, 10km north from Kinkazan Island (2000-2005). Vertical bars for SD. Data from Sendai District Meteorological Observatory (<http://www.sendai-jma.go.jp/>).

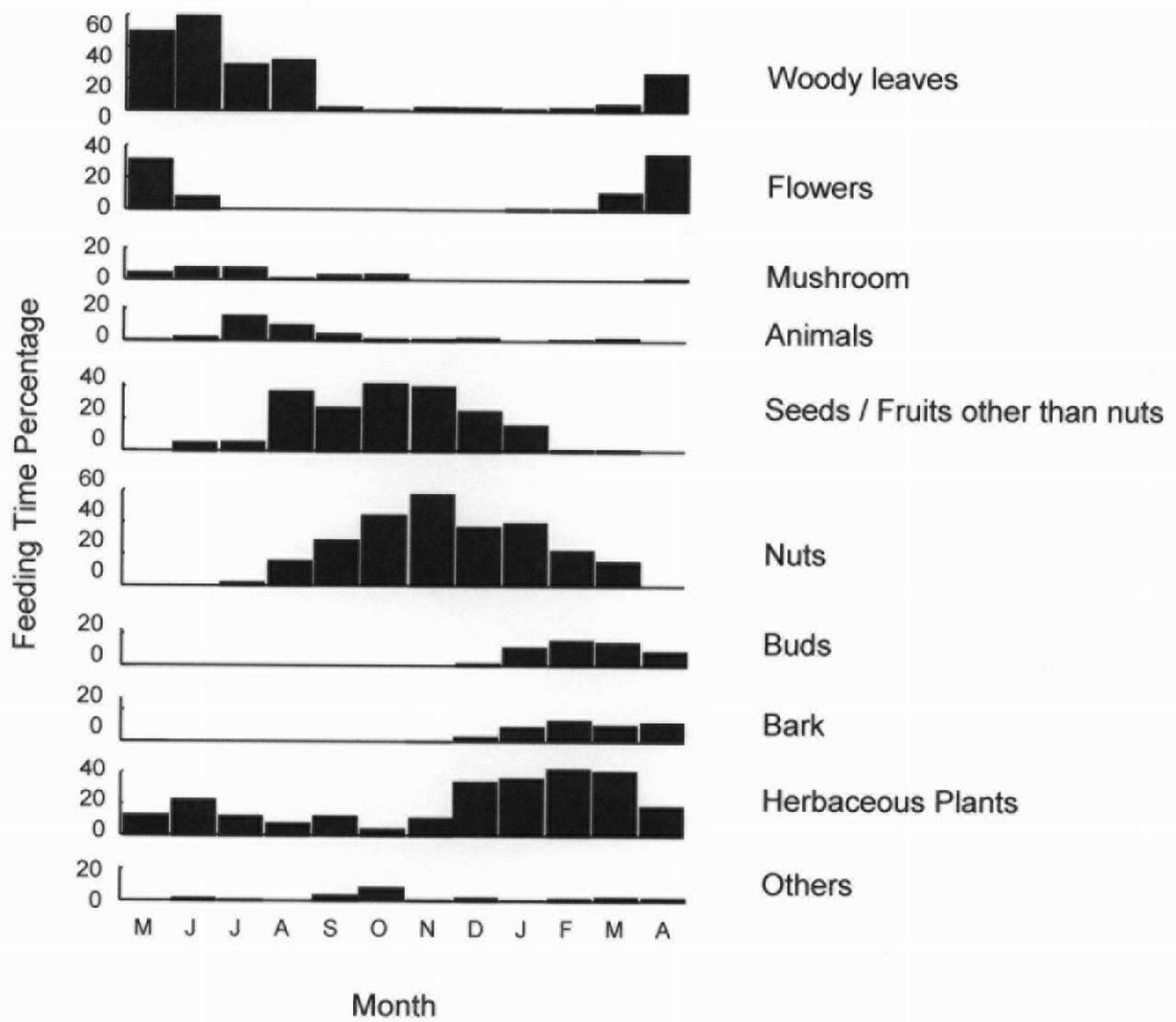


Fig. 3-1. Monthly changes in the food habits of the Japanese macaques on Kinkazan Island (October 1984-May 2005). "Others" contains sap, gum, seaweed, soil, and unidentified items).

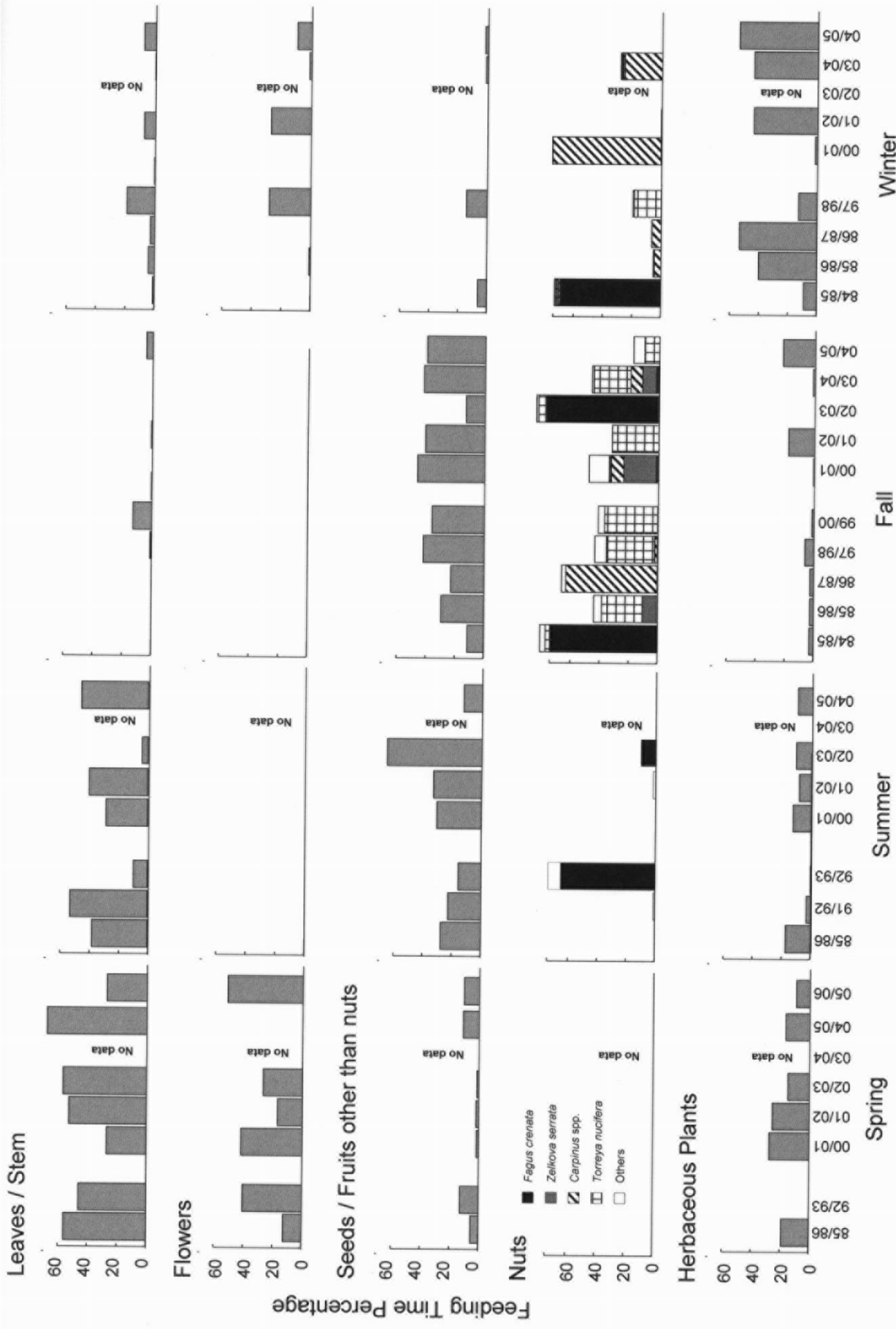


Fig. 3-2. Yearly variation in the percentage of time spent feeding on the main foods in the diet (see the text for definition) in Japanese macaques on Kinkazan Island from October 1984 to May 2005. Spring: May and June; summer: July and August; fall: September-November; winter: December-April. "No data" means season-year for which data were not available.

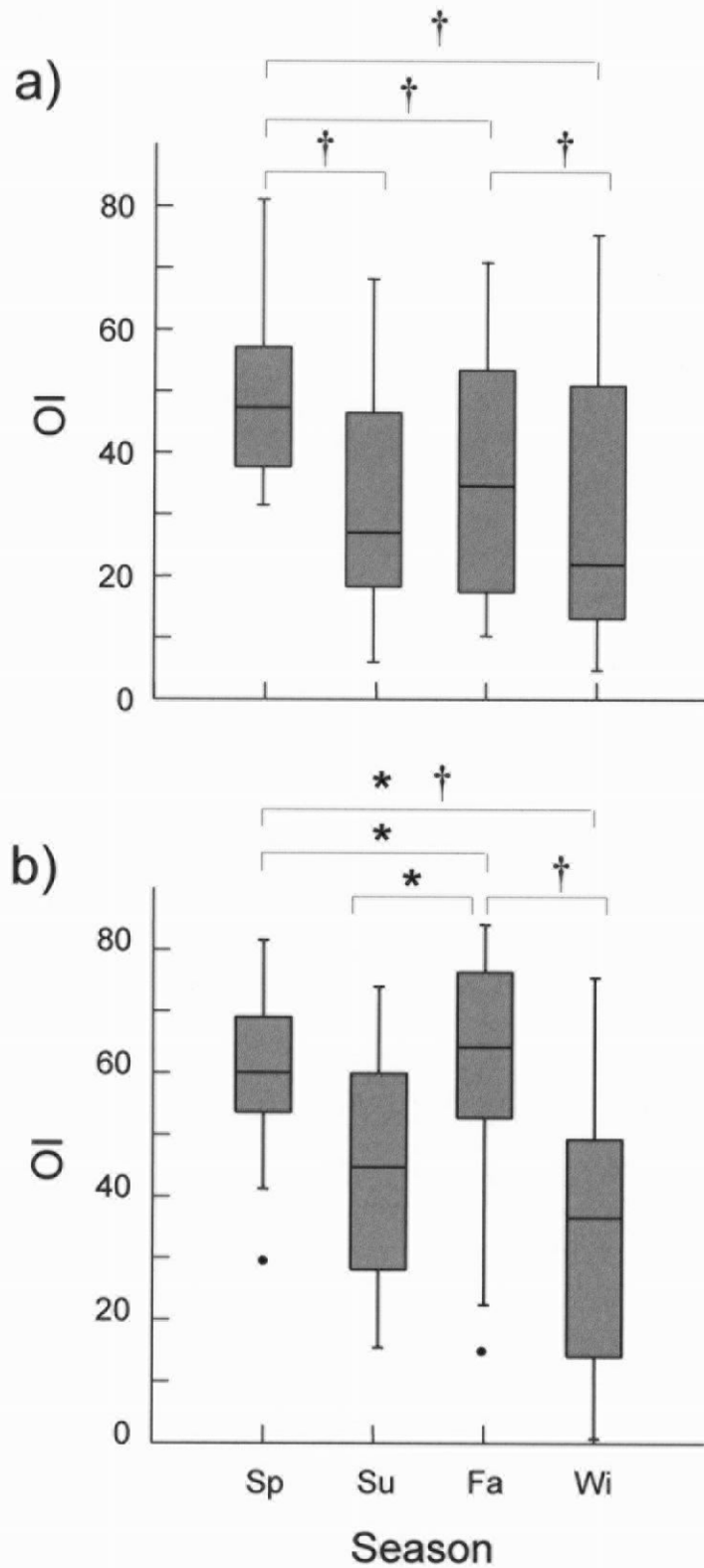


Fig. 3-3. Boxplots for seasonal changes in (a) item-level and (b) category-level *OI* values for foods eaten by the Japanese macaques on Kinkazan Island from October 1984 to May 2005. Spring: May and June; summer: July and August; fall: September–November; winter: December–April. Two hinges mean 25% quartiles. Asterisks (*) and daggers (†) indicate significant differences in *OI* values and *OI* variations, respectively (Sheffe's post hoc multiple comparison tests, $P < 0.05$).

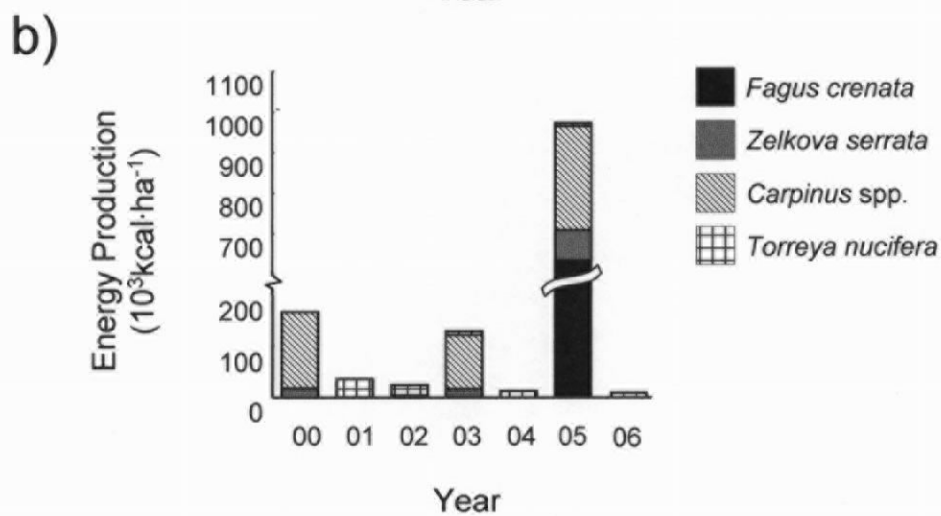
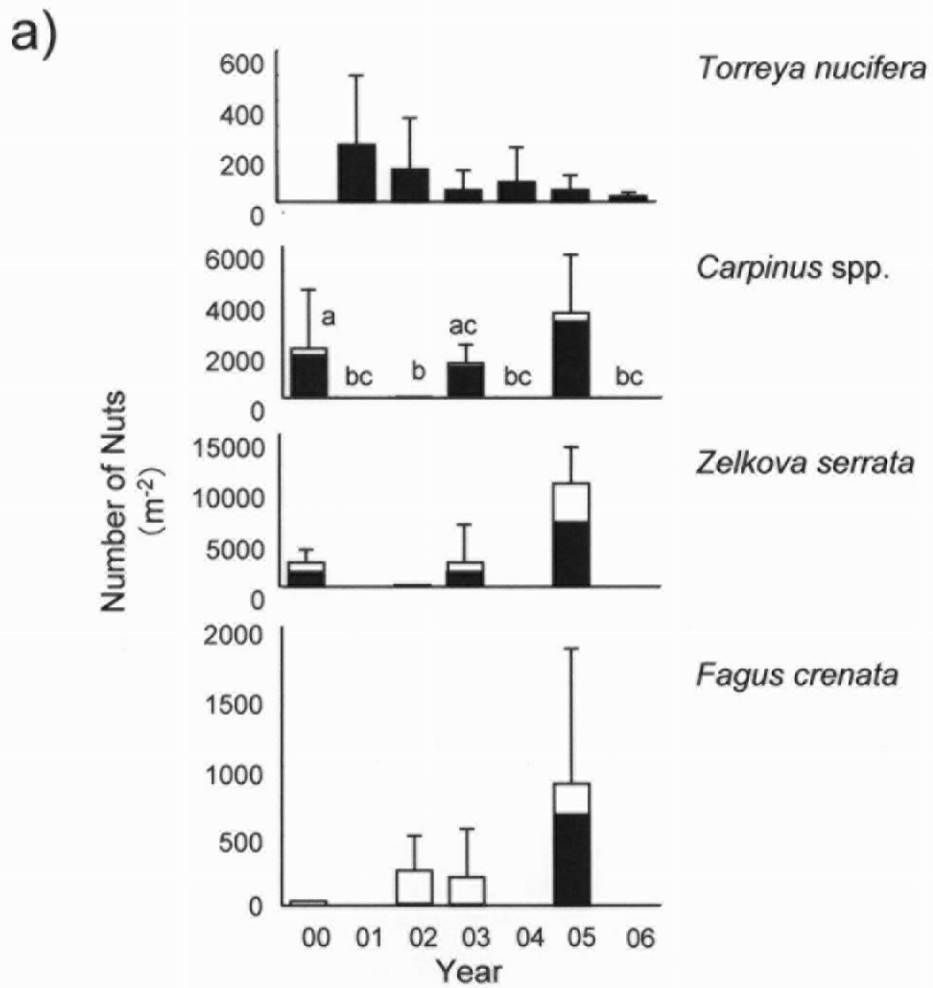


Fig. 3-4. Yearly changes in (a) nut density (m^{-2}) and (b) estimated energy production (E) from 2000/2001 to 2006/2007. The Characters on the top of the bars (a, b, c) indicate that there are significant differences between bars with same characters (Scheffe's post hoc multiple comparison tests, $P < 0.05$). ■: healthy nuts, □: empty nuts (including vacant and insect-damaged nuts).

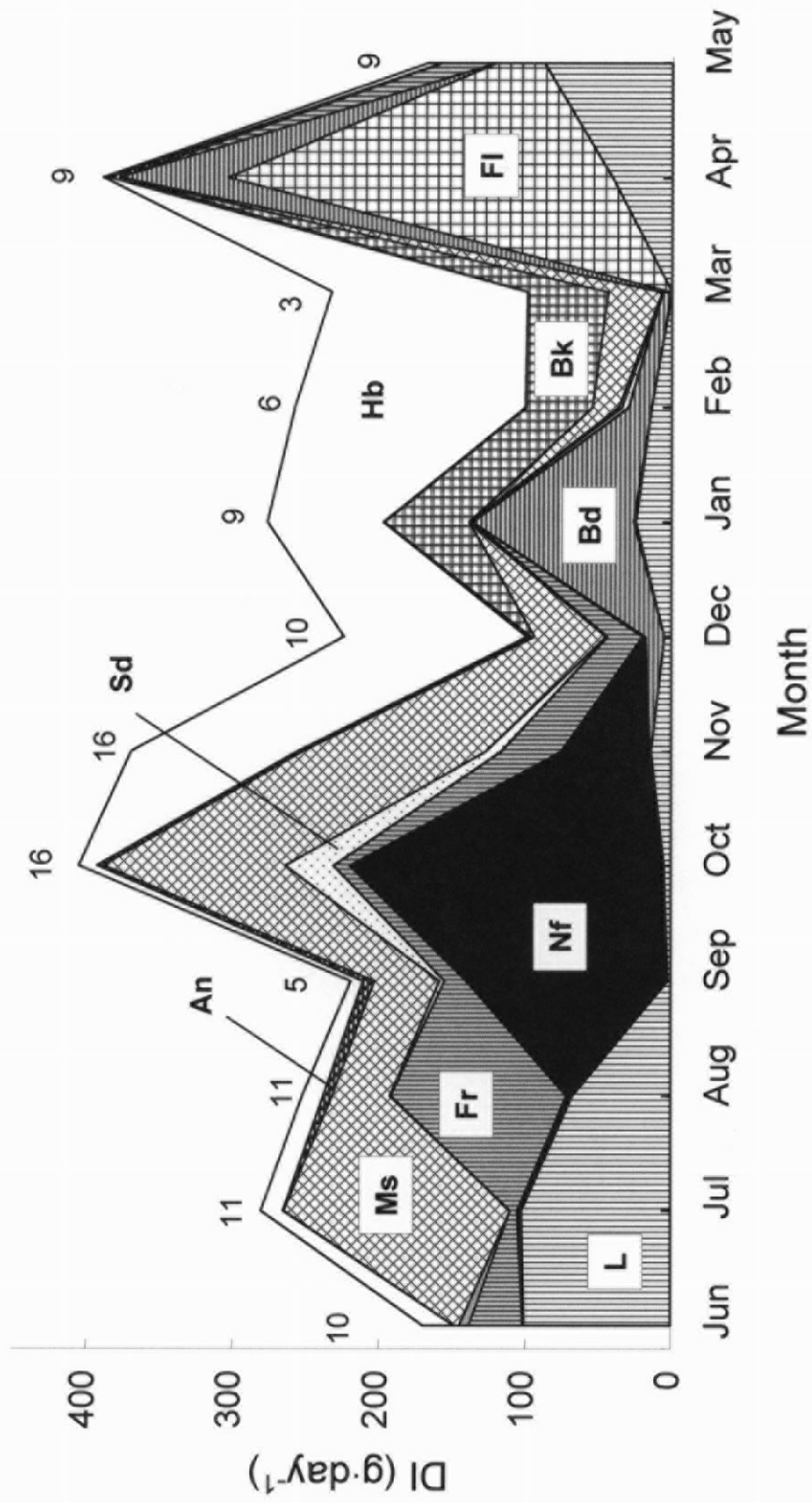


Fig. 4-1. Monthly changes in the mean daily dry weight intake (*DI*: g·day⁻¹) and its composition by the monkeys of the Troop A on Kinkazan Island, northern Japan. Numbers on the top of each month data indicate number of focal animals. *An*: animal materials, *Bd*: buds (including both winter and spring buds), *Bk*: bark, *FI*: flowers (including flower buds), *Nf*: fallen nuts, *Fr*: fruits (including both ripe and unripe fruits), *Hb*: herbs, *L*: leaves (including both young and mature leaves), and *Ms*: mushroom.

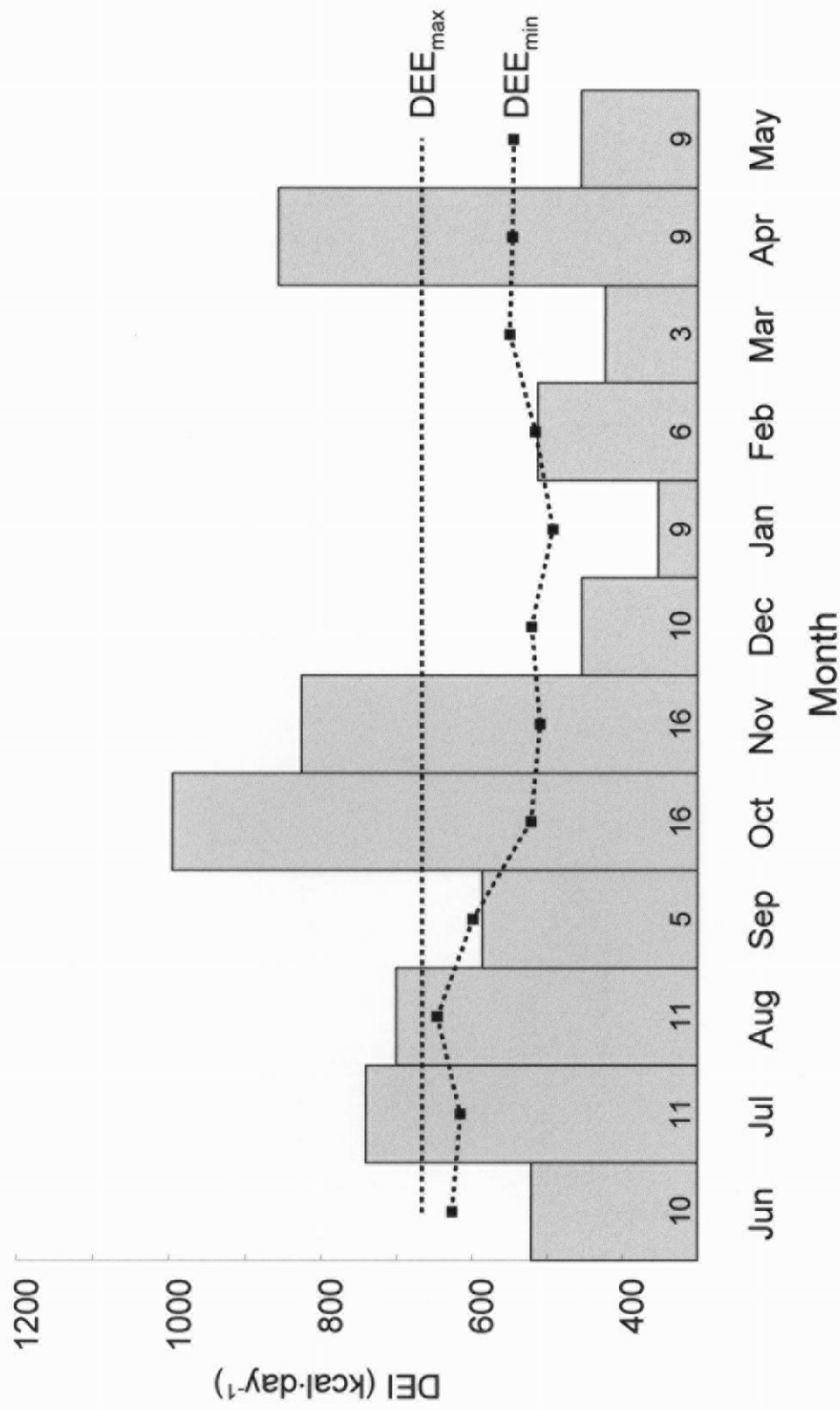


Fig. 4-2. Monthly changes in the average daily energy intake (DEI : kcal·day⁻¹, ■) of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) on Kinkazan Island, northern Japan. Numbers on the bottom of each month data indicate number of focal animals.: maximum (DEE_{max}), ...■...: minimum (DEE_{min}), see text for detail.

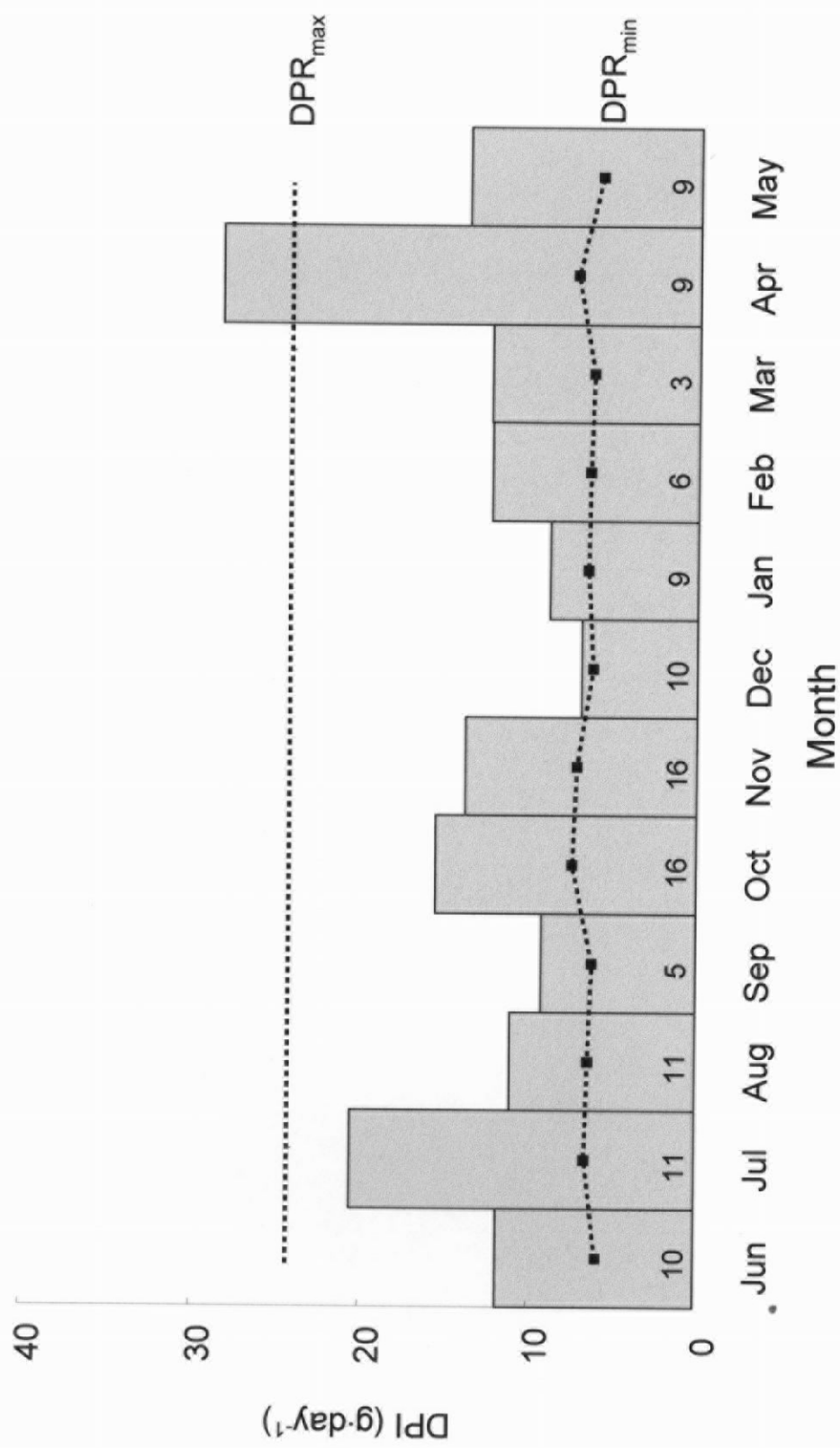


Fig. 4-3. Monthly changes in the average daily protein intake (DPI: g·day⁻¹, ■) of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) on Kinkazan Island, northern Japan. Numbers on the bottom of each month data indicate number of focal animals.: maximum (DEEmax), ...: minimum (DEEmin), see text for detail.

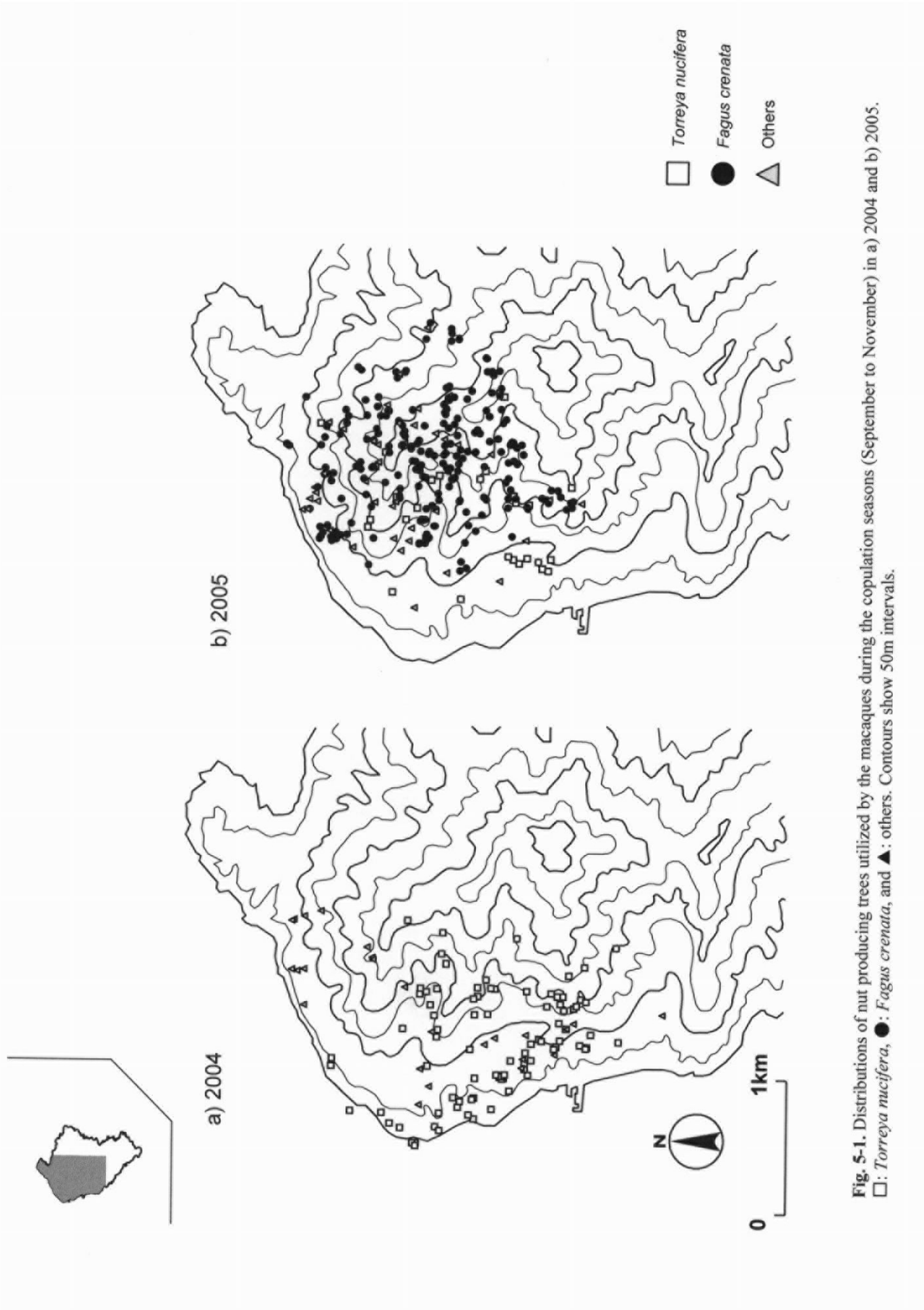


Fig. 5-1. Distributions of nut producing trees utilized by the macaques during the copulation seasons (September to November) in a) 2004 and b) 2005. □: *Torreya nucifera*, ●: *Fagus crenata*, and ▲: others. Contours show 50m intervals.

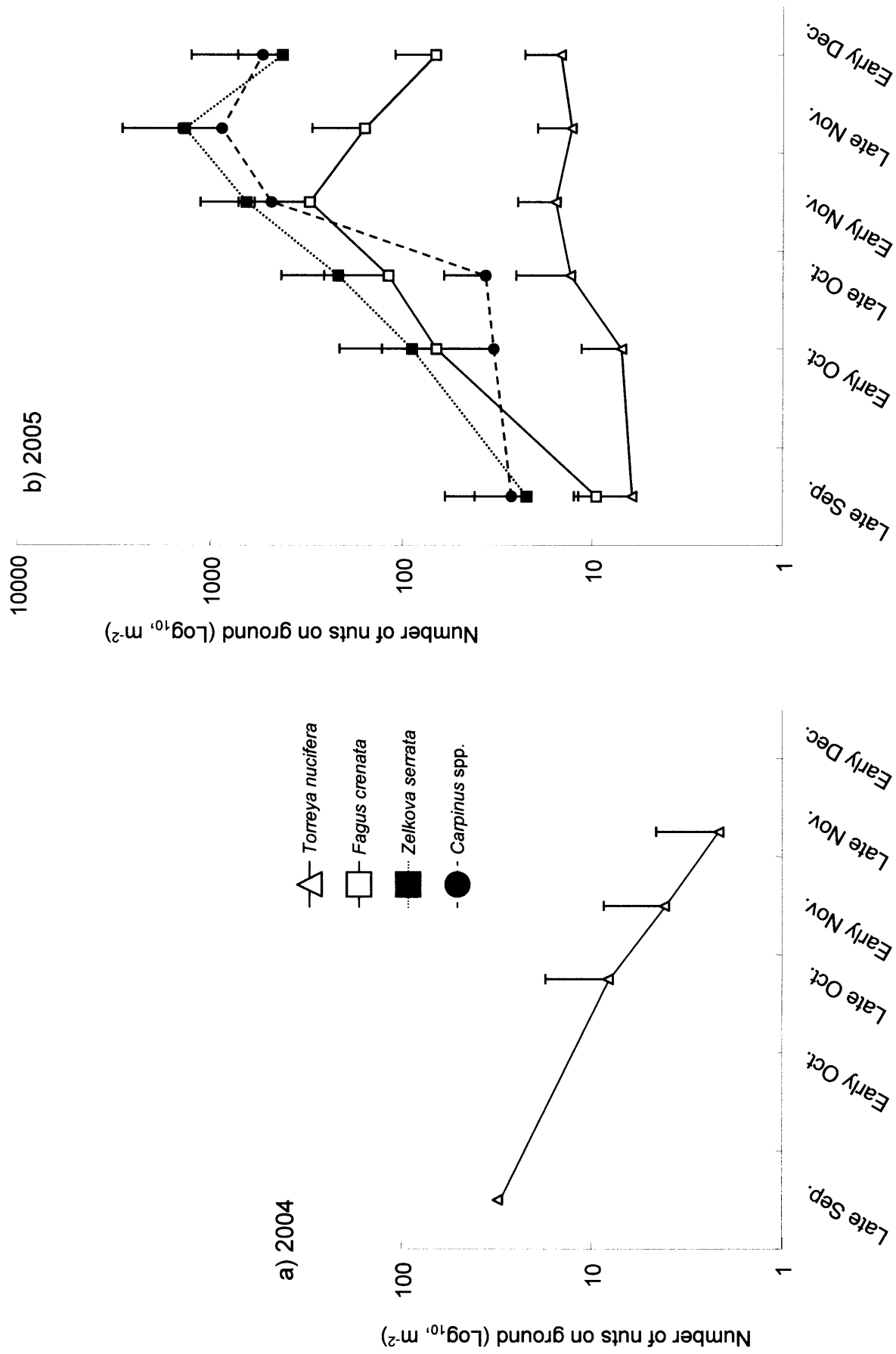


Fig. 5-2. Temporal changes in nuts densities on the ground (m^{-2}) during copulation seasons (September to early December) in a) 2004 and b) 2005. Δ : *Torreya nucifera*, \square : *Fagus crenata*, \blacksquare : *Zelkova serrata*, and \bullet : *Carpinus spp.* Vertical bars indicate SD.

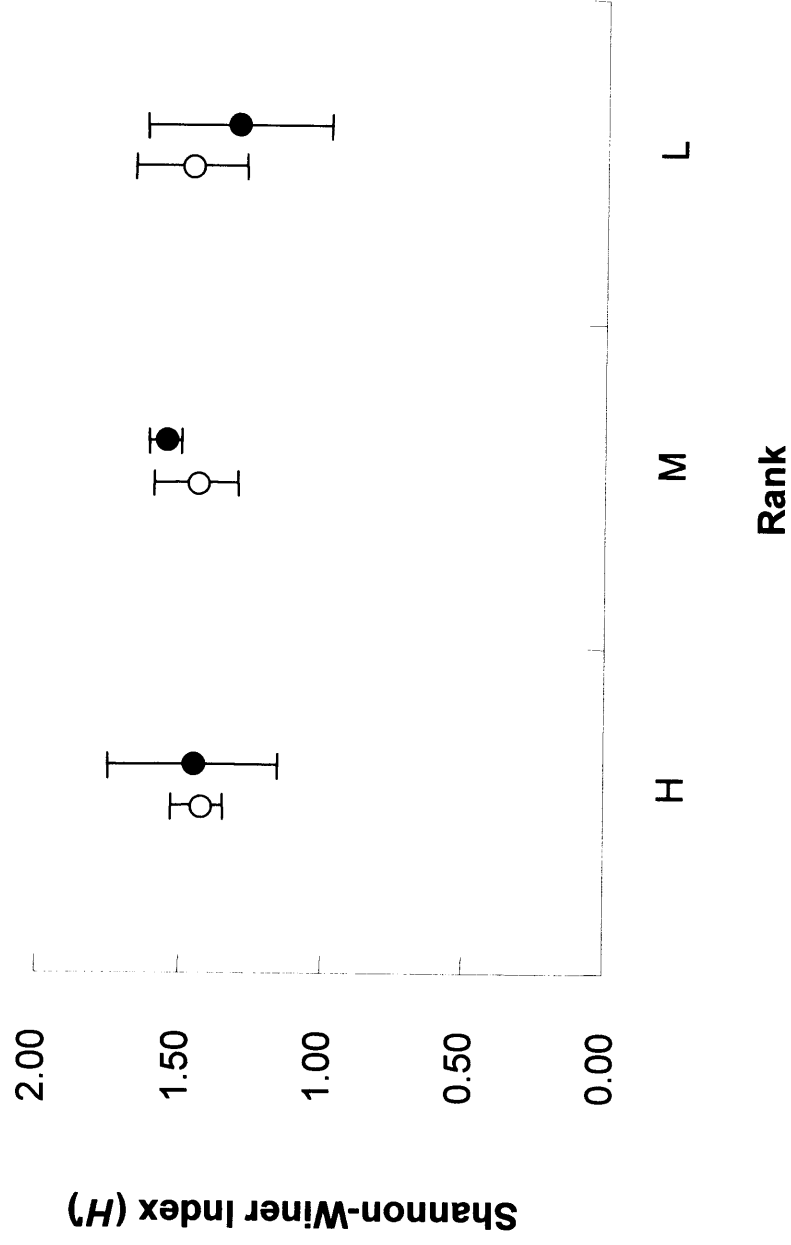


Fig. 5-3. Food diversity (Shannon-Wiener Index, H') among the three social ranks during the copulation seasons (September to November) in 2004, a non-mast year (●) and 2005, a mast year (○). *H*: high rank, *M*: middle rank, and *L*: low rank. Vertical bars indicate SD.

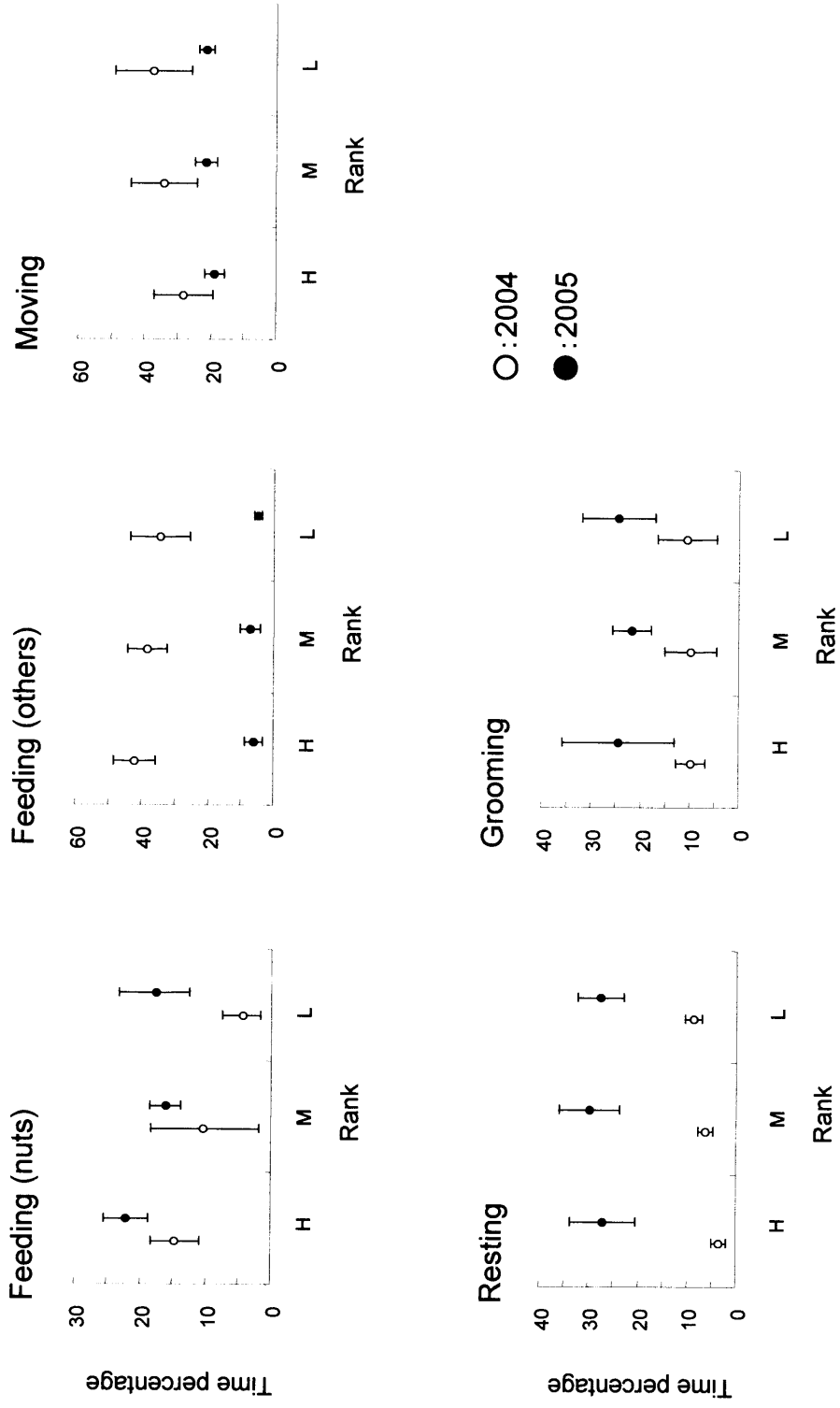


Fig. 5-4. Activity budgets (time %) among the three social ranks during the copulation seasons (September to November) in 2004, a non-mast year (○) and 2005, a mast year (●). *H*: high rank, *M*: middle rank, and *L*: low rank. Vertical bars indicate SD.

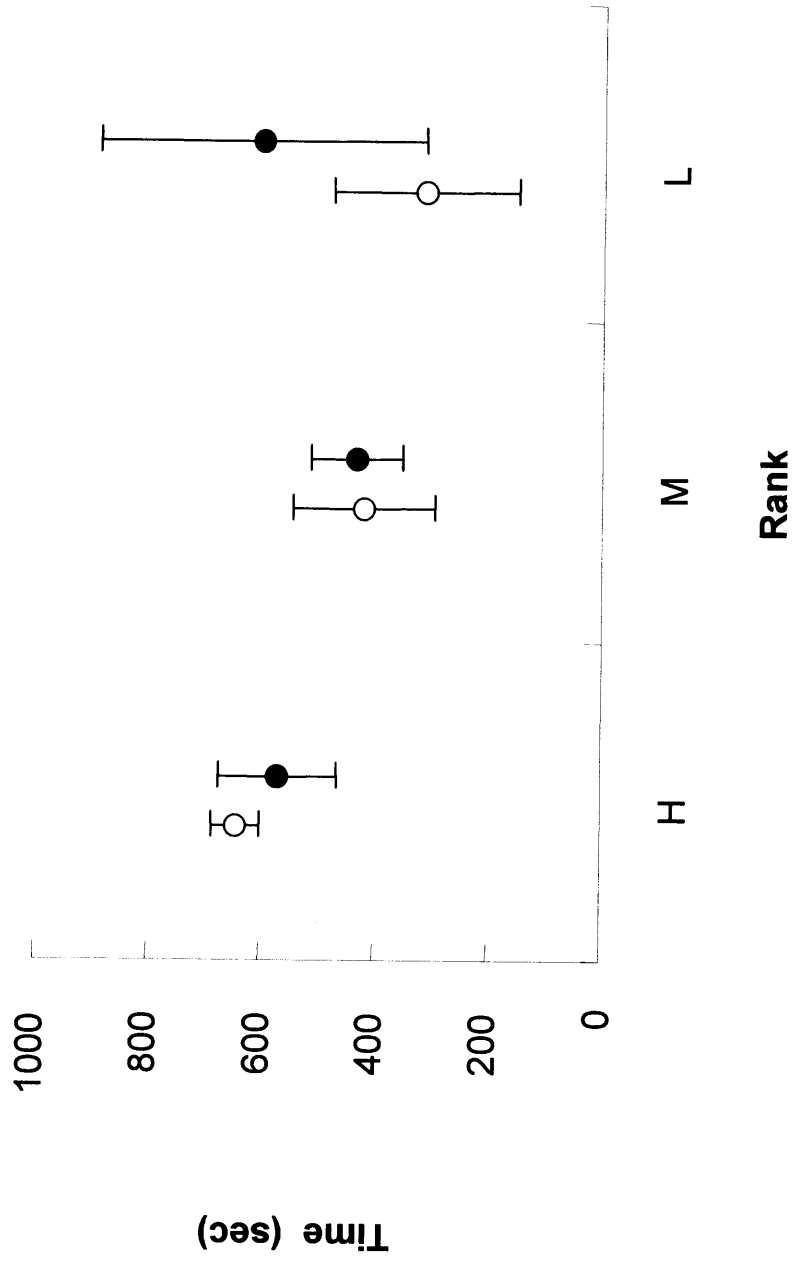
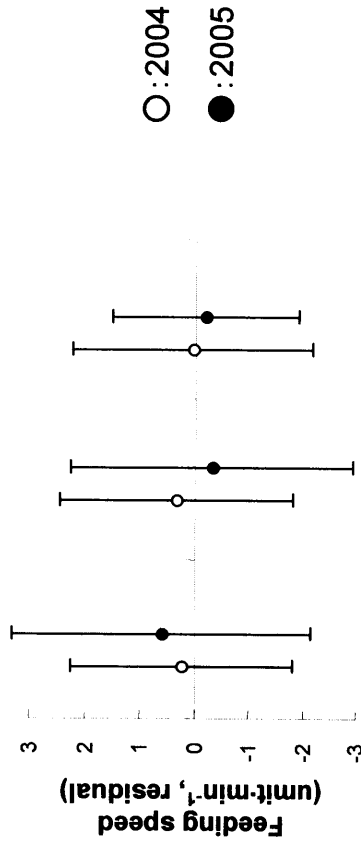


Fig. 5-5. Staying time at feeding sites of nut producing trees among the three social ranks during the copulation seasons (September to November) in 2004, a non-mast year (○) and 2005, a mast year (●). *H*: high rank, *M*: middle rank, and *L*: low rank. Vertical bars indicate SD.

a) Feeding speed (all food items)



b) Feeding speed (nuts)

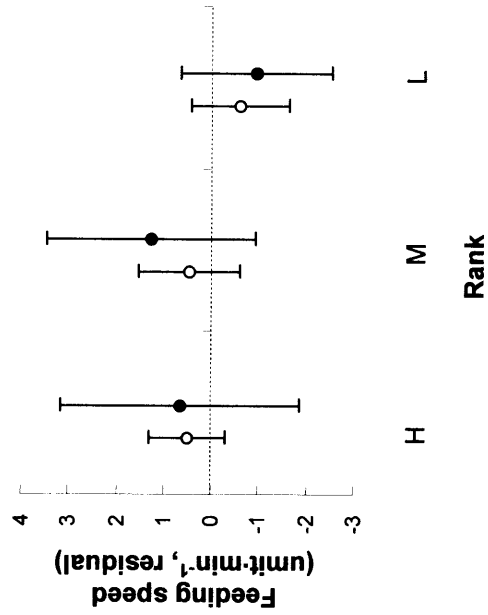
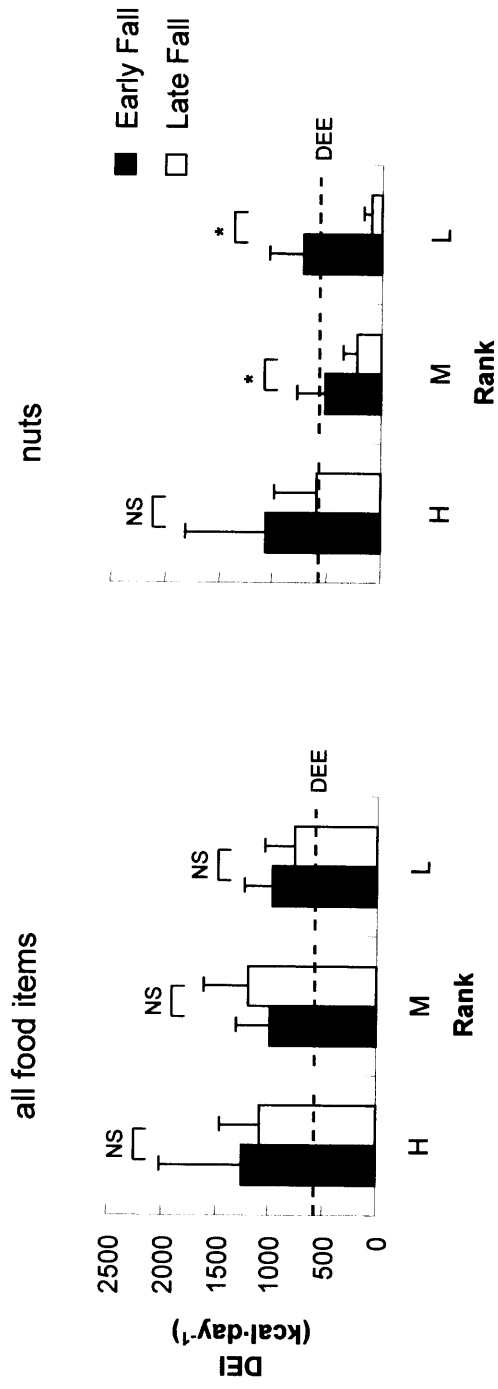


Fig. 5-6. Feeding rate (presented in residual from whole mean) of a) all food items and b) nuts among the three social ranks during the copulation seasons (September to November) in 2004, a non-mast year (○) and 2005, a mast year (●). *H*: high rank, *M*: middle rank, and *L*: low rank. Vertical bars indicate SD.

a) 2004



b) 2005

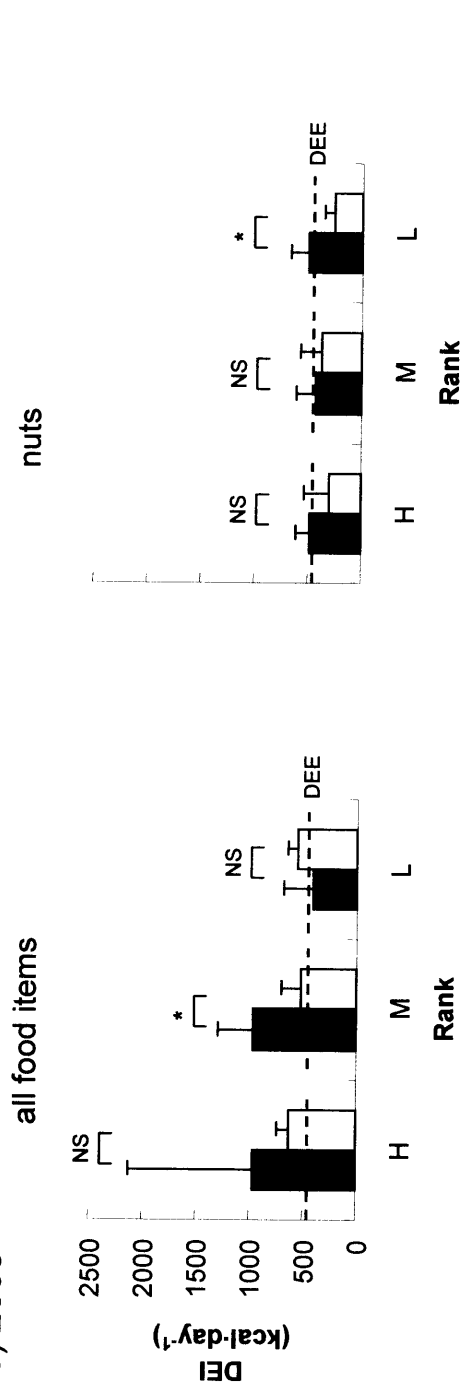
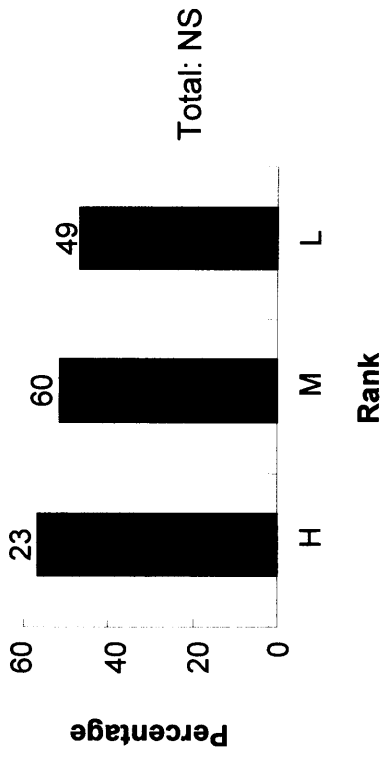


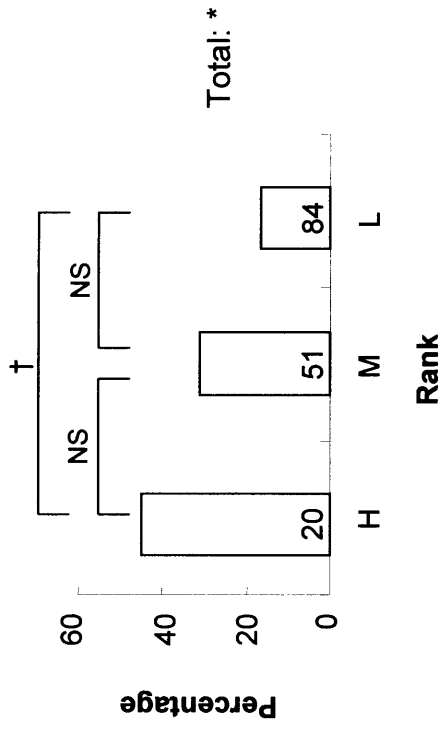
Fig. 5-7. Daily digestible energy intake (kcal·day⁻¹) of a) all food items and b) nuts among the three social ranks during the copulation seasons (September to November) in 2004 (○) and 2005 (●). *H*: high rank, *M*: middle rank, and *L*: low rank. Vertical bars indicate SD. Broken lines indicate DEE. Asterisks indicate significant differences between ranks for the same season and item. NS indicates no significant difference.

b)

Masting years



Non-masting years



a)

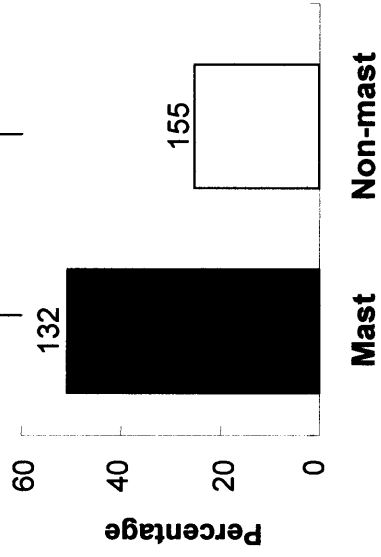
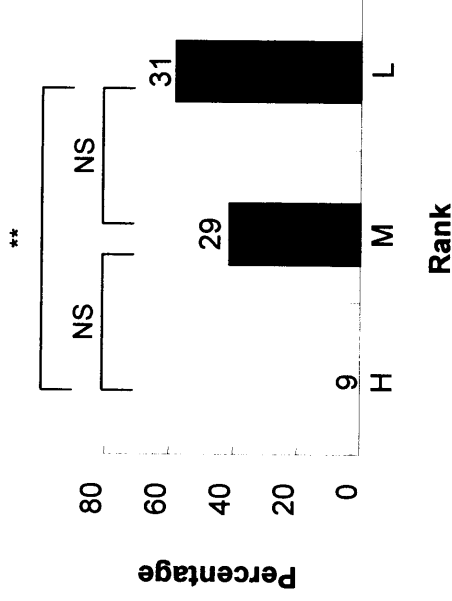


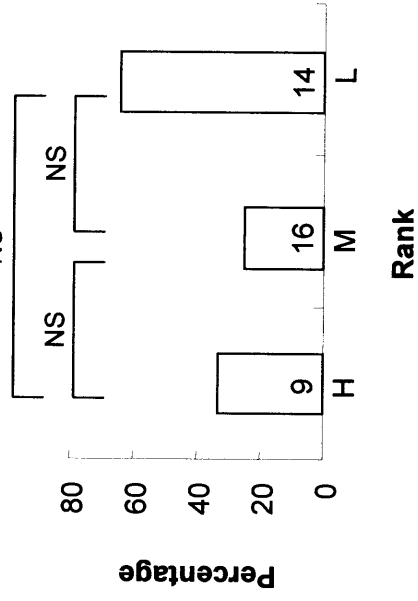
Fig. 5-8. a) Birth rate (*JFR*) in masting years (■) and non-masting years (□). b) Birth rate among the three social ranks in masting years (■) and non-masting years (□). Data were collected from 1983 to 2006. See text for more details. Figures above bars are sample size. † : $P < 0.017$, * : $P < 0.05$, *** : $P < 0.001$, and NS: non significant ($P > 0.05$).

b)

Masting years



Non-masting years



a)

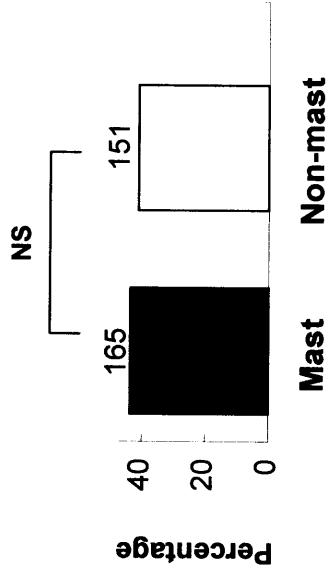
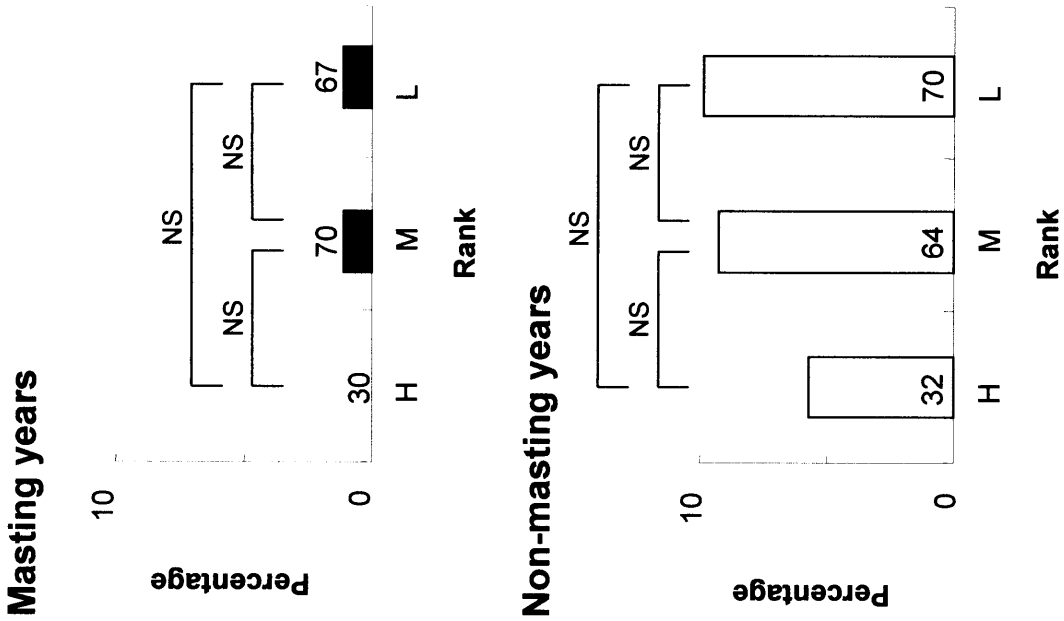


Fig. 5-9. Infant mortality in a) masting years (■) and non-masting years (□). b) Infant mortality among the three social ranks in masting years (■) and non-masting years (□). Data were collected from 1983 to 2006. See text for more details. Figures above bars are sample size. **: $P < 0.01$, and NS: non significant ($P > 0.05$).

b)



a)

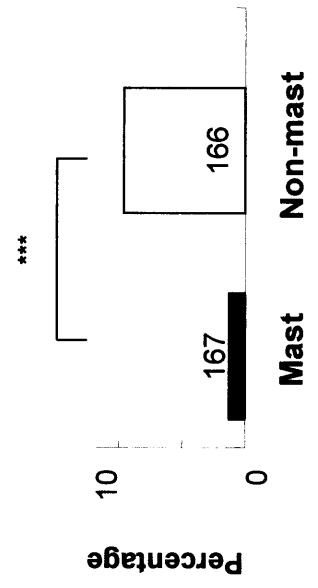


Fig. 5-10. Adult mortality in a) masting years (■) and non-masting years (□). b) Infant mortality among the three social ranks in masting years (■) and non-masting years (□). Data were collected from 1983 to 2006. See text for more details. Figures above bars are sample size. ***: $P < 0.001$, and NS: non significant ($P > 0.05$).

Table 3-1. Ecological traits of the four nut-producing tree species on Kinkazan Island, northern Japan.

c : crown coverage ($\times 10^4 \text{ m}^2$), *GE* : gross energy ($\text{kcal}\cdot\text{g}^{-1}$), *FLW* : feeding unit weight (g), and *v* : vacancy (%).

Species name	<i>Fagus crenata</i>		<i>Zelkova serrata</i>		<i>Carpinus</i> spp.		<i>Torreya nucifera</i>	
	<i>H</i>	<i>L</i>	<i>H</i>	<i>L</i>	<i>H</i>	<i>L</i>	<i>H</i>	<i>L</i>
Grid ^d number	154	342	-	-	272 ^b	170 ^b	52 ^b	170 ^b
Trees per grid	22 ^e	11 ^e	-	-	7	3.5	44	1.1
Number of trees	7150		212		2499		2474	
Crown size \pm SE (m^2)	120 \pm 17 (10)		308 \pm 35 (14)		235 \pm 36 (10)		44 \pm 7 (38)	
<i>c</i> _i	85.8		6.5		58.7		10.9	
<i>GE</i>	6.91 ^d		4.87 ^f		4.74 ^e		5.28 ^e	
<i>FLW</i>	0.1033 ^d		0.0121 ^d		0.0102 ^e		0.0886 ^e	
<i>v</i> (%)	5.4 - 75.3		62.2		88.3		100.0	

Figures in parentheses are sample sizes. *H*, high-density crown coverage; *L*, low-density crown coverage.

^a50 \times 50 m; ^bfrom Tsuji & Takatsuki [2004]; ^cfrom Takatsuki & Gorai [1994]; ^dfrom Nakagawa [unpublished data]; ^efrom Nakagawa [1997a]; ^ffrom Nakagawa [1990a].

Table 4-1. Numbers of observation session, observation time, activity budget, and the active time of the monkeys of Troop A on Kinkazan Island, northern Japan for each month.

Year/Month	Focal animal	Session	Total Observation Time (min)	Activity budget (%) ¹⁾					Day length ²⁾ (min)	Active time ³⁾ (min)
				Active	Feed	Rest	Inactive	Groom		
2004										
Jun	10	16	4016	48.2	27.0	18.3	6.1	879	661	
Jul	11	17	3880	53.2	18.4	17.2	11.2	888	636	
		(2)	(167)							
Aug	11	12	2623	62.1	25.1	10.2	2.5	849	740	
Sep	5	5	1215	47.3	45.3	5.5	1.8	783	725	
Oct	16 ⁴⁾	31	7492	23.3	61.6	7.0	8.0	710	603	
		(4)	(236)							
Nov	16	36	9305	44.3	34.4	7.3	13.7	636	501	
		(1)	(35)							
Dec	10	11	2630	66.5	13.4	6.8	13.1	584	467	
2005										
Jan	9 ⁴⁾	9	2446	50.8	31.6	2.5	15.1	573	472	
Feb	6	6	1358	43.7	43.6	3.8	8.8	616	538	
Mar	3	3	596	57.6	25.7	6.5	10.2	679	566	
		(2)	(116)							
Apr	9	9	1874	18.0	52.8	22.5	6.7	756	535	
		(1)	(82)							
May	9 ⁵⁾	9	2062	14.2	50.1	24.9	10.7	826	531	
Total		164	39497							
		(10)	(636)							

Data of small sample size shown in parenthesis were excluded from the analyses.

¹⁾ calculated by "sampling number of given activity / total sampling number in the month".

²⁾ day length in Sendai (38°16'N, 140°52'E) near Kinkazan Island (<http://www.nao.ac.jp/>).

³⁾ calculated by "day length * active percentage".

⁴⁾ one focal animal was lost from the Troop A.

⁵⁾ one focal animal gave birth and another was lost from the Troop A.

Table 4.2. Nutritional compositions (mean \pm SD) of food items consumed by female Japanese macaques on Kinkazan Island, northern Japan. *FUIW*: feeding unit weight, *Water*: water content, *NDF*: neutral detergent fiber content, *CP*: crude protein content, *CA*: crude ash content, *CL*: crude lipid content, *CH*: carbohydrate content, *TNC*: total nutritional carbohydrate, *GE*: gross energy, *AED*: apparent energy digestibility, and *APD*: apparent protein digestibility.

Food Type	n	<i>FUIW</i> (g)	Water (%)	Nutrient Fraction (% dry matter)							Digestibility (% ⁶)	
				<i>NDF</i>	<i>CP</i>	<i>CA</i>	<i>CL</i>	<i>TNC</i> ⁵	<i>GE</i> (kcal · g ⁻¹)	<i>AED</i>	<i>APD</i>	
Leaves ¹⁾	42	0.138 \pm 0.312 ^a	71.34 \pm 5.05 ^{aA}	50.01 \pm 11.10	15.89 \pm 4.11 ^a	3.61 \pm 1.77 ^a	2.48 \pm 1.38 ^a	28.02 \pm 11.37	4.37 \pm 0.13 ^a	72.34 \pm 11.47 ^a	48.52	
Seeds	8	0.279 \pm 0.393 ^a	44.50 \pm 24.46 ^A	59.48 \pm 16.24	13.97 \pm 8.73	3.80 \pm 4.61 ^a	14.34 \pm 10.02 ^b	8.42 \pm 11.67 ^a	4.96 \pm 0.69 ^b	52.68 \pm 11.57 ^B	41.85	
Buds ²⁾	8	0.011 \pm 0.004 ^a	59.11 \pm 8.78 ^I	50.46 \pm 6.21	16.76 \pm 8.70 ^a	2.95 \pm 1.52 ^a	2.55 \pm 3.37 ^a	27.28 \pm 14.12	4.41 \pm 0.26 ^a	71.42 \pm 14.61	41.85	
Animal Materials	10	0.387 \pm 0.579 ^a	71.97 \pm 14.13 ^{aB}	50.83 \pm 25.42	53.12 \pm 24.78 ^b	4.03 \pm 3.27	9.48 \pm 14.67	(17.46) \pm 30.03 ^a	5.28 \pm 0.77	49.26 \pm 27.46 ^b	43.88 \pm 25.03	
Bark	5	0.072 \pm 0.124 ^a	45.12 \pm 19.20 ^b	68.87 \pm 10.22	9.87 \pm 3.93 ^a	2.91 \pm 1.82 ^a	1.78 \pm 1.90 ^a	16.57 \pm 10.98 ^a	4.27 \pm 0.10 ^a	60.40 \pm 11.92	65.79	
Fruits ³⁾	20	0.165 \pm 0.340 ^a	76.86 \pm 7.97 ^{aAU}	44.60 \pm 14.49	8.95 \pm 4.60 ^a	1.16 \pm 0.84 ^{aA}	6.69 \pm 4.39	38.60 \pm 15.01	4.59 \pm 0.25	81.22 \pm 12.29 ^{aA}	20.37	
Flowers ⁴⁾	13	0.029 \pm 0.032 ^a	72.48 \pm 9.21 ^{aA}	49.35 \pm 13.19	17.45 \pm 6.97 ^a	2.97 \pm 0.95 ^a	3.94 \pm 2.02	26.30 \pm 11.59	4.50 \pm 0.11	70.57 \pm 11.60	41.85	
Fallen Nuts	5	1.206 \pm 0.567 ^b	59.55 \pm 6.78 ^a	37.68 \pm 9.80	7.94 \pm 5.06 ^a	1.22 \pm 0.44 ^a	9.41 \pm 13.17	43.75 \pm 25.08 ^b	4.71 \pm 0.76	83.66 \pm 23.58 ^{aA}	32.73	
Herbs	6	0.027 \pm 0.009 ^a	68.61 \pm 10.41	49.87 \pm 10.59	12.23 \pm 8.10 ^a	19.63 \pm 13.46 ^b	1.06 \pm 0.67 ^a	17.22 \pm 4.52 ^a	3.57 \pm 0.64 ^a	61.41 \pm 5.08	41.85	
Mushroom	4	0.623 \pm 0.480	89.28 \pm 6.88 ^{aAB}	47.14 \pm 13.22	18.31 \pm 8.04 ^a	11.49 \pm 8.96 ^B	4.97 \pm 2.84	18.11 \pm 5.63	4.21 \pm 0.26 ^a	60.00	30.00	
<i>F</i> _{9,111}		7.29 ^{***}	12.48 ^{***}	2.28 [*]	16.83 ^{***}	11.56 ^{***}	6.69 ^{***}	6.01 ^{***}	7.54 ^{***}	6.84 ^{***}	None ⁷⁾	

The different superscripts (a vs b, A vs B, I vs II, and a vs B, respectively) mean significant differences between food categories with Scheffé's test ($P < 0.05$). ^{*}: $P < 0.05$, ^{**}: $P < 0.001$.

¹⁾ including young leaves, mature leaves, and shoots.

²⁾ including both winter buds and spring buds.

³⁾ including both ripe and unripe fruits.

⁴⁾ including flower buds.

⁵⁾ calculated by $100 - (\%NDF + \%CP + \%CL + \%CA)$.

⁶⁾ estimated from Imura [1998]'s *in vivo* feeding experiment except those of animal materials and mushroom (see text for detail).

⁷⁾ We could not supply ANOVA because *APD* was uniform value except for animal materials (see Methods for detail).

Table 5-1. Age, rank, and observation time of focal adult female macaques of the Troop A on Kinkazan Island during the copulation seasons in 2004/2005 and 2005/2006.

Year		2004/2005		2005/2006	
Name	Age ¹⁾	Session number	Observation time (min)	Session number	Observation time (min)
<i>Mr</i>	20	4	1128	* ²⁾	*
<i>Be</i>	19	4	1081	4 (1)	896 (110)
<i>Hn</i>	19	2 (1)	245 (93)	*	*
<i>At</i>	18	4	952	5	1167
<i>Sf</i>	17	5	1260	*	*
<i>Fr</i>	17	5	1342	4 (1)	825 (32)
<i>Kr</i>	16	5	1275	6 (1)	1192 (97)
<i>Kk</i>	14	4	1069	6	1434
<i>Hr</i>	13	3	902	3	703
<i>Ku</i>	11	4	1038	5	1115
<i>Ml</i>	11	5	1334	5	1224
<i>Ib</i>	10	4	1058	6 (2)	1088 (100)
<i>Fp</i>	8	6 (3)	981 (143)	5	1255
<i>Op</i>	8	4	1113	5	1208
<i>Ar</i>	6	4	987	5	1006
<i>Rr</i>	6	4	1095	5	1313
<i>Fk</i>	6	5 (1)	1152 (35)	6 (2)	999 (81)

Ar is *At*'s daughter. *Rr* is *Kr*'s daughter. *Be*, *Sf*, and *Ib* are sisters. *Fk* and *Fp* are *Fr*'s daughters. *Mr* and *Ml* are sisters. The value of observation session and observation time with parentheses show those excluded from the analyses because of small sample size.

¹⁾ Age at April in 2004.

²⁾ Died before the copulation season in 2005.

Table 5-2. Matrix of agonistic interactions in the Troop A from May 2004 to December 2004. Individuals are denoted by two-letter codes and ordered by dominance rank, with the losers of interactions along the top line. Dashes (-) indicate interaction against self, which cannot occur.

	<i>At</i>	<i>Ar</i>	<i>Kr</i>	<i>Rl</i>	<i>Be</i>	<i>Sf</i>	<i>Ib</i>	<i>Kk</i>	<i>Ku</i>	<i>Hn</i>	<i>Fr</i>	<i>Fk</i>	<i>Fp</i>	<i>Op</i>	<i>Hr</i>	<i>Mr</i>	<i>Ml</i>	Total	$v_a^{1)}$	Rank	$h^{2)}$	
<i>At</i>	-	6	8	9	9	3	4	5	9	6	8	8	1	1	12	6	2	97	16	<i>H</i>	0.926	
<i>Ar</i>	-	3	21	6	6	7	4	4	4	2	5	4	4	4	3	7	2	78	14	<i>H</i>		
<i>Kr</i>	-	2	3	8	4	3	5	5	1	1	6	4	2	1	9	9	7	56	14	<i>H</i>		
<i>Rl</i>	-	6	7	10	7	8	1	5	2	5	2	5	3	3	6	7	6	73	13	<i>H</i>		
<i>Be</i>	-	3	2	3	3	3	1	5	3	3	3	3	6	14	16	5	61	61	11	<i>M</i>		
<i>Sf</i>	-	3	5	12	1	5	4	1	5	4	4	1	1	8	9	9	9	57	10	<i>M</i>		
<i>Ib</i>	-	5	8	8	4	4	2	7	6	3	4	2	7	6	1	3	2	47	9	<i>M</i>		
<i>Kk</i>	-	3	4	4	2	7	6	1	3	2	7	6	1	3	3	2	32	32	9	<i>M</i>		
<i>Ku</i>	-	1	5	2	10	4	6	1	1	35	1	1	1	1	35	1	35	35	8	<i>M</i>		
<i>Hn</i>	-	1	1	1	2	3	1	1	8	1	1	1	9	4	5	5	8	8	5	<i>M</i>		
<i>Fr</i>	-	2	4	3	1	1	9	4	4	4	4	4	14	4	4	4	14	14	4	<i>L</i>		
<i>Fk</i>	-	3	7	3	1	1	14	4	4	4	4	4	17	4	4	4	17	17	4	<i>L</i>		
<i>Fp</i>	-	6	5	2	4	4	4	4	4	4	4	4	17	4	4	4	17	17	4	<i>L</i>		
<i>Op</i>	-	1	1	1	1	1	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	4	<i>L</i>	
<i>Hr</i>	-	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	12	12	12	12	12	12	4	<i>L</i>	
<i>Mr</i>	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	<i>L</i>	
<i>Ml</i>	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>L</i>	

The entries in boldface are kin-related.

¹⁾ Number of individual for which the given animal was dominant.

²⁾ Landau's linearity index.

Table 5-3. Matrix of agonistic interactions in the Troop A from August 2005 to December 2005. Individuals are denoted by two-letter codes and ordered by dominance rank, with the losers of interactions along the top line. Dashes (-) indicate interaction against self, which cannot occur.

	<i>At</i>	<i>Ar</i>	<i>Kr</i>	<i>Rl</i>	<i>Be</i>	<i>Ib</i>	<i>Kk</i>	<i>Ku</i>	<i>Fr</i>	<i>Fk</i>	<i>Fp</i>	<i>Op</i>	<i>Hr</i>	<i>Ml</i>	Total	$v_d^{1)}$	Rank	$h^{2)}$
<i>At</i>	-	3	3	2	3	15	6	2	2	2	2	3	3	2	46	12	H	0.991
<i>Ar</i>		-	9	1	1	1	2	1	6	4	4	4	11	40	10	H		
<i>Kr</i>			-	2	1	2	2	2	5	5	2	2	3	19	8	H		
<i>Rl</i>				-	1	2	3	5	1	1	1	2	2	4	19	8	H	
<i>Be</i>					-	1	1	1	1	1	1	2	2	2	8	6	M	
<i>Ib</i>						-	1	2	2	1	1	1	2	2	6	4	M	
<i>Kk</i>							-	1	1	1	1	1	1	6	12	7	M	
<i>Ku</i>								-	4	2	2	2	2	1	9	4	M	
<i>Fr</i>									-	1	1	1	1	1	1	1	L	
<i>Fk</i>										-	6	2	2	2	8	2	L	
<i>Fp</i>											-	3	1	5	3	3	L	
<i>Op</i>												-	1	1	1	1	L	
<i>Hr</i>													-	1	1	1	L	
<i>Ml</i>														-	0	0	L	

The entries in boldface are kin-related.

¹⁾ Number of individual for which the given animal was dominant.

²⁾ Landau's linearity index.

Table 5-4. The number and crown size (mean±SD, m²) of nut producing tree species used by the troop A on Kinkazan Island during the copulation season (September to November) in 2004 and 2005.

Species	Year			
	2004		2005	
<i>Torreya nucifera</i>	36 ± 23	(92)	32 ± 20	(32)
<i>Quercus serrata</i>	58 ± 37	(31)	48 ± 29	(18)
<i>Quercus acuta</i>	44	(1)	-	-
<i>Quercus myrsinifolia</i>	33	(1)	-	-
<i>Castanea Castanea</i>	16	(1)	50 ± 39	(7)
<i>Fagus crenata</i>	-	-	75 ± 41	(223)
<i>Carpinus</i> spp. ¹⁾	-	-	65 ± 56	(11)
<i>Zelkova serrata</i>	-	-	157 ± 46	(9)
Total	41 ± 28	(126)	70 ± 44	(301)

Values in parenthesis show tree number.

¹⁾ *C. tschonoskii* and *C. laxiflora*.

Table 5-5. Repeated measures analysis of variance on difference in type of agonistic behavior (times·hour⁻¹) (mean±SD) during the copulation seasons in 2004 and 2005.

Year	2004/2005			2005/2006			Significance		
	H (n=4)	M (n=7)	L (n=6)	H (n=4)	M (n=5)	L (n=5)	Year	Rank	Year x Rank
Of others									
Replacement	1.25 ± 0.61	0.38 ± 0.15	0.07 ± 0.09	0.30 ± 0.32	0.09 ± 0.06	0.02 ± 0.04	***	***	NS
Threat	0.09 ± 0.10	0.13 ± 0.11	0.01 ± 0.03	0.11 ± 0.05	0.06 ± 0.05	0.01 ± 0.02	NS	**	NS
Attack	0.25 ± 0.11	0.13 ± 0.09	0.05 ± 0.06	0.05 ± 0.08	0.08 ± 0.06	0.01 ± 0.02	**	*	*
By others									
Replacement	0.22 ± 0.29	0.70 ± 0.29	1.03 ± 0.29	0.09 ± 0.08	0.15 ± 0.14	0.28 ± 0.15	NS	**	NS
Threat	0.00 ± 0.00	0.07 ± 0.13	0.11 ± 0.08	0.06 ± 0.05	0.11 ± 0.14	0.07 ± 0.06	NS	NS	NS
Attack	0.04 ± 0.05	0.06 ± 0.07	0.16 ± 0.08	0.03 ± 0.04	0.06 ± 0.04	0.09 ± 0.08	NS	NS	NS

*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$, NS: not significant. H: high, M: middle, and L: low rank females.

Table 5-6. Repeated measures analysis of variance on difference in context of agonistic behavior (times·hour⁻¹) (mean±SD) during the copulation seasons in 2004 and 2005.

Year	2004/2005				2005/2006				Significance		
	Rank	H (n=4)	M (n=7)	L (n=6)	H (n=4)	M (n=5)	L (n=5)	Year	Rank	Year x Rank	
Of others											
Nuts feeding	0.35 ± 0.33	0.109 ± 0.13	0.02 ± 0.03	0.09 ± 0.10	0.05 ± 0.06	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	*	*	NS	
Other feeding	0.65 ± 0.46	0.266 ± 0.14	0.03 ± 0.07	0.09 ± 0.10	0.02 ± 0.04	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	***	***	*	
Moving	0.56 ± 0.21	0.193 ± 0.11	0.06 ± 0.09	0.17 ± 0.17	0.09 ± 0.07	0.02 ± 0.03	0.02 ± 0.03	**	**	NS	
Resting	0.03 ± 0.06	0.018 ± 0.03	0.01 ± 0.02	0.02 ± 0.03	0.06 ± 0.07	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	NS	NS	NS	
Grooming	0.07 ± 0.07	0.044 ± 0.07	0.00 ± 0.00	0.07 ± 0.07	0.01 ± 0.02	0.02 ± 0.03	0.02 ± 0.03	NS	NS	NS	
By others											
Nuts feeding	0.04 ± 0.08	0.13 ± 0.10	0.25 ± 0.20	0.01 ± 0.02	0.03 ± 0.03	0.08 ± 0.10	0.08 ± 0.10	*	*	NS	
Other feeding	0.09 ± 0.16	0.37 ± 0.26	0.47 ± 0.29	0.03 ± 0.06	0.01 ± 0.02	0.01 ± 0.02	0.01 ± 0.02	***	***	*	
Moving	0.08 ± 0.07	0.27 ± 0.15	0.44 ± 0.16	0.03 ± 0.06	0.10 ± 0.12	0.10 ± 0.10	0.10 ± 0.10	**	***	NS	
Resting	0.01 ± 0.03	0.02 ± 0.03	0.05 ± 0.05	0.05 ± 0.10	0.05 ± 0.07	0.12 ± 0.06	0.12 ± 0.06	NS	NS	NS	
Grooming	0.02 ± 0.05	0.05 ± 0.09	0.06 ± 0.07	0.04 ± 0.09	0.14 ± 0.15	0.11 ± 0.08	0.11 ± 0.08	NS	*	NS	

*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$, NS: not significant. H: high, M: middle, and L: low rank females.

Table 5-7. Number of food items of Japanese macaques on Kinkazan Island during copulation season in 2004 and 2005

Year	2004			2005		
	<i>H</i>	<i>M</i>	<i>L</i>	<i>H</i>	<i>M</i>	<i>L</i>
Rank ¹⁾	(n=4)	(n=6)	(n=7)	(n=4)	(n=4)	(n=6)
Number of food item	38 (7)	37 (4)	42 (8)	33 (6)	33 (5)	35 (5)
Number of nuts item	4 (1)	5 (1)	4 (0)	6 (0)	6 (0)	6 (0)
Shannon-Winer Index (<i>H</i>) mean ± SD	1.42 ± 0.07	1.44 ± 0.15	1.46 ± 0.18	1.45 ± 0.30	1.55 ± 0.06	1.30 ± 0.32

The value with parentheses show food items on which only given rank animals fed.

¹⁾ *H*: high, *M*: middle, *L*: low.

Table 5-8. Repeated measures analysis of variance on difference in neqhbours (mean \pm SD) during the copulation seasons in 2004 and 2005.

Year	2004/2005						2005/2006						Significance		
	Rank	H (n=4)	M (n=7)	L (n=6)	H (n=4)	M (n=5)	L (n=5)	Year	Rank	Year \times Rank					
Within 3m	Nuts feeding	0.59 \pm 0.20	0.45 \pm 0.42	0.26 \pm 0.21	1.21 \pm 0.37	0.81 \pm 0.14	1.11 \pm 0.49	***	NS	NS					
	Other feeding	0.82 \pm 0.11	0.54 \pm 0.25	0.37 \pm 0.11	0.83 \pm 0.51	0.52 \pm 0.48	0.81 \pm 0.86	NS	NS	NS					
	Moving	0.58 \pm 0.20	0.34 \pm 0.17	0.36 \pm 0.12	0.81 \pm 0.30	0.64 \pm 0.31	0.63 \pm 0.27	***	NS	NS					
	Resting	1.56 \pm 0.76	0.81 \pm 0.61	0.82 \pm 0.53	1.35 \pm 0.34	1.14 \pm 0.33	1.04 \pm 0.58	NS	NS	NS					
	Grooming	2.35 \pm 0.90	1.63 \pm 0.47	1.57 \pm 0.49	2.35 \pm 0.25	2.21 \pm 0.51	1.91 \pm 0.66	NS	NS	NS					
	Within 5m	Nuts feeding	2.18 \pm 0.25	2.28 \pm 0.88	1.23 \pm 0.88	2.95 \pm 1.06	2.26 \pm 0.21	2.96 \pm 1.17	*	NS	NS				
		Other feeding	1.84 \pm 0.38	1.43 \pm 0.45	1.13 \pm 0.25	1.97 \pm 1.24	1.17 \pm 0.88	2.00 \pm 1.80	NS	NS	NS				
		Moving	1.49 \pm 0.10	0.98 \pm 0.32	1.02 \pm 0.30	2.35 \pm 0.57	1.94 \pm 0.39	2.02 \pm 0.65	***	NS	NS				
		Resting	2.95 \pm 1.01	1.46 \pm 0.89	1.55 \pm 0.48	2.98 \pm 0.88	2.49 \pm 0.21	2.29 \pm 1.01	*	NS	NS				
		Grooming	3.59 \pm 1.56	2.74 \pm 1.28	2.47 \pm 0.95	4.12 \pm 0.94	4.07 \pm 0.83	3.49 \pm 0.99	**	NS	NS				

*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.00$, NS: not significant. H: high, M: middle, and L: low rank females.

Appendix 1. Nutritional compositions (mean \pm SD) and digestibilities (%) of food plants consumed by female Japanese macaques in Nikko area [Imura, 1988]. *NDF*: neutral detergent fiber content, *CP*: crude protein content, *CA*: crude ash content, *CL*: crude lipid content, *GE*¹⁾: gross energy, *AED*: apparent energy digestibility, and *APD*: apparent protein digestibility.

Food Name	Part eaten	Nutrient Fraction (% dry matter)					<i>GE</i> ¹⁾ (kcal·g ⁻¹)	Digestibility (%) ²⁾	
		<i>NDF</i>	<i>CP</i>	<i>CA</i>	<i>CL</i>	<i>AED</i>		<i>APD</i>	
<i>Castanea crenata</i>	Acorn	44.68 \pm 5.13	8.67 \pm 0.26	1.16 \pm 0.62	3.49 \pm 0.69	4.32	90.58	60.08	
<i>Quercus serrata</i> and <i>Q. mongolica</i>	Acorn	42.83 \pm 1.26	5.59 \pm 0.21	0.60 \pm 0.60	3.40 \pm 0.19	4.20	85.37	5.37	
Monkey pellet (Oriental Yeast Co.)	-	19.54 \pm 2.25	24.17 \pm 0.17	1.35 \pm 0.07	9.70 \pm 0.45	4.59	88.88	85.98	
<i>Trifolium repens</i>	Stem	43.65 \pm 1.16	19.05 \pm 0.64	2.43 \pm 0.22	16.66 \pm 1.11	4.49	73.03	76.01	
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	Bark	66.49 \pm 1.90	8.12 \pm 0.85	0.77 \pm 0.09	10.64 \pm 0.83	4.49	71.99	65.79	
<i>Actinidia polygama</i>	Leaf	37.55 \pm 1.41	18.19 \pm 1.91	1.96 \pm 0.31	18.75 \pm 0.63	4.50	63.61	47.97	
<i>Actinidia polygama</i>	Fruit	46.84 \pm 1.63	12.27 \pm 1.03	1.35 \pm 0.07	12.32 \pm 0.62	4.75	59.87	(8.64)	
<i>Morus bombycis</i>	Fruit	22.07 \pm 0.97	17.48 \pm 0.81	0.83 \pm 0.13	43.53 \pm 1.47	4.78	59.57	63.79	
<i>Rubus palmatus</i>	Fruit	39.27 \pm 0.73	9.31 \pm 0.78	0.69 \pm 0.06	42.40 \pm 2.95	4.94	61.54	5.95	
<i>Acer mono</i>	Leaf	52.97 \pm 1.47	17.87 \pm 0.64	1.90 \pm 0.24	20.83 \pm 1.45	4.74	44.12	49.06	
<i>Sasa nipponica</i>	Shoot	80.16 \pm 1.01	17.14 \pm 0.99	2.14 \pm 0.16	12.66 \pm 0.40	4.49	27.38	32.25	

¹⁾ determined with a bomb calorimeter.

²⁾ estimated from *in vivo* feeding experiment (see text for detail).

Appendix 1. 居村 [1998] の *in vivo* 消化試験

1997年から1998年にかけて、日光地域で捕獲されたサルの成獣メス2頭(体重:7.6 kgと6.7 kg, 年齢:15歳と6歳)を対象に、飼育ケージ(75×55×63 cm)での *in vivo* 消化試験 [Robbins, 1993] を行った。日光地域のサルの食物 [小金沢, 1997] のうち主要な10品目および市販の固形飼料((株)オリエンタル酵母)を合わせた11種を試料とし(Appendix 2)、これらの食物を10日間連続で与えた。給餌開始6日目以降に2頭が排泄した全ての糞を回収し、その栄養分析(%CP, %NDF, %CL, %CA)を行った。食物*i*の見かけのエネルギー消化率(%AED)、見かけのタンパク質消化率(%APD)はRobbins [1993] にしたがって以下のよ
うに算出した: %AED = [(E_i - E_o) / E_i], %APD = [(P_i - P_o) / P_i]。ここで、E_i, P_i は給餌期間中のエネルギー、タンパク質の総摂取量、E_o, P_o は糞中に排泄されたエネルギー・タンパク質の総量をそれぞれ表す。なお、分析方法は、総エネルギー量 (GE, kcal·g⁻¹) をボンブ熱量計で測定して求めた以外は本章で用いた方法と同様である。居村 [1998] の実験結果を Appendix 2 に示した。

粗タンパク質含有率(%CP)、NDF含有率(%NDF)、粗脂肪含有率(%CL)、粗灰分含有率(%CA)、総非構造性炭水化物含有率(%TNC: 100-[%CP+%NDF+%CL+%CA], 糖分とみなせる)を独立変数、見かけのエネルギー消化率(%AED)を逆正弦変換した値を従属変数として重回帰分析(変数増加法)を行ったところ、式A-1が得られた。

$$\sin^{-1}\left(\sqrt{\frac{\%AED}{100}}\right) = 1.150 \times \frac{\%TNC}{100} + 0.703 \quad (\text{自由度調整済決定係数 } r^2 = 0.743, P < 0.001)$$

式 A-1

よって、見かけのエネルギー消化率(%AED)は式A-1'のようになる。

$$\%AED = \left[\sin\left(1.150 \times \frac{\%TNC}{100} + 0.703\right) \right]^2 \times 100 \quad \text{式 A-1'}$$

同様に、Appendix 2より、粗タンパク質含有率(%CP)、NDF含有率(%NDF)、粗脂肪含有率(%CL)、粗灰分含有率(%CA)、総非構造性炭水化物含有率(%TNC)を独立変数、見かけ

のタンパク質消化率 (%APD) を逆正弦変換した値を従属変数として重回帰分析 (変数増加法) を行ったところ、式 A-2 が得られた。

$$\sin^{-1}(\sqrt{\%APD}) = 3.862 \times \%CP + 0.142 \quad (\text{自由度調整済決定係数 } r^2 = 0.263, P = 0.061)$$

式 A-2