

飼育下における小型新世界ザル（マーモセット，タマリン） の育児分担行動

広 谷 浩 子・吉 村 友 男
(神奈川県立博物館・日本モンキーセンター)

Communal care of offspring in captive marmosets and tamarins

Hiroko KUDO-HIROTANI & Tomoo YOSHIMURA
(Kanagawa Prefectural Museum ; Japan Monkey Centre)

Abstract Infant-carrying behavior of parents and older siblings was observed in the captive groups of red-handed tamarin (*Saguinus midus*), black eared marmoset (*Callithrix penicillata*), and white-faced marmoset (*C. geoffroyi*). For all these species, group members other than mother showed infant-carrying frequently. The pattern of division among group members was various corresponding to the group composition, especially to the number and age of older siblings. Among older siblings, elder siblings did carrying more frequently than younger ones. No particular bonding was observed between the infants and the care-taker.

As the infant grows up, care-taker's interest to the infant decreased but their rejection increased. On the other hand, the infant continued to depend upon the care-taker. So, there occurred frequent conflicts between them. Parents and elder siblings tended to carry the twin together. Duration of twin carrying was longer than that of single-carrying. These all results were discussed from the viewpoints of body weight difference between infants and care-takers, and the burden of infant-carrying.

は じ め に

小型の新世界ザルであるマーモセット科 (Callithrichidae)の種は、数多い霊長類の中でも母親以外の個体が育児を頻繁にすることで知られている。このような育児行動を発達させた直接の原因は、母親の体重に比して新生児の体重がかなり重いことであると考えられる。表1に1リター(1腹仔)の合計体重と母親の体重の比を示したが、マーモセット科の3種(ピグミーマーモセット, コモンマーモセット, ワタボウシパンシェ)の比はオナガザル科のサルや類人猿の数倍から10倍にもなる。双子あるいは三つ子以上という複仔産という性質も、新世界ザルの進化において二次的に小型化したマーモセット科のサルが、相対的に大きな子どもを安全に産むための手段としてやはり二次的に進化してきたものと考えられている(LEUTENEGGER, 1973)。樹上での昆虫食を主とする彼らにとって、自分の体重の20%にもあたる新生児(1腹仔)を年2回ずつ産み続けていくことは、非常に大きな負担になる。誕生後の早い時期から父親やそれ以外の個体が育児を分担することは、新生児の生存にとって重要であると考えられる。マーモセット科の種の示すこのような「集団育児」は、彼らのユニークな社会構造(拡大家族型や一妻多夫型)との関連からも注目されている。年長のきょうだいが自分の生殖活動を

表1 各種霊長類における一腹仔と母親の体重比 (Kleiman, 1977より)

種名	仔数	誕生時体重 (g)	母親体重 (g)	比率
ビグミーマーモセット	2	16	145	0.22
コモンマーモセット	2	25-30 28	220 262	0.23-0.27 0.21
ワタボウシバンシュ	1	35-45	510	0.14-0.18
アカゲザル	1	330-360	4370-10659	0.03-0.14
シロテナガザル	1	400	4110-6800	0.06-0.10
ローランドゴリラ	1	2040	75000-110000	0.02-0.03
オランウータン	1	1300-1600	37000	0.04

抑制されたままで示す育児行動や父親以外のオスによる育児行動の進化が、それぞれの社会進化と深く関連すると議論されている (KLEIMAN, 1979; TERBORGH & GOLDIZEN, 1985; GOLDIZEN, 1987; ABBOTT, 1989など)。

本論文では、飼育下のマーモセット、タマリンで観察された育児分担行動の一般的特徴を示すと共に、育児分担行動の発現様式に影響を与える諸要因の検討を行なう。特に、1頭の育児個体から次の育児個体へ新生児が受け渡される Transfer の様式と、今回の観察の結果明らかになった「2頭同時育児」の傾向を中心的に分析した結果を報告する。これらの結果を総合して、マーモセット科の育児分担行動の特徴と意義について、新生児と育児個体の体重差という観点から考察したい。

観察対象と方法

日本モンキーセンター（愛知県犬山市）の南米館ホールで飼育中のマーモセット4種、タマリン2種のグループの育児行動を観察した。本論文では、このうちアカテタマリン (*Saguinus midas*)、クロミミマーモセット (*Callithrix penicillata*)、シロガオマーモセット (*C. geoffroyi*) の結果のみを報告する。育児行動には、単なる運搬だけでなくグルーミング

表2 育児分担の観察対象

観察方法・種名	双/単	家族構成 (月齢)	生後日数
<1>30分ごとのチェック			
アカテタマリン (<i>Saguinus midas</i>)	双子	母、父、姉1 (14) 姉2・兄 (5)	0-53
クロミミマーモセット (<i>Callithrix penicillata</i>)			
	1) 双子	母、父	38-114
	2) 双子	母、父、姉・兄 (5)	0-21
	3) 双子	母、父、兄1 (23)、 兄2・姉1 (18)、 兄3 (11)、姉2 (7)	0-41
<2>継続観察			
シロガオマーモセット (<i>Callithrix geoffroyi</i>)	双子	母、父、兄1・兄2 (10)、 姉1・姉2 (5)	0-42



図1. 生後1カ月の新生児を背負う生後6カ月のシロガオマーモセット (オス)

や食物分配などもあるが (BROWN & MARK, 1978), ここでは新生児を抱いたり背負ったりする “carrying” を育児行動とし, その他の育児行動の観察結果は必要のある時のみに用いることにした。表 2 に各グループの家族構成と観察した時期の新生児の日齢を示した。観察データはデータ収集の方法から 2 種類に分けられる。

1. 30分ごとのチェック (ポイントサンプリング)

午前 9 時から午後 4 時 30 分までの間に 30 分ごと飼育ケージを見回って, 新生児が誰に育児されているかを記録する。1988 年 5 月から 1990 年 4 月までに, 新生児が誕生した時に断続的に観察を行なった。アカテタマリンとクロミマーモセットを時期をかえて 3 期 (それぞれグループ 1, 2, 3 と呼ぶ) 観察した。

2. 継続観察

シロガオマーモセット (図 1) を対象に, 毎日午前か夕方の 1 - 2 時間にケージ内で見られた社会行動 (育児, 攻撃, グルーミング, 遊び, 交尾など) のすべてや音声, 採食などを記録した。出産直後の 1989 年 10 月より 12 月までに合計 1243 分の観察を行なった。

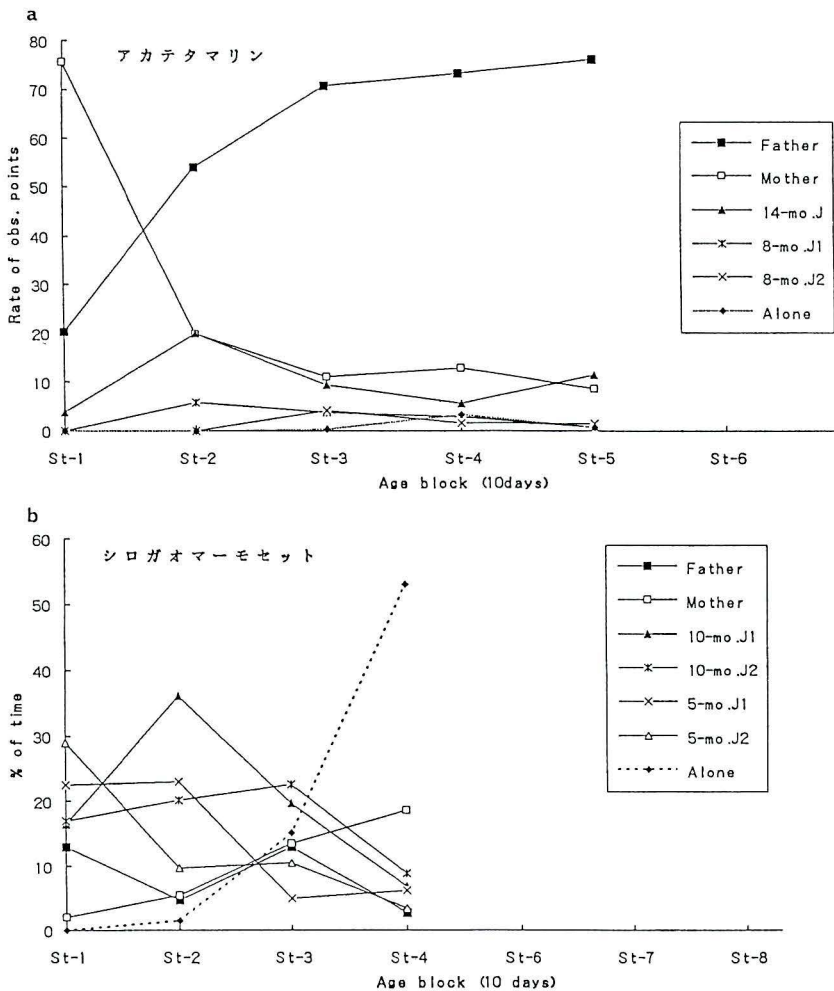


図 2 - 1. 新生児の成長にともなう育児分担の変化 (1)

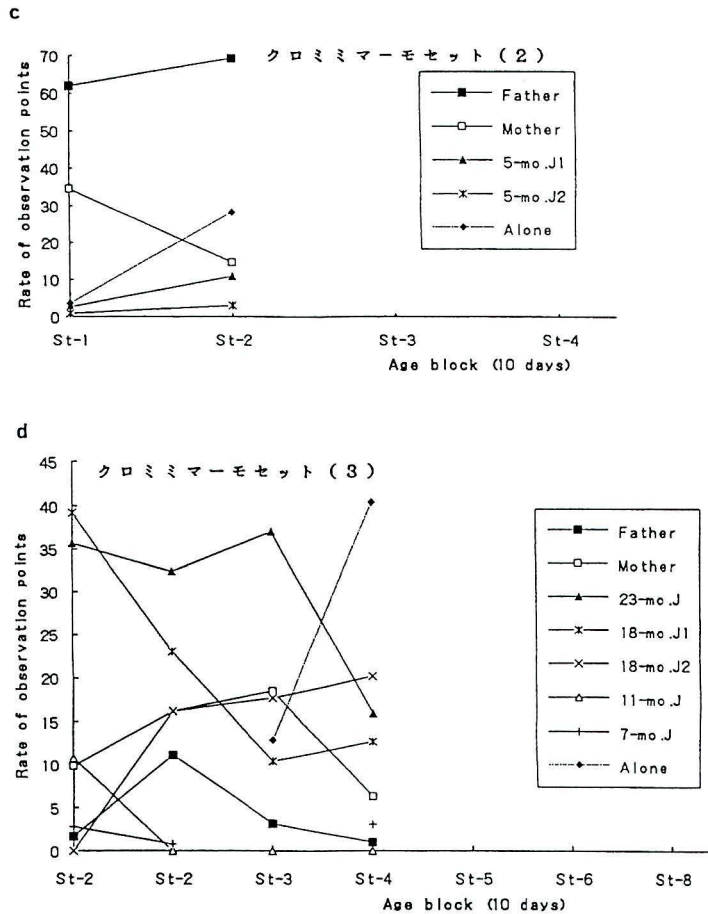


図2-2. 新生児の成長にともなう育児分担の変化 (2)

新生児日齢を10日ごとのブロックにわけた。縦軸は (a) (c) (d) では全観察ポイントにうちで育児のあったポイントの割合, (b) では全観察時間のうちの育児時間の割合を示す。

結 果

(1) 育児分担行動の一般的傾向

図2にアカテタマリン、クロミミマーモセットのグループ2, 3とシロガオマーモセットの育児分担の様相を示した。新生児の生後日数を10日ごとでくぎって、各個体による育児が観察されたポイント数 (シロガオマーモセットの場合は時間数) が全観察ポイント (あるいは全観察時間) に占める割合を示した。どの種においても、母親だけでなく父親やきょうだいたちがよく育児をしており、時に母親の育児ポイント (時間) よりも多い傾向がある。また、新生児は生後10日を過ぎるころから単独状態が続くようになり、生後30日を過ぎるとこの傾向がますます強まり、それと共にどの個体も育児割合を減少させる。

クロミミマーモセットとシロガオマーモセットは互いに近縁であり、育児に関する一般的傾向は種の違いよりもグループ構成の違いに大きく左右されると考えていいたい。またアカテタマリンは、前2種とは別属で体も大型だが、より多くの種を対象とした育児行動の観察から、育児分担の開始時期を除いて、上記のような育児の一般的傾向に関し属間の大きな差は認

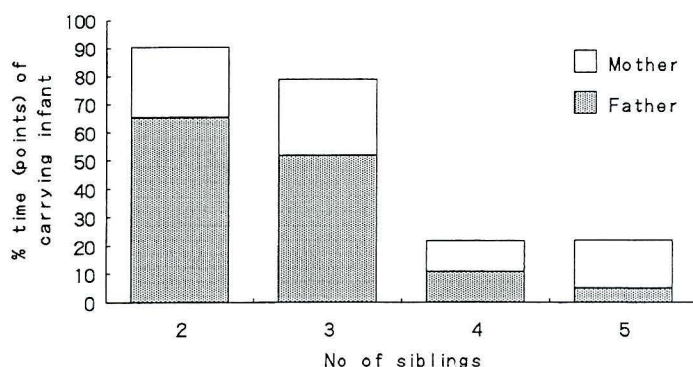


図3. 兄弟の数と両親による育児割合

きょうだいの数が2, 3, 4, 5頭のグループで父母の育児分担がどの程度かを示した。2頭と4頭及び5頭の間の差と, 3頭と4頭及び5頭の間の差は有意 (X^2 検定)。

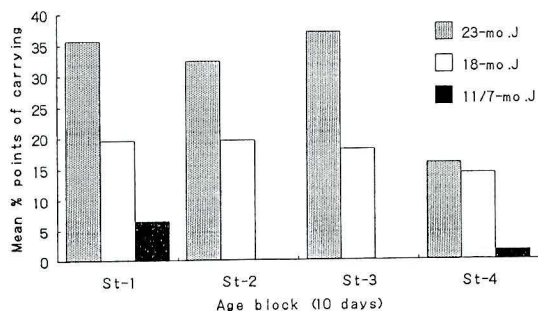
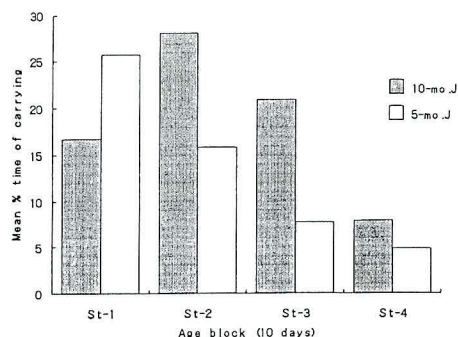
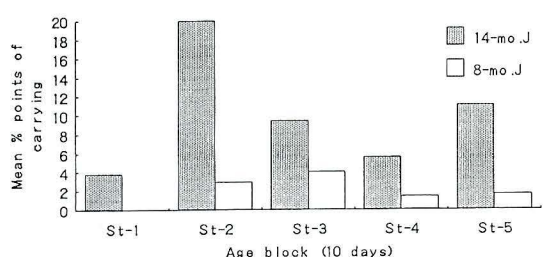


図4. 兄弟の月齢と育児割合

兄弟の各月齢ごとの平均の育児割合を示した。

a アカテタマリン, b シロガオマーモセット, c クロミミマーモセット (3)。

められなかった (宮藤他, 1989)。したがって, ここでは種・属の違いよりもグループ構成の違いに着目する。

クロミミマーモセットのグループ2と3を比較すると, グループ2ではきょうだい育児を行なうことは少なく, もっぱら両親がおこなっているが, グループ3ではほとんどきょうだいたちだけで育児を分担している。図3できょうだい数ごとまとめると, きょうだいの多いグループほど両親の育児率が低い。

両親以外に複数世代のきょうだいがいる時に, 育児の割合が彼らの月齢によってどう違うのかを調べると, どのグループにおいても, より年齢の進んだきょうだいほど育児をよくおこなっていることがわかった (図4)。また, 新生児の生後10日以内では, シロガオマーモセットのように, 月齢の低いものでもよく育児をしているが, 新生児の成長とともに, 年長のきょう

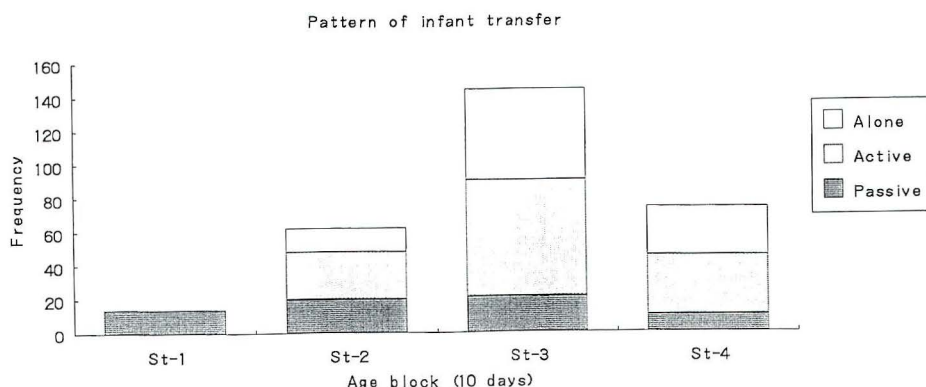


図5. 新生児の受渡し (Transfer) の様式

新生児の運動様式から Transfer を alone (単独的), Active (能動的), Passive (受動的) の3つの型に分けて, 成長にともない各型の発現回数を示した。

だいと年少のきょうだいとの較差がはっきりしてくる傾向があった。生後10カ月に満たない幼いきょうだいにとって, 新生児の体重の負担は大きく, 急激に成長する新生児の体重増加にもうまく適応していないようだ。以上のように, 育児分担は群れ内のきょうだいの数, 特に10カ月齢を越えた個体の数によって, そのパターンが変わるといえる。

シロガオマーモセットでは, 2頭の新生児を個体識別し, 特定の新生児と育児個体という結びつきがあるか, 新生児の成長にともなうどう変化するのかを調べた。育児の総時間でも, 平均の育児継続時間でも, そのような結びつきは認められなかった。

(2) 新生児の受け渡し (Transfer)について

育児行動は, 新生児と育児個体のかけひきの結果である。育児がどのようなきっかけでおこるのか, 1頭の育児個体から次へというTransferはどのように起こるか, シロガオマーモセットの観察からこの問題を検討した。また, 新生児と育児個体の双方が「育児」に対してもつ動機づけの強さが新生児の成長にともなうどう変化するのかも調べた。

Transfer にはいろいろな形があるが, ここでは新生児の運動性に注目して, 受動的なもの (Passive; 育児個体から別個体が新生児を奪う, 育児個体による拒否, 育児個体が接近し新生児を連れていく), 能動的なもの (Active; 自発的に育児個体間を移る, 育児個体との相互交

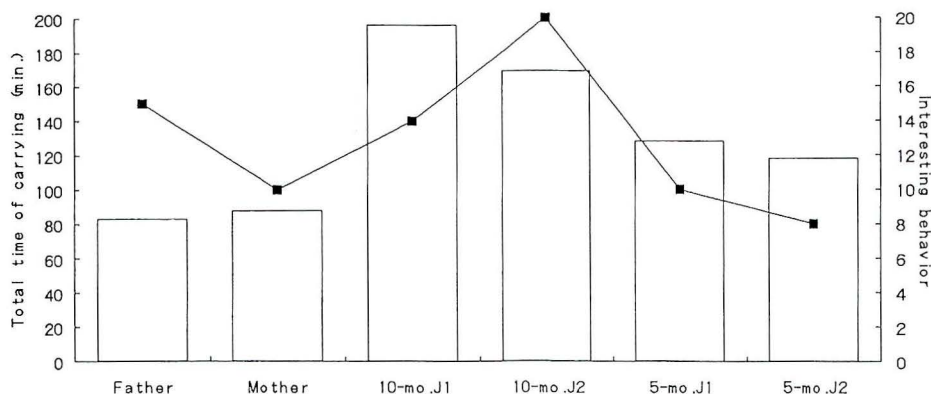


図6. 関心行動と育児行動の対応. 関心行動の回数と育児の総時間を育児個体ごとに示した

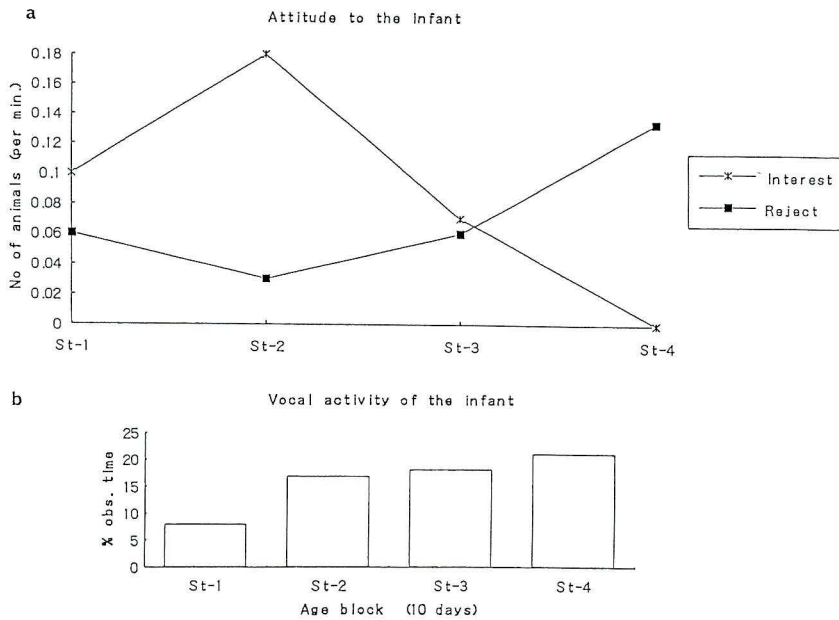


図7. 育児個体と新生児の動機づけの変化

(a) グループ内で関心行動や拒否行動を示す個体が1分あたり何頭いたかを示した。

(b) 全観察時間のうち、新生児が音声を発する時間の割合。

渉が育児前後にある), 単独性 (Alone; 新生児の単独姿勢から育児が始まる, 単独で放置される) の3つに分類した。これら3つの型の Transfer の発現回数を図5に示した。新生児の成長にともなって, 受動的なものがへり, 能動的なものが増える。生後21日目以降には, 単独的なものがふえるとともに, Transfer の全体数も多くなっている (Friedman の検定, $P > 0.05$ ns)。

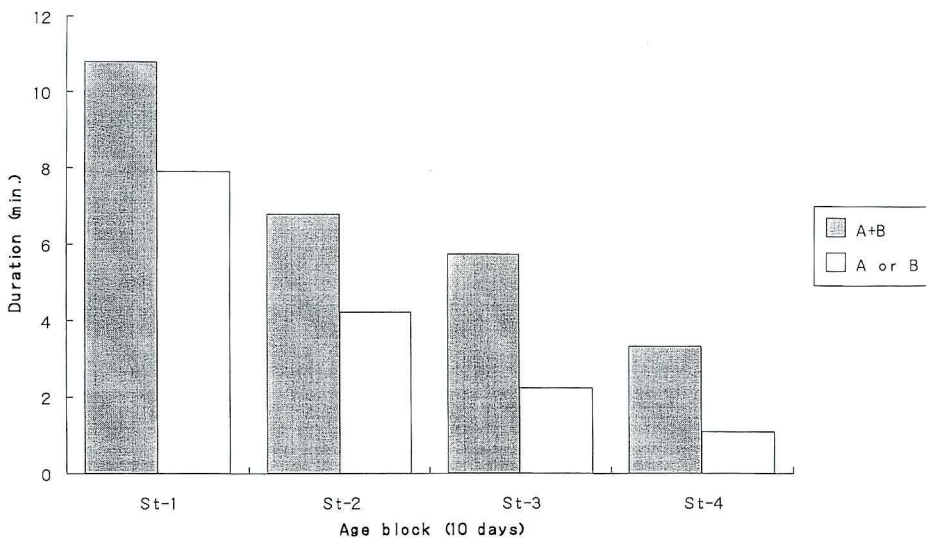


図8. 育児継続時間からみた2頭同時育児と個別育児の対比 (シロガオマーモセット)

育児個体が新生児に対し持つ関心の高さを調べるため、新生児に近づいて、さわる、尾や足を引っ張る、鼻面をこすりつける、グルーミング、陰部をなめるなどの新生児への関心を示す行動に注目し、育児以外の時にこれらの行動を示した回数を調べた。このような関心行動は、育児行動を多く示す個体に多く（図6；Kendall 順位相関係数では ns）、関心行動が育児個体の育児への動機づけの強さを表わすと考えられる。新生児の成長と共に、育児個体は体をのけぞらせる、新生児の尾をかむ、新生児の体をとまり木におしつけて新生児を振り落とそうとする、などの拒否行動も示すようになる。新生児の成長にともない、関心行動はいったんピークに達するが、新生児の独立性が強まるとともに低下する（図7 a）。これに対し、拒否行動を示す個体は次第にふえている。

新生児は育児されることへの動機（欲求）をどれだけ持っているのか。育児個体から拒否された時やひとり放置された時など、新生児は〈ツビー・ツビー……〉というかん高い強い音声を発することが多かった。この音声を保護を求める欲求の強さの指標とし、観察時間あたりに発声のあった時間の割合を調べた（図7 b）。育児個体の側の動機づけの変化と対応させてみると、新生児の欲求は成長とともにはっきりと示されるようになり、生後31日以降（St-4）になってもなお高い。育児個体の動機は低くなっているにもかかわらず、新生児の欲求は依然高いというズレが、育児個体と新生児の間に多くの conflict をおこしていたのだろう。生後21日以降（St-3）Transfer 自体の発現が高くなるのもこのような conflict の結果であると考えられる。

(3) 2頭同時育児について

シロガオマーモセットの育児行動の継続観察から、新生児を1頭だけ育児するよりも、2頭セットで育児する時の方がより安定し、継続時間が長いことが明らかになった（図8；Mann-Whitney U 検定、 $P > 0.05$ ns）。グループ全体の2頭同時育児のポイント数（あるいは時間数）が総時間、総観察ポイントに占める割合を見ると、クロミミマーモセット(2)で81.85%，アカテタマリン74.75%，シロガオマーモセット39%であった。初期に年少のきょうだいによる育児が多かったシロガオマーモセットで若干低いが、どのグループでも一貫して同時育児がよく認められた。個体別でみると（図9 a-c），3グループすべてにおいて、母親にこの傾向が顕著であった（すべて50%以上）。シロガオマーモセットとクロミミマーモセットでの行動観察では、母親は2頭の新生児に、両わきの下の乳首をそれぞれ吸わせて、数分じっとする、という授乳行動を行なうことが多く認められた。2頭同時育児の傾向はこの授乳行動の延長にあるのだろう。母親以外では、父親や育児行動をよくする年長のきょうだいにも同じ傾向が見られるが、いっぽう生後5カ月、8カ月の年少のきょうだいではこの傾向が弱かった。

母親はまた、授乳に際して新生児を積極的に次々に回収していたが、同様の行動は、父親や年長きょうだいでもよくなされ、新生児の成長にともなって多くなり、St-3でピークをむかえた（図10）。育児個体が1頭の新生児を抱いてから2頭目を抱くまでの潜在時間を母親とそれ以外の個体と比較したところ、回収行動のピークと呼応して、同時期には母親と同じような潜在時間となっていた（図10，Mann-Whitney U 検定、 $P > 0.05$ ns）。このように、育児をよくする個体の育児行動は母親の育児様式に収斂する傾向があった。

2頭同時育児をする個体には、突然に活動性の低下が認められ、他のきょうだいたちがレスリングをしたり餌をとって食べたりしている時でも、新生児を背負ったまま、じっとすわっていることがよくあった。

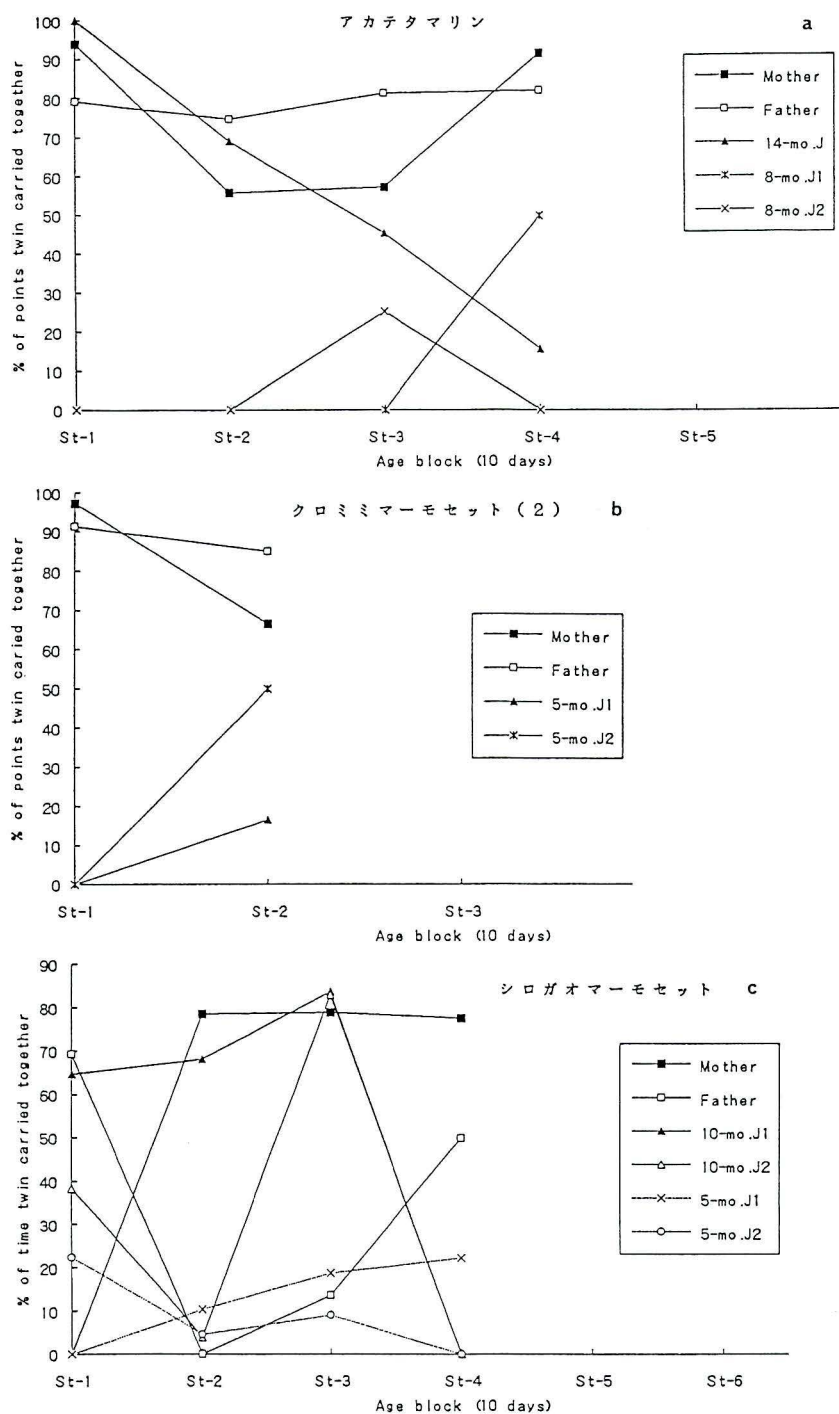


図9. 2頭同時育児傾向の群内変異

全育児のうちに2頭同時育児が占める割合を個体ごとに示した。
縦軸は図1に同じ。

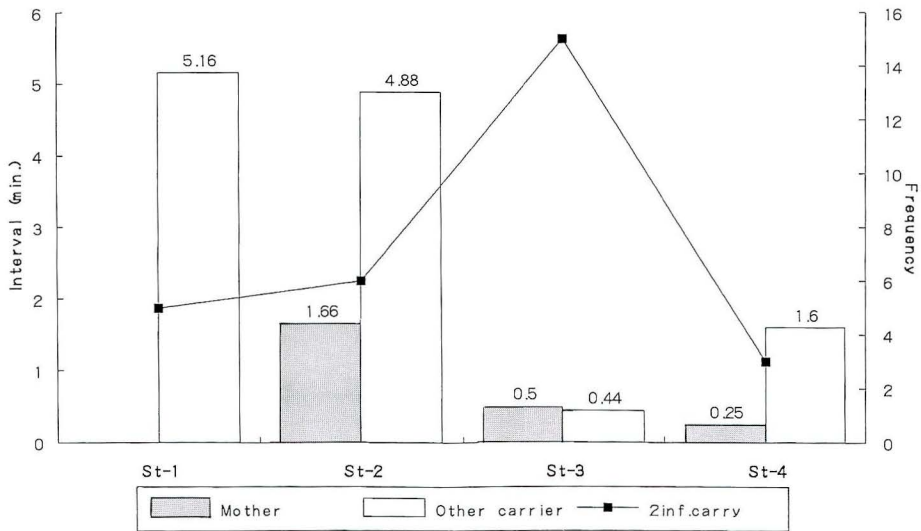


図10. 新生児の回収行動と2頭同時育児までの潜在時間

母親以外の個体が示した新生児回収行動の回数と1頭育児が2頭育児になるまでの潜在時間を示した。

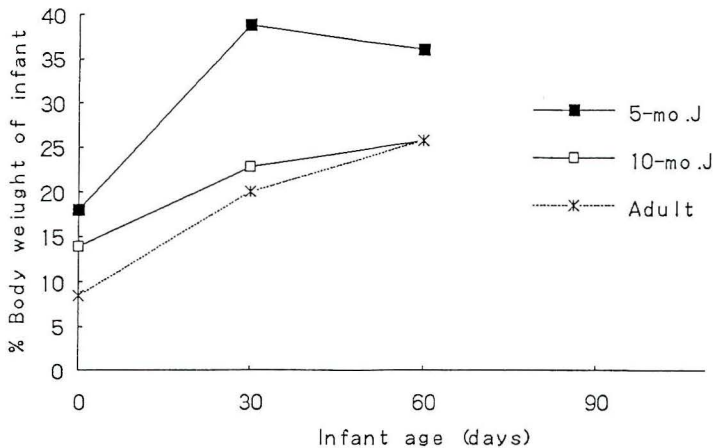


図11. 新生児と育児個体の体重比変化

EPPL (1978) による飼育下のコモンマーモセットの日齢ごとの体重データをもとに、新生児の体重が生後5カ月、10カ月のコドモおよびオトナのどれだけの割合になるのか、新生児の誕生直後、生後30日、生後60日について示した。

考 察

(1) 年齢による役割分化

新生児に対する育児行動は、きょうだいの月齢によって発現頻度が異なり、10カ月未満のきょうだいでは育児行動が少ない傾向があった。また、2頭同時育児の傾向も年少のきょうだいには認められなかった。

クロミミマーモセット、シロガオマーモセットの両種と非常に近縁なコモンマーモセットの

飼育下での体重変化のデータ (EPPLÉ, 1977) をもとに、図11に生後5カ月、10カ月のコドモ、およびオトナの体重に対する新生児の体重の割合を誕生直後、生後1カ月、2カ月について示した。生後5カ月の年少きょうだいの場合、新生児の誕生時、新生児1頭の体重は自分の体重の18%だが、1カ月後は38.8%とピークに達し、その後減少する。これに対し、年長のきょうだいでは、同様の割合が13.9%、22.8%であり、オトナでは8.5%、20%であった。

このように、きょうだいの月齢による育児傾向の違いには、新生児との体重差の違いが強く関係していると考えられる。特に年少のきょうだいの場合、2頭同時育児は自分の体重の半分かそれ以上を運搬することになるので、事実上不可能に近いだろう。

飼育下のマーモセットは生後14-15カ月で性成熟に達する (谷岡, 1989)。本研究でよく育児を行っていた年長のきょうだいの多くは、性成熟に達しながら、それが抑制されていた (ABOTT, 1989) と考えられる。その結果、母親の育児負担はかなりの程度軽減されていたのである。

このように両親以外の個体が育児をする意義を育児個体の側から考えると、血縁選択以外にも可能性がある。育児経験を積んで将来の繁殖効率を高める学習効果 (LANCASTER, 1971; HRDY, 1976) は、マーモセット類では飼育下で親の育児経験により繁殖成功が高まることで支持されるのである (EPPLÉ, 1978; KILBORN et al., 1983)。

(2) 2頭同時育児と育児負担の軽減

今回の観察で特に明らかになったことは、すべての種で2頭同時育児の傾向が認められ、特に育児そのものをよくする個体にこの傾向が顕著だったという点である。また、このような育児個体は新生児を次々に回収することも行ない、2頭同時育児の状態を積極的に作りだしていることがわかった。これまでの、2頭同時育児は飼育下のコモンマーモセット (*Callithrix jacchus*) の研究や (Box, 1977)、野生のセマダラタマリン (*Saguinus fuscicollis*) の観察でも (GOLDIZEN, 1987) 指摘されているが、その意義について詳細な検討がなされたことはない。

結果の項でも触れたように、このような2頭同時育児の起源は、母親の授乳行動にあると考えられる。授乳中ではもともと運動性が低下するため、母親にとっては同時に2頭の新生児を抱いて授乳する方が効率がよい。澤田他 (1992) は、飼育下のコモンマーモセットの観察から、多くの新生児が誕生後の早い時期から、どちらの側の乳首が好きかという乳首の選好性 (nipple preference) を示すと報告している。この傾向は、2頭同時授乳に対する新生児の側からの適応とも考えられる。そして、新生児の側にも2頭で抱かれることの何らかの心理的安定というものがあるのかもしれない。

授乳における2頭同時性が、他個体による育児にまで拡張したのはなぜだろうか。GOLDIZEN (1987) は野生のセマダラタマリンの観察から、育児個体とそれ以外の個体のアクティビティを比較し、育児中は採食や移動が減少して休息が増加することを報告している。量的データはないが、今回の観察でも育児個体のアクティビティは明白に低下していた。体重比の項でもみたように、育児行動は育児個体にとって相当な負担になる。1頭ずつ育児して負担時間を長くするより、全体の時間を短縮するという形でこの負担を軽減しているのである。したがって、育児に関しては、マーモセット類は双子を1頭の大きい新生児のように扱っているともいえる。

それでは、なぜ双子なのか。マーモセット類が多産産をするようになった進化的理由については、変動の多い環境でできるだけ多くの子を残そうとする小型哺乳類の性質が保持されているという考え方と、二次的に小型化した帰結であるという考え方 (LEUTENEGGER, 1973) が

ある。1頭の大きな仔ではなく2頭に分割するという意味は、「massの問題か numberの問題か」という議論に拡張できるかもしれない。通常の育児においてはセットで扱うことが多くても、何らかの理由が生じた時に、分割できることはやはり有利である。また、将来の helperを増やすことにもつながる。マーモセット類をめぐるこのパズルは、環境変動、個体群変動や育児行動の負担などについての定量的データを集積することから、解いていくことができるだろう。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、以下の方々より多くの援助を受けた。ここに記して御礼を申しあげる。

木村直人・亀谷勝司・田辺雄一・河合雅雄・小寺重孝（日本モンキーセンター）、中野良彦（大阪大学）。

文 献

- ABOTT, D. H., 1989. Social suppression of reproduction in primates. In V. Standen & R. A. Foley (eds.), *Comparative Socioecology, The behavioral Ecology of Human and Other Mammals*, pp. 285–304. Blackwell, Oxford.
- BOX, H., 1977. Quantitative data on the carrying of young captive monkeys (*Callithrix jacchus*) by other members of their family groups. *Primates*, **18**: 475–304.
- BROWN, K. and D. S. MACK, 1978. Food sharing among captive *Leontopithecus rosalia*. *Folia primat.*, **29**: 268–290.
- EPPLE, G., 1978. Reproductive and social behavior of marmosets with special reference to captive breeding. *Prim. Med.*, **10**: 50–62.
- GOLDIZEN, A. W., 1987. Facultative polyandry and the role of the infant-carrying in wild saddle-backed tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20**: 99–109.
- GOLDIZEN, A. W., 1989. Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **24**: 79–89.
- KILBORN, J. A., P. SEHGAL, L. D. JOHNSON, M. BLEND, and R. T. BRONSON, 1983. A reproductive study of infant mortality of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in captive breeding. *Laboratory Animal Science*, **33**: 168–171.
- KLEIMAN, D. G., 1977. Monogamy in mammals. *The Quartely Review of Biology*, **52**: 39–69.
- KLEIMAN, D. G., 1979. Parent-offspring conflict and sibling competition in a monogamous primate. *American Naturalist*, **114**: 753–760.
- 宮藤浩子・吉村友男・木村直人, 1990. 飼育下におけるマーモセット類の育児行動. プリマーテス研究会事務局編, 「第34回プリマーテス研究会記録」, pp. 58–66. 日本モンキーセンター, 犬山.
- LEUTENEGGER, W., 1973. Maternal-fetal weight relationships in Primates. *Folia primat.*, **20**: 280–293.
- 澤田友子・斎藤亮一, 1992. 室内繁殖コモンマーモセット (*Callithrix jacchus*) 新生仔の授乳行動. 霊長類研究, **8**: 186.
- 谷岡功邦 編, 1989. コモンマーモセットの特性と実験利用. ソフトサイエンス社, 東京.
- TERBORGH, J. and A. W. GOLDIZEN, 1985. On the mating system of cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **16**: 293–299.