

長野県浅間山におけるニホンカモシカの行動生態
(Behavioral ecology of a solitary ungulate, Japanese
serow (*Capricornis crispus*) at Mt. Asama, central
Japan)

2018 年 3 月

麻布大学大学院 獣医学研究科

動物応用科学専攻 博士後期課程

DA1501 高田隼人

要旨

ニホンカモシカ（以下、カモシカ）は落葉広葉樹林を主な生息環境とし、森林環境に適応的な生態を持つと考えられている。ただし、カモシカは高標高の草原にも生息するが、このような環境における生態は未解明である。また対捕食者行動や生息地選択についても未解明であり、生態研究が求められる。さらに、原始的な形質を持つカモシカはヤギ亜科の進化を検討する上で重要な材料である。ヤギ亜科は森林から開放的な草原環境への適応放散と同時に単独性から群居性の社会を進化させたと考えられている。このため、森林と草原におけるカモシカの生態を比較し、その変異を解明することはヤギ亜科の社会進化の過程を推察する一助となる。そこで本研究の目的はカモシカの採食生態、対捕食者行動、生息地選択、社会構造と生息環境の関係性を解明し、その適応的意義を検討することとした。

1.採食生態

長野県浅間山の浅間山荘周辺および火山館周辺の 2 地域で直接観察によりカモシカの食性を調査した。浅間山荘は主にカラマツから成る森林環境であり、火山館は亜高山帯風衝草原からなる草原環境である。浅間山荘ではバイトカウント法により採食割合を、火山館では採食率を算出した。また各環境の食物供給量を調査し、浅間山荘では食物の選択性を評価した。浅間山荘においてカモシカの採食行動を合計 5868 バイト観察した。浅間山荘におけるカモシカの採食割合は落葉広葉樹が調査期間を通じて最も高く（71.9%）、次いで広葉草本（12.8%）およびシダ類（14.5%）が高く、グラミノイド（0.8%）はほとんど採食されなかった。食物の選択性は、落葉広葉樹および広葉草本を選択し、グラミノイドを忌避することが示された。このことから、森林環境におけるカモシカはブラウザーであることが示唆された。火山館におけるカモシカの採食行動を合計 2438 バウト（分）観察した。火山館におけるカモシカの食性は季節に応じて著しく異なり、春はイネ科（71.6%）、夏および秋は広葉草本（夏：88.2%、秋：71.2%）を主に、冬はイネ科と広葉草本に加えてササ類、落葉広葉樹、カラマツ、シラビソなど多様な食物を利用した。火山館では食物供給が激的に季節変化

するため、これに応じて食性が季節変化したと考えられた。また、火山館で確認された食性の著しい季節変化やイネ科草本の頻繁な利用は近縁である山岳性のヤギ亜科の持つ採食生態と類似した。これらにより、ブラウザーであると考えられてきたカモシカが環境に応じて食性を柔軟に変化させることが初めて示された。

2. 対捕食者行動

浅間山荘において直接観察によりカモシカの対捕食者行動を調査した。調査は人に対する個体の行動を記録し、各行動が地形や見通しに応じてどのように変化するかを評価した。合計 221 回カモシカと遭遇し、フリーズ、逃避、歩行移動、採食・休息の行動がそれぞれ 28 回、134 回、23 回、36 回観察された。フリーズ行動は見通しの悪い展葉期および閉鎖環境と単独でいる時により発現した。フリーズ行動はより捕食者から発見されづらい状況において発現することから、捕食者からの隠蔽の効果があると考えられた。より危険な状況で起こる逃避行動は地形が平坦なほど、見通しが良いほど発現した。このため、カモシカの対捕食者戦略において急峻な地形および見通しの悪い環境が特に重要であると考えられた。これらのことからカモシカが森林環境に適応的な隠蔽的対捕食者戦略と他のヤギ亜科に見られる急峻な地形を利用した対捕食者戦略を併せ持つことが示唆された。

3. 生息地選択

浅間山荘においてラジオテレメトリおよび直接観察による調査を実施した。ラジオテレメトリにより得られた各個体の測位点を用いて、どのような地形、見通し、植物群落を選択もしくは忌避するかを評価した。また、直接観察により得られた各植物群落における採食効率（バイト／分）および落葉広葉樹の供給量が群落選択性に与える影響を評価した。カモシカは平坦で見通しの良い環境を忌避し、急峻な地形および特定の植物群落を選択した。植物群落の選択性では落葉広葉樹の供給量が多く採食効率の高い群落をより選択した。このため、捕食の危険が高い平坦で見通しの良い環境を忌避し、急峻な地形にある採食効率が高く食物が豊富な群落を好むことが示された。また、食物の豊富な群落であっても平坦な地形で

は選択されないことから、カモシカの生息地選択において重要なのは捕食回避であり、その制約の中で採食の利益を高める生息地選択をおこなっていると考えられた。

4. 社会生態

生息環境の違いによるカモシカの社会構造の変異を検討するため、浅間山荘および火山館において直接観察による社会構造の調査を実施した。また、生息環境が社会構造に与える影響を検討するために、既存研究の結果を用いて個体群間での比較検討および火山館の個体群では個体群内での比較検討をおこなった。

・浅間山荘

カモシカの群れサイズは基本的に単独であり、群れ構成は母子ペアおよびオスーメスのペアがほとんどを占めた。オスメスともに安定した定住的な行動圏を持ち、年間平均行動圏サイズはそれぞれ 88.1ha と 44.8ha だった。オス間の行動圏重複率は高く、行動圏のコアエリア（CP50%）以外の大部分が重複した。また、行動圏の重複部でオス間の許容的な交渉が観察されたことから、行動圏全体をなわばりとして防衛しないことが示唆された。一方、メス間の行動圏はスペーシングしていたが、行動圏の境界部において許容的な交渉が観察された。オスの行動圏のコアエリアは特定の 1 頭のメスの行動圏と重複しており、その個体間でのみ雌雄の同行動および性行動が確認された。また、交尾期の雌雄同行動率は 75%（N=28）と非常に高い値を示した。オス間のなわばり性が認められず、交尾期の雌雄同行動率が高いことから、浅間山荘におけるカモシカの配偶システムはメス追随型の一夫一妻性であることが示唆された。

・火山館

カモシカの群れサイズは基本的に単独であり、群れ構成は母子ペア、オスーメスのペアおよびメスーメスのペアがほとんどを占めた。オスメスともに安定した定住的な行動圏を持ち、年間平均行動圏サイズはそれぞれ 8.1ha と 7.4ha だった。オス間の行動圏はスペーシングしており、互いに警戒しあう緊張的な交渉が観察されたことから、行動圏全体をなわば

りとして防衛していることが示唆された。一方、メス間の行動圏重複率は高く、許容的な交渉が頻繁に観察された。メス間の行動圏は特定の個体間で特に重複が大きく、そのような個体間で許容的な交渉が頻繁に観察されたことから、特定のメス間で社会単位を形成していることが示唆された。社会単位は他のメスと行動圏をほとんど重複させない単独メスと 2-3 頭のメスで行動圏を大きく重複させるメスグループに分類された。メス間の交渉の対戦結果から個体間には直線的な順位関係があることが示唆された。オスの行動圏は複数のメスの行動圏と重複しており、1 頭のオスの行動圏に対して行動圏が大きく重複するメス（つがい）の数は平均 2.4 頭、最大 5 頭だった。1 オス 1 メスおよび 1 オス複メスのつがいの割合はそれぞれ 25% と 75% だった。これらのことから、火山館におけるカモシカの配偶システムはなわばり型の一夫多妻性であることが示唆された。

・ 個体群間比較

個体群間比較には浅間山荘および火山館の 2 個体群と既存の森林に生息する 4 個体群（仁別、下北、朝日、上高地）のデータを使用した。森林に生息する 4 つの個体群（浅間山荘、下北、朝日、上高地）において、冬季の落葉広葉樹の供給量が多いほどメスの行動圏サイズが小さくなることが示唆された。浅間山荘、火山館、仁別、下北の 4 つの個体群において、メスの行動圏サイズと行動圏重複率はオスのつがいメス数に効果を与えており、行動圏サイズが小さく行動圏重複率が高いほどつがいメス数が多かった。このことから、食物が豊富でメスが集中して分布するほど一夫多妻性が促進されることが示唆された。また、メスの行動圏サイズが大きいほどオス間の行動圏は重複し、雌雄同行動率は高くなる傾向にあった。このことから、メスの分布様式に応じてオスは配偶戦術を変異させており、メスの行動圏が大きい場合はメス追随型、小さい場合はなわばり型の戦略をとることが示唆された。

・ 火山館における個体群内比較

各メスの行動圏内に占める草原の割合と行動圏サイズおよび行動圏重複率の関係を検討した。また、各オスのつがいメス数と各オスの行動圏内に占める草原面積の関係を検討した。

メスの行動圏内の草原割合が多いほど行動圏サイズは小さく、行動圏重複率が高かった。このため、食物の豊富な草原環境はメスの行動圏サイズの減少および重複を促進していると考えられた。さらに、オスのつがいメス数は行動圏内の草原面積が大きいほど多く、メスが集中する草原をなわばりとして占有するオスほど一夫多妻的傾向が強くなることが示唆された。これらのことから、草原環境がメスの集中分布を、またメスの集中分布が一夫多妻性を促進したと考えられた。

これらの一連の研究により、カモシカは森林環境に適応的な形質と同時に近縁種にみられる山岳環境に適応的な形質を持つことが示された。また、これまで保守的であると考えられてきたカモシカの採食生態および社会生態が生息環境の違いにより変異し、高標高の開放的な草原環境においては近縁種と似通った採食生態および社会生態を持つことが示された。また、メスの集中的な分布や一夫多妻性は多量にまとまって食物を供給する草原により促進されることが示唆された。これらの結果は、森林から開放的な山岳環境への適応放散と同時に柔軟な採食生態や群居性の社会が進化したとする説を支持した。食物の供給状況の変異によるメス間の排他的関係の緩和が、群居性社会発達への一つの契機となる可能性が示唆された。

目次

緒論

1. 調査地および材料

1. 1. 1. 浅間山荘周辺

1. 1. 2. 浅間山荘のニホンカモシカ個体群

1. 2. 1. 火山館周辺

1. 2. 2. 火山館のニホンカモシカ個体群

2. 採食生態

2. 1. 序

2. 2. 方法

2. 2. 1. 浅間山荘における調査方法

2. 2. 2. 火山館における調査方法

2. 3. 結果

2. 3. 1. 浅間山荘における結果

2. 3. 2. 火山館における結果

2. 4. 考察

3. 対捕食者行動

3. 1. 序

3. 2. 方法

3. 3. 結果

3. 4. 考察

4. 生息地選択

4. 1. 序

4. 2. 方法

4. 3. 結果

4. 4. 考察

5. 社会生態

5. 1. 浅間山荘における社会構造

5. 1. 1. 序

5. 1. 2. 方法

5. 1. 3. 結果

5. 1. 4. 考察

5. 2. 火山館における社会構造

5. 2. 1. 序

5. 2. 2. 方法

5. 2. 3. 結果

5. 2. 4. 考察

5. 3. 生息環境と社会構造の関係

5. 3. 1. 序

5. 3. 2. 方法

5. 3. 3. 結果

5. 3. 4. 考察

総括

謝辞

引用文献

緒言

ダーウィン (1859) が「種の起源」において進化論を提唱して以降、形態や生理のみならず、動物のとり多様な行動も自然淘汰により進化してきたと考えられている。動物の示す種特異的な行動や多様な生活様式、これらの現象が「なぜ生じるのか？」という問いに進化プロセスの観点から答えるのが行動生態学である。動物が行動するときの最適な方法は、時空間における食べ物、天敵、生活場所のなどの生態的要因および系統的な制約に依存し、その行動により得られる利益とその行動によりかかるコスト（もしくはリスク）のバランスにより決定すると考えられる。多くの生態学者が動物の採食戦略や対捕食者戦略、社会行動の適応的意義および生息環境との関係について様々な動物群を対象に研究をすすめてきた (Davies et al. 2016)。

有蹄類（偶蹄目および奇蹄目）は約 200 種から構成され、サバンナやステップ、ツンドラなどの開放的な草原環境から温帯の落葉広葉樹林や熱帯の熱帯雨林などの閉鎖的な森林環境まで多様な環境に生息している。そのため、各種の有蹄類がとる行動様式もまた多様であり、その行動や社会構造がどのように進化してきたかを検討するのに適した材料である。1970 年代には主にアフリカに生息する有蹄類を対象として種間比較による研究が盛んにおこなわれ、生息環境と食物選択、対捕食者行動、社会構造との関連について、革新的な発見がなされ、有蹄類の進化過程が議論されてきた (Estes 1974; Geist 1974; Jarman 1974; Leuthold 1977)。森林や深い藪などの閉鎖的環境に生息する森林性の種は体サイズが小さく、単独かそれに近い形で生活するのに対し、サバンナや半乾燥砂漠など開放的環境に生息する草原性の種は体サイズが大きく、群れを形成する傾向にある。小型の種は、単位重量当たり高いエネルギー代謝が必要となるため、木本類の芽・葉・果実などの栄養価の高い食物を選択的に食べるブラウザーとなる。さらにこのような食物は森林内に大量には存在せず、散在して分布するため、小型の種は単独で生活をせざるをえない。このことによりメスが分散して生息するため、婚姻形態は一夫一妻が基本となる。また、森林

のように隠れ場所の多い環境では、捕食者に対して身を隠す戦略が基本となる。一方、大型の種の食性はイネ科などの繊維質の多く低質な草本類に依存するグレイザーである。このような食物は大量にまとまって分布し、開放的な環境を作る傾向があるため、群れで利用することが可能である。一方で、開放的な環境では捕食者に見つかりやすいために、群れること自体で利益が得られ、捕食者に対し逃避や集団防衛することにより対抗することが可能となる。また、群れることによりメスがまとまって分布し、オスが複数のメスを独占することが可能となる。疎林などの中間地帯に生息する種の生態もあわせてみると、大まかには、生息環境が開放的であるほど、体サイズが大きいほど、低質な食物に依存するほど、群れが大きくなる傾向にあると言える。このことは、群れ社会が生息環境、体サイズ、採食行動、捕食回避などの要因と結びついて進化してきたことを示唆している

(Estes 1974; Geist 1974; Jarman 1974; Leuthold 1977)。また、この社会進化は鮮新世後期から更新世に起きた森林環境から草原環境への適応放散と同時に起きたことが示唆されている (Estes 1974; Geist 1974)。近年では個体識別に基づく詳細な行動観察や GPS 首輪を用いた研究、種内変異を用いた研究などがおこなわれ、採餌戦略 (Bergman et al. 2001)、対捕食者戦略 (Stankowich 2008)、生息地選択 (van Beest et al. 2010) および社会生態 (Barashares and Arces 2002; Isvaran 2007) についてその行動の適応的意義や機能の解明が進められている。しかし、有蹄類におけるこれらの行動生態学的研究は開けた環境に生息する草原性の種で先行しており、閉鎖的な環境に生息する森林性の種では観察の難しさから、行動生態に関する知見は非常に乏しい。

ニホンカモシカ (*Capricornis crispus*) は落葉広葉樹林を主な生息環境とする日本固有の典型的な森林性有蹄類である (Ochiai 2015)。その食性や諸行動、社会構造については 1970 年代から盛んに研究され、採食生態については広葉樹や双子葉草本を主な食物とするブラウザーであること (Ochiai 1999)、社会構造については単独性、同性成獣間でのなわばり性、一夫一妻性であることが明らかとなっている (Kishimoto and Kawamichi 1996; Ochiai

and Susaki 2002; Kishimoto 2003)。これらの生態は地域による変異が少なく、保守的な性質であると考えられている。ただし、ニホンカモシカは落葉広葉樹林の他に森林限界付近の亜高山帯から高山帯にかけても分布するものの、これまでのニホンカモシカに関する生態研究のほとんどが分布の中心である落葉広葉樹林帯に限定しておこなわれてきた。このため、環境の違いに対する行動の変化については十分に検討されていない。また、対捕食者行動については捕食者に対するニホンカモシカの反応を直接観察することが困難なため、これまでに研究がほとんど進められていない。また、生息地選択についても研究例がほとんどなく詳細については不明である。このため、採食行動や対捕食者行動、生息地選択、社会構造などの行動様式を決定する生態的要因は十分に検討されておらず、行動生態学的研究が求められる。

他方、ニホンカモシカの分類的な位置づけはウシ科ヤギ亜科カモシカ属にあたる。Schaller (1977) および Geist (1985, 1987) はヤギ亜科の系統進化および社会進化について検討した。彼らの議論によると、ヤギ亜科の祖先種は熱帯湿潤な森林に生息する小型で単独性の種であったと考えられ、ニホンカモシカの属するカモシカ属 (*Capricornis*) は祖先種に近い形態を保持した原始的な種群であると推測している。また、その祖先種は鮮新世後期から更新世に起きた造山運動および乾燥化によって生じた険しい山岳やステップおよびツンドラなどの開放的な環境に適応放散すると同時に体サイズ、洞角の大型化、性的二型などが発達したと考えられている。また、開放的な環境への適応放散と同時に単独性から群居性の社会が進化したと考えられている。現生ヤギ亜科は主にこうした開けた山岳環境に生息し、母系の群れ、一夫多妻性もしくは乱婚性の社会を形成している (Schaller 1977)。原始的な形質を保持すると考えられているニホンカモシカはヤギ亜科の進化を検討する上でも重要な研究材料であるといえよう。ニホンカモシカの一部の個体群が生息する森林限界付近の開けた山岳環境は群居性社会および一夫多妻性社会を形成する近縁種の生息環境と類似するため、群居性や一夫多妻性への社会進化の萌芽が観察される可能性がある。森林に

生息するニホンカモシカと高標高域の山岳に生息するニホンカモシカの生態を比較し、種内変異をもたらす要因を定量的に評価することができれば、ヤギ亜科の進化の初期段階にどのような選択圧が働きどのような変化が起きたのかを推察する一助となる。

そこで本研究の目的はニホンカモシカの採食生態、対捕食者行動、生息地選択および社会構造と生息環境との関係性を解明し、その適応的意義を検討することとした。同時に近縁種であるヤギ亜科動物の生態との比較から系統的、進化的な背景についても検討することとした。

1. 調査地および材料

調査は長野県浅間山の浅間山荘周辺のカラマツ植林地（以下、浅間山荘）および火山館周辺の亜高山帯風衝草原（以下、火山館）の環境の異なる 2 地域でおこなった（図 1.1）。調査地間の直線距離は約 2.7km である。以下に両調査地の詳細と両ニホンカモシカ個体群の特徴について述べる。

1. 1. 1. 浅間山荘周辺

調査地は長野県小諸市の浅間山（標高 2568m）の南麓に位置する、宿泊施設である天狗温泉浅間山荘周辺の 210ha の範囲とした（36°38'N, 138°47'E、図 1.2）。標高は約 1200m から 1600m に位置し、植生の垂直分布は山地帯上部から亜高山帯にあたる。調査地の地形は斜度 30 度を超える急峻な斜面と斜度 10 度以下の平坦な地形、および緩やかな斜面など多様である。積雪期間は 12 月下旬から 3 月中旬であり、最も積雪の多い 1 月および 2 月の平均的な積雪深は 30-40cm だった（最深積雪深 115cm）。調査地内の高木層の植生は針葉樹であるカラマツ（*Larix kaempferi*）およびアカマツ（*Pinus densiflora*）の植林地がほとんどを占め（72.0%）、一部をミズナラ（*Quercus crispula*）とシラカバ（*Betula platyphylla*）からなる落葉広葉樹林（11.7%）および伐採地（15.4%）、宿泊施設等の人工地（0.9%）が占める。

ニホンカモシカ食物供給や生息環境を評価するうえで重要である下層植生はミヤコザサの被度および低木層の高さにより分類した。ミヤコザサの被度は 10%未満の「S0」、10-50%の「S1」、50%以上の「S2」の 3 つに分類した。低木層の高さは 50cm 未満もしくはほとんど生育していない「B0」、50-200cm 未満の「B1」、200-300cm 未満の「B2」、300cm 以上の「B3」の 4 つに分類した。調査地をくまなく踏査し植生図を作成した結果、上記のミヤコザサおよび低木の種類の組み合わせが 10 群落確認された（S0-B0, S0-B1, S0-B2, S0-B3, S1-B1, S1-B2, S2-B0, S2-B1）。また、例外としてスズタケ（*Sasamorpha borealis*）群落および人工地をあわせた 12 群落が存在した（図 1.2）。調査地内に占める各群落の割合およ

び主な構成種を表 1.1 に示す。

植生条件による見通しの違いにより、見通しタイプを開放環境と閉鎖環境に分類した。開放環境はニホンカモシカが身を隠せる高さに低木がほとんど生育していない B0、閉鎖環境は B1、B2、B3 とした。調査地内に占める開放環境および閉鎖環境の割合はそれぞれ 48.1% と 51.9% だった。50m-DEM: Digital Elevation Model (国土地理院) を用いた GIS 解析 (Arc GIS 10.4, Esri Japan, 東京都千代田区) により、調査地内の斜度分布図を作成した。調査地内の地形を斜度により、平坦地 (0~10 度)、緩斜面 (10~20 度)、急斜面 (20 度以上) の 3 つの地形タイプに分類した。調査地内に占める平坦地、緩斜面、急斜面の割合はそれぞれ、23%、64%、13% だった。

1. 1. 2. 浅間山荘のニホンカモシカ個体群

2011 年 10 月から 2015 年 12 月にかけて、直接観察により調査地内に生息するニホンカモシカの個体識別をおこなった。直接観察は調査地をランダムに踏査し、発見したニホンカモシカを双眼鏡 (×10) および望遠鏡 (×25-50)、デジタルカメラ (Power Shot HS50, Canon, 東京都大田区) を用いて観察した。この地域のニホンカモシカは人に対する警戒心の強い個体が多く、人に出会うと逃走する個体が多かった。ただし人に良く慣れた個体も数頭生息しており、20-30m 離れた距離からニホンカモシカの自然な行動を観察することができた。ニホンカモシカは最長で 100m 前後離れた位置から発見でき、多くの場合 30-50m の距離で発見できた。個体識別は角や耳の形状、顔の模様など個体特有の特徴からおこない、雌雄と 0 歳から 2 歳までの齢クラスの判別は Kishimoto (1988) に従いおこなった。3 歳以上の年齢の個体 (成獣) の齢クラスは太輪の残存状況から、太輪が角の根本付近から角の中腹もしくは全体に確認される個体を若齢から壮齢 (クラス I)、太輪が認められない、もしくは角の上部に若干認められる個体を壮齢から老齢 (クラス II) とした。各成獣齢クラスの個体の顔写真を図 1.3 に示す。生体捕獲による正確な齢査定の

結果と上記の成獣年齢クラスの判断を照らし合わせると、クラスⅠは4歳から8歳前後、クラスⅡは8歳前後から23歳の個体に当てはまった。調査期間中に成獣9頭（オス3頭、メス3頭、性不明3頭）、0・2歳までの若齢獣6頭の合計15頭を識別した。各年に確認されたニホンカモシカの各年齢クラス、各性別の個体数および個体群密度を表1.2に示す。12月における個体群密度の平均値±SDは 4.5 ± 0.5 頭（N=5年）、成獣密度の平均値±SDは 3.2 ± 0.2 頭（N=5年）だった。個体群密度の年による変動係数は0.12と小さく安定していた。調査期間中の成獣の性比（♂/♀）の平均値±SDは 1.0 ± 0.3 （N=5年）であり、性比に偏りはほとんどなかった。識別した成獣メスの各年における出産の有無および年別、個体別の子産率および繁殖成功率を表1.3に示す。出産率は成獣メスの繁殖機会年数に対する出産が確認された例数の割合とした。出産率は出産直後の初期死亡を見逃している可能性があり、過小評価である可能性がある。繁殖成功率は成獣メスの繁殖機会年数に対する、子を出産し、かつその子が生後1年まで生残した例数の割合とした。調査期間中にすべての成獣メスの出産が確認された。合計6回の子産が確認され、全体の出産率および繁殖成功率はそれぞれ35.7%（N=14）と35.7%（N=14）だった。成獣4個体（オス3頭、メス1頭）を捕獲し、VHF発信機を装着した。捕獲は麻酔銃（JM.SP.25, DAN-INJECT社、デンマーク）を用い、不動化にはキシラジンおよびケタミンの混合液を用いた（キシラジン：ケタミン=0.5：1.5mg/kg）。各個体の捕獲年月日および形態計測値を表1.4に示す。

1. 2. 1. 火山館周辺

調査地は長野県小諸市の浅間山（標高2568m）の南麓に位置する、噴火時の避難所である火山館の周辺80.3haの範囲とした（36°40'N, 138°49'E、図1.4）。標高は約1900mから2400mに位置し、植生の垂直分布は亜高山帯および高山帯にあたる。調査地の地形は斜度30度を超える急峻な斜面および崖が多くを占める。積雪期間は12月から5月初旬であり、

最も積雪の多い1月および2月の平均的な積雪深は100-160cmだった(最深積雪深255cm)。

調査地内をくまなく踏査し植生図を作成した(図 1.4)。植生は亜高山帯風衝草原が多くを占め、その周りを亜高山帯針葉樹林が取り囲むように分布していた。亜高山帯風衝草原は、イネ科高茎草原、双子葉高茎草原、イネ科・双子葉短茎草原、ミヤコザサ・イネ科草原の4つに分類した。亜高山帯針葉樹林はカラマツ・林床ササ型、カラマツ・シラビソ混交林、シラビソ・コメツガ混交林の3つに分類した。また、調査地内には崖、岩場、裸地も多く存在した。調査地内に占める各草原タイプ、森林タイプ、崖・岩場・裸地の割合および各群落の主要構成種をそれぞれ表 1.5 に示す。

1. 2. 2. 火山館のニホンカモシカ個体群

2014年7月から2017年10月にかけて、浅間山荘と同様にニホンカモシカの個体識別をおこなった。直接観察は4地点の定点を設定し(図 1.4)、見通しの良い草原および崖・岩場・裸地にいるニホンカモシカを双眼鏡(×10)および望遠鏡(×25-50)、デジタルカメラ(Power Shot HS50, Canon, 東京都大田区, COOLPIX P330, Nikon, 東京都港区)を用いて観察した。ニホンカモシカは最長で1000m前後離れた位置から発見できたが、多くの場合500m以内に発見された個体以外は識別が困難だった。また、定点からの観察が困難な森林内は踏査により直接観察をおこなった。定点観察はニホンカモシカを遠方から観察するため、観察者の存在に気付いていない自然なニホンカモシカの行動の観察が可能だった。また、調査地内には登山者が多く通行する登山道があるため、多くのニホンカモシカは人に慣れており、近距離での観察も可能だった。調査期間中に成獣18頭(オス5頭、メス12頭、性不明1頭)、0-2歳までの若齢獣18頭の合計36頭を識別した。各年に確認されたニホンカモシカの各年齢クラス、性別の個体数および個体群密度を表 1.6 に示す。12月における個体群密度の平均値±SDは 27.1 ± 1.8 頭(N=4年)、成獣密度の平均値±SDは 19.3 ± 1.2 頭(N=4年)だった。個体群密度の年による変動係数は0.06と小さく安定していた。

調査期間中の成獣の性比（♂/♀）の平均値±*SD*は 0.4 ± 0.01 （*N*=4 年）であり、メスに大きく偏っていた。識別した成獣メスの出産の有無および年別、個体別の出産率および繁殖成功率を表 1.7 に示す。12 頭の成獣メスのうち 8 頭が出産した。調査期間中に合計 15 回の出産が確認され、全体の出産率および繁殖成功率はそれぞれ 34.1%（*N*=44）および 11.4%（*N*=35）だった。成獣 4 個体（オス 3 頭、メス 1 頭）を捕獲した。捕獲方法は浅間山荘と同様である（1.1.2 参照）。各個体の捕獲年月日および形態計測値を表 1.8 に示す。

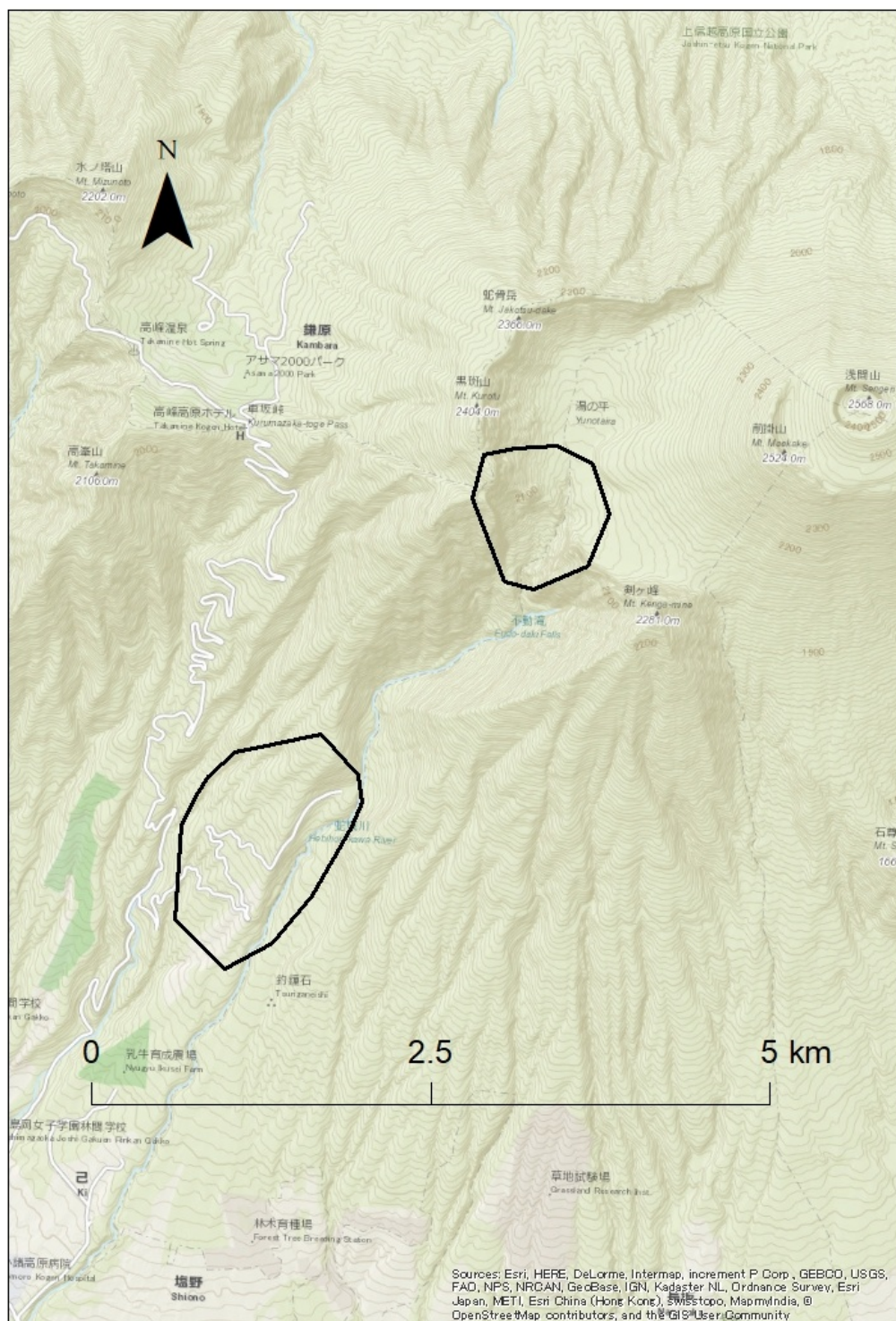
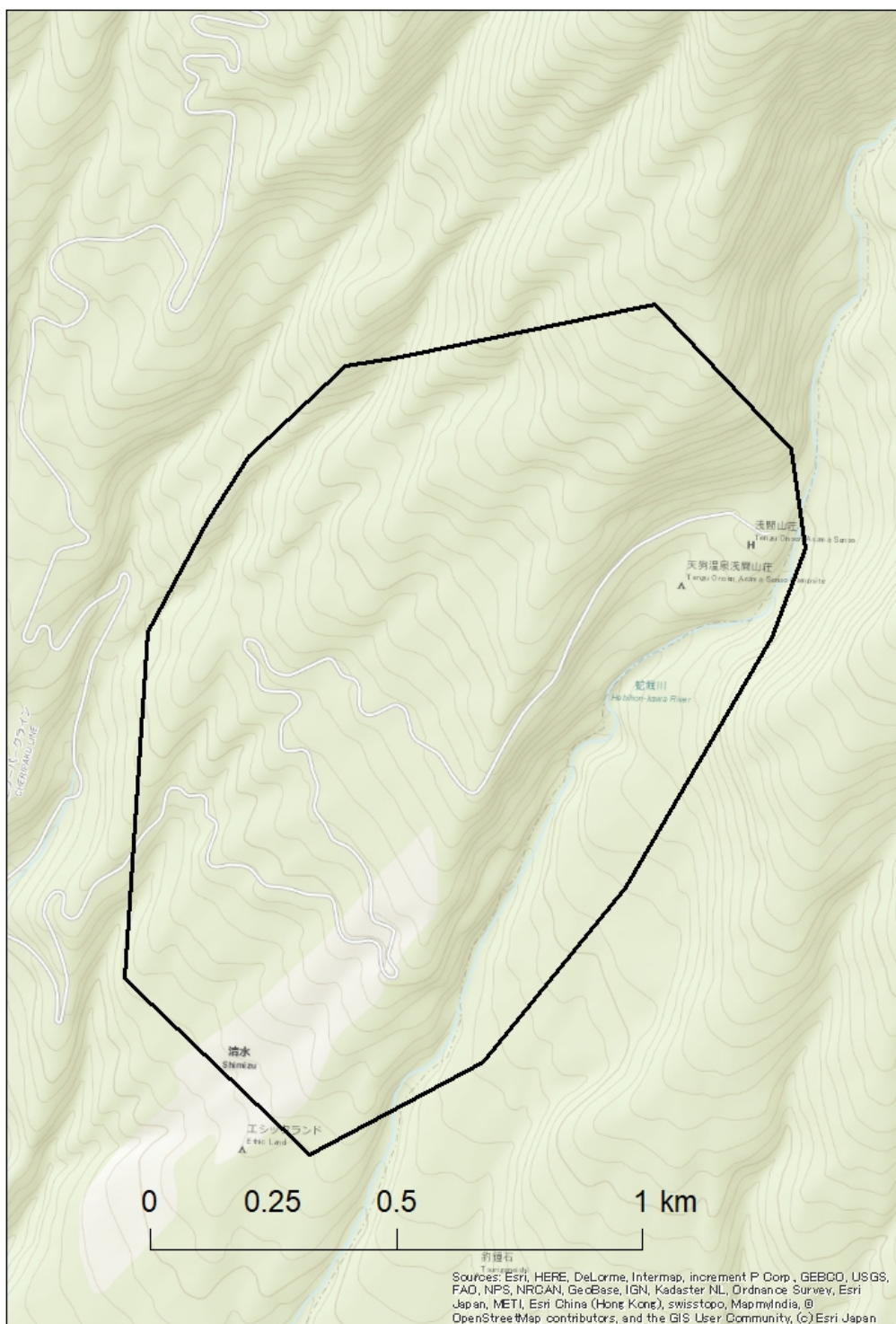
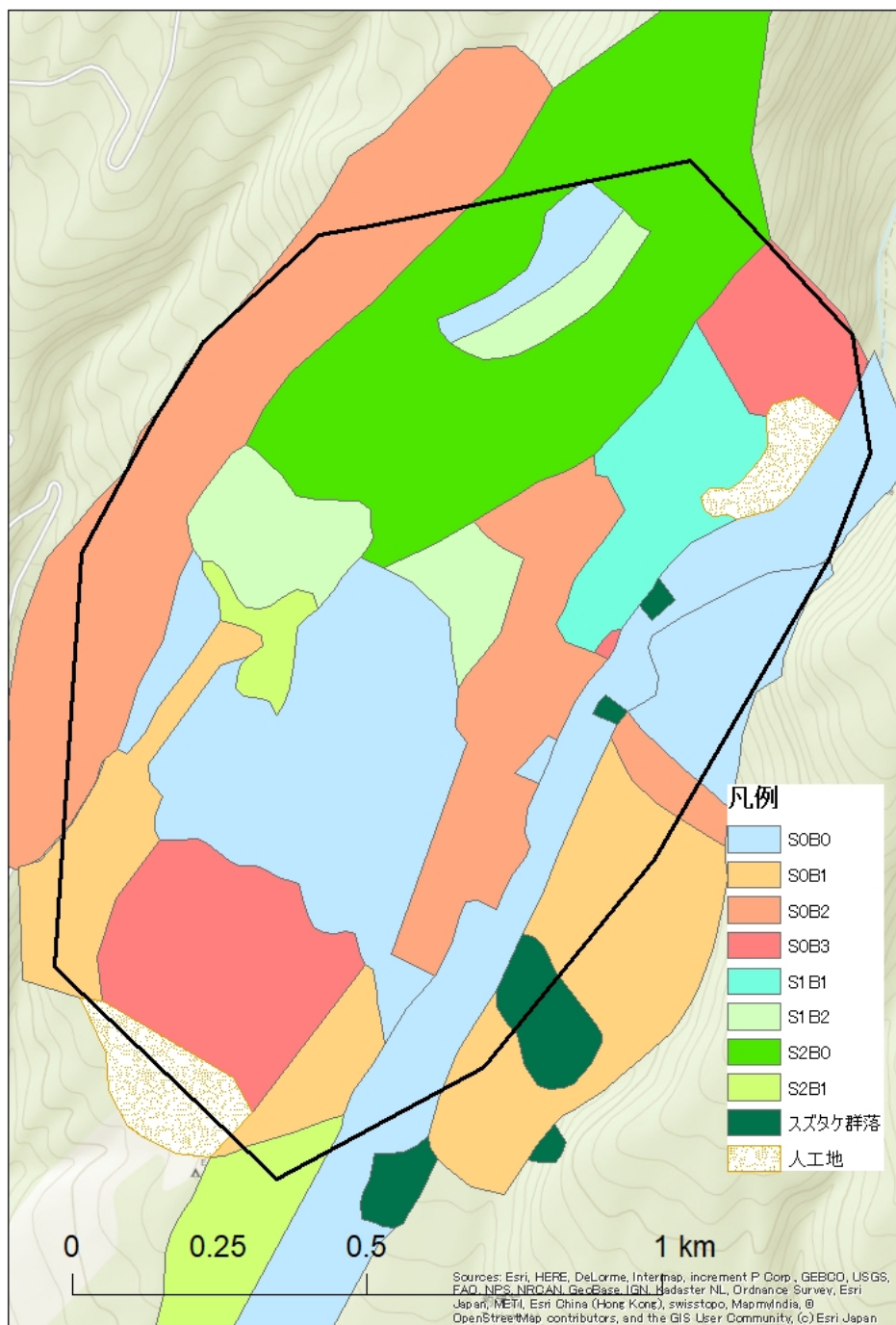


図 1.1 浅間山における 2 調査地域（浅間山荘周辺・火山館周辺）の調査範囲。太線内が調査範囲。南西に位置するのが浅間山荘周辺、北東に位置するのが火山館周辺の調査範囲。

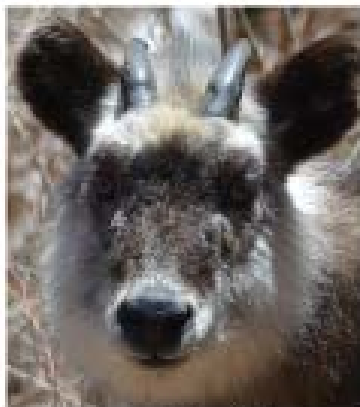


a. 地形図

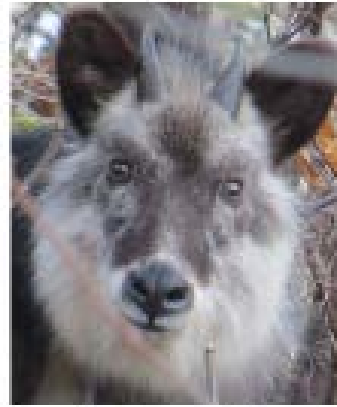


b. 植生図

図 1.2 浅間山荘における調査範囲と地形図 (a) および植生図 (b)。太線内が調査範囲。群落名の S および B の数値はそれぞれササ類の被度 ($S0 < 10\%$, $S1 = 10\% \leq 50\%$, $S2 \geq 50\%$) および低木層の高さ ($B0 < 50\text{cm}$, $B1 = 50\text{cm} \leq 200$, $B2 = 200\text{cm} < 300\text{cm}$, $B3 \geq 300\text{cm}$) を表す。



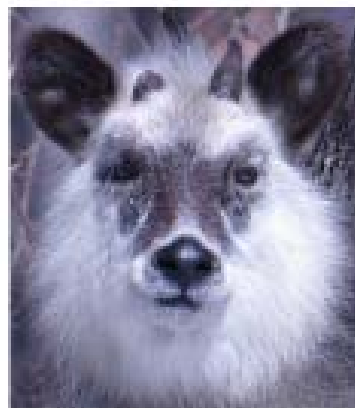
クラスⅡ(16歳):♂



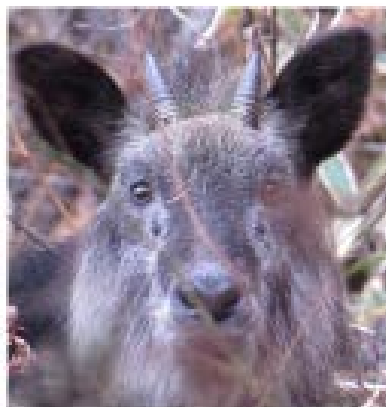
クラスⅡ:♀



クラスⅡ(12歳):♂



クラスⅡ:♀



クラスⅠ(5歳):♂



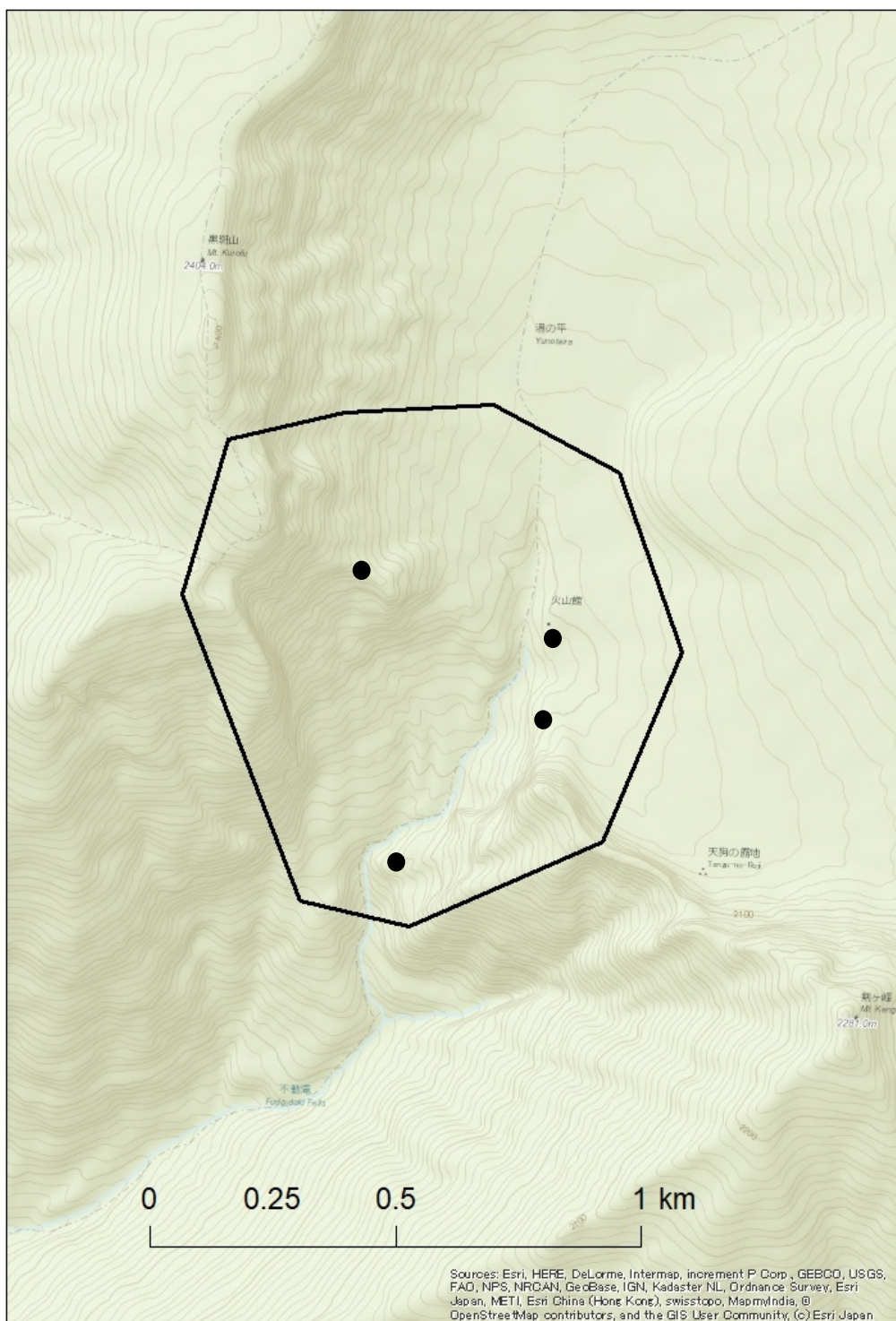
クラスⅠ(5歳):♀

a. 浅間山荘

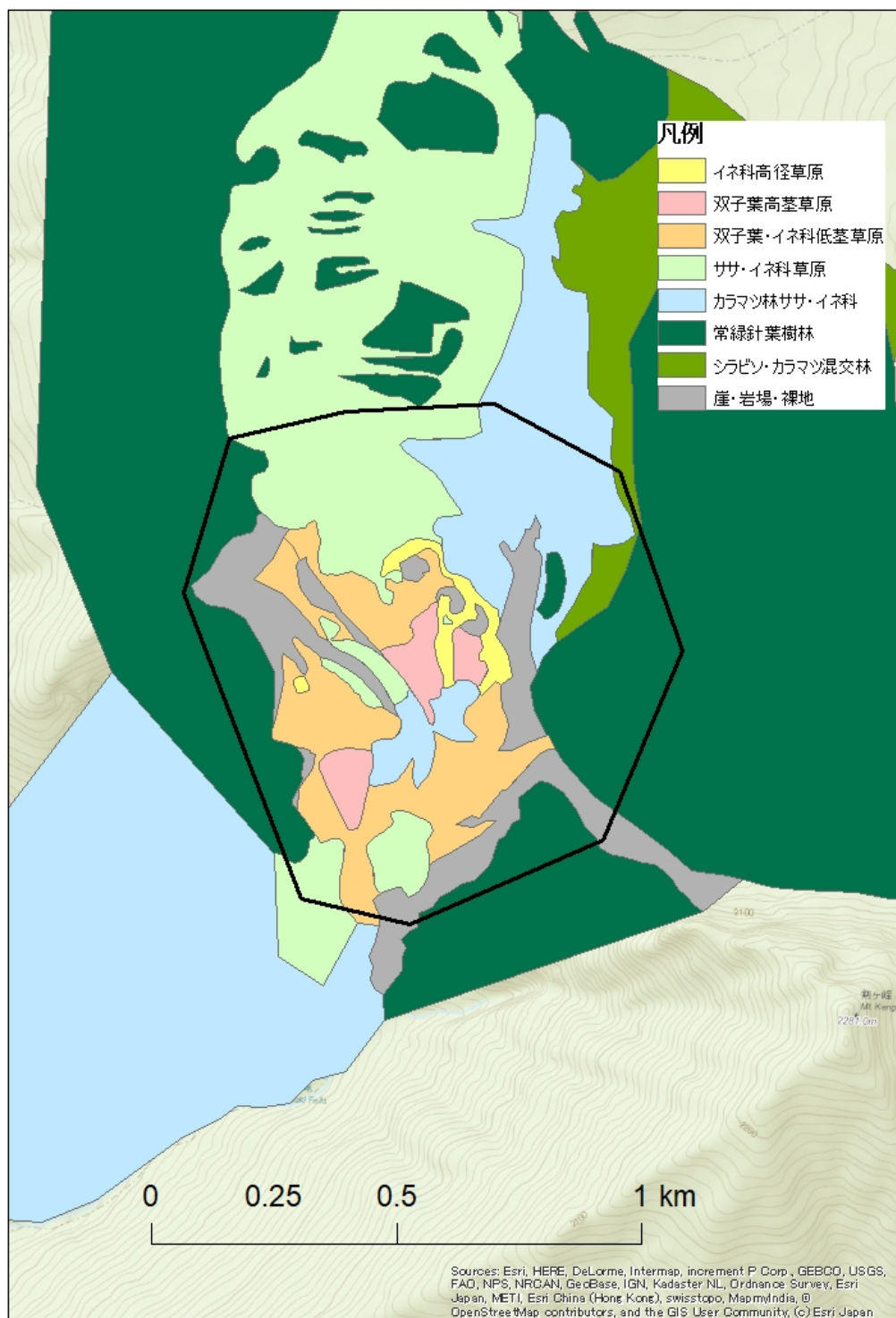


b. 火山館

図 1.3 浅間山荘および火山館のニホンカモシカにおける各成獣齢クラスの顔写真 (a. 浅間山荘、b. 火山館)。クラス I は若齢から壮齢 (4-8 歳前後)、クラス II は壮齢から老齢個体 (8 歳前後以上) を意味する。クラス I およびクラス II の区別は太輪の残存状況によりおこなった。



a. 地形図



b. 植生図

図 1.4 火山館における調査範囲と地形図 (a) および植生図(b)。地形図 (a) における●は定点観察地点の位置を示す。

表1.1 浅間山荘における各植物群落の面積割合（%）および優占種。群落名のSおよびBの数値はそれぞれササ類の被度（S0=<10%, S1=10%≤50%, S2=≥50%）および低木層の高さ（B0=<50cm, B1=50cm≤200, B2=200cm<300cm, B3=≥300cm）を表す。

	面積割合(%)	優占種				
S0-B0	28.8	ミツバアケビ (<i>Akebia trifoliata</i>)	チョウセンゴミシ (<i>Schisandra chinensis</i>)	ノイバラ (<i>Rosa multiflora</i>)	クマイチゴ (<i>Rubus crataegifolius</i>)	ツタウルシ (<i>Toxicodendron orientale</i>)
S0-B1	8.8	ウグイスカグラ (<i>Lonicera gracilipes</i>)	アオダモ (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	ヤマウルシ (<i>Toxicodendron trichocarpum</i>)	ガマズミ (<i>Viburnum dilatatum</i>)	サワフタギ (<i>Symplocos sawafutagi</i>)
S0-B2	18.4	ダンコウバイ (<i>Lindera obtusiloba</i>)	アズキナシ (<i>Aria alnifolia</i>)	ツノハシバミ (<i>Corylus sieboldiana</i>)	ムシカリ (<i>Viburnum furcatum</i>)	ガマズミ サワフタギ
S0-B3	11.1	ウリハダカエデ (<i>Acer rufinerve</i>)	ハウチワカエデ (<i>Acer japonicum</i>)	サワフタギ		
S1-B1	5.4	ミヤコザサ (<i>Sasa nipponica</i>)	サルナシ (<i>Actinidia arguta</i>)	クマヤナギ (<i>Berchemia racemosa</i>)	ウグイスカグラ	
S1-B2	6.8	ミヤコザサ	ウグイスカグラ	ガマズミ	アズキナシ	
S2-B0	17.1	ミヤコザサ				
S2-B1	1.7	ミヤコザサ	ミズナラ (<i>Quercus crispula</i>)			
スズタケ	0.8	スズタケ (<i>Sasamorpha borealis</i>)				
人工地	1.0					

表 1.2 浅間山荘のニホンカモシカにおける各齢クラスおよび性別の識別個体数、個体群密度（頭/km²）および性比（♂/♀）。

年 齡クラス			2011 年	2012 年	2013 年	2014 年	2015 年
幼獣 若 齡 獣	0 歳		1	0	1	3	0
	1 歳		1	1	0	1	3
	2 歳		0	1	0	0	1
	3 歳		0	0	0	0	0
成 獣	クラス I	♂	1	1	1	1	1
		♀	0	1	1	1	1
	クラス II	♂	2	2	2	2	1
		♀	2	2	2	2	2
		性不明	2	1	1	1	1
合 計			9	9	8	11	10
個体群密度(頭/km ²)			4.3	4.3	3.8	5.2	4.8
成獣密度(頭/km ²)			3.3	3.3	3.3	3.3	2.9
性比(♂/♀)			1.5	1.0	1.0	1.0	0.7

表 1.3 浅間山荘のニホンカモシカにおける各成獣メスの出産および繁殖成功の有無および繁殖成功率 (%)。1＝子供を出産し、かつ子供が 1 歳まで生残、0＝出産なし、もしくは子供が 1 歳までに消失、(1)＝出産を確認。

個体名	齢クラス	2011 年	2012 年	2013 年	2014 年	2015 年	繁殖成功率 (%)
マユゲ	クラスⅡ	1(1)	0	0	1(1)	0	40
シロ	クラスⅡ	0	0	1(1)	1(1)	0	40
ツバキ	クラスⅠ	－	0	0	1(1)	0	25
繁殖成功率 (%)		50	0	33	100	0	

表 1.4 浅間山荘のニホンカモシカにおける各捕獲個体の性別、年齢および形態計測値。

個体名	捕獲年月	性別	年齢 (捕獲時)	体重	全長	後足長
ホツソリ	2012 年 3 月	オス	16	45.9	127	37.5
ホツソリ	2014 年 5 月	オス	18	44.6	128	37.5
ナミダ	2012 年 3 月	オス	5	36.35	107	33.5
ナミダ	2015 年 3 月	オス	8	35.85	116	35
ダニエル	2012 年 6 月	オス	12	41.8	122.5	35
ツバキ	2012 年 5 月	メス	4	NA	NA	NA

表1.5 火山館における各植物群落の面積割合 (%) および優占種。

群落名	面積割合	優占種							
イネ科高茎草原	2.6	ノガリヤスsp (<i>Calamagrostis</i> sp.)							
双子葉高茎草原	4.0	ノアザミ (<i>Cirsium japonicum</i>)	シシウド (<i>Angelica pubescens</i>)	アキノキリンソウ (<i>Solidago virgaurea</i>)	タカトウダイ (<i>Euphorbia lasiocaula</i>)	タムラソウ (<i>Serratula coronata</i>)			
イネ科・双子葉低茎草原	17.8	ノガリヤスsp	ハクサンイチゲ (<i>Anemone narcissiflora</i>)	キジムシロ (<i>Potentilla fragarioides</i>)	カワラナデシコ (<i>Dianthus superbus</i>)	ゲンナイフウロ (<i>Geranium eriostemon</i>)	ハクサンフウロ (<i>Geranium yesoemse</i>)	ウスユキソウ (<i>Leontopodium japonicum</i>)	
イネ科・ミヤコザサ草原	18.2	ミヤコザサ	ノガリヤスsp						
カラマツ林床ササ型	17.3	ミヤコザサ	ノガリヤスsp						
カラマツ・シラビソ混交林	1.8	ガンコウラン (<i>Empetrum nigrum</i>)	カラマツ	シラビソ					
シラビソ・コメツガ混交林	23.9	イワカガミ (<i>Schizocodon soldanelloides</i>)	シラビソ						
崖・岩・裸地	14.5	ガンコウラン	コメススキ (<i>Deschampsia flexuosa</i>)	クロマメノキ (<i>Vaccinium uliginosum</i>)	シラタマノキ (<i>Gaultheria pyroloides</i>)				

表 1.6 火山館のニホンカモシカにおける各齢クラスおよび性別の識別個体数、個体群密度（頭/km²）および性比（♂/♀）。

年 齢クラス			2014 年	2015 年	2016 年	2017 年
成 獣	幼 獣	0 歳	6	2	3	4
	若 齢 獣	1 歳	0	1	1	1
		2 歳	3	0	0	1
		3 歳	0	3	0	0
	クラス I	♂	1	1	0	0
		♀	3	3	3	3
	クラス II	♂	3	3	5	5
		♀	8	8	8	6
性不明		0	0	1	1	
合 計		24	21	21	21	
個体群密度(頭/km ²)			29.9	26.2	26.2	26.2
成 獣 密 度 (頭/km ²)			18.7	22.3	25.3	22.3
性 比			0.4	0.4	0.5	0.6

表 1.7 火山館のニホンカモシカにおける各成獣メスの出産および繁殖成功の有無および繁殖成功率（％）。1＝子供を出産し、かつ子供が1歳まで生残、0＝出産なし、もしくは子供が1歳までに消失、(1)＝出産を確認。

個体名	齢クラス	2014 年	2015 年	2016 年	2017 年	繁殖成功率(%)
オオシマ	クラスⅡ	0(1)	0	0	(1)	0
オオクボ	クラスⅠ	0	0	0	0	0
オチムシャ	クラスⅡ	0(1)	0	1(1)	－	33.3
テンさん	クラスⅡ	0	0(1)	0(1)	0	0
ムラカミ	クラスⅡ	0(1)	0	0	－	0
クロサワ	クラスⅠ	0	0	1(1)	(1)	33.3
ミツウラ	クラスⅡ	0	0	－	－	0
マギー	クラスⅡ	0(1)	0	0	(1)	0
ベジータ	クラスⅡ	0	0	0	0	0
アサコ	クラスⅠ	0	0	0	0	0
ヤッコ	クラスⅡ	0(1)	1(1)	0	0	33.3
ムギー	クラスⅡ	1(1)	0	0	(1)	33.3
繁殖成功率(%)		8.3	8.3	18.2	－	

表 1.8 火山館のニホンカモシカにおける捕獲個体の性別、年齢および形態計測値。

個体名	捕獲年月	性別	年齢 (捕獲時)	体重	全長	後足長
ムラカミ	2015 年 12 月	メス	23	49.9	125.7	35
ミギー	2016 年 4 月	オス	8	33.7	123.5	32.2
カワムラ	2016 年 12 月	オス	7	44.2	121.6	35.1
ドドリア	2017 年 1 月	オス	8	NA	NA	NA

2. 採食生態

2. 1. 序

動物がどのような食物を選択し採食するかは、その個体の生存や繁殖に直接的に影響を及ぼす(中川 1993)。さらに、利用する食物の量や質、分布はその動物の生息地選択や社会行動に強く影響を与える(Bradbury and Verhrencamp 1977; Brashares and Arsece 2002)。そのため、食性は対象とする動物の行動を理解するための根幹をなす重要な情報である。そこで、本章の第一の目的は浅間山荘および火山館におけるニホンカモシカの食性を解明することとした。

Schaller (1977) はヤギ亜科の採食生態について、Jarman (1974) と同様の類型をおこなった。その結果ヤギ亜科では、典型的なグレイザーやブラウザーはほとんど存在せず、幅広い食性を有する中間型の種がほとんどであるとした。これはヤギ亜科の種の多くが、高標高の山岳や乾燥地帯、ツンドラなどの植物の生産性が乏しい、もしくは植生の季節変化の激しい環境に適応したためだと考えられている。実際、ヤギ亜科において高標高の山岳を代表するシロイワヤギ (*Oreamnos americanus*) やピレネーシャモア (*Rupicapra rupicapra*) などの食性はイネ科草本を主食としながら、広葉草本や広葉樹、針葉樹などを幅広く利用し、季節や地域によりその食性が著しく異なることが知られている(Rideout 1974; Fox and Smith 1988; Laundre 1994; Pérez-Barberia et al. 1997; Cote and Festa-Bianchet 2003)。一方、Schaller (1977) はブラウザー的な食性をもつ種として森林に生息するカモシカ属 (*Capricornis*) とゴール属 (*Naemorhedus*) をあげている。ゴール属では Schaller (1977) による総説以降にヒマラヤゴール (*Naemorhedus goral*) およびチュウゴクゴール (*N. griseus*) においてその生態に関する研究が進められている(Green 1987; Mishra and Jonshingh 1996; Chaiyarat et al. 1999; Ilyas and Khan 2006; Chen et al. 2009; Ashraf et al. 2016)。それらによると、まず生息地利用では森林よりも岩場や崖、草原を頻繁に利用することや (Green 1987; Mishra and Jonshingh 1996; Chaiyarat et al. 1999;

Ilyas and Khan 2006; Chen et al. 2009; Ashraf et al. 2016)、低木層の発達した群落を頻繁に利用することが報告されている (Bhattacharya and Sathyakumar 2008; Dar et al. 2012)。また採食生態では、イネ科草本が主要採食物であるとする研究 (Green 1987; Mishra and Jonshingh 1996; Chaiyarat et al. 1999; Wu et al. 2005; Ilyas and Khan 2003; Fakhar - i - Abbas et al. 2008) や広葉草本類や木本類が重要であるとする研究があり (Ashraf et al. 2017)、ゴーラル属においてもイネ科植物を頻繁に利用することや、生息地域によって食性が異なることが示されている。一方カモシカ属においてはニホンカモシカ以外ではほとんどの種で生態に関する情報が乏しいが、ヒマラヤカモシカ (*C.thar*) およびチュウゴクカモシカ (*C. milneedwardsii*) で木本類を主要な採食物とするブラウザー的採食生態を持つことが報告されている (Green 1987; Song et al. 2005)。

ニホンカモシカの食性についてはカモシカ属の中で群を抜いて多くの研究がおこなわれており、日本のいくつかの地域で食性が明らかにされている。それらによると、食物組成は地域により多少の差が認められるものの、各地域の共通として広葉樹や広葉草本を主要採食物とするブラウザーであることが示されている (Ochiai 1999; Kobayashi and Takatsuki 2012; Asakura et al. 2014; Endo et al. 2017)。また、他のヤギ亜科に見られるグラミノイドの頻繁な利用および食性の著しい季節変化はほとんど報告されていない。ただし、ニホンカモシカの既存の食性研究は落葉広葉樹林帯を中心とした森林環境でしかこれまでおこなわれていないことに注意する必要がある。本研究の調査地のひとつである火山館は、広葉草本およびイネ科草本が優占する草原が多くを占め、気候の季節変動は激しく、食物の供給状況は著しく変化する。そのため、食物供給状況の違いに応じた食性の変異が観察される可能性が高い。また、この生息環境は高標高の山岳に生息する近縁種の生息環境に類似するため、近縁種の採食生態と共通の傾向が観察される可能性がある。

そこで、本章の第二の目的は浅間山荘および火山館におけるニホンカモシカの食性を比較することにより、生息環境がニホンカモシカの食性に与える影響を検討することとした。

また、近縁種との比較考察をおこなうことにより、ニホンカモシカの食性の高山帯への適応を検討することとした。

2. 2. 方法

2. 2. 1. 浅間山荘における調査方法

調査は浅間山荘（第一章一節）においておこなった。ニホンカモシカの採食行動を直接観察し、各食物カテゴリのバイト数を記録するバイトカウント法により食物組成を評価した（Wallmo and Neff 1970）。観察は2012年10月から2014年5月まで、7月、8月を除く月に、毎月5日間から7日間おこなった。7月、8月は下層植生が繁茂し調査地の見通しが悪く、ニホンカモシカの観察が困難であったためデータがほとんど取得できなかった。観察には双眼鏡（×10）と望遠鏡（×25-50）を使用した。食物カテゴリは落葉広葉樹、針葉樹、広葉草本、グラミノイド、シダ類の5つに大分類した。さらに、落葉広葉樹は葉、果実、冬芽、落葉の4つに、広葉草本は葉・茎、花の2つに、グラミノイドはササ類（ミヤコザサ、スズタケ）、ササ類以外のイネ科（以下、イネ科）の2つに細分類した。観察の対象としたニホンカモシカは主に人馴れした成獣オス3個体（ホッソリ、ナミダ、ダニエル、表1.4）で、警戒心の強い他個体（識別された他の成獣6頭および未識別の成獣個体）の採食行動もできる限り記録した。

各群落における食物供給量を推定するために、春（2015年4月）、夏（2015年9月）、秋（2015年10月）、冬（2016年1月）に植生調査を実施し、バイオマス指数（高槻2010）を算出した。バイオマス指数は植物の高さ（cm）と植物の被度（cm²）の積で計算され、植物の体積を概算した指数である（高槻2010）。各群落において1m×1m（1m²）のコドラートをランダムに20プロット設置し、各プロットでニホンカモシカの可食部位（地上高180cm以下）にある各食物カテゴリの高さ（cm）および被度（cm²）を計測した。植物群落は第一章一節の分類に従い、ニホンカモシカの利用しない人工地においては

調査を実施しなかった。植物のカテゴリはバイトカウント調査の分類と同様である。各プロットにおける各食物カテゴリの高さおよび被度からバイオマス指数を算出した。各群落における各食物カテゴリの平均バイオマス指数と調査地内の各群落の面積割合をかけあわせ、調査地域全体の食物の供給割合および 1 m²当たりの供給量を推定した。

ニホンカモシカが落葉期に落葉広葉樹の冬芽を採食することは多くの研究で示されているが (Akasaka and Maruyama 1977; 木内ほか 1979; Ochiai 1999)、植物の被度と高さから供給量を推定するバイオマス指数では冬芽の評価が難しく不向きである。そこで、冬季には低木類の雪面基底直径から冬芽の供給量を推定する Ochiai (2009) の方法を用いて食物供給量を推定した。低木類の基底面積とニホンカモシカの食物供給量の関係は以下の式で表される。

$$y = 0.81x - 1.33 \text{ (R}^2 = 0.69, n = 400, P < 0.001)$$

y は log₁₀食物供給量 (g)、x は log₁₀基底面積 (mm²) を示す。各群落において、幅 1m 長さ 10m のベルトトランセクトを 10 個設置し、トランセクト内にある低木類の基底直径をノギスで計測した。また、トランセクト内に露出しているササの枚数をカウントした。カウントしたササの枚数にササの葉一枚の平均重量 (0.231±0.098 g, N=40) を掛け合わせ、ササの供給量とした。調査は 2015 年 2 月に実施した。バイオマス指数と同様に、各群落における落葉広葉樹およびササの平均供給量 (g/m²) と各群落の面積割合をかけあわせ、調査地域全体の食物の供給割合を推定した。

ニホンカモシカの食物選択性を以下の手順で求めた。解析は清田ほか (2005) を参考に、Manly の方法を用いた (Manly et al. 2002)。また、計算法は個体別データが有効で利用可能性は既知ですべての個体に対して同じ場合を用いた (清田ほか 2005)。解析には採食行動が多く観察できた成獣オス 3 個体のバイトカウントデータおよび各季節の食物供給割合のデータを用いた。まず、各月において個体間の食物利用に違いがあるかを判断するため、各月の個体の利用頻度 (バイトカウント数) を用いて一様性の検定をおこなった (清

田ほか 2005)。次に、各月の各食物カテゴリーの利用頻度（バイトカウント数）が、利用可能割合（各食物カテゴリーの供給割合）から予測される期待値と一致しているか χ^2 検定を用いて全体の仮説検定をおこなった。帰無仮説が棄却された季節については、各食物カテゴリーにおける選択性指数 (w_i) を以下 の計算式によって算出した。

$$w_i = r_i / n_i$$

ここで w_i は資源（ここでは食物カテゴリー） i の選択性指数、 r_i は利用された資源 i の割合、 n_i は利用可能な全資源の中の資源 i の割合を示す。ここでの r_i は食物カテゴリー i のバイトカウント数／すべての食物カテゴリーの総バイトカウント数とした。また、 n_i は春および秋においてはバイオマス指数より得られた各食物カテゴリーの供給割合、冬においては落葉広葉樹の雪面基底直径およびササのカウントにより得られた各食物カテゴリーの供給割合とした。もし選択性が存在せず、利用可能な資源の割合に従って利用がおこなわれているとすれば、 w_i は 1 となる。また、 n_i が 2% 以下の食物カテゴリーは選択性を過大評価する可能性が高いため、解析から除外した。各資源の選択性の有無を統計的に評価するため、信頼区画を次式によって求めた。

$$w_i \pm Z_{\alpha/2} \times SE$$

ここで $Z_{\alpha/2}$ は標準正規分布における有意水準 α の棄却点、SE は標準誤差を示す。有意水準 α は 0.05 とした。 w_i が 1 と有意に異なっていれば、資源には選択性があると評価される。なお、いずれの解析においても多重比較には Bonferroni 法を用いた。

2. 2. 2. 火山館における調査方法

調査は火山館（第一章二節）において、2016 年 4 月から 2017 年 10 月にかけて、毎月 7 日間前後おこなった。ニホンカモシカは主に草原で採食をおこない、多くの場合草原の中に顔をうずめた状態で採食するため、詳細なバイト数を記録することが困難であった。ただしニホンカモシカの口元が観察可能なことも多く、採食中に顔を上げた際に食物カテゴリーの

確認ができた。このため、単位時間当たりの各食物カテゴリの採食の有無を記録することにより食性を評価することとした。ニホンカモシカが採食行動を開始したら 1 分間連続して採食行動を観察し（個体追跡サンプリング）、この間に採食された食物カテゴリをワンゼロ記録した（Altmann 1974）。1 分間の観察を 1 バウトとした。ニホンカモシカの採食行動が 1 分に満たず中断された場合もしくは障害物等により観察できなかった場合は観察を中断し、1 分間連続で採食行動が観察されたもののみをデータとして扱った。食物カテゴリは落葉広葉樹、広葉草本、ササ類（主にミヤコザサ）、ササ類以外のイネ科草本（以下、イネ科草本）、シダ類、カラマツ、常緑針葉樹の 7 つに分類した。観察対象は調査期間中に識別された成獣 13 頭（オス 4 頭、メス 9 頭）とした。

各食物カテゴリの採食率（採食が確認されたバウト数／全観察バウト数）に与える季節の影響を評価するため、応答変数を各食物カテゴリの採食の有無（1=採食あり、0=採食なし）、説明変数を季節とし、GLMM によるモデル解析をおこなった。リンク関数は logit、誤差構造は二項分布を仮定した。ランダム効果には同一個体の観察による疑似反復の影響を考慮するため個体を指定した。説明変数が応答変数に与える効果を尤度比検定および Wald 検定により評価した。解析には R を使い、パッケージは lme4（Bates et al. 2015）および car（Fox and Weisberg 2011）を使用した。全ての解析において、有意水準は $P \leq 0.05$ とした。

各群落における食物供給量を推定するために、春（2016 年 4 月）、夏（2016 年 8 月）秋（2016 年 10 月）、冬（2016 年 12 月）に植生調査を実施し、バイオマス指数（高槻 2010）を算出した。各群落において $1\text{m} \times 1\text{m}$ (1m^2) のコドラートをランダムに 20 プロット設置し、各プロットでニホンカモシカの可食部位（地上高 180cm 以下）にある各食物カテゴリの高さ（cm）および被度（ cm^2 ）を計測した。植物群落は第一章二節の分類に従った。植物のカテゴリは食物カテゴリの分類と同様である。各プロットにおける各食物カテゴリの高さおよび被度からバイオマス指数を算出した。各群落における各食物の平均バイ

オマス指数と各群落の面積割合をかけあわせ、調査地域全体の食物の供給割合および 1 m² 当たりの供給量を推定した。

2. 3. 結果

2. 3. 1. 浅間山荘における結果

調査期間中に合計 5868 回の採食バイトをカウントした (表 2.1)。このうち成獣オス 3 個体の採食バイトカウント数が合計 5746 回 (ホッソリ : 2475 回、ナミダ : 2377 回、ダニエル : 894 回) で、全体の 97.9% を占めた。調査期間を通じて落葉広葉樹の採食割合が最も高く、全体の 60% 以上を占めた。シダは秋、冬にそれぞれ 22.0%、18.9% と高い採食割合を占めたが、春は 6.3% と低かった。広葉草本は春、秋にはそれぞれ 10% 以上の採食割合を占めたが、冬には 6.3% に減少した。ササ類およびイネ科 (グラミノイド) の採食割合は全季節において 2% 以下の採食割合で、ほとんど採食されなかった (表 2.1)。

バイオマス指数により推定した各季節の食物供給割合を表 2.2 に示す。春および秋はササ類の割合が最も高く 60% 以上を占めた。ササ類に次いで、春では落葉広葉樹、秋には広葉草本が高い割合を占めた。夏は落葉広葉樹の割合が最も高く、次いでササ類、広葉草本の割合が高かった。冬季は落葉しないササ類が圧倒的に高い割合を占めた。全食物カテゴリを合計した 1 m² あたりのバイオマス指数は夏に最も高く、次いで秋、春、冬と続いた (図 2.1)。

落葉広葉樹の雪面基底直径およびササの枚数から評価した冬季の食物供給割合はササで 21.0%、落葉広葉樹で 79.0% と落葉広葉樹が多くを占めた。調査は多量の降雪の直後にあったため、他の食物カテゴリは積雪に埋まりトランセクト内では検出されなかった。

個体間の食物利用頻度は春および秋に有意に異なったが、冬には有意な差がなかった (春 : $\chi^2 = 15.87$, $df = 8$, $P < 0.05$ 、秋 : $\chi^2 = 56.07$, $df = 8$, $P < 0.05$ 、冬 : $\chi^2 = 10.37$, $df = 8$, $P > 0.05$)。食物供給割合に対する全体の食物の選択性は各季節において有意に確認さ

れた（春： $\chi^2 = 88.1$, $df = 12$, $P < 0.01$ 、秋： $\chi^2 = 97.88$, $df = 12$, $P < 0.01$ 、冬： $\chi^2 = 72.5$, $df = 12$, $P < 0.01$ ）。各食物カテゴリの選択性指数および解析結果を表 2.3 に示す。落葉広葉樹は春および秋において有意に選択されており、広葉草本は春に選択、秋と冬に忌避された。ササは冬に有意に忌避された。

2. 3. 2. 火山館における結果

春、夏、秋、冬にそれぞれ、1326 バウト、311 バウト、363 バウト、438 バウト、合計 2438 バウトの採食行動を観察した。年間を平均した採食率は広葉草本（46.0%）およびイネ科草本（43.4%）で顕著に高く、他の項目はすべて 10%未満（落葉広葉樹；4.9%，ササ；7.8%，カラマツ；3.3%，常緑針葉樹；1.4%）だった。ただし、各食物カテゴリの採食率は季節により顕著に変化した（図 2.2）。春はイネ科、夏および秋は広葉草本が特に採食率が高かった。冬には広葉草本の採食率が著しく低下し、落葉広葉樹、針葉樹、ササ類の採食率が増加し、各項目の採食率が近い値を示した（図 2.2）。モデル解析の結果、季節により有意に採食率が変化した食物カテゴリは広葉草本（GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 350.6$, $df = 3$, $P < 0.001$ ）とイネ科草本（GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 306.8$, $df = 3$, $P < 0.001$ ）、落葉広葉樹（GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 48.2$, $df = 3$, $P < 0.001$ ）、ササ類（GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 32.6$, $df = 3$, $P < 0.001$ ）、カラマツ（GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 39.5$, $df = 3$, $P < 0.001$ ）だった。広葉草本は夏、秋、春、冬の順に採食率が有意に高かった（表 2.4）。イネ科草本は秋、冬に比べて春に有意に高く、夏に有意に低かった（表 2.4）。ササ類およびカラマツは他の季節に比べて冬に有意に高かった。他の採食カテゴリは季節による有意な効果はなかった。

調査地域内における食物供給割合を表 2.5 に示す。春から秋にかけてはササ類の割合が最も高く、次いでイネ科および広葉草本の割合が高かった。冬には常緑針葉樹のみしか検出されなかった。全食物カテゴリを合計した 1 m²あたりのバイオマス指数は夏に最も高く、春と秋にはほぼ同量、冬には急激に減少した（図 2.1）。

2. 4. 考察

浅間山荘における環境中の食物供給割合は春と秋にはササ類に、夏と冬には落葉広葉樹に偏っていた。これに対し浅間山荘におけるニホンカモシカの食性は落葉広葉樹がすべての季節において高い採食割合を占め、ササ類を含むグラミノイドをほとんど採食しなかった。広葉草本およびシダ類は各季節に 5%から 20%前後の利用が確認された。また、食性の大きな季節変化はほとんど確認されなかった。食物の選択性では、春および秋において落葉広葉樹を選択的に採食していることが示された。冬は落葉広葉樹の有意な選択が確認されなかったが、ササ類の選択性指数に比べて落葉広葉樹の選択性指数は高い値を示した(表 2.3)。冬季においても積雪直後でなければ日当たりの良い斜面などでササ類が利用可能であるものの、冬季の食物供給量の調査は積雪の直後に実施したため、ササ類のほとんどは積雪の下に埋没した状況であった。このため落葉広葉樹の供給割合は過大評価である可能性が高く、冬においても落葉広葉樹を選択的に利用していた可能性が十分に考えられた。一方、冬季のササ類の供給割合は過小評価である可能性が高いにもかかわらず、有意な忌避が確認され、他の季節にもほとんど利用がされなかった。広葉草本は葉が芽吹いた直後の春に選択的に利用され、葉が枯れ始める秋には忌避されることが示された。これらのことから、浅間山荘におけるニホンカモシカは年間を通じて落葉広葉樹を、季節的に広葉草本を選択的に採食するブラウザーであることが示唆された。これらの結果はこれまで数多くおこなわれてきた落葉広葉樹林帯におけるニホンカモシカの食性研究と類似した傾向を示し(Ochiai 1999; Kobayashi and Takatsuki 2012; Asakura et al. 2014; Endo et al. 2017)、森林に生息するニホンカモシカの採食生態がブラウザーであることを支持した。

火山館における環境中の食物供給割合は、春から秋にかけてササおよびその他のイネ科草本に偏り、広葉草本は一定の割合で存在した(表 2.5)。冬季には供給量が他の季節の 1/15 以下にまで減少し(図 2.1)、食物供給割合は常緑針葉樹のみしか検出されなかった。これに対し火山館におけるニホンカモシカの食性は春にはイネ科草本、夏から秋にかけて広葉

草本が特に重要であり、冬には広葉草本およびイネ科草本とともに落葉広葉樹やカラマツ、シラビソなどの常緑針葉樹、ササ類など多様な食物を利用し、季節により主要な採食物が劇的に変化した。

有蹄類が生息環境中のどの食物を選択するかは、食物中のタンパク質や繊維質などの栄養成分や、食物供給量などにより決まると考えられる（Owen-Smith and Novellie 1982; Tixier and Duncan 1997; Bergman et al. 2001）。春から夏、秋にニホンカモシカの主要食物がイネ科草本から双子葉草本に変化した、イネ科草本と広葉草本の供給量に大きな差のない春にイネ科草本が主に利用されることや広葉草本の供給量が急激に減少する秋にも広葉草本が主に利用されたことから、食物供給量との関係性は不明瞭だった。このため、各食物の栄養価が食性の変化と関係している可能性が考えられる。今後、各食物カテゴリもしくは食物種の栄養成分等の調査が求められる。

冬季の食物供給量は草原のほとんどが積雪に埋まるため、植生調査では常緑針葉樹のみしか検出されなかったが、強い風を受けて積雪が飛ばされる崖や岩場付近の一部ではイネ科草本、広葉草本、落葉広葉樹、ササ類が利用可能であった。調査ではこのような場所にアプローチするのが不可能であったため、食物供給量のデータの取得ができなかった。ただし、このような場所は調査地全体の5%未満であり、供給量としてはごくわずかであったと推察される。秋から冬にかけて広葉草本の採食率は供給量の激減に伴い減少したのに対し、春から秋にかけてほとんど採食されなかったササ類、落葉広葉樹、カラマツおよび常緑針葉樹は冬に頻繁に採食された。春から秋にほとんど利用されないこれらの食物カテゴリはイネ科草本および広葉草本に比べて積雪に埋まりにくく、冬季でも利用が可能であった。広葉草本およびイネ科草本は冬季に食物供給が著しく制限されるため、草原が利用可能な時期にほとんど利用しない低質な食物の利用を余儀なくされていると考えられた。

ニホンカモシカの食性は生息環境に応じて著しく異なった。浅間山荘においては落葉広葉樹が特に重要であり、季節変化がほとんどなかったのに対し、火山館ではイネ科および広

葉草本が重要であり、その採食率は食物供給の変化に伴い著しく変化した。浅間山荘では、落葉広葉樹が年間通じて安定して利用可能であるのに対し、火山館では落葉広葉樹の供給は少なく、広葉草本およびイネ科草本の供給が多い。さらに火山館の植生の季節変化は非常に激しく、積雪により冬季はほとんどの食物の利用が制限される。これらの環境の違いが食性の違いに反映されたと考えられた。火山館において確認されたこれらの食性はこれまで落葉広葉樹林帯でおこなわれてきたニホンカモシカの食性研究では報告されておらず、亜高山帯風衝草原におけるニホンカモシカの食性が落葉広葉樹林帯における食性と異なること、また食物資源の季節変化に応じて食性を柔軟に変化させることが初めて示された。

火山館において確認されたイネ科草本の季節的な採食および食性の柔軟な季節変化は、シロイワヤギ (Rideout 1974; Fox and Smith 1988; Laundre 1994) やピレネーシャモア (Gracia-Gonzalez and Cuartus 1996; Pérez-Barbería et al. 1997) 、アルプスシャモア (Bertolino et al. 2009) などの開けた山岳を生息環境とする近縁種でも報告されている。また、より近縁であるゴール属においても同様にイネ科の頻繁な採食および柔軟な食性が報告されている (Green 1987; Mishra and Jonshingh 1996; Chaiyarat et al. 1999; Wu et al. 2005; Ilyas and Khan 2003; Fakhar - i - Abbas et al. 2008) 。これらの柔軟な採食生態は高標高地の草原における激しい食物供給の季節変化に対する適応だと考えられている (Schaller 1977) 。火山館の生息環境はこれらの近縁種の生息環境に類似した季節変化の激しい高標高地の草原環境であることから、本結果は高山帯の草原環境が柔軟な採食生態の発達を促進することを支持した (Schaller 1977) 。また、森林性でブラウザーであると考えられてきたニホンカモシカが、環境に応じて近縁種にみられる高山帯に適応的な採食生態を併せ持つことが初めて示された。

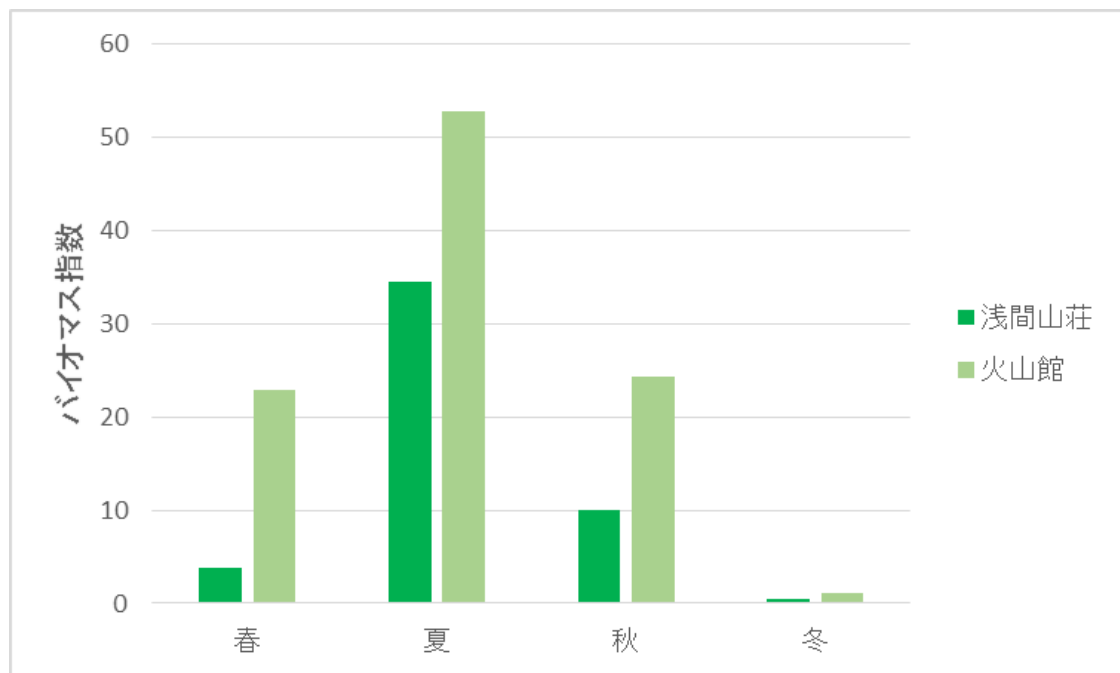


図 2.1 各植物群落における平均バイオマス指数および調査範囲内の群落割合から推定した、浅間山荘および火山館における 1m²当たりの植物の総資源量 (バイオマス指数)。

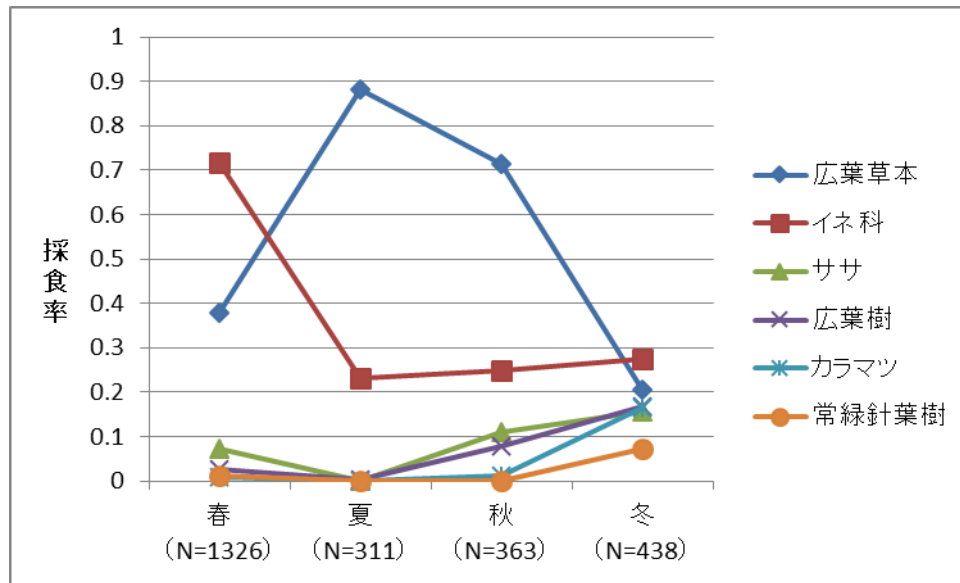


図 2.2 火山館のニホンカモシカにおける各食物カテゴリの採食率の季節変化。採食率（採食が確認されたバウト数／全観察バウト数）は一分間の直接観察を 1 バウトとし、その間の各食物カテゴリの採食の有無を記録し算出した。

表2.1 浅間山荘のニホンカモシカにおける各食物カテゴリの採食バイト割合(%)。

	春 N=2623	秋 N=2400	冬 N=845	春・秋・冬 N=5868
落葉広葉樹				
葉	78.0	59.3	6.7	60.1
果実	0.0	1.1	0.0	0.5
冬芽	1.8	0.8	62.5	10.1
落葉	0.0	1.4	5.0	1.3
落葉広葉樹合計	79.7	62.7	74.2	71.9
広葉草本				
葉・茎	11.8	15.4	6.3	12.5
花	0.8	0.0	0.0	0.3
広葉草本合計	12.6	15.4	6.3	12.8
グラミノイド				
ササ類	0.0	0.0	0.6	0.1
その他イネ科	1.6	0.0	0.0	0.7
グラミノイド合計	1.6	0.0	0.6	0.8
シダ類	6.3	22.0	18.9	14.5

表 2.2 各植物群落におけるバイオマス指数および調査地内の群落割合から推定した、浅間山荘における各季節の各食物カテゴリーの供給割合（％）。

	春	夏	秋	冬
ササ類	75.1	32.7	64.4	83.3
その他イネ科	0.5	1.0	4.0	1.7
広葉草本	4.0	21.9	22.0	12.0
針葉樹	0.2	0.0	1.6	0.0
落葉広葉樹	19.7	42.7	5.5	2.8
シダ類	0.2	1.7	2.4	0.0

表 2.3 浅間山荘のニホンカモシカにおける食物選択性の解析結果。選択性指数が 1>は選択、1<は忌避、1 はランダムを意味する。有意差の+は有意に選択、-は有意に忌避、なしは選択性なしを意味する。

春	広葉樹	広葉草本	ササ
選択性指数	3.8	3.0	0
Bonferroni の補正 95% による信頼区画	(3.79–3.76)	(2.95–2.94)	(0–0)
有意差	+	+	–
秋	広葉樹	広葉草本	ササ
選択性指数	11.4	0.7	0
Bonferroni の補正 95% による信頼区画	(11.49–11.21)	(0.72–0.71)	(0–0)
有意差	+	–	–
冬	広葉樹	ササ	
選択性指数	1.0	0.0	
Bonferroni 信頼区画+	(1.00–0.94)	0.0	
Bonferroni 信頼区画–	0.9	(0.028–00.27)	
有意差	+	–	

表 2.4 火山館のニホンカモシカにおける各食物カテゴリーの採食率に与える季節の影響の解析結果（GLMM, 応答変数＝各食物カテゴリーの採食率、説明変数＝季節、誤差構造＝二項分布、リンク関数＝logit、ランダム効果＝個体）。すべての解析において秋をレファレンスとした。

広葉草本

説明変数	係数	z	stdError	p
春	-1.70	0.15	-11.6413	<0.001
夏	1.24	0.22	5.55	<0.001
冬	-2.48	0.19	-12.797	<0.001

イネ科草本

説明変数	係数	z	stdError	p
春	1.89	0.15	12.53	<0.001
夏	-0.50	0.20	-2.47	<0.05
冬	0.19	0.19	1.03	0.30

ササ類

説明変数	係数	z	stdError	p
春	0.07	0.24	0.31	0.76
夏	-0.36	<0.001	0	1
冬	1.27	0.29	4.46	<0.001

落葉広葉樹

説明変数	係数	z	stdError	p
春	-0.46	0.38	-1.20	0.23
夏	-2.01	0.80	-2.51	<0.05
冬	1.31	0.33	4.01	<0.001

カラマツ

説明変数	係数	z	stdError	p
春	-1.53	0.51	-3.03	<0.01
夏	-29.06	362.04	-0.08	0.94
冬	1.18	0.39	3.04	<0.01

表 2.5 各植物群落におけるバイオマス指数および調査地内の群落割合から推定した、火山館における各季節の各食物カテゴリの供給割合（％）。

	春	夏	秋	冬
ササ類	46.2	33.6	54.0	0.0
その他イネ科	18.9	29.3	32.5	0.0
広葉草本	11.9	29.0	7.8	0.0
カラムツ	3.5	3.0	1.6	0.0
常緑針葉樹	16.0	2.1	2.4	100.0
落葉広葉樹	3.5	3.0	1.6	0.0

3. 対捕食者行動

3. 1. 序

生物がいかにして捕食を避けるかは適応度に直結する問題であるため、動物は身を守るための適応である防衛を多様に進化させてきた (Cott 1940; Edmunds 1974; Caro 2005)。大型草食獣である有蹄類は大型食肉目等の典型的な被食者であり、対捕食者行動として様々な視覚信号や音声信号、防衛行動、群れ行動を示すことが知られている (Walther 1984)。これらの対捕食者行動は開放的な草原などに生息する種と閉鎖的な森林などに生息する種で異なることが示唆されている (Estes 1974; Jarman 1974)。草原性の種では、ストッティング (stotting, FritzGibbon and Fanshwe 1988) やテイルフリッキング (tail-flicking, Stankowich 2008) などの視覚信号、バンチング (bunching, Lingle 2001) やスキヤッターリング (scattering, Caro and FreitzGibbon 1992)、グループアタック (group attack, Estes 1991) などの群れ行動が発達する傾向にある。これに対し森林性の種ではフリーズ (freeze, Estes 1991) や藪への逃避 (fleeing into bushes, Estes 1974) など、より目立たない対捕食者行動が発達する傾向にある。森林性の種は見通しの悪い環境に生息するため、捕食者からの発見を最小限にするために隠蔽的な対捕食者行動が発達したと考えられている (Jarman 1974; Brashares et al. 2000; Caro et al. 2004)。また、森林性の種に見られる小さな体サイズや単独性などの性質は隠蔽の効果を高めていると考えられる (Caro et al. 2004)。有蹄類において多様にみられるこれらの対捕食者行動は、どのような状況でこれらの行動が発現するかを観察することにより、その機能や適応的意義について詳細な検討がされてきた (e.g., Lagory 1987; FitzGibbon and Fanshawe 1988; FitzGibbon 1994; Stankowich and Coss 2007)。しかし、これらの研究は観察の容易な草原性の種を対象にしたものがほとんどで、ニホンカモシカのような森林性の種では観察の難しさからほとんど検討されていない。

フリーズ行動は捕食者の接近時に立ったままもしくは座ったまま身動きをとらない行動

であり、背景に紛れて捕食者からの発見を避ける機能があると考えられている (Smythe 1977; Caro et al. 2004)。この対捕食者行動はブルーダイカー (*Cephalophus monticola*, Estes 1991) やキルクディクディク (*Madoqua kirkii*, Hendrichs and Hendrichs 1971)、ヨツヅノレイヨウ (*Tetracerus quadricornis*, Sharma et al 2009) などの小型のウシ科やホエジカ (*Muntiacus reevesi*, Eisenberg 1974) などの小型のシカ科動物に頻繁にみられる。Hendrichs and Hendrichs (1971) はキルクディクディクの対捕食者行動が捕食者タイプに応じて変化することを報告している。遭遇した捕食者がブチハイエナ (*Crocuta crocuta*) やリカオン (*Lycaon pictus*) などの追尾型捕食者 (courser) であるとき、キルクディクディクは頻繁にフリーズする。これに対し、捕食者がヒョウ (*Panthera pardus*) やカラカル (*Felis caracal*) などの忍び寄り型捕食者 (stalker) であるとき、キルクディクディクはすぐさま逃走する。また、Croes et al. (2007) はブルーダイカーのフリーズ行動の発現頻度が人による狩猟圧の程度により異なることを報告している。このように捕食者に応じたフリーズ行動の変化に着目した研究はいくつかあるものの (Hendrichs and Hendrichs 1971; Croes et al. 2007)、見通しや群れサイズなどの周囲の状況とフリーズ行動の関係について着目した研究はない。フリーズ行動の機能が隠蔽であるならば、捕食者から目立つ群れでの条件下や見通しの良い条件を避け、捕食者からより発見されにくい状況でより頻繁にフリーズ行動が発現すると予測される。つまり、森林性の種は茂った藪の中や単独でいる時ほど頻繁にフリーズすると予測される。

ニホンカモシカの生息する落葉広葉樹林帯は群落の構成によって見通しが異なり、冬季には落葉するため見通しの季節変化も大きい。このため、ニホンカモシカは見通しの違いとフリーズ行動の発現との関係を検討するのに適した材料である。さらにニホンカモシカは基本的に単独性であるが、時折2~4頭の群れを形成するため (Kishimoto and Kawamichi 1996)、群れサイズがフリーズ行動に与える影響を評価することも可能である。そこで、本章の第一の目的は環境の見通し条件および群れサイズがフリーズ行動の発現に与える影響

を評価することとした。

ところで、ニホンカモシカの主な生息環境が落葉広葉樹林帯の森林であるのに対し、ヤギ亜科に属する近縁種の多くは急峻な崖や岩場などを含む開けた山岳を生息環境としている (e.g., ピレネーシャモア, *Rupicapra pyrenaica ornata*, Lovari and Cosentino 1986; ビッグホーンシープ, *Ovis canadensis*, Berger 1991; シロイワヤギ, *Oreamnos americanus*, Gross et al. 2002; バーラル, *Pseudois nayaur*, Namgile et al. 2004; アルプスアイベックス, *Capra ibex* Grignolio et al. 2007; ゴーラル, *Naemorhedus griseus*, Chen et al. 2012)。これらの種は急峻な地形に適応的な太く短い四肢を持ち (Schaller 1977, Festa-Bianchet and Cote 2008)、足場の不安定な崖や岩場を頻繁に利用することが知られている (Schaller 1977)。急峻な地形は捕食者からの避難場所として利用され (Mishra and Jonshingh 1996, Grignolio et al. 2007, Hamel and Cote 2007)、捕食者に遭遇した際に急峻な地形に逃避することは多くのヤギ亜科動物にとって重要な対捕食者戦略であると考えられる。Bleich (1999) はビッグホーンシープにおいて、地形と捕食者からの逃避行動の関係を検討した。ビッグホーンシープは平らな地形で捕食者のコヨーテ (*Canis latrans*) に出会うとすぐさま逃避するのに対し、急峻な地形ではほとんど逃避行動をおこなわなかった。さらに急峻な地形において、マウンテンシープがコヨーテに対し攻撃行動をとることが観察された。これらの結果は急峻な地形においてマウンテンシープがより捕食されにくいことや捕食者よりも優勢に立つことを示唆した。

ニホンカモシカの生息環境のほとんどが森林であり、その食性 (Ochiai 1999, Endo et al. 2017) や社会構造 (Ochiai and Susaki 2002, Kishimoto 2003) も森林に適応的な性質であると考えられているが、ニホンカモシカも近縁種と同様に太く短い四肢を持ち (Schaller 1977)、急峻な地形を頻繁に利用することが知られている (Ishida et al. 1993, Nowicki and Koganezawa 2001, Doko and Chen 2013)。このため、ニホンカモシカにおいても地形が対捕食者戦略において重要である可能性があり、マウンテンシープ同様に地形に応じて危

険に対する反応が異なることが予測される。また、前述のようにニホンカモシカは森林に適応的な形質を持つ。森林性有蹄類であるノロジカ (*Capreolus capreolus*) では見通しが良いほど頻繁に逃避行動が発現することが知られており (de Boer et al. 2004)、ニホンカモシカの逃避行動においても見通しが影響している可能性が考えられる。そこで、本章の第二の目的は地形および見通しがニホンカモシカの逃避行動に与える影響を評価することとした。

ニホンカモシカの捕食者となりえる動物としてツキノワグマ (*Ursus thibetanus*) があげられ (Ochiai 2015)、実際に調査地である長野県浅間山ではツキノワグマによるニホンカモシカへの追いかけが観察されている。しかし、ニホンカモシカとツキノワグマの交渉を観察することは非常にまれであるため、野生の捕食者に対するニホンカモシカの行動を観察するのは容易ではない。一方、調査地には観察者を危険とみなし、ツキノワグマに対すると同様に警戒や逃避行動をとるニホンカモシカが多数生息している。また、有蹄類における対捕食者行動の研究において、人間を捕食者と仮定した研究が数多くおこなわれている (e.g., LaGory 1987; Caro 1994; Reby et al. 1999; Stankowich and Coss 2006; Stankowich 2008)。そこで、本章においても観察者を捕食者と仮定して調査をおこなった。

3. 2. 方法

調査は浅間山荘において (第一章一節)、2012 年 4 月から 2014 年 5 月にかけて合計 68 日間おこなった。季節区分は 11 月から 3 月までを落葉期、4 月から 10 月までを展葉期とした。薄明薄暮を含まない日中 (8 時から 16 時) に調査範囲内を任意に踏査し、発見したニホンカモシカを観察した。ニホンカモシカを発見したら、発見したニホンカモシカの個体名、群れサイズ、観察者から個体までの距離、ニホンカモシカの行動パターン、警戒行動の持続時間、個体がいた見通しタイプおよび地形タイプ (第一章一節) を記録した。ニホンカモシカの観察には双眼鏡 (×10) および望遠鏡 (×25–50) を用いておこなった。発見時に

識別ができなかった個体および未識別の個体は不明個体と記録した。群れの定義は複数個体が 20m 以内に存在した時とした。観察者からニホンカモシカまでの距離はデジタル距離計 (COOL SHOT 30, Nikon, 東京都港区) および目測により記録した。ニホンカモシカとの遭遇時の距離はおおよそ 15m から 80m だった。有蹄類におけるフリーズ行動の定義はこれまで曖昧であり一般的な定義づけがされていないため (Caro et al. 2004; Croes et al. 2007; Sharma et al. 2009)、本研究では警戒行動の持続時間および警戒後の行動により、各行動パターンの定義づけをおこなった。これにより行動パターンは走って観察者から逃げる (逃避)、歩いて観察者から離れる (歩行移動)、観察者を気にせずに採食もしくは休息をおこなう (採食・休息)、警戒姿勢を解かず持続する (フリーズ) の 4 パターンに分類した。警戒の強度は逃避、歩行移動、採食・休息の順に強いとみなした。

全ての統計解析には R 3.4.1 (R Core Team 2017)を用いた。フリーズの発現に与える季節、見通しタイプ、群れサイズおよびこれらの交互作用の影響を評価するために、一般化線型混合モデル (generalized linear mixed models, 以下 GLMM) による解析をおこなった。応答変数をフリーズの発現確率 (1 = freezing, 0 = no freezing)、説明変数を季節 (展葉期 or 落葉期)、見通しタイプ (閉鎖環境 or 開放環境)、群れサイズおよびこれらの交互作用 (季節 × 見通しタイプ, 季節 × 群れサイズ, 見通しタイプ × 群れサイズ, 季節 × 見通しタイプ × 群れサイズ) とした。リンク関数は logit、誤差構造は二項分布とした。ランダム効果には、同一個体もしくは同一個体から構成される群れからの疑似反復の影響を考慮するため、個体および個体の組み合わせを指定した。不明個体および不明の群れ構成は同一の個体および同一の群れとして扱った。各説明変数が応答変数に与える効果を尤度比検定により評価した。解析には R のパッケージである lme4 (Bates et al. 2015) および car (Fox and Weisberg 2011) を用いた。

地形タイプ、見通しタイプ、季節が逃避、歩行移動および採食・休息の発現確率 (1 = yes, 0 = no) に与える影響を評価するために GLMM による解析をおこなった。応答変数を各行

動パターンの発現確率、説明変数を地形タイプ・見通しタイプ・季節、リンク関数をロジット、誤差構造を二項分布とした。ランダム効果には、同一個体もしくは同一個体から構成される群れからの疑似反復の影響を考慮するため、個体および個体の組み合わせを指定した。不明個体および不明の群れ構成は同一の個体および同一の群れとして扱った。説明変数が各応答変数に与える効果を尤度比検定により評価した。解析には R のパッケージである lme4 (Bates et al. 2015) および car (Fox and Weisberg 2011) を用いた。なお全ての解析において、有意水準は $P \leq 0.05$ とした。

3. 3. 結果

合計 221 回ニホンカモシカに遭遇した。このうちフリーズ、逃避、歩行移動、採食・休息はそれぞれ 28 回、134 回、23 回、36 回観察された (表 3.1)。ニホンカモシカが逃避および歩行移動、採食・休息をおこなうときはほとんどの場合警戒時間がごく短く (平均 \pm SD = 5.4 ± 5.9 秒, $N = 193$)、最長で 52 秒だった。ニホンカモシカがフリーズする際の警戒行動の持続時間は最長で 2 時間 15 分、最短で 5 分であり (平均 \pm SD = 1680.8 ± 2047.9 秒, $N = 28$)、ニホンカモシカがフリーズした場合すべての例でこちらから観察を打ち切った。

フリーズは体の一部もしくはほぼ全体が植物などの障害物に隠れた状態でおこなわれた。フリーズは展葉期および落葉期の両季節において発現したが、落葉期 (5.2% of 129 sightings) に比べ展葉期 (22.8% of 92 sightings) に有意に多く発現した (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 13.99$, $df = 1$, $P < 0.001$)。見通しタイプのモデル解析において、有意な差はなかったものの (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 0.00$, $df = 1$, $P = 0.99$)、フリーズは閉鎖環境でのみで発現した (14.3% of 196 sightings)。また、群れサイズにおけるモデル解析においても有意な差はなかったものの (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 0.00$, $df = 1$, $P = 0.99$)、フリーズは単独時のみ発現した (15.2% of 184 sightings)。各交互作用はフリーズの発現に対し有意な効果はなかった (GLMM, 尤度比検定, 季節 \times 見通しタイプ \times 群れサイズ: $\chi^2 =$

0, $df = 1$, $P = 0.99$; 季節 \times 見通しタイプ: $\chi^2 = 0$, $df = 1$, $P = 0.99$; 季節 \times 群れサイズ: $\chi^2 = 0$, $df = 1$, $P = 0.99$; 見通しタイプ \times 群れサイズ: $\chi^2 = 0$, $df = 1$, $P = 0.99$)。各季節、各見通しタイプ、群れサイズにおけるフリーズの発現をフィッシャーの直接確率検定により評価したところ、それぞれ展葉期 ($\chi^2 = 13.9$, $df = 1$, $P < 0.01$)、閉鎖環境 ($\chi^2 = 4.09$, $df = 1$, $P < 0.05$)、単独時 ($\chi^2 = 5.38$, $df = 1$, $P < 0.05$) に有意にフリーズが発現した。

逃避の発現確率は地形タイプ、見通しタイプ、季節から有意な効果を受けており (GLMM, 尤度比検定, 地形タイプ: $\chi^2 = 24.7$, $df = 2$, $P < 0.01$; 見通しタイプ: $\chi^2 = 6.4$, $df = 1$, $P < 0.05$; 季節: $\chi^2 = 21.3$, $df = 1$, $P < 0.05$)、急斜面よりも平坦地で、閉鎖環境よりも開放環境で、展葉期よりも落葉期で有意に逃避行動が発現した (表 3.2)。歩行移動はどの説明変数からも有意な効果を受けていなかったが、平坦地よりも緩斜面および急斜面で頻繁に発現する傾向にあった (表 3.2)。採食・休息の発現確率に与える地形、植生、季節の影響は、いくつかの欠損値のため GLMM によるモデル解析がおこなえなかったが、急斜面ほど発現確率が高く、平坦地では発現しなかった。また、閉鎖環境および展葉期によく発現する傾向にあった (表 3.1)。各地形タイプ、見通しタイプにおける採食・休息の発現をフィッシャーの直接確立検定により評価したところ、それぞれ急斜面 ($\chi^2 = 20.2$, $df = 2$, $P < 0.001$)、閉鎖環境 ($\chi^2 = 6.58$, $df = 1$, $P < 0.05$) で有意に発現した。

3. 4. 考察

フリーズは森林に生息する単独性で体サイズが小さい有蹄類や (Brashares et al. 2000; Caro et al. 2004)、体色が隠蔽色である有蹄類によくみられることから (Stoner et al. 2003)、捕食者からの隠蔽の機能があると考えられてきた。しかし、その生息環境や生態的特徴による観察の難しさから、フリーズが発現する詳細な状況についてはほとんど検討されておらず、その機能や適応的な意義については不明な点が多かった。本結果は森林性有蹄類であるニホンカモシカが見通しの悪い展葉期にフリーズが頻繁に発現する傾向を示した。また、開

放環境におけるフリーズの観察回数の少なさからモデル解析による有意差はなかったものの、見通しの悪い閉鎖環境でのみフリーズが発現することが示された。このことはニホンカモシカがより見通しが悪く、捕食者から発見されづらい状況でフリーズしている可能性を示唆する。さらに、群れにおけるフリーズの観察回数の少なさからモデル解析による有意差はなかったものの、ニホンカモシカが単独にいるときによりフリーズが発現することが示唆された。これは、群れにいる時よりも単独時のほうがより捕食者から発見されにくいことと関係している可能性がある。これらの結果はニホンカモシカにおけるフリーズ行動の機能は捕食者からの発見回避であることを示唆し、フリーズの機能が隠蔽にあるというこれまでの仮説（Caro et al. 2004）を強く支持した。

ただし、本調査におけるニホンカモシカのフリーズの発現頻度は全観察例中の 12.7%と少なかった。落葉期や開放環境での見通しは非常に良いため、ニホンカモシカの見落としは少ないと考えられるが、展葉期の閉鎖環境では見通しが非常に悪いため、フリーズしているニホンカモシカの発見が難しく、見落としをしていた可能性がある。このことからフリーズの発現頻度を過小評価していた可能性が考えられる。また、数頭のニホンカモシカは人に対する警戒心が弱く、このような個体ではフリーズ行動が観察されなかった。キルクディクディクやブルーダイカーでは捕食者に応じてフリーズの発現頻度を変化させることが知られており（Hendrichs and Hendrichs 1971; Croes et al. 2007）、各個体の人への認識や警戒心の違いがフリーズの発現に影響していたと考えられる。これは人を仮想の捕食者とした研究の限界であり、今後は野生の捕食者とニホンカモシカの交渉を観察することが求められる。

ニホンカモシカの逃避行動は地形により異なり、地形が平坦なほど頻繁に逃避し、急峻なほど落ち着いた行動をとった。このことはニホンカモシカが急峻な地形でより捕食者から逃れることに長けており、逆に平坦地ではより捕食されやすく危険である可能性を示唆する。Akasaka (1974) は野犬に対するニホンカモシカの逃避行動を観察し、ニホンカモシカ

が野犬に追われると急峻な崖に逃げることを報告している。また、長野県浅間山の高山帯風衝草原において、ツキノワグマに追われたニホンカモシカが急峻な崖に逃げるのが観察されている（高田隼人 未発表）。これらの観察例は、急峻な地形が捕食の危険を低下させるという本研究の結果を支持する。ニホンカモシカと近縁であるヤギ亜科の多くの種が急峻な崖や岩場を含む開けた山岳に生息し（Schaller 1977）、こうした急峻な地形が捕食回避のために非常に重要であると考えられている（Mishra and Jonshingh 1996, Grignolio et al. 2007, Hamel and Cote 2007）。ニホンカモシカの生息環境の多くは森林であり、他のヤギ亜科に比べて崖や岩場は生息地に多くないものの、系統的な背景および日本の起伏の激しい山地がニホンカモシカに急峻な地形を逃避場所とする対捕食者戦略をもたらしたと考えられる。また、この戦略はニホンカモシカの太く短い四肢という急峻な地形に適応的な形態により支持されていると考えられる（Schaller 1977, Festa-Bianchet and Cote 2008）。

一方、ニホンカモシカの逃避行動は見通しタイプおよび季節の影響も受けていた。開放植生および落葉期に逃避行動の発現頻度が高かったことから、見通しの良い状況ほど頻繁に逃避することが示唆された。このことは、ニホンカモシカが見通しの悪い状況でより捕食者から逃れることに長けており、逆に見通しの良い環境ではより捕食されやすく危険である可能性を示唆する。ダイカー族やドワーフアンテロープ族に代表される小型の森林性有蹄類の多くは捕食者に遭遇した際、見通しの悪い藪の中に逃げ込む行動をとることが知られており、見通しの悪い隠れ場所が捕食回避のために重要である（Estes 1974; Jarman 1974）。ニホンカモシカにおいても他の森林性有蹄類と同様に見通しの悪い隠れ場所が捕食回避に重要であると推察される。

本章により、ニホンカモシカが地形や見通し、群れサイズなどの状況に応じて捕食者に対する行動を変化させている事が明らかとなった。また、森林環境に適応的な隠蔽的対捕食者戦略と他のヤギ亜科に見られるような急峻な地形を利用した対捕食者戦略を併せ持つことが示された。

表 3.1 浅間山荘のニホンカモシカにおける、各地形タイプ、季節、見通しタイプでの警戒後の各行動パターンの観察例数。

季節		展葉期						落葉期					
見通しタイプ		開放			閉鎖			開放			閉鎖		
行動パターン		逃避	歩行	休息 採食	逃避	歩行	休息 採食	逃避	歩行	休息 採食	逃避	歩行	休息 採食
地形タイプ	平坦地	2	0	0	10	0	0	6	0	0	27	0	0
	緩斜面	2	0	0	11	2	2	4	0	0	34	0	7
	急斜面	1	5	0	12	11	13	3	2	0	22	3	14

表 3.2 浅間山荘のニホンカモシカにおける地形タイプ、見通しタイプおよび季節が警戒後の各行動パターンの発現確率に与える影響の解析結果（GLMM、応答変数＝各行動パターンの発現の有無、説明変数＝地形タイプ、見通しタイプ、季節、誤差構造＝二項分布、リンク関数＝logit、ランダム効果＝個体）。すべての解析において平坦地、閉鎖環境および落葉期をレファレンスとした。

逃避				
説明変数	係数	z	stdError	p
緩斜面	-1.59	0.92	-1.73	0.08
急斜面	-3.78	0.89	-4.27	<0.001
開放環境	2.59	1.03	2.53	<0.05
展葉期	-3.04	0.66	-4.62	<0.001
歩行				
説明変数	係数	z	stdError	p
緩斜面	17.36	3968.38	0.00	1.00
急斜面	19.47	3968.38	0.01	1.00
開放環境	2.07	0.72	2.87	<0.01
展葉期	1.93	0.64	3.01	<0.01

4. 生息地選択

4. 1. 序

生息環境において捕食の危険や食物の分布は一樣ではなく、動物がその中でどのような環境を選択するかは適応度に影響を与える重要な問題である (Rosenzweig 1981)。有蹄類においても生息地選択に影響する生態的要因の研究が数多くおこなわれてきた。大型食肉目の被食者である有蹄類の生息地選択の決定要因は食物の量や質だけではなく (van Beest et al. 2010)、捕食回避のためのカバー (Tufto et al. 1996) や種特有の避難場所 (Fox et al. 1992) が重要であると考えられている。また、これらの生息地選択を決定する生態的要因は空間スケールに応じて異なると考えられるため (Bailey et al. 1996; Boyce et al. 2003)、大スケールから小スケールへと階層的に生息地選択を考える必要がある (Senft 1987; Wiens 1989)。有蹄類の生息地選択においてよく用いられるスケールとして 1) ある地域の中でどの景観に行動圏を構えるか? (大スケール)、2) 行動圏の中のどの環境を利用するか? (中スケール)、3) ある群落の中でどのような場所もしくは食物を利用するか? (小スケール) があげられる (Senft 1987; Masse and Cote 2009; van Beest 2010)。大スケールでの生息地選択は季節移動をおこなう種や遊動的な行動圏を持つ種で考慮する必要性が高く、中・小スケールの選択に比べて選択の機会が少ない (Senft 1987)。有蹄類における最近の研究では、大スケールの生息地選択はより個体の適応度に大きな影響を与える生態的要因に影響を受け (例えば捕食圧)、中、小スケールの生息地選択は適応度に対する影響の少ない生態的要因 (例えば食物要求や気候条件) に影響を受けることが示唆されている (Rettie and Massier 2000; Dussault et al. 2005)。

これらの生息地選択に関する研究は、季節的な移動をおこなうもしくは遊動的な行動圏を持つ大型の有蹄類を対象としたものがほとんどであり (Rettie and Massier 2000; Dussault et al. 2005)、定住的で比較的小さな行動圏を持つ森林性有蹄類ではほとんど研究されていない。こうした森林性の有蹄類の多くは資源なわばりを形成し、年次的・季節的に

移動をほとんどおこなわない (Estes 1991)。このため定住的な森林性有蹄類の生息地選択を検討するうえで、中スケール以下の生息地選択が特に重要であると考えられる。

ニホンカモシカは典型的な森林性有蹄類であり (Ochiai 2015)、年次的・季節的な移動をおこなわない定住的な行動圏を保持する (Ochiai and Susaki 2002; Kishimoto and Kawamichi 1996)。また、同性成獣間でなわばりを持ち合い、一度なわばりを形成すると数年間から一生のほとんどを同じ地域で生活する (Kishimoto 1989; Ochiai 1993)。ニホンカモシカの土地利用については、エアセンサス (Ishida et al. 1993; Nowicki and Koganezawa 2001) やカメラトラップ (安田ほか 2013) による調査がおこなわれ、急峻な地形を頻繁に利用することが示唆されているが、生息地選択に関する研究はおこなわれていない。このため、個体が行動圏内をどのように利用しているかは未解明であり、捕食回避および植物群落や食物供給量、採食効率など食物の要求と生息地選択の関係は検討されていない。

ニホンカモシカの対捕食戦略は急峻な地形の利用による捕食の回避 (Akasaka 1974; 第二章) および見通しの悪い環境の利用による発見の回避が重要であると考えられる (Takada et al. 2017)。このため地形および見通しがニホンカモシカの生息地選択に影響を与えていることが予測される。ただし、現在ニホンカモシカの捕食者としてはツキノワグマがあげられるが、幼獣の捕食は確認されているものの成獣の捕食は確認されておらず、ニホンカモシカにおいて捕食圧が個体の適応度に与える影響は少ないと予測される。一方、食物の量や質はニホンカモシカの生涯繁殖成功度に影響を与えることが示唆されており (落合 2016)、食物要求が個体の適応度に与える影響は捕食圧よりも高いと予測される。また、最適採餌の理論から (MacArthur and Pianka 1966; Charnov 1976; Pyke et al. 1977)、捕食圧の低い状況下ではエネルギー摂取が最大となるような生息地選択すると考えられ (Edwards 1983; Phelan and Baker 1992)、実際に他の有蹄類ではこのことが報告されている (Mao et al. 2005; Masse and Cote 2009)。このため、ニホンカモシカの主要食物である落葉広葉

樹（第二章）の量や採食効率は、地形や見通しよりも生息地選択に強く影響している可能性が考えられる。

そこで、本章の目的は捕食回避（地形・見通し）と食物要求（落葉広葉樹の量・採食効率）が中スケール（行動圏内）におけるニホンカモシカの生息地選択に与える影響を評価することとした。

4. 2. 方法

・生息地選択

ラジオテレメトリ法による個体位置の定位を 2013 年 4 月から 2014 年 4 月までの 1 年間おこなった。対象個体は VHF 発信機を装着した成獣オス 3 頭と成獣メス 1 頭である（ホッソリ、ナミダ、ダニエル、ツバキ、表 1.4）。4 個体は全て定住的な行動圏を 2012 年から 2015 年にかけて保持していた。定位には受信機（FT-817 ND）および指向性の八木アンテナ（H-3EL）を使用した。定位間隔は 2 時間で 24 時間もしくは 48 時間連続で定位し（12 定位点 or 24 定位点）、これを毎月最低でも 3 回おこなった。ラジオテレメトリ法により得られた定位点から 100%最外郭法（100%MCP : Minimum Convex Polygon）を用いて算出した。

ニホンカモシカの行動圏内の土地タイプを斜度タイプおよび群落タイプ、見通しタイプの組み合わせにより分類した。斜度タイプは 10 度未満を「平坦地」10 度以上を「斜面」（緩斜面+急斜面）と定義した。植物群落は第一章一節の下層植生の類型と同様である。各個体の土地タイプの選択性を以下の手順で求めた。解析には Manly の方法を用いた（Manly et al. 2002）。土地選択性指数は次式によって求めた。

$$wi = ri / ni$$

ここで wi は資源（ここでは土地タイプ） i の選択性指数、 ri は利用された資源 i の割合、 ni は利用可能な全資源の中の資源 i の割合を示す。もし選択性が存在せず、利用可能な資源の割合に従って利用がおこなわれているとすれば、 wi は 1 となる。なお、本研究において ni

には各個体の年間行動圏内の群落を用い、 ni は個体ごと季節ごとの利用割合を用いた。各資源の選択性の有無を統計的に評価するため、信頼区画を次式によって求めた。

$$wi \pm Z_{(\alpha/2)} \times SE$$

ここで Z_{α} は標準正規分布における有意水準 α の棄却点、 SE は標準誤差を示す。有意水準 α は 0.05 とした。 wi が 1 より有意に低ければ有意に忌避、1 より有意に高ければ有意に選択、1 と有意に差がなければ選択性なしと評価される。また、 ni が 5%未満である土地タイプは選択性を過大評価する可能性が高いため、解析から除外した。

次に、同様の手順で各個体の各植物群落に対する選択性指数を上記と同様の手順で算出した。

・食物供給量

ニホンカモシカの主要食物である落葉広葉樹（第二章）の各群落における供給量を評価するため、バイオマス指数（高槻 2010）と Ochiai （2009）の方法を用いて各群落の食物供給量を評価した（第二章と同様のデータを用いた、2.2.1 および 2.3.1 参照）。

・採食効率

採食効率の調査は識別したニホンカモシカを直接観察することによりおこなった。観察の対象としたのは良く人に慣れ、近距離での採食行動の観察が容易で発信機が装着された成獣オス 2 個体である（ホッソリ、ナミダ、表 1.4）。ニホンカモシカの採食行動を確認したら 1 分間連続で観察をおこない、採食したバイト数を記録した。採食行動が 1 分間継続しなかった場合は、再度採食が開始されるのを待ち、1 分間途切れずに観察されたもののみをデータとして扱った。1 分間の採食バイト数（バイト数／分）を採食効率として、各群落における採食効率を評価した。

- ・ 解析

まず、ニホンカモシカの土地タイプの選択性に与える地形、見通し、植物群落の影響を評価するために GLMM によるモデル解析をおこなった。応答変数を有意な選択および有意な忌避の有無、説明変数を斜度タイプ（平坦地 or 斜面）、見通しタイプ（開放 or 閉鎖）および群落タイプ（第一章一節を参照）、誤差構造を二項分布、リンク関数を logit、ランダム効果を個体とした。上記の説明変数をすべて含むフルモデルを作成したのち、AICc によるモデル選択をおこなった。また、各変数の相対重要度（IOV: Rerative importance of predictor variables, Burham and Anderson 2002）を算出するため、各変数についてその変数が含まれるすべてのモデルの Akaike weight の合計値を求めた。IOV は 1 に近いほど効果のある変数と判断する材料となる（Burnham and Anderson 2002）。さらに、ベストモデルにおける各変数の係数から、それぞれの要因により土地の選択もしくは忌避がどのように変化するかを検討した。

上記の解析から植物群落がニホンカモシカの土地の選択に影響を与える要因として検出された場合、ニホンカモシカの主要食物である落葉広葉樹の供給量および採食効率がニホンカモシカの群落選択性に与える影響を GLMM により評価した。モデル解析は以下の 3 項目においておこなった。1) 春、夏、秋の各季節において落葉広葉樹のバイオマス指数が群落選択性に与える影響（応答変数＝各個体の群落選択性指数、説明変数＝各群落の落葉広葉樹のバイオマス指数の平均値、誤差構造＝ガンマ分布、リンク関数＝log、ランダム効果＝個体）、2) 冬季の落葉広葉樹供給量が群落選択性に与える影響（応答変数＝各個体の群落選択性指数、説明変数＝各群落の落葉広葉樹供給量の平均値（g/m²）、誤差構造＝ガンマ分布、リンク関数＝log、ランダム効果＝個体）、3) 採食効率が群落選択性に与える影響（応答変数＝観察をおこなった 2 個体の群落選択性指数、説明変数＝各群落の採食効率、誤差構造＝ガンマ分布、リンク関数＝log、ランダム効果＝個体）。1)、2)、3) のモデルは尤度比検定により評価し、有意水準は $P \leq 0.05$ とした。

4. 3. 結果

・採食効率

合計で 341 回の採食行動を観察した(表 4.1)。採食効率の十分な観察がおこなえたのは、個体が頻繁に利用した S0B2 と S1B1、見通しが良く観察がおこないやすかった S0B0 の合計 3 群落だけだった。どの季節においても S1B1、S0B2、S0B0 の順に採食効率が高かった。また、全体の採食効率は春および秋に比べて冬に有意に低くなった(Kruskal-Wallis test, $df=2$, $P<0.05$)。

・土地タイプ選択性

各個体、季節の土地選択性指数および検定結果を表 4.2 に示す。有意な選択および有意な忌避、選択性なしはそれぞれ 21 例、28 例、44 例確認された。各斜度タイプ、見通しタイプ、群落タイプにおける有意な選択および有意な忌避、選択性なしの例数の集計を表 4.3 に示す。斜度タイプでは斜面の有意な選択は 20 例、平坦地は 1 例で、斜面を選択する傾向にあった。また、斜面での有意な忌避は 2 例、平坦地は 26 例で、平坦地を忌避する傾向にあった。見通しタイプでは開放環境の有意な選択は 0 例、閉鎖環境は 21 例で、閉鎖環境を選択する傾向にあった。また、開放環境の有意な忌避は 18 例、閉鎖環境は 10 例だった。植物群落では、S1B1 群落は有意な選択のみ、S0B2 群落および S0B1 群落では有意な選択と有意な忌避、選択性なしが確認された。他の群落は有意な忌避もしくは選択性なしが占めた。

土地タイプの選択においてベストモデルに含まれた説明変数は群落タイプおよび斜度タイプだった(表 4.4)。これらの変数の IOV は 0.9 以上であり、相対的重要性が認められた(図 4.1)。見通しタイプの IOV は 0.5 で、相対的重要性が低かった。ベストモデルにおける各変数の係数から、斜度タイプでは平坦地よりも斜面を選択し、群落では他の群落に比べて S1B1、S0B2、S0B1 を選択する傾向にあった(表 4.4)。一方、土地タイプの忌避におけるベストモデルに含まれた説明変数は斜度タイプおよび見通しタイプだった(表 4.4)。これらの変数の IOV は 0.9 以上であり、相対的重要性が認められた(図 4.2)。群落タイプの

IOV は 0.1 以下で相対的重要性が低かった。ベストモデルにおける各変数の係数から、斜度タイプでは平坦地を、見通しタイプでは開放環境をより忌避する傾向にあった (表 4.4)。

・群落選択性と食物供給量および採食効率

春から秋にかけて落葉広葉樹のバイオマスは群落の選択性に有意な効果を与えており (春 : GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 5.38$, $df = 1$, $P < 0.05$ 夏 : GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 19.47$, $df = 1$, $P < 0.001$ 、秋 : GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 25.64$, $df = 1$, $P < 0.001$)、落葉広葉樹のバイオマスが高い群落ほど有意に選択性指数が高かった (図 4.2)。また、冬季においても同様に落葉広葉樹供給量は群落選択性に有意な効果を与えており (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 47.66$, $df = 1$, $P < 0.001$)、落葉広葉樹の供給量が多い群落ほど選択性指数が高かった (図 4.3)。また、秋から春にかけての採食効率も群落の選択性に有意な効果を与えており (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 19.29$, $df = 1$, $P < 0.001$)、採食効率の良い群落ほど選択性指数が高かった。

4. 4. 考察

土地タイプの選択性におけるモデル解析の結果から、ニホンカモシカは平坦で見通しの良い環境をより避けること、急峻な地形および特定の植物群落を選択することが示唆された。また、植物群落の選択性は落葉広葉樹の供給量および採食効率と関係しており、落葉広葉樹が多く採食効率の高い群落をより選択することが示された。

ニホンカモシカにとって急峻な地形は捕食回避のために重要であり (Akasaka 1974, 第三章)、平坦な地形を避け、急峻な地形を選択して利用することにより捕食の確率を低下させていると考えられる。このような対捕食者行動および岩場や崖などの急峻な地形の頻繁な利用は、シロイワヤギ (Gross et al. 2002) やアルプスアイベックス (Grignolio et al. 2007)、バーラル (Namgail et al. 2004) など開けた山岳に生息する多くの近縁種において確認されている。ニホンカモシカの生息環境のほとんどは近縁種の生息環境に比べれば傾

斜の緩い森林であるにもかかわらず、急峻な地形を選択するという共通の傾向が確認された。ヤギ亜科の系統的な影響および日本の起伏の激しい森林環境がこのような性質を発達させたと考えられた。

一方、ニホンカモシカは見通しの良い開放環境も忌避する傾向にあったが、このことはニホンカモシカが森林に適応的なフリーズなどの隠蔽的な対捕食者行動をとることと関連していると考えられる(第三章)。フリーズは捕食者からの隠蔽の効果を持つと考えられ(Caro et al. 2004; 第三章)、見通しの良い環境を避けることにより、捕食者から発見される確率を低下させていると考えられた(Sih 1992; Luttbeg and Trussell 2013)。見通しの良い開放的な環境を避けることは、ノロジカ(*Capreolus capreolus*)やインドホエジカ(*Muntiacus muntjak*)、キョン(*Muntiacus reevesi*)などの森林性の有蹄類においても報告されており、森林性の有蹄類にとって重要な戦略であると推察される(Taufito et al. 1996; Teng et al. 2004; Brodie and Brockelman 2009)。ただし、平坦地の開放環境に比べて斜面の開放環境は忌避されない傾向にあり(表 4.1)、急峻な地形を利用することがニホンカモシカの対捕食者戦略においてより重要だと推察される。また見通しが非常に良く、より急峻な崖や岩場が多い火山館(第一章二節)にも生息可能であることから、見通しよりも地形がニホンカモシカの対捕食者戦略として重要である可能性が考えられる。

食物は有蹄類の生息地選択を決定する重要な一つの要因であり(Albon and Langvatn 1992; Spalinger and Hobbs 1992; Mysterud et al. 1999)、食物供給量の多い群落や採食効率の良い群落を選択することが、遊動的な行動圏を持つ大型の有蹄類で報告されてきた(Wilmshurst et al. 1999; Ito and Takatsuki 2009; Zweifel-Schielly et al. 2009; van Beest et al. 2010)。本研究では季節的な移動を伴わない定住的な行動圏を持つニホンカモシカが食物供給量の多く採食効率の良い群落を行動圏内で選択的に利用することが初めて示された。ニホンカモシカは食物が多く採食効率の良い群落を選択的に利用することにより、採食により得られる利益を高めていると考えられた。

生息地の地形は忌避と選択両方で重要な要因であり、食物条件が良い群落でも平坦地を選択しないことから、急峻な地形はニホンカモシカの行動圏利用において最も重要であると考えられた。このため、捕食回避よりも食物要求が生息地選択に影響するという予測は支持されなかった。Masse and Cote (2009) は捕食者の存在しない状況におけるオジロジカ (*Odocoileus virginianus*) の生息地選択を調査し、食物要求が最も重要な要因だとし、捕食圧の低い条件下では食物要求が生息地選択の決定要因となると結論づけている。また、Mao et al. (2005) は捕食圧の変化に対するエルク (*Cervus elaphus*) の生息地選択の変化を調査し、捕食者不在の状況よりもオオカミの存在下では見通しの悪い環境を選択することや高標高地を選択することを報告し、捕食圧により生息地選択の要因が捕食回避にシフトすることを報告している。ニホンカモシカにおいては捕食圧が低いもしくはほとんどないにもかかわらず、捕食回避が生息地選択の重要な要因でありこれらの研究と異なる傾向を示した。一方、Bon et al. (1995) は捕食者不在下のムフロン (*Ovis gmelini musimon*) の生息地選択を調査し、ムフロンの母子群は捕食者の存在するときと同様に、急峻な崖を選択して利用することを報告しており、本研究と類似した傾向を示している。

捕食者の不在下において食物要求が生息地選択の重要な要因と確認されたのは大型のシカ科動物であり (エルク : Hernández and Laundré 2005; Mao et al. 2005, オジロジカ Masse and Cote 2009, ミュールジカ : Altendorf et al. 2001, ヘラジカ : Edwards 1983; Stephens and Peterson 1984; van Beest et al. 2010)、不在下でも対捕食戦略が重要であるのはヤギ亜科動物 (ニホンカモシカ、ムフロン : Bon et al. 1995) であるため、系統的な違いがこのような違いをもたらしている可能性が考えられた。ただし、捕食圧に対する生息地選択の変異について研究がおこなわれた有蹄類の種数は少なく、このことを検討する十分な情報はそろっていない。また、ニホンカモシカ同様に単独性・定住性で主に森林に生息する有蹄類では生息地選択に関する情報が非常に乏しい。このような森林性の種は固定的な行動圏を持つため、大スケールの生息地選択による捕食者の回避をおこなう機会が非常に

少ないと考えられる。また、群居性の種は捕食のリスクを群れることにより減らすことができるが (Inman and Krebs 1987; Hebblewhite and Plestcher 2002; Childress and Lung 2003)、単独性の種は捕食者に対し単独で対抗するしかなく、より捕食のリスクを減らす環境の選択が重要であると考えられる。このため捕食圧が定住的な森林性の種の生息地選択に対し、より強い選択圧として働いている可能性が考えられる。これらの事を検討するために、さらに多くの種について生息地選択についての研究が待たれる。

本章により、ニホンカモシカが平坦で見通しの良い環境を避け、急峻で採食物が多く採食効率が良い環境を選択することが示された。また、捕食圧の低い状況においても捕食回避に有効な急峻な斜面の利用が重要であることが示された。

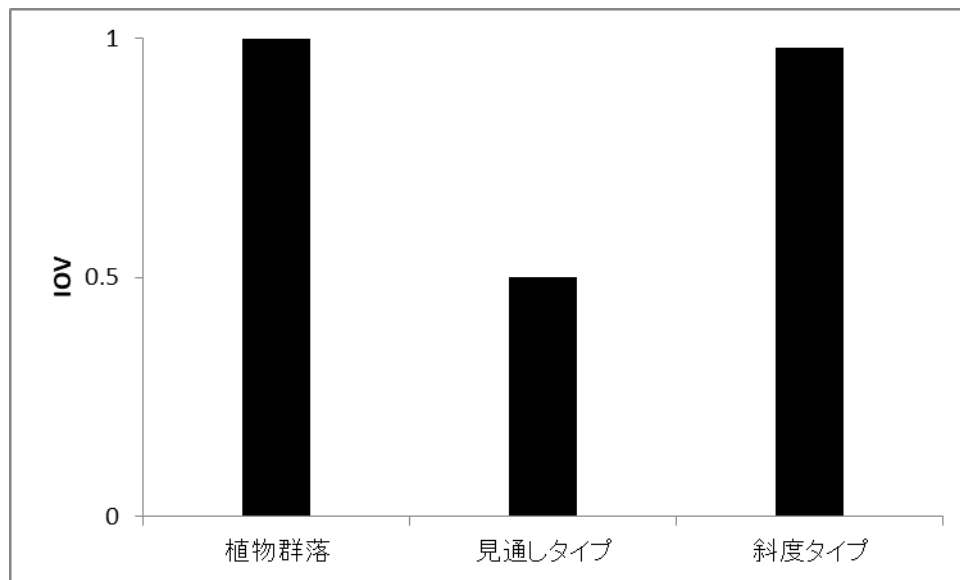


図 4.1 AICc によるモデル選択の結果から得られた、浅間山荘におけるニホンカモシカの生息地の選択に与える各変数の相対重要度 (IOV)。各説明変数の IOV の値は各変数についてその変数が含まれるすべてのモデルの Akaike weight の合計値。IOV が 1 に近いほど効果のある変数であると判断される。植物群落はササの被度および低木層の高さにより分類された 7 群落、見通しタイプは閉鎖環境か開放環境かの 2 タイプ、斜度タイプは斜面か平坦地の 2 タイプを含む変数である。

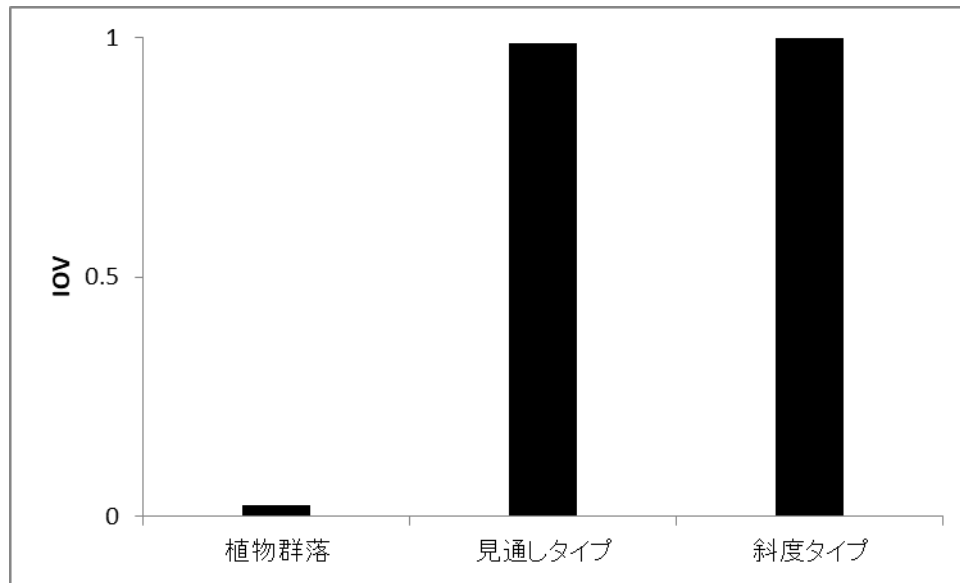
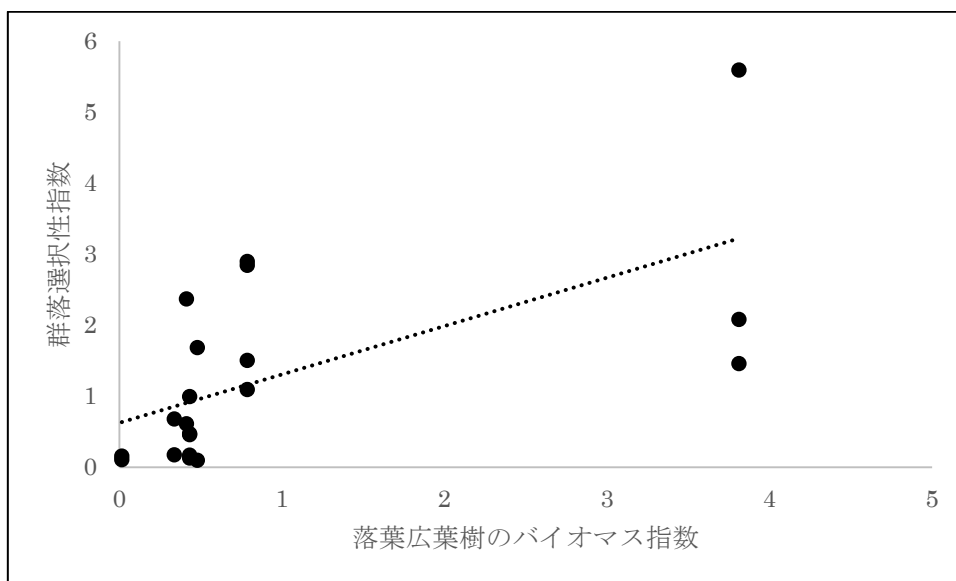
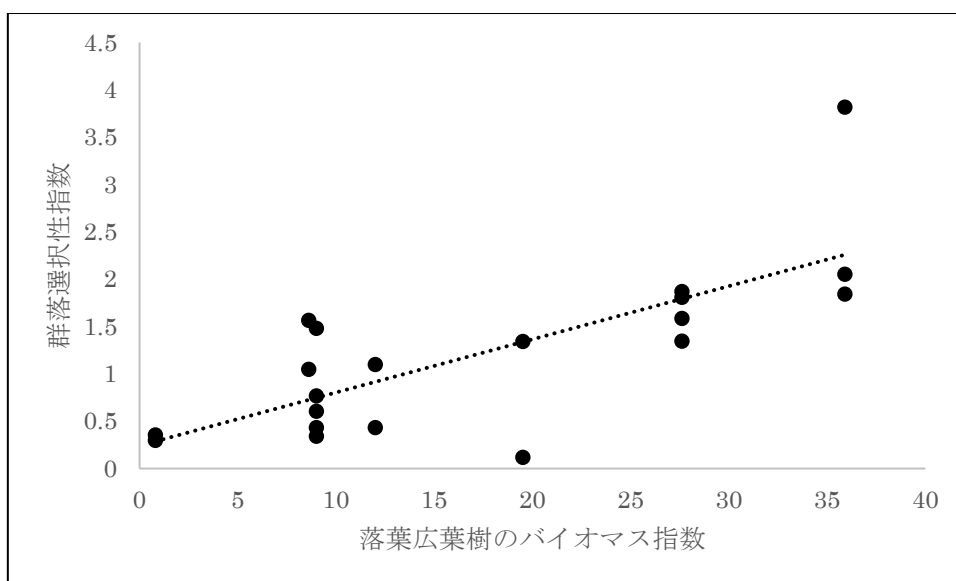


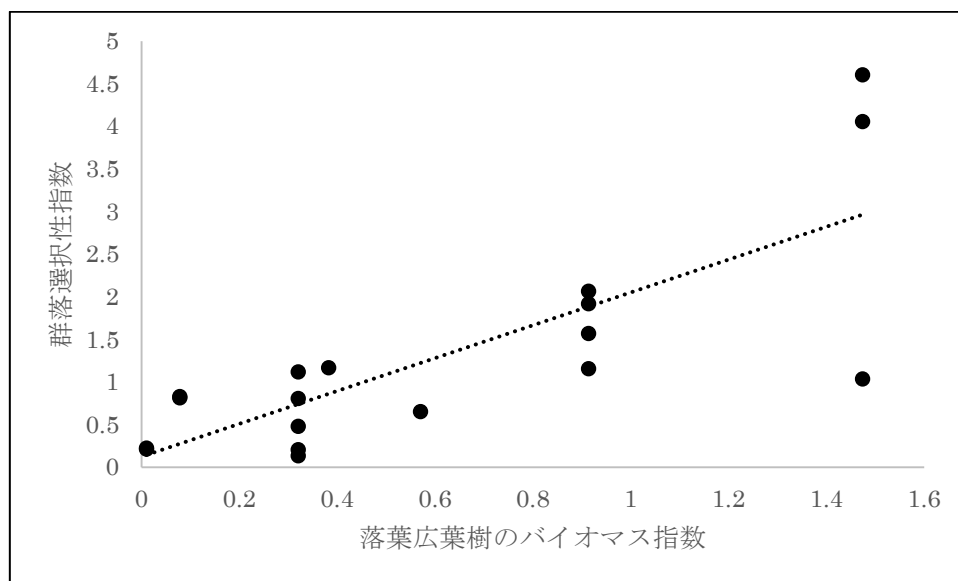
図 4.2 AICc によるモデル選択の結果から得られた、浅間山におけるニホンカモシカの生息地の忌避に与える各変数の相対重要度 (IOV)。各説明変数の IOV の値は各変数についてその変数が含まれるすべてのモデルの Akaike weight の合計値。IOV が 1 に近いほど効果のある変数である判断される。植物群落はササの被度および低木層の高さにより分類された 7 群落、見通しタイプは閉鎖環境か開放環境かの 2 タイプ、斜度タイプは斜面か平坦地の 2 タイプを含む変数である。



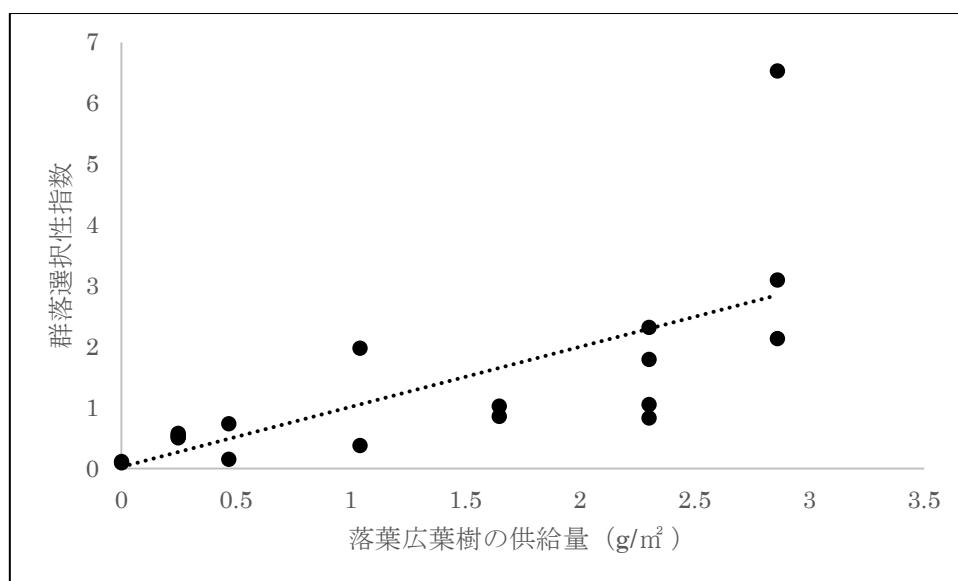
a. 春



b. 夏



c. 秋



d. 冬

図 4.3 浅間山荘のニホンカモシカにおける、各群落の落葉広葉樹の食物供給量と各個体各群落の群落選択性指数の関係 (a. 春、b. 夏、c. 秋、d. 冬)。選択性指数の値が 1 より大きいほど選択、0 に近いほど忌避、1 はランダムを意味する。

表 4.1 浅間山荘のニホンカモシカにおける各季節および各植物群落の平均採食効率±*SD* (バイト数/分)。群落名の S および B の数値はそれぞれササ類の被度 (S0=<10%, S1=10%≤50%, S2=≥50%) および低木層の高さ (B0=<50cm, B1=50cm≤200, B2=200cm<300cm, B3=≥300cm) を表す。

	春	秋	冬
植物群落			
S0-B0	7.5±2.5 (N=38)	8.8±3.4 (N=15)	6.9±2.5 (N=28)
S0-B2	13.5±3.8 (N=58)	12.0±4.9 (N=67)	12.3±5.1 (N=10)
S1-B1	17.5±3.5 (N=17)	14.1±6.0 (N=81)	13.4±3.9 (N=31)

表4.2 浅間山荘のニホンカモシカにおける各季節および各個体の土地選択性指数。選択性指数が1>は選択、1<は忌避、1はランダムを意味する。**青字**は有意な忌避、**橙**は有意な選択、黒字は有意な選択性なし、NAはデータなしを意味する。

斜度タイプ		平坦地						斜面				
見通しタイプ		開放		閉鎖				開放		閉鎖		
植物群落		S0B0	S2B0	S0B1	S0B2	S0B3	S1B2	S0B0	S2B0	S0B1	S1B1	S0B2
個体名	季節											
ツバキ	春	0.94	0.28	NA	0.55	NA	0.40	NA	0.15	NA	4.12	1.28
	夏	0.28	0.50	NA	0.75	NA	0.44	NA	0.13	NA	3.02	2.70
	秋	NA	0.48	NA	0.67	NA	1.37	NA	0.36	NA	3.79	1.56
	冬	NA	0.12	NA	0.85	NA	0.33	NA	0.30	NA	6.28	0.98
ナミダ	春	0.55	0.34	NA	1.34	NA	1.33	0.23	0.16	NA	2.13	2.05
	夏	0.30	0.59	NA	0.58	NA	1.64	NA	0.64	NA	3.03	1.55
	秋	0.44	0.36	NA	NA	NA	1.55	NA	NA	NA	4.12	1.69
	冬	NA	0.40	NA	NA	NA	1.16	NA	0.49	NA	3.78	2.29
ホツソリ	春	0.18	NA	0.14	0.31	NA	NA	0.92	NA	NA	2.72	1.79
	夏	0.22	NA	0.09	0.19	NA	NA	1.13	NA	NA	3.03	1.80
	秋	0.30	NA	NA	NA	NA	NA	1.06	NA	NA	1.47	3.27
	冬	0.49	NA	0.40	0.21	NA	NA	0.74	NA	NA	3.87	0.90
ダニエル	春	0.57	NA	1.78	1.59	0.52	NA	NA	NA	0.72	NA	3.58
	夏	0.80	NA	0.45	1.52	1.00	NA	NA	NA	0.46	NA	1.52
	秋	0.57	NA	0.30	NA	1.38	NA	NA	NA	0.46	NA	1.27
	冬	0.38	NA	2.60	NA	1.09	NA	NA	NA	1.04	NA	2.03

表 4.3 浅間山荘のニホンカモシカにおける各土地タイプの有意な選択および忌避、選択性なしの確認例数。

斜度タイプ 見通しタイプ 植物群落	平坦地						斜面				
	開放		閉鎖				開放		閉鎖		
	S0B0	S2B0	S0B1	S0B2	S0B3	S1B2	S0B0	S2B0	S0B1	S1B1	S0B2
選択	0	0	1	0	0	0	0	0	0	12	8
忌避	10	6	3	3	1	3	1	1	0	0	0
選択性なし	3	2	3	8	3	5	4	4	4	0	8

表 4.4 浅間山荘のニホンカモシカにおける土地タイプの有意な選択および忌避における
ベストモデルの係数および統計値。有意な選択のベストモデルにおいて、平坦地および
S0B0 群落をレファレンスとした。有意な忌避のベストモデルにおいて、平坦地および閉
鎖環境をレファレンスとした。

選択ベストモデル

説明変数	係数	z	stdError	p
斜面	2.31	1.14	2.031	P<0.05
S0B1	0.33	1.34E+07	0	1
S0B2	34.24	1.34E+07	0	1
S0B3	— 2.99E+04	3.62E+07	-0.001	0.999
S1B1	69.52	1.85E+07	0	1
S1B2	— 7.62E+04	2.73E+07	-0.003	0.998
S2B0	— 3.13E+04	2.19E+07	-0.001	0.999

忌避ベストモデル

説明変数	係数	z	stdError	p
斜面	-2.24	0.64	-3.48	P<0.001
開放環境	2.02	0.57	3.52	P<0.001

5. 社会生態

5. 1. 浅間山荘における社会構造

5. 1. 1. 序

ニホンカモシカの社会構造に関する研究は日本各地でおこなわれてきたが（大分県祖母傾山：小野・土肥 1984, 高知県魚梁瀬：中西 1995/1998, 滋賀県鈴鹿山地：名和 1991/2009, 石川県白山：Sakurai 1981; 桜井 1976/1981, 新潟県笠堀：Akasaka and Maruyama 1977; 赤坂 1978, 長野県横川・岩倉・小木曾：羽田ほか 1979; 羽田 1985, 山形県朝日山地：木内ほか 1979/1978/1986）、秋田県仁別における岸元による研究（Kishimoto 1989）および青森県下北半島における落合による研究（Ochiai 1993）は長時間にわたる行動観察により、より詳細な社会構造を明らかにした。これらによるとニホンカモシカは基本的に単独性であるが、時折 2-4 頭の群れを形成する。群れの構成は母子と成獣オス・成獣メスの組み合わせが基本であり、同性の成獣間で群れを構成することはほとんどない。同性成獣間の行動圏は互いにスペーシングし、行動圏の境界で同性の成獣が会おうと激しい追いかけもしくはどちらかの逃避が観察されることから行動圏全体を防衛する厳格ななわばりをもつとされる。また、基本的に 1 頭のメスに対し 1 頭のオスが行動圏を大きく重複させつがいを形成する一夫一妻性であり、稀に 1 頭のオスが 2-3 頭のメスの行動圏を防衛する一夫多妻が生じることが報告されている（Kishimoto and Kawamichi 1996; Ochiai and Susaki 2002）。同性間におけるなわばり性はメスでは林内に散在する食物資源の防衛のためだと考えられており、オスではこれらの資源と同時に配偶者の防衛のためだと考えられている（Kishimoto 2003; 落合 2016）。また、婚姻形態はメスがなわばりを持ち合い散在して分布し、オスは複数のメスを防衛することが難しいため一夫一妻的婚姻形態となると考えられている（Kishimoto 2003; 落合 2016）。

これらの結果は仁別と下北においておおむね酷似したため、一般的にニホンカモシカはこのような社会構造を持つとされてきた。一方これらの 2 地域は食物供給が豊かでニホン

カモシカの個体群密度が非常に高く（仁別: 19.4 頭/km², 下北: 14.2 頭/km²）、行動圏サイズが非常に小さいという共通点がある（Kishimoto and Kawamichi 1996; Ochiai et al. 2010）。ニホンカモシカの全国的な個体群密度は 10 頭/km²を超える地域は非常に稀で、平均 2.6 頭/km²前後と低密度に生息する個体群が多いにもかかわらず（文化庁 2013）、低密度に生息する個体群における社会構造は未解明である。

ニホンカモシカにおいて個体群密度は生息地の質をあらわす一つの指標として考えられ、生息環境における主要食物の供給量や行動圏サイズとの関係が知られている（Ochiai et al. 2010）。落葉広葉樹林帯におけるニホンカモシカの主要食物である落葉広葉樹の供給量が少ないほど、個体群密度は低く、行動圏サイズは大きくなる傾向がある（Ochiai et al. 2010）。このため、低密度個体群である浅間山荘（4.5 頭/km²、第一章一節）は仁別および下北に比べ食物供給の乏しい低質な環境であると予測される。

動物のなわばり性がどのような時に成立するかは経済モデルによって説明されてきた（Brown 1964; Stamps 1994）。このモデルは防衛のためのコストが防衛により得られるベネフィットより小さい時になわばりが成立し、逆であるときはなわばりが成立しないという考え方で、防衛のコストとベネフィットのバランスは防衛される資源の量や質、分布などによって左右される（Maher and Lotto 2000）。ニホンカモシカにとっての防衛資源はメスでは主に食物である。食物資源が乏しいとメスは大きい行動圏を持つ必要があるため、その分行動圏全体を防衛するにはコストが高く、単位面積あたりに得られる食物量も少ないため利益も少ないと考えられる。これらのことから、低密度個体群である浅間山荘のメスでは行動圏全体を防衛するなわばりは維持できない可能性が考えられる。また、行動圏サイズや排他性の違いはメスの分布様式の違いを意味する。メスの分布様式の違いはオスの配偶行動および配偶システムにも影響するため（Emlen and Oring 1977; Clutton-Brock 1989）、配偶システムも高密度個体群と低密度個体群で異なる可能性がある。メスが小さな行動圏を持つ高密度個体群では、メスの行動圏を防衛するなわばり型の一夫一妻または一夫多妻性

が発達しているが (Kishimoto and Kawamichi 1996; Ochiai and Susaki 2002)、低密度個体群ではメスの行動圏が大きく、オスがメスの行動圏全体を防衛することが難しいと予測される。また、メスが大きな行動圏をもち、散在して分布する場合はメス追随型の一夫一妻性が発達する可能性が考えられる (Clutton-Brock 1989)。

そこで、本節の目的は低密度個体群である浅間山荘におけるニホンカモシカの社会構造、特にメス間の個体間関係および配偶システムを解明することとした。

5. 1. 2. 方法

調査は浅間山荘において (第一章一節)、踏査および発信機装着個体の追跡による直接観察、ラジオテレメトリ法による定位をおこなった。

踏査による直接観察は群れサイズ、群れ構成、行動圏、個体間関係の解明を目的に、2011年10月から2015年5月にかけて163日間おこなった。調査地域内を踏査し、発見したニホンカモシカの位置、群れサイズ、行動を地図 (1/10000) およびノートに記録した。半径30m以内にいた個体間を同一の群れと定義した。行動観察は個体追跡サンプリングの連続記録でおこない (Altman 1974)、秒単位で記録した。個体の行動型の類型は Kishimoto (1989) および落合 (2016) に従った。個体間で交渉が観察された場合は交渉内容を記録した。交渉時の社会行動の類型は落合 (1983/2016) に従った。得られた群れサイズのデータから平均群れサイズおよび各個体の経験した平均群れサイズをあらわす「典型群れサイズ」を算出した (Jarman 1974)。

個体追跡による直接観察は行動圏、個体間関係および雌雄の同一年齢率の解明を目的に、2012年10月から2014年11月にかけて80日間おこなった。発信器を装着した成獣オス3頭を対象に八木アンテナおよび受信機を用いて個体を追跡しながら観察をおこなった。ニホンカモシカを発見したらランダム踏査と同様に、ニホンカモシカの位置、群れサイズ、行動を地図 (1/10000) およびノートに記録した。オスの追跡回数に対するオスとメスの同一

行動の確認回数から、雌雄同時確認率（%）を算出した。

ラジオテレメトリ法による定位は発信器装着個体の行動圏の解明を目的に、2012 年 4 月から 2014 年 5 月および 2015 年 1 月から 2015 年 12 月の期間におこなった。定位間隔は 2 時間で 24 時間もしくは 48 時間連続で定位し（12 定位点 or 24 定位点）、これを毎月最低でも 3 回おこなった。行動圏は直接観察およびラジオテレメトリ法により得られた定位点から 100% 最外郭法（MCP : minimum convex polygon）を用いて算出した。また、ラジオテレメトリを装着した 4 頭は、定位点のみを用いて CP95% および CP50% 最外郭法による行動圏も算出した。

5. 1. 3. 結果

・ グルーピング

踏査の結果、合計 335 回ニホンカモシカに遭遇した。そのうち 274 例（81.7%）が単独、58 例（17.3%）が 2 頭連れ、3 例（0.009%）が 3 頭連れだった（表 5.1）。平均群れサイズおよび典型群れサイズはそれぞれ 1.20 頭、1.69 頭だった。群れサイズは秋にやや高くなったが、顕著な季節変化は見られなかった。群れサイズに与える季節の影響をモデル解析により検討したところ（GLM, 応答変数＝群れサイズ、説明変数＝季節、誤差構造＝ポアソン分布、リンク関数＝log）、群れサイズは季節により有意な違いがなかった（尤度比検定, $\chi^2 = 0.36$, $df = 3$, $P = 0.95$ ）。

2 頭連れが観察された 58 例のうち、24 例（41.4%）が成獣メスとその子供の母子ペア、34 例（58.6%）が成獣オスと成獣メスのペアだった（表 5.2）。3 頭連れ 3 例はすべて成獣オスと成獣メスとその子供からなる構成だった。2 頭連れの各群れ構成に与える季節の影響をモデル解析により検討したところ（GLM, 応答変数＝各群れ構成の確認の有無、説明変数＝季節、誤差構造＝二項分布、リンク関数＝logit）、母子ペアおよび成獣オスと成獣メスのペアの構成割合は季節の効果を有意に受けており（母子ペア; GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 9.0$

= 3, $P < 0.05$, ♂-♀; GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 18.3$, $df = 3$, $P < 0.01$)、母子ペアの確率は夏が他の季節に比べて有意に高く、オス-メスのペアの確率は秋に有意に高かった (表 5.3)。

・行動圏サイズ

成獣オスの MCP の年間平均行動圏サイズ $\pm SD$ は 88.1 ± 35.2 ha (N=8) だった。発信機が装着され成獣メスと未装着の成獣メスの 100%最外郭法の年間平均 $\pm SD$ 行動圏サイズはそれぞれ 80.8 ± 41.3 ha (N=3) と 17.8 ± 12.0 ha (N=4) だった。すべての成獣メスを含めた年間平均 $\pm SD$ 行動圏サイズは 44.8 ± 42.1 ha (N=7) だった。発信機装着メスの行動圏サイズは未装着個体の行動圏サイズよりも有意に高かった (Mann-Whitney U-test, $z = 2.1$, two tailed $P < 0.05$)。成獣オスの行動圏サイズはすべての個体を含めた成獣メスの行動圏サイズよりも有意に大きく (Mann-Whitney U-test, $z = 2.7$, two tailed $P < 0.01$)、発信機装着メスの行動圏サイズとは有意な差がなかった (Mann-Whitney U-test, $z = 0.61$, two tailed $P = 0.54$)。CP95%および CP50%の年間平均行動圏サイズ $\pm SD$ は成獣オスでそれぞれ 45.9 ± 16.4 (N=8)、 15.6 ± 9.8 (N=8) だった。

・行動圏の空間配置と重複率

成獣オス間の行動圏は重複が大きかったが行動圏の内部ではスペーシングが確認された (図 5.1)。成獣オス間の MCP 行動圏はそれぞれ重複が大きく、成獣オス間の平均行動圏重複率は $31.7 \pm 18\%$ (N=12) だった。CP95%においても重複が確認され、平均行動圏重複率は $18.1 \pm 20\%$ (N=12) だった。一方、CP50%では行動圏の重複は非常に少なく、平均行動圏重複率は $3.1 \pm 7\%$ (N=12) だった。一方、成獣メス間の MCP 行動圏は互いにスペーシングしており (図 5.2)、平均行動圏重複率は $14.1 \pm 16.7\%$ (N=10) だった。MCP における同性間の行動圏重複率は有意にオスで高かった (Mann-Whitney U-test, $z = 2.7$, two tailed $P < 0.01$)。MCP における成獣オスの行動圏は特定の 1 頭もしくは 3 頭のメスの

行動圏と大きく重複していた。成獣オス間の行動圏は重複していたため、1頭のメスの行動圏に対し2頭のオスが大きく行動圏を重複させることがあった（図 5.3）。オスの CP50%の行動圏についてみると、特定の雌雄間で行動圏の重複が確認された。成獣オスの CP50%行動圏に対し 60%以上行動圏を重複させた成獣メスをつがいとした。成獣オスの つがいメス数は全ての個体および年で 1 頭だった（N=9）。

・同性間の個体間交渉

同性間での個体間交渉を合計 7 例観察した。そのうち 5 例（71.4%）が成獣オス間で、2 例（28.6%）が成獣メス間で観察された。交渉が観察された月は、オスでは 1 月、3 月にそれぞれ 2 例、4 月に 1 例、メスでは 6 月、12 月に 1 例ずつだった。成獣オス間の個体間交渉は 5 例すべて親和的ないし許容的交渉であり、敵対的交渉は観察されなかった。5 例中 3 例は不干涉型で、2 例は追従と一緒に休息の親和型であった。成獣メス間の交渉も 2 例とも親和的ないし許容的交渉であった。2 例中 1 例は不干涉型で、もう 1 例は追従しながら採食の親和型であった。個体間交渉は全て行動圏の重複部で観察された（図 5.1、5.2）。成獣オスと性別不明の未識別個体間での交渉が 2 例観察された。交渉は 4 月および 5 月に観察され、2 例とも未識別成獣個体の逃避が観察された。交渉は識別個体の行動圏内部で観察され（図 5.1）、未識別個体の逃避距離は 30m 以上だった。

・雌雄の交渉

異性間での個体間交渉を合計 63 例観察した。観察された 63 例はすべて親和的ないし許容的交渉であり、このうち 31 例（49.2%）では性行動が観察された。性行動には、しりおし、においかぎ、フレーメン、フォーレグキッキング、あごのせ、マウンティング、弱い追いかかけが観察された。また、性行動の発現確立に与える季節の影響をモデル解析により検討したところ（GLMM, 応答変数＝性行動の発現の有無、説明変数＝季節、誤差構造＝二項

分布、リンク関数=logit、ランダム効果=個体)、季節による性行動の発現確率に有意差はなかった (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 1.5$, $df = 2$, $P = 0.46$)。ただし、性行動は秋と冬にのみ観察され、秋に特に多く観察された (秋; 78.3%, 冬; 21.3%)。

発信器を装着した成獣オス 3 頭を合計 87 回追跡し、各季節における雌雄の同行動率 (雌雄同行動の確認回数/追跡回数) を算出したところ、秋と冬にのみ雌雄同行動が確認され、特に秋には 75%と高かった (表 5.4)。雌雄の同行動率は季節により有意に異なり (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 49.7$, $df = 3$, $P < 0.01$)、他の季節に比べ秋に有意に高かった。ランダム踏査および個体追跡により同行動および性行動が観察された成獣メスと成獣オスの組み合わせを表 5.5 に示す。雌雄の同行動および性行動が観察されたのは互いに行動圏の重複が最も大きい特定の雌雄間のみであった。

5. 1. 4. 考察

浅間山荘におけるニホンカモシカの群れサイズは基本的に単独であり、最大群れサイズは 3 頭連れだった。また、群れサイズの季節的な変化は確認されなかった。浅間山荘において確認された強い単独性はこれまで落葉広葉樹林帯でおこなわれた多くの先行研究の結果と類似した (Akasaka and Maruyama 1977; 木内ほか 1979; Sakurai 1981; Kishimoto 1989; 名和 1991; Ochiai 1993)。浅間山荘における群れ構成は母子ペアおよび成獣オス-成獣メスのペアからなり、夏には母子ペア、秋には成獣オス-成獣メスのペアの割合が高くなる傾向を示した。母子ペアの割合は出産期 (5-6 月: Sugimura et al. 1983; Kita et al. 1987)、成獣オス-成獣メスのペアは交尾期 (9-11 月: 落合 1983; Kishimoto 1989) に対応して構成割合が上昇したと考えられた。これらの傾向も先行研究と類似した (Kishimoto 1989; Ochiai 1993)。ただし、浅間山荘における交尾期の成獣オス-成獣メスの構成割合 (85.7%, $N=14$) は高密度個体群である下北 (23.7%, $N=156$; Ochiai 1993) よりも高い値だった。

成獣オス間の MCP における行動圏の空間配置は重複が大きく、行動圏の重複部では許容的な関係が確認された。このことから少なくとも行動圏全体をなわばりとして防衛していないことが示唆された。一方、CP50%における成獣オス間の行動圏の空間配置は互いにスペーシングしており、行動圏の内部において未識別の成獣との排他的な交渉が観察されていることから行動圏の一部がなわばりとして防衛されている可能性が考えられた。成獣メス間の行動圏は互いにスペーシングしていたが、成獣オス間同様に行動圏の境界部において激しい排他行動は観察されず許容的であった。成獣メス 3 頭のうち 2 頭には発信機が装着されておらず、この 2 頭の行動圏サイズは過小評価である可能性がある。このため成獣メス間においても行動圏の重複が起きている可能性が考えられた。

高密度個体群である仁別 (Kishimoto and Kawamichi 1996) および下北 (Ochiai 2002) では同性成獣間の排他的関係および行動圏のスペーシングが確認されたのに対し、浅間山荘では同性成獣間の弱い排他性および成獣オスでは行動圏の重複が確認された。このことから、ニホンカモシカのなわばり性に変異があることが示された。浅間山荘におけるニホンカモシカの行動圏サイズは雌雄ともに仁別および下北の 4 倍程度大きく (表 5.17)、行動圏全体を防衛するのにかかるコストは浅間山荘でより高いと予測される。Kishimoto (2003) は仁別において、一夫二妻で大きい行動圏を持つオスは一夫一妻で小さい行動圏を持つオスよりもなわばり維持期間が短く、大きい行動圏をなわばりとして防衛するのにかかるコストは大きいと報告しており、この予測を支持する。また、個体群密度が低く行動圏が大きい浅間山荘の食物条件は下北および仁別よりも悪いと考えられる (Ochiai et al. 2010)。そのため浅間山荘ではなわばり防衛にかかるコストと得られるベネフィットが釣り合わず、排他性が低下した可能性が考えられた。

MCP における成獣オスと成獣メスの行動圏の空間配置では 1 オス 3 メスのつがいが 1 例 (16.7%) 観察されたものの、コアエリア (CP50%) で見るとすべて 1 オス 1 メスのつがい関係だった。また、雌雄の同行動および性行動が確認されたのは全て特定のつがい間で

あったことから、浅間山荘におけるニホンカモシカの婚姻形態は一夫一妻であると推察される。

高密度個体群である仁別と下北における婚姻形態は基本的に一夫一妻であるものの、浅間山荘では確認されなかった 1 オス 2 メスおよび 1 オス 3 メスの一夫多妻が一定の割合で確認されている（仁別: 18.8%, N=48, Kishimoto and Kawamichi, 下北: 28.8%, N=80, Ochiai and Susaki 2002）。また、仁別および下北では交尾期において非つがい間での交渉および性行動が一定の割合で確認されているのに対し（仁別: 4.5%, N= 178, Kishimoto and Kawamichi 1996; 下北: 5.5%, N=201, 落合 2016）、浅間山荘では非つがい間での交渉は確認されなかった（0%, N=63）。

特にオスによる子の世話を伴わない哺乳類の一夫一妻性の進化的要因としてメスの散在分布があげられる（Emlen and Oring 1977; Kleiman 1977; Komers and Brotherton 1997）。メスが集中せずに散在して分布するとき、オスは複数のメスと交尾関係を持つことが難しい。このような条件下ではオスは確実に自分の子孫を残すために配偶者防衛による一夫一妻性を発達させることが適応的な繁殖戦略であると考えられている（Komers and Brotherton 1997, Brotherton and Komers 2003）。浅間山荘と仁別、下北のメスの分布様式を比較すると、行動圏の空間配置は浅間山荘では過小評価の可能性はあるが、どの個体群もおおむねスペーシングしており条件は類似する。一方、行動圏サイズは浅間山荘で仁別、下北の 4 倍以上大きいことから、浅間山荘のメスがより散在して分布しているといえる。このため、浅間山荘では散在して広い行動圏をもつメスを複数確保することが難しく、仁別、下北よりも強い一夫一妻的傾向が確認されたと考えられた。一方、交尾期の 2 頭連れ構成に占めるオス・メスペアの割合は下北（23.7%, Ochiai 1993）よりも浅間山荘（71.8%）で著しく高かった。また、浅間山荘において個体追跡により算出した雌雄同行動率は 75% と高く、オスが単独でいることよりも雌雄でいることのほうが多かった。これに対し仁別では交尾期において雄雌ペアよりも単独オスの観察割合が高かった（Kishimoto 1989）。浅間山

荘でのサンプル数の少なさや若齢個体の少なさなども要因として考えられるが、雌雄が同行動を積極的にとっていた可能性が高いと考えられる。仁別および下北ではオスが行動圏全体をなわばりとして保持することにより配偶者防衛をおこなっているのに対し、浅間山荘では前述のように確実ななわばり防衛が難しいため、土地ではなく直接メスを防衛することにより婚外交尾を防ぎ、受胎の可能性を高めていると考えられた。また、メスが大きな行動圏をもつ浅間山荘ではオスがメスと出会う可能性が低いため、確実に発情をとらえるために交尾期間中に積極的に同行動をとっている可能性が考えられた。このため、メスが大きな行動圏を持ち散在して分布する低密度個体群ではメス防衛型の一夫一妻性 (Clutton-Brock 1989) が発達していると考えられた。

低密度個体群であるカラマツ植林でのニホンカモシカの社会構造は高密度個体群と異なり、同性成獣間の弱い排他性および行動圏の重複、特定のメスを直接防衛することにより強い一夫多妻的傾向が確認された。餌資源の在り方の違い、それによるメスの分布構造の違いがこれらの変異をもたらしている可能性が示唆された。

5. 2. 火山館における社会構造

5. 2. 1. 序

現生のヤギ亜科は 12 属 35 種に分類される (Grubb 2005, 表 5.6)。このうちカモシカ属およびゴール属は森林を主な生息環境とする一方、その他のほとんどの種は乾燥した岩場や高山帯の草原、ステップ、ツンドラなどの開放的な環境に生息している (表 5.6)。開放的な環境に生息する種は 10 頭からときには 300 頭を超える群れ社会を形成する (表 5.6)。こうした群れ社会は母子のつながりを基本とし、多くの場合メスの子が出生集団に居残ることにより母系の群れが形成される (Chadwick 1977; Gray 1987; Dubois et al. 1995; Loison et al. 1999; Vardez and Krausman 1999; Zeng et al. 2002)。オスの子は成長に伴い出生集団から分散し、単独もしくはオス群を形成する (Dubois et al. 1995; Romeo et al. 1997;

Loison et al. 2008)。また、多くの種で群れ内の順位性 (Dominance hierarchy) が確認されている (Gray 1987; Ingold and Marbacher 1991; Locati and Lovari 1991; Cassinello 1996; Vardez and Krausman 1999; Cote 2000; Lovari et al. 2009; Bergeron et al. 2010)。開放的環境に生息する種には性的二型の発達した種が多く、婚姻形態は一夫多妻性もしくは乱婚性であることがほとんどである (表 5.6)。また、オスの配偶戦術はメス追随型の種が多く (ほとんどのヤギ族)、チルー (*Pantholops hodgsonii*) ではレック型 (Buzzard et al. 2008)、アルプスシャモアではなわばり型が報告されている (Hardenberg et al. 2000)。また、最近では配偶システムの可塑性がいくつかの種で報告されている (アルプスシャモア : Corlatti et al. 2013, シロイワヤギ : Mainguy et al. 2008, ジャコウウシ : Forchhammer and Boomsma 1998, バーラル : Lovari and Ale 2001, アルプスアイベックス : Apollonio et al. 2013; Willsch and Neuhaus 2009, ビッグホーン : Hogg 1984)。

一方、森林を主な生息環境とするカモシカ属およびゴール属は基本的に単独性でときおり小群を形成することが知られ、体サイズおよび角の形態などの外部形態に雌雄差はほとんどない (Schaller 1977; Mead 1989; Jass and Mead 2002)。Schaller (1977) および Geist (1985/1987) は森林環境に適応的な形質を持つカモシカ属およびゴール属を祖先形に近い原始的な種群であるとしている。カモシカ属とゴール属はそれぞれ 6 種 (ニホンカモシカ、チュウゴクカモシカ *C. milneedwardsii*、アカカモシカ *C. rubidus*、スマトラカモシカ *C. sumatraensis*、ヒマラヤカモシカ *C. thar*、タイワンカモシカ *C. swinhoei*) と 4 種 (アカゴール *N. baileyi*、オナガゴール *N. caudatus*、ヒマラヤゴール *N. goral*、チュウゴクゴール *N. griseus*) に分類される (Grubb 2005)。各種の生息環境および選好する植物群落、採食生態および社会構造を表 5.7 に示す。カモシカ属の生態についてはニホンカモシカで良く研究されているものの、他の 5 種については情報が非常に乏しい。ただし、熱帯から温帯の森林に生息し低木の多い群落を選好して利用すること、採食生態は木本類が主食のブラウザーであること、単独性であることは共通した性質であるとい

える（表 5.7）。社会構造についてはニホンカモシカでのみ詳細な研究がされている。群れサイズは最大 4 頭で、その構成は主に母子群（成獣メスとその子供）および成獣の雄雌からなり（Ochiai 1993; Kishimoto and Kawamichi 1996; 第五章一節）、同性成獣間での群れはほとんど確認されない。また、同性成獣間で資源なわばりを保持し、オスのなわばりは特定のメスとなわばりと重ねて分布するため交尾なわばりとしての機能をもつ。また、婚姻形態はほとんどの場合一夫一妻性である（Kishimoto and Kawamichi 1996; Ochiai and Susaki 2002; 第五章一節）。一方、ゴール属はカモシカ属と同様に亜熱帯から温帯の森林に生息するが、生息地に部分的に存在するイネ科草原や崖や岩場などの開放的環境を選好して利用する（Green 1987; Mishra and Jonshingh 1996; Chaiyarat et al. 1999; Ilyas and Khan 2006; Chen et al. 2009; Ashraf et al. 2016）。また、ヒマラヤゴールおよびチュウゴクゴールの主要採食物はイネ科草本であることが多数報告されており（Green 1987; Mishra and Jonshingh 1996; Chaiyarat et al. 1999; Wu et al. 2005; Ilyas and Khan 2003; Fakhar - i - Abbas et al. 2008）、グレイザー的採食生態を持つ点もカモシカ属と異なる。社会構造についてはオナガゴールおよびヒマラヤゴールについて情報がある。2 種の最大群れサイズは 10 頭を超え、複数の成獣メスおよびその子供から構成されるメス群、成獣オスと若齢オスから構成されるオス群もしくは単独オス、これらの混群が確認されている（Lovari and Apollonio 1993; Pendharkar and Goyal 1995; Baskin and Danell 2003）。また、オスでは単独性が、メスでは群居性がより強く、交尾期に雄雌混群が頻繁に確認されることが報告されている（Pendharkar and Goyal 1995）。ニホンカモシカにみられる資源なわばりは確認されておらず、配偶システムはヒマラヤゴールではメス追随型の一夫多妻性（Lovari and Apollonio 1994）、オナガゴールでは交尾なわばり型の一夫多妻性である（Mead 1987; Baskin and Danell 2003）。また、ヒマラヤゴールにみられる社会行動はカモシカ属にみられる社会行動よりも多様であり、シロイワヤギなどの群居性の近縁種にみられる社会行動に近いとされている（Lovari and Apollonio 1993）。

ヤギ亜科全体および近縁なカモシカ属、ゴール属の生息環境と社会構造の関係から、より開放的な草原環境を好むほど、群居性および一夫多妻性の社会が発達しており（表 5.6-5.7）、開放的な草原環境がヤギ亜科の群居性および一夫多妻性の発達の契機となった可能性が高い（Schaller 1977）。このため、単独性、一夫一妻性の社会を持つと考えられるカモシカ属が開放的な草原環境に対しどのような行動の変異を持つかを検討することはヤギ亜科の単独性から群居性への社会進化を検討する上で重要である。

前述のようにニホンカモシカは社会構造についてカモシカ属で最も良く研究され、単独性で一夫一妻性の社会構造を持つことが知られている（Ochiai and Susaki 2002; Kishimoto 2003; 第五章一節）。また、ニホンカモシカの生息環境は落葉広葉樹林帯がほとんどであるものの、一部に亜高山帯から高山帯の開放的な草原環境にも生息することが知られる（第一章二節）。また、これまでのニホンカモシカの社会構造に関する研究は落葉広葉樹林帯の森林でのみおこなわれており、開放的な草原環境における生態については未解明である。このため、ニホンカモシカは森林環境と草原環境の社会比較をおこなうのに適した材料である。長野県浅間山の標高 2000~2400m の森林限界付近には亜高山帯風衝草原が広がり、多数のニホンカモシカの生息が確認されている（第一章二節）。また、季節的なグラミノイドの採食や草原の選択的な利用など、群居性のヤギ亜科動物と共通の性質をもつことが知られている（高田ほか 2017; 第二章）。このため、社会構造においても群居性や一夫多妻性への萌芽が確認される可能性が高い。

そこで、本節の目的は 1) 火山館におけるニホンカモシカの社会構造を解明し、森林における社会構造との違いを明らかにすること、2) 群居性のヤギ亜科との共通点および類似性を検討することとした。

5. 2. 2. 方法

調査は火山館（第一章二節）において、定点からの直接観察およびランダム踏査による直

接観察によりおこなった。調査は 2014 年 7 月から 2017 年 10 月の間におこない、合計 252 日間、2328 時間調査をおこなった。浅間山荘における調査同様に、直接観察により発見したニホンカモシカの位置、群れサイズおよび行動を地図 (1/5000) およびノートに記録した。年間行動圏は観察により得られた軌跡から 100%最外郭法 (MCP) により表現した。発見回数の少ない個体は行動圏を過小評価する可能性が高いため、年間の発見回数が 30 回以上の個体のみ行動圏を算出した。交渉時の社会行動の類型は落合 (1983; 2016) の類型に、交渉時に個体間が警戒しあい、どちらかが歩き去るまで警戒し続ける「緊張的交渉」を加えた。

5. 2. 3. 結果

・グループピング

合計 1480 回ニホンカモシカに遭遇したうち、1149 例 (77.6%) が単独、289 例 (19.5%) が 2 頭連れ、38 例 (2.6%) が 3 頭連れ、4 例 (0.3%) が 4 頭連れだった (表 5.8)。平均群れサイズおよび典型群れサイズはそれぞれ 1.25 頭、1.72 頭だった。群れサイズに顕著な季節変化は見られず (表 5.8)、群れサイズは季節により有意な違いがなかった (GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 5.26$, $df = 3$, $P = 0.15$)。

2 頭連れが観察された 289 例のうち、69 例 (23.9%) が成獣メスとその子供 (当歳獣、1 年子、2 年子) からなる母子ペア、140 例 (48.4%) が成獣オスと成獣メスのペア、68 例 (23.5%) が成獣メス 2 頭のペアだった。例数は少ないものの、成獣オスと若齢個体 (0-2 歳) のペア (7 例, 2.4%) も観察された (表 5.9)。成獣メスとその当歳獣および成獣オスと成獣メスのペアの構成割合は季節の効果を有意に受けており (母子ペア; GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 19.1$, $df = 3$, $P < 0.001$, ♂-♀; GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 14.4$, $df = 3$, $P < 0.01$)、成獣メスとその当歳獣のペアの割合は他の季節に比べ夏に有意に高く、成獣オスと成獣メスのペアの割合は秋に有意に高かった。これに対し、成獣メス間のペアは季節の効果を受けず (GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 9.0$, $df = 3$, $P < 0.05$)、年間通じて一定の割合で観察された。

3頭連れが観察された38例のうち、13例(34.2%)が成獣オスと母子の構成、11例(28.9%)が成獣オス1頭と成獣メス2頭の構成、7例(18.4%)が成獣メス2頭とそのどちらかの子供(0-2歳)の構成、6例(15.8%)が成獣メスとその子供(0-2歳)かなる構成だった(表5.10)。成獣オスと母子の構成割合は季節の効果を有意に受けており(♂-♀-K; GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 9.1 = 3$, $P < 0.05$)、他の季節に比べて秋に有意に高かった。成獣メス2頭とそのどちらかの当歳獣の構成割合は季節の効果を有意に受けており(♀-♀-K; GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 13.3$, $df = 3$, $P < 0.01$)、他の季節に比べて夏に有意に高かった。他の構成割合は季節により変化しなかった(♂-♀-♀; GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 0.38 = 3$, $P = 0.89$, ♀-J; GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 1.0 = 3$, $P = 0.79$)。

4頭連れの構成は成獣オスと成獣メス、その当歳獣と1年子からなる構成が2例(10月)、成獣オス1頭と成獣メス2頭、そのいずれかの当歳獣からなる構成が1例(8月)、成獣メス3頭とそのいずれかの当歳獣からなる構成が1例(9月)だった。

・行動圏サイズ

成獣オスおよび成獣メスの年間平均行動圏サイズ $\pm SD$ はそれぞれ 8.1 ± 6.1 ha (N=15) および 7.4 ± 4.8 ha (N=26) だった。成獣オスと成獣メスの行動圏サイズに有意な差はなかった(Mann-Whitney U-test, $z = 2.7$, two tailed $P = 0.1$)。

・同性間の行動圏の空間配置

成獣オス間の行動圏はスペーシングしており(図5.4)、平均行動圏重複率 $\pm SD$ は $9.5 \pm 8.2\%$ (N=22) と低かった。オス間の行動圏重複平均個体数 $\pm SD$ は 1.8 ± 0.8 頭 (N=12) だった。一方、成獣メス間の行動圏は全体的に重複が大きく(図5.5)、平均行動圏重複率 $\pm SD$ は $30.4 \pm 25.2\%$ (N=114) と高かった。同性間の行動圏重複率は成獣オス間よりも成獣メス間で有意に高かった(Mann-Whitney U-test, $z = 2.7$, two tailed

P<0.01)。また、メスの同性の行動圏重複平均個体数±SDは4.5±8.2頭(N=26)であり、オスよりも有意に高かった(Mann-Whitney U-test, $z = 3.2$, two tailed P<0.01)。成獣メス間の行動圏重複率は個体間によってばらつきが大きく、ある特定の個体間で行動圏を大きく重複させる傾向にあった(表 5.11)。また、他のメスと行動圏をほとんど重複させないメスも各年に1頭から2頭存在した。

・同性間の個体間交渉

同性成獣間での個体間交渉を合計101例観察した。そのうち2例(1.9%)が成獣オス間、99例(98.1%)が成獣メス間で観察された。

成獣オス間で観察された2例の交渉は9月および10月に観察され、2例とも緊張的な交渉であった。2例の交渉は互いの行動圏の境界部で観察され、30m程度の距離で互いの存在に気づき、立ち止まり警戒したのち、30m程度の距離において行動圏の境界を平行して歩く行動が観察された。20-50m程度並行して歩いたのちに、自分の行動圏の内部に歩行移動した。平行歩行中は2個体とも頻繁に眼下腺こすりつけをおこなった(3.8回/分, N=4)。

成獣メス間で観察された99例の交渉のうち、61例(61.6%)は親和的ないし許容的交渉、30例(30.3%)は攻撃行動や威嚇行動をとる抗争的交渉、8例(8.1%)は緊張的な交渉だった。親和的ないし許容的交渉において観察された行動は、追従6例(10.2%)、鼻つきあわせ6例(10.2%)、アログルーミング4例(6.8%)、不干渉45例(72.9%)だった。このうち、追従、鼻つきあわせおよびアログルーミングが観察されたものは親和的交渉、不干渉を許容的交渉とした。61例の親和的ないし許容的交渉のうち、16例(27.1%)が親和的交渉、45例(72.9%)が許容的交渉だった。抗争的交渉において観察された行動は、威嚇1例、角つきあわせ3例、角つき1例、弱い追いかけ17例、激しい追いかけ10例だった。角つきあわせおよび弱い追いかけ行動の直前に親和的行動とされる鼻つきあわせがそれぞれ2例と3例観察された。激しい追いかけと弱い追いかけ、角つきは追う個体(勝ち)と追

われる個体（負け）や角つきをおこなう個体（勝ち）と受ける個体（負け）というように勝敗が決した。抗争的交渉は攻撃行動の後に個体同士が近距離を保ち、許容的な関係に移行する「弱い抗争的交渉」と攻撃行動後同一行動をとらない「激しい抗争的交渉」に分けられた。攻撃行動と対応させると、威嚇、角つきあわせ、角つき、弱い追いかかけが弱い抗争交渉、激しい追いかかけが激しい抗争交渉に当てはまった。30 例の抗争的交渉のうち、10 例（30%）が激しい抗争的交渉、20 例（70%）が弱い抗争的交渉だった。成獣メス間で観察された緊張的な交渉は、20-30m 程度の距離で互いの存在に気づき、立ち止まりしばらく警戒したのち、互いに歩いて遠ざかることが観察された。

・成獣メス間の交渉と季節の関係

成獣メス間における各交渉型（親和的ないし許容的、弱い抗争的、激しい抗争的、緊張的）の観察割合は月に応じて変化が見られた（図 5.6）。社会行動にかかるエネルギーコストは行動型によって大きく異なる。例えば、許容的交渉は互いの存在に対し特段行動を変化させないため、かかるコストは非常に低いと言える。一方、激しい追いかかけでは、多くの場合 100m 以上の距離を急峻な地形の中、全力で追いかけるもしくは逃げる必要があり、非常にコストが高い。個体の栄養状態や積雪などの生息地の状況はこれらの行動のコストを変化させている可能性がある。本調査地における個体の栄養状態は植物の生育状況に対応じて変化し、草原の植物が生育する春から夏に高く冬季に著しく低下することが知られる（矢野 2016）。そこで、植物の生育状況と積雪状況に応じて季節を積雪期（12-4 月）、緑生期（5-8 月）、枯死期（9-11 月）に区分し、季節が各交渉型の発現確率に与える影響をモデル解析により評価した（GLMM, 応答変数＝各交渉型の発現確率, 説明変数＝季節, ランダム効果＝個体の組み合わせ, 誤差構造＝二項分布, リンク関数＝logit）。許容的交渉の発現確率は季節の効果を有意に受けており（GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 16.2$, $df = 3$, $P < 0.001$ ）、他の季節に比べ積雪期に有意に発現した。親和的、弱い抗争的、緊張的交渉は季節の効果を有意

に受けなかった（親和的; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 3.2$, $df = 3$, $P = 0.20$, 弱い抗争的; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 4.02$, $df = 3$, $P = 0.13$, 緊張的; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 1.54$, $df = 3$, $P = 0.46$)。激しい抗争的交渉は欠損値のためモデルにあてはめられなかったが、緑生期にのみ観察された。各季節における激しい抗争的交渉の発現の有無を χ^2 の独立性の検定により評価したところ、緑生期に有意に発現した ($\chi^2 = 12.9$, $df = 3$, $P < 0.01$)。

・成獣メス間の交渉と行動圏分布の関係および社会単位

各交渉型の発現および行動圏の空間配置は交渉をおこなった個体の組み合わせによって異なる傾向があった（表 5.11）。行動圏の空間配置は個体間の社会的関係に強く影響を受けると考えられ（三浦 1998）、個体間の排他性が高ければ行動圏はよりスペーシングし、親和性が高ければ行動圏はより重複する可能性がある。そこで、個体の各組み合わせにおける交渉型と行動圏の空間配置の関係性をモデル解析により評価した（GLMM, 応答変数＝各交渉型の発現確率, 説明変数＝交渉が起きた個体間の行動圏重複率の平均値, ランダム効果＝個体の組み合わせ, 誤差構造＝二項分布, リンク関数＝logit）。親和的ないし許容的交渉の発現確率は行動圏重複率の効果を有意に受けており（GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 5.4$, $df = 1$, $P < 0.05$)、行動圏重複率が高い個体間ほどより発現した。激しい抗争的交渉および緊張的交渉も行動圏重複率の効果を有意に受けており（激しい抗争的交渉; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 9.5$, $df = 1$, $P < 0.01$, 緊張的交渉; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 6.0$, $df = 1$, $P < 0.05$)、行動圏重複率が低い個体間ほどより発現した。弱い抗争的交渉は行動圏重複率が高い個体間ほど発現する傾向にあったが、行動圏重複率の有意な効果は認められなかった（GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 2.9$, $df = 1$, $P = 0.08$)。

メスの社会単位を行動圏の重複および交渉型からメスグループ、単独型の 2 つに分類した。調査期間を通じた平均行動圏重複率が 50%を超えていた個体間は親和的ないし許容的交渉の発現確率が 50%を超えており、激しい抗争的交渉の発現確率は 5%未満だった（表

5.11)。これらの関係がみられた個体間を同一のメスグループとみなした。メスグループは2頭から3頭で構成された。また、異なるグループに属する個体間での交渉は激しい抗争的交渉および緊張的交渉の発現確率が50%以上だった。他個体との行動圏重複率が50%以下であり、他個体と激しい抗争的および緊張的交渉の発現確率が50%以上だった個体もしくはほとんど交渉が観察されなかった個体を単独型とした。調査期間中の個体の移出により、観察される社会単位の数はいずれも変化した。2014年7月～2015年6月の間は3つのメスグループ（グループ1：3頭、グループ2：2頭、グループ3：2頭）と4頭の単独型、2015年7月～2016年6月の間は3つのメスグループ（グループ1：2頭、グループ2：2頭、グループ3：2頭）と4頭の単独型、2016年7月～2017年6月の間は2つのメスグループ（グループ2：2頭、グループ3：2頭）と4頭の単独型が確認された。グループ1は2015年および2016年にそれぞれ1頭ずつ老齢メスが消失し（おそらく死亡と考えられる）、2017年には単独型となった。グループ2およびグループ3はそれぞれグループ内のメスの入れ替わりは確認されなかった。各メスグループおよび単独型の行動圏はいずれも重複部もみられるが、緩やかにスペーシングした（図5.5）。

・メスグループ内および社会単位間の優劣関係

メスグループ内での個体間交渉を合計79回観察し、このうち抗争的交渉は23回観察された。23回の抗争的交渉のうち、はっきりとした勝敗が確認された交渉は22回だった。メスグループ内での抗争的交渉の観察頻度は低く、親和的ないし許容的交渉がほとんどを占めた（表5.11）。個体追跡サンプリングによりメスグループに属する成獣メスを合計4170分観察したうち、メスグループ内の抗争的交渉は8回観察され、1時間当たりの抗争的交渉の発生頻度は0.11回/時間だった。各メスグループ内における抗争的交渉の対戦結果を表5.12に示す。どのメスグループにおいても個体間の勝敗が逆転することはなく、個体間で明確な優劣関係が確認された。また、オオシマ・オオクボ（グループ3）、およびベジータ・ア

サコ（グループ 2）の抗争的交渉は 2015 年、2016 年、2017 年にそれぞれ確認されているが優劣関係が年により変化することはなかった。また、ムーさん・クロサワの抗争的交渉も 2015 年および 2016 年に確認されているが、優劣関係が入れ替わることはなかった。優劣関係と年齢クラスについてみると、すべてのグループにおいてクラス II（壮齢から老齢、第一章一節）の個体がクラス I（若齢から壮齢）の個体よりも優位であり、年齢の高い個体ほど優位である傾向にあった。メスグループ内での抗争的交渉は、ある個体が他個体に対して接近することが契機となり発生するが、優位個体および劣位個体から接近した例数はそれぞれ 19 例（86.3%）および 3 例（15.7%）で、優位個体から接近する傾向にあった。各メスグループにおける優位個体からの接近の割合は、グループ 1 で 100%（N=2）、グループ 2 で 60%（N=5）、グループ 3 で 93.3%（N=15）だった。勝敗の決した抗争的交渉は、8 例（36.4%）が互いに採食中もしくは歩行中に、14 例（63.6%）がどちらか一方が休息中に観察され、休息中に観察される例が多い傾向にあった。どちらか一方が休息中に観察された 14 例の交渉のうち 10 例（71.4%）で劣位個体が休息場から追い出され、のちにその場所で優位個体が休息することが確認された。2 年間以上優劣関係に入れ替わりが確認されなかったオオシマ・オオクボ、ベジータ・アサコ、ムーさん・クロサワにおける優位個体と劣位個体の平均出産率 $\pm SD$ はそれぞれ $28 \pm 25\%$ （N=3）、および $17 \pm 29\%$ （N=3）であり、有意な差はなかった（Mann–Whitney U-test, $z = 0.51$, two tailed $P > 0.05$ ）。一方、優位個体と劣位個体の平均繁殖成功率 $\pm SD$ はそれぞれ 0%（N=3）、 $11 \pm 19\%$ （N=3）であり、劣位個体のみ繁殖成功が確認された。

社会単位間での抗争的交渉は合計で 7 例観察され、そのうちすべての例で激しい追いかかけが観察された。社会単位間での抗争的交渉の対戦結果を表 5.13 に示す。すべての社会単位間および個体間での交渉は観察されなかったが、アサコ・ベジータのメスグループは他の 2 つのメスグループおよび単独型との交渉の結果すべて負けており、劣位にあることが推察された。優位である社会単位における各メスの出産率および繁殖成功率の平均 $\pm SD$ はそれ

それ $37 \pm 22\%$ (N=6) と $11 \pm 17\%$ (N=6) であったのに対し、劣位であったアサコ・ベジータのメスグループは出産が確認されなかった。

・雌雄の行動圏の空間配置

各成獣オスの行動圏は 1 つもしくは複数のメスの社会単位と大きく行動圏を重ねた (図 5.7)。成獣メスの行動圏に対し 60%以上行動圏を重複させたオスをそのメスのつがいとした。成獣オス間の行動圏はそれぞれスペーシングしていたため、特定のオスと特定のメスがつがい関係にあり、1 頭のメスが複数のオスとつがい関係にあることは確認されなかった。確認されたつがいタイプはそれぞれ、1 オス 1 メスのつがいが 3 例、1 オス 2 メスのつがいが 4 例、1 オス 3 メスのつがいが 3 例、1 オス 4 メスのつがいが 1 例、1 オス 5 メスのつがいが 1 例で、平均つがいメス数 $\pm SD$ は 2.4 ± 1.2 頭 (N=12) だった

・雌雄の交渉

成獣オスと成獣メスの交渉を合計 162 例観察した。このうち 87 例 (53.7%) が性交渉、56 例 (34.6%) が親和的ないし許容的交渉、19 例 (11.7%) が抗争的交渉だった。性交渉においては、においかぎ 55 例、フレーメン 26 例、角おし 26 例、前足げり 66 例、追いかけ 13 例、あごのせ 27 例、マウンティング 5 例、交尾 13 例が観察された。56 例の親和的ないし許容的交渉のうち 11 例が鼻つきあわせもしくは追従をともなう親和的交渉、45 例が不干涉型の許容的交渉だった。鼻つきあわせおよび追従はすべてオスからメスに対しおこなわれた。19 例の抗争的交渉のうち、6 例が激しい追いかけをともなう激しい抗争的交渉、13 例が威嚇、逃避、角つきあわせ、角つき、弱い追いかけをともなう弱い抗争的交渉だった。激しい抗争的交渉はオスからメスに対しおこなわれたのが 3 例、メスからオスに対しおこなわれたのが 3 例だった。弱い抗争的交渉は、オスからメスに対しおこなわれたのが 8 例、メスからオスに対しおこなわれたのが 5 例だった。

交尾期に集中的な観察をおこなった 2015 年において、性交渉および交尾が観察された成獣メスと成獣オスの組み合わせを表 5.14 に示す。性交渉は合計 71 例観察され、このうち 69 例がつがい間、2 例が非つがい間で観察され、つがい関係と交尾関係はおおむね一致していた。成獣オスが性行動をおこなった成獣メスの個体数は最大 5 頭、最小 1 頭で、平均個体数は 3 頭 (N=4) だった。

・季節およびつがい関係と交渉型の関係

発情期 (9–11 月) および非発情期 (12–8 月)、つがいおよび非つがいにおける各交渉型の観察頻度を表 5.15 に示す。各交渉型の発現は季節 (交尾期 VS 非交尾期) および交渉をおこなった個体の組み合わせ (つがい VS 非つがい) によって異なる傾向があった。そこで、発情期および個体のつがい関係が交渉型の発現に与える影響を評価した (GLMM, 応答変数=各交渉型の発現確率, 説明変数=季節 (発情期 or 非発情期) +つがい関係 (つがい or 非つがい), ランダム効果=個体の組み合わせ, 誤差構造=二項分布, リンク関数=logit)。親和的ないし許容的交渉の発現確率は季節の効果のみを有意に受けており (季節; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 4.6$, $df = 1$, $P < 0.05$, つがい; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 0.3$, $df = 1$, $P = 0.54$)、非交尾期ほどより発現した。抗争的交渉は季節およびつがいの効果を有意に受けており (季節; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 7.2$, $df = 1$, $P < 0.01$, つがい; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 9.7$, $df = 1$, $P < 0.01$)、非交尾期および非つがいほどより発現した。性交渉の発現確率は季節の効果のみを有意に受けており (季節; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 15.1$, $df = 1$, $P < 0.001$, つがい; GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 4.7$, $df = 1$, $P = 0.59$)、交尾期ほど発現した。

5. 2. 4. 考察

・グルーピング

火山館におけるニホンカモシカの群れサイズは基本的に単独であり、最大群れサイズは 4

頭だった。また、群れサイズの季節的な変化は確認されなかった。火山館において確認された強い単独性は、これまで落葉広葉樹林帯でおこなわれた先行研究の結果と類似した (Akasaka and Maruyama 1977; Sakurai 1981; Kishimoto 1989; 名和 1991; Ochiai 1993; 第五章一節)。一方、群れ構成では2頭連れおよび3頭連れにおいて成獣メス・成獣メスの組み合わせがすべての季節において一定の割合で観察された。成獣メス・成獣メスの群れ構成はこれまでの先行研究では報告されていないため (Akasaka and Maruyama 1977; 木内ほか 1979; Sakurai 1981; Kishimoto 1989; 名和 1991; Ochiai 1993)、群れ構成においては生息環境に応じた変異があることが示された。

有蹄類の群れサイズは種間で異なることはもちろん (Estes 1974; Brashares et al. 2000)、同一の種内もしくは同一の個体群においても生息環境の違いに応じて変化することが知られる (Lott 1991)。また、群れサイズの決定は群れることのコストとベネフィットのバランスにより決定すると考えられる (Alexander 1974; Pulliam and Caraco 1984)。有蹄類において群れサイズの種内変異に与える生態的要因として捕食圧 (Brashares and Arcese 2002)、生息地の見通し (SanJose et al. 1997)、食物の量や分布様式 (Isvaran 2007) などがあげられる。高い捕食圧の下では、群れることにより捕食者の早期発見 (Berger 1978) やうすめの効果 (Caro 2005) など様々な利益が得られるため、群れサイズが大きくなることが知られている (Heard 1992; Brashares and Arcese 2002)。また、見通しの良い環境でも同様に群れることにより捕食回避の利益が得られるため群れサイズが大きくなることが知られる (Molvar and Bowyer 1994; Jose et al. 1997; Burger et al. 2000; Creel et al. 2005)。一方、草食獣における主な群れのコストは食物をめぐる競合であると考えられ (Terborgh and Janson 1986)、食物の乏しい状況や食物が散在して分布する状況下では競争が強まるため、群れサイズが小さくなることが知られている (Isvaran 2007)。火山館は森林に比べ見通しが非常によく、食物は大量にまとまって分布する傾向にあるが、他の有蹄類に見られるような群れサイズの増加は確認されなかった。大型草食獣において、群れることにより得られる最

も重要で一般的な利益は捕食リスクを最小限にすることであると考えられるが (Jarman 1974; Kaufmann 1974; Hirth 1977; Brashares and Arcese 2002)、火山館も他の調査地域においても脅威的な捕食者は存在しないため、捕食圧は非常に弱いと予測される。このため、群れを形成することによるベネフィットはほとんどなく、群れサイズの増加が確認されなかった可能性が考えられた。また、食物の多量な供給は群れ形成の前提条件を提供すると考えられるが、群れの形成を積極的に促進しないと考えられた。これまでに群れサイズの種内変異が確認されているのは開けた環境に生息する群居性の種がほとんどで (Lotto 1991)、単独生活を基本とする森林性の種では報告がない。Wronski et al. (2009) は単独性のブッシュバックの群れサイズを見通しの異なる 6 つの個体群で比較したが、群れサイズに変異は確認されず単独性を保持することを報告している。また、Bergstorm and Skarpe (1999) はアフリカに生息する有蹄類の群れサイズの季節変化を調査し、群居性の種は群れサイズが季節変化するのに対し、単独性のダイカー類およびスティーンボックはニホンカモシカ同様に群れサイズが季節変化しないことを報告している。このため森林環境に適応的な単独性の種は環境の違いに対し群れサイズを変化させず、単独性を保持する傾向にあるといえる。

開放的な環境に生息するヤギ亜科の多くの種は母系の群れ社会を形成することが知られており (Schaller 1977; Valdez and Krausman 1999)、メス同士のつながりが群れ形成において重要である。カモシカ属と最も近縁であるゴーラル属は森林および岩場や崖、イネ科草原などの開けた環境に生息する (Mishra and Jonshingh 1996; Chaiyarat et al. 1999; Ilyas and Khan 2006; Ashraf et al. 2016)。カモシカ属よりもやや開けた環境に生息するヒマラヤゴーラルにおいてオスは交尾期以外を単独で過ごすのに対し、メスは母子を基本とした 3 頭前後の小群を形成し、群れサイズは最大 11-12 頭が確認されている (Pendharkar and Goyal 1995)。本結果において、4 頭を超える群れの形成は確認されなかったものの、森林においてほとんど確認されていない成獣メス間の群れ形成が火山館で一定の割合で確

認められたことは成獣メス間の群れ形成の前段階を示していると考えられた。

- ・成獣メス間の個体間関係

火山館における成獣メスは個体間の排他性が低く行動圏を重複させることから、行動圏全体を防衛するなわばりを持たないことが示唆された。また、特定の 2 頭から 3 頭の個体が行動圏を大きく重複させ社会単位を形成し、社会単位間は緩やかにスペーシングすることが示された。また、同一の社会単位内に属するメス間および社会単位間において、入れ替わりのない優劣関係が存在することから順位制の存在が示唆された。これまでおこなわれてきた森林における先行研究では、成獣メス間の強い排他性および行動圏のスペーシングからなわばりを持つと考えられてきたが (Kishimoto and Kawamichi 1996; Ochiai and Susaki 2002)、火山館では上記のような異なる社会構造を持つことが初めて示された。

森林において確認されているニホンカモシカの成獣メスのなわばりは食物資源の防衛のための資源防衛なわばりであると考えられている (Kishimoto 2003; 落合 2016)。また、この資源防衛なわばりは、良質な食物が散在して分布し、安定的に供給される森林環境に適応的な社会構造であると考えられている (Jarman 1974; Estes 1974)。一方、調査地である火山館は亜高山帯風衝草原からなる草原環境が多くを占め、食物資源の量や分布、これらの季節的变化は森林環境と大きく異なると考えられる。火山館では、非積雪期である春から秋にかけて、ニホンカモシカの主要食物であるイネ科草本および広葉草本が草原に多量に存在する (第二章)。また、草原を取り囲むように分布する常緑針葉樹林およびカラマツ林床ササ型の群落には、この季節のニホンカモシカの主要な食物はほとんど存在しない (第二章)。このため、非積雪期の火山館は森林環境に比べて大量の食物がまとまって分布する傾向にあるといえる。一方、積雪期には草原の植物が積雪によりほとんど利用できなくなるため、少量の食物が岩場や崖に局所的に分布する傾向にある。このような森林環境との食物資源の存在様式の違いが、成獣メス間の排他性や行動圏の空間配置の違いに影響を与えている可能性が考えられる (第五章三節)。前述のように開放的な環境に生息するヤギ亜科のほ

とんどの種は母系の群れ社会を形成することが知られており (Schaller 1977; Valdez and Krausman 1999)、メス同士のつながりが群れ形成において重要である。火山館において確認されたニホンカモシカの成獣メス間の許容的な関係および行動圏の重複は、単独性から群居性社会への移行段階にあることを示唆する。

群居性のヤギ亜科に見られる成獣のメスの群れ形成は、基本的には娘が出生集団に居残ることにより成立すると考えられている (Chadwick 1977; Gray 1987; Dubois et al. 1995; Loisson et al. 1999; Vardez and Krausman 1999; Zeng et al. 2002)。火山館におけるニホンカモシカの成獣メスの社会単位も娘が出生地に居残ることにより、近縁な血縁関係にある個体間で形成されている可能性が考えられるが、本調査では個体間の血縁や幼獣が成獣になるまでの他個体との関係性、子の分散などの社会構造の成立過程に関する詳細な情報は得られなかった。一方、森林環境である仁別 (Kishimoto 1989) および下北 (Ochiai and Susaki 2007) でおこなわれた研究では、娘と母獣の関係および子の分散過程について観察がおこなわれている。これらによると、娘が 0 歳から 1-2 歳へ成長するのに伴い母獣から娘へ鼻つきあわせなどの親和的交渉が減少し、角つきあわせや角つき、弱い追いかけなどの弱い排他的行動が観察されるようになる。ただし、母獣と娘間ではなわばり防衛に見られるような激しい抗争的交渉は観察されないとしている (Kishimoto 1989; Ochiai and Susaki 2007)。子供の分散は基本的に 2-4 歳までに起こり、出生地における同性の成獣の不在が子供の居残りの契機となることから、食物資源や配偶者をめぐる競争がニホンカモシカの分散の主要な要因であると考えられている (Ochiai and Susaki 2007)。火山館において観察された成獣メス間の交渉は、親和的ないし許容的交渉 (61.6%) および弱い追いかけや角つきあわせや角つきを含む弱い抗争的交渉 (21.2%) がほとんどを占め、仁別および下北において観察された成獣メスとその 1-3 歳の娘の交渉と類似する傾向にあった (Kishimoto 1989; Ochiai and Susaki 2007)。ただし、仁別と下北での母獣と 1-3 歳の娘間で鼻つきあわせやアログルーミングなどの親和的交渉はほとんど観察されないのに対し、火山館では

成獣メス間での親和的交渉が一定の割合で観察されている。メスの場合配偶者をめぐる競争は弱いと考えられるため、娘の分散の要因は主に食物をめぐる競合であると考えられるが (Ochiai et al. 2007)、食物供給が非常に多い草原環境は森林環境に比べ食物をめぐる競合が弱いと予想される。このため、草原環境では娘の分散が促進されず居残りが生じている可能性が考えられる。今後、成獣メス間の血縁関係や幼獣が成獣になるまでの他個体との関係性、子の分散などの社会構造の成立過程に関するデータの収集が求められる。

順位制は一般的に個体間の闘争にかかるコストやリスクを制限する機能があると考えられており (Smith 1974; Clutton-Brock et al. 1979; Hand 1986)、群居性のヤギ亜科を含むいくつかの有蹄類においてもメス間の順位制が確認されている (Thouless and Guinness 1986; Hirotsu 1990; Festa-Bianchet 1991; Hass 1991; Thompson 1993; van Dierendock et al. 1995; Fournier and Festa-Bianchet 1995)。順位制における優位個体は劣位個体に比べ良好な採食場の利用できることや採食効率が高いこと (Lovari and Rosta 1985; Barrette and Vandel 1986; Thouless 1990)、捕食の危険の少ない場所を利用でき、警戒時間が短いこと (Lipetz and Bekoff 1982; Byers 1997)、繁殖成功率が高いこと (Clutton-Brock et al. 1984) などが報告されている。また、いくつかの有蹄類において順位を決定する要因として、年齢 (Clutton-Brock et al. 1984; Rutberg 1986; Reason and Laird 1988; Festa-Bianchet 1991; Locati and Lovari 1991; Cote and Festa-Bianchet 2001) や体サイズ (Hirotsu 1990; Locati and Lovari 1991; Cote and Festa-Bianchet 2001) などがあげられている。ただし、これらの有蹄類における順位制に関する研究はすべて群居性の種を対象としたものであり、単独性の種における順位制はほとんど確認されていない。今回、単独性であるニホンカモシカにおいて (第五章一節, 二節)、グループ内の成獣メスの抗争的交渉の対戦結果から順位制の存在が初めて示唆された。

ニホンカモシカのグループ内における抗争的交渉の発生頻度を他の群居性の有蹄類と比較すると、ニホンカモシカでは他の種よりも低い傾向にあった (図 5.8)。図 5.8 に挙げたビ

ビッグホーンシープ、ピレネーシャモア、バイソン、アカシカ、ポニー、シロイワヤギは全て群居性であるのに対しニホンカモシカは単独性である。そのため、ニホンカモシカは他個体との交渉の機会がこれらの他種に比べ少ないと考えられ、このため単位時間当たりの抗争的交渉の発生頻度は他種に比べ低いと考えられた。

グループ内に順位が確認されたメスグループのすべては、高齢個体ほど優位である傾向にあった。高齢個体ほど高順位になる傾向は他の群居性の有蹄類においても確認されており (Townsend and Bailey 1981; Clutton-Brock et al. 1984; Rutberg 1986; Reason and Laird 1988; Festa-Bianchet 1991; Locati and Lovari 1991; Cote and Festa-Bianchet 2001)、類似した傾向を示したと考えられる。ニホンカモシカのグループ内の交渉において、優位個体から抗争的交渉を仕掛ける傾向があった。同様の傾向が他の有蹄類においても指摘されており、シロイワヤギでは 90% (Cote 2000)、バイソンでは 98% (Rutberg 1983)、ビッグホーンシープ (Bennett 1986)、セーブルアンテロープ (Thompson 1993)、プロングホーン (Fairbanks 1994) では 99% の割合で、交渉を仕掛けた個体が勝利した。闘争にかかるコストやリスクを下げるためには、勝利する可能性の低い闘争を避けるべきであると考えられる (Rowell 1974; Jackson 1988)。このため劣位個体から抗争的交渉を仕掛ける頻度は低かったと考えられる。

ピレネーシャモア (Lovari and Rost 1985) やトナカイ (Barrette and Vandel 1986)、アカシカ (Thouless 1990)、プロングホーン (Byers 1997) などでは、低順位な個体に比べて高順位の個体ほど採食や対捕食において利益が得られることが報告されているが、本研究ではこれらの情報は得られなかった。一方、優位個体が劣位個体に比べて休息場となる岩場もしくは崖を優先的に利用できる傾向にあった。ただし、休息場となる岩場や崖は各個体の行動圏内に複数存在し、優位個体に追い出された劣位個体も別の場所で休息することが可能であった。また、休息場間の環境の違いや良好な休息場所の条件などは不明であり、優位個体がどのような利益を得ているのかは不明であった。アカシカにおいては高順位な

個体ほど繁殖率が高いことが報告されている (Clutton-Brock et al. 1984)。また、Cote and Festa-Bianchet (2001) はシロイワヤギにおいて順位および年齢と繁殖成功率の関係について調査し、若齢個体において順位は繁殖成功率に影響するものの、順位が高い個体でも老齢になると繁殖率が低下することを報告している。本研究の結果では、優位個体と劣位個体の繁殖率および出産率に有意な差はみられなかったが、サンプル数の少なさが要因の一つとして考えられた。今後さらなる検討が必要である。

・配偶システム

火山館における成獣オスは多くの場合、複数の成獣メスと行動圏を重複させていた。また、交尾期には行動圏を重複させる複数の成獣メスとの性交渉が頻繁に観察されたことから、一夫多妻性であることが示された。さらに、成獣オス間の行動圏は互いにスパーシングし、個体間交渉において追いかける行動等の直接的ななわばり防衛行動は確認されなかったものの緊張的な関係性が確認されたことから、なわばり性をもつと考えられた。

森林における先行研究では、一夫多妻性（1 オス複メスのつがい関係）の割合が 0%から 28.8%と低く (Kishimoto and Kawamichi 1996; Ochiai and Susaki 2002; 第五章一節)、最大でも 1 オス 3 メスのつがい関係であったのに対し、火山館では一夫多妻性の割合が 75%と高く、最大 1 オス 5 メスのつがい関係が確認されたことから、森林環境に比べ一夫多妻的傾向が強いことが示された。オスの配偶戦略に関しては、森林環境に生息する高密度個体群ではなわばり型 (Kishimoto and Kawamichi 1996; Ochiai and Susaki 2002)、低密度個体群ではメス追随型 (第五章一節) が確認されているが、火山館ではなわばり型が確認され、森林の高密度個体群と共通した。オスが子の世話に関与しない哺乳類において、オスの配偶行動に最も強く影響する要因としてメスの時空間的な分布があげられる (Emlen and Oring 1977; Clutton-Brock 1989)。メスが防衛可能な範囲にまとまって分布する場合、なわばり型の一夫多妻性が発達すると考えられるが (Clutton-Brock 1989)、火山館では小さな行動

圏を持つ成獣メスが互いに行動圏を重複させ社会単位を形成し、まとまって分布していた。また、成獣メスの行動圏は、季節的な利用場所の変化はあるものの（高田ほか 2017）、年間および経年的に安定していた。このため、複数の成獣メスを防衛する、資源防衛なわばり型の一夫多妻性（Clutton-Brock 1989）が成立したと考えられた。

開放的な環境に生息する群居性のヤギ亜科のほとんどの種は一夫多妻性の配偶システムを持ち（表 5.6）、火山館におけるニホンカモシカの婚姻形態はこれに類似した。一方、ヤギ亜科の配偶戦略はこれまでに、メス追随型、コウサー型、ブロック型、なわばり型、レック型、放浪型が知られている（表 5.6）。その中でもメス追随型の配偶戦略が最も多くの種で確認されており、高山性のヤギ亜科（ヤギ族とシャモア族の一部（シロイワヤギ、ピレネーシャモア））の一般的な配偶戦略だと考えられている（Schaller 1977; Lovari 1984）。なぜメス追随型が高山性のヤギ亜科において進化したのかは明らかではないが、気候および食物の劇的な季節変動などの条件により、メスの行動圏が広く群れ構成が不安定であるためメス追随型が発達したと考えられている（Clutton-Brock 1989）。例外として、高山性のアルプスシャモアはなわばり型の一夫多妻性である。アルプスシャモアのメスは交尾期に雪の少ない林内に集中して分布するため、オスは交尾期前から交尾期にかけてなわばりを単独で形成する（Hardenberg et al. 2000; Corlatti et al. 2013）。一方、カモシカ属と近縁のオナガゴールではなわばり型の一夫多妻性（Mead 1987; Baskin and Danell 2003）が確認されている。オナガゴールのメスの行動圏は複数個体が行動圏を重ねることにより、5-7 頭のメスからなる社会単位を形成している（Baskin and Danell 2003）。また、各社会単位の行動圏サイズは小さくオスが防衛可能である。オスも 2-3 頭の世界単位を形成し、複数のオスによりメスの行動圏を防衛するなわばりを形成する（Baskin and Danell 2003）。また、オス間には直線的な順位制があることが知られている（Baskin and Danell 2003）。火山館において確認されたなわばり型の一夫多妻性はヤギ亜科内ではオナガゴールにみられる配偶システムと最も類似していると考えられる。複数のメスからなる社会単位の形

成および安定した小さな行動圏がこのような配偶システムをもたらしていると考えられた。また、ニホンカモシカにおいて確認された単独オスによるなわばり型の一夫多妻性はヤギ亜科において初めての報告である。

本節により、亜高山帯風衝草原が多く占める火山館のニホンカモシカは森林と異なり、成獣メス間のなわばり性が確認されず、複数の成獣メスが行動圏を大きく重複させ、社会単位を形成すること、成獣オスが複数のメスとつがいを形成するなわばり型の一夫多妻の配偶システムを持つことが示された。また、群れサイズは大きな群れを形成せずに単独性を基本とするものの、成獣メス間の社会単位の形成、メス間の順位制、一夫多妻の婚姻形態などは開放的な環境に生息する近縁種の社会生態と類似する傾向にあることが示された。

5. 3. 生息環境と社会構造の関係

5. 3. 1. 序

食物の分布や供給量、生息地の空間構造、捕食圧などの生態的要因は動物の社会構造の多様性の進化を促進してきたと考えられている (Crook 1964; Jarman 1974; Bradbury and Verhrencamp 1977)。最近の研究では種間のみならず種内においても、その個体群間や個体群内において社会構造の変異が確認されている (Lott 1991; Foster and Endler 1999)。また種内変異を用いた比較研究は種間比較と異なり、系統的な影響を最小限に社会構造と生態的要因の関係を明らかにするのに有効である (Harvey and Pagel 1991; Brashares et al. 2000)。有蹄類においても数多くの種で社会構造の種内変異が確認されており、それらの変異をもたらす生態的要因の調査が進められている (Jarman 1979; Byers and Kitchen 1988; Arcese et al. 1991; Maher 1994; Thirgood et al. 1999; Maher 2000; Brashares and Arcese 2002; Isvaran 2007)。しかし、有蹄類においてこれまでおこなわれてきた種内変異研究は大型の種もしくは開けた環境に生息する群居性の種を対象にしており、小型の種や閉鎖的な森林環境に生息する単独性の種については種内変異の報告がほ

とんどなく、社会構造の変異とそれをもたらす生態的要因については未解明である。ニホンカモシカは森林を主な生息環境とする単独性の有蹄類であるが（Ochiai 2015）、一部に亜高山帯から高山帯の草原にも生息する（第一章二節）。また、個体群間および個体群内においてメス間の排他性や行動圏の空間配置、オスの配偶行動および配偶システムに変異があることが知られる（第五章一節、二節）。このため、単独性有蹄類の社会構造と生息環境の関係を明らかにするのに理想的な材料である。そこで本節ではニホンカモシカのメスの行動圏サイズやなわばり性、オスの配偶行動および配偶システムが食物の存在様式の違いに対しどのように変異するかを個体群間比較および個体群内比較を用いて記述することとした。個体群比較には本研究の調査地である浅間山の浅間山荘（第一章一節）および火山館（第一章二節）の2地域の個体群と既存研究のおこなわれた4地域の森林に生息する個体群の合計6つの個体群のデータを利用した。また、個体群内比較は森林と草原の異なる環境を含む火山館（第一章二節）におけるデータを利用した。

一般に食物資源の在り方や捕食圧などの生息環境の条件はメスの分布様式、すなわちメスの群れサイズや行動圏サイズ、なわばりの有無などに影響を与え、メスの分布様式はオスの配偶行動および婚姻形態などに影響を与えられと考えられる（Clutton-Brock 1989; Davies et al. 2012）。いくつかの有蹄類においても、食物条件や捕食圧がメスの分布様式に影響すること（Walther 1977; Owen-Smith 1990; Isvalan 2007）、メスの分布様式がオスの行動に影響することが示されている（Langbein and Thirgood 1989; Carranza et al. 1995）。ニホンカモシカはニホンオオカミ（*Canis lupus*）が絶滅して以来、脅威的な捕食者が存在しない。このため、メスの分布様式を決定する要因としては食物資源の存在様式が特に重要であると考えられる。また、ニホンカモシカの群れサイズは単独を基本として種内変異がほとんど存在しないため（第五章一節、二節）、メスの分布様式をあらわす尺度としては行動圏サイズおよびその空間配置（なわばりの有無）が重要であると考えられる。

食物の量は行動圏サイズと密接に関係することが知られ (McLoughlin and Ferguson 2000)、一般的に食物の量が多いほど行動圏サイズは小さいと予測される (Tufto et al. 1996)。Ochiai et al. (2010) は森林に生息するニホンカモシカの3個体群を対象に冬季食物供給量とメスの行動圏サイズの関係について検討し、主要食物である落葉広葉樹の冬季供給量が豊富なほど行動圏サイズが小さくなる傾向にあることを報告している。このため、森林に生息する個体群間において冬季の落葉広葉樹の供給量と行動圏サイズは負の相関関係にあると予測した。一方、火山館に生息するニホンカモシカの食性は冬季を除く年間のほとんどを草原に生育する広葉草本およびイネ科草本に依存している (第二章)。このため、火山館に生息するニホンカモシカでは、行動圏内に広葉草本およびイネ科草本を多量に供給する草原を多く含む個体ほど行動圏サイズが小さくなると予測した。

食物の量や分布は個体間の行動圏の空間構造にも影響する重要な要因である (Maher and Lotto 2000)。他個体と行動圏を重複させない排他的な行動圏は、防衛により得られる利益が防衛にかかるコストよりも高い時に成立すると考えられるが (Brown 1964; Stamps 1994)、食物が大量に集中して分布する場合には防衛にかかるコストが高く、複数の個体が資源を共有して利用することが可能であるため、個体間の行動圏は重複すると考えられる (Maher and Lotto 2000)。火山館はイネ科草本および広葉草本などの大量の食物が生育する風衝草原の周囲を食物の乏しい亜高山帯針葉樹林が囲うように分布しており (第一章二節)、大量の食物が集中して分布する状況にあるといえる。このため、食物が豊富な草原に行動圏を構える個体ほど他個体との行動圏の重複が大きく、周囲の森林に行動圏を構える個体ほど行動圏の重複が小さくなると予測した。

生息環境の条件により決まるメスの分布様式はオスの行動および配偶システムを決定する最も重要な要因であると考えられている (Wittenberger 1980; Rubenstein and Wrangham 1986; Clutton-Brock 1989)。メスが小さな行動圏で生活し、安定した社会単位を形成する場合、オスは複数のメスの行動圏を防衛することが可能であり、なわばり防

衛型の一夫多妻性が発達すると予測される（‘resource defence polygyny’; Clutton-Brock 1989）。メスが単独でオスが防衛可能な範囲に生息する場合はなわばり防衛型の一夫一妻性が発達すると予測される（‘resource defence monogamy’; Clutton-Brock 1989）。一方、メスが単独で広い行動圏を持つ場合、なわばり防衛にかかるコストが高くなるため、なわばりではなくメスを直接防衛するメス追随型の一夫一妻性が発達すると予測される（‘female defence monogamy’; Clutton-Brock 1989）。このため、ニホンカモシカの個体群間においてメスの行動圏サイズが小さく、行動圏重複率が高い個体群ほど一夫多妻的傾向が強くなると予測した。また、メスの行動圏サイズが小さい個体群ではオス間の排他性が強いなわばり性が発達するのに対し、メスの行動圏サイズが大きい個体群ではオス間の排他性が低く、メス追随型の配偶戦略が発達すると予測した。一方、火山館のニホンカモシカのメスは草原に集中して分布すると予測されるため、草原になわばりを構えるオス個体ほどつがいメス数が多く一夫多妻的傾向が強まると予測した。

5. 3. 2. 方法

・ 個体群間比較

個体群間比較には本研究の調査地である長野県浅間山の浅間山荘（第一章一節）および火山館（第一章二節）のデータと秋田県仁別（Kishimoto 1989; Kishimoto and Kawamichi 1996）、青森県下北（Ochiai 1993; Ochiai and Susaki 2002; Ochiai et al. 2010）、山形県朝日（木内ほか 1979/1986; Ochiai et al. 2010）、長野県上高地（Ochiai et al. 2010）においておこなわれた既存研究のデータを使用した。各個体群の生息地の条件および利用したデータセットをそれぞれ表 5.16 および表 5.17 に示す。

食物供給量がメスの行動圏サイズに与える影響を評価するため、森林環境で食物供給量が明らかにされている浅間山荘、下北、朝日、上高地の 4 個体群を対象に冬季の落葉広葉樹の供給量と成獣メスの行動圏サイズの関係をも GLM により解析した。火山館の個体群は森林

に生息する個体群と生息環境や主要食物、その季節変化などが大きく異なるため解析から除外した。応答変数は成獣メスの平均行動圏サイズ (ha)、説明変数は落葉広葉樹の冬季食物供給量 (g/m²) とし、誤差構造およびリンク関数はそれぞれガンマ分布および log に指定した。説明変数が応答変数に与える効果を尤度比検定により評価した。

メスの行動圏サイズがオスの配偶戦略に与える影響を評価するため、社会構造について詳細が明らかな浅間山荘、火山館、仁別、下北の 4 個体群を対象として GLM により以下 2 つのモデル解析をおこなった。1) 成獣メスの行動圏サイズがオスのなわばり性に与える影響 (応答変数=成獣オス間の平均行動圏重複率、説明変数=成獣メスの平均行動圏サイズ、誤差構造=二項分布、リンク関数=logit)、2) 成獣メスの行動圏サイズが交尾期の雌雄同行動率に与える影響 (応答変数=交尾期の雌雄の同時確認確率、説明変数=成獣メスの平均行動圏サイズ、誤差構造=二項分布、リンク関数=logit)。説明変数が応答変数に与える効果を尤度比検定により評価した。また、メスの分布が婚姻形態に与える影響を評価するため、浅間山荘、火山館、仁別、下北の 4 個体群を対象に、成獣メスの行動圏サイズおよび行動圏重複率がオスのつがいメス数に与える影響を GLM により解析した。応答変数は成獣オスの平均つがいメス数、説明変数は成獣メスの平均行動圏サイズおよび平均行動圏重複率とし、誤差構造およびリンク関数はそれぞれガンマ分布および log に指定した。各説明変数が応答変数に与える効果を尤度比検定により評価した。

・火山館における個体群内比較

火山館における各成獣個体の年間行動圏に占める双子葉高茎草原とイネ科高茎草原、双子葉イネ科短茎草原 (以下、草原) の合計面積および行動圏内に占める草原面積の割合を、GIS (Arc GIS 10.4, Esri, 東京都千代田区) を用いて算出した。各成獣メスの行動圏面積に与える草原の影響を GLMM により解析した。応答変数を成獣メスの行動圏面積 (ha)、説明変数を成獣メスの行動圏内に占める草原割合 (%)、誤差構造をガンマ分布、リンク関数

を log、ランダム効果を個体とした。成獣メス間の行動圏重複に与える草原の影響を GLMM により解析した。応答変数を成獣メスの平均行動圏重複率 (%)、説明変数を成獣メスの行動圏内に占める草原の割合 (%)、誤差構造を二項分布、リンク関数を logit、ランダム効果を個体とした。オスの獲得メス数に与える草原の影響を評価するため GLMM により解析した。応答変数を各成獣オスのつがいメス数、説明変数を成獣オスの行動圏に占める草原面積 (ha)、誤差構造をポアソン分布、リンク関数を log、ランダム効果を個体とした。すべてのモデルにおいて説明変数が応答変数に与える効果を尤度比検定により評価した。すべての解析は R を用い、有意水準は ≤ 0.05 とした。

5. 3. 3. 結果

・ 個体群間比較

森林環境である浅間山荘、下北、朝日、上高地の 4 個体群の成獣メスの行動圏サイズは落葉広葉樹の冬季食物供給量から有意な負の効果を受けており (GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 37.73$, $df = 1$, $P < 0.001$)、落葉広葉樹の冬季食物供給量が多い個体群ほど成獣メスの行動圏サイズは小さかった (図 5.9)。浅間山荘、火山館、仁別、下北の 4 個体群の成獣オスの平均つがいメス数は成獣メスの行動圏サイズおよび成獣メスの行動圏重複率からそれぞれ有意な負の効果および有意な正の効果を受けており (GLM, 尤度比検定, 成獣メス行動圏サイズ: $\chi^2 = 11.52$, $df = 1$, $P < 0.001$, 成獣メス間行動圏重複率: $\chi^2 = 48.69$, $df = 1$, $P < 0.001$)、成獣メスの行動圏サイズが小さく、行動圏重複率が高い個体群ほどオスの平均つがいメス数は多かった (図 5.10、図 5.11)。浅間山荘、火山館、仁別、下北の 4 個体群の成獣オス間行動圏重複率は成獣メスの行動圏サイズから有意な正の効果を受けており (GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 7.18$, $df = 1$, $P < 0.01$)、成獣メスの行動圏サイズが大きい個体群ほど成獣オス間の行動圏の重複が大きかった (図 5.12)。また、交尾期における雌雄の同時確認割合も成獣メスの行動圏サイズから有意な正の効果を受けており (GLM, 尤度比検定, $\chi^2 = 5.59$,

df = 1, $P < 0.01$)、成獣メスの行動圏サイズが大きい個体群ほど雌雄同ー行動をとった (図 5.13)。

・火山館における個体群内比較

成獣メスの行動圏サイズは行動圏内に含む草原割合から有意な負の効果を受けており (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 19.44$, df = 1, $P < 0.001$)、行動圏内の草原面積が大きいメスほど行動圏サイズが小さかった (図 5.14)。成獣メスの行動圏重複率は行動圏内に含む草原の割合から有意な正の効果を受けており (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 31.54$, df = 1, $P < 0.001$)、草原に行動圏を構えるメスほど行動圏の重複が大きかった (図 5.15)。オスのつがいメス数はオスの行動圏内に占める草原面積から有意な正の効果を受けており (GLMM, 尤度比検定, $\chi^2 = 31.54$, df = 1, $P < 0.001$)、草原を多く行動圏内に含むオスほど多くのメスとつがい関係を持った (図 5.16)。

5. 3. 4. 考察

本節では生息環境が社会構造に与える影響として、食物供給量がメスの分布様式を規定し、メスの分布様式がオスの行動、配偶システムを規定すると予測し、複数の個体群間および火山館の個体群内の比較により検討をおこなった。食物供給量やメスの行動圏サイズ、配偶システムは個体群間および個体群内においても変異が確認された。

食物供給量とメスの分布様式の関係として、食物供給量が多いほどメスが集中分布すると予測したが、個体群間において冬季の食物供給量が多いほど成獣メスの行動圏サイズが小さくなることが示された (図 5.9)。また、個体群内比較においては無雪期に食物が大量に分布する草原に行動圏を構えるメスほど行動圏サイズが小さいことが示された (図 5.14)。さらに、草原においてより行動圏の重複が起きることが示された (図 5.15)。これらのこと

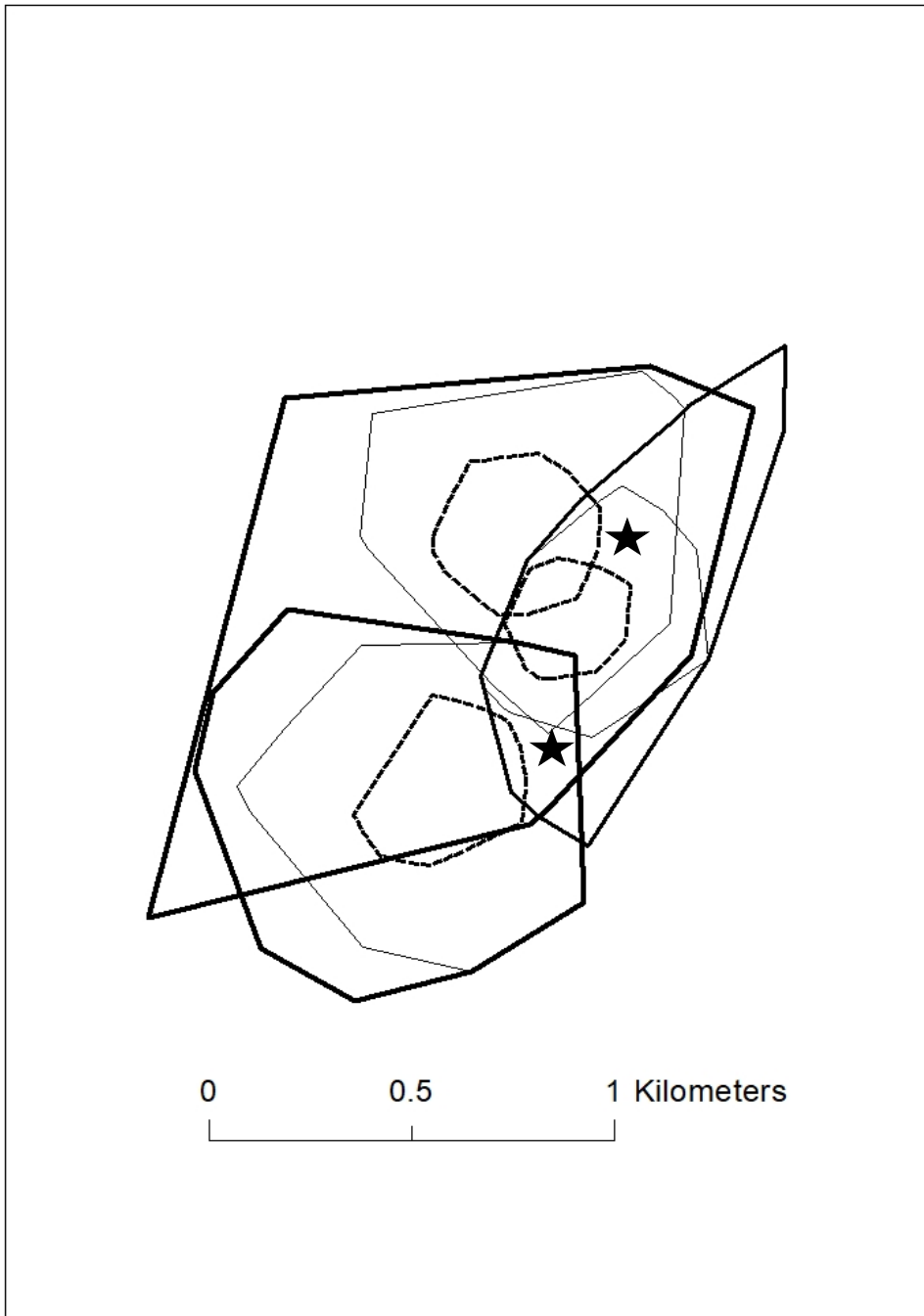
から、高い食物供給量はメスの集中分布を促進するとした仮説は支持された。

メスの分布様式とオスの配偶戦術の関係として、メスの行動圏サイズが小さい場合はオスの配偶戦術はなわばり型に、メスの行動圏サイズが大きい場合はメス追随型になると予測したが、個体群間においてメスの行動圏サイズが大きいほどオス間の行動圏が重複し（図 5.12）、交尾期におけるメスとの同一行動が多いことが示された（図 5.13）。また、メスの行動圏サイズが小さくオス間の行動圏がスペーシングする火山館および仁別、下北のオス間の交渉は全て対立的な交渉であるのに対し、メスの行動圏サイズが大きくオス間の行動圏が重複する浅間山荘ではオス間の許容的な交渉が確認されている（表 5.16）。これらのことからメスの分布とオスの配偶戦術の関係の仮説もまた支持された。メスの分布様式と婚姻形態の関係として、メスが集中分布するほど一夫多妻が発生すると予測したが、個体群間においてメスの行動圏が小さく、メス間の行動圏重複率が高い個体群ほどつがいメス数が多いことが示された（図 5.10、図 5.11）。また個体群内においては、メスが集中して分布する草原になわばりを構えるオスほどつがいメス数が多いことが示された（図 5.16）。これらのことから、メスの集中分布が一夫多妻性を促進することが支持された。

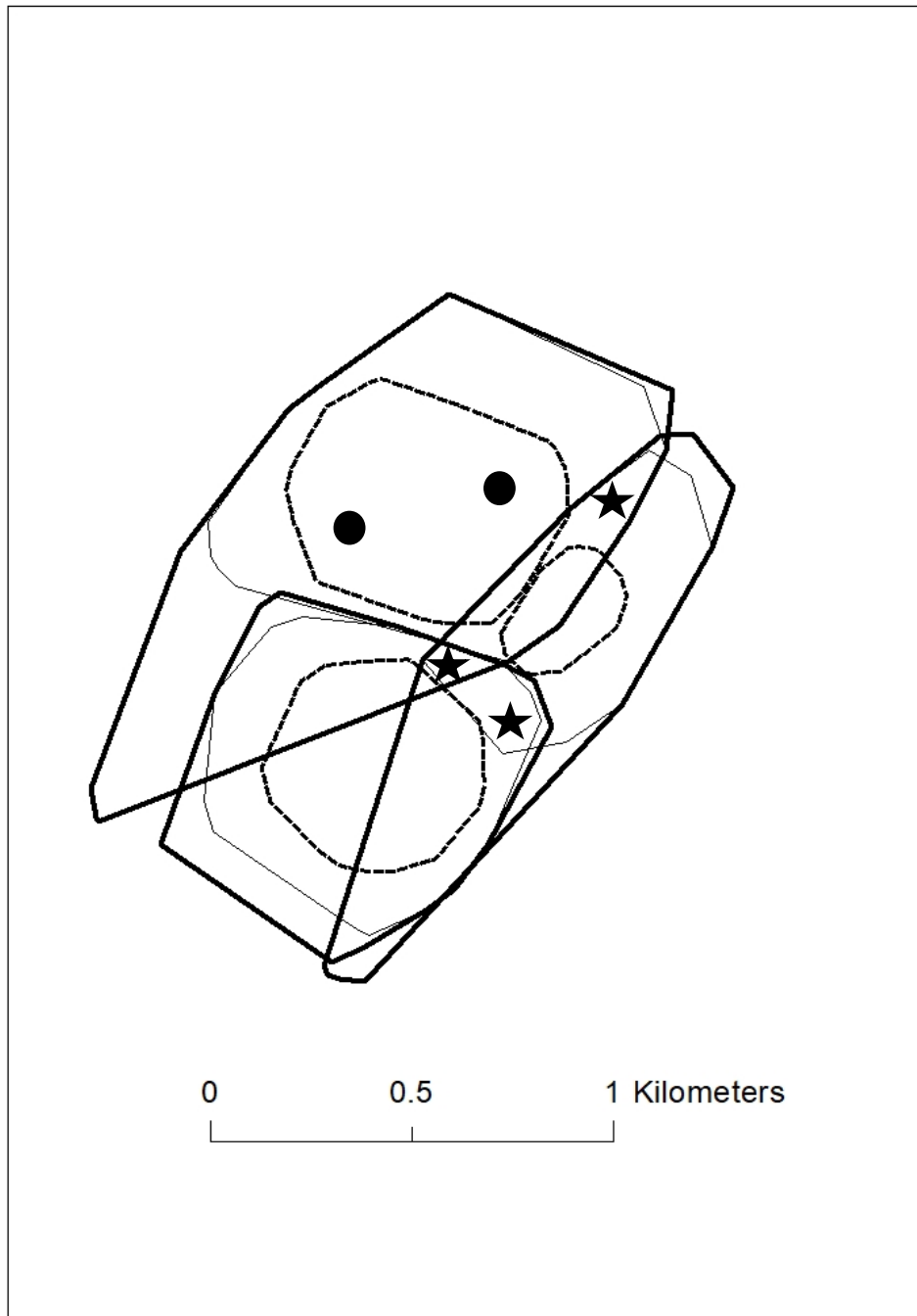
本節におけるこれらの結果は、食物供給量もしくは草原がメスの分布様式を決定し、メスの分布様式がオスの行動および配偶システムを決定していることを示唆した。このことは、生息環境およびメスの分布様式が配偶システムを決定する最も重要な要因であるとする、有蹄類（Jarman 1974; Estes 1974; Leuthold 1977; Gosling 1986）およびその他の脊椎動物（Crook 1965; Emlen and Oring 1977; Clutton-Brock 1989）の種間比較研究により提唱された仮説を支持した。また、食物供給量は種内の社会構造の変異にも影響を与える要因であると考えられ（Lotto 1991; Maher and Lotto 2000）、いくつかの群居性の有蹄類の個体群間および個体群内の社会構造に変異を与える重要な要因であると報告されている（Brashares and Arcese 2002; Isvalan 2007）。本節により、単独性であるニホンカモシカにおいて食物供給量が社会構造を変異させる重要な要因であることが初めて示唆された。

森林に生息する個体群間の比較において冬季の落葉広葉樹の供給量はメスの行動圏サイズはメスの行動圏サイズに影響を与える指標となったが、火山館の個体群内比較においては冬季以外（無雪期）にのみ多量 of 食物を供給する草原がメスの行動圏サイズおよび行動圏の重複に影響を与える指標となった。火山館において、冬季は積雪により草原に生育する食物のほとんどが利用不可能となるため（第一章二節）、少なくとも火山館においては冬季以外の食物供給状況がメスの分布様式に強く影響すると考えられた。また、火山館におけるニホンカモシカの糞中の粗たんぱく質含有率は春において浅間山荘に比べて顕著に高く、冬季には浅間山荘を顕著に下回る（矢野 2016）。このため、火山館のニホンカモシカの生存には無雪期に草原の利用による栄養の蓄積が非常に重要であると考えられ、草原がメスの分布様式に強く影響を与えたと考えられた。

種内変異を発生させる背景が表現型可塑性（phenotypic plasticity：同一の遺伝子型を持つ個体が環境の変化に応じて表現型を変化させること）によるものなのか遺伝子型多型（genotypic polymorphism：異なる遺伝子型を持つ個体が異なる表現型をもつこと）によるものなのかを判断することは、種内変異の進化的背景を推論するうえで重要であると考えられている（Futuyma 1998; Foster & Endler 1999）。本節の火山館における結果では、同一の個体群内で個体の置かれた状況に応じてメスの行動圏サイズやメスの行動圏の重複が変化することが確認された。また、浅間山荘と火山館は直線距離で約 2.7 km と近距離にあり、両地域間で遺伝的交流を持つと考えられるが、オスの配偶戦略は環境に応じて大きく異なった。これらのことは、ニホンカモシカの社会構造の種内変異は、遺伝子型多型よりも表現型可塑性によるものである可能性が高いことを示唆する。ただし、浅間山の 2 地域以外の個体群間の距離はそれぞれ 120 km 以上離れており、個体群間で遺伝的に変異があることが予想される。今後、社会行動と同時に遺伝的な背景に関する研究がおこなわれることが望まれる。

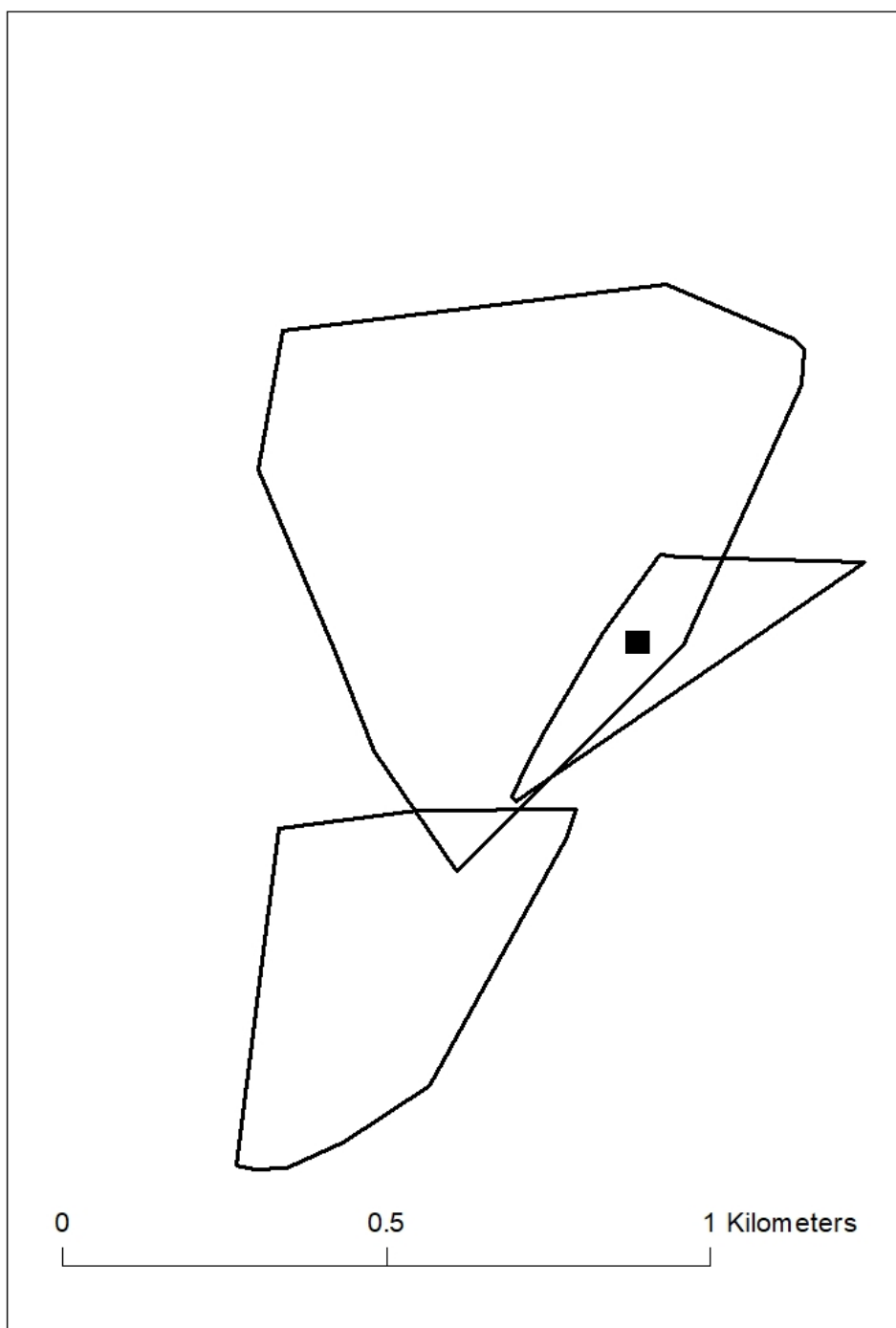


a. 2012 年 4 月～2013 年 3 月

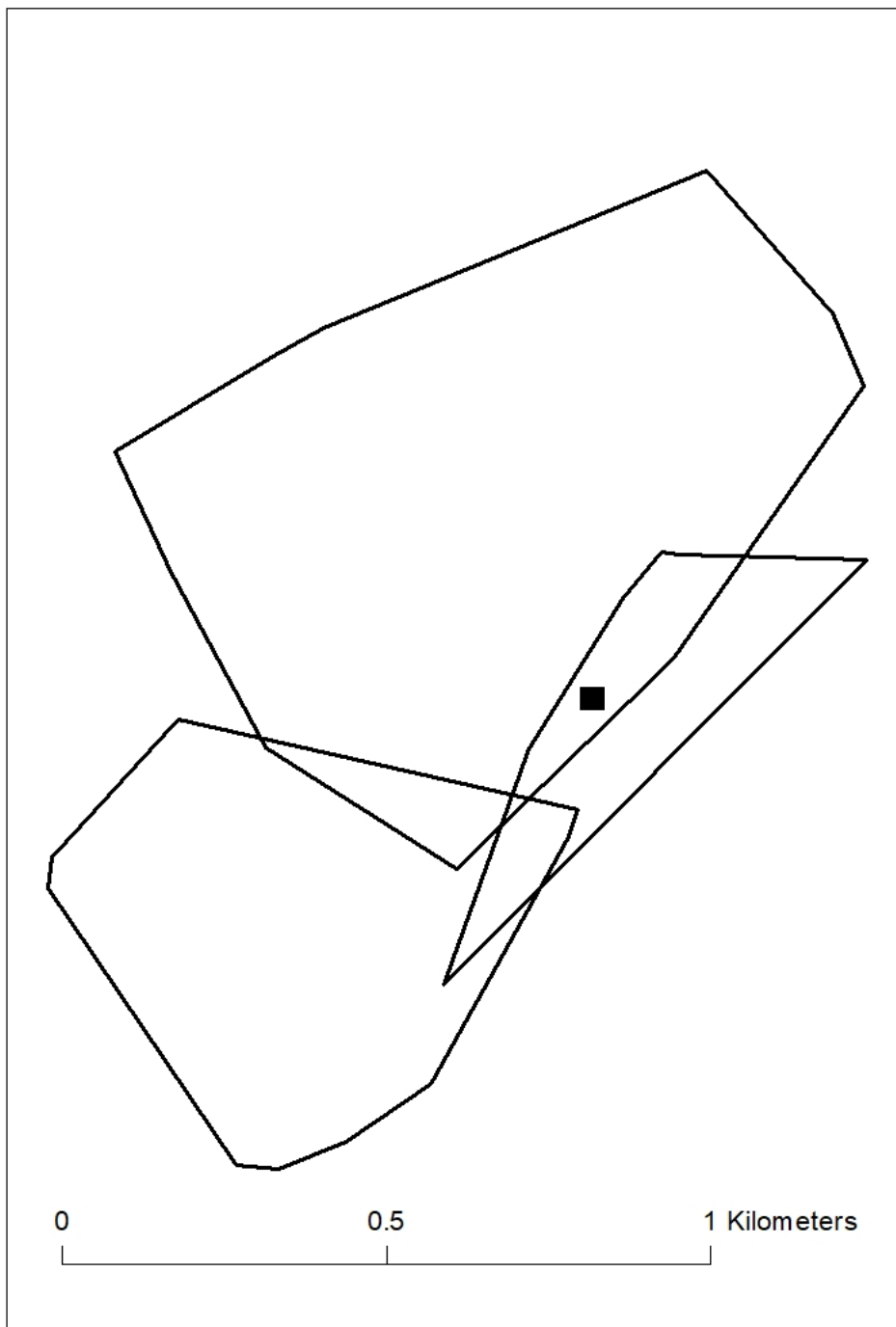


b. 2013 年 4 月～2014 年 3 月

図 5.1 浅間山荘のニホンカモシカにおける各成獣オスの年間行動圏の空間配置。太線は MCP、細線は CP95%、点線は CP50%の行動圏を示す。★が成獣オス間、●が成獣オスと不明個体の交渉観察地点を示す。(a. 2012 年 4 月～2013 年 3 月、b. 2013 年 4 月～2014 年 3 月)

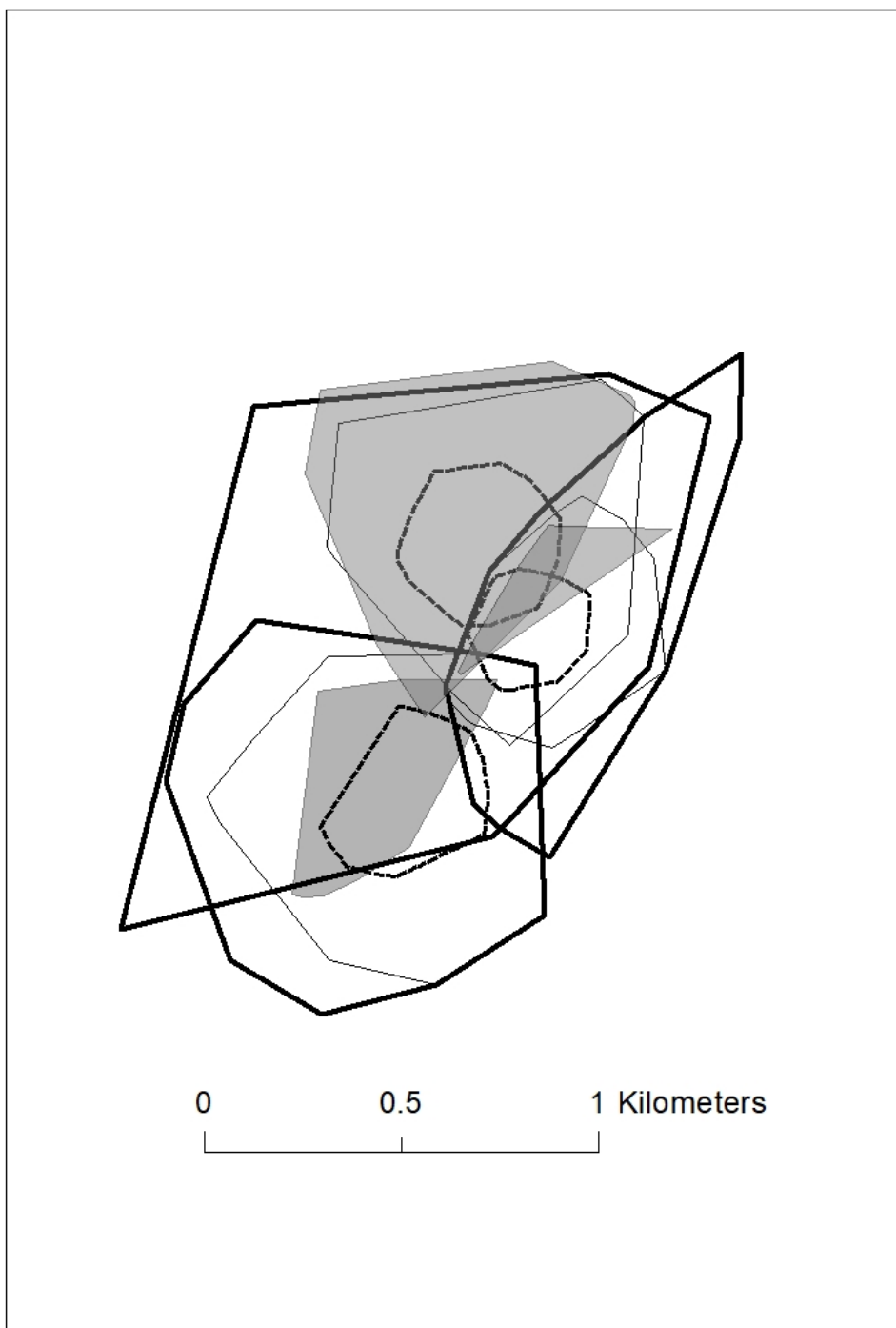


a. 2012 年 4 月～2013 年 3 月

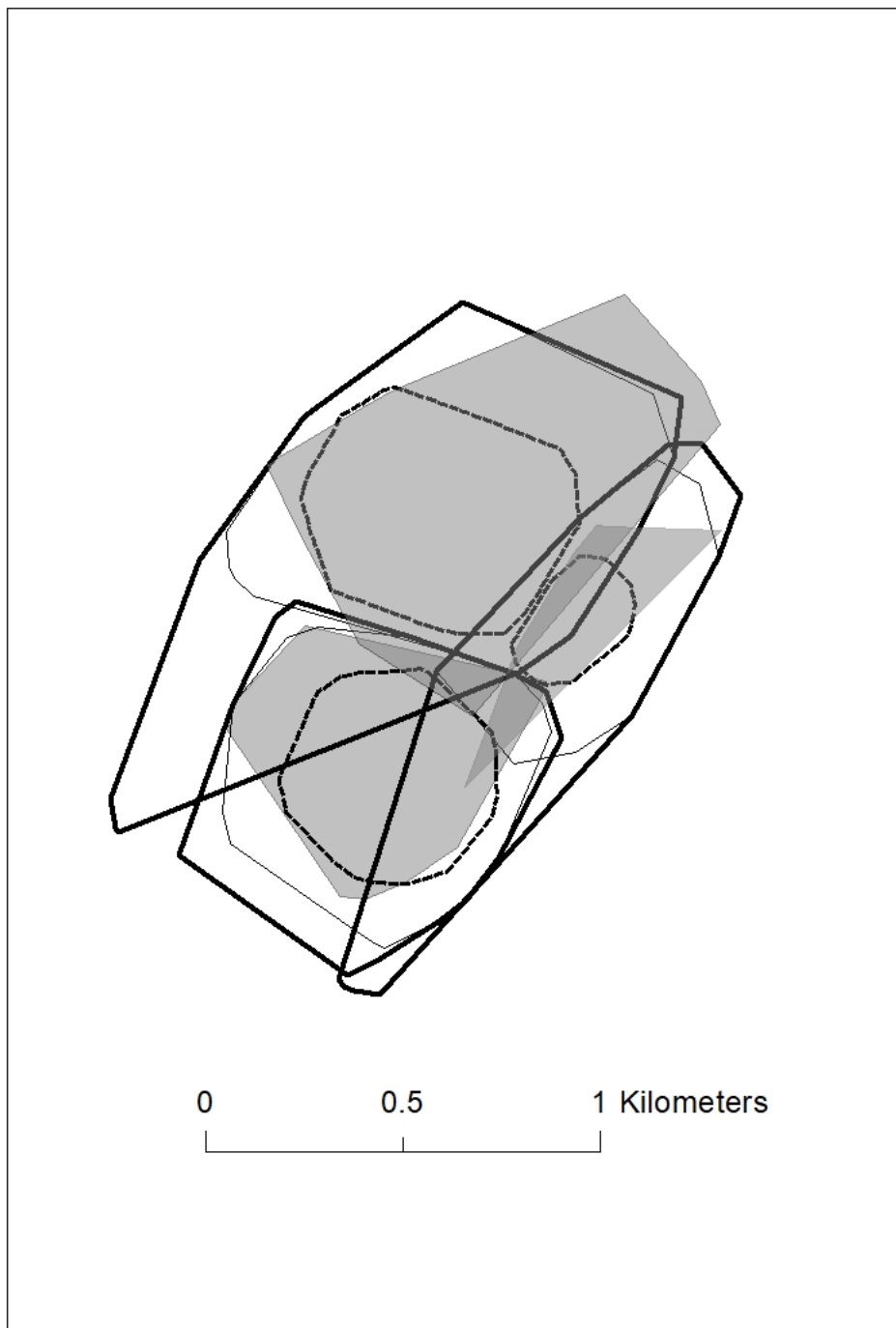


b. 2013 年 4 月～2014 年 3 月

図 5.2 浅間山荘のニホンカモシカにおける各成獣メスの年間行動圏（MCP）の空間配置。■は成獣メス間の交渉観察地点を示す。（a. 2012 年 4 月～2013 年 3 月、b. 2013 年 4 月～2014 年 3 月）

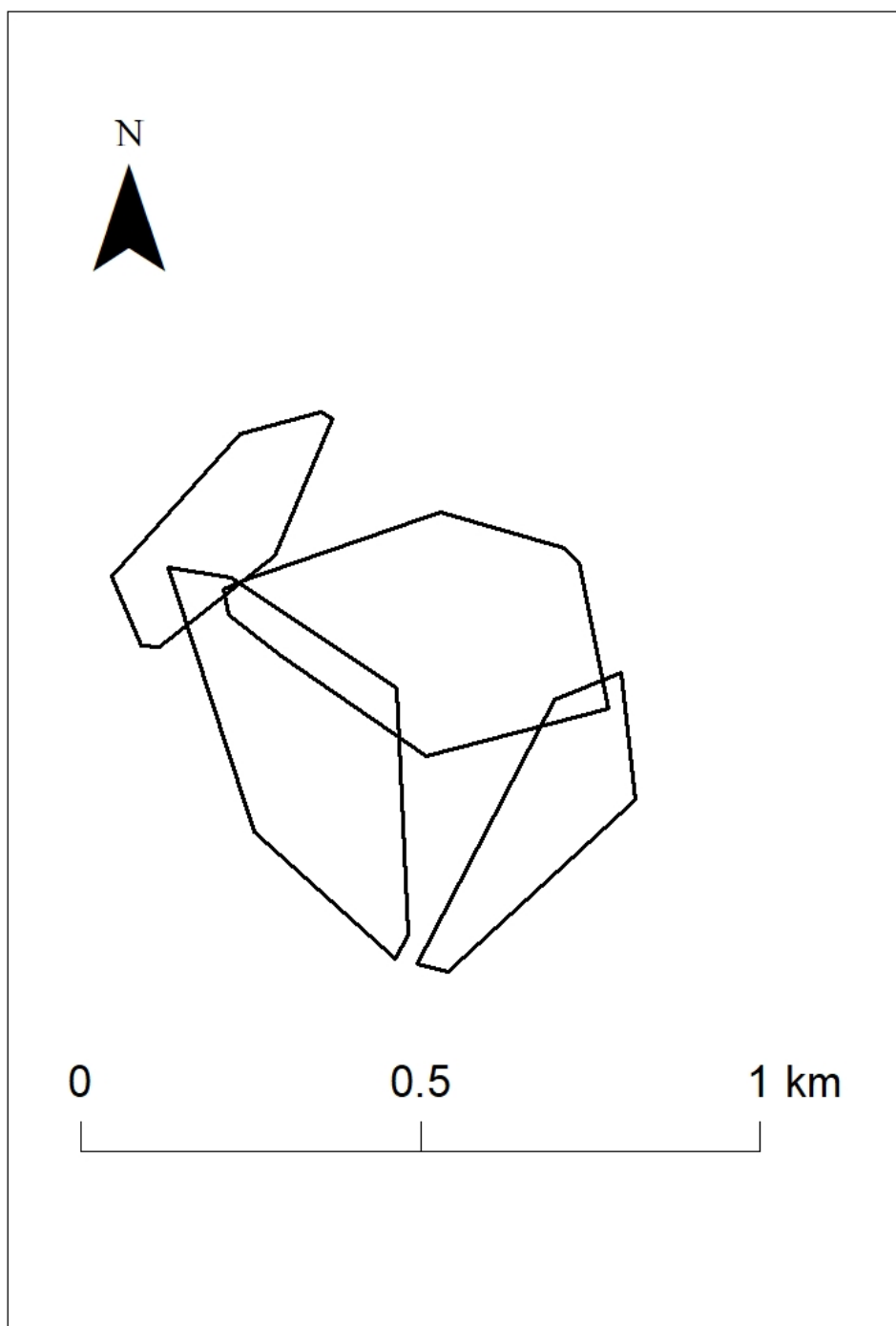


a. 2012 年 4 月～2013 年 3 月

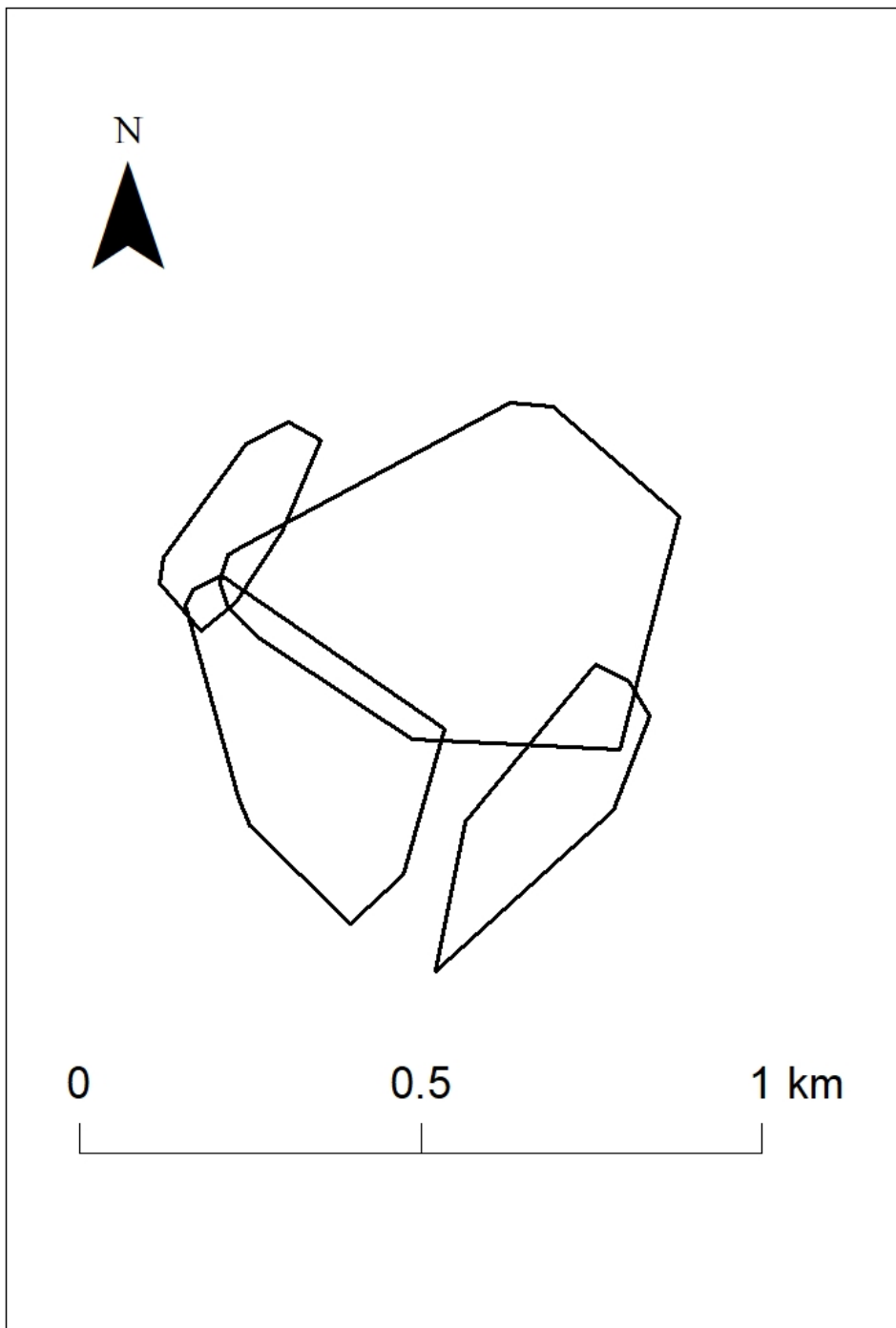


b. 2013 年 4 月～2014 年 3 月

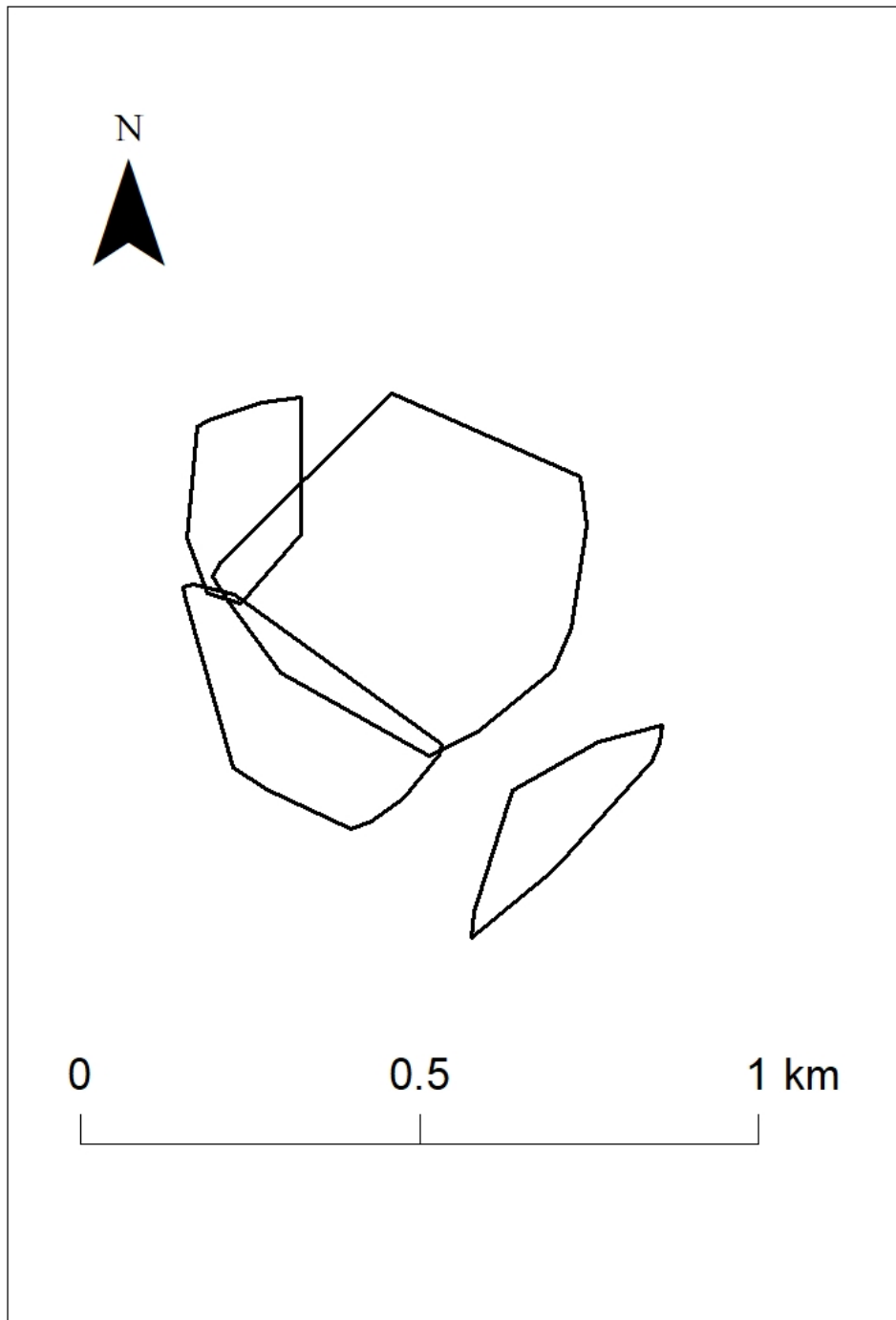
図 5.3 浅間山荘におけるニホンカモシカの各成獣オスおよび成獣メスの年間行動圏の空間配置。太線、細線、点線はそれぞれ成獣オスの MCP、CP95%、CP50%の行動圏を示す。スクリーントーンは成獣メスの行動圏（MCP）を示す。（a. 2012 年 4 月～2013 年 3 月、b. 2013 年 4 月～2014 年 3 月）



a. 2014 年 7 月～2015 年 6 月

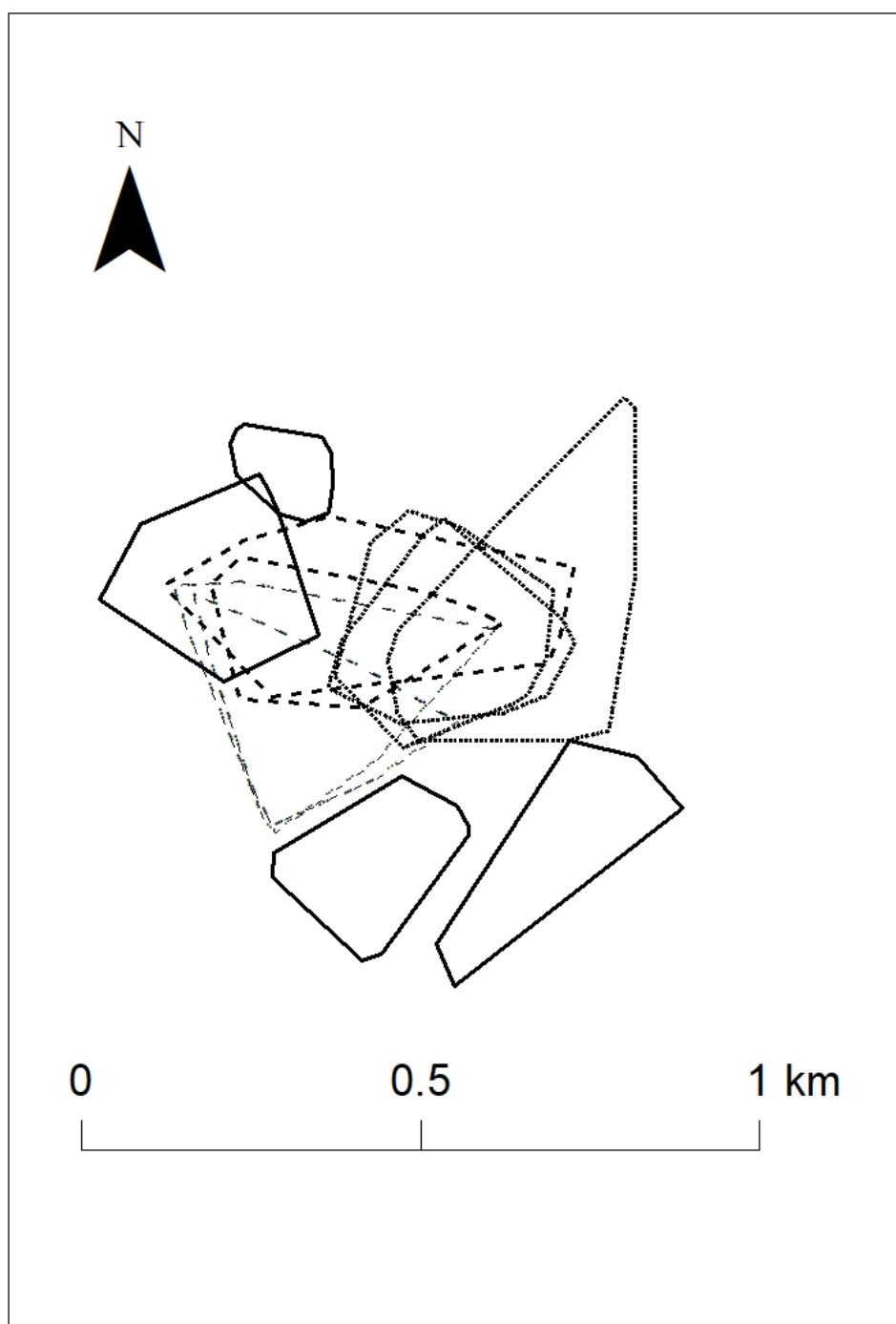


b. 2015 年 7 月～2016 年 6 月

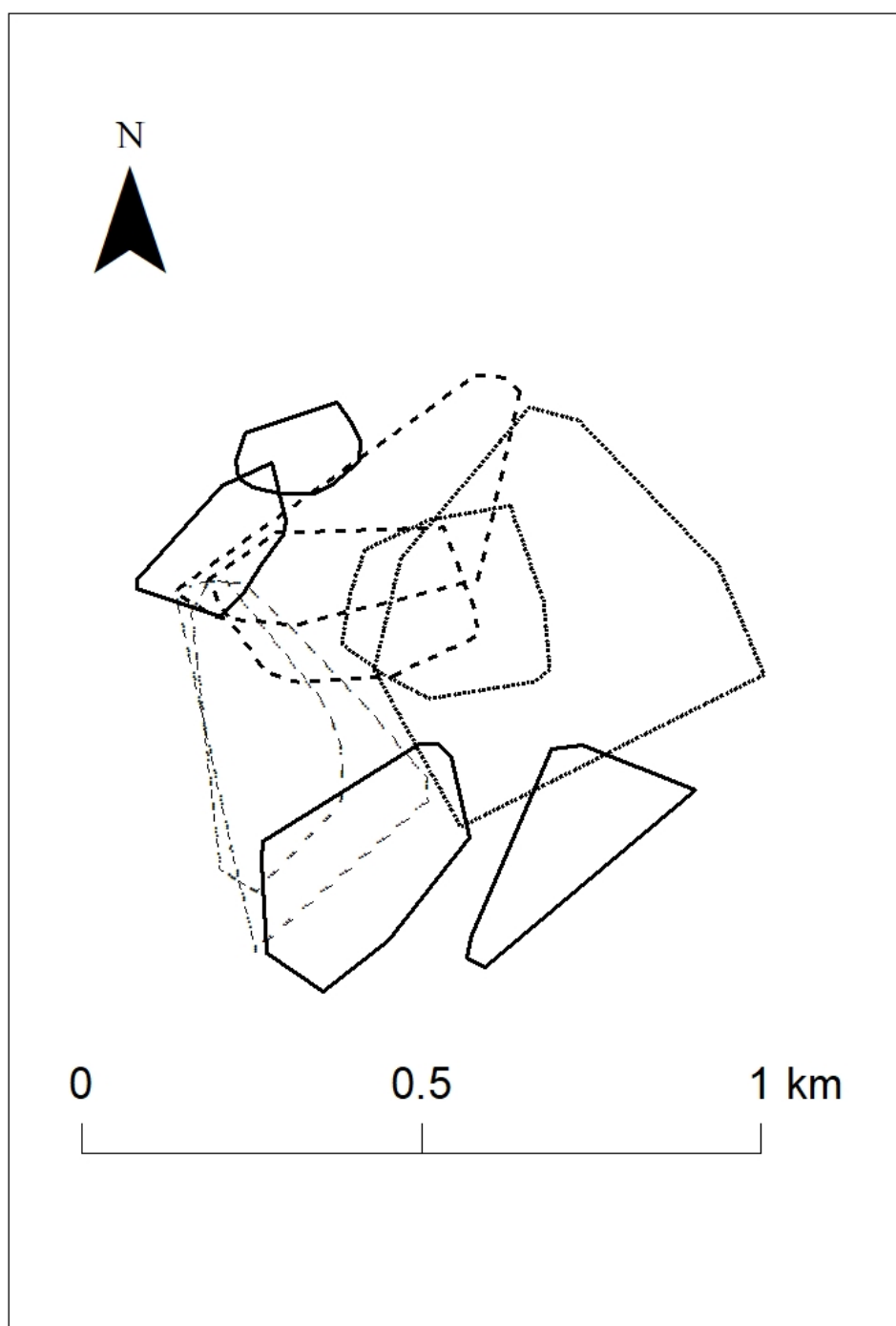


c. 2016 年 7 月～2017 年 6 月

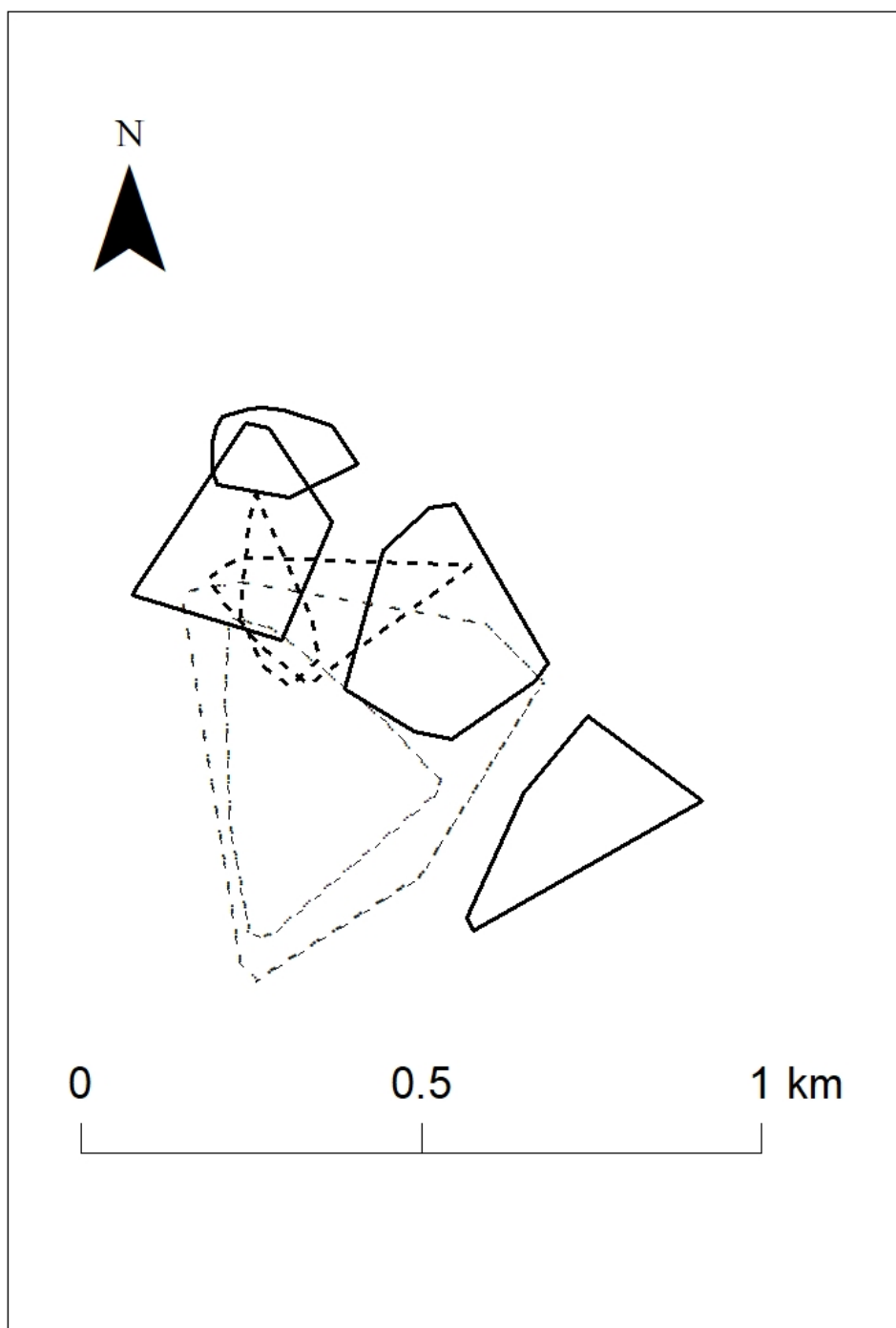
図 5.4 火山館のニホンカモシカにおける成獣オスの年間行動圏（MCP）の空間配置。（a. 2014 年 7 月～2015 年 6 月、b. 2015 年 7 月～2016 年 6 月、c. 2016 年 7 月～2017 年 6 月）



a. 2014 年 7 月～2015 年 6 月



b. 2015 年 7 月～2016 年 6 月



c. 2016 年 7 月～2017 年 6 月

図 5.5 火山館のニホンカモシカにおける成獣メスの年間行動圏 (MCP) の空間配置。太線実線は単独メス、点線はグループメスの行動圏を示す。同一のグループに属する個体を同一の点線で示す。(a. 2014 年 7 月～2015 年 6 月、b. 2015 年 7 月～2016 年 6 月、c. 2016 年 7 月～2017 年 6 月)

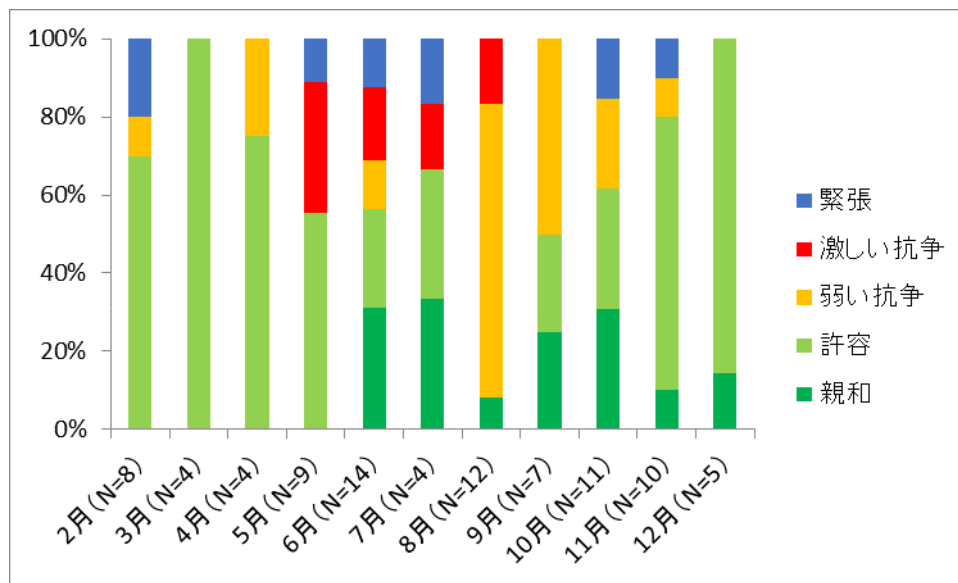
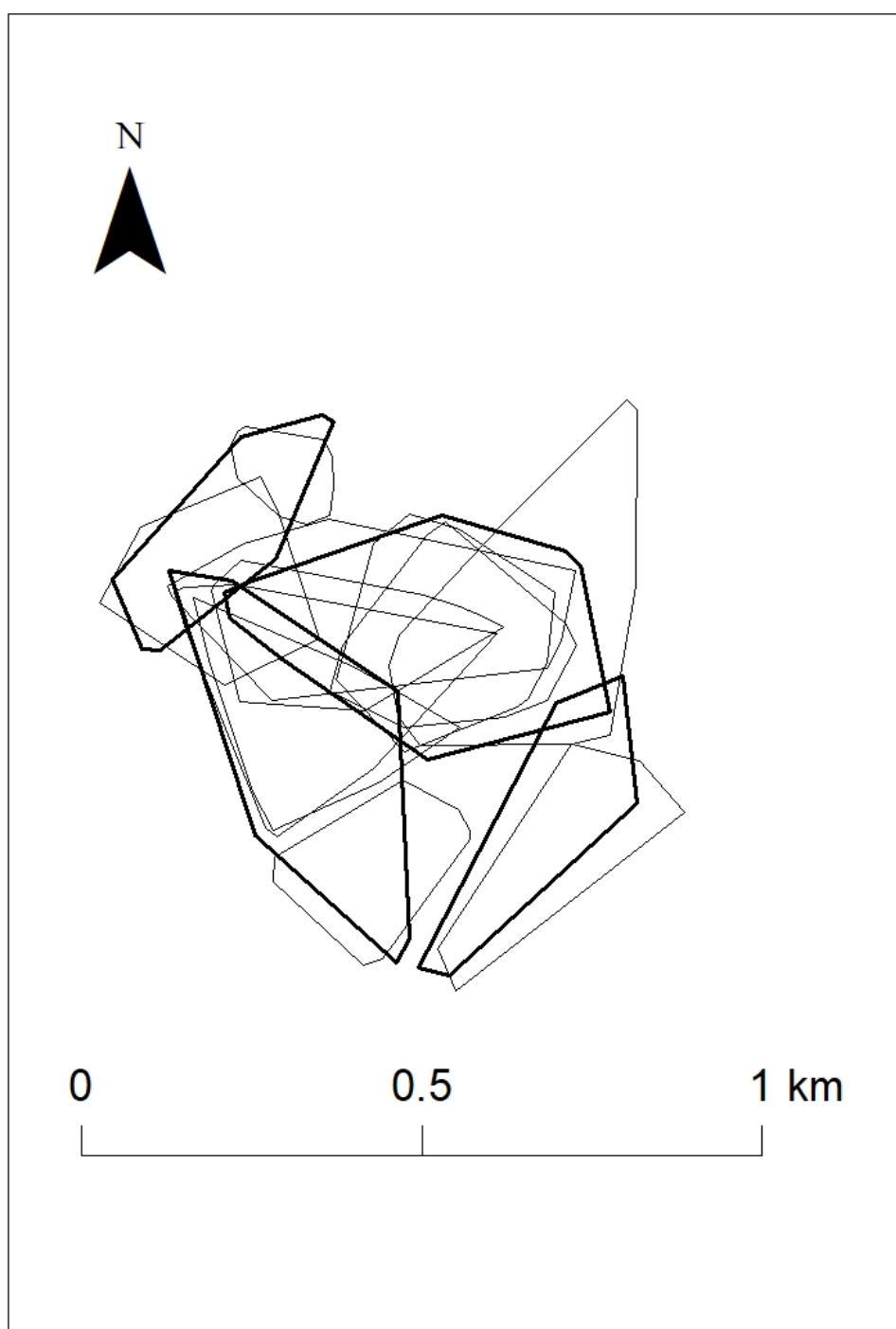
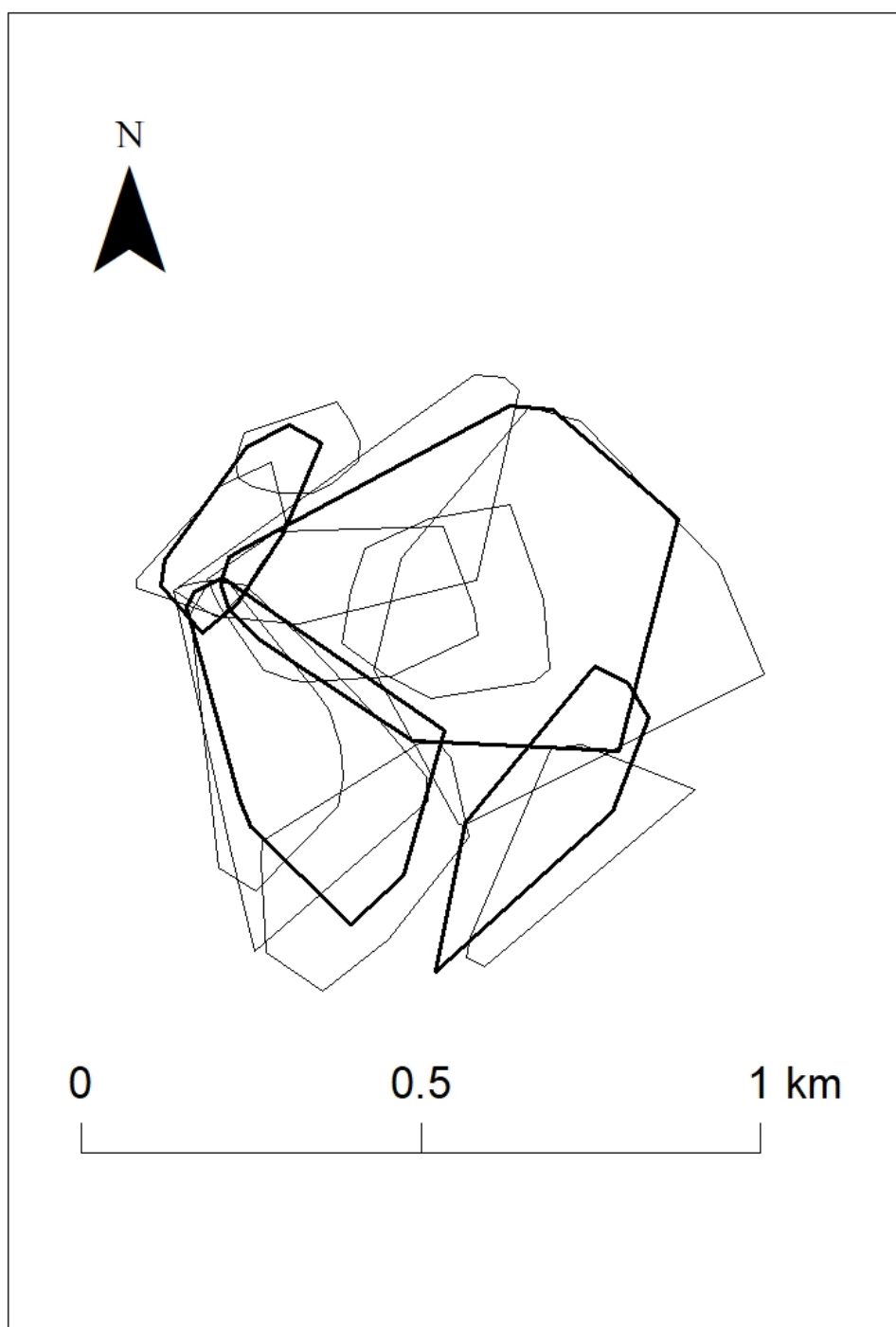


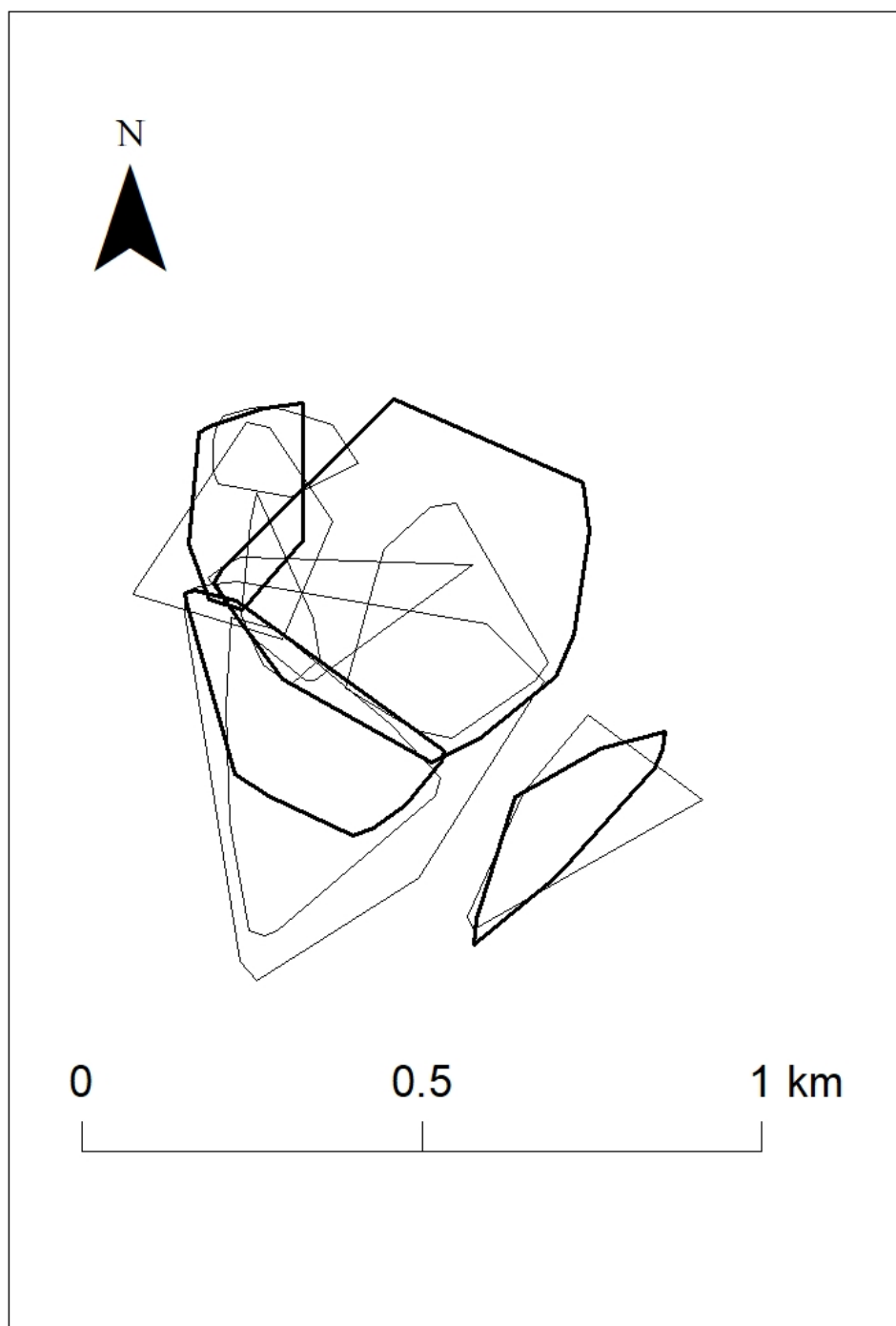
図 5.6 火山館のニホンカモシカにおける成獣メス間に観察された各交渉型の観察割合の月変化。



a. 2014 年 7 月～2015 年 6 月



b. 2015 年 6 月～2016 年 7 月



c. 2016 年 7 月～2017 年 6 月

図 5.7 火山館のニホンカモシカにおける成獣オスおよび成獣メスの年間行動圏（MCP）の空間配置。太線は成獣オス、細線は成獣メスの行動圏を示す。（a. 2014 年 7 月～2015 年 6 月、b. 2015 年 7 月～2016 年 6 月、c. 2016 年 7 月～2017 年 6 月）

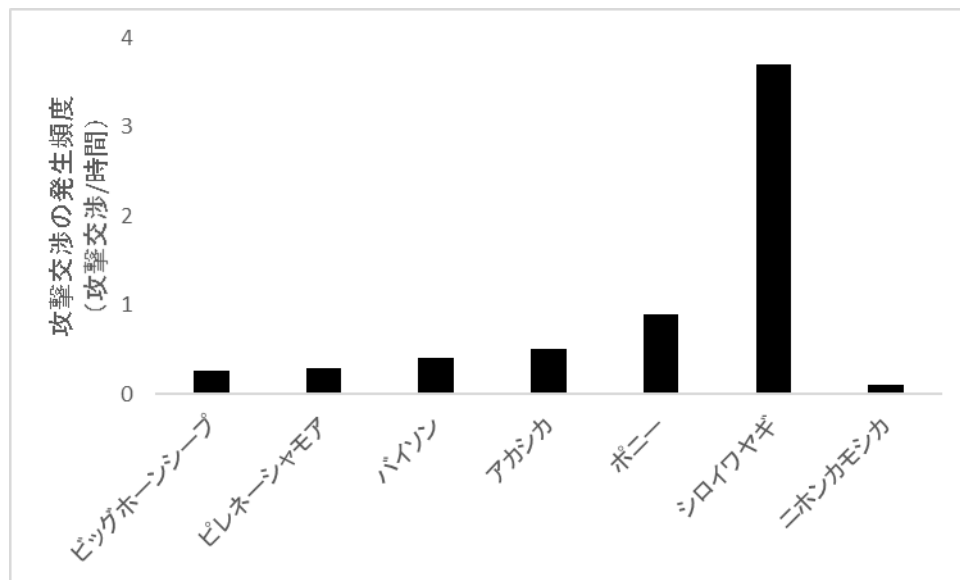


図 5.8 有蹄類のメスにおける一時間当たりの攻撃交渉の発生頻度。

(ビッグホーンシープ : Hass 1986、ピレネーシャモア : Locati and Lovari 1990、バイソン : Rutberg 1986、アカシカ : Thouless 1990、ポニー : Rutberg and Greenberg 1990、シロイワヤギ : Fournier and Festa-Bianchet 1995)

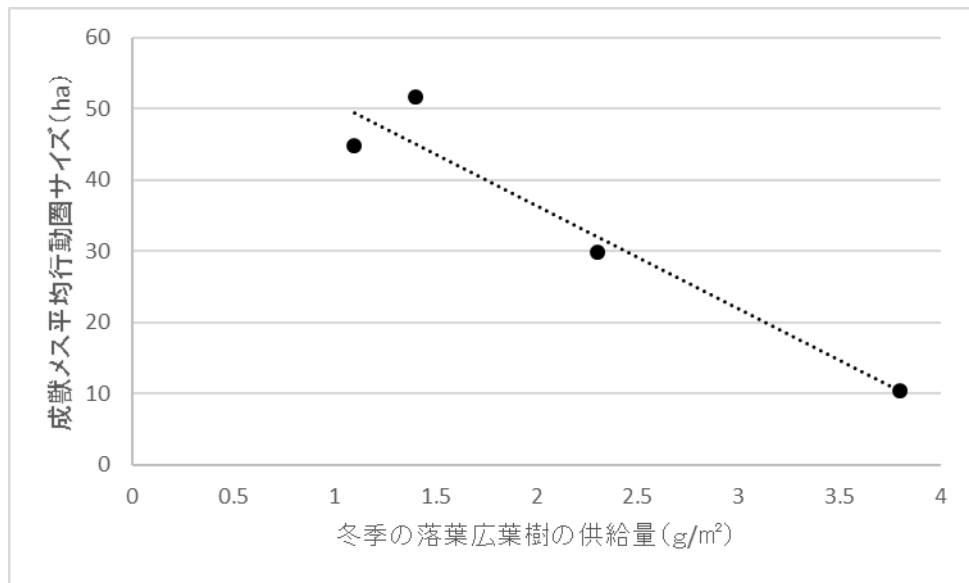


図 5.9 浅間山荘、下北、朝日および上高地における冬季の落葉広葉樹の供給量 (g/m^2) とニホンカモシカの成獣メスの平均行動圏サイズの関係。

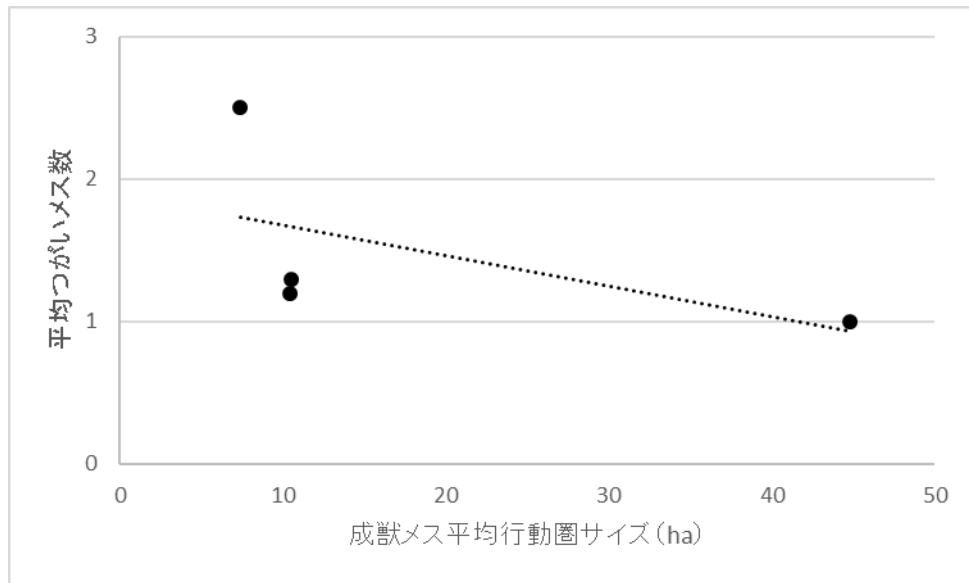


図 5.10 浅間山荘、火山館、仁別および下北におけるニホンカモシカの成獣メスの平均行動圏サイズと平均つがいメス数の関係。

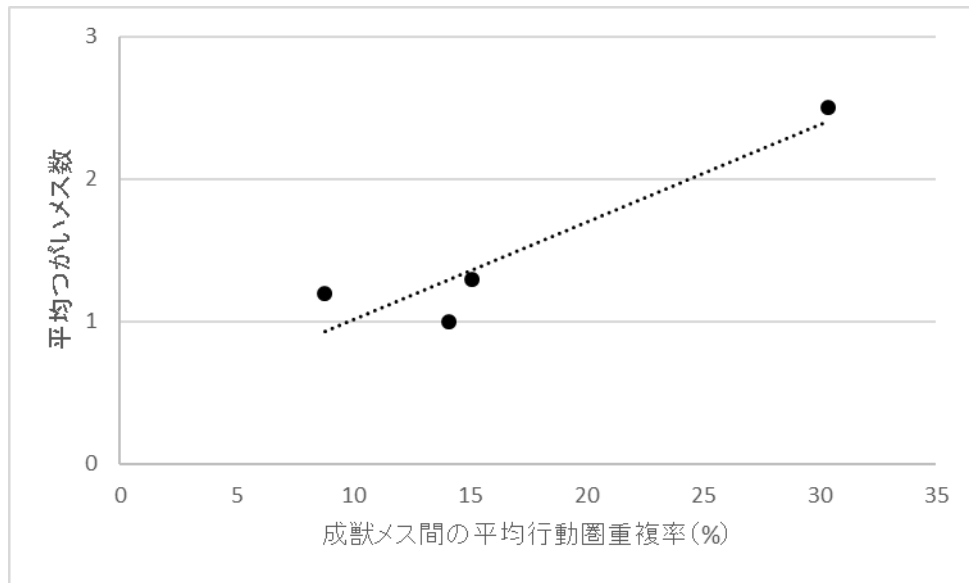


図 5.11 浅間山荘、火山館、仁別および下北におけるニホンカモシカの成獣メス間の平均行動圏重複率と平均つがいメス数の関係。

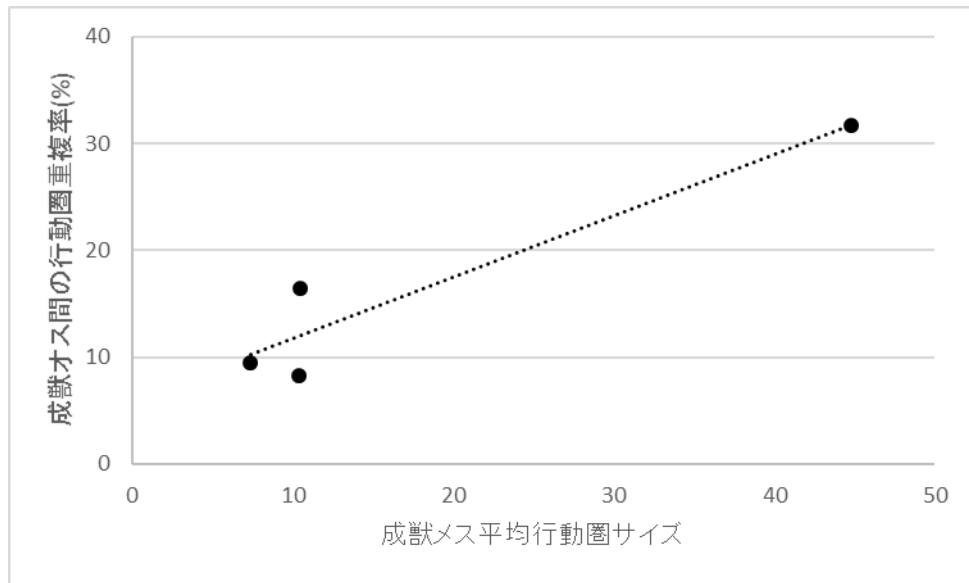


図 5.12 浅間山荘、火山館、仁別および下北におけるニホンカモシカの成獣メスの平均行動圏サイズと成獣オス間の行動圏重複割合の関係。

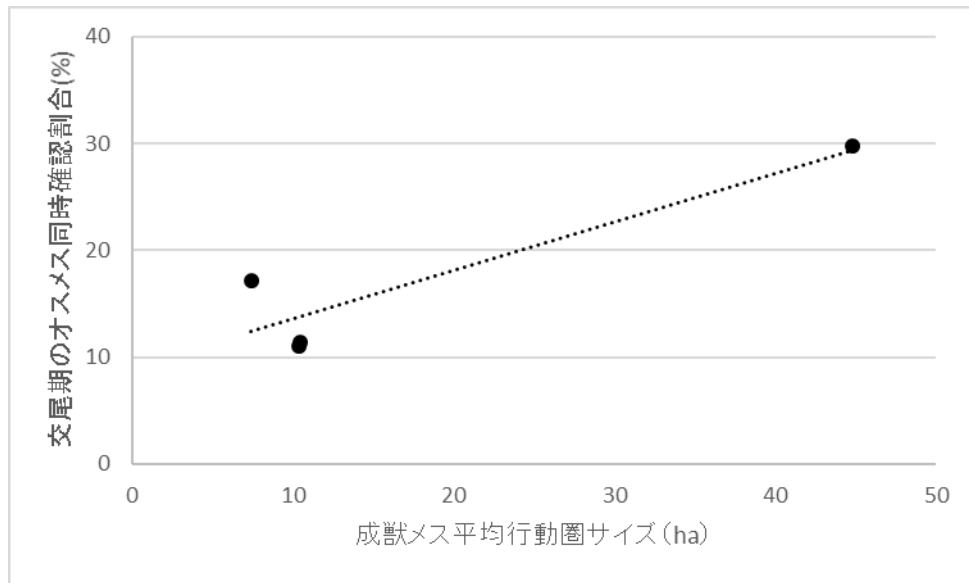


図 5.13 浅間山荘、火山館、仁別および下北におけるニホンカモシカの成獣メスの平均行動圏サイズと交尾期のオスメス同時確認割合の関係。

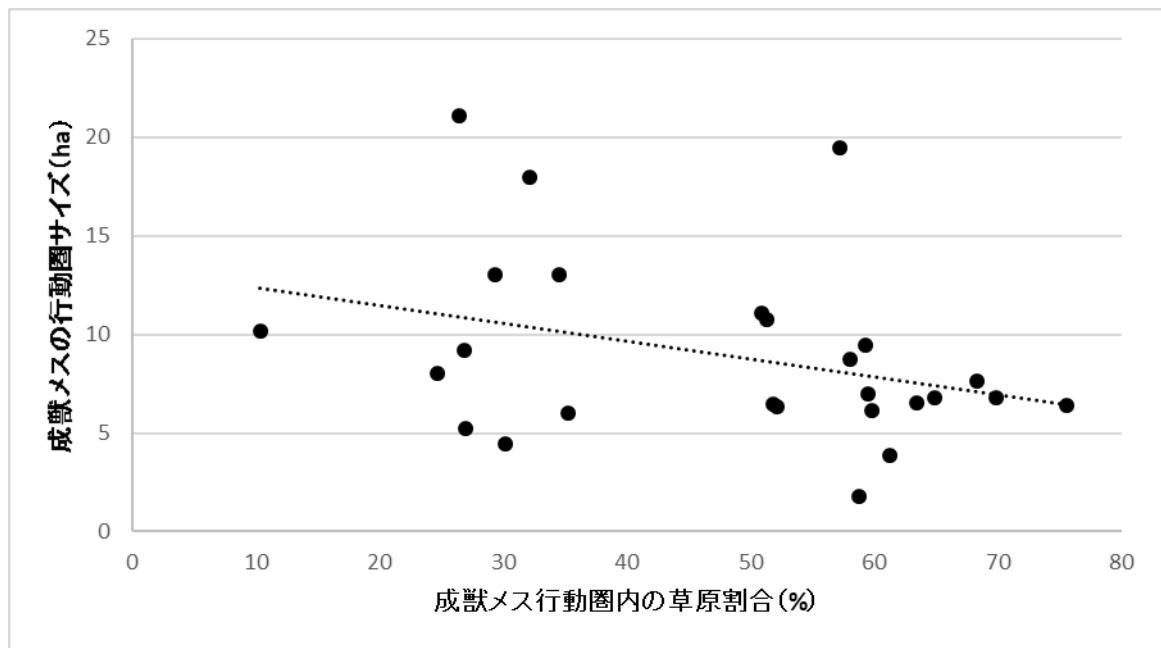


図 5.14 火山館のニホンカモシカにおける各成獣メスの行動圏内の草原割合と各成獣メスの行動圏サイズの関係。

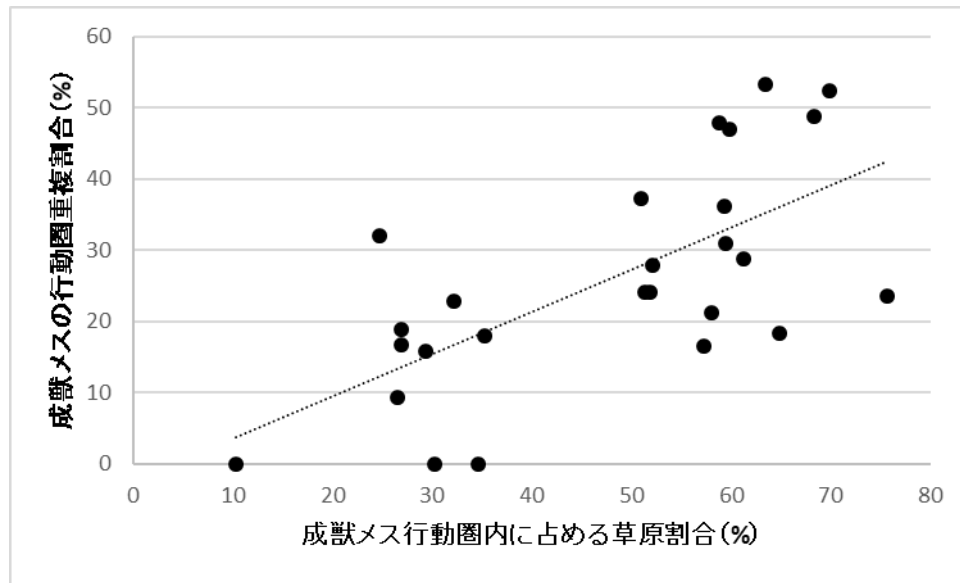


図 5.15 火山館のニホンカモシカにおける各成獣メスの行動圏内の草原割合と各成獣メス間の行動圏重複率の関係。

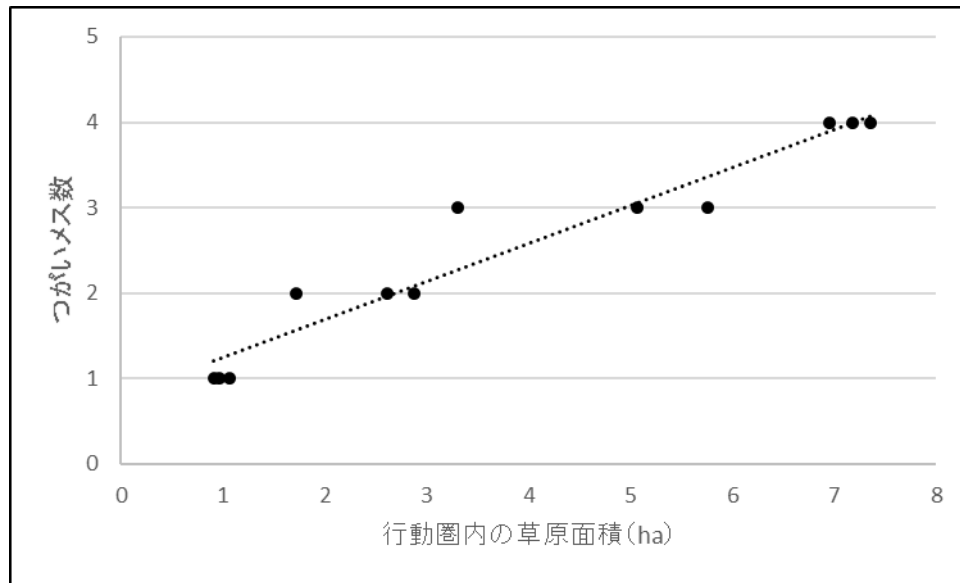


図 5.16 火山館のニホンカモシカにおける成獣オスの行動圏内の草原面積とつがいメス数の関係。

表 5.1 浅間山荘のニホンカモシカにおける各季節の群れサイズの観察例数。

群れサイ ズ	3-5 月	6-8 月	9-11 月	12-2 月	合計
1 頭	90	19	54	111	274
2 頭	7	5	32	14	58
3 頭	1	0	0	2	3
合計	98	24	86	127	232

表 5.2 浅間山荘のニホンカモシカにおける各季節の 2 頭連れ構成の観察例数。AF=成獣メス、AM=成獣オス、Of=成獣メスの 0~1 歳までの子供。

群れ構成	3-5 月	6-8 月	9-11 月	12-2 月	合計
AF-Of	4	4	9	7	24
AF-M	3	1	23	7	34
合計	7	5	32	14	58

表 5.3 浅間山荘のニホンカモシカにおける 2 頭連れ構成に与える季節の影響の解析結果
(GLM、応答変数=各群れ構成の確認の有無、説明変数=季節、誤差構造=二項分布、リンク関数=logit)。すべての解析において秋をレファレンスとした。

メス-幼獣				
説明変数	係数	z	stdError	p
春	-2.57	1.04	-2.47	<0.05
夏	2.79	1.24	2.26	<0.05
冬	2.11	1.15	1.85	0.06

オス-メス				
説明変数	係数	z	stdError	p
春	-3.04	1.11	-2.749	<0.001
夏	-19.36	2284.10	-0.01	0.99
冬	-2.24	0.90	-2.482	<0.05

表 5.4 浅間山荘のニホンカモシカにおける各季節、各識別オスの雌雄同行動率（雌雄同行動の確認回数/ラジオテレメトリによる成獣オスの追跡回数、単位は%）。

	6-8 月	9-11 月	12-2 月	3-5 月	合計
ナミダ	0.0	100.0	62.5	0.0	50.0
ホツソリ	0.0	58.3	9.1	0.0	19.5
ダニエル	0.0	66.7	50.0	0.0	37.5
合計	0.0	75.0	34.8	0.0	33.3

表 5.5 浅間山荘のニホンカモシカにおける各雌雄の同行動および性交渉の観察回数。数字は同行動、() 内の数字は性行動の観察回数を示す。合計個体数は性交渉が確認されたメスの総数を示す。

		成獣オス		
		ホッソリ	ナミダ	ダニエル
	マユゲ	14(6)	0	0
成獣メス	ツバキ	0	23(15)	0
	シロ	0	0	13(2)
合計個体数		1	1	1

表5.6 ヤギ亜科動物各種の生息環境および社会構造。1=性質あり、0=性質なし、？=不明。群れサイズ: 単独/小群=1～5頭、群れサイズ中=6-50頭、群れサイズ大=51頭以上。群れタイプ: 雌雄別群=交尾期以外は雌雄別群で交尾期は雌雄混群、雌雄混群=年間通じて雌雄混群。配偶戦術: T=なわばり型 (Territorial)、F=メス追随型 (Follower or Tending)、C=コウサー型 (Courser)、B=ブロック型 (Blocking)、R=放浪型 (Rorving)、L=レック型 (Lekking)。性的二型は、体サイズでは成獣の体重が雌雄で重複しないものを性的二型あり、角/体色では角の形態、大きさおよび体色が雌雄で顕著に異なるものを性的二型ありとした。性的二型の有無はCastello (2016)を参考にした。

属名	種小名	生息環境					群れサイズ			群れタイプ		順位制		配偶システム			性的二型		引用
		森林	草原	半砂漠	岩場/崖	ツンドラ	単独/小群	中	大	雌雄別群	雌雄混群	♂	♀	一夫一妻	複婚	配偶戦術	体サイズ	角/体色	
<i>Capricornis</i>	<i>crispus</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	–	–	0	0	1	0	T	0	0	1
<i>Capricornis</i>	<i>milneedwardsii</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	–	–	?	?	?	?	?	0	0	2–4
<i>Capricornis</i>	<i>rubidus</i>	1	0	0	1	0	?	?	0	–	–	?	?	?	?	?	0	0	5, 6
<i>Capricornis</i>	<i>sumatraensis</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	–	–	?	?	?	?	?	0	0	6, 7
<i>Capricornis</i>	<i>swinhoei</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	–	–	?	?	?	?	?	0	0	2, 8, 9
<i>Capricornis</i>	<i>thar</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	–	–	?	?	?	?	?	0	0	10
<i>Naemorhedus</i>	<i>baileyi</i>	1	1	0	1	0	1	?	0	–	–	?	?	?	?	?	0	0	2
<i>Naemorhedus</i>	<i>caudatus</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	–	–	1	?	0	1	T	0	0	11, 12
<i>Naemorhedus</i>	<i>goral</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	?	0	1	F	0	0	13–16
<i>Naemorhedus</i>	<i>griseus</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	–	–	?	?	?	?	?	0	0	17, 18
<i>Oreamnos</i>	<i>americanus</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F/C	1	0	19, 20
<i>Rupicapra</i>	<i>pyrenaica</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F	0	0	21–23
<i>Rupicapra</i>	<i>rupicapra</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	T/F	0	0	12, 24, 25
<i>Budorcas</i>	<i>taxicolor</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	?	?	?	?	0	1	?	1	0	26, 27
<i>Ovibos</i>	<i>moschatus</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	R/F	1	0	28, 29
<i>Pantholops</i>	<i>hodgsonii</i>	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	?	0	1	L	1	1	30, 31
<i>Ammotragus</i>	<i>lervia</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	F	1	1	32, 33
<i>Hemitragus</i>	<i>hylocrius</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	?	?	?	?	0	1	?	1	1	34
<i>Hemitragus</i>	<i>jayakari</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	35
<i>Hemitragus</i>	<i>jemlahicus</i>	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	?	1	1	F	1	1	34
<i>Pseudois</i>	<i>nayaur</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	F/C	1	1	36, 37, 38
<i>Pseudois</i>	<i>schaeferi</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	36
<i>Capra</i>	<i>hircus</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F	1	1	12
<i>Capra</i>	<i>caucasica</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F	1	1	12, 39
<i>Capra</i>	<i>falconeri</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F	1	1	12
<i>Capra</i>	<i>ibex</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F/C	1	1	12, 40
<i>Capra</i>	<i>nubiana</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	F	1	1	41, 42, 43
<i>Capra</i>	<i>pyrenaica</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	F	1	1	44
<i>Capra</i>	<i>sibirica</i>	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	F	1	1	12, 45
<i>Capra</i>	<i>walie</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F	1	1	46
<i>Ovis</i>	<i>ammon</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F	1	1	47
<i>Ovis</i>	<i>canadensis</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F/C/B	1	1	48
<i>Ovis</i>	<i>dalli</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F	1	1	48, 49
<i>Ovis</i>	<i>nivicola</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	F	1	1	12

引用
1: Ochiai et al. (2015), 2: Smith et al. (2008), 3: Wu and Hu (2001), 4: Chen et al. (2009), 5: Choudhury (2003), 6: Francis (2008), 7: Santiapillai and Ramono (1994), 8: Lue (1987), 9: McCullough (1974), 10: Green (1987), 11: Mead (1989), 12: Baskin and Danell (2003), 13: Lovari and Apollonio (1993), 14: Lovari and Apollonio (1994), 15: Pendharkar and Goyal (1995), 16: Mishra and Jonshingh (1996), 17: Chaiyarat et al. (1999), 18: Chen et al. (2012), 19: Cote and Festa-Bianchet (2003), 20: Mainguy et al. (2008), 21: Lovari (1985), 22: Locati and Lovari (1991), 23: Pep`pin and Gerard (2008), 24: Ingold and Marbacher (1991), 25: Corlatti et al. (2013), 26: Neas and Hoffmann (1987), 27: Zeng et al. (2002), 28: Gray (1987), 29: Forchhammer and Boomsma (1998), 30: Schaller (1998), 31: Leslie and Schaller (2008), 32: Gray and Simpson (1980), 33: Cassinello (1998), 34:Johnsingh et al. (2009), 35: Wood (1992), 36: Wang and Hoffmann (1987), 37: Oli and rogers (1996), 38: Lovari and Ale (2001), 39: Weinberg (2002), 40: Parrini et al. (2009), 41: Habibi (1997), 42: Hochman and Kolter (2006), 43: Massolo et al. (2008), 44: Acevedo and Cassinello (2009), 45: Fedosenko and Blank (2001), 46: Durham et al. (1980), 47: Fedosenko and Blank (2005), 48: Valdez and Krausman (1999), 49: Bowyer and Leslie (1992)

表5.7 カモシカ属およびゴールル属各種の分布、生息環境および生態。

和名	学名	分布	生息環境	選好する植物群落	採食生態	主要採食物	サイズ	群れ構成	なわばり性 メス	オス	配偶システム 婚姻形態	配偶戦術	引用
ニホンカモシカ	<i>Capricornis crispus</i>	日本	温帯落葉広葉樹林 低地-高山帯	広葉樹低木群落	ブラウザー	広葉樹 広葉草本	1-4頭	単独オス 単独メス 母子 オスメスペア	なわばり (単独)	なわばり (単独)	一夫一妻	なわばり メス追随	1 本研究
チュウゴクカモシカ	<i>Capricornis milneedwardsii</i>	ミャンマー カンボジア中 国 ラオス タイ ベトナム	亜熱帯雨林 低地-高山帯	広葉樹低木群落	ブラウザー	広葉樹	単独性 (詳細不明)	?	?	?	?	?	2-7
アカカモシカ	<i>Capricornis rubidus</i>	ミャンマー	亜熱帯-熱帯雨林	?	?	?	単独性 (詳細不明)	?	?	?	?	?	5, 8
スマトラカモシカ	<i>Capricornis sumatraensis</i>	インドネシア マレーシア タイ	熱帯雨林 低地-亜高山帯	?	?	?	単独性 (詳細不明)	?	?	?	?	?	5, 9
台湾カモシカ	<i>Capricornis swinhoei</i>	台湾	亜熱帯雨林 山地-高山帯	?	?	?	単独性 (詳細不明)	?	?	?	?	?	2, 10, 11
ヒマラヤカモシカ	<i>Naemorhedus thar</i>	バングラ ディッシュ ブータン インド ネパール ミャンマー	亜熱帯雨林 亜高山帯-高山帯	広葉樹低木群落	ブラウザー	広葉樹 広葉草本	1-7頭	?	?	?	?	?	12-18
アカゴールル	<i>Naemorhedus baileyi</i>	ミャンマー 中国 インド	亜熱帯雨林 亜高山帯-高山帯	常緑針葉樹林?	?	?	1-3頭	単独オス 単独メス 母子ペア オスメスペア	?	?	?	?	2, 5, 19
オナガゴールル	<i>Naemorhedus caudatus</i>	ロシア 韓国 中国	温帯落葉広葉樹林 低地-高山帯	イネ科草原 広葉樹林	?	?	1-16頭	メス群(成獣メス複数+子供) オス群(成獣オス+若齢オス) 雌雄混群	0	なわばり (群れ)	一夫多妻	なわばり	20-26
ヒマラヤゴールル	<i>Naemorhedus goral</i>	ブータン 中国 インド ネパール パキスタン	亜熱帯雨林 山地-高山帯	イネ科草原	グレイザー	イネ科草本 ササ	1-11頭	メス群(成獣メス複数+子供) オス群(成獣オス+若齢オス) 雌雄混群	0	0	一夫多妻	メス追随	12, 27-43
チュウゴクゴールル	<i>Naemorhedus griseus</i>	ミャンマー 中国 インド タイ ベトナム ラオス	亜熱帯雨林 山地-高山帯	イネ科草原	グレイザー	イネ科草本	1-5頭	?	?	?	?	?	6, 7, 8, 44-45

引用文献
1: Ochiai et al. (2015), 2: Smith et al. (2008), 3: Wu and Hu (2001), 4: Song et al. (2005), 5: Francis (2008), 6: Chen et al. (2009), 7: Li et al (2014), 8: Choudhury (2003), 9: Santiapillai and Ramono (1994), 10: McCullough (1974), 11: Lue (1987), 12: Green (1987), 13: Aryal (2009a), 14: Aryal (2009b), 15: Giri et al. (2011), 16: Bhattacharya et al. (2012), 17: Paudel et al. (2015), 18: Srivastava and Kumar (2018), 19: Xie (2006), 20: Mead (1989), 21: Baskin and Danell (2003), 22: Voloshina and Myslenlov (2010), 23: Cho et al. (2015), 24: Zaumyslova and Bondarchuk (2015), 25: Borzée et al. (2016), 26: Cho et al. (2016), 27: Lovari and Apollonio (1993), 28: Lovari and Apollonio (1994), 29: Pendharkar and Goyal (1995), 30: Mishra and Jonshingh (1996), 31: Awasthi et al. (2003), 32: Ilyas (2003), 33: Ilyas (2006), 34: Abbas et al. (2008), 35: Bhattacharya and Sathyakumar (2008), 36: Bhattacharya et al. (2012), 37: Dar (2012), 38: Paudel and Kindlmann (2012), 39: Paudel et al. (2015), 40: Ashraf et al. (2016), 41: Ashraf et al. (2017), 42: Srivastava and Kumar (2018), 43: Chaiyarat et al. (1999), 44: Chen et al. (2012), 45: Buranapim et al. (2014)

表 5.8 火山館のニホンカモシカにおける各季節の群れサイズの観察例数。

群れサイ ズ	3-5 月	6-8 月	9-11 月	12-2 月	合計
1 頭	305	250	373	221	1149
2 頭	51	66	124	48	289
3 頭	5	11	19	3	38
4 頭	0	1	3	0	4
合計	361	328	519	272	1480

表 5.9 火山館のニホンカモシカにおける各季節の 2 頭連れ構成の観察例数。AM=成獣オス、AF=成獣メス、JM=若齢オス（2-3 歳）、Of=成獣メスの 0~1 歳までの子供、K=幼獣。

群れ構成	3-5 月	6-8 月	9-11 月	12-2 月	合計
AM-AF	30	21	70	19	140
AM-JM	2	0	1	2	5
AF-AF	13	17	25	13	68
AF-Of	6	28	27	8	69
AM-K	0	0	1	1	2
その他	0	0	0	5	5
合計	51	66	124	48	289

表 5.10 火山館のニホンカモシカにおける各季節の 3 頭連れ構成の観察例数。AM=成獣オス、AF=成獣メス、Of=成獣メスの 0～1 歳までの子供。

群れ構成	3-5 月	6-8 月	9-11 月	12-2 月	合計
AM-AF-AF	2	3	5	1	11
AM-AF-Of	2	1	10	0	13
AF-Of-Of	1	1	3	1	6
AF-AF-Of	0	6	1	0	7
Unknown	0	0	0	1	1
合計	5	11	19	3	38

表 5.11 火山館のニホンカモシカにおける各成獣メス間の行動圏重複率および交渉型。行動圏重複率は兩個体間の平均値。

個体の組み合わせ	行動圏重複率	交渉型				
		親和	許容	弱い攻撃	激しい攻撃	緊張
クロサワ・ミツウラ	87.5	0	5	1	0	0
オオシマ・オオクボ	75.1	3	14	14	1	0
ムーさん・クロサワ	54.4	6	4	1	0	0
アサコ・ベジータ	54.0	7	16	5	1	0
ムーさん・ミツウラ	50.5	0	1	0	0	0
オオシマ・ベジータ	43.7	0	1	0	2	4
ヤッコ・アサコ	40.3	0	2	0	2	1
ミツウラ・ベジータ	36.2	0	0	0	0	1
クロサワ・アサコ	27.6	0	0	0	1	0
オオシマ・アサコ	24.1	0	0	0	0	1
ヤッコ・ベジータ	22.8	0	0	0	2	0
オチムシヤ・オオシマ	17.5	0	1	0	0	0
オオクボ・アサコ	9.0	0	0	0	0	1
オオクボ・ベジータ	2.3	0	1	0	0	0

表 5.12 火山館のニホンカモシカにおける各メスグループ内のメス間交渉の対戦結果。数字は勝利回数を示す。

グループ 1			
	ムーさん	ミツウラ	クロサワ
ムーさん		NA	0 1
ミツウラ	NA		0 1

グループ 2	
	アサコ
ベジータ	0 5

グループ 3	
	オオクボ
オオシマ	0 15

表 5.13 火山館のニホンカモシカにおける各社会単位間のメス間交渉の対戦結果。数字は勝利回数を示す。

		グループ 2	
		アサコ	ベジータ
単独メス	ヤッコ	0	0
		2	2

		グループ 2
		ベジータ
グループ 3	オオシマ	0
		2

		グループ 2
		アサコ
グループ 1	クロサワ	0
		1

表 5.14 火山館のニホンカモシカにおいて性交渉が確認された雌雄の組み合わせおよび性交渉と交尾の観察例数。数字は性交渉の確認回数、() 内の数字は交尾の確認回数を示す。合計個体数は性交渉が確認されたメスの総数を示す。

		成獣オス			
		ミギー	カワムラ	ヤシロ	シロウ
成獣メス	ベジータ	14(3)	0	0	0
	アサコ	4	2	0	0
	ムーさん	6	0	0	0
	クロサワ	8(4)	0	0	0
	オオシマ	0	14(4)	0	0
	オオクボ	0	4	0	0
	オチムシャ	0	3	0	0
	テンシンハン	0	2	0	0
	ヤッコ	0	0	10(1)	0
	ムギー	0	0	3	0
	マギー	0	0	0	1
	合計個体数	4	5	2	1

表 5.15 火山館のニホンカモシカにおける各季節およびつがい・非つがいの雌雄の交渉型の観察例数。交尾期＝9-11 月、非交尾期＝12-8 月。

		親和 許容	抗争	性
交尾期	つがい	19	1	56
	非つがい	2	1	0
非交尾期	つがい	33	11	29
	非つがい	2	6	2

表5.16 個体群間比較に用いた各個体群の立地条件および環境条件。

	浅間山荘 ^a	火山館 ^a	仁別 ^b	下北 ^c	朝日 ^c	上高地 ^c
県/市町	長野県/小諸市	長野県/小諸市	秋田県/秋田市	青森県/むつ市	山形県/朝日町	長野県/松本市
緯度	36°38'N	36°40'N	39° 48' N	41° 4' N	38° 14' N	36° 15' N
経度	138° 47' E	138° 49' E	140° 15' E	140° 49' E	139° 59' E	137° 38' E
標高(m)	1200-1600	1900-2400	150-574	0-240	500-1100	1500-2000
標高帯	山地帯-亜高山帯	亜高山帯-高山帯	低地帯-山地帯	低地帯	山地帯	山地帯-亜高山帯
主要な植生	カラマツ林	風衝草原/常緑針葉樹林	針広混交林	落葉広葉樹林	落葉広葉樹林	落葉広葉樹林/常緑針葉樹林
最深積雪深(cm)	115	225	100以下	75	200-500	96-339

a: 第一章参照、b: Kishimoto (1989)、c: Ochiai et al. (2010)

表5.17 個体群間比較に用いた各個体群の生態情報のデータセット。

	浅間山荘	火山館	仁別	下北	朝日	上高地
冬季の広葉樹供給量(g):平均±SD	1.1±1.4 ^a	－	－	3.8 ± 2.1 ^f	2.3 ± 1.1 ^f	1.4 ± 1.7 ^f
個体群密度(頭/km ²)	4.5 ^b	27.1 ^b	19.4 ^d	14.2 ^f	6.1 ^f	3.2 ^f
年間行動圏サイズ(ha):平均±SD						
成獣メス(MCP100%)	44.8±42.1(N=7) ^c	7.4 ± 4.8 ha (N=26) ^c	10.4±4.9(N=62) ^d	10.5±3.6(N=22) ^f	29.8 ± 13.7(N=5) ^f	51.7 ± 43.4 (N=18) ^f
成獣メス(CP95%)	－	－	－	－	－	39.5±35.5(N=18) ^f
成獣オス(MCP100%)	88.1±35.2(N=8) ^c	8.1 ± 6.1 ha (N=15) ^c	15.2±6.9(N=53) ^d	16.6±6.2(N=16) ^f	45.0 ± 15.6(N=5) ^f	86.8 ± 43.6(N=4) ^f
成獣オス(CP95%)	45.9±16.4(N=8) ^c	－	－	－	－	58.4±35.9(N=4) ^f
行動圏重複率(%):平均±SD						
成獣メス間	14.1±16.7(N=10) ^c	30.4±25.2% (N=114) ^c	8.8±3.8(N=110) ^d	15.1 (N=22) ^g	－	－
成獣オス間	31.7±18.8(N=12) ^c	9.5±8.2% (N=22) ^c	8.3±1.1 (N=109) ^d	16.4 (N=16) ^g	－	－
つがいメス数:平均±SD	1 (N=9) ^c	2.4±1.2頭(N=12) ^c	1.2±0.9(N=48) ^d	1.3±0.5(N=80) ^h	－	－
各つがいタイプの確認例数						
1オス1メス	9 ^c	3 ^c	39 ^d	57 ^h	－	－
1オス複メス	0 ^c	9 ^c	9 ^d	23 ^h	－	－
一夫多妻率(%)	0 ^c	75 ^c	18.75 ^d	28.75 ^h	－	－
交尾期のオス－メスペア発見回数	23 ^c	70 ^c	－	37 ⁱ	－	－
交尾期の2頭連れ全発見回数	32 ^c	124 ^c	－	156 ⁱ	－	－
交尾期の2頭連れにおける雌雄同時発見率(%)	71.8 ^c	56.5 ^c	－	23.7 ⁱ	－	－
交尾期のオス－メスグループ発見回数	32 ^c	87 ^c	－	76 ⁱ	－	－
交尾期の全発見回数	86 ^c	507 ^c	－	666 ⁱ	－	－
交尾期の雌雄グループ発見率(%)	37.2 ^c	17.2 ^c	12以下 ^e	11.4 ⁱ	－	－
成獣オス間の交渉型確認例数						
抗争的もしくは緊張的	0 ^c	2 ^c	19 ^d	12 ^h	－	－
親和的ないし許容的	5 ^c	0 ^c	10 ^d	0 ^h	－	－
抗争的もしくは緊張的交渉の発生割合(%)	0 ^c	100 ^c	100 ^d	100 ^h	－	－

CPは最外郭法を意味する。

a:第二章参照。Ochiai (2009)の方法により算出した落葉広葉樹の冬季食物食物供給量。

b: 第一章参照。個体群密度は12月に算出。

c: 第五章参照。浅間山荘の行動圏サイズはラジオテレメトリおよび直接観察法による。火山館の行動圏サイズは直接観察法による。浅間山荘におけるつがいの定義は成獣オスの行動圏コアエリア(CP50%)に行動圏を重複させた成獣メス。火山館におけるつがいの定義はMCPにおける行動圏の雌雄の重複個体。

d: Kishimoto and Kawamichi (1996)から引用。個体群密度は6月に算出。行動圏サイズは直接観察法による。つがいの定義はMCPにおける行動圏の雌雄の重複個体。

e: Kishimoto (1989)から引用。

f; Ochiai et al. (2010)、個体群密度は冬季から早春に算出。下北および朝日の行動圏サイズは直接観察法、上高地はラジオテレメトリ法により算出。

g: 落合 (2016)から引用。

h: Ochiai and Susaki (2002)から引用。下北のつがいの定義はMCPにおける行動圏の雌雄の重複個体。

i:Ochiai (1993)から引用。交尾期の2頭連れにおける雌雄同時発見率および交尾期の雌雄グループ発見率は原表の値から算出。

総括

第二章の「採食生態」の調査により、森林に生息するニホンカモシカは年間通じて落葉広葉樹を、季節的に広葉草本を選択的に採食するのに対し、高標高の草原に生息するニホンカモシカの食性はイネ科および広葉草本を主としながら多様な植物を利用し、季節に応じて食性を大きく変化させることが示された。これにより、ニホンカモシカが森林環境に適応的であるブラウザー的な採食生態と同時に、高標高の草原では近縁である山岳性のヤギ亜科動物の食性にみられる、植生の季節変化に応じて多様な食物を利用する、柔軟な採食生態を持つことが明らかとなった。第三章の「対捕食者行動」の調査により、見通しの悪い森林環境に適応的な隠蔽的な対捕食者戦略と近縁の山岳性のヤギ亜科動物に見られるような急峻な地形を利用した対捕食者戦略を併せ持つことが明らかとなった。第四章の「生息地選択」の調査により、ニホンカモシカの行動圏スケールの生息地選択がその対捕食者戦略および採食生態を反映して開けた環境や平坦な地形を避け、食物となる落葉広葉樹が多く急峻な地形を好むことが示された。また、捕食圧の低い状況においても、捕食回避が生息地選択の重要な要因であることが示唆された。第五章の「社会生態」の調査により、森林に生息する低密度個体群ではメスが単独で大きな行動圏を持ち散在して分布し、メス追随型の一夫一妻性の配偶システムを持つのに対し、高標高の草原に生息する高密度個体群では、メスは小さな行動圏を複数のメスと大きく重複させ社会単位を形成すること、成獣オスが複数のメスとつがいを形成するなわばり型の一夫多妻性の配偶システムを持つことが示された。高標高の草原の個体群の社会構造は山岳性のヤギ亜科の社会構造と類似点をいくつか持つことが明らかとなった。また、メスの集中的な分布およびオスの一夫多妻性は食物を大量に供給する草原により促進されることが示唆された。

これらの一連の研究により、ニホンカモシカは他の森林性の有蹄類にみられる森林環境に適応的な形質と同時に、ヤギ亜科の近縁種にみられる山岳環境に適応的な形質を持つことが示された。また、これまで保守的であると考えられてきたニホンカモシカの採食生態お

よび社会構造が生息環境の違いにより変異することが示された。このような社会構造の変異は、主に森林環境に生息する単独性の有蹄類においては初めての報告である。

ヤギ亜科動物の進化については、森林に生息するブラウザーで単独性の祖先種が高山帯やステップ、ツンドラなどの開放的な環境に適応放散すると同時に群居性の社会や柔軟な採食生態が進化してきたと考えられている。また群居性の社会の発達に伴い、一夫多妻性もしくは乱婚性などの配偶システムが進化したと考えられている。本研究により、森林性で原始的なヤギ亜科動物であるとされるニホンカモシカが高標高の開放的な草原環境においては、群居性の発達とまでいかないものの、近縁の山岳性ヤギ亜科動物と似通ったメス間の社会単位の形成、一夫多妻性の社会構造を持つことおよび柔軟な採食生態を持つことが示された。また、メスの集中的な分布や一夫多妻性は多量にまとまって食物を供給する草原により促進されることが示された。これらの結果は、森林から開放的な山岳環境への適応放散と同時に柔軟な採食生態や群居性の社会が進化したとする説を支持した。また、食物の供給状況の変異による成獣メス間の排他的関係の緩和が、群居性社会発達への一つの契機となる可能性が示唆された。また、一夫多妻の配偶システムはメスが積極的に群れを形成せずとも、時空間的にメスが集中して分布することにより成立することが示された。さらに本研究は、生息環境がメスの分布様式を規定し、メスの分布様式が配偶システムを規定するという、哺乳類における社会構造の決定機序を支持する結果を単独性の有蹄類において初めて示した。

謝辞

本研究を行うにあたり、指導教員である本学野生動物学研究室の南正人准教授には、ニホンカモシカの捕獲などのフィールドワークや研究遂行のための助言など終始適切なご指導をいただいた。同研究室の塚田英晴准教授からも研究のアドバイス、特に解析についてご指導をいただいた。また、本学の博物館の高槻成紀氏には誠に熱いご指導をいただいた。ここに深謝の意を申し上げる。

長野県小諸市の火山館の館長である神田恵介氏および浅間山クラブの皆様には火山館における現地調査やニホンカモシカの情報提供など多大なるサポートをいただいた。天狗温泉浅間山荘の山崎幸浩氏には、駐車場の借用やニホンカモシカの情報を提供していただくなど、調査の際にサポートをしていただいた。NPO 法人生物多様性研究所あーすわーむの方々、とくに福江祐子氏には、宿舎の借用に当たり、手厚いサポートをしていただいた。浅間山荘の調査地の地権者である長野県小諸市の小山けい氏には、浅間山荘周辺の調査の許可をいただいた。長野県小諸市役所農林課鳥獣専門員の竹下毅氏にはニホンカモシカおよび調査地での管理捕獲の状況などの情報の提供および円滑に調査が実施できるようサポートをして頂いた。長野県環境保全研究所の岸元良輔氏には、研究のアドバイスやニホンカモシカの齢査定の方法、文献の提供などをしていただいた。(株) 自然動物研究所の峰下耕氏、(株) ROOTS の山田雄作氏からは本研究の要となるフィールドワークのノウハウを学ばせて頂いた。

最後に、本学野生動物学研究室の先輩、同輩、後輩にはたくさんの助言やサポートをいただいた。特に、渡部晴子氏、矢野莉莎子氏、小川臨氏、勝又あゆみ氏、近清弘晃氏、大内力氏、鷺田茜氏、中村圭太氏にはニホンカモシカの捕獲やニホンカモシカの行動観察など、現地調査において多くの時間サポートしていただいた。これらの方々に心よりお礼申し上げます。

引用文献

- Acevedo, P. & Cassinello, J. 2009. Biology, ecology and status of Iberian ibex *Capra pyrenaica*: a critical review and research prospectus. *Mammal Review*, 39, 17-32.
- Akasaka, T. 1974. Japanese serow in the wild. *Wildlife*, 16, 452-458.
- Akasaka, T. & Maruyama, N. 1977. Social organization and habitat use of Japanese serow in Kasabori. *Journal of the Mammalogical Society of Japan*, 7, 87-102.
- Albon, S. & Langvatn, R. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos*, 65, 502-513.
- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325-383.
- Altendorf, K. B., Laundré, J. W., López González, C. A. & Brown, J. S. 2001. Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *Journal of mammalogy*, 82, 430-439.
- Apollonio, M., Brivio, F., Rossi, I., Bassano, B. & Grignolio, S. 2013. Consequences of snowy winters on male mating strategies and reproduction in a mountain ungulate. *Behavioural processes*, 98, 44-50.
- Arcese, P., Jongejan, G. & Sinclair, A. 1995. Behavioural flexibility in a small African antelope: group size and composition in the oribi (*Ourebia ourebi*, Bovidae). *Ethology*, 99, 1-23.
- Aryal, A. 2009a. Conservation Status and Population Density of Himalayan Serow (*Capricornis sumatraensis*) in Annapurna Conservation Area of Nepal. *The Initiation*, 3, 12-19.
- Aryal, A. 2009b. Habitat ecology of himalayan serow (*Capricornis sumatraensis* ssp. *thar*) in Annapurna Conservation Area of Nepal. *Tiger Paper/FAO*, 36, 12-20.

- Asakura, G., Kaneshiro, Y. & Takatsuki, S. 2014. A comparison of the fecal compositions of sympatric populations of sika deer and Japanese serows on Mt. Sanrei in Shikoku, southwestern Japan. *Mammal study*, 39, 129-132.
- Ashraf, N., Anwar, M., Hussain, I., Mirza, S. N., Latham, M. C. & Latham, A. D. M. 2016. Habitat use of Himalayan grey goral in relation to livestock grazing in Machiara National Park, Pakistan. *Mammalia*, 80, 59-70.
- Ashraf, N., Anwar, M., Oli, M. K., Pine, W. E., Sarwar, M., Hussain, I. & Awan, M. S. 2017. Seasonal variation in the diet of the grey goral (*Naemorhedus goral*) in Machiara National Park (MNP), Azad Jammu and Kashmir, Pakistan. *Mammalia*, 81, 235-244.
- Awasthi, A., Uniyal, S. K., Rawat, G. S. & Sathyakumar, S. 2003. Food plants and feeding habits of Himalayan ungulates. *Current science*, 85, 719-723.
- Bailey, D. W., Gross, J. E., Laca, E. A., Rittenhouse, L. R., Coughenour, M. B., Swift, D. M. & Sims, P. L. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, 49, 386-400.
- Barrette, C. & Vandal, D. 1986. Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour*, 97, 118-145.
- Baskin, L. & Danell, K. 2003. *Ecology of Ungulates: A Handbook of Species in Eastern Europe and Northern and Central Asia*. : Springer Science & Business Media.
- Bennett, B. 1986. Social dominance in female bighorn sheep. *Zoo biology*, 5, 21-26.
- Berger, J. 1991. Pregnancy incentives, predation constraints and habitat shifts: experimental and field evidence for wild bighorn sheep. *Animal Behaviour*, 41, 61-77.
- Berger, J. 1978. Group size, foraging, and antipredator ploys: an analysis of bighorn

- sheep decisions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4, 91-99.
- Bergeron, P., Grignolio, S., Apollonio, M., Shipley, B. & Festa-Bianchet, M. 2010. Secondary sexual characters signal fighting ability and determine social rank in Alpine ibex (*Capra ibex*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 1299-1307.
- Bergman, C. M., Fryxell, J. M., Gates, C. C. & Fortin, D. 2001. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology*, 70, 289-300.
- Bergström, R. & Skarpe, C. 1999. The abundance of large wild herbivores in a semi - arid savanna in relation to seasons, pans and livestock. *African Journal of Ecology*, 37, 12-26.
- Bertolino, S., Di Montezemolo, N. & Bassano, B. 2009. Food–niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species. *Journal of zoology*, 277, 63-69.
- Bhattacharya, T., Bashir, T., Poudyal, K., Sathyakumar, S. & Saha, G. K. 2012. Distribution, occupancy and activity patterns of goral (*Nemorhaedus goral*) and serow (*Capricornis thar*) in Khangchendzonga Biosphere Reserve, Sikkim, India. *Mammal study*, 37, 173-181.
- Bhattacharya, T. & Sathyakumar, S. 2008. Abundance, group sizes and habitat use patterns of Himalayan tahr (*Hemitragus jemlahicus*) and goral (*Nemorhaedus goral*) in Chenab valley, Chamoli district (*Uttarakhand*). *Indian Forester*, 134, 1359-1370.
- Bleich, V. C. 1999. Mountain sheep and coyotes: patterns of predator evasion in a mountain ungulate. *Journal of mammalogy*, 80, 283-289.
- Bon, R., Joachim, J. & Maublanc, M. 1995. Do lambs affect feeding habitat use by

- lactating female mouflons in spring in areas free of predators? Journal of zoology, 235, 43-51.
- Borzée, A., Park, G., Kim, S. & Jang, Y. 2016. Korean Long-Tailed Gorals (*Naemorhedus caudatus*) are Rare but Successfully Reproducing in Remote Mountains. International Journal of Sciences: Basic and Applied Research (IJSBAR), 27, 1-6.
- Bowyer, R. T. & Leslie, D. M. 1992. *Ovis dalli*. Mammalian Species, 393, 1-7.
- Boyce, M. S., Mao, J. S., Merrill, E. H., Fortin, D., Turner, M. G., Fryxell, J. & Turchin, P. 2003. Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. Ecoscience, 10, 421-431.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. 1977. Social organization and foraging in emballonurid bats. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2, 1-17.
- Brashares, J. S. & Arcese, P. 2002. Role of forage, habitat and predation in the behavioural plasticity of a small African antelope. Journal of Animal Ecology, 71, 626-638.
- Brashares, J. S., Garland, T. & Arcese, P. 2000. Phylogenetic analysis of coadaptation in behavior, diet, and body size in the African antelope. Behavioral Ecology, 11, 452-463.
- Brodie, J. F. & Brockelman, W. Y. 2009. Bed site selection of red muntjac (*Muntiacus muntjak*) and sambar (*Rusa unicolor*) in a tropical seasonal forest. Ecological Research, 24, 1251-1256.
- Brotherton, P. N. & Komers, P. E. 2003. Mate guarding and the evolution of social monogamy in mammals. Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals. Cambridge University Press, Cambridge, 42-58.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. The Wilson

Bulletin, 160-169.

Burger, J., Safina, C. & Gochfeld, M. 2000. Factors affecting vigilance in springbok: importance of vegetative cover, location in herd, and herd size. *Acta ethologica*, 2, 97-104.

Buranapim, N., Sitasuwan, N., Kongprempoon, A., Korkusol, K., Siriaroonrat, B. & Kamolnorranath, S. 2014. Reintroduction and behavioral observations of Chinese Gorals (*Naemorhedus griseus*) in natural conditions. *The Thai Journal of Veterinary Medicine*, 44, 75-83.

Buzzard, P., Bleisch, W., Xü, D. & Zhang, H. 2008. Evidence for lekking in chiru. *Journal of zoology*, 276, 330-335.

Byers, J. A. 1997. *American Pronghorn: Social Adaptations and the Ghosts of Predators Past*. : University of Chicago Press.

Byers, J. A. & Kitchen, D. W. 1988. Mating system shift in a pronghorn population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22, 355-360.

Caro, T. 2005. *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*. : University of Chicago Press.

Caro, T. 1994. Ungulate antipredator behaviour: preliminary and comparative data from African bovids. *Behaviour*, 128, 189-228.

Caro, T. & Fitzgibbon, C. D. 1992. Large carnivores and their prey: the quick and the dead. *Natural enemies: the population biology of predators, parasites and diseases*, 115-142.

Caro, T., Graham, C., Stoner, C. & Vargas, J. 2004. Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Animal Behaviour*, 67, 205-228.

Carranza, J., Garcia-Muñoz, A. J. & deDIOS VARGAS, J. 1995. Experimental shifting

- from harem defence to territoriality in rutting red deer. *Animal Behaviour*, 49, 551-554.
- Cassinello, J. 1996. High-ranking females bias their investment in favour of male calves in captive *Ammotragus lervia*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 417-424.
- Cassinello, J. 1998. *Ammotragus lervia*: a review on systematics, biology, ecology and distribution. 35, 149-162.
- Castello, R. J. 2016. *Bovids of the world: Antelopes, Gazelles, Cattle, Goats, Sheep, and Relatives*. : Princeton University Press.
- Chadwick, D. H. 2002. *A Beast the Color of Winter: The Mountain Goat Observed*. : University of Nebraska Press.
- Chaiyarat, R., Laohajinda, W., Kutintara, U. & Nabhitabhata, J. 1999. Ecology of the goral (*Naemorhedus goral*) in Omkoi Wildlife Sanctuary Thailand. *Nat Hist Bull Siam Soc*, 47, 191-205.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *The American Naturalist*, 110, 141-151.
- Chen, W., Wu, Q., Hu, J., Lu, X. & You, Z. 2012. Seasonal habitat use of Chinese goral (*Naemorhedus griseus*) in a subtropical forest. *Russian Journal of Ecology*, 43, 256-260.
- Chen, W., Hu, J. C. & Lu, X. 2009. Habitat use and separation between the Chinese serow (*Capricornis milneedwardsi*) and the Chinese goral (*Naemorhedus griseus*) in winter. *Mammalia*, 73, 249-252.
- Childress, M. J. & Lung, M. A. 2003. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Animal Behaviour*, 66, 389-398.

- Cho, C., Kim, K. & Kwon, G. 2016. Habitat altitude and home range of the endangered long-tailed goral (*Naemorhedus caudatus*): seasonal and monthly home range and altitude change. *Mammalia*, 80, 481-489.
- Choi, S. K., Chun, S., An, J., Lee, M., Kim, H. J., Min, M., Kwon, S., Choi, T. Y., Lee, H. & Kim, K. S. 2015. Genetic diversity and population structure of the long-tailed goral, *Naemorhedus caudatus*, in South Korea. *Genes & genetic systems*, 90, 31-41.
- Choudhury, A. 2003. Status of serow (*Capricornis sumatraensis*) in Assam. *Tigerpaper*, 30, 1-2.
- Clutton-Brock, T., Albon, S. & Guinness, F. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature*, 308, 358.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982. *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes.* : University of Chicago press.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S., Gibson, R. & Guinness, F. E. 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus L.*). *Animal Behaviour*, 27, 211-225.
- Clutton-Brock, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 236, 339-372.
- Corlatti, L., Caroli, M., Pietrocini, V. & Lovari, S. 2013. Rutting behaviour of territorial and nonterritorial male chamois: Is there a home advantage? *Behavioural processes*, 92, 118-124.
- Côté, S. D. 2000. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Behaviour*, 137, 1541-1566.
- Côté, S. D. & Festa-Bianchet, M. 2001. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*, 127, 230-238.

- Côté, S. D. & Festa-Bianchet, M. 2003. Mountain goat. in G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, & J. A. Chapman, editors. Wild mammals of North America: biology, management and conservation. Second edition. : John Hopkins University Press, 1061-1075.
- Cott, H. B. 1940. *Adaptive Coloration in Animals*. : Methuen; London.
- Creel, S. & Winnie Jr, J. A. 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Animal Behaviour*, 69, 1181-1189.
- Crook, J. H. 1964. The evolution of social organisation and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). *Behaviour*.Supplement, 10.
- Dar, T. A., Habib, B. & Khan, J. A. 2012. Group size, habitat use and overlap analysis of four sympatric ungulate species in Shivalik ecosystem, Uttarakhand, India. *Mammalia*, 76, 31-41.
- Darwin, C. R. & Huxley, J. S. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection Or the Preservation of Favoured Races in the Strugggle for Life*. : New American Library.
- De Boer, H. Y., Van Breukelen, L., Hootsmans, M. J. & Van Wieren, S. E. 2004. Flight distance in roe deer *Capreolus capreolus* and fallow deer *Dama dama* as related to hunting and other factors. *Wildlife Biology*, 10, 35-41.
- Doko, T. & Chen, W. 2013. The Geographical distribution and habitat use of the Japanese serow (*Naemorhedus crispus*) in the Fuji-Tanzawa region, Japan. *J Env Inf Sci*, 41, 53-62.
- Dubois, M., Khazraïe, K., Guilhem, C., Maublanc, M. & Le Pendu, Y. 1995. Philopatry in mouflon rams during the rutting season: psycho-ethological determinism and

- functional consequences. *Behavioural processes*, 35, 93-100.
- Dussault, C., Ouellet, J., Courtois, R., Huot, J., Breton, L. & Jolicœur, H. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, 28, 619-628.
- Edmunds, M. 1974. *Defence in Animals: A Survey of Anti-Predator Defences*. : Longman Publishing Group.
- Edwards, J. 1983. Diet shifts in moose due to predator avoidance. *Oecologia*, 60, 185-189.
- Eisenberg, J. 1974. Comparison of ungulate adaptations in the new world and old world tropical forest with special reference to Ceylon and the rainforests of Central America. *Behaviour of Ungulate in Relation to Management*, 585-602.
- Emlen, S. T. & Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.
- Endo, Y., Takada, H. & Takatsuki, S. 2017. Comparison of the food habits of the sika deer (*Cervus nippon*), the Japanese serow (*Capricornis crispus*), and the wild boar (*Sus scrofa*), sympatric herbivorous mammals from Mt. Asama, central Japan. *Mammal Study*, 42, 131-140.
- Estes, R. D. 1991. *The Behavior Guide to African Mammals*. : University of California Press Berkeley.
- Estes, R. D. 1974. Social organization of the African Bovidae. The behaviour of ungulates and its relation to management, 1, 166-205.
- Ewald, P. W. & Carpenter, F. L. 1978. Territorial responses to energy manipulations in the Anna hummingbird. *Oecologia*, 31, 277-292.
- Fairbanks, W. S. 1994. Dominance, age and aggression among female pronghorn, *Antilocapra americana* (Family: Antilocapridae). *Ethology*, 97, 278-293.
- Fakhar - i - Abbas, F., Akhtar, T. & Mian, A. 2008. Food and feeding preferences of

- Himalayan gray goral (*Naemorhedus goral bedfordi*) in Pakistan and Azad Jammu and Kashmir. *Zoo biology*, 27, 371-380.
- Fedosenko, A. K. & Blank, D. A. 2005. *Ovis ammon*. *Mammalian Species*, 773, 1-15.
- Fedosenko, A. K. & Blank, D. A. 2001. *Capra sibirica*. *Mammalian species*, 675, 1-13.
- Festa-Bianchet, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Animal Behaviour*, 42, 71-82.
- Festa-Bianchet, M. & Côté, S. D. 2008. *Mountain Goats: Ecology, Behavior, and Conservation of an Alpine Ungulate*. : Island Press.
- FitzGibbon, C. D. & Fanshawe, J. H. 1988. Stotting in Thomson's gazelles: an honest signal of condition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 69-74.
- FitzGibbon, C. D. 1994. The costs and benefits of predator inspection behaviour in Thomson's gazelles. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34, 139-148.
- Forchhammer, M. C. & Boomsma, J. J. 1998. Optimal mating strategies in nonterritorial ungulates: a general model tested on muskoxen. *Behavioral Ecology*, 9, 136-143.
- Foster, S. A. & Endler, J. A. 1999. *Geographic Variation in Behavior: Perspectives on Evolutionary Mechanisms*. : Oxford University Press on Demand.
- Fournier, F. & Festa-Bianchet, M. 1995. Social dominance in adult female mountain goats. *Animal Behaviour*, 49, 1449-1459.
- Fox, J. L. & Smith, C. A. 1988. Winter mountain goat diets in southeast Alaska. *The Journal of Wildlife Management*, 52, 362-365.
- Fox, J. L., Sinha, S. P. & Chundawat, R. S. 1992. Activity patterns and habitat use of ibex in the Himalaya Mountains of India. *Journal of mammalogy*, 73, 527-534.
- Francis, C. M. & Barrett, P. 2008. *A Field Guide to the Mammals of South-East Asia*. : New Holland Publishers.

- Futuyma, D. 1998. Evolutionary biology. Sinauer. [JH] Gallup Organization (1999) Americans remain very religious, but not necessarily in conventional ways, .
- Garcia-Gonzalez, R. & Cuartas, P. 1996. Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Central Pyrenees. Forest Ecology and Management, 88, 15-23.
- Geist, V. 1985. On evolutionary patterns in the Caprinae with comments on the punctuated mode of evolution, gradualism and a general model of mammalian evolution. The biology and management of mountain ungulates, 15-30.
- Geist, V. 1987. On the evolution of the caprinae. In: *The Biology and Management of Capricornis and Related Mountain Antelopes* (Ed. by Anonymous), pp. 3-40. Springer.
- Geist, V. 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. American Zoologist, 14, 205-220.
- Giri, S., Aryal, A., Koirala, R., Adhikari, B. & Raubenheimer, D. 2011. Feeding ecology and distribution of Himalayan serow (*Capricornis thar*) in Annapurna Conservation Area, Nepal. World Journal of Zoology, 6, 80-85.
- Gosling, L. 1986. The evolution of mating strategies in male antelopes. Ecological aspects of social evolution, 244-281.
- Gray, D. R. 1987. *The Muskoxen of Polar Bear Pass.* : Markham, Ont.: Fitzhenry & Whiteside.
- Gray, G. G. & Simpson, C. D. 1980. *Ammotragus lervia*. Mammalian Species, 1-7.
- Green, M. J. 1987. Ecological separation in Himalayan ungulates. Journal of zoology, 1, 693-719.
- Grignolio, S., Rossi, I., Bassano, B. & Apollonio, M. 2007. Predation risk as a factor

- affecting sexual segregation in Alpine ibex. *Journal of mammalogy*, 88, 1488-1497.
- Gross, J., Kneeland, M., Reed, D. & Reich, R. 2002. GIS-based habitat models for mountain goats. *Journal of mammalogy*, 83, 218-228.
- Grubb, P. 2005. Artiodactyla. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. : Bucknell University, 637-722.
- Habibi, K. 1997. Group dynamics of the Nubian ibex (*Capra ibex nubiana*) in the Tuwayiq Canyons, Saudi Arabia. *Journal of zoology*, 241, 791-801.
- Hamel, S. & Côté, S. 2007. Habitat use patterns in relation to escape terrain: are alpine ungulate females trading off better foraging sites for safety? *Canadian journal of zoology*, 85, 933-943.
- Hand, J. L. 1986. Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. *The Quarterly review of biology*, 61, 201-220.
- Hardenberg, A., Bassano, B., Peracino, A. & Lovari, S. 2000. Male alpine chamois occupy territories at hotspots before the mating season. *Ethology*, 106, 617-630.
- Harvey, P. H. & Pagel, M. D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. : Oxford university press.
- Hass, C. C. 1991. Social status in female bighorn sheep (*Ovis canadensis*): expression, development and reproductive correlates. *Journal of zoology*, 225, 509-523.
- Heard, D. C. 1992. The effect of wolf predation and snow cover on musk-ox group size. *The American Naturalist*, 139, 190-204.
- Hebblewhite, M. & Pletscher, D. H. 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. *Canadian journal of zoology*, 80, 800-809.
- Hendrichs H, Hendrichs U. 1971. Dikdik and Elefanten. Munich, Piper Verlag.
- Hernández, L. & Laundré, J. W. 2005. Foraging in the 'landscape of fear' and its

- implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology*, 11, 215-220.
- Hirotsani, A. 1990. Social organization of reindeer (*Rangifer tarandus*), with special reference to relationships among females. *Canadian journal of zoology*, 68, 743-749.
- Hirth, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildlife Monographs*, 53, 3-55.
- Hochman, V. & P Kotler, B. 2006. Effects of food quality, diet preference and water on patch use by Nubian ibex. *Oikos*, 112, 547-554.
- Hogg, J. T. 1984. Mating in bighorn sheep: multiple creative male strategies. *Science* (New York, N.Y.), 225, 526-529.
- Ilyas, O. & Khan, J. 2003. Food habits of barking deer (*Muntiacus muntjak*) and goral (*Naemorhedus goral*) in Binsar Wildlife Sanctuary, India. *Mammalia*, 67, 521-532.
- Ilyas, O. and Khan, L. 2006. Habitat use by two sympatric species, *Muntiacus muntjak* muntjak and *Naemorhedus goral* bedfordi in Binsar Wildlife Sanctuary, India. *International Journal of Ecology and Environmental Science*. 32: 277-286.
- Ingold, P. & Marbacher, H. 1991. Dominance relationships and competition for resources among chamois *Rupicapra rupicapra rupicapra* in female social groups. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 56, 88-93.
- Inman, A. J. & Krebs, J. 1987. Predation and group living, *Trends in ecology and evolution*, 2, 31-32.
- Ishida, K., Igarashi, Y., Sawada, H. & Sakai, H. 2003. An aerial survey of large mammals in Chichibu mountains, central Japan. *Bulletin-Tokyou University Forest*, 65-70.
- Isvaran, K. 2007. Intraspecific variation in group size in the blackbuck antelope: the roles of habitat structure and forage at different spatial scales. *Oecologia*, 154, 435-

- Ito, T. Y. & Takatsuki, S. 2009. Home range, habitat selection, and food habits of the sika deer using the short-grass community on Kinkazan Island, northern Japan. In: *Sika Deer* (Ed. By McClough, Takatsuki, and Kaji), Springer, 159-170.
- Jackson, W. M. 1988. Can individual differences in history of dominance explain the development of linear dominance hierarchies? *Ethology*, 79, 71-77.
- Jarman, M. V. 1979. *Impala Social Behaviour: Territory, Hierarchy, Mating, and the use of Space*. : Parey.
- Jarman, P. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48, 215-267.
- Jass, C. N. & Mead, J. I. 2004. *Capricornis crispus*. Mammalian species, 750, 1-10.
- Johnsingh, A., N. Manjrekar, G.B. Schaller, and M. Ramaswamy. 2009. Mammals of South Asia, Volume 2. Universities Press India. 720pp.
- Kaufmann, J. H. 1974. The ecology and evolution of social organization in the kangaroo family (Macropodidae). *American Zoologist*, 14, 51-62.
- Kishimoto, R. 2003. Social monogamy and social polygyny in a solitary ungulate, the Japanese serow (*Capricornis crispus*). Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 147-158.
- Kishimoto, R. 1988. Age and sex determination of the Japanese serow *Capricornis crispus* in the field study. *Journal of the Mammalogical Society of Japan*, 13, 51-58.
- Kishimoto, R. 1989a. Social organization of a solitary ungulate, Japanese serow *Capricornis crispus*. Ph. D. thesis, Osaka City University.
- Kishimoto, R. & Kawamichi, T. 1996. Territoriality and monogamous pairs in a solitary

- ungulate, the Japanese serow, *Capricornis crispus*. *Animal Behaviour*, 52, 673-682.
- Kita, I., Sugimura, M., Suzuki, Y., Tiba, T. & Miura, S. 1987. Reproduction of female japanese serow based on the morphology of ovaries and fetuses. In: *The Biology and Management of Capricornis and Related Mountain Antelopes*. : Springer, 321-331.
- Kleiman, D. G. 1977. Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology*, 52, 39-69.
- Kobayashi, K. & Takatsuki, S. 2012. A comparison of food habits of two sympatric ruminants of Mt. Yatsugatake, central Japan: sika deer and Japanese serow. *Acta Theriologica*, 57, 343-349.
- Komers, P. E. & Brotherton, P. N. 1997. Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. *Proceedings Biological sciences*, 264, 1261-1270.
- LaGory, K. E. 1987. The influence of habitat and group characteristics on the alarm and flight response of white-tailed deer. *Animal Behaviour*, 35, 20-25.
- Langbein, J. 1999. Intraspecific variation in ungulate mating strategies: the case of the flexible fallow deer. *Advances in the Study of Behavior*, 28, 333.
- Langbein, J. & Thirgood, S. J. 1989. Variation in mating systems of fallow deer (*Dama dama*) in relation to ecology. *Ethology*, 83, 195-214.
- Laundré, J. W. 1994. Resource overlap between mountain goats and bighorn sheep. *The Great Basin Naturalist*. 54, 114-121.
- Leslie Jr, D. M. & Schaller, G. B. 2008. *Pantholops hodgsonii* (Artiodactyla: Bovidae). *Mammalian Species*, 817, 1-13.
- Leuthold, W. 1977. *African Ungulates: A Comparative Review of their Ethology and Behavioral Ecology*. : Springer Verlag.
- Li, X., Buzzard, P. & Jiang, X. 2014. Habitat associations of four ungulates in mountain forests of southwest China, based on camera trapping and dung counts data.

- Population Ecology, 56, 251-256.
- Lingle, S. 2001. Anti - Predator Strategies and Grouping Patterns in White - Tailed Deer and Mule Deer. *Ethology*, 107, 295-314.
- Lipetz, V. E. & Bekoff, M. 1982. Group size and vigilance in pronghorns. *Ethology*, 58, 203-216.
- Locati, M. & Lovari, S. 1991. Clues for dominance in female chamois: age, weight, or horn size? *Aggressive Behavior*, 17, 11-15.
- Loison, A., Darmon, G., Cassar, S., Jullien, J. & Maillard, D. 2008. Age- and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring. *Canadian journal of zoology*, 86, 588-593.
- Loison, A., Jullien, J. & Menaut, P. 1999. Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of mammalogy*, 80, 620-632.
- Lott, D. F. 1991. *Intraspecific Variation in the Social Systems of Wild Vertebrates*. : Cambridge University Press.
- Lovari, S., Pellizzi, B., Boesi, R. & Fusani, L. 2009. Mating dominance amongst male Himalayan tahr: blonds do better. *Behavioural processes*, 81, 20-25.
- Lovari, S. & Ale, S. B. 2001. Are there multiple mating strategies in blue sheep? *Behavioural processes*, 53, 131-135.
- Lovari, S. & Apollonio, M. 1994. On the rutting behaviour of the Himalayan goral, *Nemorhaedus goral* (Hardwicke, 1825). *Journal of Ethology*, 12, 25-34.
- Lovari, S. & Apollonio, M. 1993. Notes on the ecology of gorals in two areas of Southern Asia. *Rev. Eco.*, 48, 365-374.
- Lovari, S. & Cosentino, R. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Italian Journal of Zoology*, 53, 73-78.

- Lovari, S. & Rosto, G. 1985. Feeding rate and social stress of female chamois foraging in groups. *The biology and management of mountain ungulates*. Croom Helm, London, 102-105.
- Lovari, S. 1985. *Biology and management of mountain ungulates*. Croom Helm, London.
- Lue, K. Y. 1987. A preliminary study on the ecology of formosan serow *capricornis crispus swinhoei*. In: *The Biology and Management of Capricornis and Related Mountain Antelopes*. : Springer, 125-133.
- Luttbeg, B. & Trussell, G. C. 2013. How the informational environment shapes how prey estimate predation risk and the resulting indirect effects of predators. *The American Naturalist*, 181, 182-194.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100, 603-609.
- Maher, C. R. 1994. Pronghorn male spatial organization: population differences in degree of nonterritoriality. *Canadian journal of zoology*, 72, 455-464.
- Maher, C. R. & Lott, D. F. 2000. A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *The American Midland Naturalist*, 143, 1-29.
- Maher, C. 2000. Quantitative variation in ecological and hormonal variables correlates with spatial organization of pronghorn (*Antilocapra americana*) males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47, 327-338.
- Mainguy, J., Côté, S. D., Cardinal, E. & Houle, M. 2008. Mating tactics and mate choice in relation to age and social rank in male mountain goats. *Journal of mammalogy*, 89, 626-635.
- Manly, B., McDonald, L., Thomas, D., McDonald, T. L. & Erickson, W. P. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. : Springer

Verlag.

- Mao, J. S., Boyce, M. S., Smith, D. W., Singer, F. J., Vales, D. J., Vore, J. M. & Merrill, E. H. 2005. Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management*, 69, 1691-1707.
- Massé, A. & Côté, S. D. 2009. Habitat selection of a large herbivore at high density and without predation: trade-off between forage and cover? *Journal of mammalogy*, 90, 961-970.
- Massolo, A., Spalton, J., Tear, T., Lawrence, M., Said al Harsusi, L. & Lovari, S. 2008. Dynamic social system in Nubian ibex: can a second mating season develop in response to arid climate? *Journal of zoology*, 274, 216-225.
- McCullough, D.R. 1974. Status of larger mammals in Taiwan. *Tourism Breau, Taiwan*, 1-36.
- McCloughlin, P. D., Ferguson, S. H. & Messier, F. 2000. Intraspecific variation in home range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations. *Evolutionary Ecology*, 14, 39-60.
- Mead, J. I. 1989. *Nemorhaedus goral*. *Mammalian Species*, 335, 1-5.
- Mishra, C. & Johnsingh, A. 1996. On habitat selection by the goral *Nemorhaedus goral bedfordi* (Bovidae, Artiodactyla). *Journal of zoology*, 240, 573-580.
- Molvar, E. M. & Bowyer, R. T. 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. *Journal of mammalogy*, 75, 621-630.
- Mysterud, A., Larsen, P. K., Ims, R. A. & Østbye, E. 1999. Habitat selection by roe deer and sheep: does habitat ranking reflect resource availability? *Canadian journal of zoology*, 77, 776-783.
- Namgail, T., Fox, J. L. & Bhatnagar, Y. V. 2004. Habitat segregation between sympatric

- Tibetan argali *Ovis ammon hodgsoni* and blue sheep *Pseudois nayaur* in the Indian Trans - Himalaya. *Journal of zoology*, 262, 57-63.
- Neas, J. F. & Hoffmann, R. S. 1987. *Budorcas taxicolor*. *Mammalian Species*, , 1-7.
- Nievergelt, B. 1981. *Ibexes in an African Environment: Ecology and Social Systems of the Walia Ibex in the Simen Mountains, Ethiopia*. : Springer Verlag.
- Nowicki, P. & Koganezawa, M. 2001. Densities and habitat selection of the Sika deer and the Japanese serow in Nikko National Park, central Japan, as revealed by aerial censuses and GIS analysis. *Biosphere conservation: for nature, wildlife, and humans*, 3, 71-87.
- Ochiai, K. 1993. Dynamics of population density and social interrelation in the Japanese serow, *Capricornis crispus*. Ph. D. thesis, Kyusyu University, Fukuoka.
- Ochiai, K. 2009. Method for estimation of winter browse availability for the Japanese serow from stem diameter-forage weight relationships. *Natural History Research*, 10, 49-55.
- Ochiai, K. 1999. Diet of the Japanese serow (*Capricornis crispus*) on the Shimokita Peninsula, northern Japan, in reference to variations with a 16-year interval. *Mammal Study*, 24, 91-102.
- Ochiai K (2015) *Capricornis crispus* (Temminck, 1836). In: Ohdachi SD et al (eds) *The wild mammals of Japan second edition*. Shoukadoh Book Sellers and the Mammalogical Society of, Japan, Kyoto, 314–317.
- Ochiai, K. & Susaki, K. 2002. Effects of territoriality on population density in the Japanese serow (*Capricornis crispus*). *Journal of mammalogy*, 83, 964-972.
- Ochiai, K., Susaki, K., Mochizuki, T., Okasaka, Y. & Yamada, Y. 2010. Relationships among habitat quality, home range size, reproductive performance and population

- density: comparison of three populations of the Japanese serow (*Capricornis crispus*). Mammal study, 35, 265-276.
- Oli, M. K. & Rogers, M. E. 1996. Seasonal pattern in group size and population composition of blue sheep in Manang, Nepal. The Journal of wildlife management, 60, 797-801.
- Owen-Smith, N. 1990. Demography of a large herbivore, the greater kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall. The Journal of Animal Ecology, 59, 893-913.
- Owen-Smith, N. & Novellie, P. 1982. What should a clever ungulate eat? The American Naturalist, 119, 151-178.
- Parrini, F., Cain III, J. W. & Krausman, P. R. 2009. *Capra ibex* (Artiodactyla: Bovidae). Mammalian Species, 830, 1-12.
- Paudel, P. K., Hais, M. & Kindlmann, P. 2015. Habitat suitability models of mountain ungulates: identifying potential areas for conservation. Zoological Studies, 54, 37-53.
- Pendharkar, A. P. & Goyal, S. P. 1995. Group size and composition of the gray goral in Simbalbara Sanctuary and Darpur Reserved Forest, India. Journal of mammalogy, 76, 906-911.
- Pépin, D. & Gerard, J. 2008. Group dynamics and local population density dependence of group size in the Pyrenean chamois, *Rupicapra pyrenaica*. Animal Behaviour, 75, 361-369.
- Peréz-Barberia, F. J., Oliván, M., Osoro, K. & Nores, C. 1997. Sex, seasonal and spatial differences in the diet of Cantabrian chamois *Rupicapra pyrenaica parva*. Acta Theriologica, 42, 37-46.
- Phelan, J. P. & Baker, R. H. 1992. Optimal foraging in *Peromyscus polionotus*: the influence of item-size and predation risk. Behaviour, 121, 95-109.

- Pipia, A., Ciuti, S., Grignolio, S., Luchetti, S., Madau, R. & Apollonio, M. 2009. Effect of predation risk on grouping pattern and whistling behaviour in a wild mouflon *Ovis aries* population. *Acta Theriologica*, 54, 77-86.
- Pulliam, H. R. & Caraco, T. 1984. Living in groups: is there an optimal group size. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 2, 122-147.
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R. & Charnov, E. L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly review of biology*, 52, 137-154.
- Reason, R. C. & Laird, E. W. 1988. Determinants of dominance in captive female addax (*Addax nasomaculatus*). *Journal of mammalogy*, 69, 375-377.
- Reby, D., Cargnelutti, B. & Hewison, A. 1999. Contexts and possible functions of barking in roe deer. *Animal Behaviour*, 57, 1121-1128.
- Rettie, W. J. & Messier, F. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23, 466-478.
- Rideout, C. B. 1974. A radio telemetry study of the ecology and behavior of the mountain goat in western Montana. Ph.D Dissertation, University of Kansas, Lawrence.
- Romeo, G., Lovari, S. & Festa-Bianchet, M. 1997. Group leaving in Mountain goats: are young males ousted by adult females? *Behavioural processes*, 40, 243-246.
- Rosenzweig, M. L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*, 62, 327-335.
- Rowell, T. E. 1974. The concept of social dominance. *Behavioral biology*, 11, 131-154.
- Rubenstein, D. I. & Wrangham, R. W. 1986. Socioecology: origins and trends. *Ecological aspects of social evolution*, 3-17.
- Rutberg, A. T. 1986. Dominance and its fitness consequences in American bison cows. *Behaviour*, 96, 62-91.
- Rutberg, A. T. 1983. Factors influencing dominance status in American bison cows

- (*Bison bison*). *Ethology*, 63, 206-212.
- Sakurai, M. 1981. Socio-ecological study of the Japanese serow, *Capricornis crispus* (Temminck)(Mammalia: Bovidae) with reference to the flexibility of its social structure. *Ecol.Physiol.Jpn.*, 18, 163-212.
- San José, C., Lovari, S. & Ferrari, N. 1997. Grouping in roe deer: an effect of habitat openness or cover distribution? *Acta Theriologica*, 42, 235-239.
- Santiapillai, C. & Ramono, W. 1994. The serow (*Capricornis sumatraensis*): its status, distribution and conservation in Sumatra. *Tigerpaper (FAO)*, 3, 15-19.
- Schaller, G. B. 1977. *Mountain Monarchs. Wild Sheep and Goats of the Himalaya*. : University of Chicago Press.
- Schaller, G. B. 1998. *Wildlife of the Tibetan Steppe*. : University of Chicago Press.
- Senft, R., Coughenour, M., Bailey, D., Rittenhouse, L., Sala, O. & Swift, D. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience*, 37, 789-799.
- Sharma, K., Rahmani, A. R. & Singh Chundawat, R. 2009. Natural History Observations of the four-horned antelope *Tetracerus quadricornis*. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 106, 72-83.
- Sih, A. 1992. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *The American Naturalist*, 139, 1052-1069.
- Smith, A. T., Y. Xie, R.S. Hoffmann, D. Lunde, J. MacKinnon, D.E. Wilson, W.C. Wozencraft, and Gemma, F. 2008. *A guide to the mammals of China*. Princeton University Press.
- Smith, J. M. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of theoretical biology*, 47, 209-221.
- Smythe, N. 1977. The function of mammalian alarm advertising: social signals of pursuit

- invitation? The American Naturalist, 111, 191-194.
- Song, Y.L., H.S. Gong, Z.G. Zeng, X. Z. Wang, L. Zhu and N.X. Zhao. 2005. Food habits of serow. Chin. J. Zool. 40, 50-56 (in Chinese with English abstract).
- Spalinger, D. E. & Hobbs, N. T. 1992. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. The American Naturalist, 140, 325-348.
- Srivastava, T. & Kumar, A. 2018. Seasonal habitat use in three species of wild ungulates in Sikkim Himalaya. Mammalian Biology, 88, 100-106.
- Stamps, J. 1994. Territorial behavior: testing the assumptions. Advances in the Study of Behavior, 23, 232.
- Stankowich, T. 2008. Tail - Flicking, Tail - Flagging, and Tail Position in Ungulates with Special Reference to Black - Tailed Deer. Ethology, 114, 875-885.
- Stankowich, T. & Coss, R. G. 2007. Effects of risk assessment, predator behavior, and habitat on escape behavior in Columbian black-tailed deer. Behavioral Ecology, 18, 358-367.
- Stankowich, T. & Coss, R. G. 2006. Effects of predator behavior and proximity on risk assessment by Columbian black-tailed deer. Behavioral Ecology, 17, 246-254.
- Stephens, P. W. & Peterson, R. O. 1984. Wolf - avoidance strategies of moose. Ecography, 7, 239-244.
- Stoner, C., Caro, T. & Graham, C. 2003. Ecological and behavioral correlates of coloration in artiodactyls: systematic analyses of conventional hypotheses. Behavioral Ecology, 14, 823-840.
- Sugimura, M., Suzuki, Y., Kita, I., Ide, Y., Koder, S. & Yoshizawa, M. 1983. Prenatal development of Japanese serows, *Capricornis crispus*, and reproduction in females. Journal of mammalogy, 64, 302-304.

- Takada, H., Nakamura, K., Takatsuki, S. & Minami, M. 2018. Freezing behavior of the Japanese serow (*Capricornis crispus*) in relation to habitat and group size. *Mammal Research*, 63, 107-112.
- Teng, L., Liu, Z., SONG, Y. & Zeng, Z. 2004. Forage and bed sites characteristics of Indian muntjac (*Muntiacus muntjak*) in Hainan Island, China. *Ecological Research*, 19, 675-681.
- Terborgh, J. & Janson, C. 1986. The socioecology of primate groups. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 111-136.
- Thompson, K. V. 1993. Aggressive behavior and dominance hierarchies in female sable antelope, *Hippotragus niger*: implications for captive management. *Zoo biology*, 12, 189-202.
- Thouless, C. 1990. Feeding competition between grazing red deer hinds. *Animal Behaviour*, 40, 105-111.
- Thouless, C. & Guinness, F. 1986. Conflict between red deer hinds: the winner always wins. *Animal Behaviour*, 34, 1166-1171.
- Tixier, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yant, A., Gleizes, M. & Lila, M. 1997. Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of zoology*, 242, 229-245.
- Townsend, T. W. & Bailey, E. D. 1981. Effects of age, sex and weight on social rank in penned white-tailed deer. *American Midland Naturalist*, 106, 92-101.
- Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 65, 715-724.
- Valdez, R. & Krausman, P. R. 1999. *Mountain Sheep of North America*. : University of

Arizona Press.

- Van Beest, F. M., Mysterud, A., Loe, L. E. & Milner, J. M. 2010. Forage quantity, quality and depletion as scale - dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 79, 910-922.
- Van Dierendonck, M. C., De Vries, H. & Schilder, M. B. 1994. An analysis of dominance, its behavioural parameters and possible determinants in a herd of Icelandic horses in captivity. *Netherlands Journal of Zoology*, 45, 362-385.
- Voloshina, I. V. & Myslenkov, A. I. 2010. Gis-based range and long-term monitoring of Amur goral in the Russian Far East. *Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos*, 22, 359-374.
- Wallmo, O.C. and Neff, D.J. 1970. Direct observation of tamed deer to measure their consumption of natural forage. Range and wildlife habitat evaluation research symposium. U. S. Department Agriculture/Forest Service Miscellaneous Publication 1147: 105-110.
- Walther, F. R. 1984. *Communication and Expression in Hoofed Mammals*. : Indiana University Press.
- Walther, F. R. 1972. Social grouping in Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke 1827) in the Serengeti National Park. *Ethology*, 31, 348-403.
- Wang, X. & Hoffmann, R. S. 1987. *Pseudois nayaur* and *Pseudois schaeferi*. *Mammalian Species*, 1-6.
- Weinberg, P. J. 2002. *Capra cylindricornis*. *Mammalian Species*, 695, 1-9.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3, 385-397.
- Willisch, C. S. & Neuhaus, P. 2009. Alternative mating tactics and their impact on survival in adult male Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Journal of mammalogy*, 90,

1421-1430.

- Wilmschurst, J. F., Fryxell, J. M., Farm, B. P., Sinclair, A. & Henschel, C. P. 1999. Spatial distribution of Serengeti wildebeest in relation to resources. *Canadian journal of zoology*, 77, 1223-1232.
- Wittenberger, J. F. & Tilson, R. L. 1980. The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 197-232.
- Wood, R. J. 1992. The propagation and maintenance of the Arabian tahr *Hemitragus jayakari* at the Omani Mammal Breeding Centre, Bait al Barakah. *International Zoo Yearbook*, 31, 255-260.
- Wronski, T., Apio, A., Plath, M. & Averbeck, C. 2009. Do ecotypes of bushbuck differ in grouping patterns? *Acta ethologica*, 12, 71-78.
- Wu, H. and J. C. Hu. 2001. A comparison in spring and winter habitat selection of takin, serow and goral in Tangjahe, Sichuan. *Acta Ecol. Sinica* 21, 1627-1633 (in Chinese with English abstract).
- Wu, J.P., J.H. Shan and Z.P. Wang. 2005. Winter food-habitats of goral in Tonghe region of Lesser Xingan Mountains. *Chin. J. Zool.* 40, 40-44 (in Chinese with English abstract).
- Xie, Y. 2006. Primary observations on rutting behavior of the captive red goral. *Zoo biology*, 25, 117-123.
- Yahner, R. H. 1980. Barking in a primitive ungulate, *Muntiacus reevesi*: function and adaptiveness. *American Naturalist*, 116, 157-177.
- Ydenberg, R. C. & Dill, L. M. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*, 16, 229-249.
- Zaumyslova, O. Y. & Bondarchuk, S. 2015. The use of camera traps for monitoring the

- population of long-tailed gorals. *Achievements in the Life Sciences*, 9, 15-21.
- Zeng, Z., Zhong, W., Song, Y., Li, J. & Guo, F. 2002. Group size, composition and stability of golden takin in Shaanxi Foping Nature Reserve, China. *Folia Zoologica*, 51, 289-298.
- Zweifel - Schielly, B., Kreuzer, M., Ewald, K. C. & Suter, W. 2009. Habitat selection by an Alpine ungulate: the significance of forage characteristics varies with scale and season. *Ecography*, 32, 103-113.
- 赤坂猛. 1978. 笠掘のカモシカの社会構造について. 昭和 52 年度文化庁委託研究特別天然記念物カモシカに関する調査研究報告書, 95-116
- 文化庁文化財部記念物課. 2013. 特別天然記念物カモシカとその保護地域の管理について. 文化庁文化財部記念物課. 東京.
- 羽田健三・吉良竜夫・依田恭二・養明美・橋渡勝人. 1979. ニホンカモシカ生息環境調査報告書. 長野営林局, 長野市.
- 羽田健三. 1985. ニホンカモシカの生活. 築地書館, 東京.
- 木内正敏・工藤父母道・吉田正人・加藤正一・宮坂恵・星野真理子・山崎慶太 1978. 朝日連峰朝日川流域におけるニホンカモシカ. 日本自然保護協会調査報告 55:27-93.
- 木内正敏・工藤父母道・吉田正人・宮坂恵・星野真理子・山崎慶太・加藤正一・梅津千恵子. 1979. 朝日連峰・朝日川流域におけるニホンカモシカ（第二報）.（日本自然保護協会、編：特別天然記念物カモシカに関する調査報告書Ⅱ）19-72. 日本自然保護協会, 東京.
- 清田雅史, 岡村寛, 米崎史郎 & 平松一彦. 2005. 資源選択性の統計解析—II. 各種解析法の紹介. *哺乳類科学*, 45, 1-24.
- 三浦慎吾. 1998. 哺乳類の生物学 4 社会. 東京大学出版. 東京.
- 中川尚史. 1994. サルの食卓. 採食生態学入門, 平凡社, 東京.

- 中西安男. 1998. 四国産ニホンカモシカの生態と課題. くろしお, 13, 35-40.
- 中西安男. 1995. カモシカに会った日ーニホンカモシカの観察・高知県山中の記録ー. 高知新聞社. 高知市.
- 名和明. 1991. 鈴鹿山地霊仙山におけるニホンカモシカの生態. (滋賀県自然誌, 総合学術調査研究報告), 1459-1472. 滋賀県自然保護財団, 彦根市.
- 名和明. 2009. 森の賢者カモシカー鈴鹿山地の定点観察記録ー. サンライズ出版. 彦根市.
- 落合啓二. 1992. カモシカの生活誌. どうぶつ社, 東京, .
- 落合啓二. 1983. 脇野沢村九艘泊におけるニホンカモシカのつがい関係と母子関係. 哺乳動物学雑誌: The Journal of the Mammalogical Society of Japan, 9, 192-203.
- 落合啓二. 2016. ニホンカモシカー行動と生態ー. 東京大学出版. 東京. 276pp.
- 小野勇一・土肥昭夫. 1984. 祖母山系のニホンカモシカの生態. 大分県文化財調査報告. 大分県教育委員会.
- 桜井道夫. 1976. 積雪期におけるニホンカモシカの活動と行動. 生理生態, 17, 33-41.
- 桜井道夫. 1981. ニホンカモシカの個体数変動と社会構造. 北方林業, 33, 175-179.
- 高田隼人, 矢野莉沙子, 勝又あゆみ, 渡部 晴子. 浅間山高山帯におけるニホンカモシカの基礎生態学的研究ーニホンジカの高山帯進出に着目してー. 自然保護助成基金成果報告書. Vol 26.
- 高槻成紀. 2010. 野生動物生息地の植物量的評価のためのバイオマス指数について. 麻布大学雑誌, 19, 1-4.
- 矢野莉沙子. 2016. 異なる環境に生息するニホンカモシカの食性ー浅間山の高標高の草原と中標高の森林の比較ー. 麻布大学卒業論文. 麻布大学, 神奈川.
- 安田雅俊, 栗原智昭, 緒方俊輔. 2012. 宮崎県北部におけるカモシカの生息記録の分布の特徴. 哺乳類科学, 52, 41-45.

本論文の一部は以下に公表した。

Takada, H., Nakamura, K., Takatsuki, S. & Minami, M. 2018. Freezing behavior of the Japanese serow (*Capricornis crispus*) in relation to habitat and group size. *Mammal Research*, 63, 107-112.

This is a post-peer-review, pre-copyedit version of an article published in *Mammal Research*. The final authenticated version is available online at: <http://dx.doi.org/10.1007/s13364-017-0338-9>

Abstract

The Japanese serow (*Capricornis crispus*) is typical forest dwelling ungulate and predominantly inhabit deciduous broad-leaved forest of Japan Archipelago. Its behavioral traits are thought to be adapted to forest environments, especially in terms of their diet and social organization. Although some populations of the Japanese serow inhabit alpine or subalpine open cliffy habitat including meadow, its behavioral traits in these habitats is largely unknown. Moreover, anti-predator behavior and habitat selection of the Japanese serow is also largely unknown. Therefore, further ecological research is required. The Japanese serow which maintains primitive traits is important materials to consider evolution of Caprinae. Starting from the premise that the first caprids were small forest dwellers, not unlike serows, caprids evolution seen as an adaptive radiation into open environment such as alpine habitat. It is thought that gregarious habitst was evolved from solitude habits, along with it adaptive radiation. Therefore, to compare the ecology of the Japanese serow in the forest habitat and the alpine meadow habitat and to elucidate the variation of their ecology helps to infer the process of social evolution of the caprids. In this paper, in order to evaluate the relationship between habitat features and foraging ecology, anti-predator behavior, habitat selection, and social organization, I have examined behavior of the Japanese serow in different two populations, which lives in closed forest habitat (termed Asamasanso) and in alpine meadow habitat (termed Kazankan), over 6 years in the Mt. Asama area, central Japan.

1. Foraging ecology

The diet of the Japanese serow was analyzed quantitatively in two populations, Asamasanso consisted closed forest habitat and Kazankan consisted of alpine meadow,

by direct observation of feeding behavior during two periods, 2012-2014 at Asamasanso and 2016-2017 at Kazankan. Analyses of 5868 bites at Asamasanso indicated that serows fed mainly on leaves and twigs of deciduous broad-leaved trees, which formed 71.9% of the diet throughout the year, followed by ferns (14.5%) and forbs (12.8%). Graminoids were rarely fed by serows throughout the year (0.8%). Serows selected deciduous broad-leaved trees (in spring to autumn) and forbs (in spring) and avoided graminoids (in all season) as a food plants. The results suggest that the Japanese serow inhabiting forest is a browser throughout the year. Analyses of 2438 bouts at Kazankan indicated that diets of serows were drastically changed according to seasons. Serows fed mainly on grasses in spring (71.6%), on forbs in summer (88.2%) and autumn (71.2%), and on various food plants such as dwarf bamboo, coniferous trees, and deciduous broad leaved trees in winter. The results suggest that serows in alpine meadow are generalist herbivores and seem to eat what is available. Its food habit is quite different from serows inhabiting forest habitat, is rather similar to food habits of other caprids inhabiting alpine zone.

2. Anti-predator behavior

We have examined the response to human observers of the Japanese serow in relation to visibility, terrain type, and group size based on direct observations conducted during 2012-2014 at Asamasanso. From a total of 221 sightings, freezing behavior was observed more frequently in the closed habitat (14.3% of 196 sightings) and during the growing season (22.8% of 92 sightings) than in the open habitat (0% of 25 sightings) and during the non-growing season (5.2% of 129 sightings). Freezing behavior was also frequently observed in solitary animals (15.2% of 184 sightings) than in groups (0% of 37 sightings). These results suggest that the function of this freezing behavior is concealment from

predators. Japanese serows fled more frequently in the open habitat (72%), during the non-growing season (58.7%), and flat terrain (89.7%) than in the closed habitat (18%), during the growing season (41.3%), and steep terrain (44.2%). These results suggest that Japanese serow adopt cryptic anti-predator strategy to avoid detection by predators in the dense forest habitat and that the Japanese serow are adept at evading predation in steep terrain, and that steep slopes are also used to escape danger. Their anti-predator behavior changes according to surrounding environments such as visibility and terrain.

3. Habitat selection

We have examined the habitat selection four VHF-marked serows at within home range-scale in relation to terrain, visibility, plant biomass, and foraging efficiency during 2012-2014 at Asamasanso. Serows avoided for habitat with flat terrain and with good visibility and selected steep terrain and specific plant communities. Serows select for plant communities with abundant deciduous broad-leaved trees which is main food plants of serows and with high foraging efficiency. The results suggest that serows avoid for habitat with more high risk of predation and select for habitat with more safety and high benefit from foraging. Even plant communities with abundant foods, flat terrain was not selected by serows. Thus, most important factor of habitat selections of the Japanese serow within home range-scale is thought to predator avoidance rather than food requirements.

4. Social organization

In order to elucidate the variations in social organization of the Japanese serow, I examined social organization tow populations inhabiting in different environments, closed forest habitat (Asamasanso) and alpine meadow habitat (Kazankan), by direct observation of social behavior of serows during two periods, 2011-2015 at Asamasanso

(for 235days) and 2014-2017 at Kazankan (for 252days). Moreover, in order to elucidate Ecological influences on social organization, I examined causes of variability in social behavior in the Japanese serow by comparison among populations and within populations.

1) Social organization of closed forest habitat, Asamasanso

Serows were usually solitary, but two to three animals temporally formed group. Groups were mostly of mother-kid units, or of male-female pairs. Adult of both sexes maintain stable home ranges (88.1ha for males and 44.8ha for females) throughout the year. Home ranges between adult males were overlapped except for core areas (CP50%), and tolerant or affinitive interactions were observed between adult males at home range overlapped areas. Thus, it is thought that adult males did not defend their whole of home ranges as a territory. Although home ranges between adult females were spacing, only tolerant or affinitive interactions were observed between adult females. Home range core area of one males coincided with home range of one female, and courtship behavior and mating behavior were observed only at these male-female pairs. The probability that males and females stay together was very high (75%) during rutting season. These results suggest that males mating tactics is a “following” strategy rather than territory, and mating system is female defense monogamy.

2) Social organization of alpine meadow habitat, Kazankan

Serows were usually solitary, but two to four animals temporally formed group. Groups were mostly of mother-kid units, of male-female pairs, or of female-female pairs. Adult of both sexes maintain stable home ranges (8.1ha for males and 7.4ha for females) throughout the year. Home ranges between adult males were spacing, and warning interactions were observed between adult males at periphery of home ranges. Thus, it is

thought that males defended their whole of home ranges as a territory. On the other hands, home ranges between adult females were largely overlapped, and tolerant or affinitive interactions were frequently observed between adult females. Home range overlaps between females were observed between two to three specific individuals, and their interactions were more tolerant than other females. Thus, it is thought that females organized social units between specific individuals. Observing the agonistic interactions between females indicated that adult females were organized in a stable linear hierarchy within and among social units. Home range of one males coincided with home range of one to five females, and courtship behavior and mating behavior were frequently observed among these male-female. A mean of 75% of territorial males in each year were polygynous by covering two to five female ranges. These results suggest that male mating tactics is a "territorial" strategy, and mating system is resource defense polygyny.

3) Comparison among populations

I used data for two populations of present study (Asamasanso and Kazankan) and for four populations inhabiting forest habitat of previous studies (Nibetsu, Shimokita, Asahi, and Kamikochi) to compare about social organization and habitat characteristics, such as winter forage availability and population density, among populations. For four populations inhabiting forest habitat (Asamasanso, Shimokita, Asahi, and Kamikochi), female serows had smaller ranges and population density was high where winter forage availability was relatively abundant. Male territorial and courtship behavior differed among four populations (Asamasanso, Kazankan, Nibetsu, and Shimokita) and was related to female home range size. Interactions between males were most agonistic and male ranges were spacing where females had small home ranges, and males defended a female rather than a territory where females had large home ranges. The rate of

polygynous males differed among four populations (Asamasanso, Kazankan, Nibetsu, and Shimokita) and was related to female dispersion. The rate of polygynous males was high where females had small home ranges and overlap rate between female ranges was high. These results suggest that variation in social organization among the Japanese serow populations reflects female responses to the availability of food resources and male responses to the variable distribution and ranging behavior of females.

4) Comparison within populations at Kazanaka

Relationships between grassland and female dispersion and male mating success were investigated for population at Kazanaka. Female range size and overlap rate between female ranges were differed among individuals, and were related grasslands. Home range size of female, which established home range at grasslands, was small and overlap rate between females was high. It indicated that females more concentrated at grasslands rather than forest. Male mating success was differed among individuals, and was related to grassland. Males, which established territory at grassland, covered more female ranges. These results suggested that variation in social organization of the Japanese serow within populations at Kazanaka reflect female responses to the grasslands and male responses to the variable distribution of females. Polygynous mating systems was thought to be facilitated by concentrate distribution of females, and concentrate distribution of females was thought to be facilitated by grasslands which supply abundant foods.

These series of studies show that the Japanese serow has adaptive traits to the forest environment as well as adaptive traits in mountainous environments like other caprids inhabiting open cliffy habitat, and suggests that foraging ecology and social organization of the Japanese serow is more variable than previously believed.