

氏名(本籍)	高田隼人(東京都)
学位の種類	博士(学術)
学位記番号	甲第69号
学位授与年月日	平成30年3月15日
学位授与の要件	学位規則第3条第2項該当
学位論文題名	浅間山におけるニホンカモシカ (<i>Capricornis crispus</i>) の行動生態
論文審査委員	(主査) 南 正 人 (副査) 菊 水 健 史 塚 田 英 晴

論文内容の要旨

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。また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なる森林環境であり、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. 対捕食者戦略

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。フリーズ行動は捕食者からより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世界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 88.1 ha 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一行動および性行動が確認された。また、交尾期の雌雄同一行動率は 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、交尾期の雌雄同一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、オスメスのペアおよびメス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 8.1 ha 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 オス複数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、雌雄同一年齢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略を変異させており、メスの行動圏が大きい場合はメス追随型、メスの行動圏が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。

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、ヤギ亜科において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。

論文審査の結果の要旨

1. 学問的背景

本論文が対象としたニホンカモシカについては、1990年代に下北半島と秋田県仁別で精力的な研究が行われ、ニホンカモシカの生態、社会関係、社会構造、生活史などの基本的な理解が大きく進んだ。下北半島でも仁別でもほぼ同様の結果が得られたこと、それ以降の各地の断片的な研究の多くがこれらの知見とほとんど矛盾しなかったこと、進化的にヤギ亜科の中での原始的な形質を持つことから社会的な可塑性が少ないとみられたことなどから、ニホンカモシカの生態についてはすでに充分にあきらかにされたと考えられてきた。

2. 論文の内容

本論文では、生態学的・行動学的・社会的な観点から、多くのニホンカモシカを野外で個体識別し、それらを直接観察して、さまざまなデータを得ている。さらに、それらの生態や社会構造の基礎となる環境の評価として、ニホンカモシカが食物としている植物の供給量と資源分布をバイオマス調査を行うことでデータ化し、ニホンカモシカの社会関係や社会構造が形成される原因を論じている。

採食生態（2章）については、浅間山での森林環境での観察と亜高山帯風衝草原での観察から、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食性を柔軟に変化させることが初めて示された。対捕食者戦略（3章）については、ニホン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。生息地選択（4章）については、ラジオテレメトリおよび直接観察による調査から、ニホンカモシカは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、ニホン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。社会構造の変異（第5章）については、森林環境と亜高山帯風衝草原で比較を行い、森林環境での配偶システムはメス追随型の一夫一妻性であること、亜高山帯風衝草原での配偶システムはなわばり型の一夫多妻性であることを見いだした。他地域との比較を行い、ニホンカモシカではメスの分布様式に応じてオスは配偶戦術を変化させ、メスの行動圏が大きい場合はメス追随型の戦略をとることが示唆された。浅間山の亜高山帯風衝草原での観察結果から、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。総合考察では、ニホンカモシカは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、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、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という結果を総括し、これらの結果がヤギ亜科において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ていると考察した。また、これらの結果から、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ることを考察した。

本論文で特徴的なことは、博士前期課程で行った森林環境に生息するニホンカモシカの生態が先行研究で考えられていた保守性よりも高い可塑性を持つことをあきらかにした上で、これまでとは非常に異なる急峻な山岳の風衝草原でのニホンカモシカの生態をあきらかにし、従来までの保守的なニホンカモシカ像を大きく転換する社会生態の可塑性を見いだしたことである。さらに、このような急峻な山岳地から深い森林までの多様な環境で生息するニホンカモシカを、資源防衛的単独生活者から集団生活者へのヤギ亜科の進化の過程を推察する事例と考え、ニホンカモシカという1種の生態の解明と可塑性の評価にとどまらず、ヤギ亜科の社会進化の方向性とそれに影響を与える要因を考察してい

ることである。

3. 論文審査

1) テーマの立て方

保守的で可塑性の少ない社会生態を持つとされてきたニホンカモシカについて、社会生態の再検討と統合的な理解を行うことを目的に設定している。未解明の山岳環境での生態をあきらかにすることで、生息環境の違いと社会生態の関係を説明できると考えて、課題設定がされている。これらのテーマは独創的で明確であり、適切であると評価できる。

2) 研究の背景

ニホンカモシカの先行研究を十分に理解し、それらの知見と課題を整理し、先行研究の不十分点を明確にして、調査地の選定や調査方法の選定に役立てている。

3) 研究の方法

行動観察の基本となる個体識別、直接観察やテレメトリー調査などの野外調査を十分に積み重ねると共に、採食資源量など社会構造を決めるとされる要因についても十分に調査を行い、観察結果の記載にとどまらず、それに影響を与える要因についても十分に検討しうるデータを得る調査を行っている。

4) 研究の結果

長時間の野外観察によって多くのデータを得ている。得られたデータを GIS やモデル解析などの新しい解析方法を駆使し、それらの傾向と関係性を的確な図表を用いながら示すことができています。

5) 考察と結論

ニホンカモシカの先行研究と自らが得た2つの生息環境で得られた先行研究とは異なる結果を合わせて様々な観点から比較し、ニホンカモシカの世界生態の新しい像を示している。さらに、これらの比較検討から、ヤギ亜科全体の社会進化についての考察を加えている。これらはニホンカモシカ一種の生態の解明にとどまらず、より高いレベルの生物学的な法則性の解明に寄与する考察となっており、学位論文として評価できる。

6) 参考文献

ニホンカモシカの先行研究にとどまらず、ヤギ亜科全体の社会生態に関する文献を網羅的に読みこなしている。本研究は、採食生態から対捕食者戦略、土地利用から社会関係という非常に広い分野に及ぶが、それについても的確に参考文献を読み解いて考察に活かしている。

4. 審査結果

本研究の成果は、ニホンカモシカの全く新しい像を提示したことにとどまらず、それらを生み出す生態的条件との関係性をあきらかにし、さらにヤギ亜科の社会進化についての一推察を提示したと考えられ、博士（学術）の学位にふさわしい業績であると評価できる。