

奈良公園におけるニホンジカオスの体サイズクラスの違いが繁殖行動の発現頻度と季節性に及ぼす影響

西村 海¹, 辻野 亮^{1*}

¹奈良教育大学自然環境教育センター

Effects of body size class of male sika deer on the frequency and seasonality of mating behaviour in Nara Park, Japan

Kai Nishimura¹, Riyou Tsujino^{1*}

¹Center for Natural Environment Education, Nara University of Education

要旨: ニホンジカ *Cervus nippon* について、体サイズクラスの違いがオスの繁殖行動の発現頻度や季節性に影響を与えているかを明らかにするために、奈良公園において1歳オスから成熟オスまでの追跡個体と10 m 近傍にいたオスジカについて体サイズクラスと角の切除の有無、行動を瞬間サンプリング法で調査した。一般化線形モデルによると、体サイズクラスが繁殖行動の発現頻度に影響を与えており、交尾期(9月~12月)における繁殖行動の割合は成熟オス(26.7%)、亜成熟オス(14.6%)、若オス(4.9%)、1歳オス(2.3%)の順に高かった。また、非交尾期(1月~8月)と比べると交尾期には主に休息時間を短縮することで繁殖行動の時間を増加させていた。さらに、成熟オスは9月から10月、亜成熟オスでは11月から12月に繁殖行動のピークがあり、繁殖行動の季節性がオスの体サイズによって異なっていた。一方、角が切除されたオスは角が切除されていないオスよりも繁殖行動の発現頻度が高く、角が無いからといって成熟・亜成熟オスの角突き行動がなくなるわけではないと考えられた。

西村 海, 辻野 亮 (2020) 奈良公園におけるニホンジカオスの体サイズクラスの違いが繁殖行動の発現頻度と季節性に及ぼす影響. 奈良教育大学自然環境教育センター紀要, (21): 8-18.

キーワード: 交尾期、体サイズクラス、角切、ニホンジカ、繁殖行動

Abstract: In order to clarify whether differences in body size class affect the frequency and seasonality of male reproductive behaviour of sika deer *Cervus nippon*, the body size class, the presence or absence of antler excision, and the behaviour of the tracking animals from 1-year-old males to mature males and male deer near 10 m were investigated by the point sampling method in Nara Park, central Japan. The result of the generalised linear model analysis showed that body size class, the presence or absence of antler excision, and seasonality had effects on

* 〒 630-8528 奈良市高畑町

Center for Natural Environment Education, Nara University of Education, Takabatake-cho Nara, 630-8528 Japan

Email: tsujino@nara-edu.ac.jp 2020年1月20日受付、2020年3月3日受理

the ratio of time spent for mating behaviour. The ratios of time spent for mating behaviour during mating period (September to December) were higher for the larger body size classes, i.e., 26.7% for full adult male, 14.6% for sub-adult male, 4.9% for young male and 2.3% for yearling male. In comparison with non-mating season (January to August), deer decreased time for resting mainly in order to increase time for mating behaviour. The ratio of time spent for mating behaviour for full adult male was high from September to October, and that for sub-adult male was from November to December, and the seasonality of reproductive behaviour varied depending on the male body size. Those for young and yearling males remained low in all months. Although the factor of the presence or absence of antler excision was selected in the best model, there was less effect on mating activity.

Nishimura K, Tsujino R (2020) Effects of body size class of male sika deer on the frequency and seasonality of mating behaviour in Nara Park, Japan. Bulletin of Center for Natural Environment Education, Nara University of Education, (21): 8-18.

Keywords: antler excision; mating behaviour; mating period; sika deer; body size class

はじめに

ニホンジカ *Cervus nippon* のオスは9月下旬に入ると、メスジカへの追従といった性的な行動が活発化し(三浦1978)、主に10月から11月にかけて交尾行動が起こる(Miura 1984a)。ニホンジカの繁殖行動には、直接交尾を持ちかけるマウント以外にも、発声やメスの外陰部の匂いかぎ、囲い込み等がある(宝川・川道 1977)。一方メスジカをめぐってオスジカ同士も、示威などの優位性を示す行動や角による衝突などの接触行動、走り去るなどの逃避的行動を相互に行う(Miura 1984b)。

たとえばダマシカ *Dama dama* では多くの要因が繁殖成功度に影響をもたらすが、中でも体サイズは最も重要な要因の一つである(McElligott et al. 2001)。ニホンジカでは交尾期のオスジカは、行動圏と行動特性から縄張りオスと非縄張りオス、劣位オスという3つの社会的地位に分けられ、この順に平均体重は重い(Miura 1984b; Minami et al. 2009)。また、体重は年齢と共に重くなる(高槻 2006)。オスジカは1歳で造精機能があり性成熟しているが(鈴木 1994)、体長は1歳以降も大きくなるため、オス間の闘争に関して体格的に有利である体サイズの大きいオスジカほど繁殖行動の頻度が高いと予想され、オスの体サイズは繁殖成功を知るためのよい指標になると考えられる(McElligott et al. 2001)。実際、宮城県の金華山島では、オスジカ個体数の19.4%を占める縄張りオスが交尾行動全体の67.2%を占めており(Minami et al. 2009)、奈良公園では、縄張りオスが交尾行動の76.2%を占めていた(Miura 1984b)。

Miura (1984a) や三浦 (1980b) は、オスジカの体サイズクラスを年齢で分けており、adult male (4歳以上)、juvenile male (2-3歳)、yearling male (1歳) として、繁殖行動の出現頻度の季節変化を示している。一方、Koga and Ono (1994) では、adult male、elder subadult male、younger subadult male、yearling male として角の形や体サイズで定義されているが詳しい記述はない。Minami et al. (2009) は、オスジカが縄張りを形成する年齢は5-6歳以上であるとしており、繁殖行動を検討する際には4歳以上を1つのカテゴリで検討するのは妥当でない。そのため、これまで知られていた繁殖に関わる季節変化も5-6歳以上のオスジカと4-5歳のオスジカでは異なる可能性がある。

奈良公園内のニホンジカはよく馴致されていて目視で行動を確認できる距離まで近づくことが容易であり(Torii and Tatsuzawa 2009)、高密度で生息しているために個体間関係に関する調査を行いやすい。そのため奈良公園では、ニホンジカの年間を通した行動割合や土地利用、日周行

動、採食行動、仔鹿の行動発達、おじぎ行動、交尾行動、アログルーミング、角の成長などが調査されている(福永・川道 1975; 川道・井上 1976; Miura 1984a, b; Matsuno and Urabe 1999; Yamada and Urabe 2007; Akita et al. 2016; 岡崎・辻野 2017; 岡崎・辻野 印刷中)。しかしながら奈良公園では多くの観光客などがニホンジカと接触するためニホンジカの行動が変化していると推測され、たとえば鹿煎餅や野菜屑が給餌されることでニホンジカの採食行動などが一時的に攪乱されたり、観光客が多い地区では物乞い行動が常態化する。

また、奈良公園では安全のため交尾期を前にオスジカの角が切除される。シカ科動物にとって角は、交尾期にオスジカが優位さを競争したりメスジカにアクセスするときの武器やディスプレイシンボルとして使われる(Lincoln 1992)。交尾期になるとオスジカ同士は角を接触または衝突させて闘争が発生するが(三浦 1980a; Miura 1984b)、同じ体サイズクラスの個体と比べて角切個体は角の切除により闘争本能が低下すると考えられており(宝川・川道 1977)、武器としてもディスプレイシンボルとしても角を失っているために、角切オスは繁殖行動の発現頻度が低くなると予想できる。そのため、角の有無による繁殖行動への影響を明らかにすることは、角の役割を明らかにするうえで興味深い。

以上のことを踏まえ本研究では、奈良公園のオスジカを対象として4つの体サイズクラスに区分し、1) 体サイズクラスの違いや角の有無が繁殖に関わる行動の発現頻度に影響を与えているかを明らかにすること、2) 体サイズクラスの違いが繁殖に関わる行動の季節性に影響を与えているかを明らかにすることを目的とする。

方法

調査地

調査地は奈良県奈良市に位置する奈良公園平坦部(39.23 ha)のうち、予備調査の結果オスジカが多くみられ、観光客が調査に影響を与えにくいと考えられた浅茅ヶ原とその周囲の荒池・奈良国立博物館・興福寺周辺にて調査を行った。

奈良のシカは古くから「神鹿」とされ、さまざまな形で古文書や伝承に登場しており、さらに昭和32年「奈良のシカ」として天然記念物に指定された(奈良公園史編集委員会 1982)。奈良の鹿愛護会によって2018年7月に行われた奈良公園内のニホンジカ頭数調査によると、奈良公園には1,360頭のニホンジカが生息しており、1歳以上のオスジカは355頭、1歳以上のメスジカは767頭、当歳仔が238頭であり、メスジカに対してオスジカは半数以下である(奈良の鹿愛護会 ウェブサイト URL <https://naradeer.com/blog/2018/07/18/> 2019年1月17日確認)。奈良公園のニホンジカは飼育されて馴致されているわけではないが、人がある程度近寄っても問題はなく、十分人付けされている。

野外調査

三浦(1978)によると9月下旬から11月下旬までマウントが継続的に観察された。したがって調査は9月下旬から11月下旬までをカバーする9月上旬から12月下旬までを交尾期と定義して主な調査期間とし、その前後の季節(1月から8月)も非交尾期として補完的な調査期間として、瞬間サンプリング法を用いて行動調査を行った。主にオスジカを追跡しながら行動を観察した。なお個体識別はしていない。調査時間は8:00-18:00の間とし、追跡対象個体について1時間以上4時間未満の連続した追跡を行った。調査は、2016年4月13日から6月1日、2016年9月1日から11月18日、2018年9月12日から2019年1月25日に行い、のべ60頭(成熟オス 20頭、亜成熟オス 17頭、若オス 13頭、1歳オス 10頭)を対象とし、131.6時間(成熟オス 39.6時間、亜成熟オス 35.2時間、若オス 28.9時間、1歳オス 28.0時間)調査した(表1)。

追跡個体を中心とした半径10 m 圏内全てのオスジカについて、2分毎に体サイズクラスと行動を記録した。なお、調査者がニホンジカの行動に影響を与えないよう追跡対象個体から5～10 m 離れて肉眼で観察を行った。追跡対象個体以外の周辺個体についても可能な限り距離を取った。

オスジカの枝角は毎年生え替わる。記録の際、オスジカの体サイズクラスを、体サイズと角の尖数を基準として4つに区分した。本研究では、体サイズが十分大きく4尖角を持つオスジカを成熟オス (Fam, full adult male)、成熟オスよりも若干小柄な体サイズで3尖角を持つオスジカを亜成熟オス (Sam, sub-adult male)、成熟・亜成熟オスに比べて小柄でかつ1歳オスよりも大柄であり1～3尖角を持つオスジカを若オス (Ym, young male)、当歳仔より一回り大きな体サイズで1尖角を持つオスジカを1歳オス (1m, yearling male) とした。ただし、ほとんどのオスジカが概ね4～6歳にかけて十分大きく成長して4尖角を持つが、7歳以上になると尖数の少ない個体が増えるため (大泰司1977)、3尖角でも4尖角の成熟オスの体サイズと同程度の個体は成熟オスとした。また、奈良公園内のニホンジカは、他地域の野生のニホンジカとは異なり、9月頃より奈良の鹿愛護会によって角が切除される。角の有無が繁殖行動の頻度に影響を与えることが予想されるため、交尾期には角切除の有無を記録した。角を切除されたオスジカの体サイズクラスの判別は、角がある個体の体格や角の根元の太さをもとにそれらを照らし合わせて行った。以降角の有無を考慮して論を述べる際、角を切除されていない個体を角付個体と呼び、角を切除された個体を角切個体と呼ぶこととする。奈良公園では5月初旬から仔鹿が生まれだして6月中旬にピークを迎えるので (Miura 1984a)、5月1日を起点として1歳オスの年齢を判断した。

オスジカの行動は、「繁殖行動 (Mating)」、「移動 (Moving)」、「休息 (Resting)」、「食餌 (Feeding)」、「物乞い (Begging)」、「その他 (Other)」に区分した。繁殖行動は、宝川・川道 (1977) によって観察された26種類の繁殖に関わる行動と定義した。さらに26種類の繁殖行動を以下の9つのサブカテゴリに区分した。すなわち、地面を掘るための前足蹴りと泥浴び、地面・立木・石などへの体や眼下腺部位の擦りつけは匂いに関連した行動 (Scent marking)、メスの外陰部や地面の匂いかぎは匂いかぎ (Sniffing)、角を用いた擦りつけなどの行動は角擦り (Rubbing antler)、軽い角突きと激しい角突きは角突き (Sparring)、ヘッドアップ・ディスプレイとヘッドダウン・ディスプレイはディスプレイ (Display)、オスからメス・メスからオスへのグルーミングや口と口の接触、足踏み、囲い込み、メスへの追従は囲い込み関連行動 (Related with enclosing) と定義して、フレーメン (Flehmen) と発声 (Voice)、マウンティング (Mounting) を合わせて集計した。

オスジカが移動している場合は移動、草や落ち葉などを採食したり、反芻して咀嚼している場合は食餌、立位または座位で止まっている場合には休息、首を前に伸ばして人間に向かって顔を向けたりおじぎしている場合は物乞い、セルフグルーミング・排糞・排尿などその他の行動をその他と定義した。

表1. 交尾期 (Mating season; 9月～12月)・非交尾期 (Non-mating season; 1月～8月) における体サイズクラス別の追跡個体の調査時間数。括弧内はスキャン数を示す。1m、Ym、Sam、Fam はそれぞれ1歳オス、若オス、亜成熟オス、成熟オスを示す。

Size class	Antler	Season		Total
		Non-mating	Mating	
1m	without	1 (118)	0 (0)	1 (118)
	with	1 (128)	8 (1639)	9 (1767)
	subtotal	2 (246)	8 (1639)	10 (1885)
Ym	without	3 (282)	10 (1523)	13 (1805)
	with	0 (26)	0 (426)	0 (452)
	subtotal	3 (308)	10 (1949)	13 (2257)
Sam	without	2 (168)	11 (1502)	13 (1670)
	with	2 (206)	2 (401)	4 (607)
	subtotal	4 (374)	13 (1903)	17 (2277)
Fam	without	1 (97)	12 (3821)	13 (3918)
	with	3 (105)	4 (471)	7 (576)
	subtotal	4 (202)	16 (4292)	20 (4494)
Total		13 (1130)	47 (9783)	60 (10913)

統計解析

体サイズクラスが繁殖に関わる行動へ与える影響を明らかにするために、追跡個体とその10 m近傍にいたオスジカの行動データを用いて、繁殖に関わる行動の発現と体サイズクラス、角の有無、季節、追跡個体か否かの関係を一般化線形モデルによって解析した。体サイズクラス (class; Fam, Sam, Ym, 1m) と角の有無 (Antler; 無ならば0、有ならば1)、季節変化 (Season; 非交尾期 (1~8月) ならば0、交尾期 (9~12月) ならば1)、追跡個体か否か (Focal: 追跡個体の場合は1、10 m近傍の個体の場合は0) を説明変数とし、繁殖に関わる行動をとったか否か (Mating; 行っていない場合は0、行った場合は1) を応答変数とした。ステップワイズ法で変数を減らしていき最小AIC (Akaike's Information Criterion) を示すモデルを最適モデルとして選択した。応答変数の誤差分布は二項分布、リンク関数にはlogit関数を使用した。統計解析には、R version 3.5.1 (R Core Team 2018) のパッケージ stats にある関数glm とパッケージ MASS にある関数stepAICを用いた。また、成熟オスに関して角付オスと角切オスの混在する9月に限って繁殖行動の割合に差があるかをt検定で検討した。

結果

交尾期・非交尾期における行動割合と体サイズクラス

131.6時間の野外調査で10,913の行動データを得た (非交尾期に19時間1,130データ、交尾期に113時間9,783データ; 表1)。一般化線形モデルによる解析の結果、体サイズクラスと角の有無、季節を説明変数にしたモデルが選択された (フルモデルの AIC = 7759.8, 最適モデルの AIC = 7757.8; 表2)。それぞれの体サイズクラスで繁殖行動、移動、休息、食餌、物乞い、その他に集約した行動割合を比較すると、交尾期における繁殖行動の割合は成熟オス (26.7%)、亜成熟オス (14.6%)、若オス (4.9%)、1歳オス (2.3%) の順に高かった (図1)。食餌行動の時間割合は成熟オスが最も低かった (図

表2. 繁殖に関わる行動の発現と体サイズクラス、角の有無、季節の関係に関する一般化線形モデルの結果。体サイズクラス (Class; Fam, Sam, Ym, 1m) と角の有無 (Antler; 無ならば0、有ならば1)、交尾期か否か (Season; 非交尾期 (1~8月) ならば0、交尾期 (9~12月) ならば1)、追跡個体か否か (focal: 追跡個体の場合は1、10 m近傍の非追跡個体の場合は0) を説明変数とし、繁殖に関わる行動をとったか否か (mating; 行っていない場合は0、行った場合は1) を応答変数とした。

Parameters	Coefficients	SE
Intercept	-4.93	0.32
Class Fam (vs. 1m)	1.92	0.20
Class Sam (vs. 1m)	1.23	0.20
Class Ym (vs. 1m)	0.06	0.22
Antler	-0.95	0.11
Season	2.08	0.26
Focal	-	-

表3. 交尾期 (9月~12月) における、全行動に対する繁殖行動のサブカテゴリの割合と繁殖行動に対するサブカテゴリの割合を示す。1m、Ym、Sam、Fam はそれぞれ1歳オス、若オス、亜成熟オス、成熟オスを示す。Scent marking は匂いに関する行動、Sniffing は匂いかぎ、Flehmen はフレーメン、Rubbing antler は角擦り、Sparing は角の接触、Display はオスジカに対する示威行動、Voice は発声、related with enclosing は囲い込みに関連した行動、Mounting はマウンティングを示す。

Behaviour	% of each mating behaviour among total behaviour					% of each mating behaviour among mating behaviour				
	1m	Ym	Sam	Fam	Total	1m	Ym	Sam	Fam	Total
<i>Mating behaviour</i>	2.3	4.9	14.6	26.7	15.9	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Scent marking	0.3	0.4	1.6	3.7	2.1	13.5	7.3	11.2	14.0	13.1
Sniffing	0.0	1.1	2.4	2.5	1.8	0.0	22.9	16.2	9.3	11.1
Flehmen	0.0	0.1	0.8	1.0	0.6	0.0	1.0	5.8	3.8	3.9
Rubbing antler	0.1	0.7	2.3	2.3	1.6	5.4	13.5	15.9	8.5	10.0
Sparing	1.2	1.2	2.1	3.0	2.2	54.1	25.0	14.4	11.3	13.7
Display	0.0	0.0	0.4	1.3	0.6	0.0	0.0	2.5	4.8	4.0
Voice	0.0	0.3	1.2	6.6	3.2	0.0	5.2	8.3	24.6	19.9
related with enclosing	0.6	1.1	3.5	5.8	3.6	27.0	22.9	24.2	21.9	22.5
Mounting	0.0	0.1	0.2	0.5	0.3	0.0	2.1	1.4	1.9	1.8
<i>Non-mating behaviour</i>	97.7	95.1	85.4	73.3	84.1					
Total	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0					
Number of scan	1639	1949	1903	4292	9783	37	96	277	1145	1555

1)。一方非交尾期には、繁殖行動はほとんど見られなかった(図1)。

非交尾期と比べると、交尾期の成熟オスの繁殖行動時間の割合は2.5%から26.7%に24.2増加し、休息時間の割合は63.4%から29.3%に34.0減少した。亜成熟オスの繁殖行動時間の割合は1.9%から14.6%に12.7増加し、休息時間の割合は32.1%から23.6%に8.5減少した。若オスの繁殖行動時間の割合は1.3%から4.9%に1.6増加し、休息時間の割合は33.4%から23.6%に14.4減少した。1歳オスの繁殖行動時間の割合は0.0%から2.3%に2.3増加し、休息時間の割合は26.4%から24.0%に2.2減少した。

交尾期において成熟オスでは、発声(6.6%)と囲い込みに関連した行動(5.8%)の頻度が等が高く、匂いに関連した行動(3.7%)と匂いかぎ(2.5%)、角擦り(2.3%)と角突き(3.0%)の頻度も高かつ

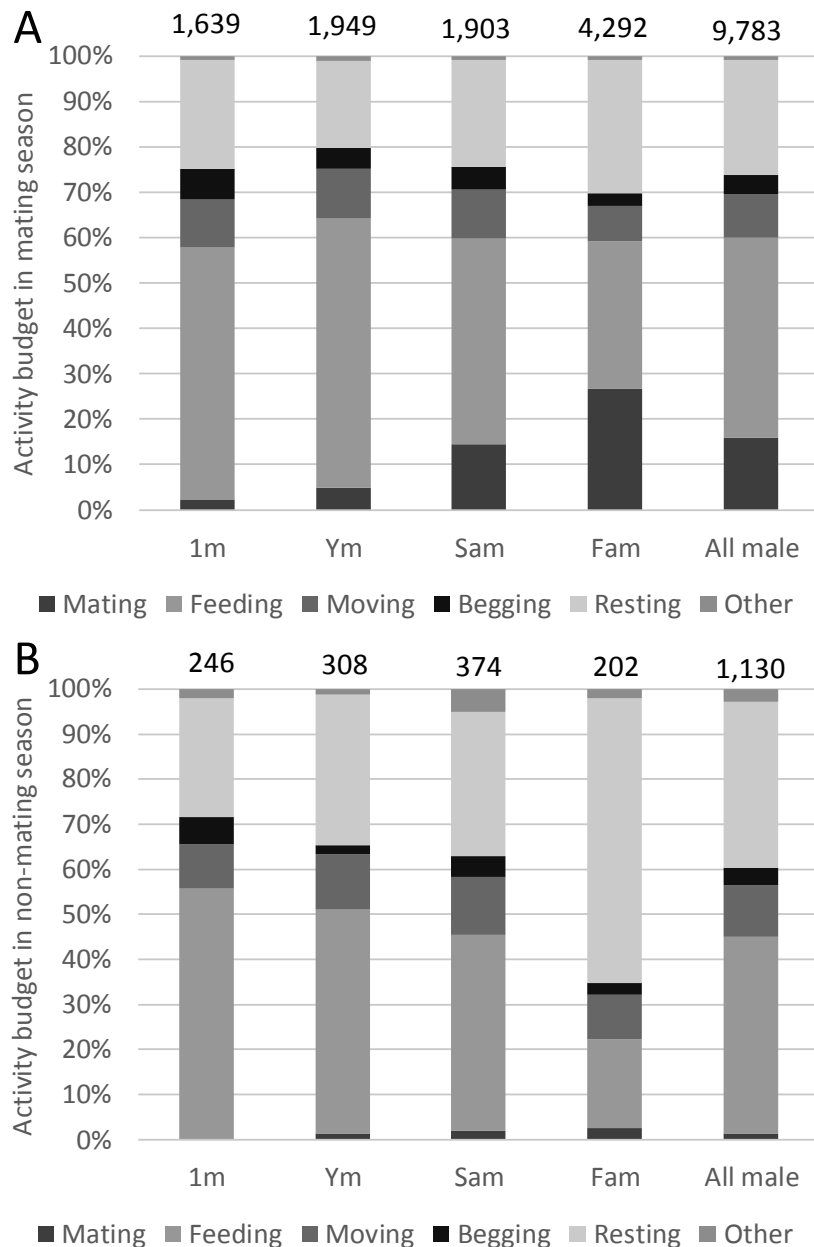


図1. オスジカの体サイズクラス毎の交尾期(A; 9月~12月)と非交尾期(B; 1月~8月)における行動割合。体サイズクラスは左から1m(1歳オス)、Ym(若オス)、Sam(亜成熟オス)、Fam(成熟オス)。行動は下から、Mating(繁殖行動)、Feeding(食餌)、Moving(移動)、Begging(物乞い)、Resting(休息)、Other(その他)を示す。棒グラフの上の数字はスキャン数を示す。

た(表3)。亜成熟オスでは、匂いかぎ(2.4%)や角擦り(2.3%)、囲い込みに関連した行動(3.5%)の頻度が高かった(表3)。若オスでは、匂いかぎ(1.1%)と角突き(1.2%)、囲い込みに関連した行動(1.1%)が高かった(表3)。1歳オスでは、角突き(1.2%)の時間割合が高かった(表3)。

体サイズクラス、角の有無、季節による繁殖行動の発現への影響

成熟オスでは9月から繁殖行動の頻度を上昇させ10月にピークを迎え、11月から12月にかけて減少した(図2)。亜成熟オスでは9月から頻度を上昇させ、12月にピークを迎え、1月には減少した(図2)。若オスと1歳オスでは9月から1月と9月から12月に行動が見られたが、行動の時間割合が低かった(図2)。また、非交尾期の1月から6月までは、1月に16例見られた他は繁殖行動が見られなかった(図2)。

角切成熟オスと角付成熟オスの混在する9月における繁殖行動の割合には有意な差はなかった(角付成熟オス12.7%、角切成熟オス13.3%; t-test $P = 0.782$)。

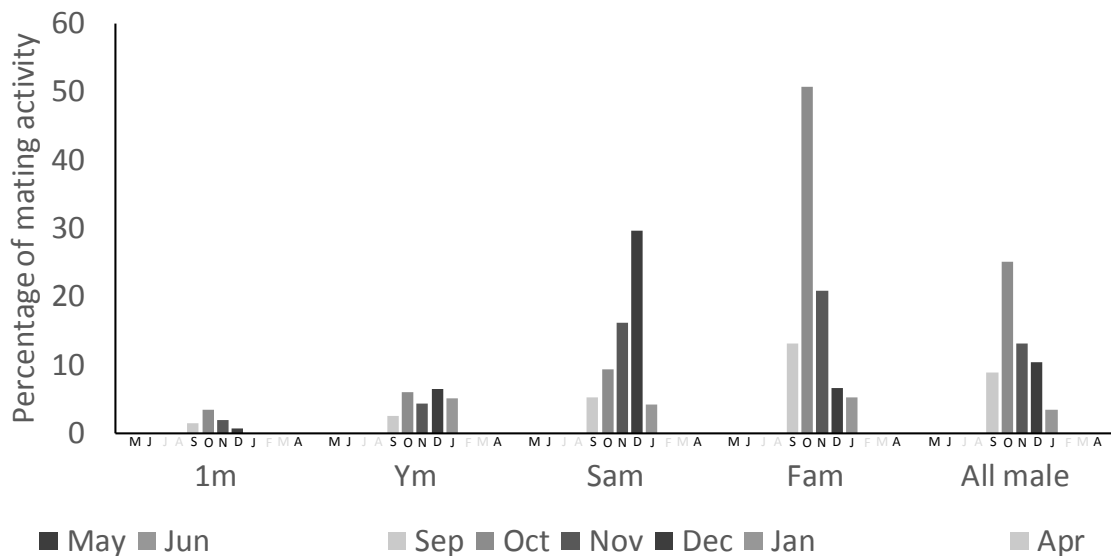


図2. オスジカの繁殖行動割合の季節変化。1m、Ym、Sam、Fam、Totalは体サイズクラスを示し、それぞれ1歳オス、若オス、亜成熟オス、成熟オス、全オスを示す。5月、6月、4月は0%で7月、8月、2月、3月はデータがない。

考察

非交尾期と交尾期を比較した行動時間の割合

繁殖行動に特に時間を割いていた成熟オスと亜成熟オスでは、非交尾期と交尾期の行動時間割合を比較すると、休息時間の減少分と繁殖行動時間の増加分が同程度であることから、交尾期には主に休息時間を減らすことで繁殖行動時間を増やしていたと言える。一方、野崎島(長崎県)のニホンジカでは、交尾期になると高齢のオスジカほど採食時間を減らして社会行動時間を増加させる傾向が強かった(Koga and Ono 1994)。同様に、アカシカ *Cervus elaphus* やダマシカの成熟オスを対象とした研究でも、交尾期に繁殖行動時間を増加させることで採食時間や量が減少して体重が減少することが知られている(Clutton-Brock et al. 1982; Mysterud et al. 2008)。またオジロジカ *Odocoileus virginianus* では、冬季の休息がエネルギー損失の最小化に役立っている(Moen 1978)。本研究では、採食時間の減少ではなく休息時間の減少が顕著であったが、交尾期には繁殖行動に多くの時間を割くために交尾期が終わるころには成熟オスや亜成熟オスの体重は減少していると推測される。本調査地では、10月から12月にかけてイチイガシ *Quercus gilva*

ヤスダジイ *Castanopsis sieboldii*、アラカシ *Quercus glauca* などの堅果が林床に供給されてリター採食行動が増加するが(岡崎・辻野 2017)、ニホンジカにとって堅果類は冬を越すための重要な栄養源になるために、休息時間を削って優先的に採食しているのだと思われる。

体サイズクラスによる繁殖行動への影響

交尾期である9月から12月と非交尾期である1月から8月では繁殖行動の割合が大きく異なることに加えて、交尾期において繁殖に関わる行動時間の割合が成熟オス、亜成熟オス、若オス、1歳オスの順に高かったことから(図1)、成熟して体サイズの大きいオスジカほど繁殖に大きな時間をかけており、メスジカをめぐるオス間闘争に多くのエネルギーを注いでいることがわかる。実際に、そもそも繁殖にかける行動時間の割合が少ないが、1歳オスと若オスに関しては造精機能もちあわせながらも交尾そのものに繋がるマウント行動がほとんどみられなかった。

成熟オスは観察された繁殖に関わる行動の種類も多く、「眼下腺の部位を木の幹や石などにこすりつけ」、「木への首のこすりつけ」、「ク・ク・ク・ク・ク」と低く小さい鳴き声、「囲い込み行動」などの行動は、成熟オスのみにみられた。宝川・川道(1977)においてもこれらの行動は成熟オスのみにみられている。成熟オスは、発声やディスプレイによって他のオスジカを牽制するとともに角突きなどの直接接触でもオスジカを排除することに時間を費やす一方で、ハーレムやメスジカの維持のための時間も多くとって交尾に繋げていると推測された(表3)。実際、他の体サイズクラスのオスと比べて成熟オスは繁殖行動に時間を多く使うことで、交尾につながるマウンティングの時間を多くとることができている(表3)。さらに交尾回数は繁殖成功の良い指標になると考えられるので(Say et al. 2003)、体サイズの大きいオスジカほど繁殖成功度は高いと推測される。一方、亜成熟オスは、発声による牽制ではなく、直接メスジカに追従して匂いをかいで発情有無を確かめ、必要に応じてオスジカと角突きするなどして、ハーレムやメスジカの確保ではない方法で交尾機会を得ていると推測された(表3)。

金華山島(宮城県)で15年にわたって行われた研究によると、体サイズの大きい縄張りオスによる交尾回数は観察された交尾回数の67.2%を占め、非縄張りオスと劣位オスの10.3%と19.6%を大きく上回り、1頭当たりの交尾回数で比較しても縄張りオスが4.8回であるのに対して非縄張りオスと劣位オスでは1.3回と0.4回だった(Minami et al. 2009)。縄張りオスはメスジカの発情状態を常時監視してメスジカを囲い込むハーレムを形成するとともに、交尾後ガードを行うため(Endo and Doi 2002; Minami et al. 2009)、本研究のように成熟オスの繁殖に関わる行動時間の割合が亜成熟オスや若オスなどと比べると大きくなる傾向にあったと考えられた。さらに、岡田(2008)は、DNA分析を用いて翌年に生まれた仔鹿の父子判定をして、縄張りオスは1年1頭あたり非縄張りオスの約15倍の子を残していたことを示した。これらのことから、すべての成熟オスが縄張りオスというわけではないが、体サイズの大きな成熟オスは交尾期に縄張りを形成して繁殖行動に時間をかけることで、繁殖成功度を高めていると考えられる。

ところで、繁殖に関わる行動時間の割合は、成熟オスでは10月にピークがあり、亜成熟オスでは12月にピークが見られ、特に12月は亜成熟オスのそれが他の体サイズクラスのオスジカより高かった(図2)。ニホンジカは、交尾期を過ぎても精巣と精巣上体に精子が存在することから、受精可能な期間は交尾期を越えて翌年の1月または2月頃まで延びていると報告されている(山内ら 1982)。よって12月においても成熟オスは受精可能な状態であると考えられる。受精可能な状態であるのに成熟オスが繁殖に関わる行動比率を落とした理由としては、交尾期の前半に食餌時間や休息時間を減らして繁殖行動をしたため、12月になると体力を低下させてしまって食餌または休息行動を採らざるを得ず、繁殖に関わる行動の頻度が落ちたことが考えられる。同時に、オスジカの雄性ホルモンであるテストステロンは9月から11月にかけて増大する(Yamauchi

et al. 1997)。12月には非交尾期と同等の水準に戻るので、成熟オスでは交尾行動が減少することも推測される。一方、若齢の個体では成熟オスに比べて枝角の成長が遅れることから (Miura 1984a)、テストステロンの分泌や繁殖行動に関しても成熟オスよりも遅れるのではないかと推測される。12月になって成熟オスが繁殖に関わる行動から遠ざかることで、競合していた亜成熟オスが積極的に繁殖に関わる行動に参加できるようになったと考えられる。

角切りの効果

宝川・川道 (1977) は、角切個体は角の切除により闘争本能が低下して角の有無が繁殖行動に影響していると述べている。宝川・川道 (1977) の調査がなされた頃は、本調査を行った2016年から2018年とは異なり、奈良の鹿愛護会職員が8月頃より、投げ縄や「だんび」と呼ばれるロープと竹とを組み合わせた道具で角に引っかけて捕獲し、その場で角を伐っていたため取り逃しが多かった (渡辺 2014)。1981年では雄ジカ 270余頭のうち、捕まえる予定は160～170頭で、100頭余りのシカの角は伐られていなかった (渡辺 2014)。そのため、角付オスと角切オスの闘争が発生し、角の有無が繁殖行動に大きな影響を及ぼしていたと推測できる。しかしながら本研究の一般化線形モデルによる解析では、角付個体よりもむしろ角切個体の方が繁殖行動を行っていることが示された (表2)。

奈良公園では、1982年から角付ジカへの麻酔銃の本格使用がはじまり、多くのオスジカの角切りが可能となった (渡辺 2014)。奈良公園での角切りは8月から9月にかけて集中的に行われており、9月と10月に調査したオスジカの角切個体データ数の比率は、9月では成熟オスで59.6%、亜成熟オスで0%だが、10月になると成熟オスで99.6%、亜成熟オスで86.3%、11月では成熟オスで98.5%、亜成熟オスで100.0%だったことから、角が完成した成熟オスから角切りされていると推測される。また、1歳オスの角切個体はいなかった。つまり、9月から12月にかけて角付オスは角切オスよりも体サイズの小さい個体が多かったために、角付個体の繁殖行動が少なかったと考えられた。しかし、唯一比較可能であった角切成熟オスと角付成熟オスの混在する9月に限れば、角の有無で繁殖行動の頻度には差があるとは言えなかった。

現在ではほぼ全てのオスが角を切除されることから、角付オスと角切オスの闘争が発生する機会がほとんどない。オスジカに角がなくても角切オス同士が頭突きに近い強い角突きを何度もするので、交尾期が終わるころには頭部に残ったわずかな角が摩擦している。頭髪が薄れて地肌が見えたり出血していることもある。したがって角が無いからといって成熟・亜成熟オスの角突き行動がなくなるわけではないと考えられる。さらに、角のサイズは、力の差が拮抗しない非対称なオス間闘争を事前に回避する判断材料になるため (Hoem et al. 2007)、角サイズがわからない奈良公園では非対称なオス間闘争が助長されているかもしれない。

結論

本研究の結果、オスジカの体サイズが繁殖行動の発現頻度に影響を与えており、交尾期には成熟オス、亜成熟オス、若オス、1歳オスの順に繁殖行動に多くの時間を費やしていたことがわかった。非交尾期と比べると、交尾期には主に休息時間を短縮することで繁殖行動の時間を増加させていた。さらに、成熟オスは10月、亜成熟オスでは12月に繁殖行動のピークを迎えており、繁殖行動の季節性がオスジカの体サイズによって異なっていた。また、ほぼ全てのオスジカの角が切除される奈良公園においては、角が無いからといって成熟・亜成熟オスの繁殖行動が弱まるわけではなく、むしろ角切りの文化のない他地域よりも角突きの頻度が高いかもしれない。

謝辞

本研究を行うにあたり、奈良公園のニホンジカに関する情報提供を奈良教育大学自然環境教育センター元特任教授の鳥居春己氏に、論文内容への助言を奈良教育大学自然環境教育センター研究部員の岡口晃子氏に助言を頂いた。予備調査の際は奈良教育大学の崎山威氏、奈良女子大学の竹林香音氏にご助力いただいた。ここに記してお礼申し上げる。

引用文献

- Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD (1982) Red Deer. Behavior and Ecology of Two Sexes. The University of Chicago Press, Chicago.
- Endo A, Doi T (2002) Multiple copulations and post-copulatory guarding in a free-living population of sika deer (*Cervus nippon*). *Ethology*, 108: 739-747.
- 福永 洋, 川道 武男 (1975) 奈良シカの行動 I 土地利用と日周活動. 昭和49年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, pp. 3-13.
- Koga T, Ono Y (1994) Sexual differences in foraging behavior of sika deer, *Cervus nippon*. *Journal of Mammalogy* 75: 129-135.
- 川道 武男, 井上 良和 (1976) 奈良シカの行動II 仔鹿の行動発達. 昭和50年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, pp. 3-13.
- Hoem SA, Melis C, Linnell JDC, Andersen R (2007) Fighting behaviour in territorial male roe deer *Capreolus capreolus*: the effects of antler size and residence. *European Journal of Wildlife Research*, 53: 1-8.
- Lincoln GA (1992) Biology of antlers. *Journal of Zoology*, 226: 517-528.
- Matsuno K, Urabe M (1999) Male-female interactions of sika deer (*Cervus nippon*) in Nara Park through allogrooming during breeding seasons. *Journal of Ethology*, 17: 41-49.
- McElligott AG, Gammell MP, Harty HC, Paini DR, Murphy DT, Walsh JT, Hayden TJ (2001) Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*): do larger, heavier males gain greater mating success? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 266-272.
- 三浦 慎悟 (1978) 奈良公園におけるニホンシカの行動・社会学的研究 I 発情期のオス間を中心に. 昭和52年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, pp. 3-13.
- 三浦 慎悟 (1980a) 奈良公園におけるニホンシカの行動・社会学的研究 II 発情期におけるオス間の社会的相互行動. 昭和54年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, pp. 13-41.
- 三浦 慎悟 (1980b) 奈良公園におけるニホンシカの行動・社会学的研究 III 発情期における異性間行動(予報). 昭和54年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, pp. 43-64.
- Miura S (1984a) Annual cycles of coat changes, antler regrowth, and reproductive behavior of sika deer in Nara Park, *Journal of Mammalogical Society of Japan*, 10: 1-7.
- Miura S (1984b) Social Behavior and Territoriality in Male Sika Deer (*Cervus nippon* Temminck 1838) during the Rut. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 33-73.
- Minami M, Ohnishi N, Higuchi N, Okada A, Takatsuki S (2009) Life-time reproductive success of female sika deer on Kinkazan Island, Northern Japan. In: McCullough DR et al. (eds.), *Sika deer: Biology and management of native and introduced population*, pp. 319-326.
- Moen AN (1978) Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism, and forage intake of white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, 42: 715-38.
- Mysterud A, Bonenfant C, Loe LE, Langvatn R, Yoccoz NG, Stenseth NC (2008) Age-specific feeding cessation in male red deer during rut. *Journal of Zoology*, 275: 407-412.

- 奈良公園史編集委員会 (1982) 奈良公園史 (自然編). 奈良県, 奈良.
- 岡崎 重史, 辻野 亮 (2017) 奈良公園におけるニホンジカの空間分布の季節変動. 奈良教育大学自然環境教育センター紀要, (18): 45-54.
- 岡崎 重史, 辻野 亮 (2020) 奈良公園におけるニホンジカのサイズクラスによる行動比率の季節変化. 哺乳類科学, 60 (2), 印刷中.
- 大泰司 紀之 (1977) 奈良公園のシカの角に関する研究 (予報). 昭和51年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, pp. 107-128.
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Say L, Nauty F, Hayden TJ (2003) Genetic and behavioural estimates of reproductive skew in male fallow deer. *Molecular Ecology*, 12: 2793-2800.
- 鈴木 正嗣 (1994) 野生ニホンジカ (*Cervus nippon*) における不動化、成長および繁殖に関する研究. 北海道大学.
- 宝川 範久, 川道 武男 (1977) 奈良シカの行動 III オスの交尾期の行動と日周活動. 昭和51年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, pp. 43-61.
- Torii H, Tatsuzawa S (2009) Sika deer in Nara Park: Unique human-wildlife relations. In: McCullough DR et al. (eds.), Sika deer: Biology and management of native and introduced population, pp. 347-363.
- 渡辺 伸一 (2014) 観光地における動物との接触事故への対応 —「奈良のシカ」の事例—. 奈良教育大学紀要 人文・社会科学, 63: 99-113.
- Yamada M, Urabe M (2007) Relationship between grooming and tick threat in sika deer *Cervus nippon* in habitats with different feeding conditions and tick densities. *Mammal Study*, 32: 105-114.
- 山内 昭二, 村井 敏美, 田中 裕樹, 山本 智彦, 西谷 康信 (1982) ニホンシカ *Cervus nippon* (奈良公園) 雄性生殖器官の組織学的研究 —精巣と精巣上体の生後発達と季節的变化について—. 家畜繁殖誌, 28: 81-90.