

論文

奈良公園内におけるニホンジカメスの繁殖行動と交尾相手選択

福本 芙美香<sup>1</sup>, 辻野 亮<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> 奈良教育大学自然環境教育センター

Breeding behaviour and mate selection of female sika deer in Nara Park, Japan

Fumika Fukumoto<sup>1</sup>, Riyou Tsujino<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Center for Natural Environment Education, Nara University of Education

**要旨:** 奈良公園 (奈良県奈良市) に生息するニホンジカ *Cervus nippon* のメスを個体追跡し、メスの繁殖行動、およびメスがどのような特徴を持った相手との交尾を受け入れているのかについて調査した。合計 66.8 時間の瞬間サンプリング法による 7,067 スキャンデータを一般化線形モデルで解析した。交尾期のメスの繁殖行動の割合は 0.2~1.1%で、非交尾期 (0.0~0.3%) と比べてやや高くなった。また、たとえ発情によってメスが繁殖行動を多く行うようになった場合でも、繁殖行動の割合は 3.9%であり、その値は成獣オスや亜成獣オスのそれに比べると著しく低かった。オスの繁殖行動に伴うメスへの接近・追跡・囲い込み・接触・マウント行動が合計 223 事例 (マウント 21 事例を含む) 観察され、それに対するメスの反応は、143 事例 (64.1%) が逃避、80 事例 (35.9%) が無反応であった。オスの繁殖行動に対してメスが逃避するか否かを目的変数、オスの体サイズクラスと鬣の有無、泥化粧の有無、栄養状態を説明変数とした一般化線形モデルによるモデル選択の結果、体サイズクラスと栄養状態の 2 変数を説明変数としたモデルが選択された。オスの繁殖行動をマウント行動だけに限ると体サイズクラスのみを説明変数とするモデルが選択された。メスは交尾相手を積極的に選択していないが、逃避しないという受動的な方法で体サイズの大きな成獣オスを交尾相手として選択していると考えられた。

福本 芙美香, 辻野 亮 (2022) 奈良公園内におけるニホンジカメスの繁殖行動と交尾相手選択. 奈良教育大学自然環境教育センター紀要, (23): 13-22.

キーワード: オスの表現型、体サイズ、ニホンジカ、配偶者選択、メスの選択

**Abstract:** The breeding behaviour of the female sika deer *Cervus nippon* was investigated in relation to the characteristics of their potential mates by tracking females inhabiting Nara Park (Nara City, Nara Prefecture). We obtained 7,067 scan data by the instantaneous sampling method for a total of 66.8 hours survey and analysed the data by generalised linear models. The rate of breeding behaviour of females during the mating season was 0.2 to 1.1%, which is slightly higher than that during the non-mating season (0.0 to 0.3%). Even when females became reproductive due to estrus, the female breeding behaviour was 3.9%, which was significantly lower than that of adult males and sub-adult males. A total of 223 cases (including 21 cases of mounting) of male mating behaviour, such as approaching, following, enclosing, contacting, and mounting, to females were observed, and the female responses to these were 143 cases (64.1%) escaped and 80 cases (35.9%) unresponsive. According to a generalised linear

\* 〒630-8528 奈良市高畑町 奈良教育大学自然環境教育センター

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

Email: tsujino@cc.nara-edu.ac.jp 2021年5月12日受付、2021年12月19日受理

model analysis in which whether or not the female escapes is set as an objective variable and the male body size, the presence or absence of mane, the presence or absence of mud makeup, and the nutritional status are set as explanatory variables, a model with the body size and nutritional status as the explanatory variable was selected. When the male reproductive behaviour was limited to the mount behaviour, a model, only the body size class was used as an explanatory variable, was selected. Females did not actively choose a mating partner, but it is probable that they chose a large adult male as a mating partner as a result of their passive behaviour of not escaping.

**Fukumoto F, Tsujino R (2022) Breeding behaviour and mate selection of female sika deer in Nara Park, Japan. Bulletin of Center for Natural Environment Education, Nara University of Education, (23): 13–22.**

Keywords: body size; female choice; male phenotype; mate choice; sika deer

## はじめに

哺乳類の性選択に関する研究において、メスがどういった基準でオスを選択するのかはよくわかっておらず、オスに比べて研究する余地が大きい (Jennions and Petrie 1997)。シカ類では、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ている (McElligott et al. 2001)。たとえば、奈良公園 (奈良市) のニホンジカ *Cervus nippon* ではオスの体サイズが繁殖行動の発現頻度に影響を与えており、交尾期には体サイズクラスの大きい順、すなわち成獣オス、亜成獣オス、若オス、1歳オスの順に繁殖行動に多くの時間を費やす (西村・辻野 2020)。体サイズの大きな成獣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 (西村・辻野 2020)。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、体サイズが大きく縄張りを持つ優位オスと縄張りを持たない優位オスによる交尾回数は1頭当たり4.8回と1.3回であるのに対し、比較的体サイズが小さい劣位オスでは0.4回であり (Minami et al. 2009)、体サイズが大きいほどオスの繁殖成功度も高くなると考えられる。

一方、性選択理論によると、メスは質の高いオスを交尾相手として選択すると予想される (Darwin 1871)。たとえば Clutton-Brock et al. (1982) は、アカシカのメスが角サイズや尖数 (枝角の枝の数) を基準に遺伝的に優秀なオスを選択していると推察しているが、角サイズは体重や体サイズと相関するため、角だけでは単純に評価できない。一方、Reby and McComb (2003) は、オスの咆哮音において最低フォルマントの周波数が低いほどより大きな体サイズでより高い適応度を持つオスである可能性が高いため、このようなオスの咆哮音をメスは好むと予想した。実際、アカシカの発情メスは体サイズの大きなオスの咆哮音に引き寄せられ、交尾相手選択をする際に音声頼りにオスの体サイズを判断することが示唆されている (Charlton et al. 2007)。つまりオスの体サイズは、メスによる交尾相手の選択基準になっている可能性が大きい。

奈良公園内のニホンジカはよく馴致されており、行動や生態に関する調査が行われてきた (福永・川道 1975; Miura 1984a, b; Yamada and Urabe 2007; Akita et al. 2016; Torii and Tatsuzawa 2009; 岡崎・辻野 2017, 2020; 西村・辻野 2020)。オスの繁殖行動についてはオスを追跡する方法などを用いて調査されていて (宝川 1977; 三浦 1980; Miura 1984b; 西村・辻野 2020)、交尾期になるとオスの繁殖行動の時間割合は大きく増加する (西村・辻野 2020)。一方メスの繁殖行動については、オスの繁殖行動に対する反応という面のみでしか調査されておらず (三浦 1980)、オスのように体サイズクラスで繁殖行動にかかる時間割合が異なるのかや、交尾期あるいはメスが発情するとどの程度増加するのかはわかっていないため、メスを主体として個体追跡するといった調査をする必要がある。

以上のことを踏まえて、本研究では、奈良公園内に生息するニホンジカメスの個体追跡を通して、1) 交尾期・非交尾期あるいは発情・非発情状態、体サイズの違いによる繁殖行動にかかる時間割合の差異と、2) オスの繁殖行動に対するメスの反応とオスの見た目の特徴の関係を明らかにして、3) メスの選択する交尾相手の特徴と選択の方法について考察する。

## 方法

### 調査地

奈良公園は奈良県奈良市に位置する公園である。1880年には都市公園に制定された（奈良公園史編集委員会 1982）。面積は、511.33 ha（内、平坦部 48.77 ha、山林部 462.56 ha）であり、その中には古都奈良の文化財として世界文化遺産として平成 10 年に登録された東大寺や春日大社、興福寺といった歴史的建造物が存在している観光地である（日本の世界遺産一覧 / 文化庁ホームページ; [https://www.bunka.go.jp/seisaku/bunkazai/shokai/sekai\\_isan/ichiran/](https://www.bunka.go.jp/seisaku/bunkazai/shokai/sekai_isan/ichiran/)、2022 年 2 月 8 日確認）。調査地はニホンジカの生息する奈良公園平坦部のうち、オスとメスが混在し、東大寺や春日大社などに比べ観光客が少なく、観光客の影響が与えられにくいと考えられる浅茅ヶ原とその周囲の荒池、奈良国立博物館、興福寺周辺とした。奈良公園のニホンジカは飼育されているわけではないが、人がある程度近づいても逃げることはなく、十分人に慣れている。奈良の鹿愛護会によって 2020 年 7 月に行われた頭数調査では、奈良公園内には 1 歳以上のメスは 808 頭、1 歳以上のオスは 224 頭、当歳仔は 254 頭、合計 1,286 頭のニホンジカが生息している（奈良の鹿愛護会ウェブサイト <https://naradeer.com/about/number.html>、2021 年 3 月 2 日確認）。

### 野外調査

奈良公園に生息するニホンジカの繁殖行動は、成獣オスでは 9 月から頻度を増加させ、10 月にピークを迎え、11 月から 12 月にかけて減少させる（西村・辻野 2020）。亜成獣オスでは 9 月から頻度を増加させ、12 月にピークを迎え、1 月には減少する（西村・辻野 2020）。また、交尾期における行動のうち、繁殖行動の割合は、成獣オス、亜成獣オス、若オス、1 歳オスの順に高い（西村・辻野 2020）。したがって調査は、比較的繁殖行動の割合が高い成獣オスと亜成獣オスの繁殖行動の頻度のピークに合わせ、9 月上旬から 12 月下旬までを交尾期と定義し、その前後の季節（1 月から 8 月）を非交尾期として調査した。瞬間サンプリング法を用いて、主にメス個体を追跡し、追跡個体および追跡個体から半径 10 m 圏内にいるすべてのニホンジカ個体の見た目の特徴と 2 分ごとの行動を記録した。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とって観察した。

調査時間は 8:00~17:00 の間とし、追跡個体について 1 時間以上 2 時間以下の連続した追跡を行った。体重や体長などの体サイズを目視で計測することは難しいため、すべての調査個体は体サイズクラスを記録した。メスの体サイズクラスは主に体の大きさに 3 つに区分した。体が比較的大きいメスを成獣メス (Af, adult female)、成獣メスよりは体が小さく、毛並や顔が若々しいメスを若メス (Yf, young female)、当歳仔よりは大きい小柄のメスを 1 歳メス (1f, yearling female) とした。なお、体サイズクラスの中で最も小さく、胴体に比して足が長い個体を当歳仔とした。また、夏毛の当歳仔は毛色が濃い茶色で白い斑点が際立つ。オスの体サイズクラスは体の大きさと角の尖数を基準として 4 つに区分した（西村・辻野 2020）。体サイズが十分大きく 4 尖角を持つオスを成獣オス (Fam, full adult male)、成獣オスよりも若干小柄で 3 尖角を持つオスを亜成獣オス (Sam, sub-adult male)、成獣・亜成獣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 尖角を持つオスを 1 歳オス (1m, yearling male) とした（西村・辻野 2020）。ただし、十

分大きく成長して4尖角の成熟オスの体サイズと同程度の個体は、7歳以上と推測されるため3尖角でも成熟オスとした(西村・辻野 2020)。奈良公園のニホンジカは9月頃から鹿愛護会によって角を切除される。角を切除されたオスの体サイズクラスは、角がある個体の体の大きさや角の根元の太さ(角座の大きさ)をもとに判別した。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日を起点として年齢を判断した(西村・辻野 2020)。

オスがメスに対する繁殖行動を行った場合には、次の通りさらに詳しい見た目の特徴を記録した。メスの場合は栄養状態、発情有無を記録し、オスの場合は栄養状態、角の有無とその尖数、鬣の有無、泥化粧の有無を記録した。栄養状態は、良い・普通・悪い・極悪の4段階で区分した。腰のあたりを観察して寛骨が目立たず腰のあたりに十分脂肪がついていると推測される場合は栄養良、寛骨の形が多少わかり腰のあたりにそれほど脂肪がついていないと推測される場合は栄養普通、寛骨の形が十分わかり腰椎の側面に窪みが出来ている場合は栄養悪、体全体に脂肪がほとんどなく寛骨や腰骨、肋骨などの形がよくわかる場合は栄養極悪とした。また、メスの発情状態は24時間程度続くことが知られているが(Endo and Doi 2002)、野外では外見から発情しているかを識別することが難しい(Endo and Doi 2002)。そのため、オスに囲い込みされていた場合に発情していたと仮定した(Endo and Doi 2002)。交尾期にオスの首に鬣が見られた場合には、鬣ありとした。また、水溜りやヌタ場で体に泥をこすりつける泥浴び行動は交尾期のオスに特有の行動であるため(佐藤ほか 2019)、メスがオスを選択する際の判断基準となる可能性がある。そこで顔や首、胴体等に泥がついていた場合は泥化粧ありとした。

メスとオスに共通した行動として、2分ごとの行動を6種類に分類した。歩いたり走ったりしている場合を「移動」、シバや落ち葉、鹿煎餅などを食べている場合や反芻して咀嚼している場合を「食餌」、人間に向かって首を伸ばしたりお辞儀している場合を「物乞い」、立位または座位、臥位で止まっている場合には「休息」とした。さらに、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を「繁殖行動」とした(西村・辻野 2020)。自分へのグルーミング、排尿・排糞などの行動を「その他」とした。

また、2分ごとの行動に加え、交尾期にオスがメスに対してする接近・追従・囲い込み・接触・マウント(交尾を含む)の行動(三浦 1980)が起こった場合、この繁殖行動に対するメスの反応を、三浦(1980)によって観察されたメスの反応パターンであるネックストレッチ、メスからオスへの社会的グルーミング、排尿反応、咬みつきの4種類に加え、無反応、逃避の6種類の応答行動を記録した。

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、2020年10月7日から12月18日まで行い、のべ54頭(成獣メス13頭、若メス39頭、1歳メス2頭)を個体追跡対象とし、66.8時間調査した。

### 統計解析

交尾期に発情メスと非発情メスとで行動に違いが生じるのかを明らかにするために、交尾期の発情メスと非発情メスの行動割合をフィッシャーの正確確率検定により解析した。

交尾期にオスがメスに対して接近・追跡・囲い込み・接触・マウント(交尾を含む)の5種類の繁殖行動を行った場合、メスが何を基準にしてオスの繁殖行動を受け入れたり拒否したりしているのかを明らかにするために、これらのオスの繁殖行動に対するメスの反応(逃避したか否か; 逃避率)を応答変数とし、オスの体サイズクラス(Class: 1m, Ym, Sam, Fam)、鬣の有無(Mane; 0, not-exist; 1, exist)、泥化粧の有無(Mud-makeup; 0, not-exist; 1, exist)、栄養状態(Nutritional status; bad, normal, good)を説明変数として一般化線形モデルで解析した。なお交尾期には、ほとんどすべてのオスの角が切除されていたので、角に関する情報は解析から除外した。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。また、体サイズクラスなどの説明変数のデータが欠損したデータは解析から除外した。さらに、5 種類の繁殖行動のうち、マウント行動は交尾に直接結びつくので、マウント行動が起こった場合のメスの逃避率を応答変数とした解析も同様に一般化線形モデルで行った。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。

メスの体サイズクラスと季節（交尾期・非交尾期）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 近傍にいたメスの行動データを用いて、繁殖に関わる行動の発現を応答変数（Breeding；行っていない場合は 0、行った場合は 1）とし、体サイズクラス、季節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；Af, Yf, 1f）と季節（Season；非交尾期（1～8 月）ならば 0、交尾期（9～12 月）ならば 1）を説明変数として一般化線形モデルによる解析をおこなった。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。

## 結果

### 発情・非発情メスの行動割合

交尾期に調査したメス 54 頭のうち 11 頭は発情メス、43 頭は非発情メスであった。行動割合は、発情メスと非発情メスで異なっていた ( $p < 0.0001$ ; 表 1)。繁殖行動の割合は発情メスで 3.9%、非発情メスで 0.3%、採食行動は発情メスで 40.6%、非発情メスで 46.0%であった (表 1)。

表 1. 交尾期に瞬間サンプリング法で個体追跡したメスのうち、発情メス (estrus female) と非発情メス (non-estrus female) の行動スキャン数と行動割合。

Activity	Estrus female		Non-estrus female	
Breeding	18	(3.9%)	4	(0.3%)
Feeding	189	(40.6%)	579	(46.0%)
Begging	5	(1.1%)	62	(4.9%)
Moving	63	(13.5%)	151	(12%)
Grooming	18	(3.9%)	34	(2.7%)
Resting	172	(37.0%)	422	(33.5%)
Other	0	(0.0%)	6	(0.5%)
Total	465	(100.0%)	1258	(100.0%)

表 2. メスの繁殖行動の発現と体サイズクラス (Body size class; 1f, yearling female; Yf, young female; Af, adult female)、交尾期か否か (0, 非交尾期; 1, 交尾期) との関係に関する一般化線形モデル解析における最適モデルの結果。表中の括弧内は、係数の SE を示す。

Female breeding activities	
AIC	
Full model	474.0
Min. AIC model	474.0
Coefficient (SE)	
Intercept	-7.255 (1.075)
Body size class	
Yf (v.s. 1f)	1.351 (1.097)
Af (v.s. 1f)	2.111 (1.016)
Mating season	0.844 (0.485)

### 交尾期・非交尾期のメスの繁殖行動の割合

交尾期に 4,284 スキャン、非交尾期に 2,386 スキャン、合計 7,067 スキャンの行動調査を用いて行った繁殖行動に関する一般化線形モデルによる解析の結果、体サイズクラスと交尾期か否かを説明変数にしたフルモデルが選択された (フルモデルと最適モデルの AIC = 474.0; 表 2)。交尾期における繁殖行動の割合は、成獣メスで 0.3%、若メスで 1.1%、1 歳メスで 0.2%、非交尾期では、成獣メスで 0.2%、若メスで 0.3%、1 歳メスで 0.0%であった (図 1)。

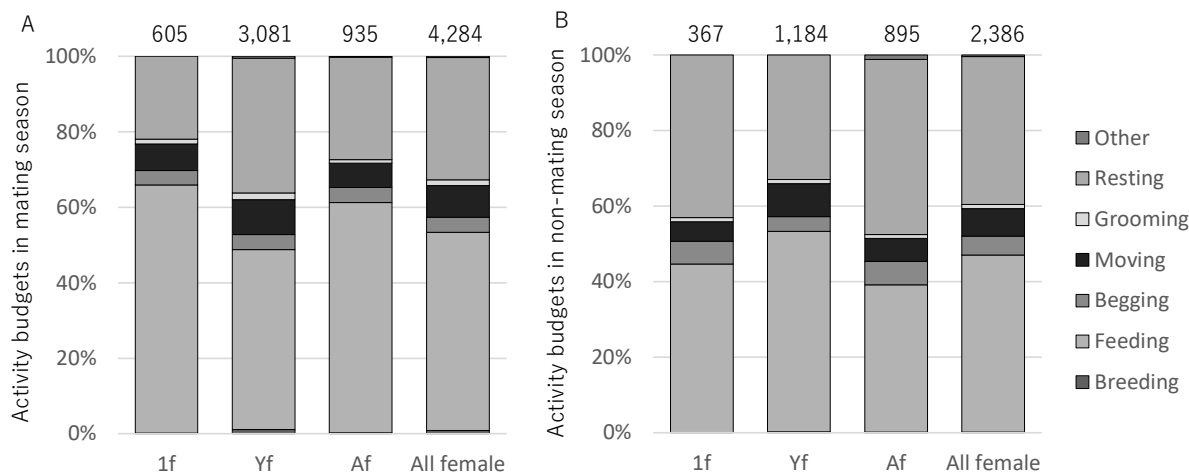


図1. メスの体サイズクラス毎の交尾期 (A ; 9月~12月) と非交尾期 (B ; 1月~8月) における行動割合。体サイズクラスは左から 1f (1歳メス)、Yf (若メス)、Af (成獣メス)。行動は下から、Breeding (繁殖行動)、Feeding (食餌)、Begging (物乞い)、Moving (移動)、Grooming (グルーミング)、Resting (休息)、Other (その他) を示す。棒グラフの上の数字はスキャン数を示す。

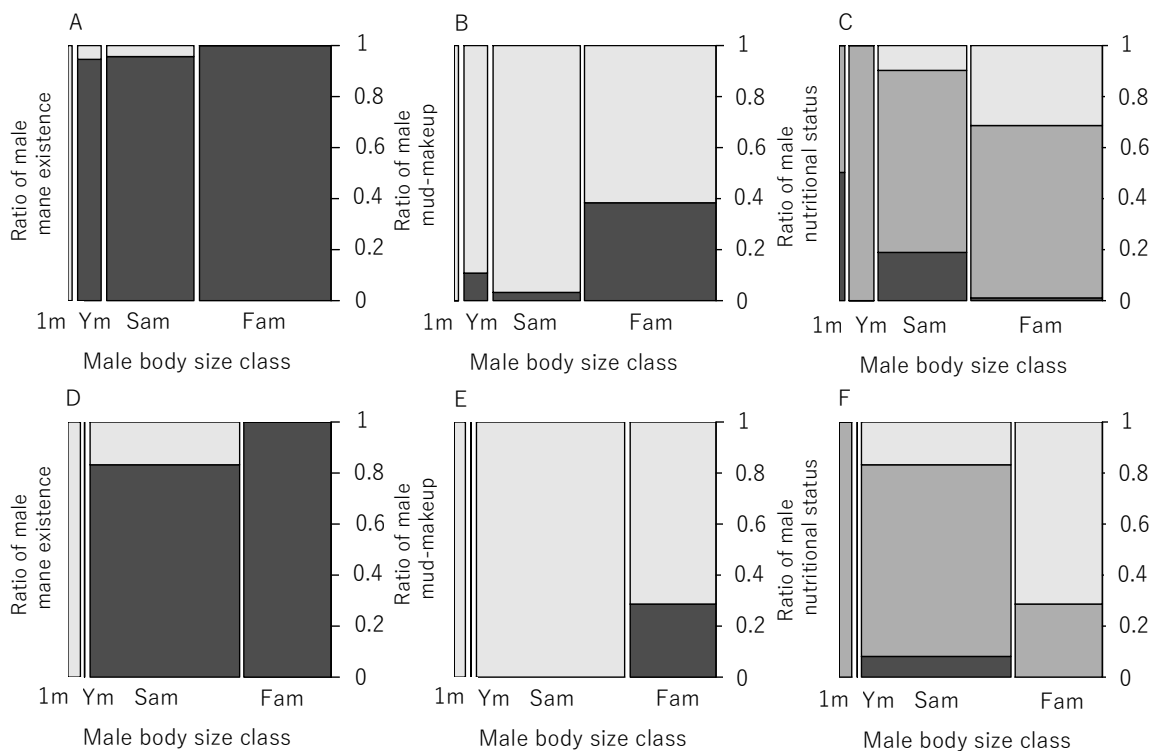


図2. メスに繁殖行動 (5種類) を起こしたオスの体サイズクラスごとの (A) 鬣の有無 (黒、あり; 淡灰色、なし)、(B) 泥化粧の有無 (黒、あり; 淡灰色、なし)、(C) 栄養状態 (黒、悪い; 灰色、普通; 淡灰色、良い)、マウント行動を起こしたオスの体サイズクラスごとの (D) 鬣の有無 (黒、あり; 淡灰色、なし)、(E) 泥化粧の有無 (黒、あり; 淡灰色、なし)、(F) 栄養状態 (黒、悪い; 灰色、普通; 淡灰色、良い) の割合。横幅はデータ数の比率、高さはそれぞれの比率を示す。

### オスの繁殖行動に対するメスの反応とオスの見た目の特徴

66.8時間 (交尾期 58.5時間、非交尾期 8.3時間) の野外調査で、オスの繁殖行動に伴うメスへの接近が 65 事例、追跡が 53 事例、困り込みが 27 事例、会陰部や体への接触 (においかぎ、舐める等) が 57 事例、マウントが 21 事例、合計 223 事例の行動が観察された。これに対してメスは、逃避が 143 事例、無反応が 80 事例、合計 223 事例の反応が観察された。オスの見た目の特徴のデータが欠損した 25 事例を除いた 198 事例のうち、成獣オスは 105 事例、亜成獣オスは 70 事

例、若オスは 19 事例、1 歳オスは 4 事例見られた。成獣オスのうち、100%が鬣をもち、38.1%が泥化粧をし、1.0%が悪い栄養状態で、67.6%が普通の栄養状態で、31.4%が良い栄養状態だった (図 2)。極悪の栄養状態は、本調査では観察されなかった。亜成獣オスのうち、95.7%が鬣をもち、2.9%が泥化粧をし、18.6%が悪い栄養状態で、71.4%が普通の栄養状態で、10.0%が良い栄養状態だった (図 2)。若オスのうち、94.7%が鬣をもち、10.5%が泥化粧をし、0%が悪い栄養状態で、100%が普通の栄養状態で、0%が良い栄養状態だった (図 2)。1 歳オスのうち、0%が鬣をもち、0%が泥化粧をし、50.0%が悪い栄養状態で、50.0%が普通の栄養状態で、0%が良い栄養状態だった (図 2)。

表 3. オスの 5 つの繁殖行動 (Five mating activities; 接近、追跡、囲い込み、会陰部や体への接触、マウント) とマウント行動 (Mounting activity) に対するメスの逃避反応とオスの体サイズ (Body size class; 1m, yearling male; Ym, young male; Sam, sub-adult male; Fam, full-adult male)、鬣の有無 (Mane: 0, not-exist; 1, exist)、泥化粧の有無 (Mud makeup: 0, not-exist; 1, exist)、栄養状態 (Nutritional status; bad, normal, good) との関係に関する一般化線形モデル解析における最適モデルの結果。鬣の有無と泥化粧、栄養状態は最適モデルに含まれなかった。表中の括弧内は、係数の SE を示す。

	Five mating activities	Mounting activity
AIC		
Full model	258.4	25.0
Min. AIC model	242.0	22.4
Coefficient (SE)		
Intercept	0.405 (0.234)	-0.288 (0.764)
Body size class		
1m (v.s. Fam)	-1.099 (1.219)	17.854 (3956.180)
Ym (v.s. Fam)	0.624 (0.571)	
Sam (v.s. Fam)	1.076 (0.385)	2.686 (1.294)
Mane		
Mud makeup		
Nutritional status		
bad (v.s. normal)	-0.915 (0.617)	
good (v.s. normal)	-0.584 (0.385)	

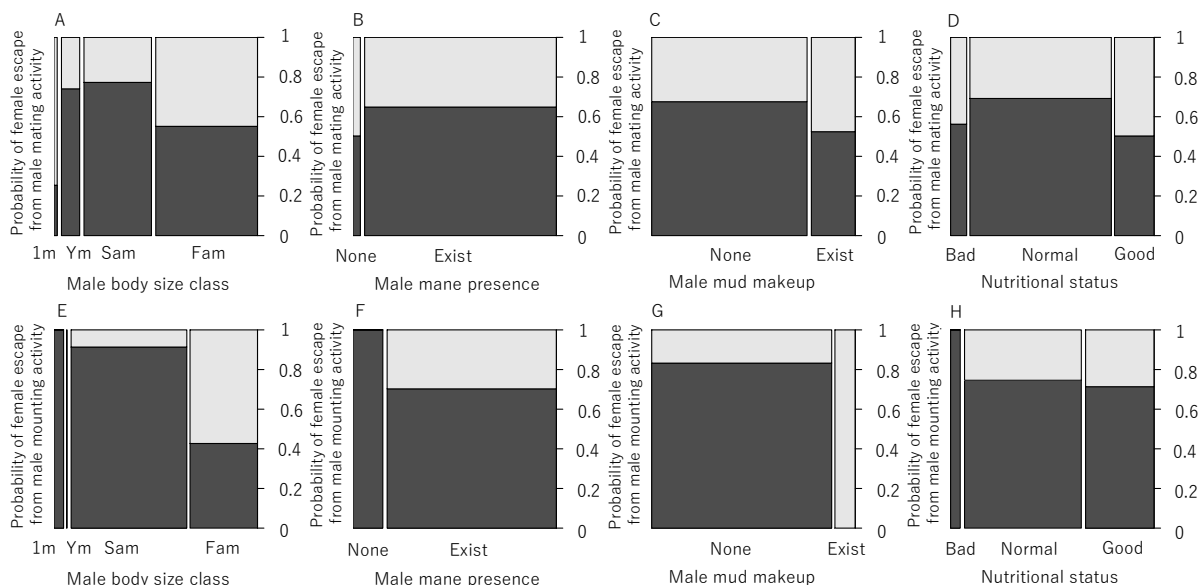


図 3. オスの繁殖行動 (5 種類) に対するメスの逃避率 (黒色) と (A) オスの体サイズクラス、(B) 鬣の有無、(C) 泥化粧の有無、(D) 栄養状態との関係、オスのマウント行動に対するメスの逃避率 (黒色) と (E) オスの体サイズクラス、(F) 鬣の有無、(G) 泥化粧の有無、(H) 栄養状態との関係。横幅はデータ数の比率、黒色棒の高さはそれぞれの比率を示す。

交尾期にオスがメスに対してする繁殖行動によってメスが逃避するかを一般化線形モデルで解析したところ、5 種類すべての繁殖行動に対しては体サイズクラスと栄養状態を説明変数とするモデルが選択された (フルモデル AIC = 257.5, 最適モデル AIC = 254.0; 表 3)。なお、逃避・無反応以外の反応はなかった。成獣オスの逃避される割合が低く (55.2%)、亜成獣オス (77.1%) と若オス (73.7%) の方がより逃避率が高くなった (図 3A)。1 歳オスでは 4 事例中 1 事例で逃避され (25.0%) 逃避率が最も低かった (図 3A)。マウント行動によってメスが逃避するかを一般化線

形モデルで解析したところ、体サイズのみを説明変数とするモデルが選択された（フルモデル AIC = 25.0, 最適モデル AIC = 22.4; 表 2）。マウント行動は、成獣オスで 7 事例、亜成獣オスで 12 事例、若オスで 0 事例、1 歳オスで 1 事例見られ、逃避率は成獣オスで 42.9% (3 事例)、亜成獣オスで 91.7% (11 事例)、1 歳オスで 100% (1 事例) だった (図 3E)。

## 考察

### メスの繁殖行動の頻度

本研究では、交尾期の発情メスと非発情メスでは繁殖行動が異なり、メスは発情することで採食または物乞い行動が減少して、逆に繁殖行動や休憩、移動時間が増加した。ラム島のアカシカ *Cervus elaphus* でもメスが発情することで、採食時間 (feeding) が大きく減少し、休憩時間 (inactive standing) や移動時間 (moving) が増加したことが示されており (Clutton-Brock et al. 1982)、本研究の結果はこれと矛盾しない。交尾期のメスの繁殖行動の割合は、非交尾期と比べてやや高くなるものの、0.2~1.1%程度で (図 1)、成獣オスの 26.7%、亜成獣オスの 14.6% に比べると著しく小さく、若オスの 4.9% や 1 歳オスの 2.3% よりも低い (西村・辻野 2020)。メスが発情によって繁殖行動を多く行うようになっても 3.9% であり、成獣オスと比べると著しく小さいことには変わりはない。さらに、ニホンジカではオスによる繁殖行動に対してメスが咬みつきや蹴りなどの積極的な反撃行動を稀に起こすことが知られているが (三浦 1980)、本研究では逃避反応以外では積極的な行動はなく、すべて無反応であった。

オスの繁殖成功は体サイズや強さ、角の大きさによってどれだけのメスと交尾できるかに依存するが、メスの繁殖成功はオスとの交尾回数ではなく、子を産み育てるメスの能力、言い換えれば栄養資源摂取と子へ資源投資するメスの能力に拠る (Clutton-Brock et al. 1982)。また、ニホンジカの交尾期においてオスの発情が 4~5 週間持続するのに対して、メスの発情は 12~13 日周期に 2~3 日しかないため (Yamauchi et al. 1997)、発情メス 1 個体あたりの発情オスの個体数は常に極端にオスに偏っている。そのためオス同士の競争などでオスが繁殖にかかる時間は長くなるが、メスの周囲には発情オスが多いので、メスが繁殖行動に費やす時間はそれほど必要ないと推測される。一方、ニホンジカが高密度で生息しているために奈良公園の下層植生は貧弱で餌資源に乏しいため、子を産み育てるための栄養資源摂取としてメスは採食と反芻に時間をかけなければならない。交尾期である 9 月~12 月にはニホンジカの主食となるシバが衰退するが (鳥居・高野 2015)、堅果や落葉広葉樹の落葉が林床に供給される (Inagaki and Kitazawa 1989)。交尾期に続く冬季にはニホンジカの餌資源となるシバや堅果類はほとんどないため、交尾期ではあるが成獣メスは 11 月上旬にリター採食の行動が最盛となる (岡崎・辻野 2020)。したがって、メスは繁殖行動の頻度が低く積極的でないと考えられる。

### メスによるオスの選択

オスによる接近・追跡・接触・囲い込み・マウントの 5 種類をまとめた繁殖行動では、メスは成獣オスと 1 歳オスから逃避しない傾向が比較的高かったが、どの体サイズクラスのオスも逃避しない場合があった (図 3A)。メスが逃避しない傾向が最も強かったのは 1 歳オスからだが、1 事例しか見られなかったマウント行動では逃避した (図 3E)。また、若オスに関してはマウント行動の事例が見られなかったので不明だが、亜成獣オスでも 1 歳オスと同様に、オスのマウント行動に対するメスの逃避率が十分高かった (91.7%; 図 3E)。哺乳類のメスが未成熟オスを交尾対象としないことは多くの哺乳類で知られており (e.g., Cox and LeBoeuf 1977)、ラム島のアカシカのメスでも若いオスとの交尾は避けられている (Gibson and Guinness 1980; Clutton-Brock et al. 1982)。マウントの観察事例数が少ない (20 事例) ので今後も検討は必要だが、ニホンジカでも、若オスと 1 歳オスの繁殖行動事例が少ないまたは逃避率が高いため、メスは若オスと 1 歳オスとの交尾を避けている可能性がある。実際、観察している中で 1 歳オスがメスから逃避されない場



面を見ていると、メスが受け入れているため逃避しないというよりは、他のメスからの接触に対する反応と似た反応であり、1歳オスからの繁殖行動を繁殖行動と認識せず、逃避行動をとらないのではないかと考えられる。

一方、成獣オスの繁殖行動に対するメスの逃避率は、亜成獣オスのそれよりも小さく、マウント行動ではその傾向が顕著であり、体の大きなオスが交尾相手としてメスに選択されていた。すなわち、体サイズがメスの交尾相手の選択の判断材料とされていることが示唆された。大きくて高齢なオスは若いオスに比べて長く生残できた実績があるので生存能力が高い質の高いオスであることを示しており、この点から体の大きい成獣オスを選んでいる可能性も考えられる。

成獣オスのすべてに鬣があることから、メスのオス選択に鬣の有無が効いている可能性は低い(図 2A)。ただし、亜成獣オスでは鬣が発達していない場合があり(図 2A)、一般化線形モデルのフルモデルでは鬣がないと逃避率が高まったため、亜成獣と成獣をメスが判別するのに鬣の有無が効いている可能性はある。成獣オスが泥化粧していた割合は 38%で、その他のオスが泥化粧していた事例は 4%しかなかった(図 2B)。さらに、マウントを試みた成獣オスで泥化粧していなかったのは 5 事例中 3 事例(逃避率 60%)でメスに逃避されたが、泥化粧していた場合は 2 事例中 2 事例(逃避率 0%)で逃避されなかったことから、最適モデルでは泥化粧の有無は説明変数として選択されなかったが、泥化粧の有無がメスによるオス選択に効いている可能性がある。マウントを試みた成獣オスの栄養状態は普通または良い状態で(図 2F)、事例数は少なかったがどちらの場合もマウント行動が成立する場合があった(栄養状態普通の逃避率 0%(2 事例中 0 事例)、栄養状態良の逃避率 60%(5 事例中 3 事例))。さらに、角が切除された状態でも体サイズがメスによるオス選択の鍵となることが示されたため、角の大きさと尖数の情報がなくとも、メスは体サイズをもとに成獣オスを見分けることができると考えられる。

以上から、交尾期・非交尾期に関わらずニホンジカのメスは主体的な繁殖行動をほとんどせず、しかも交尾に際しては交尾相手を逃避しないという受動的な方法で体サイズの大きな成獣オス、特に鬣があり泥化粧をしている栄養状態が普通以上の個体を交尾相手として選択していると考えられた。

## 謝辞

奈良教育大学の小池巧馬さん、川崎裕次朗さんには調査を補助していただいた。調査・研究をするにあたり奈良教育大学自然環境教育センターの村松大輔特任准教授、岡口晃子研究部員、三本隆行研究部員、学生の皆様には多くの助言を頂いた。ここに記してお礼申し上げる。

## 引用文献

- Akita S, Wada Y, Wada K, Torii H (2016) Variation and social influence of bowing behavior by sika deer (*Cervus nippon*). *Journal of Ethology*, 34: 89–96.
- Charlton BD, Reby D, McComb K (2007) Female red deer prefer the roars of larger males. *Biology Letters*, 3: 382–385.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD (1982) Red deer: Behavior and ecology of two sexes. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cox CR, LeBoeuf BJ (1977) Female incitation of male competition: A mechanism of mate selection. *American Naturalist*, 11: 317–335.
- Darwin C (1871) The descent of man, and selection in relation to sex. John Murray, London.
- 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.

- Gibson RM, Guinness FE (1980) Differential reproductive success in red deer stags. *Journal of Animal Ecology*, 49: 199–208.
- Inagaki A, Kitazawa Y (1989) Difference between litterfall in a climax and in a secondary forest in the warm temperate forest zone of Northern Kyushu. *Journal of UOEH*, 11: 247–259.
- Jennions MD, Petrie M (1997) Variation in mate choice and mating preferences: A review of causes and consequences. *Biological Reviews*, 72: 283–327.
- McElligott AG, Gammell MP, Harty HC, Pains 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.
- 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, Springer.
- 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.
- 三浦 慎悟 (1980) 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.
- 奈良公園史編集委員会 (1982) 奈良公園史 (自然編) . 奈良県.
- 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.
- 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: 181–189.
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reby D, McComb (2003) Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour*, 65: 519–530.
- 佐藤 千尋, 大川 智也, 鹿島 惇平, 米地 梨紗子, 糟屋 奈津実, 黒澤 亮, 松林 尚志 (2019) 神奈川県東丹沢地域における中大型哺乳類のヌタ場利用. *哺乳類科学*, 59: 37–48.
- 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.
- 鳥居 春己, 高野 彩子 (2015) 高密度にニホンジカ (*Cervus nippon*) が生息する奈良公園における芝地植生の生産量. 奈良教育大学自然環境教育センター紀要, (16): 38–42.
- 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, Springer.
- 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.
- Yamauchi K, Hamasaki S, Takeuchi Y, Mori Y (1997) Assessment of reproductive status of sika deer by fecal steroid analysis. *Journal of Reproduction and Development*, 43: 221–226.