

学位論文題名

Reproduction and Habitat Use of Sika
Deer under Food Limitation

(餌制限下におけるニホンジカの繁殖と空間利用)

学位論文内容の要旨

餌制限下におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) のメスの繁殖成績とオスによる交尾戦術、および条件依存的な個体 (群) 指標として角の対称性について、1992年~1997年に洞爺湖中島において研究をおこなった。本研究は、センサスと個体追跡による観察、ラジオテレメトリー、捕獲 (北海道環境科学研究センターにより実施された) 個体と自然死亡による死体の計測データに基づく。本調査地のシカ個体群は1957~1965年の間に導入された3個体に由来し、爆発的増加を経て1983年に最大個体数299頭に達し、餌不足により1984年の春に崩壊した。崩壊の後は比較的ゆるやかな変動 (150~200頭) を示し、環境収容力限界で個体数を維持していると考えられている。本調査地には捕食者はおらず、鳥獣保護区なので狩猟も行われていないため、餌条件が制限された野外実験個体群として位置づけられる。本論文では、まず個体群の構成から本個体群が繁殖率の低い低質個体群であることを示す。次に餌の分布と利用について述べ、これがシカの群れの分布に及ぼす影響について考察する。次に、識別個体の追跡から雌の繁殖成績とその成否の要因について示し、低質個体群における繁殖率の低下の様式を示す。また、雌の分布とオスの行動パターンから予測された、これまでに報告例のないニホンジカの交尾システムを示す。最後に、条件依存的個体 (群) 指標として、角の左右対称性について述べる。

調査期間中の個体群構成は100成メスあたり子数約23、オス数78となった。子連れ率は崩壊当時より回復がみられるが、良好な餌条件下にある北海道東部と比べると低かった。

宮木ら (1995) は中島のシカによる餌植物の利用可能性を調べ、シカが一年を通して落葉に依存していることを示唆した。本研究において、地上2m前後にある広葉樹の小枝には樹種を問わず食痕がみられた。自然死亡個体の胃内容物は季節によらずほとんどの例で落葉広葉樹の葉が60~90%を占め、宮木ら (1995) の予想が支持された。この他、秋期に堅果類、冬期にハイイヌガヤの葉が多く、草本類は一年を通して少なかった。一方、大島中央部の開放草地は餌場として利用されたが、草本生産量が最大になる夏でも草地でのシカの採食時間は1日4時間程度しかなく、行動パターンからも森林内での採食が大きな割合を占めると考えられた。調査地はほぼ全域が落葉樹広葉樹林に覆われているため、餌は広く散在的に分布していると考えられた。また広葉樹の落葉がシカに食い尽くされることはなく、餌制限は質的なものであると考えられた。採食努力を反映する歯の磨滅速度は、崩壊前に回収された死体に比べて増加しており、餌の質的な低下が示唆された。

群れ構成は夏に単独、積雪期に大きくなる傾向がみられた。発情期には成オスと成メスからなる混群の割合が増加したが、メス (子を含む) 群が30%程度みられた。島内で比較的高密度な地域におけるシカの分布について、斜面方位、斜度、樹冠被度ハイイヌガヤの容積指標を説明変数とした重回帰分析の結果、積雪期にメスが南向き斜面を選択している傾向が示されたが、他

の時期には明瞭な環境選好性は認められなかった。これらは餌の散在的分布を反映しているものと考えられた。一方オスの分布は発情期にのみメスの分布との相関がみられた。テレメトリー調査と弁天観音島における標識個体の動向は、個体レベルではオスメスとも定着的であることが示唆された。

出産時期や枝角周期に遅れと期間の拡大がみられた。標識メスの追跡の結果、3才で子連れした（以下成功）メスは確認されず、有効な初産齢は4才以上であると考えられた。また、個体レベルの観察年あたり子連れ率は個体間でばらつきが大きく、栄養状態指数により差異がみられた。成功したメスは失敗したメスより後足長、体重とも大きかったが、後足長よりも体重で個体差が大きかった。さらに、成功メスは失敗メスより行動圏が一年を通じて小さい傾向にあった。餌制限は成長と生活史周期を遅らせ、体サイズ、繁殖成績の変異を拡大することが示された。餌制限下における繁殖率の低下は、初産年齢の上昇（性成熟の遅延）と、成熟後の繁殖個体の減少という2つの効果によるものと考えられた。また栄養状態などの変異は、餌の分布、行動圏、定着性などから、採食行動の個体変異が影響していると考えられた。

発情期のオスの行動圏は体重と正の相関があった。大型オスは小型オスよりも社会的には優位であり、接近できたメス数も多かったが、接近できたメスを放棄する場合は頻りに観察された。出産時期の範囲からメスの発情時期にも幅があるとすると、交尾を受け入れる発情メスは空間的・時間的に分散していると考えられる。社会的に優位な大きなオスは発情メスを探し、劣位なオスは少数のメスに追従して発情をまつような、社会的順位に関連した交尾戦術をとっている可能性が示唆された。これは、これまでニホンジカにおいて報告されている優位なオスがterritorialで劣位なオスがあぶれオス群を形成する交尾システムとは異なっている。良好な餌条件下にある北海道東部ではハレムの観察例があることから、繁殖システムは、メスの分布を介して間接的に餌制限の影響を受けていると考えられる。

生体および死体の角長の左右差の絶対値 $|R-L|$ は、antisymmetry型の分布を示した。生体においてのみ角長 $(R+L)/2$ と $|R-L|$ は正の相関がみられた。また、生体と死体との間で、角長 $(R+L)/2$ には差がなかったが、相対的な左右差 $2*|R-L|/(R+L)$ には有意な差が認められた。生体の観察では、相対的に栄養状態の良好な個体では枝数の非対称な個体の割合が低かった。角は毎年生え替わり、死体はより多くのストレスがかかった結果を反映していると考えられることから、角の形成には対称性よりも長さを優先させ、ストレスに対して対称性は感受性が強く、角の対称性はコンディション依存型のantisymmetryに近いと考えられた。また生体、死体両方において、枝数の非対称な角で角長の左右差が大きかったことから、枝数の左右差は角長の左右差を反映していると考えられた。したがって、枝数による角の対称性の評価により、野外個体群における個体または生息条件の質の指標として有効である可能性が示唆された。

学位論文審査の要旨

主査 教授 東 正 剛
副査 教授 岩 熊 敏 夫
副査 教授 木 村 正 人
副査 教授 大 泰 司 紀 之 (獣医学研究科)

学位論文題名

Reproduction and Habitat Use of Sika Deer under Food Limitation

(餌制限下におけるニホンジカの繁殖と空間利用)

洞爺湖・中島のエゾシカ（ニホンジカの1亜種）個体群は1980年代前半に個体数の急激な増加と、それに伴う餌資源の枯渇によるクラッシュを引き起こして以来、常時餌不足の状態にある。本研究は、そのような餌不足下でのエゾシカの繁殖行動と生息地利用を明らかにしようとするものである。

論文のResults は4節から成っている。第1節は個体群構成を扱っており、餌不足にもかかわらず子供の生存率が比較的高いという極めて興味深い結果を得ている。また死体の切歯および臼歯を利用して再構成した1992年時の年齢構成には1984年に生じたクラッシュの影響が明瞭に表れており、この方法の有効性を暗示している。

第2節では死体の胃内容物分析、食痕調査、摂食目撃などに基づく食性調査結果をまとめている。その結果、1980年代初期と比較して食性が大きく変化しており、草本類は少なくほとんど広葉樹の落葉に依存していることを明らかにした。これはニホンジカでは初めての報告であり、注目に値する。また、臼歯高の測定結果から近年特に歯の磨耗速度が増していることを示し、餌制限が量的にだけでなく質的にも進行していることを明らかにした。さらに興味深いのは、深雪が落葉摂食を妨げるため、積雪量よりもむしろ深雪期間の長さが樹皮剥ぎによる林木被害と相関することを明らかにしたことである。これは、北海道東部域でも問題となっているエゾシカによる森林被害を考える上で示唆に富む結果である。

第3節ではルートセンサス、テレメトリー装着個体の追跡などによる行動圏の調査結果を取り上げている。落葉への食性の変化は、特に雌が森林内で行動する機会を増やし、そのグループサイズを減少させた。このことが雄のハレム形成を困難にし、他地域のニホンジカではみられないほど大きな行動圏をつくらせている。このように、食性の変化→森林への依存度の増大→雌のグループサイズの減少→雄のハレムの崩壊と行動圏の拡大という

一連の関係をこれほど明瞭に示した例は少ない。

第4節では雌雄の繁殖成功を特に齢と体サイズの面から分析している。北海道東部域のエゾシカでは2歳雌の繁殖成功が数多く確認されているが、中島では8歳以前の雌の繁殖成功例は確認されなかった。3歳の死亡雌で妊娠が一例確認されているので若齢での繁殖も可能と思われるが、餌制限下で繁殖開始の平均年齢がかなり遅くなっているのは事実のようである。しかし、その分高齢まで繁殖活動を行っており、生涯産仔数は他の個体群に比べてもあまり低下しているようには思われぬ。この知見はニホンジカでは初めての報告である。また、成熟雌の繁殖成功は前年夏の体重と深く関わっており、前年十分に栄養を蓄積できた雌が翌年子供を産む可能性が高いことを、捕獲個体の体重測定とマーク個体の追跡結果から明らかにしている。このように、多数のマーク個体を数年にわたって追跡し繁殖成功度を明らかにした例はイギリスでのアカシカの研究を除くと見当たらない。

雄の繁殖成功は体サイズと関係しており、雌への接近は大型雄ほど成功しやすい。しかし、雌に拒絶された場合、大型雄はすぐに諦めて他の成熟雌を探索しはじめるが、中型雄は比較的しつこく同一雌を追いかける。このことは雄の中でも体サイズなどの条件によって繁殖戦略が分化していることを示している。また、雄の角の長さや分枝数の左右非対称性分析結果から、角の分枝数非対称性が個体や個体群の健康度を示す指数となりうることを示唆しており、野生生物管理の面から興味深い知見として評価に値する。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また申請者が研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程における研鑽や取得単位数なども併せ、博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。