書評

『ニホンカモシカ―行動と生態』

落合啓二 著

東京大学出版会 2016年7月刊 5300円(税別)
(276ページ)

東京大学出版会は、『日本のクマ』(坪田敏男・山崎晃司編, 2011)を皮切りに、『日本の外来哺乳類』(山田文雄ほか編, 2011), 『日本の犬』(菊水健史ほか, 2015), 『日本のネズミ』(本川雅治編, 2016)と続く『日本の〇〇』と題する日本の哺乳類シリーズを刊行し、じつは評者も『日本のサル』(辻大和・中川尚史編, 準備中)の刊行に向けた作業の真っただ中にある。一方、本書はそのタイトルに表れているように先のシリーズとは別物である。あえて別物としたのは、評者の憶測では、同シリーズは大勢の執筆者によるいわゆる編集本であるのに対して、本書が落合啓二氏の単著であるためである。専門分野が細分化した昨今にあって単独で果敢にも目指した高みは、ニホンカモシカの「モノグラフ」を提供することであった。副題にも反映されているとおり、行動や生態が中心ではあるが、分布、形態、遺伝的変異、分類上の位置、日本列島への移入経路についても、最新の知見に基づき、しかも非常に丁寧に文献を引用しながら紹介されている。以下に、章と節の見出しを列記することで、その「モノグラフ」感を示しておこう。

第1章「カモシカに魅かれて」(1.1 カモシカとの出会い, 1.2 研究のはじまり), 第2章「カモシカという動物」(2.1 ニホンカモシカ入門, 2.2 カモシカの分類と起源), 第3章「行動」(3.1 非社会行動, 3.2 社会行動, 3.3 音声), 第4章「縄張り性」とつがい関係」(4.1 グルーピング, 4.2 行動圏, 4.3 縄張り性, 4.4 つがい関係), 第5章「子の独立」(5.1 母子関係, 5.2 成獣オスと子の関係, 5.3 子の分散), 第6章「食性と栄養」(6.1 食性紹介に先立ち, 6.2 カモシカの食性, 6.3 食物の栄養価), 第7章「カモシカと生息環境の関係」(7.1 採食の影響と生息地利用, 7.2 生息密度, 植生, 食物量の関係, 7.3 3地域の比較研究, 7.4 環境収容力), 第8章「個体史研究」(8.1 個体ベースの長期研究, 8.2 メスカモシカの繁殖成功度), 第9章「カモシカの保全」(9.1 カモシカ問題, 9.2 カモシカによる被害, 9.3 カモシカを脅かすもの, 9.4 カモシカ保全の今後)

さて、なぜ評者がニホンカモシカの「モノグラフ」たる本書の書評を『霊長類研究』に書く気になったのか。それは本書のもうひとつの目的にある。ここは大切なところなので、「はじめに」から著者の言葉をそのまま抜き書きする。「下北半島において40年間継続してきた私のカモシカ研究の成果を集大成し、みなさんに広

く紹介することである。本研究は「野外研究」「行動の直接観察」「個体識別」「長期研究」といった点で特徴づけられる。わが国の野生動物では、このような手法による研究はニホンザル以外では少なく、宮城県金華山島のニホンジカや奈良公園のムササビなどの例があるにすぎない。そのため、このような手法による研究の実践例として本書が野生動物の研究をこころざす若者にとって手引きの一つとなれば幸いである(傍点は評者)。

1975年の夏、当時大学1年生の若者であった著者は、初めて下北半島の脇野沢でカモシカと出会い、当時の愛読書『高崎山のサル』(伊谷, 1954)に誘われるように、「日本の霊長類学のお家芸である(p.5)」「個体識別と識別個体の長期観察(p.5)」により、カモシカの社会構造の解明を第一の目的として研究を始めたという。それからなんと40年である。「おわりに」によれば、うち7年間は奥様が個体識別に協力されたとのことであるが、それ以外は基本、ひとりでなんと合計118頭を識別した。本書のカバーには裏表合わせてうち60頭の顔写真がそれぞれの個体名とともに印刷されていることから、個体識別に対する並々ならぬこだわりがうかがえる。

日本の霊長類学が世界に誇る野生チンパンジーの長期継続調査地タンザニア・マハレが昨年50周年を迎えたのは記憶に新しい。開拓者である故西田利貞氏からリーダーを引き継いだ中村美知夫氏による記念シンポジウム『野生チンパンジー学の50年』での講演「マハレでのチンパンジー研究の50年―長期研究で明らかになったもの」でも、大勢のチンパンジーの顔写真が紹介され印象深く記憶に残っている。彼は50年の歴史のうちの約5分の2しか知らないという。西田氏でさえ没年まで数えてもマハレでのチンパンジー調査歴は46年(中村, 2015)。個体識別を40年継続するのは、お家芸であるはずの日本の霊長類学でもなかなか真似のできない偉業なのである。

そこで以下では、長期間継続したからこそ成し得た成果に主に焦点を当てて紹介することで、本家である日本の霊長類研究者が今一度、個体識別に基づく長期継続調査の重要性を再認識することを意図した。

なんといっても圧巻なのは、縄張りの変遷である(4.3節)。ニホンカモシカは、雌雄とも単独生活であり、それぞれが縄張りを持つ。1976-2000年の24年間に観察した縄張り個体は、メス15頭とオス11頭。新たな縄張りの確立も16例確認されたという。調査地域内で生まれ育った個体、調査地域外から移入してきた個体、調査地域内で行動圏を移した縄張り個体、それぞれによるものであった。一方、保持していた縄張りを失った例は17例確認された。個体の消失、明らかな死亡、調査地域内外への行動圏の移動、それぞれによるものであった。縄張りメスでは、のべ117年・頭の観察の

中で10回の縄張り喪失が記録された。他方、縄張りオスではのべ87年・頭に7回の喪失であった。最も長く縄張りを保持した例はメスのタマサブロウで17年、オスではマカナの18年間であった。さらっとエッセンスを書いたが、想像していただきたい。「調査地域外から移入して来た個体」と言い切れるということは、調査地域内の個体はすべて識別しているからこそである。逆に、調査地域外でも行動圏の移動を押さえている個体がいることも驚きである。さらに、満1歳になると雌雄とも母親と別行動をとるようになるのだが(5.1節)、遅くともそれまでに個体識別ができていないと「調査地域内で生まれ育った個体」が新しく縄張りを確立したと言えない。

縄張りの変遷は、同時につがい関係の変遷も明らかにしてくれる(4.4節)。カモシカでは同性同士の縄張りとはほとんど重複しないが、異性間は大しく重複する。さらに、縄張りが大きく重複する雌雄はつがい関係と認められることになる。下北では一夫一妻が71.3%を占めるが、一夫二妻が25.0%、一夫三妻も3.8%あった。つがいの維持期間は平均4.6年 $\pm$ 2.9年で、最長はマカナ(♂)とタマサブロウ(♀)の15年間だそうである。

ところで、非常に稀な一夫三妻の事例は、そのタマサブロウの娘ヒデがタマサブロウとその隣接縄張りメス(カイコ)の間に割り込む形で縄張りを確立した結果、マカナがこの3頭のメスとつがい関係を形成したというものだった。そう、父娘がつがい関係にあるような記述であったが、ここではそのことについては全く触れてはおらずずっと気になっていた。その疑問についての答えは次章最後の節(5.3)にあった。下北では観察された97のつがい関係のうち3頭のメスが関わるのべ10例(10.3%)のつがい関係が父娘(ただし、遺伝的な父性が確認されているわけではない)で形成され、うち6例が出産に至っているという。この3頭のうち1頭は先のヒデであるが、ほかの2頭はいずれも母親の消失に伴って出生地に居残った結果、父とつがい関係を形成するに至っている。

長期継続調査の意義は、稀にしか起こらない事例を拾い上げることにもある。ひとつ例を挙げよう。下北では、非縄張り成獣が縄張り成獣100頭に対し2頭の割合で存在した(4.3節)。非縄張り成獣には、調査地域外から調査地域内に移入してきた個体、および調査地内で縄張りを保持したのち縄張りを失った高齢個体が存在した。前者のうち若齢オスは先住縄張りオスとの争いを経て数ヵ月後に自ら縄張りを確立できたが、壮齢オスは先住縄張りオスから激しい追いかけを受け3ヵ月後にその死体が確認され、壮齢メスは調査地域内に約1ヵ月滞在したが、その後姿を消した。後者のうちメスは13年間、2頭のオスはそれぞれ7年間と18年間縄張りを保持した後に失い、死亡するまでの半年か

ら1年間かつての縄張りの一部ないし近接地域で非縄張り成獣として生息した。縄張りを失ったこれらの高齢個体は狭い行動圏を同性縄張り個体と重複させ、縄張り個体と出会うと激しい追いかけを受けたという。

さて、章の題目からして個体識別に基づく長期継続調査の成果であると分かるのが、第8章「個体史研究」である。ここで紹介されるのがメスの生涯繁殖成功度である(8.2節)。下北で出生から死亡するまで観察されたメスが13頭。初産年齢(3歳)前から死亡するまで観察されたメス2頭を加えた合計15頭の生涯繁殖成功度(1歳まで生残した子の数)は、 2.4 ± 3.5 頭だった。この15頭は生後1年未満で死亡した8頭と、成獣に成長して縄張り個体となった7頭からなる。生後1年未満で死亡した8頭はもちろん、縄張りを持てた個体でも1頭は1歳以上まで育った子を持てなかった。縄張り個体となった7頭の生涯繁殖成功度は 5.1 ± 3.6 頭、その範囲は0~10頭と個体変異の幅は大きかった。

そしてじつに面白いのが、この変異は縄張り個体が入れ替わっても認められることから、個体の資質というより縄張りとしている場所の生息地としての質に起因しているというのである。生息地の質を2つの指標で計測した。ひとつは、食物の量の代替指標としての、方形区内の(主要)採食対象種の低木層木本類の根元断面積の密度であり、もうひとつは食物の質の代替指標としての糞中窒素量である。地区毎の縄張りを構成しているメスの繁殖成功度は、地区毎のいずれの指標とも正の相関を示した。

長期調査を時間に沿った変遷という縦糸だとすると、本書に地域変異という横糸を与えることに多大な貢献をしているもうひとつの個体識別に基づく長期継続調査がある。1979-1985年の7年間にわたる岸元良輔氏による秋田県仁別での調査である。調査年数は下北には遠く及ばないが、1年当たりの調査日数でいえば平均151日と、下北の平均32日に比べてその「濃密さが際立つ」(p.73)。下北に比べて仁別はオスの数が多いために、オス同士の競争が激しく、それがゆえに縄張り保持期間がメスに比べオスが短かったり、つがいの入れ替わりの頻度が高いことなどを除けば、結果は似通っており、互いが導いた結果の信頼性を高めている。

しかし、いずれの地域も落葉広葉樹林帯に属しており、広い意味では同じ植生帯である。ニホンザルでは、常緑広葉樹林の屋久島低地と落葉広葉樹林帯の金華山島に生息する純野生群を比較することによって、生態学的側面のみならず社会学的側面でも様々な違いが見出され、『Primates』の特集号としてまとめて発表された(例えば、Nakagawa, 1998)。西日本の常緑広葉樹林帯は古くから人為によってカモシカが分布縮小した歴史を持ち、中国地方では絶滅し、四国・九州も「絶滅のおそれのある地域個体群」となっている。困難であ

るのは承知の上ではあるが、今後常緑広葉樹林帯での
 個体識別に基づく長期継続調査を始める若者が出てく
 れば、様々な側面で地域変異も見つかってくるのでは
 ないだろうか。そして、著者も課題として挙げたカモ
 シカの分布と落葉広葉樹林が特異的に結びついている
 のか否か (p.17) にも回答が得られることが期待される。

最後に、本書を読み終えた今から、評者が密かに楽
 しもうと思っていることをお教えしよう。カバーに印
 刷された 60 頭の個体名入りの顔写真と本文の母子、父
 子の記述を参照しながら、どれほど顔が似ているかを
 チェックすることである。拙共著 (井上ほか, 2013)
 のカバーでは、表では嵐山のニホンザルの、裏では金
 華山島のニホンジカの母娘ペア当てクイズが楽しめる
 仕掛けになっているのだが、サルは正答できてもシカ
 はなかなかできない。カモシカではどうだろう。

引用文献

- 井上英治, 中川尚史, 南正人. 2013: 野生動物の行動観察法—
 実践 日本の哺乳類学. 東京大学出版会, 東京.
 伊谷純一郎. 1954: 高崎山のサル (今西錦司編「日本動物記 2」).
 光文社, 東京.
 菊水健史, 永澤美保, 外池亜紀子, 黒井眞器. 2015: 日本の犬
 一人とともに生きる. 東京大学出版会, 東京.
 本川雅治 (編). 2016: 日本のネズミ. 東京大学出版会, 東京.
 Nakagawa N 1998: Ecological determinants of the behavior and
 social structure of Japanese monkeys; a synthesis. *Primates* 39:
 375-383.
 中村美知夫. 2015: 「サル学」の系譜—人とチンパンジーの 50 年.
 中央公論社, 東京.
 坪田敏男, 山崎晃司 (編). 2013: 日本のクマーヒグマとツキ
 ノワグマの生態. 東京大学出版会, 東京.
 山田文雄, 池田透, 小倉剛 (編). 2011: 日本の外来哺乳類—
 管理戦略と生態系保全. 東京大学出版会, 東京.

(京都大学大学院理学研究科 中川尚史 :
 nakagawa@jinrui.zool.kyoto-u.ac.jp)