関西自然保護機構会報 20（2）：59－66, 1998

原　著

奈良公園のニホンジカにおけるアログルーミング

奈良女子大学人間文化研究科　山　田　美　樹
奈良女子大学理学部　浦　部　美　佐　子

ALLOGROOMING OF SIKA DEER *CERVUS NIPPON* IN NARA PARK

Miki YAMADA　*Graduate school of Human Culture, Nara Women's University*
Misako URABE　*Faculty of Science, Nara Women's University*

はじめに

奈良公園のニホンジカ *Cervus nippon* は，昭和32年国の天然記念物に指定され，都市公園に住む野生シカとして多くの人に親しまれている。餌付けされているなど，純野生の状態ではないが，観察が容易である利点を活かし，自然状態では観察の難しいニホンジカの行動，特にアログルーミングに注目して研究を行った。

グルーミングは本来体を清潔に保つ機能を持つと考えられる行動であるが，アログルーミングは社会関係としても重要であり，親和的行動としてとらえられている。アログルーミングの機能は霊長類で詳しく研究されており，社会的つながりの維持・発展，コミュニケーション，気持ちを落ち着かせる働きなどの社会的意義を持つと考えられている（Terry, 1970；Mckenna, 1978；Muroyama, 1991）。

シカ類においてはグルーミングの研究例は少ないが，よくグルーミングを行う個体と行わない個体との個体差や順位・性別・年齢とグルーミング頻度の関係などについて研究されている（Hall, 1983）。しかし，グルーミング発生の原因や，その文脈については調べられていない。そこで本研究では，グルーミングの継続時間，前後行動などに注目し，実行者とその受容者の性別，年齢の違いによる差の有無を調べ，そこからニホンジカのアログルーミングの社会的な意味を考察することを目的とした。

本研究を行うにあたり，適切な御指導，御助言を頂いた，和田恵次教授，名越誠教授，奈良女子大学理学部生物科学科集団機能学分野の学生諸氏に心より感謝の意を表する。

材料と方法

奈良公園では，東西約2 km，南北約1.5 kmにわたって広がる地域に，奈良のシカ愛護会の調査によるとオス275，メス686，仔ジカ214頭のニホンジカが生息している（図1）。シカは，基本的に自由に暮らしているが，奈良のシカ愛護会によって管理されており，妊娠した雌ジカは5～6月に捕獲され，公園内の放柵場（鹿園）内で出産し，7月頃親子とも公園内へ放される。雄ジカは角きりのため，9～10月に捕獲されている。また，病気やけがをした個体は，その都度鹿園内に収容される。ほとんどのシカは人に馴れており，観光客や周辺の住民によって餌付けされている。

調査は，奈良公園内の大仏池，浮見堂，白馬，興福寺の4ヵ所で，1997年4月8日から11月

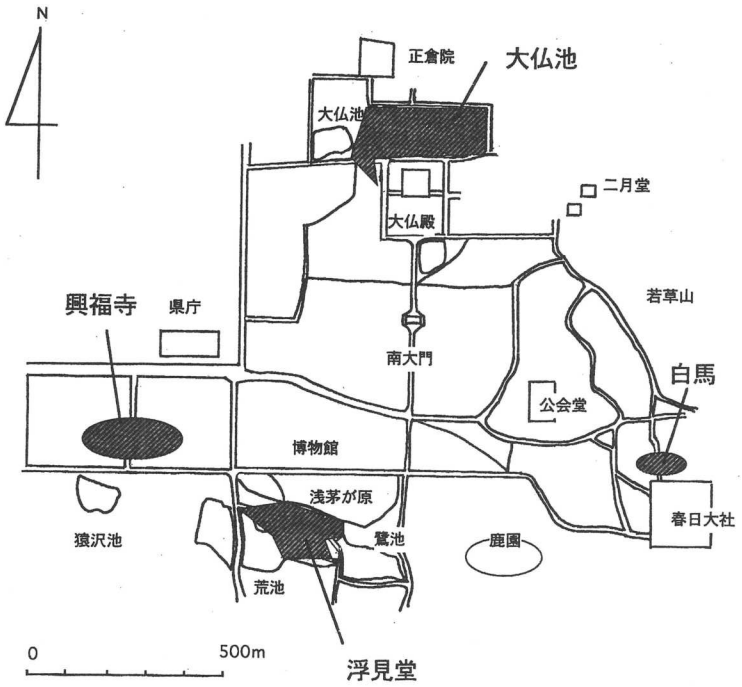


図1　奈良公園の地図．調査区域を斜線で示す．

27日までの間に112日間行った。観察時間は午前9時から午後3時までとし，4ヶ所の調査地域間で，観察時間帯による差が生じないように配慮し，日によって観察場所をまわる順番を変えた。また，三浦（1980）を参考に，オスの形態・行動・社会的変化を基に，4月8日から8月31日までを非発情期，9月1日から11月27日までを発情期とした。ただし，興福寺では，発情期にほとんどシカが見かけられなくなったため，非発情期のみ調査を行った。総観察時間は578時間である。

シカは三浦（1980）を参考に，性別・体格・角の形状により，以下の5つのクラスに分類した。

成♂：大型または中型で，3叉4尖から1叉2尖の角を持ち，2歳以上と推定される個体。

当歳♂：小型で，1尖の角をもち，月齢は12～24ヵ月と推定される個体。

成♀：大型または中型で，2歳以上と推定される個体。

当歳♀：小型で，月齢は12～24ヵ月と推定される個体。

仔ジカ：生後1年以内の個体で，5月31日までは1996年生まれ，6月1日以降は1997年生まれのもの。なお，1997年生まれの仔ジカは，鹿園の外で生まれたものが5月27日に初めて目撃された。

調査は，それぞれの地域でシカの群れを観察し，アログルーミングが起こるとそのペアに注目し，ペアの組み合わせ，継続時間，直前直後の行動を記録した。グルーミングは，相手の体に一度口を付けてから離すまでを1回とし，グルーミングを行う方をgroomer，グルーミングされる方をgroomeeとした。

グルーミングが開始されるときの状況により，自発グルーミングと催促グルーミングを区別した。自発グルーミングとは，グルーミングが開始される直前に，groomerがgroomeeに近寄ったり，

においをかぐなどの行動がみられる場合である。催促グルーミングとは，groomeeが相手の顔の前に，首や顔を突き出す，おじぎをする，groomerの体に顔をこすりつけるのいずれかの行動をとり，それに続いてグルーミングがみられる場合である。

また，グルーミング終了時の状況により，groomerの方からgroomeeの体から口を離すことによってグルーミングを終了する場合をgroomer終，groomeeの方から体を離すことによってグルーミングを終了ずる場合をgroomee終とした。

グルーミング後の行動カテゴリーは以下のように設けた。

1. セルフグルーミング

自分の口や足で，自分の体をなめたりひっかいたりして行うグルーミング。

2. 移動

自分から移動していく自発移動や，他個体の移動についていく追従移動を含む。

3. 採食

草，葉，実などを食べる行動。

4. 警戒

明確な対象のない周囲への警戒。周りを見回す。

5. 座る

その場に座る場合。

6. 社会的行動

引き続きグルーミングをする，される，催促をする，される，攻撃行動などの社会的な相互干渉が明らかなもの。

7. 他からの影響

餌やり，人の接近や物音などにより，警戒や移動が起こり，グルーミングを終了した場合。または他のシカの割り込みによって終了した場合。

8. その他

以上のどのカテゴリーにも含まれない行動。または，不明のもの。

解析に用いたデータは，グルーミングの開始と終了，及び継続時間については，成♀同士，成♂同士，成♀と成♂の間で行われたグルーミングのデータのみを用いた。グルーミング後の行動については，全ての組み合わせを用いた。

結　果

グルーミングの開始と終了，継続時間

表1に，groomerの性別にみた，グルーミングの開始と終了における自発，催促の頻度を示した。グルーミングの開始の83%，終了の96%がgroomer側から行われていた。また，非発情期，発情期を通して，開始における自発と催促の比率，また終了におけるgroomer終とgroomee終の比率に性差はない（G検定，n.s.）。

表2に，groomeeの性別にみたグルーミング

表1　groomerの性別にみたグルーミングの開始と終了の観察回数.

		開始		終了	
	groomerの性	自発	催促	groomer終	groomee終
非発情期	成♂	39	7	44	2
	成♀	421	89	489	21
	G-test	n.s.		n.s.	
発情期	成♂	14	2	15	1
	成♀	269	67	327	9
	G-test	n.s.		n.s.	

表2 groomeeの性別にみたグルーミングの開始と終了の観察回数.

		開始		終了	
	groomeeの性	自発	催促	groomer終	groomee終
非発情期	成♂	78	16	84	5
	成♀	372	76	431	17
	G-test	n.s.		n.s.	
発情期	成♂	36	27	61	2
	成♀	245	41	279	7
	G-test	$p<0.05$		n.s.	

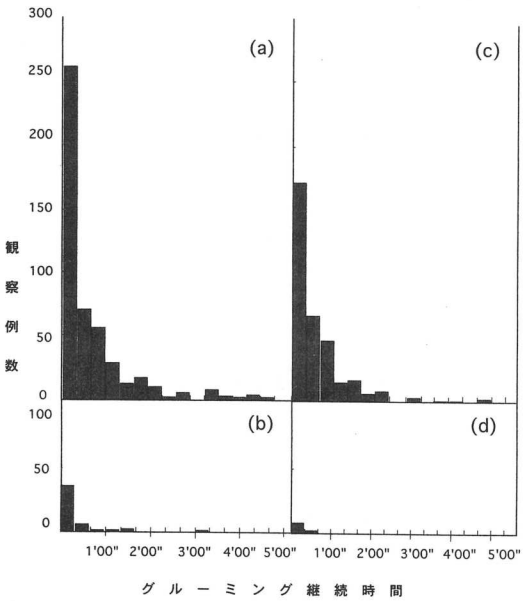


図2 groomerの性別に見たグルーミング継続時間. groomeeは成♀または成♂の場合に限る. (a)非発情期, groomer成♀の場合. (b)非発情期, groomer成♂の場合. (c)発情期, groomer成♀の場合. (d)発情期, groomer成♂の場合. U検定; (a) - (b), $p<0.05$.

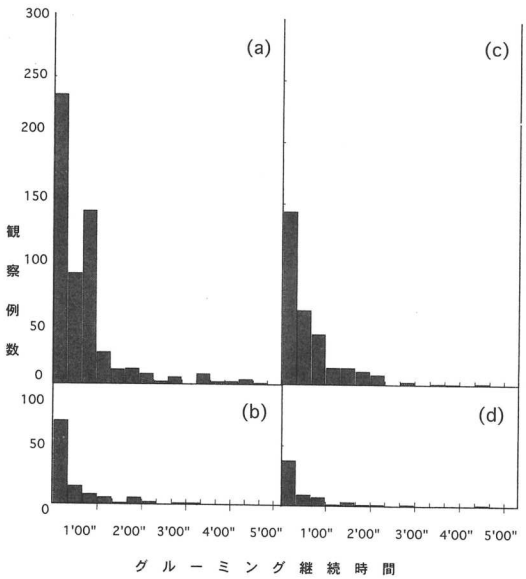


図3 groomeeの性別に見たグルーミング継続時間. groomerは成♀または成♂の場合に限る. (a)非発情期, groomee成♀の場合. (b)非発情期, groomee成♂の場合. (c)発情期, groomee成♀の場合. (d)発情期, groomee成♂の場合. U検定; (a) - (b), n.s.; (c) - (d), n.s.

の開始と終了を示した。発情期のグルーミングの開始においては, groomeeが成♀の場合よりも成♂の場合に, 催促の比率が有意に高かった (G検定, $p<0.05$)。それ以外においては, 表1同様, 開始における自発と催促の比率, また, 終了におけるgroomer終とgroomee終の比率に差はない (G検定, n.s.)。

groomerの性別にみたグルーミング継続時間の分布を図2に示した。非発情期においては, groomerが成♀の時の方が, 成♂の時よりもグルーミング継続時間が長くなる傾向があった (図2 (a) - (b); U検定, $p<0.05$)。発情期において

は，♂のグルーミングの例数が極端に少ないため，検定不能であった。

また，groomee の性が変っても，非発情期，発情期ともに，グルーミング継続時間に違いはなかった（図3(a)-(b)，(c)-(d)；U検定，n.s.)。

次に，自発グルーミングと催促グルーミングの継続時間を，groomer が成♀の場合に限って比較した。成♀から成♀のグルーミングにおいては，非発情期・発情期ともに，催促によって開始したときのほうが，有意に時間が短かった（図4(a)-(b)，(c)-(d)；U検定，$p < 0.05$)。一方，成♀から成♂へのグルーミングにおいては，非発情期には図4と同様に，催促による開始の方が時間が有意に短かったが，(図5(a)-(b)；U検定，$p < 0.05$)，発情期には有意差はなかった（図5(c)-(d)；U検定，n.s.)。成♂が groomer の場合は，例数が少なく，比較できなかった。

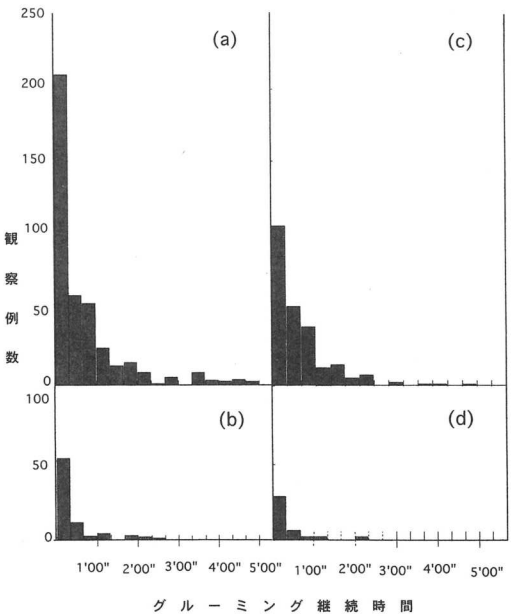


図4 成♀→成♀における，自発グルーミング，催促グルーミングの継続時間．(a)非発情期，自発グルーミング．(b)非発情期，催促グルーミング．(c)発情期，自発グルーミング．(d)発情期，催促グルーミング．U検定；(a)-(b)，$p < 0.05$；(c)-(d)，$p < 0.05$.

グルーミング直後の行動

groomer のグルーミング直後の行動は，発情期・非発情期を通して，セルフグルーミングおよび移動が多い（表3)。また，groomee は，セルフグルーミングおよび社会的行動が多かった（表3)。社会行動の中では，引き続きグルーミングされる割合が最も多かった。さらに，groomer，groomee 共に，セルフグルーミングの割合が非発情期のほうが高い傾向にあった（表3)。なお，groomer，groomee が交代する相互グルーミングはごく稀であった。

成♀から仔ジカへのグルーミング

表4に成♀から1997年生まれの仔ジカへのグルーミングにおける，成♀のグルーミング直後の行動を月別に示した。この成♀は母親でないメスのこともありうる（井上・川道，1976)。行動のパターンは，表3のものの他に，成♀の「授乳」，

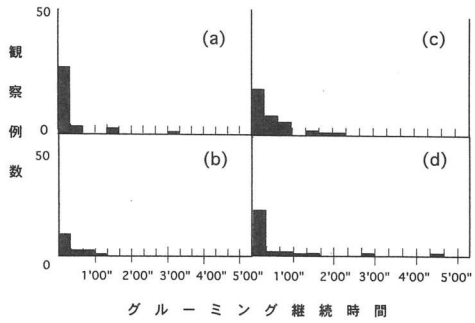


図5 成♀→成♂における自発グルーミング，催促グルーミングの継続時間．(a)非発情期，自発グルーミング．(b)非発情期，催促グルーミング．(c)発情期，自発グルーミング．(d)発情期，催促グルーミング．U検定；(a)-(b)，$p < 0.05$；(c)-(d)，n.s.

表3 期間別にみたgroomer，groomeeのグルーミング後行動（%）.

	groomer		groomee	
	非発情期 (N=888)	発情期 (N=501)	非発情期 (N=888)	発情期 (N=501)
セルフグルーミング	26.7	18.0	19.0	11.4
移　動	21.1	24.8	10.8	7.8
採　食	4.9	2.2	3.6	1.4
警　戒	4.0	8.4	0.5	0
座　る	1.6	1.8	1.2	0.2
社会的行動	11.8	10.6	26.5	34.6
他からの影響	13.7	20.2	7.5	16.6
その他	15.2	14.2	30.7	34.1

表4 成♀から仔ジカへのグルーミングにおける成♀のグルーミング後行動の経月変化（%）.

	6月 (N=4)	7月 (N=21)	8月 (N=38)	9月 (N=27)	10月 (N=20)	11月 (N=22)
授　乳	75.0	0	0	0	0	0
セルフグルーミング	0	14.3	15.8	3.7	20.0	13.6
移　動	0	9.6	23.7	37.0	5.0	18.2
採　食	0	23.8	5.3	3.7	20.0	0
警　戒	0	19.0	26.3	25.9	10.0	9.0
座　る	0	7.1	.0	0	0	0
社会的行動	0	4.8	13.2	7.4	30.0	13.6
他からの影響	0	0	5.2	7.4	10.0	27.2
その他	25.0	20.2	10.5	14.8	5.0	18.2

表5 成♀から仔ジカへのグルーミングにおける仔ジカのグルーミング後行動の経月変化（%）.

	6月 (N=4)	7月 (N=21)	8月 (N=38)	9月 (N=27)	10月 (N=20)	11月 (N=22)
乳を飲む	75.0	0	0	0	0	0
授乳催促	0	4.8	2.6	7.4	5.0	0
セルフグルーミング	0	19.0	21.1	3.7	25.0	4.5
移　動	0	28.6	15.8	14.8	15.0	9.0
採　食	0	4.8	2.6	3.7	0	0
警　戒	0	0	0	0	0	0
座　る	0	0	0	0	0	0
社会的行動	0	21.4	34.2	44.4	25.0	45.4
他からの影響	0	0	2.6	3.7	5.0	4.5
その他	25.0	21.0	21.1	22.2	25.0	36.4

仔ジカの「乳を飲む」「授乳催促」を独立したカテゴリーとして示した。6月はデータ数は少ないが，授乳をするものがほとんどである。また，警戒の割合は8，9月に25%以上にも達し，その後徐々に減少した。さらに，11月の割合を見ると，表3に示した，全体的なgroomerのグルーミング直

後の行動に近いパターンを示すことがわかる。

表5に成♀から仔ジカへのグルーミングにおける，仔ジカのグルーミング直後の行動を月別に示した。6月には4例中3例で乳を飲む行動が見られた。7月から9月にかけて社会行動の増加が見られ，9月以降は大きな変化はないが，主として成シカからなる全体的なgroomeeの傾向に比べ，他からの影響が少ない。また，仔ジカから成♀へグルーミングするのが初めて見られたのは8月であった。

考　察

グルーミングの開始と終了が大部分groomerから行われていることから，グルーミングはgroomerがほとんど支配する行動であることがわかった。催促したときのほうが自発グルーミングのときと比べて時間が短いこともこれを支持している。

さらに，メスのほうがより長くグルーミングを行う。また，奈良公園におけるオスメスの存在比は約3：7であるが，それを考慮しても成♀がgroomerになることが圧倒的に多い。以上のことより，グルーミングは，メスが積極的に行っている行動であるといえる。ニホンジカの群れは母系集団であると考えられている（川村，1957）。すなわち，群れのメス同士は血縁関係にあるものが多いと考えられ，メスのグルーミングは，近親者への利他行動と解釈される。

松野（1997）は，同所的に生活するオスメス間に，成♀から成♂へのグルーミングが，成♀から成♀へと同程度よくみられることを報告している。さらに，本研究において，groomeeの性によってグルーミング継続時間に差はないことが分かった。少なくともgroomerがメスの場合には，相手の性別によってグルーミングの頻度や長さを変えることはないと言える。

非発情期と発情期のグルーミングを比較してみると，まず，発情期には成♂のグルーミング頻度が低下し，特に成♂同士のグルーミングは全く見られなかった。インパラにおいては，テリトリーを所有するオスは，相互グルーミングが少ない（Hart & Hart, 1992）。奈良公園のニホンジカにおいても，発情期の♂はなわばりを持ち，♂同士が出会うと，角つき，威嚇などの攻撃行動が見られることが多い。そのためグルーミング関係が成立しないのではないかと思われる。

また，発情期における成♂は，非発情期と比べて，催促の割合が有意に増えていたが，これらの催促は全てメスに向けられていた。さらに，発情期のオスメス間でのみ，自発グルーミングと催促グルーミングの長さに有意差がなかった。このことは，発情期のオスメス間のグルーミング関係は，非発情期や，発情期のメス同士の関係とは異なることを示唆している。しかし，グルーミング後に，コーティングや追い回しなどの配偶行動に移行するものは全く見られなかった。このことより，グルーミングは，配偶行動とは直接関係をもたない行動であると言える。松野（1997）によると，発情期のメスからオスへのグルーミングは，オスがなわばりの所有者であるかどうかに関わらず行われており，本研究と矛盾しない。発情期における成♂の催促の増加は，成♂同士でグルーミング関係が持てないためメスに催促が向けられたか，もしくは，成♂が攻撃的となり，メスに対して優位に振る舞うようになったためと考えられるがはっきりしたことは言えない。

また，今回の研究により，成♀から仔ジカへのグルーミングにおいては，仔ジカの成長に伴い，グルーミング直後の行動が顕著に変化することが分かった。井上・川道（1976）の奈良公園における仔ジカの行動発達の報告によると，仔ジカの成

長に伴う変化は，仔ジカの単独生活から集団生活化の過程という社会的観点から以下の３つに分けることができる。①単独生活期：単独で隠れ場に滞在する。社会的接触はほとんど母に限定される（生後０-18日）。②移行期：集団と１日のある時間にある場所で交わる。社会的接触は母，仔ジカ，集団のシカ達と行う（生後23-102日）。③集団生活期：集団と共に滞在する。移動も集団に加わることが多い。社会的接触は，②と同じだが，相対的に母の接触量は減少する（生後48-187日）。これを本研究に参照すると，授乳行動がほとんどだった６月が単独生活期，仔ジカの社会的行動が増えると同時に，成♀の警戒心が強い７月から９月が移行期，成♀，仔ジカとも全体的なパターンに近づく10月，11月が集団生活期と推定される。これより，グルーミングが仔ジカの社会的発達を示す指標となりうることが示唆される。

本研究では個体識別を行っていないため，不十分ではあるが，ニホンジカのアログルーミングの全体的な傾向とシカの社会的役割による違いについてその一端を示すことができた。しかし，奈良公園では，シカは人間の影響を多大に受けており，グルーミングにおいても，人間の撹乱による中断がかなり多い等，その影響は明らかである。奈良公園のシカの社会行動にどのような人為的影響が現れているかも，興味深い問題である。

引用文献

Hall, M.J. 1983. Social organisation in an enclosed group of red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. Z. Tierpsychol., 61 : 273-292.

Hart, B.L. and Hart, L.A. 1992. Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. Anim. Behav., 44 : 1073-1083.

井上良和・川道武男. 1976. 奈良シカの行動.子鹿の行動発達. 昭和50年天然記念物「奈良のシカ」調査報告. 春日顕彰会. 31-45.

川村俊蔵. 1957. 奈良公園のシカ. 日本動物記４（今西錦司編）. 光文社. 1-163.

松野久美. 1997. 奈良公園のニホンジカ *Cervus nippon* におけるオスメス間のグルーミング. 奈良女子大学卒業論文（未発表）.

McKenna, J.J. 1978. Biosocial functions of grooming among the common Indian langur monkey (*Presbytis entellus*.) Am. J. Phys. Anthropol., 48 : 503-510.

三浦慎吾. 1980. 奈良公園におけるニホンジカの社会構造. オスの社会組織. 昭和54年天然記念物「奈良のシカ」調査報告. 春日顕彰会. 1-11.

Mooring, M.S. and Hart, B.L. 1993. Effect of relatedness, dominance, age, and association on reciprocal allogrooming by captive impala. Ethology, 94 : 207-220.

Mooring, M.S., McKenzie, A.A. and Hart, B.L. 1996. Role of sex and breeding status in grooming and total tick load of impala. Behav. Ecol. Sociobiol., 39 : 259-266.

Muroyama, Y. 1991. Mutual reciprocity of grooming in female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). Behaviour, 119 : 161-170.

Terry, R.L. 1970. Primate grooming as a tension reduction mechanism. J. Psychol., 76 : 129-136.