信州大学審査学位論文

# 中部山岳地域におけるニホンジカの季節移動に関する研究

２０１３年９月

瀧　井　暁　子

# 中部山岳地域におけるニホンジカの
# 季節移動に関する研究

# Seasonal migration of sika deer in mountainous region of central Honshu

2013 年 9 月

信州大学大学院
総合工学系研究科
山岳地域環境科学専攻

瀧　井　暁　子

Akiko Takii

# 目次

第１章　序論・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・1

第２章　奥秩父山地西部におけるニホンジカの季節移動・・・・・・・・・・・・・・・・・7
　１．はじめに
　２．方法
　３．結果
　４．考察

第３章　霧ヶ峰高原におけるニホンジカの季節移動・・・・・・・・・・・・・・・・・・・25
　１．はじめに
　２．方法
　３．結果
　４．考察

第４章　南アルプス北部におけるニホンジカの季節移動・・・・・・・・・・・・・・・・・41
　１．はじめに
　２．方法
　３．結果
　４・考察

第５章　オスの分散・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・63
　１．はじめに
　２．方法
　３．結果
　４．考察

第６章　総合考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・72
　１．ニホンジカの季節移動
　２．長野県におけるニホンジカ保護管理

謝辞・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・82

引用文献・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・83

要約・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・100

# 第１章
# 序論

ニホンジカ（*Cervus nippon*）は、日本に古くから広く分布する国内で唯一のシカ類である。その分布範囲は、日本列島のほかロシア沿海地方からベトナムの東アジア沿岸部と広い（Whitehead 1993）。南北に長い日本列島においてニホンジカは、その多様な環境に適応するための形態学的特徴から、北海道、本州、四国および九州、馬毛島、屋久島、慶良間諸島の 6 亜種に分類されている（大泰司 1986）。また、母系遺伝するミトコンドリア DNA を用いた系統分類から、日本には南北 2 つの系統のあることが示されている（永田 2005）。

ニホンジカは、一夫多妻であり母系的な集団を形成する。交尾期は秋で、出産期は東北地方では 6 月にピークとなり、通常 1 産 1 子である（高槻 2006）。ニホンジカは、植物食に特化した大型草食獣で食性の幅が広く、北緯 35 度付近を境にして北日本ではササ類やイネ科草本を主に採食するグレイザー的であり、南日本では木本類の葉や果実を主に採食するブラウザー的であるとされる（Takatsuki 2009a）。本州、四国、九州に生息する大型草食獣のカモシカ（*Capricornis crispus*：Ochiai 2009）と異なり、ニホンジカは、なわばりを持たず群れで生活する（高槻 2006）。このため、島のような閉鎖的環境では、ニホンジカの個体数増加に伴い、強い採食圧によって植物群落組成が変貌するとともにニホンジカも食性を変化させることが知られている（Kaji et al. 1998 ; Takahashi and Kaji 2001 ; 高槻 2006）。

夏季は、メスにとっては出産期にあたり、オスにとっては秋季の交尾期にむけて体重を増加させる必要があることから、シカ類の種の存続にとって最も重要な季節といえる。一方で冬季は、利用可能な食物資源の量や質が低下し、地域によっては積雪により移動を妨げられ自然死亡率も高まることから、シカ類にとって厳しい季節となる。シカ類の冬季の生存には夏季から秋季にかけて蓄積される体脂肪量が深く関係し、冬季の食物資源は体脂肪の分解速度を緩める点で重要である（Mautz 1978）。東日本から北日本の冷温帯林の下層植生に広く分布し、ニホンジカの冬季の主要な採食物であるササ類は（古林・丸山 1977 ; Takatsuki 1986）、粗タンパク質や窒素含有率が高く（山根 1999 ; 及川 2011）、ニホンジカの冬季の生存にとって重要な食物資源といえる。

比較的長距離を伴う野生動物の移動には、季節移動と分散がある（White and Garrot 1990）。季節移動は、季節的に個体や群れが隔離した季節行動圏間を往復する移動であり、移動する標高により水平移動と標高移動を示す（McCullough 1985）。一般に中～高緯度地方のシカ類は、主に積雪により夏季行動圏の利用が制限されるために冬季に積雪の少ない地域へ移動することが多い（ムース[*Alces alces*]：Ball et al. 2001；ミュールジカ[*Odocoileus hemionus*]：Garrot et al. 1987；Nicholson et al. 1997；D'Eon and Serrouya 2005；オジロジカ[*O. virginianus*]：Tierson et al. 1985；Sabine et al. 2002；Brinkman et al. 2005；ノロジカ[*Capreolus capreolus*]：Mysterud 1999；Ramanzin et al. 2007；Cagnacci et al. 2011；アカシカ[*C. elaphus*]：Luccarini et al. 2006；エルク[*C. canadensis*]：Craighead et al. 1972；ニホンジカ：Uno and Kaji 2000；Igota et al. 2004）。山岳地域に生息するシカ類の多くは、冬季よりも標高の高い地域を夏季に利用する、通常の標高移動を示すが（Nicholson et al. 1997；Ramanzin et al. 2007；Zweifel-Schielly 2009；Mysterud et al. 2011）、夏季よりも標高の高い地域で越冬する、逆の標高移動を示す個体も報告されている（Loft et al. 1984；Igota et al. 2004；Pépin et al. 2008）。季節移動個体に対して、年間を通して大きな移動を行わない定住個体がおり、地形や気象条件が多様な場所では定住個体と季節移動個体の両方が生息することも知られている（Nicholson et al. 1997；Sabine et al. 2002；Brinkman et al. 2005；Fieberg et al. 2008；Luccarini et al. 2006；Cagnacci et al. 2011）。ニホンジカについては、多雪地域の冷温帯の落葉広葉樹林や亜高山帯針葉樹林において数～数 10km 季節移動し（丸山 1981；本間 1995；Uno and Kaji 2000；Igota et al. 2004；泉山・望月 2008；Kamei et al. 2010）、冬季により標高の低い地域へ標高移動する（丸山 1981；Takatsuki et al. 2000；Igota et al. 2004；泉山・望月 2008）報告がある。北海道では冬季に夏季よりも高い標高に滞在する逆の標高移動する個体も報告されている（Igota et al. 2004）。一方で、東～南西日本の積雪のみられない地域では、定住個体が多いことが報告されている（永田 2005；Yabe and Takatsuki 2009）。他のシカ類と同様に、定住個体と季節移動個体の両方が存在する地域もある（丸山 1981；Takatsuki et al. 2000；Uno and Kaji 2000；Igota et al. 2004）。しかしながら、季節移動に関するこれらの研究は、北海道、栃木県、宮城県など限定的な地域で行われた報告にとどまり、標高移動に関する知見も不足している。一方、本州中部地方における報告はほとんどなく、当地域に

おいてニホンジカの季節移動を明らかにする必要がある（Yabe and Takatsuki 2009）。

シカ類が季節移動する要因には、食物資源や移動を制限する積雪からの回避の他に、捕食者からの回避（Fryxell and Sinclair 1988；Hebblewhite and Merrill 2009）や夏季や冬季の食物資源（Albon and Langvatn 1992；Sakuragi et al. 2003；Igota et al. 2004；Hebblewhite and Merrill 2009；Monteith et al. 2011；Mysterud et al. 2011）があげられる。また、生息密度（Mysterud et al. 2011）、個体の年齢や栄養状態（Hebblewhite et al. 2008）、狩猟（Kamei et al. 2010）、人間活動（Dingle and Drake 2007）などが季節移動に影響を与えるという報告もあり、いくつかの要因が関係することも多い。ニホンジカの季節移動の要因としては、冬季の積雪（丸山 1981；Uno and Kaji 2000；Igota et al. 2004）、冬季の食物資源であるササ類の分布（Igota et al. 2004）、夏季の食物資源（Sakuragi et al. 2003）、狩猟圧（Kamei et al. 2010）が報告されているものの、これらの要因についての知見が不足している。

一方、分散は、出生地から離れた新たな場所への一方向の移動であり（McCullough 1985）、個体の示す移動の中でしばしば最も大規模なものとなる（Hawkins et al. 1971；Nelson and Mech 1984；Tierson et al. 1985）。シカ類のような一夫多妻の繁殖戦略を示す動物種では、分散は、オスに多くみられる（Greenwood 1980；Perrin and Mazalov 2000）。季節移動に関する研究と比べると、分散の実態や個体群に及ぼす影響についての研究事例は少ない（Long et al. 2010）。ニホンジカに関しては、神奈川県丹沢山地のオス 1 頭（山崎・古林 1995）、北海道のメス 1 頭（北海道環境科学センター 2004）の報告にとどまる。分散は、生態学、集団生物学や進化学においても重要な要素である（Weins 2002）。また、複数の地域個体群で構成される山岳地域におけるニホンジカの保護管理は、遺伝的多様性を保全しながら進める必要があり、オスを介した地域個体群間の遺伝子流動（湯浅 2007）や個体レベルの分散の方向、距離、個体群間の交流に関する知見を集積することは重要である。

シカ類は、種子散布者として森林生態系の維持に貢献している（Myers et al. 2004）。一方で、人間による土地利用の変化などによって好適な環境が創出され、かつ捕食者が不在の場合、個体数を増加させ、森林生態系に影響を及ぼすことが知られている（Schütz et al. 2003；Côté et al. 2004）。日本においては、1978 年から 2003 年までの約 25 年間に、ニホンジカの分布域は 70%以上拡大し（Miura and Tokita 2009）、1990 年代後半からニホンジカの

捕獲数は急増している（Takatsuki 2009b）。日本ではニホンジカの捕食者であったオオカミ（*Canis lupus*）が 1905 年に絶滅したが、分布拡大や個体数の増大の背景には、地球温暖化による降雪量の減少（Li et al. 1996）や狩猟者数の減少（Takatsuki 2009b）があげられる。神奈川県丹沢山地では、長期間のニホンジカ保護政策と森林伐採などによりニホンジカが爆発的に増加したと考えられている（古林 1996）。高密度化したニホンジカは、森林の更新阻害（Takatsuki and Gorai 1994）、植物群落組成の変化（高槻 1989；Takada et al. 2002；大橋ほか 2007）、土壌流出（柳ほか 2008）のほか、鳥類群集（奥田ほか 2012）、動物群集（Miyashita et al. 2004；關・小金沢 2010；Seki and Koganezawa 2011）にも影響を与える。このように、他の生物種を含む森林生態系の構造に影響を与えるニホンジカは、キーストーン種（Waller and Alverson 1997）といえ、森林生態系や森林生物多様性の保全にとってニホンジカの管理は不可欠である。

本州中央部の長野県を中心とする地域は、標高 3,000m 級の日本アルプス、標高 2,000m 級の八ヶ岳や関東山地の山々が連なる山岳地域（本研究ではこれらの地域を中部山岳地域とよぶ）である（Figure 1-1）。また、当地域を代表する景観の一つに過去一万年の歴史のなかで造られた高原がある（湯本 2011）。中部山岳地域は、山麓から稜線までの標高差が

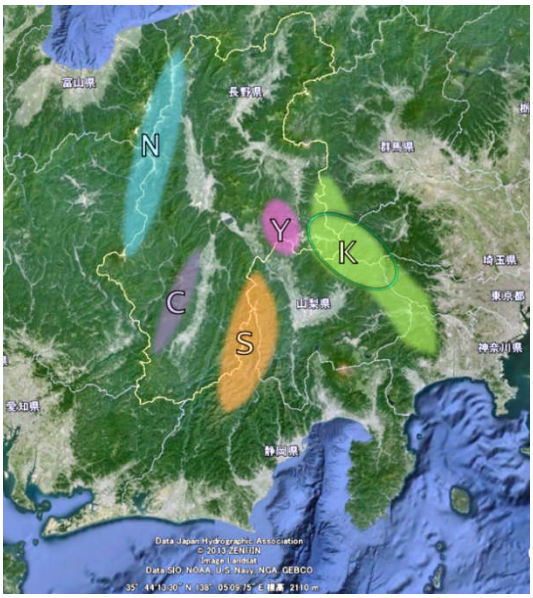


**Figure 1-1.** Map of mountainous region of central Honshu (Image is from Google Earth Pro). Capital letter indicates the name of the mountains. N: Northern Japan Alps, C: Central Japan Alps, S: Southern Japan Alps, Y: Yatsugatake Mountains, K: Kantoh Mountains (Oku-Chichibu Mountains is delineated by thick line).

本州で最も大きく、複雑な地形を有する広大な地域であり、気候特性も多様である。冬季の積雪量は南北で明確に異なり、北部で多く南部で少ない（市川 2008）。一方、当地域に含まれる奥秩父山地、八ヶ岳、南アルプスは、関東地方および中部地方におけるニホンジカの分布（環境省 2004）の中核をなし、地域個体群間の連続性を保全するためにも重要な地域である。当地域においても 1970 年代以降、ニホンジカの分布は拡大傾向にあり（長野県 2011；山梨県 2012）、南アルプスの高標高域では、1990 年代に初めてニホンジカが確認され、近年では高山植物群落への採食圧が顕在化しており（環境省 2007；中部森林管理局 2007）、森林生態系や森林生物多様性への負の影響が懸念されている。当地域のニホンジカ管理は、各県の保護管理計画に基づき個体数管理、被害防除、生息環境管理などの施策が実施されているが、本来、山岳地域においては山塊をブロックとした広域管理が必要である（梶 2007）。このような連携を行うためには、対象地域においてニホンジカに関する様々な科学的な基礎情報が必要となり、とりわけ個体レベルの移動に関する知見は重要である。

ある個体群における季節移動や分散を研究するに際しての問題は、移動パターンが個体ごとに多様なことであるが、より多くの個体を追跡することで一般化が可能となる（White and Garrott 1990）。本州において 10 頭以上のニホンジカを 1 年以上追跡して季節移動を明らかにした研究はほとんどない（丸山 1981；本間 1995；泉山・望月 2008）。従来用いられてきた、VHF 首輪を用いたラジオテレメトリー法による個体追跡は、個体位置の推定を観測者自身で行う必要があり、山岳地域では移動経路の把握が困難な場合が多い。一方で、1990 年代後半から利用されるようになった GPS 首輪を用いた GPS テレメトリーによる個体追跡は、山岳地域においても精度の高い位置情報を得ることが可能であり（Millspaugh et al. 2012）、地形の急峻で複雑な地域において大きな移動を伴う野生動物の生態を解明するには有効と考えられる。しかしながら、これまで GPS テレメトリーを用いてニホンジカの行動圏や季節移動を明らかにした研究は少ない（伊吾田ほか 2002；石塚ほか 2007）。

そこで本研究は、中部山岳地域におけるニホンジカ保護管理の基礎情報となるニホンジカの季節移動と分散について明らかにすることを目的とし、季節移動の要因について検討することとした。本研究では、積雪および積雪以外のニホンジカの季節移動の要因を検討するにあたり、ニホンジカの主な分布域であり、当地域を特徴づける気候や地形の異なる

3 地域において、ニホンジカの季節移動を明らかにすることとした。調査地には、比較的積雪の少なく関東山地の中心をなす奥秩父山地、比較的積雪が多く本州最大規模の半自然草原（須賀 2012）を有する霧ヶ峰高原、標高 3,000m 級の主稜線を有する標高差の大きい南アルプス北部を選定した（Table 1-1）。ラジオテレメトリー法による個体追跡の困難な地域では、GPS テレメトリーを用いることで、当地域におけるニホンジカの移動の詳細を明らかにすることを試みた。

第 2 章では、比較的積雪の少ない奥秩父山地西部におけるニホンジカの季節移動を GPS テレメトリーにより明らかにし、秋の季節移動の要因を、人間活動による影響と冬季の食物資源から検討した。第 3 章では、霧ヶ峰高原における季節移動をラジオテレメトリー法と GPS テレメトリーにより明らかにし、広大な二次草原を有する霧ヶ峰高原における春と秋の季節移動の要因を、積雪と気温との関係から検討した。第 4 章では、標高差の大きい南アルプス北部におけるニホンジカの季節移動を GPS テレメトリーにより明らかにし、標高の高い夏季行動圏への季節移動の要因を植物フェノロジーとの関係から検討した。第 5 章では、関東山地と隣接する霧ヶ峰高原においてオスの分散について明らかにし、分散時期や距離から、分散の要因について検討した。最後に、3 地域で得られた知見から中部山岳地域におけるニホンジカの季節移動の特徴について整理し、議論した。また、本研究により得られた個体レベルの情報から、中部山岳地域の中核をなす長野県におけるニホンジカの保護管理のあり方について検討した。

**Table 1-1.** Characteritics of the study area.

| Study Area | Elevation (m) *deer capture site | Maximum Snow Depth (cm) | Terrain | Landscape | Deer density (deer/km$^2$)[c] | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | 2004 | 2010 |
| Okuchichibu Mountains | 530-2,601 *1,380-1,600 | 9-44cm[a] | rugged | ·farmland ≤1,700m a.s.l. in Nagano Pref.<br>·larch plantation, deciduous forests | 6.7-8.2 | 4.5-15.3 |
| Kirigamine Highland | 760-1,925 *1,500-1,700 | 55.2-75.2[b] | rolling ≥1,500m<br>rugged<1,500m | ·secondary grassland ≥1,500m a.s.l.<br>·deciduous forests, coniferous forests | 1.0-4.9 | 5.7-63.9 |
| Southern Japan Alps | 400-3,193 *1,700-2,000 | 10-45≤[a] deeper snow at high elevation | rugged | ·alpine vegetation ≥2,300m a.s.l.<br>·deciduous forests, coniferous forests | 22.7 | 47.6 |

[a] 気象庁 (2002)

[b] data from 1,660m a.s.l.; observation period: 2008-2010

[c] Nagano Prefecture (2011)

# 第２章
# 奥秩父山地西部におけるニホンジカの季節移動

## １．はじめに

シカ類は、食物資源や行動を制限する積雪によって季節移動を行うことが多くの研究から示されている（例えば Fryxell and Sinclair 1988；Nelson 1995；D'Eon and Serrouya 2005）。一方で、季節移動は、良質の食物資源を得るため、あるいは捕食者からのリスクから逃れるために獲得されたとも考えられている（Fryxell and Sinclair 1988）。シカ類の行動に影響を与える要因として狩猟活動があるが（Kufeld et al. 1988 ; VerCauteren and Hygnstrom 1998 ; Sunde et al. 2009）、狩猟と季節移動の関係については、ほとんど報告がない（Kamei et al. 2010）。 ニホンジカについては、積雪や冬季の食物資源であるササ類の分布が季節移動の主な要因であると報告されている（丸山 1981 ; Takatsuki et al. 2000 ; Uno and Kaji 2000 ; Igota et al. 2004）。日本におけるニホンジカの季節移動に関するこれらの研究は、これまで主に多雪地域で行われたものであり（丸山 1981；本間 1995；Takatsuki et al. 2000；Uno and Kaji 2000；Igota et al. 2004）、積雪の少ない地域における季節移動の報告はほとんどない。

関東山地の中心をなす奥秩父山地は、比較的積雪の少ない地域であり、ニホンジカに関する研究はこれまで行われていない。奥秩父山地西部にあり、群馬、埼玉、山梨の各県と隣接する長野県南佐久郡川上村を含む佐久地域のニホンジカの捕獲数は、2001 年から 2009 年にかけて約 5.5 倍と急増している（長野県 2011）。当地域におけるニホンジカが季節移動した場合、その主な要因は積雪以外に、狩猟などの人間活動や冬季の食物資源に影響される可能性がある。また、奥秩父山地では主稜線を中心とする広い範囲が狩猟の禁止されている鳥獣保護区に指定されているために、神奈川県丹沢山地のように（神奈川県 2007）鳥獣保護区が狩猟期間中の避難場所として機能し、ニホンジカの季節移動に関わっていると推測される。

そこで本章では、奥秩父山地西部におけるニホンジカの季節移動と行動圏について明らかにし、夏季行動圏からの移動の要因について、季節行動圏の斜面傾斜、斜面方位、冬季

の食物資源としてササ類、道路密度および鳥獣保護区の利用から考察した。当地域では、急峻で複雑な地形を考慮して GPS テレメトリーによりニホンジカの個体追跡を行った。

## ２．方法

### 調査地

調査地（1,584 km$^2$）は、長野県、山梨県、埼玉県、群馬県にまたがる奥秩父山地とその周辺地域である（Figure 2-1）。調査地の約 3 分の 2 の地域は 1950 年に設定された秩父多摩甲斐国立公園に含まれている。ニホンジカの捕獲は、奥秩父山地西部の山麓に位置する長野県南佐久郡川上村で実施した。奥秩父山地は、急傾斜かつ深い谷を有しており、稜線部には岩稜が多い。調査地の標高は 530～2,601m で、標高 2,000m 以上の頂が 20 座を超える。

川上村役場から 9km 西に位置する野辺山気象観測所（35°57' N, 138°28'E；標高 1,350m）における 2000～2009 年の年平均気温は 7.2℃（最低気温：−25.0℃；最高気温：31.0℃）、積雪を含む年平均降水量は 1,435mm（range = 1,031～1,777 mm）であった（長野地方気象台）。奥秩父山地の主稜線部を含む調査地における 1971～2000 年の 30 年間の平均最大積雪深は 9～44cm であった（気象庁 2002）。

調査地の植生は標高により異なる（長野県 1976）。標高 2,200～2,500m の亜高山帯上部では、シラビソ（*Abies veitchii*）やオオシラビソ（*A. mariesii*）を主とする常緑針葉樹林が優占する。標高 1,700～2,200m の亜高山帯下部では、コメツガ（*Tsuga diversifolia*）やダケカンバ（*Betula ermanii*）を主とする常緑針葉樹林となっている。常緑針葉樹林の下層植生は、アズマシャクナゲ（*Rhododendron degronianum*）やツツジ *spp.*（*Rhododendron spp.*）、コケ類、ササ類（*Sasa spp.*）が優占している（中田 1987）。

標高 1,000～1,700m の山地帯上部の川上村の景観は、調査地のその他の地域と大きく異なる。川上村においては、カラマツ（*Larix kaempferi*）植林と耕作地（主としてレタス）が広く分布している（長野県 1976）。山梨県境に位置する国師ヶ岳の南の地域においても同様にカラマツ植林が広く分布するが、調査地のその他地域では落葉広葉樹林が優占している（環境省 1997）。山地帯上部の落葉広葉樹林は、主にブナ（*Fagus crenata*）、イヌブナ（*F.*

*japonica*)、ミズナラ（*Quercus crispula*）が優占している（環境庁 1979a； 環境庁 1988)。標高 1,000m 以下の山地帯低部は、スギ（*Cryptomeria japonica*）やヒノキ（*Chamaecyparis obutusa*）植林、コナラ（*Q. serrata*)、クヌギ（*Q. acutissima*)、クリ（*Castanea crenata*)、ケヤキ（*Zelkova serrata*）などの優占する落葉広葉樹林が分布している（環境庁 1979a, b；環境庁 1988)。

川上村において 2004 年および 2010 年 10 月に実施された区画法によるニホンジカの生息密度は、それぞれ 6.7～8.2 頭/km$^2$、4.5～15.3 頭/km$^2$ であった（長野県 2011)。また、2007 年から 2009 年にかけて川上村における個体数調整および狩猟によるニホンジカの捕獲数は著しく増加している（2007 年 152 頭、2008 年 287 頭、2009 年 874 頭；南佐久郡川上村未発表資料)。

調査地のほぼ中心には、可猟地域に囲まれた広大な鳥獣保護区（344.7km$^2$）が広がっている（Figure 2-1)。鳥獣保護区は 1950～1965 年にかけて各県により設定された。近年は、奥秩父山地東部の一部の主稜線付近で冬季に数日間ニホンジカの捕獲が実施されているが、2009 年の捕獲数は 10 頭以下であった。ニホンジカの狩猟期間は、11 月 15 日から翌年 2 月 15 日である。

**捕獲**

2009 年 4～5 月に川上村において 13 頭のニホンジカ（メス 7 頭、オス 6 頭）を捕獲した。ニホンジカは、ケタミン塩酸塩（200mg）およびキシラジン塩酸塩（200mg）の混合液を用いて麻酔銃により捕獲した。ニホンジカの年齢は、歯の萌出交換と磨滅状態により推定した。捕獲した個体には、GPS 首輪（Tellus 5H1D、Followit AB、Lindesburg、Sweden）を装着して放獣した。GPS 首輪のデータ取得間隔は 30 分、VHF 波による発信を 1 日 8 時間と設定し、予測された GPS 首輪の電池寿命は 10 ヶ月であった。GPS 首輪のデータダウンロードは専用機器を用いて 1～2 ヶ月に 1 回行った。GPS 首輪の電池が消耗した場合は、すみやかに遠隔操作により首輪を脱落させた。位置データはパソコンにとりこみ、GIS ソフト（ESRI ArcGIS 9.3）に表示した。ニホンジカの捕獲に際しては、日本哺乳類学会のガイドライン（日本哺乳類学会　種名・標本委員会 2009）に従った。

データ解析

GPS 首輪を装着した 13 頭のうち 6 頭は GPS 首輪が故障したため、長期間の追跡に至らなかった。1 頭は、捕獲の 2 ヶ月後に死亡した。したがって、本研究の分析にあたっては、200 日以上追跡可能であった 6 頭（メス 5 頭およびオス 1 頭、うち 2 頭は 1 歳）のデータを用いた。これらの GPS 首輪は、位置データ取得率および 3D データ（衛星を 4 つ以上補足して得られた精度の高い位置データ）の割合が高かった。そのため、比較的位置精度の低い 2D データ（衛星を 3 つ補足して得られた位置データ）を除去することはせず、目視により実際の動物の定位点とは明らかに異なる測位データを除去した（D'Eon et al. 2002）。追跡個体の位置データは、時系列ごとの測位データに基づき、個体ごとに夏季行動圏、秋の季節移動、冬季行動圏、春の季節移動に分類した（D'Eon and Serrouya 2005）。季節行動圏は、その行動圏において 1 日 2km 以上移動することなく、30 日以上滞在した場所とした。季節ごとの行動圏の中心点は、測位データの緯度と経度の平均値により算出した（Hayne 1949）。季節移動距離は、季節行動圏の中心点間の直線距離および、移動中の測位点による実際の移動距離を算出した。冬季に 2 ヶ所の行動圏を有した場合、最初の冬季行動圏までの季節移動距離を算出した。

行動圏の算出には R のパッケージ adehabitat（Calenge 2006）を使い、ad hoc（Pellerin et al. 2008）を用いた固定カーネル法により各個体の 95%行動圏および 50%行動圏（以下、コアエリア）を算出した（Worton 1989）。

各個体の季節行動圏の特徴を分析するため、各季節行動圏のコアエリアにおける標高、傾斜角、斜面方位、常緑針葉樹被覆割合、ササ現存量、道路密度、鳥獣保護区の重複率を明らかにした。標高は 10m メッシュ数値標高モデル（DEM）を用いた（基盤地図情報：国土地理院）。傾斜角と斜面方位は、DEM を用いて Arc GIS Spatial Analyst extension（ESRI 1996）により算出した。傾斜角は 30°以上と 30°未満に分類し、斜面方位は 90～270°を南斜面、それ以外を北斜面とした。植生図（環境省 1997）を用いて常緑針葉樹林を抽出した。なお、スギ・ヒノキ植林も常緑針葉樹林に含めた。ササ類の食物資源量は、追跡個体の夏季と冬季のコアエリアの MDR（multiplied dominance ratio: Kobayashi et al. 2003）から算出した。調査は、各コアエリアにおいて 50m×50m の調査区を 1 ヶ所設定し、10m 格子の交

点において 2×2 m の方形区を計 25 箇所設置し、各方形区においてササ類の被度（%）と稈高（m）を記録した。MDR（$m^3/m^2$）は各調査地におけるササ類の平均被度（$m^2/m^2$）と平均稈高（m）の積から算出した。現地調査は 2011 年 6～7 月に実施した。

季節行動圏における人間活動の影響を明らかにするため、追跡個体の 95%行動圏における道路密度（m/ha）を算出した。鳥獣保護区と季節行動圏のコアエリアの重複割合についても算出した。通行止めになっている区間を除く、林道を含む全ての道路は GIS ソフトを用いて 25,000 分の 1 地形図に入力した。鳥獣保護区は、各県で 2008 年に発行された鳥獣保護区位置図に基づいて 25,000 分の 1 地形図に入力した。冬季行動圏を 2 ヶ所有した個体については、より長期間滞在した方の行動圏を分析に用いた。

メスの季節行動圏の面積は、Wilcoxon's signed-ranks test を用いて検定した。季節行動圏の特徴については、個体ごとに検定を行った。季節行動圏の標高は、Mann-Whitney *U* test を用いた。その他の要因については、Chi-square test を用いて検定した。すべての統計解析は、SPSS version 11.5 を用いた。本文中データは平均値±標準偏差で示した。

## ３．結果

### 季節移動

GPS 首輪を装着した 6 頭の測位成功率は 92 ± 6 % (range = 81～96 %)、3D データの割合は 89 ± 2 %（range = 86～91 %）であった。GPS 首輪の故障により 2 頭（no.12M および no.13F）については GPS 首輪の予測された電池寿命まで追跡することができなかった。分析した個体の追跡期間は 209～342 日であった（Table 2-1）。

6 頭は、すべて夏季と冬季行動圏間を移動する季節移動個体であった（Figure2- 1）。全ての追跡個体は、季節移動移動の際に県境でもある奥秩父山地の主稜線を越えていた。6 頭中 5 頭の夏季行動圏は川上村に形成された。春の季節移動の途中で捕獲された 1 頭（no.1F）の夏季行動圏は、捕獲地点から 31.7km 南西の山梨県にあった。全ての追跡個体は、長野県に隣接する群馬県、埼玉県、山梨県で越冬していた。2 頭（no.6F および no.7F）は、冬季行動圏が 2 ヶ所あった。個体 no.6F は、最初の冬季行動圏に 12 月 23 日までの 38 日間滞

在していたが、その後、西に 6.8km 移動し 2 番目の冬季行動圏に少なくとも 3 月下旬までの 99 日間滞在していた。個体 no.7F は、最初の冬季行動圏に 12 月 31 日までの 58 日間滞在していたが、その後、東に 1.2km 移動し 2 番目の冬季行動圏に 3 月 20 日までの 79 日間滞在していた。

全てのメス（$n$ = 5）は、10 月 8 日から 11 月 3 日までの間に夏季行動圏を離れ、1〜12 日で移動を終えた（Table 2-1）。唯一追跡できたオス（no.12M）は、メスよりも約 1 ヶ月早く夏季行動圏を離れた。

季節移動距離は、直線で 2.5〜31.9km（15.8 ± 10.8km、$n$ = 6）、実際の移動距離で 2.6〜47.3km（20.7 ± 16.0 km、$n$ = 6）であった（Table 2-1）。季節移動距離の最も大きかった個体は、no.1F であり、直線と実際の移動距離の差が 15.4km と大きかった。

メスの行動圏面積は夏季より冬季の方が有意に小さかった（95%行動圏：$Z = -2.023$、$n = 5$、$P < 0.05$；コアエリア：$Z = -2.032$、$n = 5$、$P < 0.05$）。オスの行動圏面積は、夏季と冬季いずれもメスより大きかった（Table 2-2）。

3 頭（nos.1F、2F、6F）は、冬季行動圏滞在中に GPS 首輪のデータ取得を終えたが、GPS 首輪の VHF 波により 2010 年 3 月まで個体追跡を行った。その結果、GPS 首輪の故障した 2 頭以外の 4 頭は、前年と同じ場所の夏季行動圏に戻ったことを確認した。春と秋、両方の季節移動を確認した個体（no.1F および no.7F）のうち、春と秋に同じ移動経路を利用していたのは no.7F であった。

**季節行動圏の特徴**

全ての追跡個体は、夏季と冬季コアエリアの標高が有意に異なった（Figure 2-2）。6 頭中 2 頭（no.1F および no.6F）は、冬季の標高が夏季よりもそれぞれ 456m および 144m（$P < 0.001$）高い逆の標高移動を示した。これに対し、4 頭（nos.2F、7F、12M、13F）の冬季の標高は、夏季よりも 20〜209 m（$P < 0.001$）低く、通常の標高移動を示した。通常の標高移動を行ったメス 3 頭の冬季と夏季の標高差は 70m 未満と小さかった。

5 頭の行動圏に占める急斜面（30°以上）と南斜面の割合は、夏季よりも冬季に高かった（$P < 0.001$；Table 3-2）。4 頭（nos.1F、6F、12M、13F）の行動圏に占める常緑針葉樹の割

合は、夏季よりも冬季の方が有意に高かった（$P < 0.001$）。

鳥獣保護区の利用割合は、個体により異なった（Figure 2-1、Table 2-3）。夏季よりも冬季に鳥獣保護区の利用割合の高かった個体は、2 頭（no.6F および no.7F）にとどまった。

全ての追跡個体について、ササ類は冬季コアエリアでのみ確認された（Table 2-3）。ササ類の MDR（$m^3/m^2$）はオスが 0.1 と低かったが、これはササが矮性化してまばらだったためであった。

道路密度（m/ha）は、夏季行動圏で 3.5～21.5 m/ha であったが、冬季行動圏では no.12M を除き道路は確認されなかった。

## ４．考察

### 季節移動距離

奥秩父山地において GPS 首輪により個体追跡した 6 頭全てが季節移動個体であり、夏季と冬季行動圏間を 2.5～31.9km（mean = 15.8km）季節移動した。本研究で明らかになった季節移動の直線距離は、本州中部でこれまで報告された中で最長であった（丸山　1981 [5.1km、 $n = 1$] ; 本間 1995 [11.1km、 range = 8.2～14.4km、 $n = 10$]）。また、メス 2 頭の季節移動距離（24.3km、31.9km）は、これまで本州で報告されたことのない長さであった。北海道東部においては、ニホンジカは比較的長距離を移動すること知られている（Uno and Kaji 2000 [19.9km、range = 2.5～42.0km、$n = 22$] ; Igota et al. 2004 [35.1km、range = 7.2～101.7km、$n = 39$]）が、これは多雪と降雪時の避難場所の常緑針葉樹林の分布が限定されているためと考えられている（Igota et al. 2004）。本州においては、ニホンジカは生息地がモザイク状に分布しているために北海道のような長距離移動をしないものと考えられてきた（Yabe and Takatsuki 2009）。しかしながら、近年では本州中部の南アルプスの高山帯において 20 km 以上季節移動する個体も確認されている（泉山ほか 2009）。奥秩父山地と同様に南アルプスは日本を代表する山岳地域であり、自然度が高い地域である。追跡個体が奥秩父山地の最も標高の高い主稜線を横断して季節移動を行っていたことは、人間活動を避ける方向に季節移動していたことを示し、奥秩父山地に広がる自然度の高い地域の存在が

ニホンジカの長距離移動を可能にしたと考えられる。

個体 no.1F の季節移動距離（曲線距離）は、季節移動距離（直線距離）よりも 15.5 km 長かった。その他の個体は、2 つの移動距離に大きな差がなかったことから、季節行動圏間の最短距離を移動していたと推察される。季節移動の際のエネルギー消費を最小限に抑えるためには、直線的に移動することが最も効率的と考えられるが、no.1F は主稜線にある金峰山の北側を迂回するように季節移動していた。金峰山～甲武信岳南側の地域は急峻な谷の連続する地形となっていることから、この個体が険しい地形を回避した結果、この地域を迂回するような移動経路を選択した可能性が考えられる。ところで、全ての個体は奥秩父山地の主稜線を越えて季節移動していた。このうち 3 頭は甲武信岳と国師岳の間の最低鞍部を越えていた。このことは、当地域のように急峻な山岳地域ではニホンジカの季節移動経路が限定されていることを示していると考えられる。また、春と秋の季節移動を確認できた 2 個体のうち no.1F は春と秋で異なる経路を利用し、no.7F は同じ経路を利用していた。no.7F が同じ移動経路を利用していたことは、ニホンジカの移動経路への執着性の高さ（Sakuragi et al. 2004）を示していると考えられる。

季節行動圏

メスの行動圏面積は、冬季の方が夏季より小さかった。先行研究においても同様な報告がある（Nelson and Mech 1981；Tierson et al. 1985；Nicholson et al. 1997）。行動圏面積は、野生動物のエネルギー要求量、生息地の生産力あるいは個体群密度によって影響される（Kilpatrick et al. 2001；DeYoung and Miller 2011）。冬季、シカ類は代謝エネルギー（Silver et al. 1969）や採食量を減少させる（Arnold 1985）ことが知られている。メスは、冬季に比較的標高の高い地域に滞在していたことから（range = 1,436～1,723 m）、エネルギー消費を最小限に留めるために行動圏面積が小さかったと考えられる。4 頭のメスはいずれも前年と同じ夏季行動圏に戻った。過去の研究から、シカ類は夏季行動圏に高い執着性を示すことが報告されており（Tierson et al. 1985；Porter et al. 1991；Brown 1992；Uno and Kaji 2000；Igota et al. 2004）、本結果からも同様の傾向がみられた。

2 頭（no.6F および no.7F）は、冬季行動圏が 2 ヶ所あった。シカ類が通常の行動圏を一

時的に離れる理由には、狩猟や猟犬による影響が報告されている（Sweeney et al. 1971；Morgantini and Hudson 1985；VerCauteren and Hygnstrom 1998；Sunde et al. 2009）。個体 no.6F は 12 月 25 日に最初の冬季行動圏を離れたが、2009 年 12 月中旬の 2 日間、この個体の滞在していた雲取山～飛龍山の主稜線において猟犬を用いた銃器による個体数調整が実施され、1 頭が捕獲された。したがって、より安全な場所を求めてこの個体は冬季に行動圏をシフトさせた可能性が高いと考えられる。しかしながら、no.7F については、冬季行動圏において狩猟活動は行われておらず、行動圏をシフトした理由については不明である。

秋の季節移動

追跡個体はいずれも標高移動を示し、逆の標高移動を示した個体を 2 頭確認した。季節移動するシカ類の多くは、深い積雪や低温を避けるために冬季に標高の低い地域へ移動する通常の標高移動（例えば Boyce 1991；Nelson 1995；Nicholson et al. 1997；D'Eon and Serrouya 2005；Ramanzin et al. 2007；Fieberg et al. 2008）を行うのに対し、冬季により標高の高い地域へ移動する逆の標高移動の報告は 3 例にとどまる（Loft et al. 1984；Igota et al. 2004；Pépin et al. 2008）。全ての追跡個体は標高 1,200m 以上の高標高域で越冬していた。また、夏季と冬季の標高差は、逆の標高移動個体の方が（range = 144～456m、$n$ = 2）通常の標高移動個体より大きかった（range = 20～209m、mean = 87m、$n$ = 4)。さらに、逆の標高移動個体の標高差は、多雪地域の北海道よりも大きかった（Igota et al. 2004）。逆の標高移動個体の大きな標高差は、当地域の積雪量に関係している可能性がある。

積雪は、シカ類のエネルギー消費を増大させ、利用可能な食物量を減少させる（Parker et al. 1984）。本州においてニホンジカは 50cm を越えるような深い積雪を避けることが報告されており（丸山 1981；Takatsuki 1992）、利用可能な食物量は積雪の期間によって決定される（丸山 1981）。気象庁（2002）によると当地域の夏季と冬季行動圏の最大積雪深は、それぞれ 17～43cm、28～37cm であった。川上村に隣接する野辺山気象観測所における 2009 年 12 月から 2010 年 3 月までの 1 ヶ月当たりの最大降水量および 1.0mm 以上の降水のあった日数（カッコで表示）は、2009 年 1 2 月に 18.5cm（5 日）、2010 年 1 月に 12.5cm （5 日）、2010 年 2 月に 16.0cm（10 日）、2010 年 3 月に 37.0cm（17 日）であった（長野地方気

象台)。さらに、通常の標高移動を示した個体の標高差が小さいことを考慮すると、夏季行動圏における積雪深によって当地域ニホンジカの移動が制限される可能性は低いと考えられる。

一方で、シカ類の冬季行動圏は標高のみならず、生息地の積雪深分布によって決定づけられる（Schmidt 1993)。Igota et al.（2004）は逆の標高移動を示した個体が冬季に積雪の少なく、多雪時の避難場所となる常緑針葉樹（D'Eon 2004）の高い地域に滞在していたことを明らかにした。Pépin et al.（2008）は、アカシカのオスが冬季により標高の高い地域に滞在した理由として、急斜面の利用をあげている。逆の標高移動をした no.1F の冬季行動圏は、夏季行動圏よりも 456m 高い標高に形成されたため、この個体が夏季行動圏より積雪の多い場所で越冬していたことは明らかである。この個体の冬季行動圏においては、急斜面の利用割合が高かったものの、通常積雪の少ない南斜面や常緑針葉樹の割合は低かったことから、この個体の冬季行動圏における積雪深はニホンジカにとって脅威となっていなかった可能性が考えられる。一方で、144m の逆の標高移動を示し、追跡個体中最も高い標高（1,722m）に滞在した no.6F は、冬季行動圏における急斜面、南斜面、常緑針葉樹割合がいずれも高く、Igota et al.（2004）や Pépin et al.（2008）と同様に多雪を避けていたと考えられる。

ニホンジカの秋の季節移動の要因が積雪であるという報告は多い（丸山 1981；Takatsuki et al. 2000；Igota et al. 2004)。しかしながら、積雪量の低さや標高移動を考慮すると、当地域では秋の季節移動の主な要因は積雪以外にあると考えられる。

夏季行動圏にササ類の分布していなかったことから、秋の季節移動の要因の一つとして冬季の食物資源が関係している可能性が高い。ササ類は、粗タンパク質含有率や現存量が高い（山根 1999）ことから、中央～北日本のニホンジカにとって主要な冬季の食物となっている（古林・丸山 1977；Takatsuki 2009a)。Igota et al.（2004）はエゾシカの季節移動にササ類の分布が関係していることを明らかにした。また、ササ類の現存量とニホンジカの生息密度に関連があることが示唆されている（山根 1999)。以上から、当地域においては、冬季の食物資源であるササ類が秋の季節移動の要因の一つと考えられる。

Figure 2-3 に当地域における狩猟期間および非狩猟期間におけるニホンジカの捕獲数を

示した。冬季行動圏については狩猟期間、夏季行動圏については非狩猟期間におけるニホンジカの捕獲数を比較したところ、個体 no.2F 以外の追跡個体の冬季行動圏におけるニホンジカ捕獲数は夏季より少なかった（range = 0〜9）。個体 no.2F は、冬季に 56 頭のニホンジカが捕殺されたメッシュに滞在したが、狩猟者から聞き取りをしたところ、冬季行動圏とその周辺で狩猟は行っていなかった（群馬県庁、中山寛之氏、私信）。したがって、全ての追跡個体は、冬季に捕獲圧の低い場所に滞在していたことが示された。 一方で、2009 年の非狩猟期における川上村のニホンジカ捕獲数は、2007 年の 6 倍、2008 年の 3 倍と極めて高かった（Figure 2-3）。このような高い捕獲圧でも追跡個体が夏季行動圏をシフトさせずに翌年も川上村に回帰した理由について、通常の年ではみられない高い捕獲圧やシカ類の夏季行動圏への高い執着性（例えば Igota et al. 2004）が考えられる。

全ての追跡個体は、狩猟期開始よりも 12 日以上早く夏季行動圏を出発し、中には 9 月下旬や 10 月初旬に冬季行動圏に到着した個体がいた。また、冬季は夏季よりも捕獲圧の低い地域に滞在していたことから、狩猟による影響を避けるために狩猟期開始前に移動を開始した可能性が考えられる。

冬季行動圏における捕獲圧や秋の季節移動開始日を考慮すると、当地域ではニホンジカが冬季に夏季よりも安全な場所に滞在していた可能性が示唆された。一般に、標高が高く急峻な斜面ほど人間活動による影響は低くなる。また、シカ類は冬季のエネルギー消耗を避けるためには攪乱されないことが最善であることが知られている（Moen 1976）。Schmidt（1993）は、アカシカが消費エネルギーを最小限に抑える場所で越冬していたことを示した。追跡した 6 頭のうち 5 頭は、冬季の方が夏季よりも急斜面を多く利用していた。シカ類は急斜面ほど利用頻度が低下するが（Ganskopp and Vavra 1987）、当地域では比較的高い標高の急斜面を利用することでニホンジカは人間活動による影響を避けていた可能性がある。また、冬季に夏季よりも道路密度の低い場所に滞在したことは、冬季行動圏における人間活動の影響が少ないことを示していた。さらに、奥秩父山地は、急峻な地形や登山口までのアクセスが不便であるため冬季における入山者数は少ない。これらを考慮すると、当地域においてニホンジカは、人間活動による影響が低い、すなわち攪乱される可能性の低い場所で越冬していた可能性が高いと考えられる。このことに加えて、越冬場所には冬

季の食物資源であるササ類が存在していた。したがって、安全性と食物資源の存在の両方によってニホンジカは冬季行動圏において生存が保障されていたと考えられる。

鳥獣保護区は、狩猟期間中に大型獣の避難場所として機能することが知られている（神奈川県 2007 ; Grignolio et al. 2011）。当地域おける鳥獣保護区も同様の機能を示すと推測されたが、鳥獣保護区の利用は 2 頭（no.6F および no.7F）にとどまった。当地域の鳥獣保護区がニホンジカにとって避難場所として機能しているかどうかについては、より多くの個体を追跡する、あるいは生息密度調査によって確認する必要があるだろう。しかしながら、追跡個体が人間活動による影響の少ない地域で越冬したことは、当地域では狩猟期間中にニホンジカにとって安全を確保できる場所が鳥獣保護区の外にも複数存在することを示していた。

以上から、比較的積雪の少ない奥秩父山地西部では、秋の季節移動は冬季の食物資源や人間活動による影響が関係していることが示された。すなわち、夏季行動圏において冬季に狩猟などの人間活動による影響が高く、食物資源の少ない地域では、ニホンジカはより安全かつ食物資源のある、冬季の生存を保障できる場所を求めて季節移動すると考えられる。本研究から明らかとなった冬季行動圏のシフトや冬季行動圏におけるササ類の存在は、冬季のニホンジカにとって、春季すなわち次の繁殖の時期を迎えるまで生き延びることが最も重要であることを示している。

**Table 2-1.** Tracking period, autumn migration period and migration distance of GPS collared sika deer captured in Kawakami Village, Nagano, 2009, with ≥6 months tracking.

| Deer[a] | Age | Capture Date | Tracking Period (days) | Autumn Migration Period | Migration Distance (km) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | Linear | Actual |
| no.1F | Adult | Apr 15 | 337 | Oct 31 - Nov 13 | 31.9 | 47.3 |
| no.2F | Yearling | Apr 22 | 340 | Oct 8 - Oct 8 | 2.5 | 2.6 |
| no.6F | Yearling | Apr 24 | 338 | Nov 3 - Nov 15 | 24.3 | 30.8 |
| no.7F | Adult | May 14 | 342 | Oct 31 - Nov 3 | 10.5 | 15.3 |
| no.12M | Adult | May 20 | 209 | Sep 17 - Sep 22 | 17.1 | 18.1 |
| no.13F | Adult | May 21 | 286 | Oct 20 - Oct 22 | 8.6 | 10.2 |

[a] M and F refers to sex.

**Table 2-2.** Summer and winter home range size of GPS collared sika deer captured in Kawakami Village, Nagano, with ≥6 months tracking.

| Deer | Season | Number of Locations | Fixed Kernel (ha) | |
|---|---|---|---|---|
| | | | 95% | 50% |
| no.1F | Summer | 8,388 | 141 | 33 |
| | Winter | 5,872 | 111 | 10 |
| no.2F | Summer | 7,664 | 100 | 15 |
| | Winter | 7,835 | 19 | 4 |
| no.6F | Summer | 8,628 | 82 | 17 |
| | Winter | 1,765 (4,335) | 123 (15) | 29 (4) |
| no.7F | Summer | 7,462 | 54 | 13 |
| | Winter | 2,670 (3,620) | 30 (15) | 6 (2) |
| no.12M | Summer | 4,924 | 180 | 15 |
| | Winter | 3,163 | 217 | 40 |
| no.13F | Summer | 6,625 | 112 | 25 |
| | Winter | 6,527 | 19 | 3 |

† The second winter home range is shown in parentheses.

**Table 2-3.** Proportions of steep slope, southerly aspects, coniferous cover, wildlife protection area (WPA), bamboo grass MDR and road density in summer and winter home range of GPS collared sika deer. Chi-square test was used to compare the percentage of individual deer's summer and winter home range.

| Characteristics | | Deer | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | no.1F | no.2F | no.6F | no.7F | no.12M | no.13F |
| Slope ≥30º (%) | Summer | 16.4 | 27.0 | 42.8 | 35.5 | 35.6 | 59.1 |
| | Winter | 79.1$^{***}$ | 63.5$^{***}$ | 72.0$^{***}$ | 28.7$^{ns}$ | 54.3$^{***}$ | 84.0$^{***}$ |
| Southerly Aspects (%) | Summer | 10.1 | 68.8 | 10.6 | 58.0 | 17.4 | 29.3 |
| | Winter | 1.8$^{***}$ | 93.7$^{***}$ | 67.8$^{***}$ | 84.0$^{***}$ | 56.4$^{***}$ | 84.8$^{***}$ |
| Coniferous Cover (%) | Summer | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 38.5 |
| | Winter | 11.8$^{***}$ | 0.0$^{ns}$ | 55.6$^{***}$ | 2.7$^{ns}$ | 23.5$^{**}$ | 81.6$^{***}$ |
| WPA (%) | Summer | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 97.9 | 0.0 | 100.0 |
| | Winter | 0.0$^{ns}$ | 0.0$^{ns}$ | 100.0$^{***}$ | 96.7$^{ns}$ | 9.0$^{ns}$ | 0.0$^{***}$ |
| Bamboo grass | Summer | - | - | - | - | - | - |
| MDR/frequency[a] | Winter | 1.1/100[b] | 0.7/100[b] | 0.6/100[c] | 1.3/100[b] | 0.1/100[b] | 0.6/100[c] |
| Road density (m/ha)[d] | Summer | 12.7 | 13.6 | 14.6 | 19.4 | 21.5 | 3.5 |
| | Winter | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.9 | 0.0 |

Significance levels are $^{ns}$ $P > 0.05$; $^{**}$ $P < 0.01$; $^{***}$ $P < 0.001$.

[a] Frequency (%) of appearance of bamboo grass in each survey site.

[b] *Sasamorpha borealis.*

[c] *Sasa hayatae.*

[d] Road density is calculated within 95% home range.

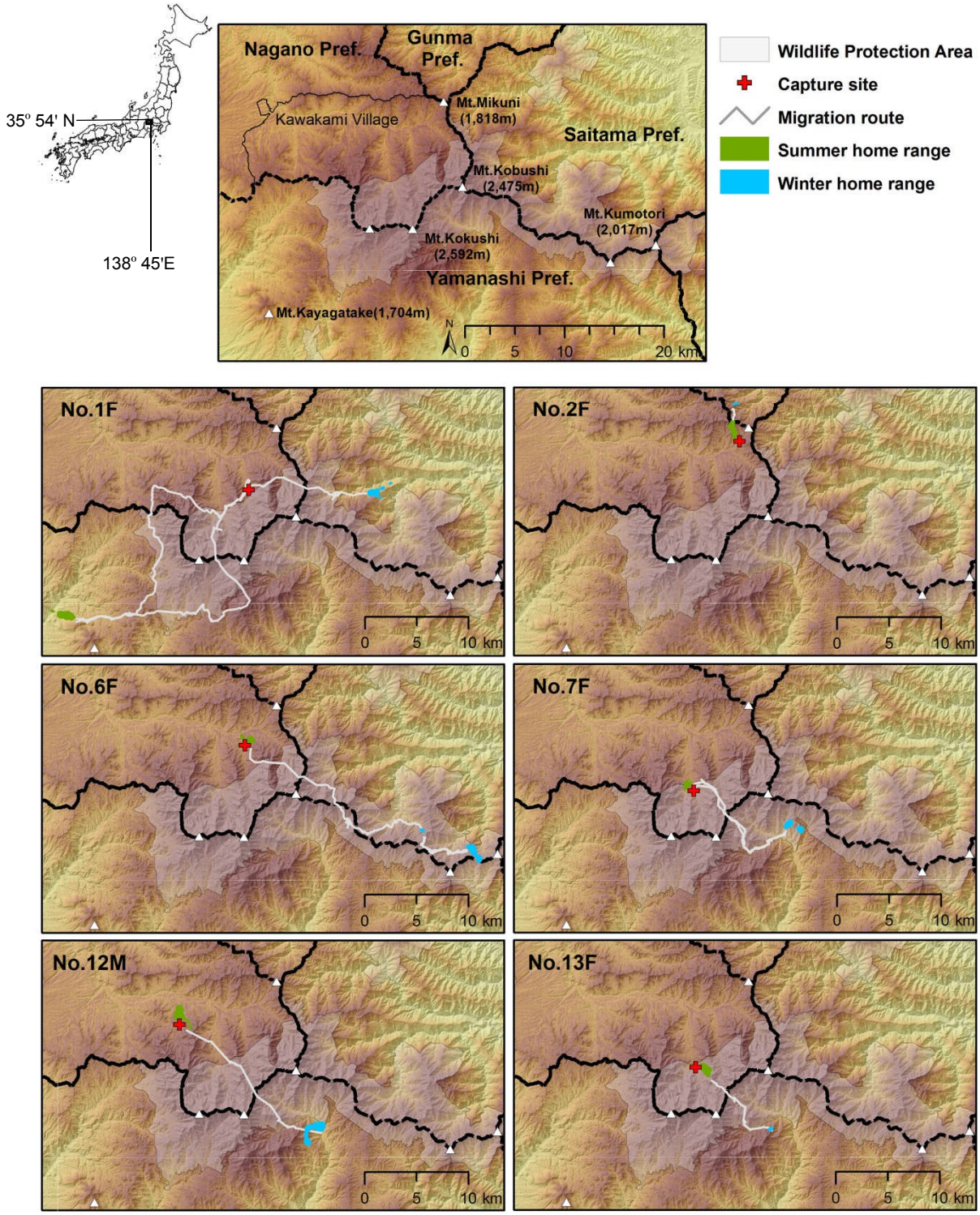


**Figure 2-1.** Seasonal home ranges and migration route of 6 GPS collared sika deer captured at Kawakami Village, Nagano in spring 2009. The upper figure shows the study area, which extends across Nagano, Yamanashi, Saitama and Gunma Prefecture. The prefectural border is shown in thick black line, which is also the ridgeline of the mountains.

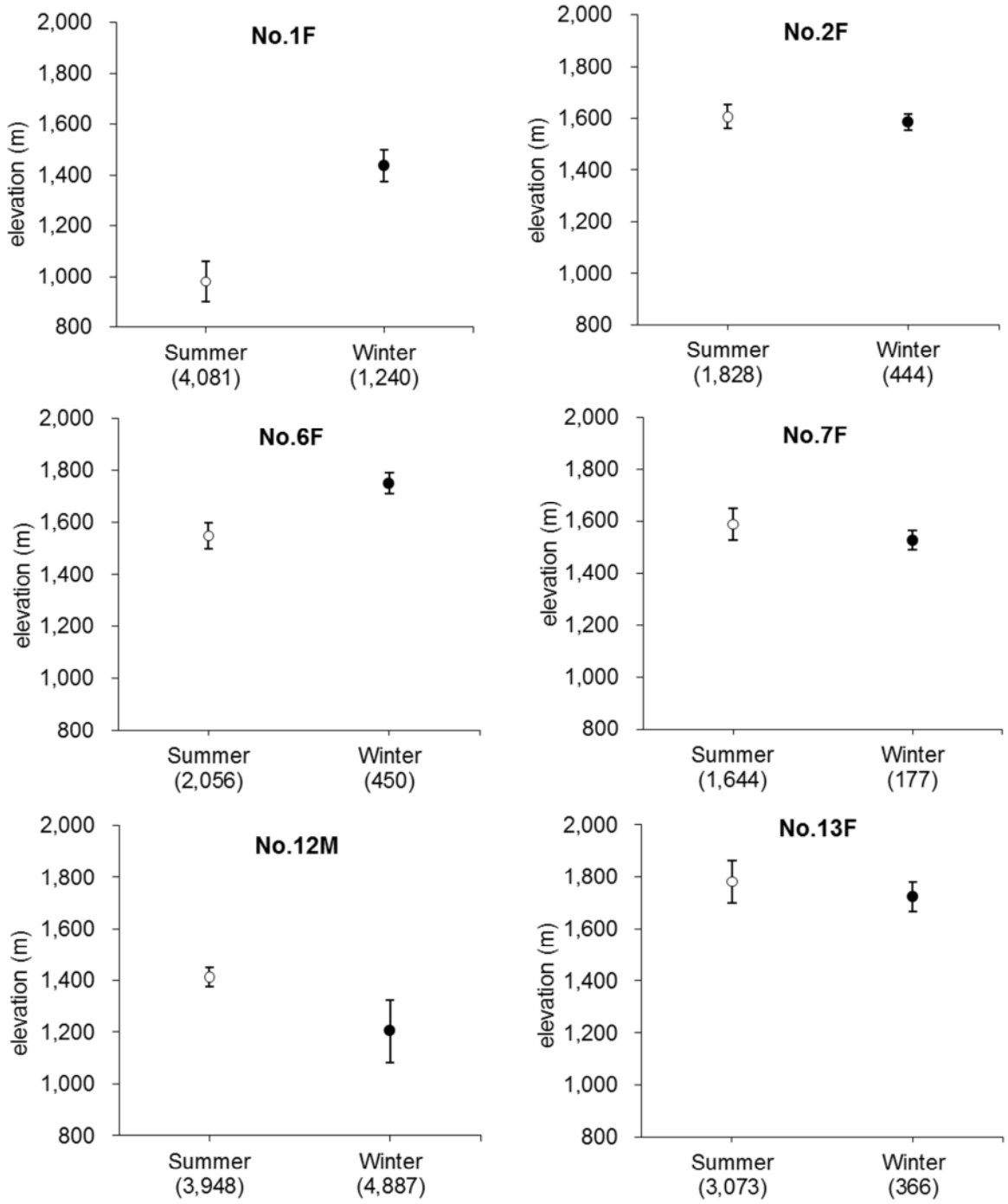


**Figure 2-2.** Mean elevation of the summer and the winter core area of 6 GPS collared sika deer captured in Kawakami Village, Nagano. Error bars indicate the standard deviation (SD) and the numbers of the 10-meter DEM values are indicated below the x−axis. Elevations of each deer were significantly different between the summer and the winter (Mann-Whitney U-test, $P < 0.001$).

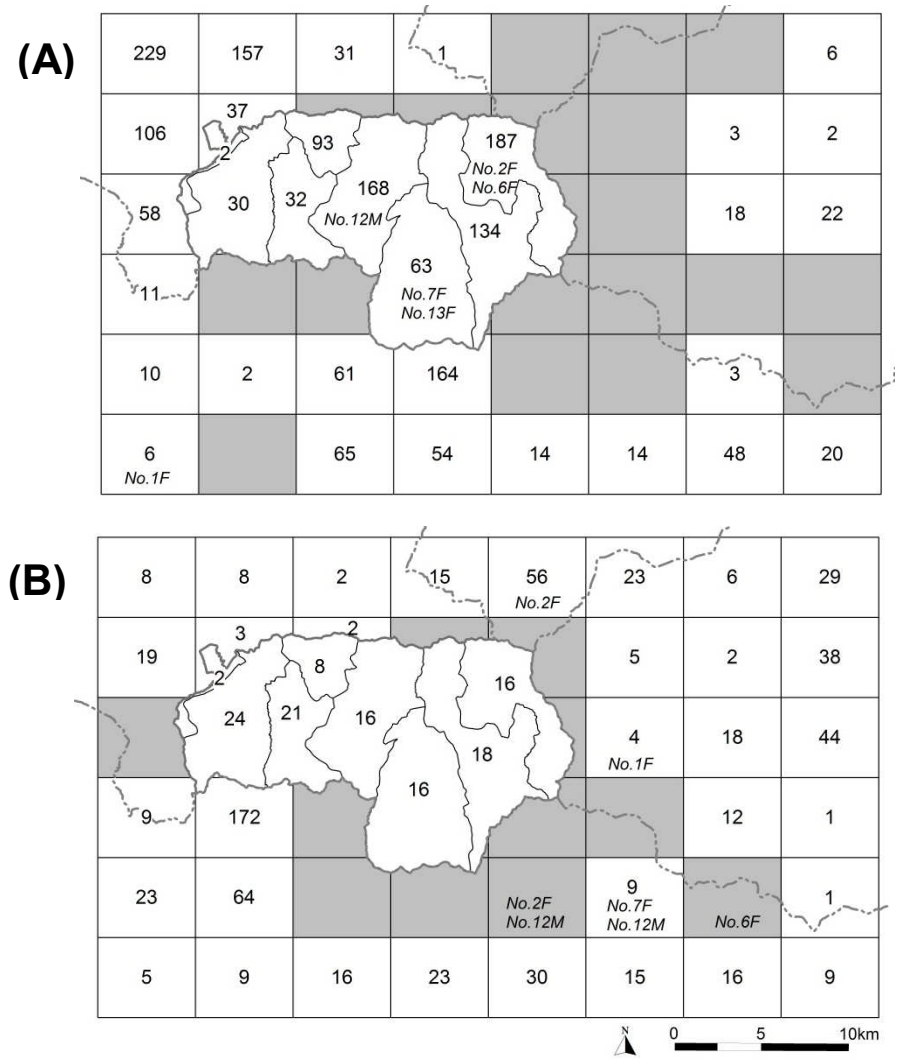


**Figure 2-3.** Number of deer harvested during non-hunting season (A) and hunting season (B) in the study area, shown in 5-km grid, 2009. Grey shadow polygons indicate deer were not harvested during the season. Number of deer harvested in Kawakami Village is shown in local district because of the insufficient information on the grid data. Number of deer harvested with unknown capture site in Kawakami Village during non-hunting season and hunting season was 17 and 1, respectively. Italic letter represents the Deer ID, where the summer (A) and the winter (B) core area was located. The winter core area of deer No.12M was located in contiguous grids. The prefectural border is shown in thick grey dashed double-dotted line. Kawakami Village is delineated in thick grey line.

# 第３章
# 霧ヶ峰高原におけるニホンジカの季節移動

## １．はじめに

第 2 章では、比較的積雪の少ない奥秩父山地西部においてニホンジカが季節移動することを明らかにし、夏季から冬季行動圏への季節移動には、冬季の主要な食物資源のササ類や狩猟などの人間活動による影響が関わっていることを示した。一般に、高標高域ほど降雪量は多いが、冬季に厳しい気象条件を示す地域では、シカ類は夏季行動圏の多雪（Tierson et al. 1985；Sabine et al. 2002；Ramanzin et al. 2007；Igota et al. 2004）や気温低下（Nelson 1995）によって越冬地へ季節移動し、冬季から夏季行動圏への春の季節移動は、気温上昇や融雪と関わっている（Sabine et al. 2002；Brinkman et al. 2005；Ramanzin et al. 2007）。しかし、ニホンジカの季節移動を引き起こす要因については不明な点が多い。

シカ類では、生息地の地形などによって積雪深分布が多様な場合、同一個体群に季節移動個体と定住個体の両者が生息することが知られている（Nicholson et al. 1997 ; Sabine et al. 2002 ; Brinkman et al. 2005 ; Cagnacci et al. 2011）。ニホンジカでは、北海道（Igota et al. 2004）や栃木県（丸山 1981）でこのような個体群が報告されている。ニホンジカは 50cm 以上の積雪を避けると考えられているものの（丸山 1981；Takatsuki 1992）、中部山岳地域における複雑な地形を考慮すると、比較的積雪の多い地域においても冬季の積雪深分布が多様であり、同一個体群に季節移動個体と定住個体の両方が生息する可能性がある。

個体群に占める季節移動個体の割合を明らかにするためには、より多くの個体追跡を行うことが必要である。しかしながら、ニホンジカでは 10 頭以上の個体追跡に基づいた研究は、北海道で 2 件（Uno and Kaji 2000；Igota et al. 2004）、本州で 2 件（丸山 1981；本間 1995）にとどまる。第 2 章で述べた奥秩父山地西部では 13 頭を捕獲したが、GPS 首輪の故障などにより半数は季節移動を明らかにできなかった。また、個体群の季節移動の雌雄差について明らかにすることは重要であるが、ニホンジカについては研究が不十分である。

一方、個体にとっての生息地の重要性を理解する上で、季節行動圏への執着性を明らか

にする意義は大きい。多くのシカ類は季節行動圏に忠実で、とりわけ夏季行動圏への高い執着性を示すが（Tierson et al. 1985；Porter et al. 1991；Brown 1992；Nicholson et al. 1997；Van Deelen et al. 1998）、ニホンジカについてこのような報告が行われた地域は北海道（Uno and Kaji 2000；Igota et al. 2004）にとどまる。

長野県霧ヶ峰高原は、本州最大規模の半自然草原（須賀 2012）を有する比較的積雪の多い地域であり、道路があり冬季も入山可能であることから、ニホンジカの季節移動を明らかにするのに適していると考えられる。また、冬季の気象条件から多くのニホンジカが季節移動を示すと推測される。そこで本章では、主にラジオテレメトリー法を用いた雌雄両方の個体追跡から長野県霧ヶ峰高原におけるニホンジカの季節移動、季節行動圏への執着性、季節移動と積雪深および気温の関係を明らかにし、当地域の季節移動の特徴と季節移動の要因について考察した。

## ２．方法

### 調査地

ニホンジカの捕獲は、霧ヶ峰高原において春～夏季に実施し、個体追跡はその周辺地域の広い範囲で行った（Figure 3-1）。霧ヶ峰高原は、車山（36º06'N, 138º11'E；標高 1,925m）の西方に広がる標高約 1,500m 以上の地域であり、その東端は八ヶ岳連峰（標高 680～2,899m）と隣接している。標高 1,600m 以上の地域は比較的なだらかな地形だが、標高の低い地域は複雑な地形となっている。八島ヶ原湿原西方の標高 1,660m に位置する鷲ヶ峰ヒュッテにおける 1985～2007 年の年平均気温は 5.9℃、年平均降水量（積雪を除く）は 1,328mm、平均最大積雪深は 75.2cm であった（細田・田口 2009）。

霧ヶ峰高原はヒゲノガリヤス（*Calamagrostis longiseta*）やススキ（*Miscanthus sinensis*）の優占する半自然草原である（西村ほか 1997）。草原は、主に標高約 1,500m 以上の地域に分布し、標高 1,700 m 以上の地域の 80%以上が草原となっている（尾関ほか 2006）。草原周辺は、ミズナラの優占する落葉広葉樹林、ウラジロモミ（*A. homolepis*）の優占する常緑針葉樹林、カラマツ植林が分布し、主にササ類が下層植生として生育する（鈴木・矢野

1982)。調査地の標高 1,100～2,000m の大部分はカラマツ植林であり、標高 1,100m 以下の地域は主に耕作地や集落となっている（環境省 1997)。

霧ヶ峰高原におけるニホンジカの生息数は 1990 年代の初めまで少ないと考えられていたが、その後 2004～2009 年に実施されたライトセンサス調査によれば目撃頭数は約 20 頭（2004 年）から 65 頭（2009 年）に増加した（岸元ほか 2010)。一方、八ヶ岳連峰の標高約 2,000m 以下の地域では、ニホンジカが古くから数多く生息していた記録がある（諏訪市教育委員会 1981)。また、霧ヶ峰高原周辺の 3 ヶ所における区画法によるニホンジカの生息密度は、2004 年 10 月に 1.0～4.9 頭/km$^2$、2010 年 10 月に 5.7～63.9 頭/km$^2$ と増加している（長野県 2011)。霧ヶ峰高原の標高約 1,600m 以上の地域は鳥獣保護区に指定されており、周辺地域は可猟地域となっている。

捕獲

霧ヶ峰高原において、2008 年 4～7 月に 23 頭（メス 15 頭、オス 8 頭、当歳 [本研究では 12 ヶ月齢未満を示す] メス 1 頭、当歳オス 4 頭を含む)、2010 年 5～8 月に 4 頭（メス 3 頭、オス 1 頭）のニホンジカをケタミン塩酸塩（200mg）とキシラジン塩酸塩（200mg）の混合液を用いて麻酔銃により捕獲した。捕獲は、標高約 1,500m 以上の地域で主に行った（Figure 3-1b)。捕獲された個体は、歯の萌出交換と磨滅状態から年齢を推定した。20 頭は、VHF 首輪（Advanced Telemetry Systems、Isanti、Minnesota、USA)、7 頭は GPS 首輪（Tellus 5H1D、Followit AB、Lindesburg、Sweden）を装着した。2008 年に捕獲し GPS 首輪を装着した 3 頭は、長期間追跡するために VHF 首輪も同時に装着した。捕獲に際しては、日本哺乳類学会のガイドラインに従った（日本哺乳類学会 種名・標本委員会 2009)。

VHF 首輪を装着した個体は、ラジオテレメトリー法により個体追跡を行った。2008 年 5 月～2010 年 7 月に、3～10 日間隔で主に日中に定位を行った。定位の際は、3 素子の八木アンテナと受信機（YAESU FT817、八重洲無線、東京、日本）を用いて 3 地点以上から方向探査して個体位置を推定した。ラジオテレメトリー法による位置精度は、さまざまな場所に VHF 首輪を置いて定位した結果、97 ± 60 m （$n$ = 13）であった。GPS 首輪の測位スケジュールは、15 分間隔～3 時間、脱落までの期間は 365～730 日に設定した。GPS 首輪

のデータダウンロードは専用機器を用いて 1～2 ヶ月に 1 回行った。

データ解析

8 ヶ月以上個体追跡できた個体について季節移動の有無を明らかにした。季節行動圏の中心点（定位点の緯度経度の平均）を結んだ距離を季節移動距離とした（Hayne 1949）。冬季行動圏が 2 ヶ所あった個体については、長期間滞在した方の行動圏を解析に用いた。秋の季節移動は夏季から冬季行動圏への移動、春の季節移動は冬季から夏季行動圏への移動とした。霧ヶ峰高原における滞在期間を明らかにするため、霧ヶ峰高原に夏季滞在した個体の秋の季節移動開始日、春の季節移動終了日を記録した。VHF 首輪を装着した個体については、正確な移動日の把握が困難なため、夏季（冬季）行動圏で最後に確認された日付と冬季（夏季）行動圏で最初に確認された日付の中央値を移動開始日（移動終了日）とした。夏季と冬季行動圏が重複していた個体は定住個体とした。シカ類は一般に 12 ヶ月齢までは母ジカと行動を共にするため（Nelson and Mech 1981）、当歳の行動圏はその個体の出生地であると判断した。当歳個体が出生地から移動し、離れた場所に新たな行動圏を形成した場合を分散とした。分散個体のうち、分散後 8 ヶ月以上個体追跡した個体について、季節移動の有無を明らかにした。季節移動個体のオスとメスの割合は Fisher’s exact test、オスとメスの移動距離は Mann-Whitney *U* test を用いて検定した。

季節行動圏の標高は、10m メッシュ標高データ（DEM；基盤地図情報、国土地理院）から、季節行動圏の中心点における値を Arc View Spatial Analyst software（ESRI 1996）を用いて抽出した。夏季行動圏と冬季行動圏の標高は、Wilcoxon’s singed-ranks test を用いて検定した。夏季行動圏と冬季行動圏の標高の雌雄差、季節移動個体と定住個体の差は、Mann-Whitney *U* test を用いて検定した。

季節移動個体と定住個体の夏季行動圏の重複を明らかにするため、定住個体の各個体の 100%最外郭法による夏季行動圏と重複する季節移動個体の頭数を調べた。

季節行動圏への執着性は、2 年間連続して個体追跡した全ての個体を用いて解析した。定住個体は 4～11 月を夏季、12～3 月を冬季と定義した。連続年の季節行動圏の中心点間の直線距離を夏季と冬季でそれぞれ比較した。中心点間の距離は、Mann-Whitney *U* test を

用いて検定した。

統計解析には、SPSS version 11.5 を用いた。データは、平均値±標準偏差で表示した。

霧ヶ峰高原の気象データは、鷲ヶ峰ヒュッテにおいて同ヒュッテの田口信氏が観測した。日気温（℃）は、百葉箱（いすず 10 号型、いすゞ製作所、新潟）を用いて計測された最低および最高気温の平均値とした。積雪深（cm）は、2 本の計測棒の平均値とした。

## ３．結果

### 季節移動個体と定住個体

27 頭の追跡個体のうち、3 頭は追跡後数ヶ月以内に死亡した。8 ヶ月以上追跡した個体は、24 頭（メス 17 頭、オス 7 頭、当歳メス 1 頭と当歳オス 4 頭含を含む）であり、全位置データ数は 45,916 点（VHF 首輪：1,451 点 [range = 6～108 点]；GPS 首輪：44,465 点 [range = 1,348～13,490 点]）得られた。24 頭のうち当歳オス 4 頭は出生地から分散し、このうち 3 頭は分散後 8 ヶ月以上個体追跡したため、合計 23 頭について季節移動の有無を明らかにした。分散したオス 1 頭は、分散後に霧ヶ峰高原から約 40 km 東の南佐久郡川上村に滞在したため、季節的な標高の解析から除外した。

23 頭のうち 15 頭が季節移動個体（65%）、8 頭が定住個体（35%）であった（Table 3-1；Figure 3-1a、3-2）。2 年以上個体追跡した個体（$n$ = 12）は、いずれも季節移動や定住のパターンを変えることがなかった。季節移動個体の雌雄の内訳は、オス 50%、メス 71%であった（d.f. =1、$P > 0.05$）。平均季節移動距離は、9.9 ± 6.1 km （range = 3.2～22.9 km）であり、雌雄間で有意な差はなかった（$Z = -1.876$、$P > 0.05$）。季節移動個体の 47%（$n$ = 7） は 10km を越えた季節移動を行い、このうち 2 頭は 20km 以上移動した。季節移動個体の多くは、冬季に霧ヶ峰高原と隣接する周辺地域に滞在していたが、3 頭は八ヶ岳連峰の山麓部に滞在していた（Figure 3-1）。夏季行動圏の標高は、季節移動個体、定住個体それぞれについて雌雄間に有意な差は認められなかった（夏季の季節移動個体：$Z = -0.144$、$P > 0.05$；冬季の季節移動個体：$Z = -0.433$、$P > 0.05$；夏季の定住個体：$Z = -0.775$、$P > 0.05$；冬季の定住個体：$Z = -0.775$、$P > 0.05$）。季節移動した 15 頭の平均利用標高は、夏季の方が冬

季よりも有意に高かった（$Z = -2.953$、$P < 0.01$）。ただし、1 頭の冬季行動圏は夏季よりも 145m 高かった。霧ヶ峰高原に滞在していた定住個体 7 頭の平均利用標高は、夏季と冬季で有意な差は認められなかった（$Z = -1.521$、$P > 0.05$）。夏季行動圏の標高は、季節移動個体と定住個体で有意な差は認められなかった（$Z = -0.388$、$P > 0.05$）。全ての追跡個体は、夏季に標高 1,500m 以上の地域を利用していた。定住個体 6 頭の夏季行動圏は、いずれも季節移動個体と重複していた（定住個体 1 頭につき重複していた季節移動個体の頭数：5.0 ± 3.3 頭、range = 1～10）。

季節移動個体 15 頭のうち 14 頭の夏季行動圏は、霧ヶ峰高原に形成された。しかし、オス 1 頭は、霧ヶ峰高原から約 15km 東方の蓼科山の東に位置する双子山に夏季行動圏を形成したため、春と秋の季節移動の分析から除外した。2008～2009 年の春と秋の季節移動について、合計 39 回の季節移動を分析した：2008 秋 （$n = 11$）、2009 春（$n = 10$）、2009 秋（$n = 10$）、2010 春（$n = 8$）。

### 季節行動圏の執着性

季節移動個体（夏季：$n = 15$；冬季：$n = 13$）の夏季と冬季行動圏は、連続年でいずれもそれぞれ重複していた。連続年の季節行動圏間の距離は、季節移動と定住の間で有意な差は認められなかったため（夏季：$Z = -0.277$、$P > 0.05$；冬季：$Z = -0.169$、$P > 0.05$）、季節移動個体と定住個体を合わせて分析した。季節行動圏の中心点間の距離は、夏季（403 ± 536 m、$n = 27$）の方が冬季（768 ± 623m、$n = 13$）よりも小さく、夏季行動圏への執着性が高かった（$Z = -2.122$、$P < 0.05$）。

### 秋の季節移動

秋の季節移動を確認した個体は、2008 年秋に 12 頭、2009 年秋に 11 頭であった。2008 年秋に季節移動した 1 頭は、霧ヶ峰高原から移動を開始した日を確認することができなかった。積雪深が初めて 20cm 以上となったのは、2008～2009 年の冬季で 1 月 10 日、2009～2010 年冬季で 12 月 19 日であった。40cm 以上の積雪を確認した日数は、2008～2009 年冬季で 22 日間、2009～2010 年冬季で 60 日間であった。秋の季節移動日の中央値は 2 年間

とも 11 月であった（Table 3-2 ; 2008 年秋：8 月 27 日～1 月 1 日 [127 日]、2009 年秋：8 月 30 日～12 月 31 日 [123 日]）。秋の季節移動は積雪深と関連していた（Figure 3-3）。積雪深が 20 cm に到達する以前に季節移動した個体は、2008 年秋に 100%（$n = 11$）、2009 年秋に 80%（$n = 10$）であった。一方で、2009 年秋に 2 頭が積雪深 40 cm 以上となってから季節移動を開始した。また、降雪前の日平均気温が 10 度以上の時期に霧ヶ峰高原を離れた個体を 2008 年、2009 年にいずれも 2 頭確認した。氷点下の気温が 3 日以上続いてから季節移動した個体は 2008 年秋に 82%（$n = 9$）であったのに対し、2009 年秋は 50%（$n = 5$）であった。

### 春の季節移動

春の季節移動を確認した個体は、2009 年春に 10 頭、2010 年春に 8 頭であった。2008～2009 年の冬季に 2 頭が GPS 首輪あるいは VHF 首輪の故障により個体追跡を終えた。2009～2010 年の冬季に 2 頭が狩猟により捕殺された。春の季節移動日の中央値は、2 年間とも 4 月であった（Table 3-2 ; 2009 年春：3 月 22 日～5 月 13 日 [52 日]、2010 年春：3 月 3 日～5 月 16 日 [74 日]）。霧ヶ峰高原において雪の消失した後に季節移動を終えた個体は 2009 年春に 50%、2010 年春に 75%であった（Figure 3-3）。その他の個体は、急激に融雪が進行している間に季節移動を終えていた。2009 年春、2010 年春は気温が 0℃ より高い日が 3 日以上継続してから全ての追跡個体が季節移動を終えていた。

## ４．考察

### 季節移動個体と定住個体

本州中部地方の比較的積雪の多い地域のニホンジカ個体群において、季節移動個体と定住個体の両方が雌雄に関係なく確認された。追跡個体の 65%（$n = 15$）が季節移動し、標高の高い夏季行動圏とより標高の低い冬季行動圏の間を標高移動していた。また、季節移動個体と定住個体の夏季行動圏は重複しており、両者の間に利用場所の違いは認められなかった。シカ類では地形などの条件により積雪深分布が多様な地域では、個体群に季節移

動個体と定住個体の両者が生息することが知られている（Nicholson et al. 1997 ; Sabine et al. 2002 ; Brinkman et al. 2005 ; Ramanzin et al. 2007 ; Cagnacci et al. 2011）。一般に、積雪深は斜面方位により異なるため、ニホンジカの利用する斜面方位は積雪深によって変化することが報告されている（Borkowski et al. 1996）。霧ヶ峰高原の標高 1,600m 以下の地域では、複雑な地形によって斜面傾斜度や斜面方位が多様であるために、積雪深分布が多様であると予測され、定住個体が冬季に霧ヶ峰高原に滞在することを可能にしたと考えられる。しかし、当地域では積雪深が 20cm 以上となる期間が長いために（2008～2009 年：72 日間；2009～2010 年:83 日間）、季節移動個体の割合の方が定住個体より多かったと考えられる。

一方、追跡個体は季節移動や定住のパターンを変えることはなかった。オジロジカ（Nelson 1995 ; Sabine et al. 2002 ; Brinkman et al. 2005 ; Fieberg et al. 2008）やノロジカ（Ramanzin et al. 2007）では季節移動個体であっても、年によって季節移動しない個体や季節移動時期を変化させる個体が確認されている。ニホンジカについてこのような個体は報告されていないが、長期的な調査研究を行うことが今後の課題の一つである。

霧ヶ峰高原におけるニホンジカの平均季節移動距離 9.9km（range = 3.2～22.9km）は、本州の他地域とほぼ同じであったが（本間 1995 [11.1km、range = 8.2～14.4 km]）、北海道よりも短かった（Uno and Kaji 2000 [19.9km、range = 2.5～42.0km] ; Igota et al. 2004 [35.1 km、range = 7.2～101.7km]）。積雪の多い北海道では、降雪時の避難場所となる常緑針葉樹林の分布が限定されているために、越冬場所も制限され、エゾシカは長距離の季節移動を示すと考えられている（Igota et al. 2009）。しかし、本州では多雪地域は日本海や亜高山帯から高山帯の高標高域に限られており（気象庁 2002）、北海道と生息地の状況が異なる。また、中部山岳地域は標高差が大きいため、積雪深分布も多様である。霧ヶ峰高原周辺においても同様であり、2008～2011 年の鷲ヶ峰ヒュッテにおける最大積雪深 56～108cm に対し、約 10.3km 南西に位置する諏訪測候所（36º03'N, 138º07'E ; 標高 760m）における同時期の最大積雪深はわずか 11～22cm であった（長野地方気象台）。以上から、当地域ではニホンジカが標高移動を伴う季節移動を行ったために北海道よりも季節移動距離が短いと考えられる。

ところで、成獣メス 1 頭の冬季行動圏の標高は夏季よりも 145m 高かった。このような逆の標高移動の報告は少ないものの、より積雪の少ない場所を求めた結果であると考えら

れている（Igota et al. 2004；Pépin et al. 2008）。第 2 章においても逆の標高移動を確認したが、積雪との関係は低いと考えられた。この成獣メスの冬季行動圏は、冬季通行止めの林道付近の南向き斜面にあり冬季も常緑イネ科草本が生育していた（私信）。このため、この個体は、積雪の少なく食物資源の存在し、かつ攪乱の少ない場所を求めた結果、逆の標高移動を示した可能性がある。この個体の夏季行動圏が通常の標高移動を行う個体と重複していたことを考慮すると、逆の標高移動が霧ヶ峰高原の特定の地域のみでみられる季節移動とはいえないだろう。

夏季行動圏への執着性は冬季よりも高かった。この結果は、過去に報告されたニホンジカ（Uno and Kaji 2000 ; Igota et al. 2004）や他のシカ類（Tierson et al. 1985 ; Porter et al. 1991；Brown 1992；Aycrigg and Porter 1997；Nicholson et al. 1997；Van Deelen et al. 1998）と一致していた。追跡個体の中には冬季行動圏をシフトした個体を確認したが、このこと自体が冬季行動圏への執着性の低さを示していると考えられる。Tierson et al.（1985）は、冬季の積雪深や生息環境の変化が季節行動圏の執着性に影響を与えると考えた。霧ヶ峰高原では、冬季行動圏への執着性が低い理由として、20cm 以上の積雪が初めて見られる時期や 40cm 以上の多雪期間が年によって異なることが考えられる。

**季節移動**

霧ヶ峰高原における秋の季節移動は、夏季行動圏の積雪深や低温と関係していることが示された。2 年間を通して、秋の季節移動は積雪深が 20cm になる前に始まっていた。これは、ニホンジカの行動が妨げられる積雪深 50cm（丸山 1981；Takatsuki 1992）よりもかなり少なかった。また、氷点下の気温が 3 日以上継続した後に季節移動を開始した個体が多かった。これらの結果は、気温と積雪深が秋の季節移動の開始時期に影響を与えているという過去の研究と一致していた（Nelson 1995；Nicholson et al. 1997；Mysterud 1999；Sabine et al. 2002；Brinkman et al. 2005；Grovenberg et al. 2009；Monteith et al. 2011）。本研究のように、積雪の浅い時期に季節移動が始まったという報告もある（Nelson 1995；Sabine et al. 2002；Brinkman et al. 2005；Fieberg et al. 2008；Uno and Kaji 2000）。積雪はシカ類の食物資源量を大きく減少させ（Schwartz and Hobbs 1985）、深い積雪はシカ類の行動を制限し、エ

ネルギー消費を増大させる（Parker et al. 1984）。さらに、低温下では熱損失が大きいことも知られている（Moen 1968）。このような理由から、当地域においてニホンジカは、行動を妨げる積雪深になる前に霧ヶ峰高原から季節移動したと考えられる。

一方で、季節移動個体のうち 2 頭は、夏季から初秋（8 月 27 日～10 月 2 日）の早い時期に霧ヶ峰高原から離れ、標高の低い地域へ季節移動した。一般に標高が高いほど植物の生育期間は短い。植物は枯死すると植物中に含まれる粗タンパク質含有量が低下し（Albon and Langvatn 1992）、食物資源量も減少する（Hunter and Grant 1971）。このことを考慮すると、2 頭は良質の食物資源を求めて早い時期に霧ヶ峰高原を離れ、冬季行動圏に到達したと推察される。しかし、多くの季節移動個体が晩秋から初冬までの長期間、霧ヶ峰高原に滞在したことから、この説明では不十分である。Monteith et al.（2011）は、夏季行動圏の NDVI（植生指数）が晩秋まで高いことを示し、ミュールジカはより長く夏季行動圏に滞在することでエネルギー要求量を満たすのに有利であると説明している。霧ヶ峰高原では、大部分の個体が晩秋まで霧ヶ峰高原に滞在していたことから、当地域の二次草原がニホンジカにとって良質の食物資源を提供していた可能性が示唆される。

春の季節移動は、先行研究と同様に融雪および気温の上昇と関連していた（Nelson 1995 ; Sabine et al. 2002 ; Brinkman et al. 2005 ; Ramanzin et al. 2007 ; Uno and Kaji 2000 ; Igota et al. 2004）。また、季節移動を確認した期間は、春（52～74 日間）の方が秋（123～127 日間）より短かった。同様の結果は、Sabine et al.（2002）も報告しており、融雪による地表面の露出にオジロジカが速やかに反応を示したためと説明した。冬季には食物資源が制限されるため､冬季行動圏に長期間滞在するほど食物資源量が低下することは明らかである。さらに集団で生活するニホンジカが高密度に生息することで、高い採食圧により食物資源の質や量が低下する（Kaji et al. 1988）。したがって、冬季行動圏の滞在を最小限にとどめた方が良質の食物資源を得るために有利であることも（Monteith et al. 2011）、春の季節移動を確認した期間が短かった理由の一つであると考えられる。

一方、北日本のニホンジカがグラミノイドに高く依存し、グレイザー的であること（Takatsuki 2009a）を考慮すると、霧ヶ峰高原の景観を代表するイネ科草本の優占する広大な二次草原はニホンジカにとって好適な食物資源を提供していると考えられる。融雪と

植物のフェノロジーには明確な関係性があり（Monteith et al. 2011）、シカ類は、成長初期段階の高質の植物を採食するために、より標高の高い地域へ春に季節移動することが知られている（Albon and Langvatn 1992；Hebblewhite et al. 2008；Mysterud et al. 2011）。これらを考慮すると、標高の高い霧ヶ峰高原へ回帰するという春の季節移動が食物資源と関係している可能性は高い。また、夏季は出産や交尾期にむけた体重増加を行うニホンジカの種の存続にとって重要な季節である。特にメスにとっては妊娠、出産、育児にかかるエネルギー消費が高くなるため（Oftedal 1985）、高質の食物を摂取する必要がある。追跡個体の示した夏季行動圏への高い執着性は、霧ヶ峰高原が追跡個体にとって繁殖の場所として重要な生息地であることを示していると考えられる。

以上から、霧ヶ峰高原では、秋の季節移動には積雪や低温が、春の季節移動には融雪と気温上昇が関係していることが示された。すなわち、当地域では、積雪により夏季行動圏において食物資源や行動が制限されるために秋の季節移動が起こり、越冬場所は春季までの生存を可能にするような避難場所だと考えられる。春の季節移動は重要な生息地への回帰であり、この背景には霧ヶ峰高原の広大な二次草原が深く関係している可能性が高い。

しかしながら、鎌倉時代から維持されてきた霧ヶ峰高原の二次草原（鈴木・矢野 1982）においてなぜ 1990 年代の初めまでニホンジカの生息数は少なかった（岸元ほか 2010）のだろうか。近年の研究では、シカ類の越冬地の密度が高い場合、競争を避けるため夏季に標高の高い地域へ季節移動するという競争回避の仮説が提案され、その場合、季節移動にかかる日数が短いと報告されている（Mysterud et al. 2011）。本研究は主に VHF 首輪による追跡であったために正確な季節移動日数を把握できなかったが、GPS 首輪を装着した 2 頭の春の季節移動は 1～2 日で終了していた。諏訪地方では、ニホンジカの捕獲数が 2005 年から 2009 年の 4 年間で、953 頭から 2,109 頭と 2 倍以上増加しており（長野県 2011）、ニホンジカの越冬場所では生息密度が高いと推測される。霧ヶ峰高原をニホンジカが利用するようになった背景には Mysterud et al.（2011）の密度依存的な競争回避の仮説が関係している可能性があり、今後、季節移動日数や植物の成長段階も考慮したニホンジカの季節移動を分析する必要がある。

**Table 3-1.** Number of migratory and non-migratory sika deer, migration distance, and elevations of seasonal home ranges of sika deer captured in Kirigamine Highland, Nagano, central Japan, 2008-2010, with ≥8 months tracking. Data are presented as mean ± SD.

| | Migratory | | | Non-migratory | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Male | Female | Total | Male[a] | Female | Total |
| Number of deer | 3 | 12 | 15 | 3 | 5 | 8 |
| Migration distance (km) | 16.0 ± 6.4 | 8.4 ± 5.1 | 9.9 ± 6.1 | - | - | - |
| Elevation (m) | | | | | | |
| Summer | 1,505 ± 355 | 1,548 ± 104.4 | 1,539 ± 164 | 1,620 ± - | 1,552 ± 135 | 1,572 ± 117 |
| Winter | 1,298 ± 323 | 1,318 ± 172 | 1,314 ± 196 | 1,471 ± - | 1,510 ± 69 | 1,499 ± 66 |

[a]Non-migratory male that stayed at the area 40 km away from Kirigamine Highland was excluded from the elevation analysis.

**Table 3-2.** Median date of migration during 7 migratory periods for sika deer captured in Kirigamine Highland, Nagano, central Japan, 2008-2011. Autumn and spring migration date is the departure and arrival date of the summer home range, respectively.

| Migratory period | *n* | Median | Range |
|---|---|---|---|
| Spring 2008 | 1 | 4 May | - |
| Autumn 2008 | 12 | 22 Nov | 27 Aug - 1 Jan |
| Spring 2009 | 11 | 17 Apr | 22 Mar - 13 May |
| Autumn 2009 | 11 | 8 Nov | 30 Aug - 31 Dec |
| Spring 2010 | 9 | 9 Apr | 3 Mar - 16 May |
| Autumn 2010 | 2 | 2 Dec | 23 Nov - 12 Dec |
| Spring 2011 | 2 | 4 May | 12 Apr - 27 May |

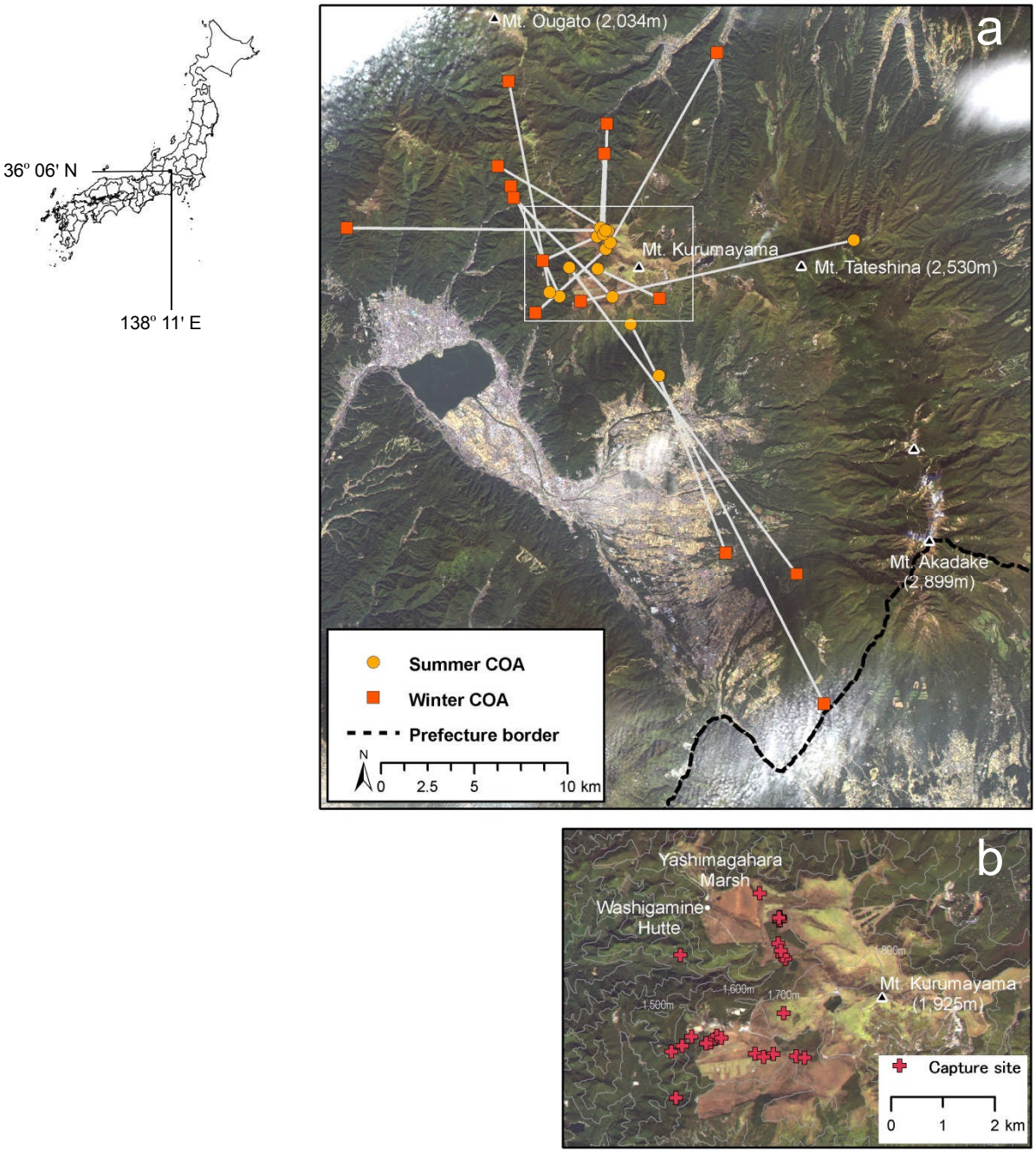


**Figure 3-1.** Summer and winter center of activity (COA) with connected line, which indicates distance and direction for 15 (12 females and 3 males) migratory sika deer, 2008-2011 (a).Capture sites of 27 sika deer in Kirigamine Highland, Nagano, central Japan, 2008-2010 and location of Washigamine Hütte, where daily temperatures and snow depths were measured (b). The area of Fig (b) is outlined as a square in Fig (a).

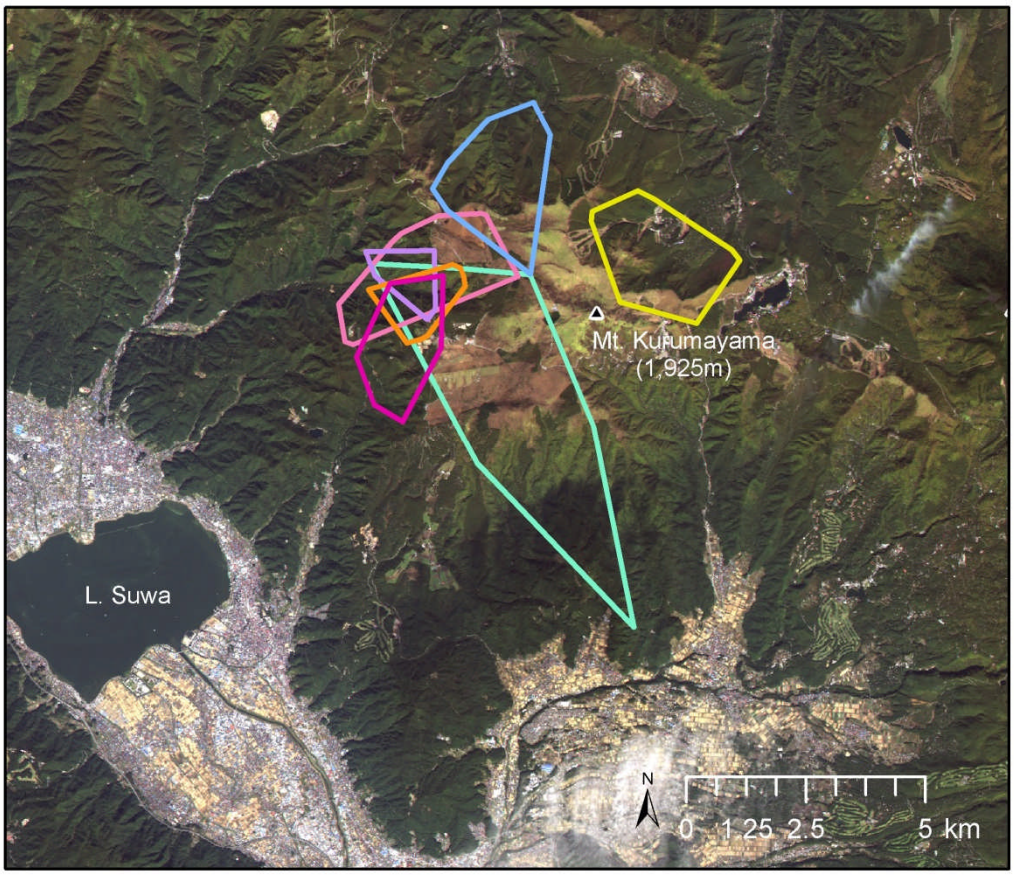


**Figure 3-2.** Annual home range (100% minimum convex polygon) of 7 non-migratory sika deer (5 females and 2 males) in Kirigamine Highland, 2008-2011. One male deer that dispersed from Kirigamine Highland and established a new home range in Kawakami Village, is not shown in the figure (but see section 5).

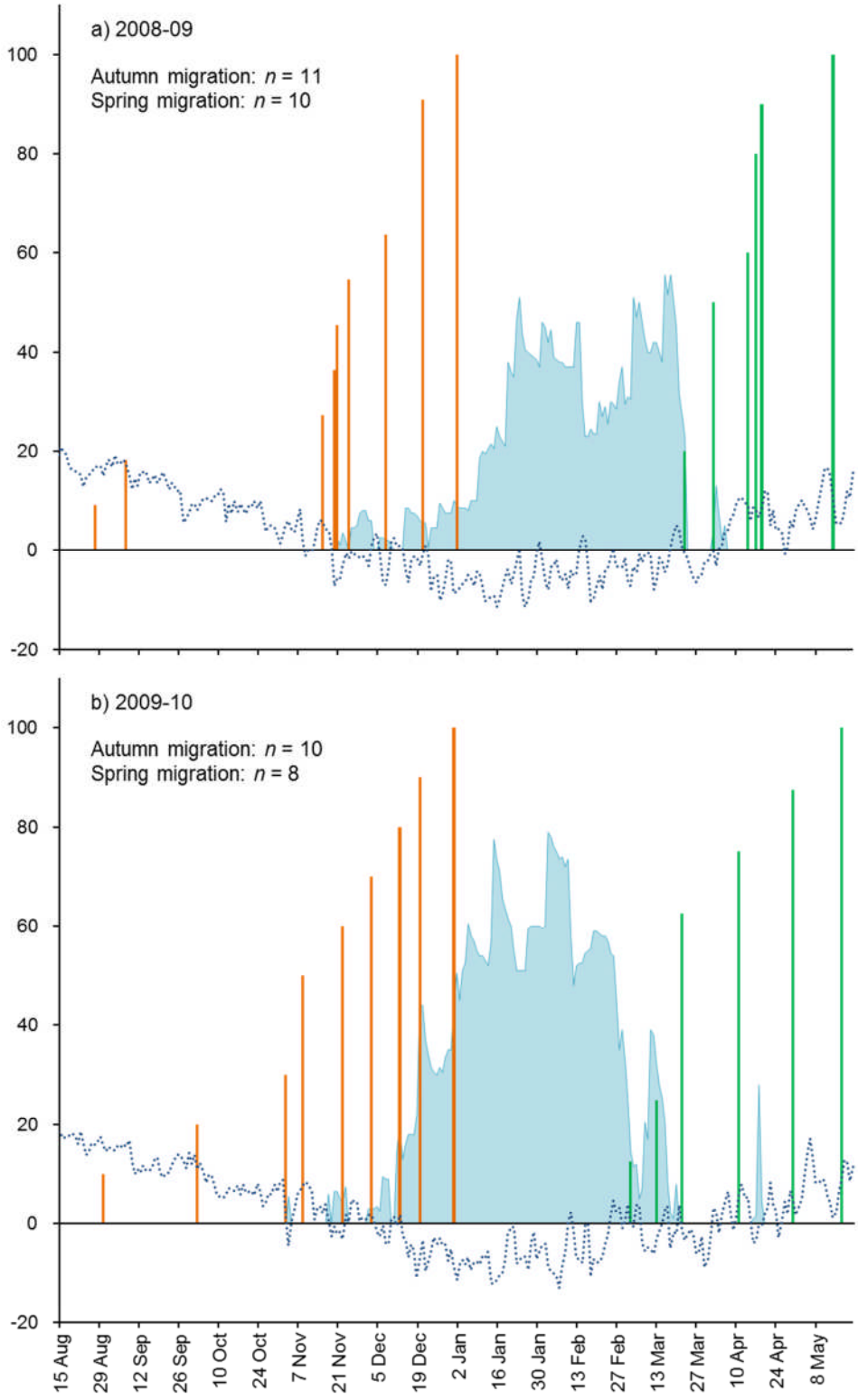


**Figure 3-3.** Migration events (%, orange bars: autumn migration, green bars: spring migration), mean daily temperatures (˚C, dotted lines), and snow depths (cm, shaded region) in Kirigamine Highland, Nagano, central Japan, 2008-2010. The Y-axis is shared by all 3 variables.

# 第４章
# 南アルプス北部におけるニホンジカの季節移動

## １．はじめに

第 3 章では、比較的積雪の多い霧ヶ峰高原においてニホンジカの季節移動が積雪や気温と関係していることを明らかにし、これらの季節移動には霧ヶ峰高原の広大な二次草原が深く関係していることが示唆された。また、春の季節移動は融雪や気温上昇と密接に関係していたことから、植物フェノロジーが季節移動に関わっている可能性が示唆された。山岳地域に生息するシカ類は、夏季に冬季よりも標高の高い地域を利用する標高移動を示すが（アカシカ : Zweifel-Shielly et al. 2009 ; ノロジカ : Mysterud 1999 ; ミュールジカ : Nicholsen et al. 1997 ; オグロジカ *O. hemionus columbianus* : Loft et al. 1984 ; カリブー *Rangifier tarandus* : Oosenbrug and Theberge 1980 ; ニホンジカ：丸山 1981 ; Takatsuki et al. 2000 ; Igota et al. 2004）、その利用標高差は数 100m 程度という報告が多い。一方で、ゴールデンターキン（*Budorcas taxicolor bedfordi* : Zeng et al. 2010）、マウンテンゴート（*Oreamnos americanus* : Rice 2007）は標高差 1,000m 近い大きな標高移動を示す。このような標高移動を伴う季節移動は、食物資源の変化すなわち植物フェノロジーに起因することが多い（Albon and Langvatn 1992 ; Hebblewhite et al. 2008 ; Mysterud et al. 2011 ; Monteith et al. 2011）。これは成長初期段階の植物の方が成熟段階よりも粗タンパク質（Johnston et al. 1968; Albon and Langvatn 1992; Van Soest 1982）や消化率（Hebblewhite et al. 2008）が高いためと考えられている。季節移動の要因はこの他に、生息密度（Mysterud et al. 2011）、個体の栄養状態や年齢（Hebblewhite et al. 2008）、捕食者からの回避（Hebblewhite and Merrill 2009）など複数の要因が関係していることもある。本州中部地方の北アルプスでは、ニホンザルやツキノワグマが夏季に高山帯を利用することが知られており、植物フェノロジーとの関連が示唆されている（Izumiyama et al. 2003 ; Izumiyama and Shiraishi 2004）。しかし、ニホンジカに関しては、夏季に標高の高い地域へ移動する要因に関する知見はほとんど得られていない。

南アルプス北部の高標高域では 1990 年代初めにニホンジカが確認され、近年では高山

植物群落への採食圧が高くなっている（中部森林管理局 2007）。当地域では、2006 年に 10 頭のニホンジカをラジオテレメトリー法によって個体追跡したが（泉山・望月 2008）、この方法では季節移動に関する詳細なデータを得られなかった。その後、2007 年に 2 頭に初めて GPS 首輪を装着し、当地域において GPS テレメトリーが有効であることが示された（泉山ほか 2009）。

本章では、GPS テレメトリーを用いて南アルプス北部におけるニホンジカの季節移動と行動圏について明らかにし、主に春の季節移動の要因について考察した。近年の研究では、植物フェノロジーすなわち良質の食物資源を得ることに合わせたシカ類の季節移動は時間をかけて行われることや（Mysterud et al. 2011）、季節移動途中の休息地（stopover site）は植物フェノロジーと深く関係し、休息地は個体のエネルギー摂取量を最大にするために重要であることが報告されている（Sawyer and Kauffman 2011）。そこで、春と秋の季節移動にかかる日数および季節移動途中の休息場所の数、夏季行動圏における日平均気温の推定から、春の季節移動と植物フェノロジーとの関係について検討した。

## ２．方法

### 調査地

調査地は、南アルプス北部とその周辺地域を含む地域である（Figure 4-1）。南アルプスは、稜線上の一部で緩やかな地形を示すものの、大部分は急峻な斜面や谷で構成される複雑な地形を示す。調査範囲の標高は約 400～3,193m であり、本州において最も標高差の大きい地域である。調査範囲の南端には塩見岳（標高 3,052m）があり、中央部には日本第 2 の高峰である北岳（35º40'N, 138º14'E；標高 3,193 m）や仙丈ヶ岳（標高 3,033 m）など標高 3,000m 以上の頂が 4 座ある。1980 年に開通した南アルプス林道は、仙丈ヶ岳から北東に約 3.7km の北沢峠（標高 2,030m）を通り、南アルプス東西の山麓を結んでいる。2007～2011 年の調査地西部の長野県伊那気象観測所（35°50' N, 137°57'E；標高 633m）における年平均気温は 12.0˚C、年平均降水量は 1,340mm であった（長野地方気象台）。

調査地の植生は、標高によって大きく異なる（長野県 1976）。標高 2,700m 付近が高木

森林限界であり、それ以上の地域はハイマツ（*Pinus pumila*）低木林や雪田植物群落などの高山植生がパッチ、モザイク状に分布している（大野 2009）。標高 1,800～2,700m は亜高山帯針葉樹林となっており、亜高山帯下部（標高 1,800～2,300m）ではシラビソやオオシラビソを主とする常緑針葉樹林が優占する。亜高山帯上部（標高 2,300～2,700m）はダケカンバ林や広葉草原が分布している。標高 1,000～1,800m の地域はブナやミズナラの優占する落葉広葉樹林やカラマツ植林が広がる。標高 1,000m 以下の地域はアカマツ（*Pinus densiflora*）林、コナラ等の優占する落葉広葉樹林、スギ・ヒノキ植林がパッチ状に分布している（環境省 1997）。

調査地北西の長野県伊那市高遠町における区画法によるニホンジカの生息密度は、2004 年 10 月に 22.7 頭/$km^2$ 、2010 年 10 月に 47.6 頭/$km^2$ であり、近年増加している（長野県 2011）。調査地東部の山梨県においても、糞塊密度調査によるニホンジカの生息密度は 2001 年に 8.4 糞塊/km、2010 年に 24.4 糞塊/km と増加している（山梨県 2012）。南アルプス北部の稜線部は鳥獣保護区となっているが、2010 年 10 月に初めて北沢峠の東側で個体数調整によるニホンジカ捕獲が実施された。

捕獲

2007～2011 年に北沢峠周辺において 12 頭の成獣ニホンジカ（メス 3 頭、オス 9 頭）を捕獲した。捕獲は、基本的に秋季（9～11 月）に実施したが、2010 年のみ、6 月上旬に 1 頭を捕獲した。ニホンジカは、ケタミン塩酸塩（150～250mg）およびキシラジン塩酸塩（150～250mg）の混合液を用いて麻酔銃により捕獲した。捕獲された個体は GPS 首輪（2010 年以前：Tellus 5H1D、Followit AB、Lindesburg、Sweden；2011 年：GPS PLUS-1 collar、VECTRONIC Aerospace GmbH、Berlin、Germany）を装着した。GPS 首輪のデータ取得間隔は 1 時間に設定し、専用機器を用いて適宜データダウンロードを行った。位置データはパソコンにとりこみ、GIS ソフト（ESRI ArcGIS 9.3）に表示した。捕獲に際しては、日本哺乳類学会のガイドライン（日本哺乳類学会 種名・標本委員会 2009）に従った。

データ解析

GPS 首輪を装着した 12 頭のうちメス 1 頭は北沢峠で行われた管理捕獲により捕殺された。オス 1 頭は GPS 首輪が故障したため長期間の追跡に至らなかった。8 ヶ月以上追跡可能であった 10 頭（メス 2 頭、オス 8 頭）のデータを分析に用いた。解析にあたっては、事前に目視により実際の動物の定位点とは明らかに異なる測位データを除去した（D'Eon et al. 2002）。位置データは、時系列ごとの測位データに基づき、個体ごとに季節行動圏と季節行動圏間の移動に分類した（D'Eon and Serrouya 2005）。季節行動圏は、その行動圏において 1 日 2km 以上移動することなく、27 日以上滞在した場所とした。ただし、季節行動圏から数 km 離れた場所に個体が一時的な滞在（1～7 日間）をした場合は、これらのデータを季節行動圏から除外した。季節行動圏の中心点は、測位データの緯度と経度の平均値により算出した（Hayne 1949）。季節移動距離は、夏季と冬季行動圏の中心点間の直線距離とした。

行動圏の算出には R のパッケージ adehabitat（Calenge 2006）を使い、ad hoc（Pellerin et al. 2008）を用いた固定カーネル法により各個体の 95%行動圏およびコアエリア（50%行動圏）を算出した（Worton 1989）。冬季行動圏を 2 ヶ所有した個体については、より長期間滞在した方の行動圏を分析に用いた。夏季の 95%行動圏の個体ごとの重複面積を算出した。また、オスの秋季の 95%行動圏におけるメスとの重複の有無を調べた。

位置データにおける標高は、10m メッシュ数値標高モデル（DEM）を用い（基盤地図情報：国土地理院）、Arc GIS Spatial Analyst extension（ESRI 1996）によって抽出した。季節行動圏の標高は、95%行動圏に含まれる位置データの標高の平均値とした。また、年間を通した利用標高の変化をグラフで表示するため、個体ごとに日平均標高を算出した。

亜高山帯上部以上の地域（以下、高山環境）を利用した個体については、季節行動圏の定位点における植生を環境省第 5 回植生図（環境省 1997）から抽出し、高山植生、ダケカンバ林、亜高山帯針葉樹林の割合を夏季と冬季で比較した。高山低木群落、雪田草原、高山ハイデおよび風衝草原を高山植生とした。夏季行動圏の滞在期間が植物成長期のどの段階にあったかを考察するため、これらの個体の夏季行動圏における気温を推定した。追跡個体が実際に利用した場所における気温データがないため、名取（2008）によって北岳の

標高 2,900m 地点における日平均気温と富士山山頂（標高 3,775m）の日平均気温から算出された気温逓減率-5.2°C/1,000m を用いて、夏季行動圏の平均標高における日平均気温を年ごとに推定した（2008 年：標高 2,500m、2010 年：標高 2,600m、2011 年：標高 2,600m）。

秋の季節移動は夏季から冬季行動圏への移動、春の季節移動は冬季から夏季行動圏への移動とした。それぞれの季節移動にかかった日数と休息場所を調査した。季節移動にかかった日数は、夏季（冬季）行動圏で最後に記録された日時と冬季（夏季）行動圏で最初に記録された日時の差から算出した。なお、オスについては秋の季節移動の途中の秋季行動圏における滞在日数を計算から除外した。追跡個体が季節移動途中に 4 時間以上一定方向への連続した動きを示さなかった場所を休息場所とした。

夏季と冬季行動圏の標高、春と秋の季節移動にかかった日数と休息場所の数、夏季と冬季の植生割合については、Wilcoxon signed-ranks test を用いて検定した。すべての統計解析は、SPSS version 11.5 を用いた。本文中データは平均値±標準偏差で示した。

## ３．結果

### 季節移動と行動圏

8 ヶ月以上追跡できた 10 頭（range = 268～372 日）の GPS 首輪の測位成功率は 36～99%（72 ± 21%）、測位データに占める 3D データの割合は 46～100%（77 ± 15%）であった。3 頭は、年間を通して亜高山帯下部を利用していた（メス 2 頭、オス 1 頭）。このうちオス 1 頭（YJ08M）が定住個体、メス 2 頭が季節移動個体であった。定住個体は、北沢峠南の南アルプス林道沿いを主に利用していた（Figure 4-2）。林道沿いを主に利用していたのはこの個体のみであった。一方、夏季に高山環境を利用した個体は全てオスであった（$n$ = 7）。9 頭の平均季節移動距離は 13.0±5.8km（range = 3.4～22.6km）であった（Table 4-1）。

季節移動メス 2 頭（CE09F および CK11F）の季節行動圏は、夏季および冬季の 2 つであったのに対し、季節移動オスは、夏季と冬季行動圏以外に、秋の季節移動の途中に秋季行動圏（7 頭）、春の季節移動の途中に春季行動圏（4 頭）を形成した（Figure 4-1）。季節移動オスの夏季行動圏滞在期間の中央値は 6 月 19 日～9 月 7 日、秋季行動圏滞在期間の中央

値は 9 月 8 日（range = 8 月 8 日～10 月 4 日、$n$ = 5）～11 月 16 日（range = 11 月 3 日～12 月 29 日、$n$ = 6）、冬季行動圏滞在期間の中央値は 11 月 21 日～5 月 2 日、春季行動圏滞在期間の中央値は 5 月 1 日（range = 4 月 28 日～5 月 15 日、$n$ = 4）～6 月 8 日（range = 5 月 27 日～6 月 17 日、$n$ = 4）であった。

全個体の季節ごとの行動圏面積を Table4-2 に示した。季節移動オスの行動圏面積に季節的に有意な差は認められなかった（$F$ = 2.275、$P$ > 0.05）。

夏季行動圏は、季節移動オス 3 頭（JR09M、SR10M、RK10M）および季節移動オス 2 頭（TR09M および GR10M）について、それぞれ 7.4ha、2.5ha 重複していた。季節移動オス 4 頭の秋季行動圏は全てメスの夏季行動圏と重複していた。

季節移動オス 3 頭は、冬季行動圏をシフトさせた。個体 KI07M は、最初の冬季行動圏から約 1.6km 東に 2 月 6 日～4 月 11 日まで（65 日間）滞在した。個体 TR09M は、最初の行動圏に 11 月 4 日～1 月 16 日まで（74 日間；平均標高 1,790m）滞在し、その後、約 2km 東の標高の低い地域に 4 月 30 日まで滞在した。個体 RK10M は、最初の行動圏に 12 月 6 日～1 月 5 日まで（31 日間；平均標高 1,880m）滞在し、その後、約 12km 南東の標高の低い地域に 5 月 2 日まで滞在した。

追跡個体の年間を通した日平均標高を Figure4-3 に示した。季節移動オスの日平均標高は、545～2,945m、利用標高差は 1,330～2,258m と大きかった。夏季に高山環境を利用していたオスは 6 月中旬～7 月初旬にかけて大きく標高移動した。利用標高差の最も大きかった 2 頭（TR09M および RK10M）は 4 月下旬～5 月上旬にも約 700m の標高移動をしていた。定住オスの日平均標高は 1,788～2,081m、利用標高差は 292m であり、季節移動個体より小さかった。季節移動メスの日平均標高は 1,564～2,372m、利用標高差は 718～758m であった。夏季と冬季行動圏における利用標高を Table4-3 に示した。季節行動圏の標高差は、季節移動メスでは 20～276m であったのに対し、季節移動オスでは平均 1,178m（夏季：2,634±135m；冬季：1,455±451m）と雌雄で大きく異なった（$Z$ = -2.366、$P$ < 0.05）。

季節移動オスの夏季行動圏滞在期間中の推定気温は、亜高山帯以上で植物の生育温度の基準となる 5°C（Kudo and Suzuki 1999）を越えた期間とほぼ一致していた（Fig 4-4）。個体 KI07M の夏季行動圏での滞在開始日は 7 月 5 日（Table 4-1）であったが、標高 2,500m 以

上を利用していた期間は 6 月 18 日～10 月 1 日であった。これらのオスが標高 2,500m 以上の地域に滞在を開始したのは、気温 5℃ 以上の日が 5 日以上継続した最初の日からそれぞれ 22 日後（2008 年）、8 日前（2010 年）、12 日後（2011 年）であった。一方、高山環境の滞在を終えたのは、7 月以降に気温が初めて 5℃ 未満となった日からそれぞれ 1 日後（2008 年）、8 日前（2010 年）、31 日前（2011 年）であった。

季節移動オスの利用した植生の割合は、夏季と冬季で異なっていた（Table 4-4）。高山植生の利用は夏季に限定されていたが（$Z = -2.201$、$P < 0.05$）、ダケカンバ林や亜高山帯針葉樹林の割合は夏季と冬季で有意な差は認められなかった（ダケカンバ林：$Z = -1.352$、$P > 0.05$；亜高山帯針葉樹林：$Z = -1.014$、$P > 0.05$）。

### 春と秋の季節移動

GPS 首輪の電池消耗などにより、季節行動圏の途中で個体追跡が終了した個体がいたため、9 頭のうち 6 頭について春と秋、両方の季節移動を明らかにした（Figure 4-5）。季節移動メス 2 頭は、4 月 19 日と 5 月 27 日に春の季節移動を、10 月 29 日と 10 月 12 日に秋の季節移動をそれぞれ開始した。季節移動オス 4 頭は、4 月 27 日～5 月 21 日に春の季節移動を、8 月 7 日～9 月 28 日に秋の季節移動をそれぞれ開始した。春の季節移動にかかった日数（16.2～60.9 日）は、秋の季節移動（1.7～6.8 日）よりも有意に長かった（$Z = -2.201$、$P < 0.05$）。春の季節移動途中の休息場所の数（3～14 ヶ所）は、秋の季節移動にかかった休息場所の数（0～3 ヶ所）よりも有意に多かった（$Z = -2.226$、$P < 0.05$）。

## ４．考察

### 季節移動と行動圏

10 頭による個体追跡から、当地域では高山環境を利用した個体は季節移動すること、亜高山帯下部を主に利用していた個体には季節移動個体と定住個体の両方が生息することが明らかとなった。本調査で高山環境を利用したのは全てオスであったが、高山帯ではセンサーカメラによりメスの生息を確認しており（自然環境研究センター 2012）、高山環境の

利用はオスに限られた行動ではないと考えられる。

定住個体は年間を通して亜高山帯下部を利用していた。この個体は、2007 年に個体追跡し、4 ヶ月後に死亡したオスと同様に、南アルプス林道と近接した限定的な地域を利用していた（泉山ほか 2009）。林道のり面には、冬季も枯死しない外来牧草類などの緑化工の施された経緯があり（畠山 1979）、冬季においても常緑の食物資源が存在する。緑化工はニホンジカに長期間利用可能な高質な採食場所を提供し、緑化工の利用により移動範囲が狭くなることが報告されている（三谷ほか 2005）。また、林道脇はニホンジカの利用や食物現存量が大きい（寺田ほか 2010）。このことに加え、亜高山帯下部は主に常緑針葉樹林であるため、多雪を避けることのできる避難場所（Igota et al. 2004）が存在する。このような理由から、この個体は冬季も北沢峠周辺の高標高域に滞在することが可能であったと推測される。

当地域におけるニホンジカの季節移動距離は奥秩父山地西部（第 2 章）や霧ヶ峰高原（第 3 章）と大きな差はなかったが、20km 以上季節移動した個体は 1 頭にとどまった。20km 以上の季節移動を行う個体の少なかった理由としては、当地域が標高差の大きい急峻な山岳地域であることが関係している可能性がある。マウンテンゴートやエルクでは山岳地域において大きな標高移動をすることによって、水平方向の移動距離が短くなる（Rice 2007；Dalke et al. 1965）と報告しており、当地域においても同様の理由が考えられる。

季節移動オスは、秋の季節移動の途中に秋季行動圏を形成した。この理由としては、交尾期と高山環境の利用が関わっていると考えられる。秋季行動圏における滞在期間である 9 月上旬～11 月中旬は、ニホンジカの交尾期（高槻 2006）にあたる。Georgii and Schröder（1983）は、アカシカのオスが交尾期に通常の行動圏から離れた場所に季節行動圏を形成したと報告した。オジロジカではオスが交尾期に通常の行動圏から離れて一時的な遠出をすることや、交尾期に行動圏を広げることが報告されている（DeYoung and Miller 2011）。追跡したオスの秋季行動圏が、いずれもメスの夏季行動圏と重複していたことと考え合わせると、秋季行動圏の形成は交尾期と関係している可能性が高い。一方、高山環境の植物の生育期間は 6～9 月の 4 ヶ月間と短く（丸田・増沢 2009）、10 月には急激な気温低下がおきる（名取 2008）。交尾期のピーク時である 10 月（高槻 2006）の高山環境は、食物資

源量が低下しニホンジカにとって好適な環境ではないと考えられるために季節移動オスは秋季に低い標高へ移動した可能性がある。一方で、高山環境においてメスの生息数の少ないことが亜高山帯低部に秋季行動圏を形成する理由の一つかもしれない。

季節移動オス 3 頭は冬季行動圏をシフトさせた。このように複数の冬季行動圏を有する個体は、奥秩父山地（第 2 章）や霧ヶ峰高原（第 3 章）でも確認され、冬季行動圏への執着性の低さが示唆されたが、当地域でも同様に考えられる。個体 KI07M は、多雪により冬季行動圏から一時的に移動した可能性が高い。この個体の冬季行動圏から約 31km 北西の長野県諏訪気象観測所における 2008 年 2 月 6 日（2 番目の冬季行動圏へ移動した日）の最大積雪深は 26cm であったが、2007 年や 2009 年の同時期に積雪は観測されておらず（長野地方気象台）、2008 年が例年にない多雪の年であったといえる。この個体でみられた冬季行動圏のシフトは、大雪により通常と異なる場所を利用するという他のシカ類の報告（Loft et al. 1984 ; Garrot et al. 1987）と一致し、冬季の生存の可能性を高めるために行われたと考えられる。一方で、他の 2 頭は 1 月上～中旬にそれまで滞在していた高標高域から標高 900m 以下の地域に移動していた。これらの移動は、2010 年に確認された他の追跡個体では見られなかったことから、積雪との関連性は低いと考えられ、越冬場所における生息密度や食物資源などが行動圏のシフトに関係している可能性がある。

行動圏面積は、性別、年齢、生息地内の隠れ場所や食物資源の質（Sanderson 1966 ; Brinkman et al. 2005）、個体のエネルギー要求量や生息地の利用可能エネルギー量（Harestad and Bunnell 1979）、生息密度（Kjellander et al. 2004）によって異なることが知られている。季節移動メスの季節行動圏面積は、奥秩父山地西部とほぼ同じであった（第 2 章）。季節移動オスはいずれも成獣だが、行動圏面積の個体差は大きかった。オスが他の季節よりも広い行動圏を交尾期に形成する報告がある一方（Nelson and Mech 1981 ; Georgii and Schröder 1983）、夏季と秋季行動圏面積に差のなかったという報告もある（Tierson et al. 1985）。冬季の気象条件の厳しい地域では、行動圏面積は冬季の方が夏季よりも小さい（Lesage et al. 2000 ; Igota et al. 2004）報告があり、奥秩父山地においてもメスの冬季行動圏面積が夏季よりも小さいことが示された（第 2 章）。しかし、当地域における行動圏面積の季節変化について明確な傾向は検出できなかった。

当地域の追跡個体の冬季行動圏は、南アルプス山麓の広い範囲に形成され、重複はみられなかった。夏季行動圏の重複していた個体であっても、それぞれ異なる場所に冬季行動圏が形成された。南アルプス北部が複雑な地形によって積雪深分布が多様であることや、当地域が高標高域を除き比較的積雪の少ない地域であるために、ニホンジカの越冬可能な場所が広い範囲に存在したと考えられる。

夏季に高山環境を利用していた個体は、亜高山帯下部を利用していた個体よりも大きな標高移動を行っていた（平均 1,178m）。山岳地域においては、シカ類が夏季に高標高域へ移動する報告は多くあるものの（Nicholson et al. 1997；Igota et al. 2004；D'Eon and Serrouya 2005；Luccarini et al. 2006；Ramanzin et al. 2007；Zweifel-Shielly 2009）、標高差は 60～961m であり、標高差 1,000m を越える標高移動は、オグロジカ（Loft et al. 1984）の一報告にとどまる。本研究の追跡個体は、春の季節移動で大きく標高移動し、夏季には高山環境を代表する高山植生あるいはダケカンバ林を主に利用していた。高山環境では、高山植生に含まれる高茎草原、風衝草原、雪田草原においてニホンジカの採食跡が多いと報告されている（元島 2009）。また、ダケカンバ林はニホンジカにとって嗜好性の高い植物が多く存在すると同時に隠れ場所としても機能していると考えられている（Nagaike 2012）。このことは、ニホンジカにとって好適な環境が高山環境に季節的に存在することを示している。

**春の季節移動**

追跡個体が高山環境の滞在を開始したのは、夏季行動圏における推定気温が高山環境で植物の生育期間の目安となる気温 5℃（Kudo and Suzuki 1999）以上の日が 5 日以上継続する前後 1～3 週間であり、気温が 5℃ 未満になる前あるいは直後に高山環境から移動していた。北岳の気温を測定した名取（2008）によれば 2005 年に標高 2,900m の日平均気温が 5℃ 以上となったのは 6 月 1 日であり、高山帯における植物の生育期間は 6～9 月の 4 ヶ月間であると報告している（名取 2009）。すなわち、追跡個体は、高山環境における植物成長期の初期から高山環境を利用していたと考えられる。春の季節移動にみられる標高移動は、シカ類の栄養要求量と食物資源となる植物の栄養価に関連して説明されることが多い（Morgantini and Hudson 1989 ; Albon and Langvatn 1992 ; Hebblewhite et al. 2008 ; Mysterud et

al. 2011；Zeng et al. 2010）。他のシカ類同様、ニホンジカでも体脂肪量が秋季から春季にかけて減少し（Yokoyama et al. 1996）、植物の展葉に合わせて体重増加すること（Yamane et al. 1996）が知られている。春季から夏季にかけての食物資源は体重増加に強く影響し（Allaye Chan-McLeod et al. 1994；Barboza et al. 2004）、良質の食物を摂取することで体脂肪率を高めることが可能である（Parker et al. 2009）。一方で、植物は成長段階に応じて栄養価の異なることが知られ（Klein 1970；Van Soest 1982；Parker et al. 2009）、成長初期段階ほど粗タンパク質含有率（Johnston et al. 1968；Van Soest 1982）や消化率が高い（Hebblewhite et al. 2008）。また高標高域ほど植物の窒素含有率（Körner 1989）や粗タンパク質含有率が高い（Albon and Langvatn 1992）という報告がある。したがって、季節移動オスが植物成長期の初期から高山環境を利用していたのは、良質の食物資源を求めたためである可能性が高い。最近の研究によれば、夏季の南アルプスでは高山帯の方が山地帯や亜高山帯よりもニホンジカの糞中窒素含有率が高いことが明らかにされた（鏡内・高槻 未発表）。この結果は、高山環境を利用する個体の方が良質の食物資源を採食していることを示唆しており、前述の考えを支持する。

季節移動したオスの一部の個体は、春の季節移動の途中に春季行動圏を形成し、春の季節移動は秋に比べて長い時間をかけ休息場所が多かった。春の季節移動の途中で春季行動圏を形成することは他のシカ類でも報告があり（Robinette 1966；Georgii 1980；Kucera 1992；Morgantini and Hudson 1989）、このような場所では植物の栄養価が高いことが示されている（Morgantini and Hudson 1989）。Mysterud et al.（2011）は、春の季節移動が植物フェノロジーと関連する際にはゆっくりと行われると報告している。また、Sawyer and Kauffman（2011）は、ミュールジカの季節移動中の休息場所の数は春の季節移動の方が秋よりも多く、そのような休息場所では食物の栄養価が高いことを示し、春の季節移動の際は個体の栄養状態を回復させるためにより多くの休息場所が必要だと説明している。本研究で明らかとなった春の季節移動はこれらの研究結果と一致する。また、春季行動圏は、春の季節移動の途中の長期間滞在する休息場所と理解することができる。これらを考慮すると、季節移動オスでみられた春の季節移動、すなわち高標高域への移動は、植物フェノロジーと関連した移動である可能性が高い。

一方、季節移動オスよりも季節行動圏の標高差の小さい季節移動メスも、春の移動により多くの時間をかけ、休息場所が多かった。Mysterud et al.（2001）は地形が複雑で標高差の大きい地域の方がアカシカの体重が重いことを明らかにし、その理由としてこのような地域では春の季節移動の際に長期間にわたって栄養価の高い新芽などの食物資源を採食することが可能であるためと報告している。メスは妊娠、出産中には多くのエネルギーを要求するため（Oftedal 1985）、春～夏季に良質の食物資源を採食することが重要だと考えられる。これらのメスが、11.2～15.9km の比較的長距離の季節移動を行ったことや、移動途中に多くの谷や尾根を越えていたことを考慮すると、これらのメスは植物フェノロジーと関連し､時間をかけた春の季節移動を行うことで良質の食物資源を得ていた可能性が高い。

秋の季節移動

秋の季節移動を開始した日は、高山環境を利用したオスで 8 月上旬～9 月下旬、季節移動メスで 10 月中～下旬であった。多くのシカ類では、夏季行動圏における多雪を避けるために秋に季節移動することが示されている（Tierson et al. 1985；Ramanzin et al. 2007；Monteith et al. 2011；本論第 3 章）。仙丈ヶ岳直下に位置する仙丈小屋（標高 2,890m）の記録によれば、2009～2011 年の仙丈ヶ岳の初冠雪日は 10 月中旬以降であった（http://www7b.biglobe.ne.jp/~senzyou-koya/newpage4.html：2013 年 7 月確認）。山岳地域では急激に気象が変化するため、積雪後に季節移動を行うことはリスクを伴う。このため、追跡個体はいずれも夏季行動圏で積雪のみられる前に季節移動したと推測される。高山環境を利用したオスはメスよりも早い時期に移動を開始していた。これは、これらのオスがメスよりも高標高域に滞在したためと考えられる。一方で、全ての季節移動オスは、秋季行動圏があったため、早い時期の移動は気象条件だけではなく、交尾期とも関係していた可能性がある。

秋の季節移動にかかった日数や休息場所の数は、春の季節移動よりも少なかった。秋季までにニホンジカは脂肪蓄積を終了し（Yokoyama et al. 1996）、秋季には植物の栄養価が低下するため、春と異なり、秋の季節移動は時間をかけて行う必要性が低いと考えられる。Zeng et al.（2010）はゴールデンターキンの春の標高移動は植物フェノロジーすなわち良質

の食物資源を得ることと密接に関連していたが、低い標高へ向かう秋季の移動は植物のフェノロジーと無関係であることを明らかにした。当地域においても、秋の季節移動は短期間で終了しており、植物フェノロジーと関係している可能性が低いと考えられる。

**Table 4-1.** Duration of summer and winter home range, and migration distance of 9 migratory sika deer in Southern Japan Alps, central Japan, 2007-2012, with ≥8 months tracking.

| Sex | Deer ID[a] | Summer Home Range | | Winter Home Range | | Migration Distance[c] (km) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Dates | (days) | Dates | (days) | |
| Male | KI07M | 5 Jul - 28 Sep | (86) | 8 Dec - 21 May | (166) | 22.6 |
| | TR09M | 30 Jun - 7 Sep | (70) | 4 Nov - 30 Apr | (178) | 11.8 |
| | JR09M[b] | 10 Jun - ( 5 Jul) | (>26) | 31 Dec - 6 Jun | (158) | 9.2 |
| | SB09M | 8 Jun - 7 Aug | (61) | 21 Nov - 27 Apr | (158) | 8.4 |
| | SR10M[b] | 3 Jun - 17 Sep | (107) | 9 Nov - (1 Jun) | (>205) | 3.4 |
| | GR10M[b] | 30 Jun - ( 8 Aug) | (>40) | 1 Dec - 22 Apr | (143) | 17.4 |
| | RK10M | 19 Jun - 22 Aug | (65) | 6 Dec - 2 May | (148) | 17.0 |
| Female | CE09F[b] | 9 May - (29 Sep) | (>144) | 31 Oct - 19 Apr | (171) | 11.2 |
| | CK11F[b] | 12-Jun - (31 Aug) | (>81) | 14 Oct - 27 May | (227) | 15.9 |

[a]M and F refers to sex.

[b]Unable to calculate the exact days because GPS tracking ended during the season. The last date of the deer location within the seasonal home range is shown in parentheses.

[c]Linear distance between summer and winter center of activity.

**Table 4-2.** Seasonal home range size of 10 GPS collared sika deer in Southern Japan Alps, central Japan, 2007-2012, with ≥8 months tracking.

| Sex | Migratory Type | Season | *N* | 95% Fixed Kernel (ha) | | | 50% Fixed Kernel (ha) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | mean | ± SD | Range | mean | ± SD | Range |
| Male | Migrants | Spring | 4 | 60.5 | ± 34.8 | 25.5 - 100.8 | 13.1 | ± 7.7 | 5.3 - 20.6 |
| | | Summer | 7 | 105.5 | ± 76.3 | 19.6 - 226.7 | 23.2 | ± 18.7 | 3.5 - 49.4 |
| | | Autumn | 7 | 247.6 | ± 191.4 | 62.1 - 530.7 | 57.3 | ± 44.2 | 11.4 - 133.8 |
| | | Winter | 7 | 144.8 | ± 103.3 | 36.3 - 340.8 | 24.8 | ± 17.1 | 6.9 - 57.8 |
| | Non-migrant | - | 1 | 250.2 | | | 44.9 | | |
| Female | Mirgrants | Summer | 2 | 133.2 | | 78.5 - 187.8 | | | 20.6 - 33.2 |
| | | Winter | 2 | 80.3 | | 40.5 - 120.2 | | | 9.6 - 20.9 |

**Table 4-3.** Mean elevation of GPS fixes within summer and winter 95% fixed kernel home range of 9 migratory sika deer captured in Southern Japan Alps, central Japan, 2007-2012, with ≥8 months tracking.

| Sex | Deer ID | Summer Home Range | | Winter Home Range | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Elevation (m) | (*n*) | Elevation (m) | (*n*) |
| Male | KI07M | 2,566 ± 63 | (734) | 1,778 ± 136 | (759) |
| | TR09M | 2,905 ± 50 | (1,647) | 853 ± 74 | (2,194) |
| | JR09M | 2,489 ± 213 | (564) | 1,709 ± 266 | (2,908) |
| | SB09M | 2,577 ± 140 | (1,139) | 1,742 ± 122 | (2,115) |
| | SR10M | 2,577 ± 135 | (2,101) | 1,675 ± 121 | (3,737) |
| | GR10M | 2,699 ± 88 | (925) | 1,688 ± 45 | (3,318) |
| | RK10M | 2,623 ± 60 | (1,437) | 744 ± 109 | (2,266) |
| Female | CE09F | 2,006 ± 82 | (2,644) | 1,730 ± 84 | (2,849) |
| | CK11F | 1,932 ± 64 | (1,157) | 1,912 ± 104 | (5,319) |

**Table 4-4.** Proportion of alpine vegetation, *Betula* forests and evergreen coniferous forests of seasonal GPS locations of 7 migratory male deer captured in Southern Japan Alps, central Japan, 2007-2011, with ≥8 months tracking.

| Deer ID | Alpine vegetation (%) | | *Betula* Forests (%) | | Evergreen Coniferous Forests (%) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Summer | Winter | Summer | Winter | Summer | Winter |
| KI07M | 52.3 | 0.0 | 28.9 | 29.3 | 18.0 | 0.3 |
| TR09M | 99.2 | 0.0 | 0.8 | 0.5 | 0.0 | 46.8 |
| JR09M | 27.1 | 0.0 | 6.9 | 42.6 | 59.0 | 44.8 |
| SB09M | 25.8 | 0.0 | 60.4 | 0.0 | 13.7 | 100.0 |
| SR10M | 1.9 | 0.0 | 68.6 | 0.0 | 29.5 | 100.0 |
| GR10M | 43.5 | 0.0 | 56.0 | 1.1 | 0.5 | 43.8 |
| RK10M | 0.0 | 0.0 | 12.1 | 0.0 | 65.5 | 4.4 |

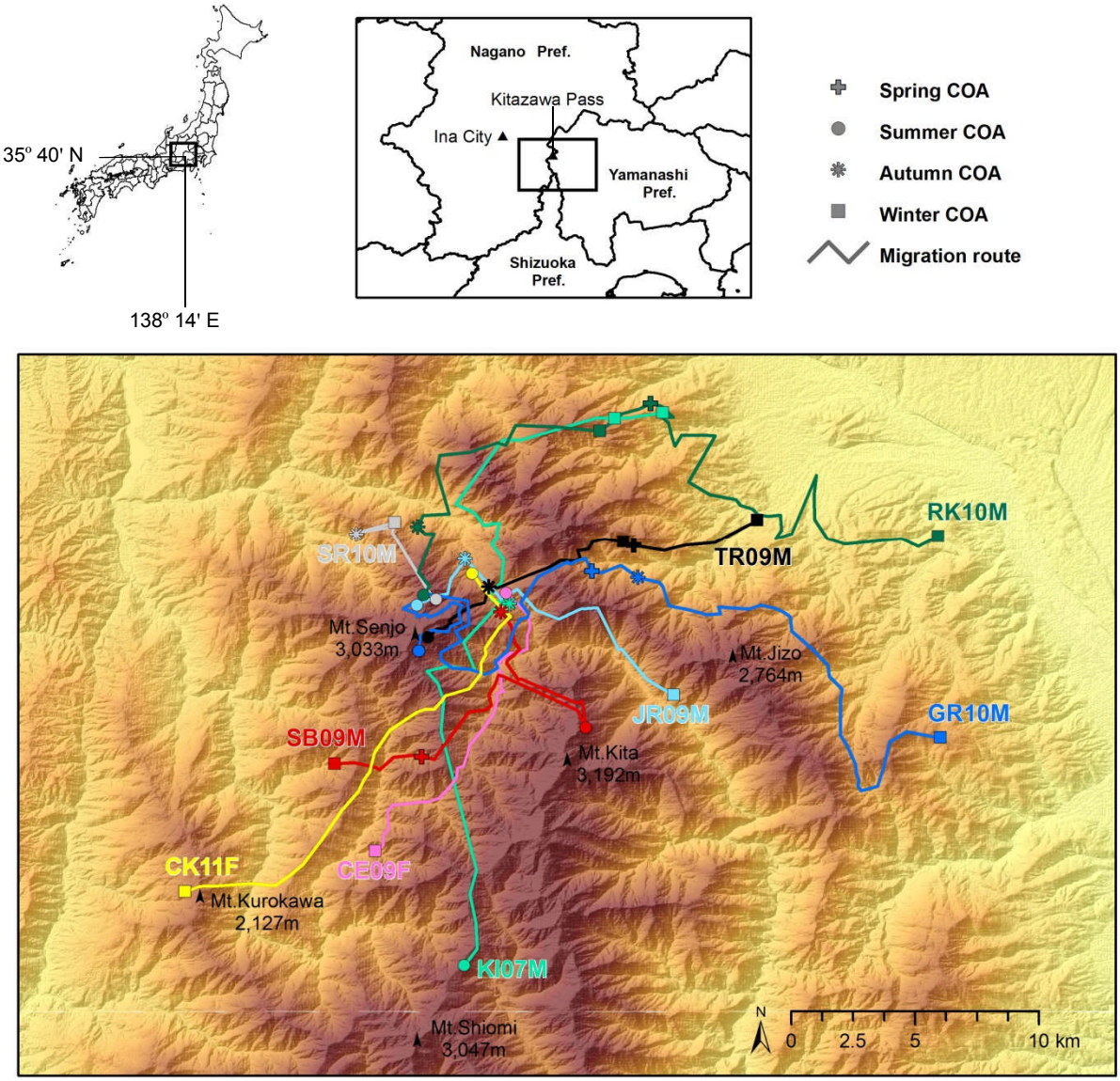


**Figure 4-1.** Center of activity (COA) of seasonal home range and spring migration route (from winter to summer home range) of 9 migratory sika deer captured in Southern Japan Alps, central Japan, 2007-2012, with ≥8 months tracking. Migration route of SB09M and SR10M also shows the migration route from summer to autumn home range (SB09M) and autumn to winter home range (SR10M), because autumn home range was not located along the spring migration route.

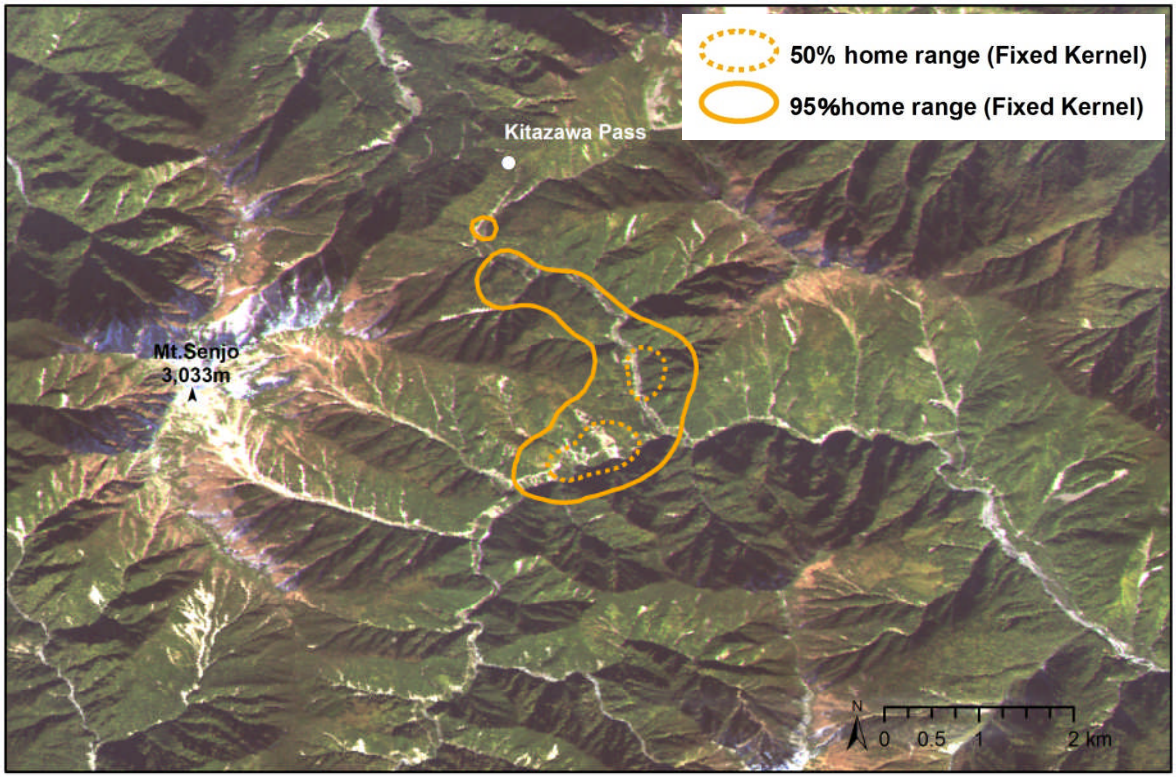


**Figure 4-2.** Home range of non-migratory male sika deer (YJ08) in Southern Japan Alps, 2008-2009.

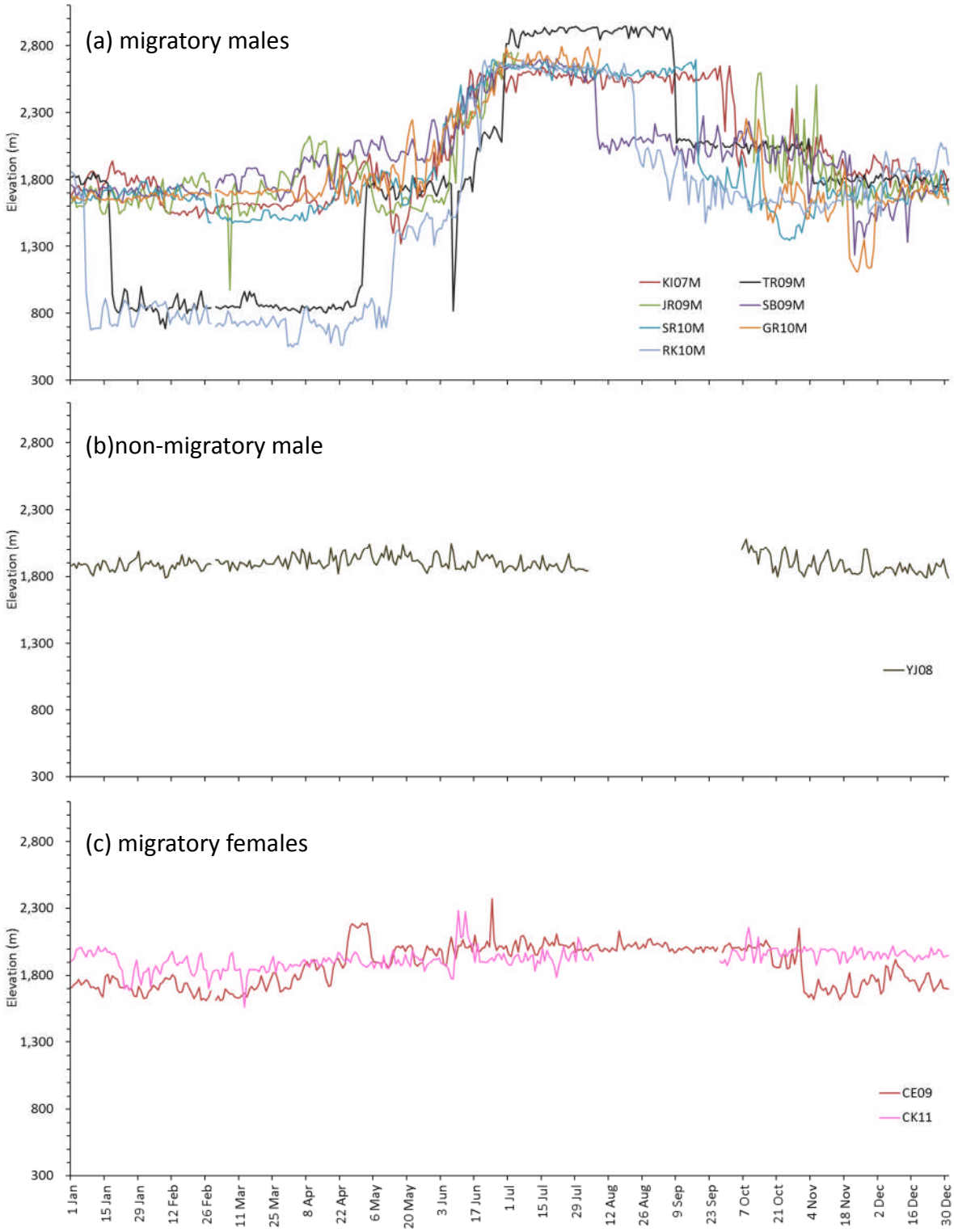


**Figure 4-3.** Mean daily elevation of 10 GPS collared sika deer captured in, Southern Japan Alps, central Japan, 2007-2012, with ≥8 months tracking.

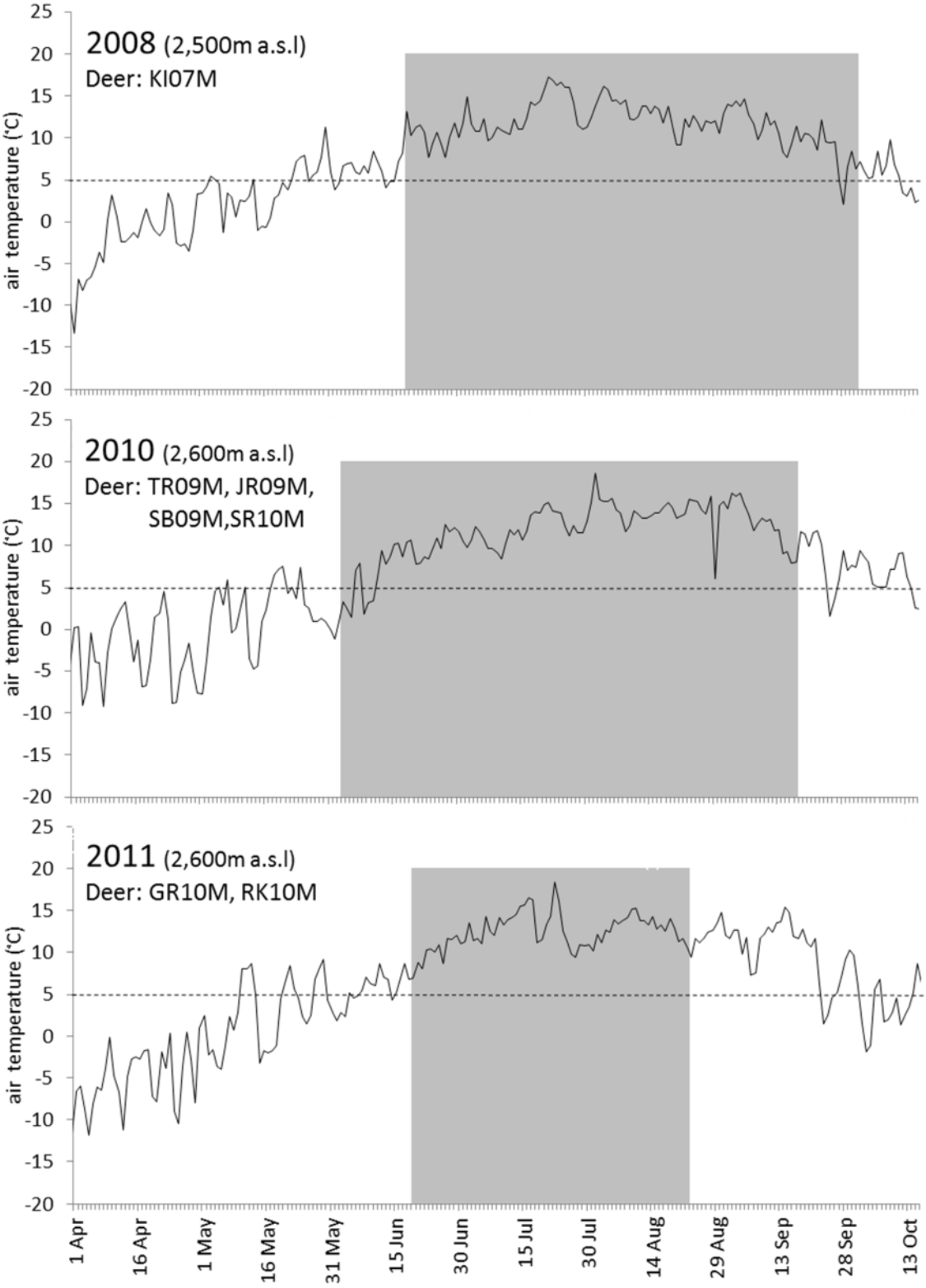


**Figure 4-4.** Estimated air temperature from April 1 to October 15, 2008, 2010 and 2011. Dotted line indicates the temperature (≥5°C) that enables the growth of plants. Grey shadow indicates the duration of summer home range for the migratory male sika deer. The summer home range of KI07M begins from July 5, but this deer started to utilize >2,500 m a.s.l. from June 18 to October 1.

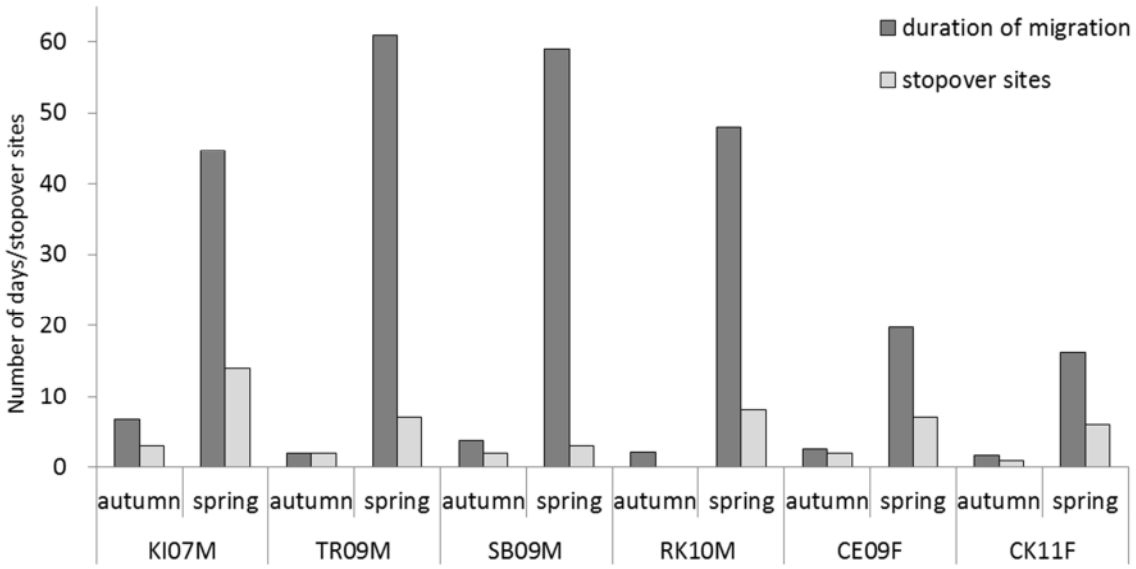


**Figure 4-5.** Number of days and stopover sites during spring and autumn migration of 6 migratory sika deer in Southern Japan Alps, central Japan, 2007-2012. Number of days and stop over sites were significantly different between the spring and the autumn (Wilcoxon signed-ranks test, $P < 0.05$)

# 第５章
# オスの分散

## １．はじめに

第 2～4 章では、中部山岳地域の 3 地域においてニホンジカが 2.5～31.9km 季節移動することを明らかにした。シカ類の移動の一つである出生地からの分散は、個体群の中で最も長距離を伴う場合があり（Hawkins et al. 1971；Nelson and Mech 1984；Tierson et al. 1985）、シカ類の個体数増加や分布拡大を理解する上で不可欠な情報である（Nelson and Mech 1984）。また、南関東地域の地域個体群ではオスを介した遺伝子流動の可能性が示唆されているが（湯浅 2007）、地域個体群間の交流について明らかにすることは、ニホンジカの保護管理を行う上でも必要である。

シカ類では、主として 1～2 歳の亜成獣オスの過半数が分散すると報告されている（Kammermeyer and Marchinton 1976 ; Nelson 1993 ; Wahlström and Liberg 1995 ; Rosenberry et al. 1999）。ニホンジカのオスの分散に関しては、神奈川県丹沢山地においてオス 1 頭が 2.5 歳の秋季に隣接する地域へ移動した報告（山崎・古林 1995）にとどまり、分散に関する理解は進んでいない。シカ類の分散の要因としては、主に近親交配の回避（Long et al. 2008）、オス同士の競争回避（Kammermeyer and Marchinton 1975；Jarnemo 2011）があげられる。また、個体群の分散個体の割合は、生息密度と関連するという報告もある（Wahlström and Liberg 1995；Matthysen 2005）。

オジロジカの場合、分散のみられる季節は主として近親の成獣メスと緊密な関係にある春季および、他のオスと緊密な関係にある秋季の年 2 回と報告されている（Stewart et al. 2011）。分散を引き起こす要因（Long et al. 2008）や生息地の森林率（Long et al. 2005）が分散距離に影響を与えることも報告されている。一方で、分散や季節移動は、母ジカに影響されるという報告もある（Nixon et al. 2007, 2008）。

本章では、当歳オスを個体追跡することで分散の時期、距離、方向を明らかにし、当地域における分散の要因と地域個体群間の交流について考察した。関東山地や南アルプスと

隣接し、多くの追跡個体によるニホンジカの季節移動調査を行った霧ヶ峰高原（第 3 章）において調査を行った。また、親子を同時に個体追跡し、ニホンジカの季節移動が母ジカの季節移動の有無に影響されるかどうかについて明らかにすることを試みた。

## ２．方法

### 調査地

調査地は、霧ヶ峰高原とその周辺地域である（第 3 章参照）。霧ヶ峰高原の北西に位置する八島ヶ原湿原では、ニホンジカの採食から湿原植生を保護するために 2011 年 6 月に植生保護柵（ワイヤーメッシュ製；高さ 2m）が設置された。

### 捕獲

2008 年 4～5 月に 4 頭、2011 年 5 月に 1 頭の当歳オスを麻酔銃により捕獲した。捕獲された個体は、歯の萌出交換から 1 歳未満であることを確認した。2008 年に捕獲した個体は、VHF 首輪（Advanced Telemetry Systems、Isanti、Minnesota、USA）を、2011 年に捕獲した個体は GPS 首輪（Tellus 5H1D、FollowitAB、Lindesburg、Sweden）を装着した。VHF 首輪装着個体はラジオテレメトリー法により個体追跡を行い、GPS 首輪は遠隔操作によりデータ回収を行った（第 3 章参照）。なお、GPS 首輪の電池が消耗した時点で遠隔操作により首輪を脱落させて回収した。捕獲に際しては日本哺乳類学会のガイドライン（日本哺乳類学会　種名・標本委員会 2009）に従った。

### データ解析

オジロジカでは、子は出生後 1 年間母ジカと行動を共にすることが知られている（Nelson and Mech 1981）。ニホンジカに関してはこのような知見がないため、本研究では捕獲時の当歳オスは母ジカと行動圏を重複していると仮定した。2008 年に捕獲した当歳オス 4 頭のうち 2 頭（個体 2D および 8M）は、ラジオテレメトリー法による定位点と目視によって、同時期に VHF 首輪を装着して個体追跡を行った成獣メス（第 3 章）と行動を共にしていた

ことを確認したため、これらのメスと親子関係にあると判断した。従来の行動圏、すなわち出生地の行動圏から移動し、新たな場所に行動圏を形成するという一方向の移動を示した場合、分散したと判断した。分散を開始した日は、VHF 首輪装着個体については従来の行動圏で最後に確認した日とその行動圏の外で初めて定位した日の中央値とした。分散距離は、分散前後の定位点の中心点（緯度経度の平均値）間の直線距離とした。分散後 8 ヶ月以上追跡した個体については、季節移動の有無を明らかにした。

## ３．結果

2008 年に捕獲した当歳オス全てが分散した。分散時の年齢は 12～23 ヶ月齢であった（Table 5-1）。分散の時期は、5～6 月（3 頭）および 11 月（1 頭）であった。分散距離は、個体により異なり、比較的短い（3.0～4.3km）個体と、長距離（34.6～40.3km）の個体を確認した。4 頭はいずれも霧ヶ峰高原から東の方向へ分散した（Figure 5-1）。個体 15H は、捕獲後 2008 年 7 月に VHF 首輪の故障により行方不明となっていたが、2009 年 8 月に長野県南佐久郡南牧村において捕殺され、VHF 首輪を回収した。

2011 年に捕獲した当歳オスは、6 月 17 日に捕獲場所から北～東方向に移動し、約 10km の範囲を広く動いていたが、6 月 27 日には再び出生地に戻った（Figure 5-2）。その際、八島ヶ原湿原に設置された植生保護柵の内側に入り込み、柵の外へ出られない状態のまま 2012 年 5 月 6 日までの約 11 ヶ月間、植生保護柵の内側に滞在していた。その後、6 月 23 日～7 月 3 日まで西方向に一時的に大きく移動したが、GPS 首輪の電池の消耗した 2012 年 9 月下旬まで 2011 年 6 月 27 日以前の利用場所と重複する地域に滞在していた。

3 頭については、分散後の季節移動の有無を明らかにした（Table 5-1）。このうち親子で追跡した 2 頭については、いずれも母ジカと同じ定住個体であった（Figure 5-3）。このうち個体 2D は、南佐久郡川上村において少なくとも 1 年間定住していた。

## ４．考察

山崎・古林（1995）は、丹沢山地においてオス 1 頭が 2.5 歳の秋季に分散したと報告し

たが、本研究では、12 および 23 ヶ月齢の 5〜6 月、17 ヶ月齢の 11 月のより若い年齢で分散した個体を確認した。オジロジカのオスは、10〜30 ヶ月齢に分散する（DeYoung 2011）と報告されているが､ニホンジカの分散年齢もおおむねこの範囲に含まれると考えられる。分散の時期については、秋季（Hawkins et al. 1971；Nelson and Mech 1984）あるいは春季（Nixon et al. 2007）に多いという報告があり、一致していない。秋季の分散は、オス同士の競争を回避するために起こることが報告されている（Kammermeyer and Marchinton 1975；Jarnemo 2011）。一方、春季の分散は、出産間近の時期に母ジカが前年に出生した子を追い払う行動を見せることから、近親メスとの相互関係、つまり近親交配を回避するために起こることが報告されている（Marchington and Hirth 1984）。また、Long et al.（2008）は春季の方が秋季よりも分散距離が長いことを明らかにし、近親交配を避ける目的の分散の方が、オス同士の競争回避を目的とした分散より長距離の移動を伴うことを示した。霧ヶ峰高原において 30km 以上の長距離分散した個体はいずれも 5〜6 月に移動したため、同様の理由で分散した可能性がある。

1 頭（個体 2D）は、霧ヶ峰高原を含む八ヶ岳から関東山地の地域個体群へ移入し、その後定住を示した。このことは中部山岳地域における遺伝子流動にオスの分散が関わっていることを示すものである。

一方、2011 年に捕獲したオスについては、分散の過程を明らかにすることはできなかった。しかし、この個体は、6 月に従来の行動圏から一時的に大きく移動していた。分散前に母ジカの行動圏から離れた一時的な遠出を行う事例は、オジロジカ（Nelson and Mech 1984）やノロジカ（Van Moorter et al. 2008）で確認されていることから、この個体についても一時的な遠出が分散の前兆の行動であった可能性が高い。

母ジカを同時追跡した 2 頭が分散後に示した季節移動の有無は母ジカと一致していた。北海道において親子で追跡した 2 頭のメスでも、同様の結果が示されている（北海道環境科学センター 2004）。オジロジカでは、分散後の季節移動の有無は母ジカに影響を受け（Nelson and Mech 1984；Nelson 1998；Nixon et al. 2007）、母ジカと行動を共にすることで子へと記憶される（Nelson 1998）ことが知られている。したがって、本研究の結果は、季節移動あるいは定住が母ジカから子へと学習されることを示唆していると考えられる。

長距離の移動を行い、川上村に分散した個体は、当地域の季節移動個体と異なる移動経路を利用していた。これは、分散が季節移動と異なる目的で行われたためと考えられる。また、この個体は、移動途中に国道や鉄道を横断する必要があった。分散個体は、季節移動個体と異なり、移動経路に慣れていないために、人工構造物が移動の障壁となり（Long et al. 2010）、移動途中で交通事故などによって死亡するリスクが高い可能性がある。分散は、個体群の交流すなわち個体群の遺伝的多様性の保全にとって重要な移動であり、種の存続にとって移動経路を保全することの重要性は高い。地域個体群の遺伝的多様性を保全するために、道路や鉄道における死亡個体の確認時期、性別、年齢データを解析し、主要な移動経路を特定することは今後の課題である。

当地域では、ニホンジカの分散について新たな知見を得ることができたものの、サンプル数が十分とはいえず、さらなる調査が必要である。また、本調査から地域個体群間の交流が示されたが、核 DNA を用いた遺伝子調査からも、中部山岳地域におけるニホンジカ個体群の遺伝子流動について検討する必要がある。

**Table 5-1.** Dispersal age, date, distance and postdispersal migration pattern of 5 juvenile male sika deer captured in Kirigamine Highland, Nagano, central Japan, 2008 and 2012.

| Deer ID | Body mass (kg) | Age (months) | | Dispersal[a] Date | Dispersal Distance (km) | Postdispersal Migration Pattern |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Capture | Dispersal | | | |
| 2D | 36 | 10 | 23 | 14 May 2009 | 40.3 | Non-migratory |
| 8M | 26 | 11 | 17 | 13 Nov 2008 | 4.3 | Non-migratory |
| 15H | 35 | 11 | 12 | 16 Jun 2008 | 34.6 | Unkown[b] |
| 18M | 37 | 11 | 12 | 18 Jun 2008 | 3.0 | Migratory |
| 31S | 36 | 11 | 12 | 17 Jun 2011[c] | - | Unknown |

[a] The date when dispersal began.

[b] This deer had been lost due to VHF collar malfunction from July 2008, but was killed and the collar was retrieved on Aug 2009.

[c] The date when this deer first observed outside the natal home range.

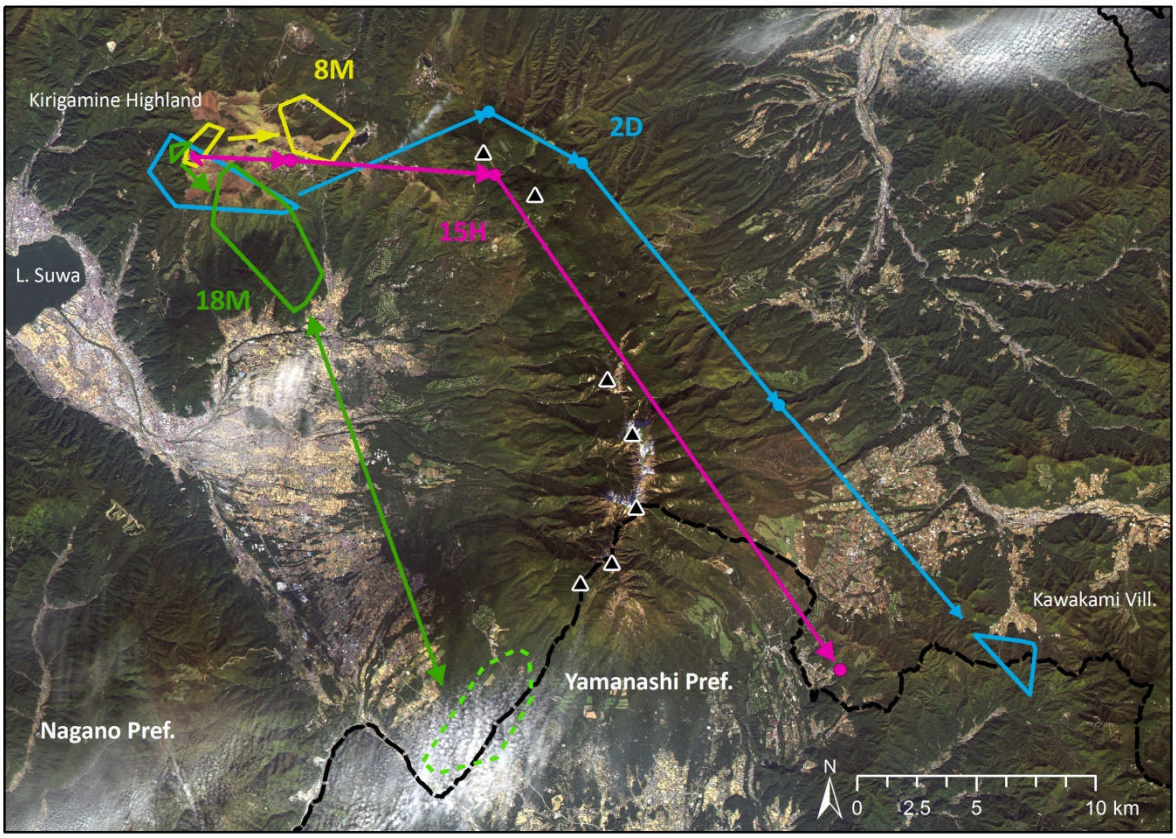


**Figure 5-1.** Predispersal and postdispersal home range (100% minimum convex polygon) of 4 juvenile male sika deer captured in Kirigamine Highland, Nagano, central Japan, 2008. The arrow indicates the direction of dispersal. Deer 18M exhibited migratory movements between summer (solid line) and winter home range (dotted line).

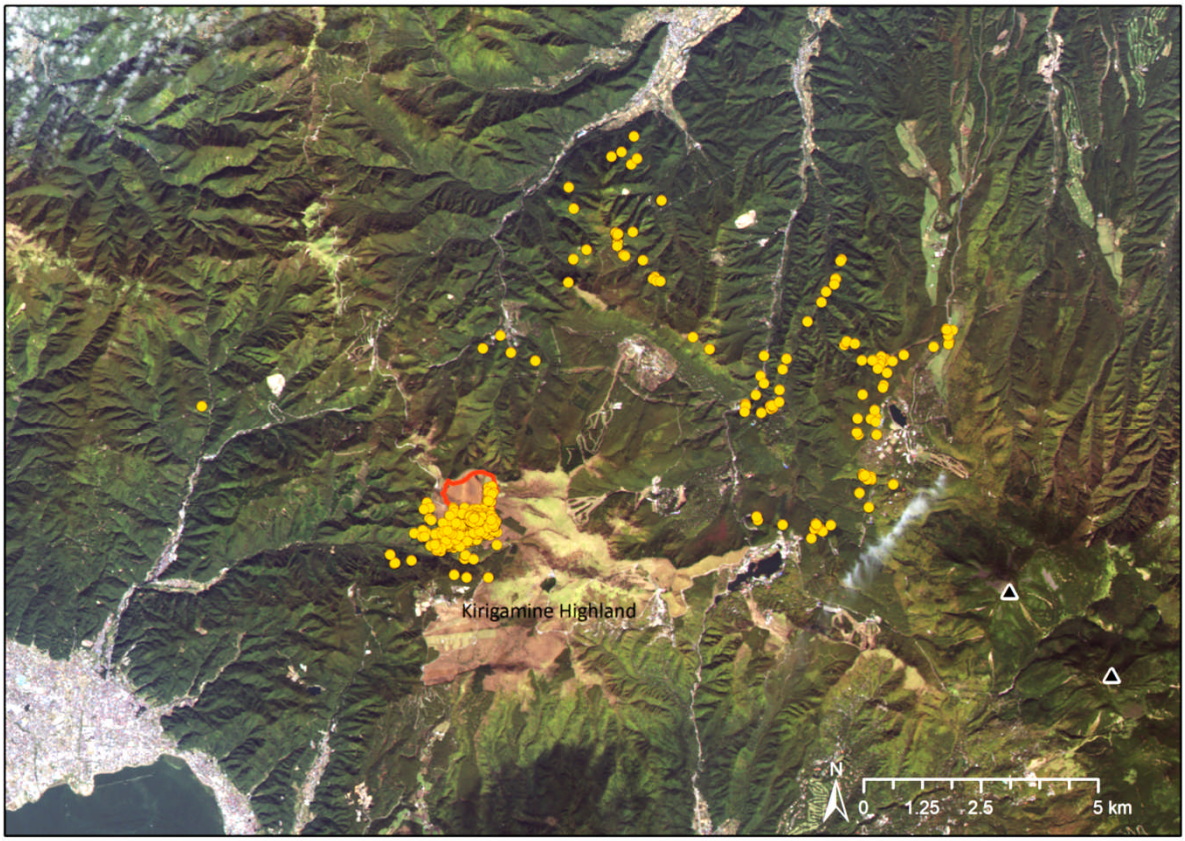


**Figure 5-2.** Exploratory movement of juvenile male sika (deer 31S) deer captured in Kirigamine Highland, Nagano, central Japan, 20 May-17 Jun 2012. Red line indicates deer fence located at Yashimagahara Marsh.

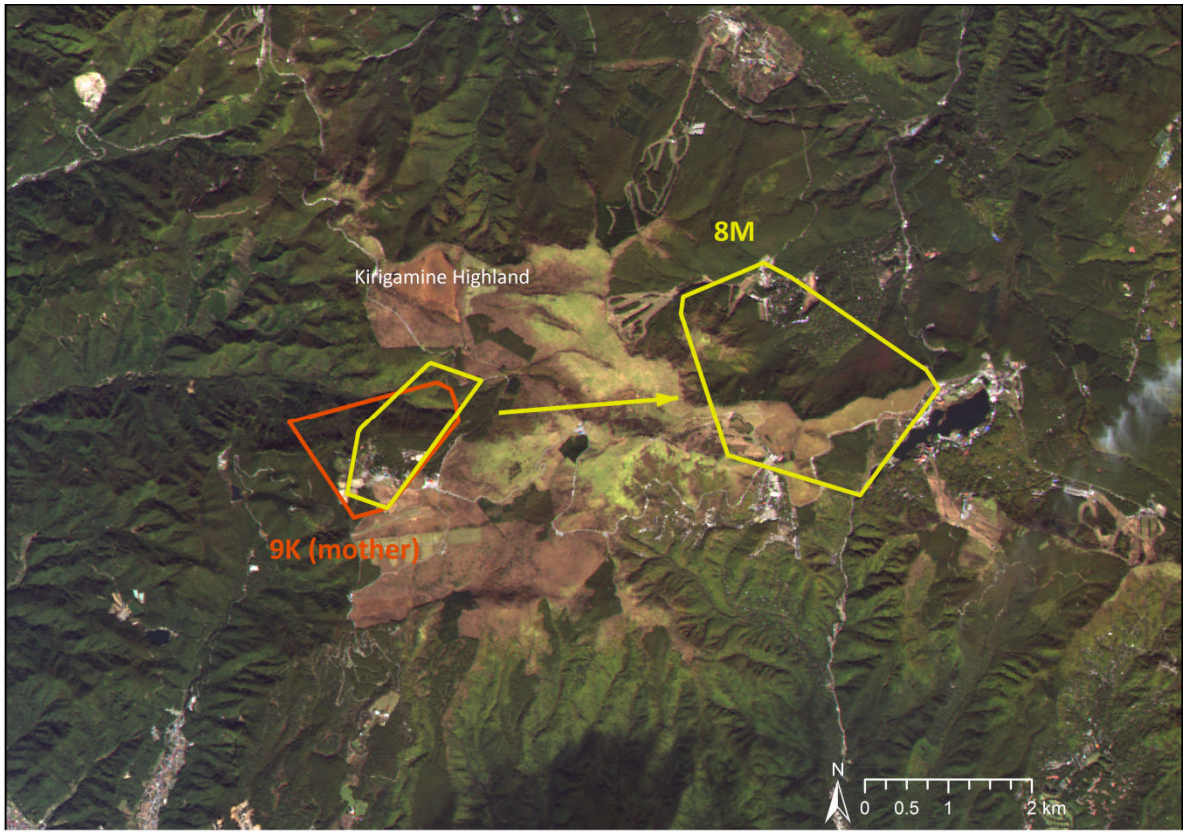


**Figure 5-3.** Predispersal and postdipersal home range (100% minimum convex polygon) of deer 8M and his mother's (deer 9K) home range captured in Kirigamine Highland, Nagano, central Japan, 2008. The arrow indicates the direction of dispersal.

# 第６章
# 総合考察

本研究では、中部山岳地域の気象や地形のそれぞれ異なる 3 地域におけるニホンジカの季節移動を明らかにし、季節移動の要因について考察した。また、複数のニホンジカの分散について明らかにし、季節移動が母から子へと学習される可能性が示唆された。地域によっては、GPS 首輪の故障によりサンプル数が不十分であったものの（第 2 章）、複雑な地形を示す急峻な山岳地域において季節移動の詳細を解明するためには GPS テレメトリーが不可欠であることも示された。総合考察では、当地域におけるニホンジカの季節移動の特徴について議論した。また、個体レベルの移動に関する視点から、中部山岳地域の中核をなす長野県におけるニホンジカ保護管理のあり方について検討した。

## １．ニホンジカの季節移動

3 地域における研究から、中部山岳地域においては、ニホンジカが季節移動すること、季節移動は雌雄に関係なく行われていることが示された（Table 6-1）。また、霧ヶ峰高原と南アルプス北部では、季節移動個体と定住個体の両方のニホンジカが生息すること、定住個体に比べて季節移動個体の割合が高いことが明らかとなった。奥秩父山地西部では、分析頭数が 6 頭と少なかったものの、比較的積雪の少ない地域におけるニホンジカの季節移動を明らかにした。霧ヶ峰高原や南アルプス北部において季節移動個体と定住個体の両方が生息した理由としては、比較的積雪の少ない地域であることに加え、複雑な山岳地形に

**Table 6-1.** Number of migratory and non-migratory sika deer from 3 study areas in mountainous region of central Japan.

| Study Area | *n* | Migratory | | | Non-migratory | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Male | Female | **Total** | Male | Female | **Total** |
| Okuchichibu Mountains | 6 | 5 | 1 | **6** | - | - | **0** |
| Kirigamine Highland | 23 | 3 | 12 | **15** | 3 | 5 | **8** |
| Southern Japan Alps | 10 | 7 | 2 | **9** | 1 | - | **1** |

よって積雪深分布が多様であるために、比較的標高の高い地域においてもニホンジカの越冬可能な環境が存在することがあげられる。先行研究では、積雪の少ない地域では定住個体の割合が高く（Kufeld et al. 1989；VerCauteren and Hygenstrom 1998）、積雪の多い地域では季節移動個体の割合が高いことが報告されている（Garrot et al. 1987；Nicholson et al. 1997；Sabine et al. 2002）。これらの地域では先行研究と同様に、冬季の積雪量のために季節移動個体の割合が高かったと考えられる。このように、中部山岳地域では季節移動という戦略が冬季の気象条件と関係する一方で、比較的積雪の少ない奥秩父山地西部のように冬季の気象条件と関係なくニホンジカが季節移動を行っていた地域もあった。

気象や地形の異なる 3 地域におけるニホンジカの平均季節移動距離は、9.9～15.8km であった（Table 6-2）。季節移動距離は生息地や地形条件によって異なること（Stewart et al. 2011）が知られているが、本研究の 3 地域間では有意な差は認められなかった（one-way ANOVA, $F_{[2, 27]} = 3.35$, $P > 0.05$）。また、これらの地域の平均季節移動距離は、関東地方北部の栃木県表日光（平均 11.1km、$n = 10$；本間 1995）の報告と大きな差はなかったが、北海道東部（Uno and Kaji 2000：平均 19.9km；Igota et al. 2004：平均 35.1km）よりも短かった。北海道では、積雪量が多く、カバーとなる針葉樹林の分布が限定されているため移動距離が長いと考えられている（Igota et al. 2004）。しかし、本研究では 3 地域に共通して、季節移動個体の越冬場所は個体ごとに異なり、夏季行動圏周辺の広い範囲に分布していた。奥秩父山地では広大な鳥獣保護区はニホンジカの集中する越冬場所となっておらず、通常シカ類の避ける急斜面（Gangskopp and Vavra 1987）を利用することで、狩猟などの人間活動の影響を避けていた可能性が示された（第 2 章）。また、3 地域に共通して、夏季と冬季

**Table 6-2.** Migration distances of sika deer from 3 study areas in mountainous region of central Japan.

| Study Area | | Migration Distance (km) | |
|---|---|---|---|
| | *n* | Mean±SD | Range |
| Okuchichibu Mountains | 6 | 15.8±10.8 | 2.5 - 31.9 |
| Kirigamine Highland | 23 | 9.9± 6.1 | 3.2 - 22.9 |
| Southern Japan Alps | 9 | 13.0± 5.8 | 3.4 - 22.6 |

で異なる標高を利用する、標高移動を伴う季節移動を行う個体が確認された。以上から、季節移動距離が 3 地域間で有意な差がなく、北海道より短かった理由としては、当地域が高標高域を除き比較的積雪の少ないこと、地形が複雑なために積雪深分布が多様であることに加え、ニホンジカが急斜面を利用することで狩猟などからの避難場所を得ることができるために広い範囲にニホンジカの越冬場所が存在したこと、さらに、標高移動を伴うことで積雪の少ない地域へより短い距離で季節移動できたことが考えられる。

一方、本研究では、20km を越える長距離移動を行った個体が 3 地域それぞれで 1～2 頭おり（range = 20.5～31.9km, $n$ = 5）、長距離移動が雌雄に関係なく行われていたことを確認した。これまで日本では、急峻な山岳地形や低標高地域における生息地の分断などの理由から季節移動距離が比較的小さい（Yabe and Takatsuki 2009）と考えられていたが、このように複数のニホンジカの長距離移動を確認したのは本研究が初めてである。なぜこれらの個体が長距離の季節移動を行ったかについては不明だが、これらの個体がいずれも自然度の高い地域を移動経路に用いたことを考慮すると、急峻な山岳の連続する中部山岳地域でニホンジカは、長距離の季節移動を行うことが可能だと考えられる。

霧ヶ峰高原では、複数のオスの分散をニホンジカで初めて明らかにし、最大 40.3km の分散距離が確認された（第 5 章）。分散はしばしば個体群における最も大きな移動となるが（Tierson et al. 1985）、本研究においても同様であった。

GPS テレメトリー法による個体追跡を行った奥秩父山地西部や南アルプス北部では、固定カーネル法により季節行動圏面積を明らかにした（Table 6-3）。季節行動圏面積の雌雄に

**Table 6-3.** Seasonal home range size (95% Fixed Kernel) of migratory sika deer from 2 study areas in mountainous region of central Japan.

| Study Area | Sex | $n$ | Summer Home Range (ha) | | Winter Home Range (ha) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Mean±SD | Range | Mean±SD | Range |
| Okuchichibu Mountains | Female | 5 | 98±32 | 54-141 | 36±42 | 15-111 |
| | Male | 1 | 180 | - | 217 | - |
| Southern Japan Alps | Female | 2 | 133 | 79-188 | 80 | 40-120 |
| | Male | 7 | 106±76 | 20-227 | 145±103 | 36-341 |

よる違いについては、サンプル数が十分でないために比較することができず、今後の課題である。3 地域に共通して、季節移動個体の夏季や冬季行動圏は、年間を通した行動圏と比べると狭かった。すなわち、数～数 10km の水平方向の移動に対して、季節的に滞在する行動圏は 100ha 前後の範囲にあった。これは、エゾシカ（Uno and Kaji 2000；Igota et al. 2004）や他のシカ類（Nicholson et al. 1997；Mysterud 1999；Grovenberg et al. 2009）と一致し、シカ類の行動圏の特徴の一つといえる。

3 地域において GPS テレメトリーにより春と秋、両方の季節移動経路を確認した個体については、1 頭を除き（第 2 章）いずれも春と秋でほぼ同じ移動経路を利用していた。移動経路への季節的、経年的な執着性はエゾシカ（Sakuragi et al. 2004）や他のシカ類（Boyce 1989；Sawyer et al. 2009）でも報告されている。季節移動経路は、夏季と冬季の生息地を往復するために重要であり、季節移動が母から子へと学習されることを考慮すると（Nelson and Mech 1981；Tierson et al. 1985；Nixon et al. 2008；第 5 章）、経験的に獲得した移動経路を利用することで危険回避や食物資源の確保ができると考えられる。

霧ヶ峰高原では、先行研究（Brown 1992 ; Lesage et al. 2000 ; Uno and Kaji 2000 ; Igota et al. 2004）と同様に夏季行動圏への高い執着性が確認された。奥秩父山地西部や南アルプス北部では、季節行動圏に対する執着性を確認できなかったものの、数個体については個体追跡 2 年目に前年と同じ夏季行動圏に回帰したことが確認された。奥秩父山地では、夏季行動圏における捕獲圧が高かったにもかかわらず、夏季行動圏のシフトが確認されなかったが（第 2 章）、このこともまた、夏季行動圏への高い執着性を示していると考えられる。夏季は、メスにとって出産や子育てのために多くのエネルギーを必要とする時期であり（Oftedal 1985）、オスにとっても交尾期にむけた体重増加のために重要な時期である。また、夏季の採食物は秋季以降の体重増加や冬の生存を保障する体脂肪の蓄積に重要な意味をもつ（Allaye Chan-Mcleod et al. 1994；Barboza et al. 2004）。したがって、シカ類にとって夏季行動圏は、繁殖や冬季の生存を保障する上で重要な生息地であるといえ、夏季行動圏への高い執着性は、重要な生息地への回帰を示していると考えられる。

一方、3 地域に共通して、雌雄に関係なく冬季行動圏をシフトする個体が確認された。冬季は、低温や積雪といった気象条件、食物資源の減少、さらに狩猟期間にあたることか

らニホンジカにとっては最も厳しい季節となる。冷温帯では冬季に多くの植物が枯死するため食物資源量は減少し、シカ類は体脂肪消費を増大させる（Mautz 1978）。ニホンジカについても他のシカ類と同様に、冬季に体重が減少し（山根ほか 1997）、栄養要求量も低下する（白石ほか 1996）。また、晩冬の大雪（Takatsuki et al. 1994）や越冬地の高密度化による食物資源の減少（Kaji et al. 1988 ; Kaji et al. 2004）は冬季の大量死をもたらす。Monteith et al.（2011）は、ミュールジカが生存の可能性を高めるために、冬の生息地での滞在を最小限にとどめたと報告している。このように、冬季行動圏はシカ類にとって植物の芽吹く春季までの個体の生存を保障する夏季行動圏からの避難場所であるといえる。すなわち、冬季間、ニホンジカは春季まで生き延びることが最も重要であり、積雪や狩猟といった環境変動に柔軟に対応した結果、冬季行動圏をシフトしたと考えられる。

本研究では、夏季行動圏から冬季行動圏への秋の季節移動および冬季行動圏から夏季行動圏への春の季節移動の要因について地域ごとに検討した（Table 6-4）。奥秩父山地では秋の季節移動を、霧ヶ峰高原と南アルプス北部では春と秋の季節移動について検討した。

秋の季節移動は、先行研究でニホンジカの季節移動の要因としてあげられた積雪の回避（丸山 1981；Takatsuki et al. 2000；Igota et al. 2004）、ササ類の分布（Igota et al. 2004）、狩猟活動の回避（Kamei et al. 2010）とそれぞれ関係していたが、地域により季節移動の要因は異なった。比較的積雪の少ない奥秩父山地では、冬季の食物資源であるササ類と狩猟を含む人間活動による影響が秋の季節移動に関係していたことが示された（第 2 章）。霧ヶ峰高原や南アルプス北部では、ササ類や人間活動による影響について検討しなかったが、霧ヶ峰高原では、積雪深 20cm になる前に大部分の個体が季節移動し、積雪および低温が秋の季節移動の要因となっていることが示された（第 3 章）。南アルプス北部においても、高

**Table 6-4.** Factors estimated to affect seasonal migration of sika deer from 3 study areas in mountainous region of central Japan.

| Study Area | Spring Migration | Autumn Migration |
|---|---|---|
| Okuchichibu Mountains | - | Winter forage, human disturbance |
| Kirigamine Highland | Snow melt, temperature | Snow depth (2 deer were irrelevant to snow)<br>Low temperature |
| Southern Japan Alps | plant phenology | (Snow depth according to high elevation) |

標高域の夏季行動圏における積雪が季節移動の要因であると推察された（第 4 章）。したがって、本研究から、比較的積雪の少ない地域では食物資源や狩猟などの人間活動の影響によって、比較的積雪の多い地域では積雪や低温といった冬季の気象の影響によって、ニホンジカの秋の季節移動が起こることが示された。

ニホンジカの春の季節移動の要因については、これまでほとんど報告がなかった（Igota et al. 2009）が、本研究では霧ヶ峰高原で春の季節移動が夏季行動圏における融雪や気温上昇と一致することを明らかにした（第 3 章）。この結果は、春の季節移動が融雪と関係するという先行研究（例えば Sabine et al. 2002；Ramanzin et al. 2007；Monteith et al. 2011）と一致していた。融雪は植物フェノロジーと密接に関連することから（Monteith et al. 2011）、当地域の季節移動の背景には、融雪により霧ヶ峰高原の広大な二次草原をニホンジカが食物資源として利用可能になったことが深く関係していたと考えられる。すなわち、春の季節移動は、ニホンジカにとって重要な生息地への回帰であるといえる。南アルプス北部では、春の季節移動は植物フェノロジーと関係し、良質の食物資源を得ることと関係している可能性が高いことが示された（第 4 章）。この地域では、季節移動個体 7 頭が高山環境へ大きく標高移動し、他のシカ類でも例のない標高 3,000m 付近に滞在するオスも確認した。この背景には、成長初期段階の植物の栄養価が高いこと（Albon and Langvatn 1992；Van Soest 1982；Hebblewhite et al. 2008）が関係していると考えられ、南アルプス北部の結果は、山岳地域におけるシカ類が植物フェノロジーと関連して良質の食物資源を採食するために夏季に高標高域へ移動するという仮説（Albon and Langvatn 1992；Hebblewhite et al. 2008；Mysterud et al. 2011；Monteith et al. 2011）を支持すると考えられる。したがって、本研究において春の季節移動は、融雪や気温上昇といった気象条件によって起こることが示され、南アルプス北部では、春の季節移動が良質の食物資源を得ることと関連している可能性が高いことが示された。

以上から、本研究では、春と秋の季節移動に関係する要因はそれぞれ異なることが示された。一方で、季節移動の背景は、3 地域で共通していたと考えられる。すなわち、中部山岳地域では、重要な生息地である夏季行動圏において、積雪、狩猟などの人間活動、食物資源の減少などによりニホンジカの利用が制限される、あるいは死亡のリスクが高くな

った結果、冬季の生存の可能性を高めるために多くの個体が秋の季節移動を行うと考えられる。これに対して、春の季節移動は、一時的な避難場所である冬季行動圏から繁殖を行う重要な生息地への回帰（Cagnacci et al. 2011）であり、秋の季節移動と異なる。このような季節移動は母から子へと学習される可能性があるため（第 5 章）、当地域においても季節移動が長期間維持されることが推測される。

## ２．長野県におけるニホンジカ保護管理

長野県では、古くからニホンジカは生息していたが、少なくとも江戸時代以降その生息密度は大きく変化した（小山 2011）。江戸中期には、県内各地で農作物被害が発生していたが、江戸末期から明治にかけて獅子土手、追い払い、捕獲などの対策をした結果、明治中期～大正にかけてニホンジカの個体数の少ない時期が続いたため 1955 年には捕獲禁止区域が指定され、1994 年まで長野県ではニホンジカの禁猟措置が取られてきた（小山 2011）。1990 年代頃からは、ニホンジカによる農林業被害や自然植生への影響が懸念され、2001 年に特定鳥獣保護管理計画を策定し、2011 年には第 3 期計画が策定された（長野県 2011）。県内のニホンジカ分布域は、近年も拡大傾向にあり、農林業被害も依然として多い状況にある。県では、農林業被害の軽減、自然環境への影響の軽減、個体数の削減・地域個体群の安定的な維持、の 3 つを保護管理の基本目標に掲げ、南アルプス、八ヶ岳、関東山地、その他の 4 地域ごとに管理目標を設定し、第 3 期計画では個体数管理において高い捕獲目標を定めている。

本研究から、当地域の高標高域では多くのニホンジカが季節移動していることを明らかにしたが、そこから見えてきたのは、個体ごとに異なる移動パターンの多様さであり、標高 3,000m に達するという適応力の高さである。シカ類の増加に伴う森林植生への影響や被害問題は、日本にとどまらず世界的な問題であるが（Côté et al. 2004）、その背景にはシカ類の適応能力の高さがあるのかもしれない。ニホンジカは、森林生態系の一員として日本列島を代表する大型哺乳類の一種である。しかし、近年の分布拡大や高山環境への進出は、ニホンジカの生息地となる森林において更新阻害（Takatsuki and Gorai 1994）、植物群

落組成の変化（高槻 1989 ; 田村 2010 ; 大橋ほか 2007）、土壌流出（柳ほか 2008）など様々な負の影響を及ぼす一方で、ニホンジカ個体群そのものの低質化に至る可能性がある（古林・山根 1997 ; 羽山ほか 1994）。現在、ニホンジカ個体数の抑制は、森林生態系の保全、ニホンジカそのものの存続、そして社会的にも必要とされている。

本研究では、県境を越えた季節移動を行うニホンジカを確認した。このことは、ニホンジカの保護管理が他県と連携して行われなければならないことを示している。また、山岳地域の連続する地域では、ニホンジカは 30～40km の大規模な移動をすることが示された。近年では関東山地地域個体群や南アルプス地域個体群では広域捕獲の取り組みが始まっており（長野県 2011）、奥秩父山地西部を含む関東山地では、広域的なニホンジカ対策を実施するため国や地方自治体と連携した広域協議会を立ち上げ、広域保護管理指針を策定した（関東山地ニホンジカ広域協議会 2012）。効果的な個体群管理の実施にはブロックごとの広域管理指針を策定し、共通の理念、モニタリング手法および管理目標のもとに特定計画を作る必要がある（梶 2007）。関東地方や中部地方におけるニホンジカの分布（環境省 2004）の中核をなす長野県では、この考えが重要であり、関東山地のみならず南アルプスや北アルプスにおいても推進する必要がある。本研究から、地域個体群間を移動するオスの分散を確認したが、広域管理にあたっては、このような地域個体群間の移出入を考慮することも今後の課題と考える。

当地域においては、オジロジカのようにヤードと呼ばれる大規模な越冬地（Diefenbach and Shea 2011）は存在せず、広い範囲に越冬場所があった。標高 1,900m 付近で越冬する個体（第 4 章）や奥秩父山地のように鳥獣保護区以外の捕獲圧が少なく、高標高、急傾斜地で越冬する個体を確認した（第 2 章）。神奈川県丹沢山地では、冬季に鳥獣保護区においてニホンジカが高密度になることが報告されたが（神奈川県 2007）、奥秩父山地では鳥獣保護区が必ずしも狩猟期間中の避難場所となっていなかった。また、各地域においてニホンジカの冬季行動圏への執着性の低さが示された。このことは、冬季に猟犬や銃器によって捕獲を行うことで、ニホンジカがより安全な越冬場所を求め、急斜面や高標高域に滞在する可能性が高いことを示唆している。このような地域では、捕獲作業がより一層困難となるだけではなく、ニホンジカは集団で生活するため、樹木剥皮、ササ類の衰退、土壌流亡

といった森林生態系への負の影響が増大する危険性があることに留意する必要がある。また、捕獲がニホンジカの行動に及ぼす影響に関する情報を集積することも課題である。

中部山岳地域を代表する景観の一つに過去一万年の歴史のなかで造られた高原があるが（湯本 2011）、戦前ではその周辺地域にニホンジカはほとんど目撃されなかった（浦山ほか 2006）。霧ヶ峰高原や南アルプス北部では近年になってニホンジカの分布が拡大した地域であり、現在、長野県や山梨県ではニホンジカの生息密度が増加傾向にある。霧ヶ峰高原では夏季行動圏への執着性の高さを確認したが、そうであればニホンジカは夏季行動圏に固執し、分布の拡大は起こりにくいと予測される。分布拡大の背景には、成獣メスの生息密度がある閾値以上になると分散する個体が増えることや（Brown 1992）、とくに若齢個体が新たな生息地に入っていくこと（Garrot et al. 1987）が関係しているという報告がある。一方で、Mysterud et al.（2011）は、この数 10 年でアカシカの分布域が大きく拡大したノルウェーにおいて季節移動個体の割合が生息密度と関係することを明らかにし、冬の生息地における高い生息密度、すなわち密度依存的な競争回避によって、春により高い標高へと季節移動する可能性を述べている。このことから、ニホンジカの分布拡大を防ぐためには、夏季および冬季行動圏で生息密度を低く抑えることが重要だと考えられる。

霧ヶ峰高原では二次草原が季節移動と深く関わっている可能性があり、高原がニホンジカの好適な生息地となっていることが示唆された。中部山岳地域の牧場で調査を行った亀井（2010）によれば、ニホンジカにとって牧草地は好適な餌環境であり、通年利用することで個体数増加の一因となっている可能性がある。高原は、イネ科植物の優占する二次草原であることから、牧草地同様にニホンジカにとって好適な環境と考えられる。一般に、標高の高い地域ほど植物生産量は少ないが、高標高域に草原という生産力の高い植生が分布することによって、ニホンジカの環境収容力は高くなることが予想される。本研究からは夏季行動圏への執着性も確認されており、好適な夏季の生息地をニホンジカが繰り返し利用すると予測される。したがって、ニホンジカの環境収容力を低下させるためには、二次草原の利用を物理的に制限する防護柵の設置が有効と考える。また、ニホンジカの個体数増加を抑制するためにメスを選択的に捕獲すること（Ueno et al. 2010）も必要である。ただし、実施にあたっては、個体群を攪乱しないよう、ニホンジカの出産期や交尾期を避

けることも考慮すべきだろう。ところで、現在、長野県や国有林において積極的に行われているくくり罠による捕獲は、非選択的な捕獲方法であることやニホンジカ以外の動物種の錯誤捕獲の可能性から、夏季における実施を再検討すべきと考える。

野生動物の保護管理を遂行する上では、科学的なモニタリングが不可欠である。長野県では 5 年に 1 回、区画法による生息密度から個体数を推定しているが、モニタリングにあたって留意すべきことは、季節移動個体の存在である。本研究から、秋の季節移動は秋季にピークがあるものの、夏季から初冬にかけての長期間行われることが示された。区画法による生息密度調査は、季節移動の時期にあたる秋季に実施しているため、調査結果の精度に大きな誤差を伴うことを考慮する必要がある。同様に、環境変化に応じてニホンジカは冬季行動圏をシフトさせるため、冬季における同様の調査についても、年による違いなどの誤差を考慮すべきだろう。生息密度は、捕獲目標の設定などの個体数管理を実施する上で重要なモニタリング項目だが、このような不確実性が伴うため、複数の密度指標を経年的にモニタリングする方が現実的である（濱崎ほか 2007）。なかでも、狩猟カレンダーによる CPUE（Catch per unit effort : 狩猟努力量当たりの捕獲数）や SPUE（Sighting per unit effort : 狩猟努力量当たりの目撃数）は個体数の動向を把握する上で有効な密度指標となるが、長野県においてこれらの情報収集は不十分であり、早急に活用する必要があるだろう。長野県においては保護管理計画の実施は順応的管理により行うと定めているが（長野県 2011）、順応的管理は管理自身を実験とみなし（松田 2006）、一定の手法を用いた長期継続モニタリングなしでは実行不可能である（梶 2006）。すなわち、科学的な調査研究は順応的管理に不可欠である。今後の課題として、本研究から得られたニホンジカの位置情報を用いて中部山岳地域における夏季と冬季のニホンジカの生息適地推定を行う必要があるだろう。ニホンジカの分布拡大や森林生態系への負の影響を防ぐためにも、ニホンジカの生息密度を抑えることが必要と考えられることから、生息適地において森林生態系保全にむけた個体数管理や生息地管理の具体的な管理目標を設定し、モニタリングを行うことが重要だと考える。また、その際、順応的管理を確実に行い、管理施策の効果を検討するために当地域における平均季節移動距離（約 10～15km）を考慮し、より小単位の管理ユニットを設定するとともに隣接県との協同による広域管理を実施することも課題の一つである。

# 謝辞

本研究は、多くの方々のご理解とご援助がなければなしえなかった。以下の方々に心より感謝の意を表します。

信州大学農学部附属アルプス圏フィールド科学教育センターの泉山茂之教授には本研究を行う機会を与えていただき、フィールド調査をはじめ論文のとりまとめに至るまで適切なご助言をいただいた。信州大学農学部森林科学科星川和俊教授、信州大学食料生産科学科竹田謙一准教授、東京農工大学農学部地域生態システム学科梶光一教授、信州大学食料生産科学科渡邉修准教授には本論文の審査を賜り、貴重なご助言、ご指導をいただいた。

大型哺乳類の捕獲作業は、多くの困難と労力を伴う。ニホンジカの捕獲作業にあたっては、㈲あかつき動物研究所 望月敬史氏に多大なるご協力をいただいた。現地調査にあたっては、信州大学農学部 AFC 動物生態学研究室の学生諸氏のご協力をいただいた。山岳地域の調査では、困難な藪漕ぎを強いられながらも共に汗を流し、アプローチの長い山登りにも文句も言わず手伝っていただいた。㈱野生動物保護管理事務所 奥村忠誠博士にはデータ解析にあたってご助言をいただいた。鷲ヶ峰ヒュッテ田口信氏には気象データをご提供していただいた。長野県南佐久郡川上村役場には、調査へのご理解とご便宜をいただいた。長野県伊那市の南アルプス林道の通行にあたっては関係者の方々にご理解とご便宜をいただいた。また、長野県、山梨県、群馬県、埼玉県の各担当者の方々からは、鳥獣保護区やニホンジカの捕獲数に関するデータを快くご提供していただいた。とりわけ群馬県環境森林部中山寛之氏には貴重な情報をご提供していただいた。

本研究の調査対象である、山々に棲むニホンジカからは、電波を通して、1 頭 1 頭の異なる個性とその生き様を学ばせてもらった。微力ながら、本研究がニホンジカ、そして彼らの棲む山々の保全につながることを願う。

最後に、時にはフィールドを共に歩き、論文作成にあたっても陰ながら支えてくれた家族に感謝したい。

南アルプスの調査の一部は、2009、2010 年度日本自然保護協会 PRO NATURA FUND による助成をうけた。

# 引用文献


Albon, S. D. and Langvatn, R. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. Oikos 65: 502-513.

Allaye Chan-McLeod, A. C., White, R. G. and Holleman, D. F. 1994. Effects of protein and energy intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk production in caribou and reindeer. Canadian Journal of Zoology 72: 938-947.

Arnold, G.W. 1985. Regulation of forage intake. In (R. J. Hudson and R. G. White, eds.) Bioenergetics of wild herbivores, pp. 81-101. CRC Press, Boca Raton.

Aycrigg, J. A. and Porter, W. F. 1997. Sociospatial dynamics of white-tailed deer in the central Adirondack Mountains, New York. Journal of Mammalogy 78: 468-482.

Ball, J. P., Nordengren, C. and Wallin, K. 2001. Partial migration by large ungulates: characteristics of seasonal moose (*Alces alces*) ranges in northern Sweden. Wildlife Biology 7: 39-47.

Barboza, P. S., Hartbauer, D. W., Hauer, W. E. and Blake, J. E. 2004. Polygynous mating impairs body condition and homeostasis in male reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*). Journal of Comparative Physiology 174: 309-317.

Borkowski, J., Habuto, H. and Furubayashi, K. 1996. Effect of snow cover on the distribution of non-migratory sika deer of Mt. Tanzawa, Japan. Journal of Forest Research 1: 9-11.

Boyce, M. S. 1989. The Jackson elk herd. Cambridge University Press, New York, 306pp.

Boyce, M. S. 1991. Migratory behavior and management of elk (*Cervus elaphus*). Applied Animal Behaviour Science 29: 239-350.

Brinkman, T. J., Deperno, C. S., Jenks, J. A., Haroldson, B. S. and Osborn, R. G. 2005. Movement of female white-tailed deer: effects of climate and intensive row-crop agriculture. Journal of Wildlife Management 69: 1099-1111.

Brown, C. G. 1992. Movement and migration patterns of mule deer in southeastern Idaho. Journal of Wildlife Management 56: 246-253.

Cagnacci, F., Focardi, S., Heurich, M., Stache, A., Hewison, A. J. M., Morellet, N., Kjellander, P.,

Linnell, J. D. C., Mysterud, A., Neteler, M., Delucchi, L., Ossi, F. and Urbano, F. 2011. Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. Oikos 120: 1790-1802.

Calenge, C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecological Modelling 197: 516-519.

中部森林管理局. 2007. 平成 18 年度南アルプス保護林におけるシカ被害調査報告書. 中部森林管理局, 109pp.

Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J-P., Dussault, C. and Waller, D. M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35: 113-147.

Craighead, J. J., Atwell, G. and O’Gara, B. W. 1972. Elk migrations in and near Yellowstone National Park. Wildlife Monographs 29: 3-48.

Dalke, P. D., Beeman, R. D., Kindel, F. J., Robel, R. J. and Williams, T. R. 1965. Seasonal movements of elk in the Selway river drainage, Idaho. Journal of Wildlife Management 29: 333-338.

D’Eon, R. G. 2004. Snow depth as a function of canopy cover and other site attributes in a forested ungulate winter range in southeast British Columbia. BC Journal of Ecosystems and Management 3: 1-9.

D’Eon, R. G., Serrouya, R., Smith, G. and Kochanny, C. O. 2002. GPS radiotelemetry error and bias in mountainous terrain. Wildlife Society Bulletin 30: 430-439.

D’Eon, R. G. and Serrouya, R. 2005. Mule deer seasonal movements and multiscale resource selection using global positioning system radiotelemetry. Journal of Mammalogy 86: 736-744.

DeYoung, C. A. 2011. Population Dynamics. In (D. G. Hewitt, ed.) Biology and management of white-tailed deer, pp. 147-180. CRC Press, Boca Raton.

DeYoung, R. W. and Miller, K. V. 2011. White-tailed deer behavior. In (Hewitt, D. G. ed.) Biology and management of white-tailed deer, 311-354. CRC Press, Boca Raton.

Diefenbach, D. R. and Shea, S. M. 2011. Managing white-tailed deer: Eastern North America. In (D.

G. Hewitt, ed.) Biology and management of white-tailed deer, pp.481-563. CRC Press, Boca Raton.

Dingle, H. and Drake, V. A. 2007. What is migration? BioScience 57: 113-121.

ESRI 1996. ArcView Spatial Analyst. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California.

Fieberg, J., Kuehn, D. W. and DelGiudice, G. D. 2008. Understanding variation in autumn migration of northern white-tailed deer by long-term study. Journal of Mammalogy 89: 1529-1539.

Fryxell, J. M. and Sinclair, A. R. E. 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. Trends in Ecology and Evolution 3: 237-241.

古林賢恒, 丸山直樹. 1977. 丹沢山塊札掛におけるシカの食性. 哺乳動物学雑誌 7: 55-62.

古林賢恒. 1996. 丹沢山地のニホンジカの保護に関する研究－森林施業、狩猟・被害管理によるシカ個体群および森林生態系への影響についての生態学的・社会学的分析－. 1996 年度京都大学学位論文. 186pp.

古林賢恒, 山根正伸. 1997. 丹沢山地長尾根での森林皆伐後のニホンジカとスズタケの変動. 野生生物保護 2: 195-204.

Ganskopp, D. and Vavra, M. 1987. Slope use by cattle, feral horses, deer, and bighorn sheep. Northwest Science 61: 74-81.

Garrott, R. A., White, G. C., Bartmann, R. M., Carpenter, L. H. and Alldredge, A. W. 1987. Movements of female mule deer in northwest Colorado. Journal of Wildlife Management 51: 634-643.

Georgii, B. 1980. Activity patterns of female red deer in the alps. Oecologia 47: 278-285.

Georgii, B. and Schröder, W. 1983. Home range and activity patterns of male red deer (*Cervus elaphus*) in the Alps. Oecologia 58: 238-248.

Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal Behavior 28: 1140-1162.

Grignolio, S., Merli, E., Bongi, P., Ciuti, S. and Apollonio, M. 2011. Effects of hunting with hounds

on a non-target species living on the edge of a protected area. Biological Conservation 144: 641-649.

Grovenberg, T. W., Jenks, J. A., Klaver, R. W., Swanson, C. C., Jacques, C. N. and Todey, D. 2009. Seasonal movements and home ranges of white-tailed deer in north-central South Dakota. Canadian Journal of Zoology 87: 876-885.

濱崎伸一郎, 岸本真弓, 坂田宏志. 2007. ニホンジカの個体数管理にむけた密度指標（区画法, 糞塊密度および目撃効率）の評価. 哺乳類科学 47: 65-71.

Harestad, A. S. and Bunnell, F. L. 1979. Home range and body weight- a reevaluation. Ecology 60: 389-402.

畠山芳也. 1979. 南アルプスの森林と修景緑化工. 緑化工技術 6: 22-25.

羽山伸一, 古林賢恒, 三谷奈保, 山根正伸. 1994. 丹沢山地におけるササの退行とニホンジカの状況. WWF Science Report 2: 21-47.

Hawkins, R. E., Klimstra, W. D. and Autry, D. C. 1971. Dispersal of deer from crab orchard national wildlife refuge. Journal of Wildlife Management 35: 216-220.

Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. Journal of Mammalogy 30: 1-18.

Hebblewhite, M., Merrill, E. and McDermid, G. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. Ecological Monographs 78: 141-166.

Hebblewhite, M. and Merrill, E. H. 2009. Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. Ecology 90: 3445-3454.

北海道環境科学研究センター. 2004. エゾシカテレメトリー調査報告書. 北海道環境科学研究センター自然環境部, 55pp.

本間和敬. 1995. 奥日光・足尾地域におけるニホンジカ（*Cervus nippon*）の移動様式とハビタット利用選択の解析. 上越教育大学大学院修士論文. 60 pp.

細田浩, 田口信. 2009. 長野県霧ヶ峰八島ヶ原湿原周辺の気候学的特性. 法制地理 41: 3-20.

Hunter, R. S. and Grant, S. A. 1971. The effects of altitude on grass growth in east Scotland. Journal of Applied Ecology 8: 1-19.

市川正夫. 2008. 気候. （市川正夫　編）やさしい長野県の教科書　地理, pp. 24-51. しなの

き書房, 長野.

伊吾田宏正, 早稲田宏一, 櫻木まゆみ, 宇野裕之, 梶光一, 金子正美, 赤松里香, 前川光司. 2002. GPS 首輪の評価とエゾシカへの適用. 哺乳類科学 42: 113-121.

Igota, H., Sakuragi, M., Uno, H., Kaji, K., Kaneko, M., Akamatsu, R. and Maekawa, K. 2004. Seasonal migration patterns of female sika deer in eastern Hokkaido. Ecological Research 19: 169-178.

Igota, H., Sakuragi, M. and Uno, H. 2009. Seasonal migration of sika deer on Hokkaido Island, Japan. In (D. R. McCullough, S. Takatsuki and K. Kaji, eds.) Sika deer, pp. 251-272. Springer, Tokyo.

石塚譲, 川井裕史, 大谷新太郎, 石井亘, 山本隆彦, 八丈幸太郎, 片山敦司, 松下美郎. 季節、時刻および植生が大阪のニホンジカ（*Cervus nippon*）の行動圏に及ぼす影響. 2007. 哺乳類科学 47: 1-9.

Izumiyama, S., Mochizuki, T. and Shiraishi, T. 2003. Troop size, home range area and seasonal range use of Japanese macaque in the Northern Japan Alps. Ecological Research 18: 465-474.

Izumiyama, S. and Shiraisi, T. 2004. Seasonal changes in elevation and habitat use of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in the Northern Japan Alps. Mammal Study 29: 1-8.

泉山茂之, 望月敬史. 2008. 南アルプス北部の亜高山帯に生息するニホンジカ（*Cervus nippon*）の季節的環境利用. 信州大学農学部 AFC 報告 6: 25-32.

泉山茂之, 望月敬史, 瀧井暁子. 2009. 南アルプス北部の亜高山帯に生息するニホンジカ（*Cervus nippon*）の GPS テレメトリーによる行動追跡. 信州大学農学部 AFC 報告 7: 63-71.

Jarnemo, A. 2011. Male red deer (*Cervus elaphus*) dispersal during the breeding season. Journal of Ethology 29: 329-336.

Johnston, A., Bezeau, L. M. and Smoliak, S. 1968. Chemical composition and *in vitro* digestibility of alpine tundra plants. Journal of Wildlife Management 32: 773-777.

Kaji, K., Koizumi, T. and Ohtaishi, N. 1988. Effects of resource limitation on the physical and

reproductive condition of sika deer on Nakanoshima Island, Hokkaido. Acta Theriologica 33: 187-208.

Kaji, K., Okada, H., Yamanaka, M., Matsuda, H. and Yabe, T. 2004. Irruption of a colonizing sika deer population. Journal of Wildlife Management 68: 889-899.

梶光一. 2006. 保護管理計画の策定と実践.（梶光一, 宮木雅美, 宇野裕之 編）エゾシカの保全と管理, pp. 219-229. 北海道大学出版会, 札幌.

梶光一. 2007. ニホンジカ個体群のモニタリングへのコメント. 哺乳類科学 47: 85-87.

Kamei, T., Takeda, K., Izumiyama, S. and Oshima, K. 2010. The effect of hunting on the behavior and habitat utilization of sika deer (*Cervus nippon*). Mammal Study 35: 235-241.

亀井利活. 2010. 野生ニホンジカの牧草地利用の解明とそれに基づいた誘因捕獲技術の検討. 2010 年信州大学学位論文. 110pp.

Kammermeyer, K. E. and Marchinton, R. L. 1976. Notes on dispersal of male white-tailed deer. Journal of Mammalogy 57: 776-778.

神奈川県. 2007. 第 2 次神奈川県ニホンジカ保護管理計画. 神奈川県環境農政部, 横浜, 44 pp.

環境庁. 1979a. 第 2 回自然環境保全基礎調査植生調査報告書 (埼玉県). 環境庁, 296 pp.

環境庁. 1979b. 第 2 回自然環境保全基礎調査植生調査報告書 (群馬県). 環境庁, 56 pp.

環境庁. 1988. 第 3 回自然環境保全基礎調査植生調査報告書(山梨県). 環境庁, 159 pp.

環境省. 1997. 生物多様性情報システム (J-IBIS). http://www.biodic.go.jp/index_e.html.

環境省. 2004. 種の多様性調査　哺乳類分布調査報告書. 環境省自然環境局生物多様性センター, 213pp.

環境省. 2007. 南アルプス国立公園ニホンジカ食害調査委託業務報告書. 環境省自然環境局, 89pp.

関東山地ニホンジカ広域協議会. 2012. 関東山地ニホンジカ広域保護管理指針. 15pp.

Kilpatrick, H. J., Spohr, S. M. and Lima, K. K. 2001. Effects of population reduction on home ranges of female white-tailed deer at high densities. Canadian Journal of Zoology 79: 949-954.

岸元良輔, 逢沢浩明, 吉岡麻美, 石田康之, 三井健一, 須賀聡. 2010. 霧ヶ峰におけるニホンジカ *Cervus nippon* のライトセンサス調査による個体数変動. 長野県環境保全研究所研究報告 6: 13-16.

気象庁. 2002. メッシュ気象値 2000. 気象庁, 東京（CD-ROM）.

Kjellander, P., Hewison, A. J. M., Liberg, O., Angibault, J-M., Bideau, E. and Cargnelutti, B. 2004. Experimental evidence for density-dependence of home-range size in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a comparison of two long-term studies. Oecologia 139: 478-485.

Klein, D. R. 1970. Food selection by north American deer and their response to over-utilization of preferred plant species. In (A. Watson, ed.) Animal population in relation to their food resources, pp. 35-46. Blackwell Scientific Publications, London.

Körner, C. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes. Oecologia 81: 379-391.

Kobayashi, H., Nakamura, Y. and Watanabe Y. 2003. Analysis of weed vegetation of no-tillage upland field based on the multiplied dominance ratio. Weed Biology and Management 3: 77-92.

小山泰弘. 2011. 史料から見た長野県のニホンジカ. 森林科学 49: 67-68.

Kucera, T. E. 1992. Influences of sex and weather on migration of mule deer in California. Great Basin Naturalist 52: 122-130.

Kudo, G. and Suzuki, S. 1999. Flowering phenology of alpine plant communities along a gradient of snowmelt timing. Polar Bioscience 12: 100-113.

Kufeld, R. C., Bowden, D. C. and Schrupp, D. L. 1988. Influence of hunting on movements of female mule deer. Journal of Range Management 41: 70-72.

Kufeld, R. C., Bowden, D. C. and Schrupp, D. L. 1989. Distribution and movements of female mule deer in the Rocky Mountain foothills. Journal of Wildlife Management 53: 871-877.

Lesage, L., Crete, M., Huot, J., Dumont, A. and Oullet, J-P. 2000. Seasonal home range size and philopatry in two northern white-tailed deer populations. Canadian Journal of Zoology 78: 1930-1940.

Li, Y., Maruyama, N., Koganezawa, M. and Kanzaki, N. 1996. Wintering range expansion and

increase of sika deer in Nikko in relation to global warming. Wildlife Conservation Japan 2: 23-34.

Loft, E. R., Menke, J. W. and Burton, T. S. 1984. Seasonal movements and summer habitats of female black-tailed deer. Journal of Wildlife Management 48: 1317-1325.

Long, E. S., Diefenbach, D. R., Rosenberry, C. S., Wallingford, B. D. and Grund, M. D. 2005. Forest cover influences dispersal distance of white-tailed deer. Journal of Mammalogy 86: 623-629.

Long, E. S., Diefenbach, D. R., Rosenberry, C. S. and Wallingford, B. D. 2008. Multiple proximate and ultimate causes of natal dispersal in white-tailed deer. Behavioral Ecology 19: 1235-1242.

Long, E. S., Diefenbach, D. R., Wallingford, B. D. and Rosenberry, C. S. 2010. Influence of roads, rivers, and mountains on natal dispersal of white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 74: 1242-1249.

Luccarini, S., Mauri, L., Ciuti, S., Lamberti, P. and Apollonio, M. 2006. Red deer (*Cervus elaphus*) spatial use in the Italian Alps: home range patterns, seasonal migrations, and effects of snow and winter feeding. Ethology Ecology and Evolution 18: 127-145.

Marchinton, R. L. and Hirth, D. H. 1984. Behavior. In (L. K. Halls, ed.) White-tailed deer ecology and management, pp. 129-168. Stackpole Books, Harrisburg.

丸田恵美子, 増沢武弘. 2009. 高山草原・荒原の植物（富士山の高山草本）. In (増沢武弘　編) 高山植物学, pp. 189-202. 共立出版, 東京.

丸山直樹. 1981. ニホンジカ *Cervus nippon* TEMMINCK の季節的移動と集合様式に関する研究. 東京農工大学農学部学術報告 23: 1-85.

Matthysen, E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. Ecography 28: 403-416.

松田裕之. 2006. 試される大地 - 道東エゾシカ保護管理計画の理念.（梶光一, 宮木雅美, 宇野裕之 編）エゾシカの保全と管理, pp. 23-31. 北海道大学出版会, 札幌.

Mautz, W. W. 1978. Sledding on a bushy hillside: the fat cycle in deer. Wildlife Society Bulletin 6: 88-90.

McCullough, D. R. 1985. Long range movements of large terrestrial mammals. Contributions in Marine Science (Supplement) 27: 444-465.

Millspaugh, J. J., Kesler,D. C., Kays, R. W., Gitzen, R. A., Schulz, J. H., Rota, C. T., Bodinof C. M., Belant, J. L. and Keller, B. J. 2012. Wildlife radiotelemetry and remote monitoring. (In N. J. Silvy, ed.) The wildlife techniques manual: Research, 7th edition, pp. 258-283. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

三谷奈保, 山根正伸, 羽山伸一, 古林賢恒. 2005. ニホンジカ（*Cervus nippon*）の採食行動からみた緑化工の保全生態学的影響－神奈川県丹沢山地塔ノ岳での一事例. 保全生態学研究 10: 53-61.

Miura and Tokita. 2009. Management strategy of sika deer based on sensitivity analysis. In (D. R. McCullough, S. Takatsuki and K, Kaji, eds.) Sika deer, pp. 251-272. Springer, Tokyo.

Miyashita, T., Takada, M. and Shimazaki, A. 2004. Indirect effects of herbivory by deer reduce abundance and species richness of web spiders. Ecoscience 11: 74-79.

Moen, A. N. 1968. Surface temperatures and radiant heat loss from white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 32: 338-344.

Moen, A. N. 1976. Energy conservation by white-tailed deer in the winter. Ecology 57: 192-198.

Monteith, K. L., Bleich, V. C., Stephenson, T. S., Pierce, B. M., Conner, M. M., Klaver, R. W. and Bowyer, R. T. 2011. Timing of seasonal migration in mule deer: effects of climate, plant phenology, and life-history characteristics. Ecosphere 2: 1-34.

Morgantini, L. E. and Hudson, R. J. 1985. Changes in diets of wapiti during a hunting season. Journal of Range Management 38: 77-79.

Morgantini, L. E. and Hudson, R. J. 1989. Nutritional significance of wapiti (*Cervus elaphus*) migrations to alpine ranges in western Alberta, Canada. Arctic and Alpine Research 21: 288-295.

元島清人. 2009. ニホンジカ. （増沢武弘 編）高山植物学, pp. 414-420. 共立出版株式会社, 東京.

Myers, J. A., Vellend, M., Gardescu, S. and Marks, P. L. 2004. Seed dispersal by white-tailed deer:

implications for long-distance dispersal, invasion, and migration of plants in eastern North America. Oecologia 139: 35-44.

Mysterud, A. 1999. Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway. Journal of Zoology 247: 479-486.

Mysterud, A., Langvatn, R., Yoccoz, N. G. and Stenseth, N. C. 2001. Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. Journal of Animal Ecology 70: 915-923.

Mysterud, A., Loe, L. E., Zimmermann, B., Bischof, R., Veiberg, V. and Meisingset, E. 2011. Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence? Oikos 120: 1817-1825.

Nagaike, T. 2012. Effects of browsing by sika deer (*Cervus nippon*) on subalpine vegetation at Mt. Kita, central Japan. Ecological Research 27: 467-473.

長野県. 1976. 長野県の植生図. 長野県生活環境部, 長野, 137 pp.

長野県. 2011. 第 3 期特定鳥獣保護管理計画（ニホンジカ）. 長野県林務部, 長野, 48 pp.

永田純子. 2005. DNA に刻まれたニホンジカの歴史.（増田隆一, 阿部永　編）動物地理の自然誌, pp. 32-44. 北海道大学図書刊行会, 札幌.

永田幸志. 2005. 丹沢山地札掛地区におけるニホンジカの行動圏特性. 哺乳類科学 45: 25-33.

中田誠. 1987. 奥秩父亜高山帯における森林植生と土壌, およびその垂直的成帯性に関する研究（予報）. 東京大学農学部演習林報告 76: 87-105.

名取俊樹. 2008. 南アルプス北岳のキタダケソウの生育に及ぼす地球温暖化の影響. 日本生態学会誌 58: 183-189.

名取俊樹. 2009. 南アルプスの高山植物の特性（キタダケソウ）.（増沢武弘 編）高山植物学, pp. 246-250. 共立出版株式会社, 東京.

Nelson, M. E. and Mech, L. D. 1981. Deer social organization and wolf predation in northeastern Minnesota. Wildlife Monographs 77: 5-53.

Nelson, M. E. and Mech, L. D. 1984. Home-range formation and dispersal of deer in northeastern

Minnesota. Journal of Mammalogy 65: 567-575.

Nelson, M. E. 1993.Natal dispersal and gene flow in white-tailed deer in northeastern Minnesota. Journal of Mammalogy 74: 316-322.

Nelson, M. E. 1995. Winter range arrival and departure of white-tailed deer in northeastern Minnesota. Canadian Journal of Zoology 73: 1069-1076.

Nelson, M. E. 1998. Development of migratory behavior in northern white-tailed deer. Canadian Journal of Zoology 76: 426-432.

Nicholson, M. C., Bowyer, R. T. and Kie, J. G. 1997. Habitat selection and survival of mule deer: tradeoffs associated with migration. Journal of Mammalogy 78: 483-504.

日本哺乳類学会 種名・標本委員会. 2009. 哺乳類標本の取り扱いに関するガイドライン（2009 年度改訂版）. 哺乳類科学 49: 303-319.

西村格, 曽我友紀子, 津田智, 西條由迪, 莫文紅. 1997. 霧ヶ峰亜高山草原における標高によるイネ科草本の種組成変化. 日本草地学会誌 42: 324-334.

Nixon, C. M., Mankin, P. C., Etter, D. R., Hansen, L. P., Brewer, P. A., Chelsvig, J. E., Esker, T. L. and Sullivan, J. B. 2007. White-tailed deer dispersal behavior in an agricultural environment. American Midland Naturalist 157: 212-220.

Nixon, C. M., Mankin, P. C., Etter, D. R., Hansen, L. P., Brewer, P. A., Chelsvig, J. E., Esker, T. L. and Sullivan, J. B. 2008. Migration behavior among female white-tailed deer in central and northern Illinois. American Midland Naturalist 160: 178-190.

Ochiai, K. 2009. *Capricornis crispus*. In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa and T. Saitoh, eds.) The wild mammals of Japan, pp. 306-308. Shoukadoh, Kyoto.

Oftedal, O. T. 1985. Pregnancy and lactation. In (R. J. Hudson and R. G. White, eds.) Bioenergetics of wild herbivores, pp. 215-238. CRC Press, Boca Raton, Florida.

及川真理亜. 2011. 栄養学的環境収容力に基づくニホンジカ（*Cervus nippon*）の生息地評価. 2010 年度東京農工大学学位論文. 92pp.

奥田圭, 關義和, 小金沢正昭. 栃木県奥日光地域におけるニホンジカ高密度化による植生改変が鳥類群集に与える影響. 2012. 日本森林学会誌 94: 236-242.

大橋春香, 星野義延, 大野啓一. 2007. 東京都奥多摩地域におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) の生息密度増加に伴う植物群落の組成変化. 植生学会誌 24: 123-151.

大野啓一. 2009. カール地形と植生複合. （増沢武弘 編）高山植物学, pp. 95-105. 共立出版株式会社, 東京.

Oosenbrug, S. M. and Theberge, J. B. 1980. Altitudinal movements and summer habitat preferences of woodland caribou in the Kluane Ranges, Yukon Territory. Arctic 33: 59-71.

大泰司紀之. 1986. ニホンジカにおける分類・分布・地理的変異の概要. 哺乳類科学 53: 13-17.

尾関雅章, 堀田昌伸, 川上美保子, 大塚孝一. 2006. 霧ヶ峰高原における植生変化の実態把握. 長野県環境保全研究所研究プロジェクト成果報告 4: 17-24.

Parker, K. L., Robbins, C. T. and Hanley, T. A. 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. Journal of Wildlife Management 48: 474-488.

Parker, K. L., Barboza, P. S. and Gillingham, M. P. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. Functional Ecology 23: 57-69.

Pellerin, M., Saïd, S. and Gaillard, J-M. 2008. Roe deer *Capreolus capreolus* home-range sizes estimated from VHF and GPS data. Wildlife Biology 14: 101-110.

Pépin, D., Adrados, C., Janeau, G., Joachim, J. and Mann, C. 2008. Individual variation in migratory and exploratory movements and habitat use by adult red deer (*Cervus elaphus* L.) in a mountainous temperate forest. Ecological Research 23: 1005-1013.

Perrin, N. and Mazalov, V. 2000. Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. The American Naturalist 155: 116-127.

Porter, W. F., Mathews, N. E., Underwood, H. B., Sage, Jr. R. W. and Behrend, D. F. 1991. Social organization in deer: Implications for localized management. Environmental Management 15: 809-814.

Ramanzin, M., Sturaro, E. and Zanon, D. 2007. Seasonal migration and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Italian eastern Alps. Canadian Journal of Zoology 85: 280-289.

Rice, C. G. 2007. Seasonal altitudinal movements of mountain goats. Journal of Wildlife

Management 72: 1706-1716.

Robinette, W. L. 1966. Mule deer home range and dispersal in Utah. Journal of Wildlife Management 30: 335-349.

Rosenberry, C. S., Lancia, R. A. and Conner M. C. 1999. Population effects of white-tailed deer dispersal. Wildlife Society Bulletin: 27-858-864.

Sabine, D. L., Morrison, S. F., Whitlaw, H. A., Ballard, W. B., Forbes, G. J. and Bowman, J. 2002. Migration behavior of white-tailed deer under varying winter climate regimes in New Brunswick. Journal of Wildlife Management 66: 718-728.

Sakuragi, M., Igota, H., Uno, H., Kaji, K., Kaneko, M., Akamatsu, R. and Maekawa, K. 2003. Benefit of migration in a female sika deer population in eastern Hokkaido, Japan. Ecological Research 18: 347-354.

Sakuragi, M., Igota, H., Uno, H., Kaji, K., Kaneko, M., Akamatsu, R. and Maekawa, K. 2004. Female sika deer fidelity to migration route and seasonal ranges in eastern Hokkaido, Japan. Mammal Study 29: 113-118.

Sanderson, G. C. 1966. The study of mammal movements: a review. Journal of Wildlife Management 30: 215-235.

Sawyer, H., Kauffman, M. J., Nielson, R. M. and Horne, J. S. 2009. Idetifying and prioritizing ungulate migration routes for landscape-level conservation. Ecological Applications 19: 2016-2025.

Sawyer, H. and Kauffman, M. J. 2011. Stopover ecology of migratory ungulate. Journal of Animal Ecology 80: 1078-1087.

Schmidt, K. 1993. Winter ecology of nonmigratory alpine red deer. Oecologia 95: 226-233.

Schütz, M., Rischa, A. C., Leuzingerb, E., Krusia, B. O. and Achermanna, G. 2003. Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park. Forest Ecology and Management 181: 177-188.

Schwartz, C. C. and Hobbs, N.T. 1985. Forage and range evaluation. In (R. J. Hudson and R. G. White, eds.) Bioenergetics of wild herbivores, pp. 27-51. CRC Press, Boca Raton.

關義和，小金澤正昭. 2010. 栃木県奥日光地域の防鹿柵外におけるミミズ類の増加要因—シカによる植生改変の影響—. 日本森林学会誌 92: 241-246.

Seki, Y. and Koganezawa, M. 2011. Does sika deer overabundance exert cascading effects on the raccoon dog population? Journal of Forest Research 18: 121-127.

白石利郎，中口良子，羽山伸一，時田昇臣，古林賢恒，山根正伸. 1996. 飼育下における丹沢産ニホンジカの体重と採餌量の季節変動. 日本野生動物医学会誌 1: 119-124.

㈶自然環境研究センター. 2012. 平成 23 年度南アルプス国立公園ニホンジカ対策検討調査業務報告書. 自然環境研究センター，東京, 215pp.

Silver, H., Colovos, N. F., Holter, J. B. and Hayes, H. H. 1969. Fasting metabolism of white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 33: 490-498.

Stewart, K. M., Bowyer, R. T. and Weisberg, P. J. 2011. Spatial use of landscapes. In (Hewitt, D. G. ed.) Biology and management of white-tailed deer, 181-218. CRC Press, Boca Raton.

須賀丈. 2012. 日本列島の半自然草原，ひとが維持した氷期の遺産.（須賀丈，岡本透，丑丸敦史　著）草地と日本人，日本列島草原 1 万年の旅, pp. 19-98. 築地書館，東京.

Sunde, P., Olesen, C. R., Madsen, T. L. and Haugaard, L. 2009 Behavioural responses of GPS-collared female red deer *Cervus elaphus* driven to hunts. Wildlife Biology 15: 454-460.

諏訪教育委員会 1981. 諏訪の自然誌: 動物編. 諏訪教育委員会，諏訪, 602 pp.

鈴木兵二，矢野悟道. 1982. 霧ヶ峰の植生. 諏訪市教育委員会，諏訪, 246 pp.

Sweeney, J. R., Marchinton, R. L. and Sweeney, J. M. 1971. Responses of radio-monitored white-tailed deer chased by hunting dogs. Journal of Wildlife Management 35: 707-716.

Takada, M., Asada, M. and Miyashita, T. 2002. Cross-habitat foraging by sika deer influences plant community structure in a forest-grassland landscape. Oecologia 133: 389-394.

Takahashi, H. and Kaji, K. 2001. Fallen leaves and unpalatable plants as alternative foods for sika deer under food limitation. Ecological Research 16: 257-262.

Takatsuki, S. 1986. Food habits of sika deer on Mt. Goyo. Ecological Research 1: 119-128.

高槻成紀. 1989. 植物および群落に及ぼすシカの影響. 日本生態学会誌 39: 67-80.

Takatsuki, S. 1992. Foot morphology and distribution of sika deer in relationship to snow depth in

Japan. Ecological Research 7: 19-23.

Takatsuki, S. and Gorai, T. 1994. Effects of sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island, northern Japan. Ecological Research 9: 115-120.

Takatsuki, S., Suzuki, K. and Higashi, H. 2000. Seasonal elevational movements of sika deer on Mt. Goyo, northern Japan. Mammal Study 25: 107-114.

高槻成紀. 2006. シカの生態誌. 東京大学出版会, 東京, 480pp.

Takatsuki, S. 2009a. Geographical variations in food habits of sika deer: the northern grazer vs. the southern browser. In (D. R. McCullough, S. Takatsuki and K, Kaji, eds.) Sika deer, pp. 231-237. Springer, Tokyo.

Takatsuki, S. 2009b. Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. Biological Conservation 142: 1922-1929.

田村淳. 2010. ニホンジカの採食により退行した丹沢山地冷温帯自然林における植生保護柵の設置年の差異が多年生草本の回復に及ぼす影響. 保全生態学研究 15: 255-264.

寺田 千里, 立澤史郎, 川村貴志, 藤岡正博. 2010. ヤクシカの餌場としての林道脇植生の評価. 保全生態学研究 15: 193-201.

Tierson, W. C., Mattfeld, G. F., Sage, R. W. and Behrend, D. F. 1985. Seasonal movements and home ranges of white-tailed deer in the Adirondacks. Journal of Wildlife Management 49: 760-769.

Ueno, M., Kaji, K. and Saitoh, T. 2010. Culling versus density effects in management of a deer population. Journal of Wildlife Management 74: 1472-1483.

Uno, H. and Kaji, K. 2000. Seasonal movements of female sika deer in eastern Hokkaio, Japan. Mammal Study 25: 49-57.

浦山佳恵, 富樫均, 畑中健一郎. 2006. 語りからみた戦前の信州の里山の暮らし. 長野県環境保全研究所研究プロジェクト成果報告 5: 82-88.

Van Deelen, T. R., Campa, H. Ⅲ., Hamady, M. and Haufler, J. B. 1998. Migration and seasonal range dynamics of deer using adjacent deeryards in northern Michigan. The Journal of Wildlife Management 62: 205-213.

Van Moorter, B., Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., Said, S., Coulon, A., Delorme, D., Widmer, O. and Cargnelutti, B. 2008. Evidence for exploration behavior in young roe deer (*Capreolus capreolus*) prior to dispersal. Ethology, Ecology and Evolution 20: 1-15.

Van Soest, P. J. 1982. Nutritional ecology of the ruminant. Cornell University Press, New York, 476pp.

VerCauteren, K. C. and Hygnstrom, S. E. 1998. Effects of agricultural activities and hunting on home ranges of female white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 62: 280-285.

Wahlström, L. K. and Liberg, O. 1995. Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus capreolus*). Journal of Zoological Society of London 235: 455-467.

Waller, D. M. and Alverson, W. S. 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. Wildlife Society Bulletin 25: 217-226.

Weins, J. A. 2002. The landscape context of dispersal. In (J.,Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols, eds.) Dispersal, pp. 96-109. Oxford University Press, Oxford.

White, G. C. and Garrot, R. A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking. Academic Press, California, 383pp.

Whitehead, G. K. 1993. The encyclopedia of deer. Swan Hill Press, Shrewsbury, 597pp.

Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. Ecology 70: 164-168.

Yabe, T. and Takatsuki, S. 2009. Migratory and sedentary behavior patterns of sika deer in Honshu and Kyushu, Japan. In (D. R. McCullough, S. Takatsuki and K. Kaji, eds.) Sika deer, pp. 273-283. Springer, Tokyo.

山梨県. 2012. 第 2 期山梨県特定鳥獣（ニホンジカ）保護管理計画. 山梨県森林環境部, 甲府, 43pp.

Yamane, M., Hayama, S. and Furubayashi, K. 1996. Over-winter weight dynamics in supplementally fed free-ranging sika deer (*Cervus nippon*). Journal of Forest Research 1: 149-153.

山根正伸, 羽山伸一, 白石利郎, 吉村格, 古林賢恒. 1997. 異なる栄養条件下におけるニホ

ンジカの成長過程 ： 丹沢山地に生息する野生個体と飼育個体の比較. 日本野生動物医学会 2: 59-66.

山根正伸. 1999. 東丹沢山地におけるニホンジカ個体群の栄養生態学的研究. 神奈川県森林研究所研究報告 25: 33-73.

山崎晃司, 古林賢恒. 1995. 西丹沢における若齢オスニホンジカの分散の一例. 日本林学会誌 77: 305-313.

柳洋介, 高田まゆら, 宮下直. 2008. ニホンジカによる森林土壌の物理環境の改変：房総半島における広域調査と野外実験. 保全生態学研究 13: 65-74.

Yokoyama, M., Maruyama, N., Kaji, K. and Suzuki, M. 1996. Seasonal changes of body fat reserves in sika deer of east Hokkaido, Japan. Journal of Wildlife Research 1: 57-61.

湯浅卓. 2007. 南関東地域におけるニホンジカ（*Cervus nippon*）地域個体群の空間的遺伝構造および遺伝子流動に関する研究. 2007 年東京農工大学学位論文, 107 pp.

湯本貴和. 2011. 草原と人間.（湯本貴和, 須賀丈　編）信州の草原, pp. 11-22. ほおずき書籍, 長野.

Zeng, Z-G., Beck, P. S. A., Wang, T-J., Skidmore, A. K., Song, Y-L., Gong, H-S. and Prins, H. H. T. 2010. Effects of plant phenology and solar radiation on seasonal movement of golden takin in the Qinling Mountains, China. Journal of Mammalogy 91: 92-100.

Zweifel-Schielly, B., Kreuzer, M., Ewald, K. C. and Suter, W. 2009. Habitat selection by an alpine ungulate: the significance of forage characteristics varies with scale and season. Ecography 23: 103-113.

# 要約

中部山岳地域は関東地方や中部地方におけるニホンジカの分布の中核をなしている。森林生態系や森林生物多様性の保全にとって森林生態系におけるキーストーン種であるニホンジカの管理は不可欠である。山岳地域ではニホンジカの広域管理が必要であり、そのためには個体レベルの移動に関する知見が重要となる。比較的長距離を伴うシカ類の移動には季節移動と分散がある。ニホンジカの季節移動に関する知見はとりわけ中部地方において少なく、分散に関する報告はほとんどない。そこで本研究は、中部山岳地域におけるニホンジカ保護管理の基礎情報となる季節移動と分散について明らかにすることを目的とした。気象や環境条件の異なる 3 地域における個体追跡から、中部山岳地域におけるニホンジカの季節移動の特徴を明らかにし、季節移動の要因について検討した。

比較的積雪の少ない、奥秩父山地西部の長野県南佐久郡川上村において、2009 年 4～5 月にニホンジカ 13 頭に GPS 首輪を装着し、季節移動の要因について考察した。6 ヶ月以上追跡できた 6 頭（メス 5 頭、オス 1 頭）は夏季と冬季行動圏間を平均 15.8km（range = 2.5～31.9km）季節移動した。夏季行動圏はメス 1 頭を除き川上村に、冬季行動圏は群馬県、埼玉県、山梨県に形成された。2 頭は冬季行動圏の方が夏季よりも 144m および 456m 標高の高い、逆の標高移動を示した。冬季行動圏は夏季よりもササ類が多く、急斜面の割合が高く、道路密度や狩猟圧が低かった。したがって、ニホンジカは人間活動による影響の少なく食物資源の存在する場所を求めて季節移動したと考えられた。冬季、広大な鳥獣保護区は一部の個体しか利用しなかった。これは当地域ではニホンジカにとって安全を確保できる場所が鳥獣保護区の外に存在することを示していた。

比較的積雪の多く、二次草原の広がる霧ヶ峰高原において 2008～2011 年にニホンジカ 27 頭に VHF 首輪または GPS 首輪を装着し、積雪深および気温から季節移動の要因を考察した。8 ヶ月以上追跡した 23 頭（メス 17 頭、オス 6 頭）のうち 35%は定住個体、65%は夏季と冬季行動圏間を平均 9.9km（range = 3.2～22.9km）移動する季節移動個体であった。夏季行動圏への執着性は、冬季行動圏よりも高かった。秋の季節移動の 80～100%は、積雪深が 20cm になる前に始まっていた。春の季節移動は融雪と気温上昇に密接に関連し、

日平均気温 0℃ 以上の日が 3 日以上継続してから全ての個体は季節移動を終えていた。秋の季節移動は、積雪によって夏季行動圏の食物資源や行動が制限されるために起こると考えられた。春の季節移動は、夏季行動圏への回帰であり、この背景には霧ヶ峰高原の広大な二次草原が深く関係している可能性が高かった。

標高差が大きく、近年になって高山帯にニホンジカが生息するようになった南アルプス北部において 2007～2011 年にニホンジカ 12 頭に GPS 首輪を装着し、季節移動の要因について考察した。8 ヶ月以上追跡できた 10 頭（メス 2 頭、オス 8 頭）のうちオス 1 頭は定住個体、9 頭は夏季と冬季行動圏間を平均 13.0km（range = 3.4～22.6km）移動する季節移動個体であった。季節移動メス 2 頭と定住個体は主に亜高山帯下部を利用し、大きな標高移動をしなかった。季節移動オス 7 頭は、夏季と冬季の平均利用標高差が 1,178m（range = 781～2,052m）と大きく、いずれも秋季行動圏があった。夏季行動圏における推定気温から、季節移動オスが夏季行動圏に滞在を開始した時期は高山環境の植物成長初期と一致していた。また、春の季節移動は秋よりも移動日数と休息場所が多かった。したがって、ニホンジカは良質の食物資源を求めて高標高域へ移動し、春の季節移動は植物フェノロジーと関連した移動であると考えられた。

霧ヶ峰高原において、2008、2011 年に捕獲した当歳オス 5 頭の分散を明らかにした。4 頭は東～南東方向に 3.0～40.3km 分散した。分散時期は 5～6 月および 11 月の 2 回あった。1 頭は、奥秩父山地西部へ分散したことから、地域個体群間の交流のあることが示された。

以上の研究から、中部山岳地域においてニホンジカは季節移動個体と定住個体の両者が生息し、季節移動個体の割合が高いことが示された。また、越冬場所は広い範囲に分布していた。当地域では必ずしも積雪が秋の季節移動の要因ではなく、種の存続にとって重要な夏季行動圏が積雪、冬季の食物資源、狩猟などの人間活動の影響によって利用できない、あるいは生存の可能性が低くなるために秋の季節移動を行うと考えられた。春の季節移動は繁殖を行う重要な生息地への回帰であり、良質の食物資源を得ることと関係していると考えられた。一方、県境を越えた季節移動は、当地域におけるニホンジカの保護管理が他県と連携して行われなければならないことを示していた。保護管理に当たっては個体レベルの移動に関する知見を考慮したモニタリングや管理施策を行う必要があると考えられた。