

奨励賞受賞者による研究紹介

■第20回受賞(2022年度)■



直接観察から迫る単独性有蹄類ニホンカモシカの生きざま  
—社会進化プロセスの探求—

東京農工大学農学部附属野生動物管理教育研究センター / 高田 隼人  
山梨県富士山科学研究所

はじめに

「野生動物がどうやって生活しているのか知りたい、この目で見たい!」という単純な動機が私の研究のスタート地点だ。研究活動をはじめた大学3年の頃は、ただ感覚的にフィールドや野生動物に興味があっただけで、ダーウィンの自然淘汰理論がなにかすら理解していなかった。麻布大学で野生動物の魅力に心を躍らす二人の先生に出会い(南 正人講師(当時)と高槻成紀教授(当時))、動植物の進化や行動生態学の話聞いた時には、頭に衝撃がはしり、目からウロコが止まらなかった。同時に、自分の足でフィールドに出て自分の目で自然を観察することの楽しさと重要性も学んだ。気づけば、私の研究の目的は「野生動物の行動・生態の詳細を記載すること、そしてその適応的意義を解明すること」になった。

私がこの目的にアプローチするために最もよく用いる方法は「個体識別に基づく直接観察」である。文字通り、動物個体の一頭一頭を見た目(や標識)から識別し、各個体の行動を直接観察し、記録する方法である(図1)。双眼鏡や望遠鏡にフィールドノートさえあれば実施できるこの手法は古くから野生動物の生態研究に用いられてきた。野生動物の行動を直接観察することは容易ではなく、データの取得と整理には膨大な時間がかかる。近年では、バイオリギングやカメラトラップ、遺伝解析、統計モデリングなど様々な技術が発達し、研究室にいながら動物の生態研究ができるようになってきた。それに伴い、日本では哺乳類(霊長類を除いて)を対象に直接観察を行う研究者がとてもなく少なくなっているように思う。しかし、フィールドにどっぷり入り込んで行う直接観察は未だに動物の生活を理解するのに非常に強力な

ツールであり、加えて驚くほど多くの気づきや疑問を与えてくれるエキサイティングな方法だと思う。

「まだそんな古臭いことやっているの?」と研究発表の際には諸先輩方から厳しい意見をもらうこともよくあった。また社会的ニーズの高まりから、有蹄類を対象とした研究は「管理視点の応用研究」が増えているが、私がおこなってきたのは一貫して「基礎研究」である(ただし、保護管理のために有用な情報は多分に含まれると思う)。いろいろな面で浮いていることを理解してきた折2022年に、このような荣誉ある賞を頂けたことにとっても驚いた。同時に、夢中になってフィールドで動物たちと向き合ってきた日々が評価されたことは本当にうれしい!本稿では私がこれまで最も力を入れてきたニホンカモシカ(*Capricornis crispus*)の行動生態に関する研究成果の一部を紹介したい。「直接観察」「基礎研究」の魅力や面白さが少しでも伝われば幸いである。

カモシカの魅力:原始的な森林性有蹄類

ニホンカモシカ(以下、カモシカ)は鯨偶蹄目ウシ科ヤギ亜科に属する日本固有の草食獣である。現生ヤギ亜科のほとんどの種はビッグホーンシープ(*Ovis canadensis*)やアルプスアイベックス(*Capra ibex*)などに代表されるように、北半球の開けた山岳環境に適応しており、群居性、一夫多妻制で、発達した洞角と顕著な性的二型を持つ(Corlatti and Lovari 2023)。対照的に、カモシカは主に森林環境に生息し、単独性、一夫一妻制で、未発達な洞角と性的二型を持つ。ヤギ亜科の祖先種はカモシカのような森林生活者と推測されており、中新世後期から更新世に起きた気候の冷涼化・乾燥化による草原環境の拡大、それに伴う森林から草原への適応放散



図1. 長野県浅間山において個体識別されたニホンカモシカの顔写真とID(個体名). IDのFとMはそれぞれメスとオスを意味する.

の結果, 群れ社会や一夫多妻制, 発達した性的二型が進化してきたと考えられている (Geist 1974; Schaller 1977). そのため, 原始的な形質を保持するカモシカはヤギ亜科の進化過程を理解するための重要な鍵である. また, カモシカのように単独性・一夫一妻制を示す種は有蹄類全体の3%に満たない超少数派であり, その生態の理解は配偶システムの進化の理解に貢献する (Lucas and Clutton-Brock 2013). 動物の社会行動の進化に興味がある私にとってカモシカは最高の研究材料なのである. また一部の環境もしくは個体群では, 個体識別と詳細な行動観察が可能なのがカモシカの研究対象としての大きな魅力である.

カモシカの真の魅力は実際に山で出会ったときに感じる. 日本の山で会う大型哺乳類の多くは人間を見つけるなり急いで逃げ出すが, カモシカは一味違う. 多くの場合, 人間の存在を先に察知し, 斜面を背にして動かずにこちらをじっと見つめているのだ. カモシカを発見するときは未だにかなりドキッとするとし, 一対一で対峙したその姿は神々しさすら感じる. 加えて, ずんぐりむっくりな身体にモコモコのアンダーコートをまとった冬のカモシカは愛嬌も兼ね備える.

私が研究活動をスタートした2011年には, カモシカの行動や社会システムについては既に調べつくされた感があった. 1970年代にカモシカによる林業被害が社会問題化したのを契機に全国各地で研究が進められたこともあるが, 中でも岸元良輔氏と落合啓二氏が傑出した直接観察を実行し, 大きな成果を挙げていたことが主な理由である. 岸元氏は秋田県秋田市の仁別 (以下, 仁別) で非常に集中的に約7年間, 落合氏は青森県下北半島の脇野沢 (以下, 下北) で30年以上にわたり個体識別したカモシカの直接観察をおこない, 以下のような社会システムの全貌を描いた (落合 1992; Kishimoto and Kawamichi 1996; Ochiai and Susaki 2002, 2007; Kishimoto 2003). カモシカは基本的に単独で, 時おり4頭以下の群れを形成する. 群れ構成は母子ペアもしくは成獣オス-成獣メスのペアが基本である. 雌雄ともに同性の成獣に対し行動圏全体を防衛するなわばりを持ち, 同性の成獣が出会うと激しい追いかけや逃避が起こる. 一頭のメスのなわばりに一頭オスがなわばりを重ねることにより, 一夫一妻制の配偶システムを持つ. 稀にオスが複数のメスの行動圏を含む大きななわばりを防衛することにより, 一夫二妻もしくは一夫三妻が観察される. これら

の結果は仁別と下北で共通しており、これらがカモシカの社会の基本だと考えられてきた。ただし、両地域はともに餌資源が豊富な低標高の森林であること、カモシカの個体群密度が非常に高いことなどの共通点があり、餌資源の乏しい環境に生息する低密度個体群や森林以外の環境に生息する個体群の行動や社会システムに関する情報は限られていた。

ある形質がどのような生息環境と関連して進化したのかを探るには種内変異の観察が有効である (Lotto 1991)。開放的な環境に生息する群居性有蹄類では社会システムの種内変異に関する研究が盛んに行われていたが (Isvaran 2005)、カモシカのような原始的森林性有蹄類では全く情報がなかった。カモシカで種内変異の研究が行えれば、有蹄類の中で超少数派の性質である単独性や一夫一妻制の適応的意義にアプローチできる。そこで、「カモシカの社会システムは本当に保守的なのか？環境に応じた種内変異はないのか？」という疑問を胸に、2011年から長野県の浅間山に入り浸った。

#### 浅間山森林帯のカモシカの行動生態： 多様な行動研究の展開

浅間山中腹の登山口には天狗温泉浅間山荘という温泉宿があり、年間通じて多くの人々が登山の起点としてここを訪れる。事前調査で、浅間山荘周辺の森林に人慣れしたカモシカが生息すること、仁別や下北に比べてカモシカの個体群密度が低そうなことがわかったため、ここを調査地に決めた (標高 1,200 ~ 1,600 m, 約 160 ha, 図 2a)。社会システムを明らかにしようと意気込んで踏査と個体識別を開始したものの、実際山に入ると浅間山荘の目の前に行動圏を構える一部の個体を除いて、多くの個体は人間に対する警戒心が強いことがわかった。つまり、自然な行動を長時間観察することが困難で、社会行動の調査に向かないことがわかった。少し気を落としながらも根気強く個体識別と直接観察を続けると、カモシカの人間への反応が同じ個体であっても状況に応じて異なることに気が付いた。つまり、人慣れしていない個体群を対象にしたことにより、これまでのほとんど情報の無いカモシカの対捕食者戦略の研究がおこなえる幸運に出会った。さらに、観察の難しい条件だったからこそ多様な行動研究に発展していった。

カモシカの観察者に対する反応を記録していった結果、カモシカがフリーズ (危険の接近に対し凍ったように身動きをとらない行動) という森林性有蹄類特有の対捕食者行動を示すこと、フリーズは見通しの悪い条件で

発現し、捕食者からの隠蔽機能があることが分かった (Takada et al. 2018)。森林性有蹄類の対捕食者行動は観察の難しさからほとんど研究が進んでいなかったため、これは有蹄類のフリーズ行動の機能を実証的に示す初めての研究になった。さらに、他の山岳性のヤギ亜科と同様に急峻な地形や崖が捕食者からの避難場所になること、逃避行動の発現に性差が無いこと、幼獣の存在が逃避行動を促進することも明らかにすることが出来た (Takada et al. 2019)。性的二型の発達する多くの有蹄類では、オスに比べてメスが捕食者に対して敏感に逃避行動をとることが知られるが、これは捕食に対する脆弱性 (オスよりメスが襲われやすい) や生活原理 (メスはオスより長期生存を重視) の性差を反映している。性的二型の乏しい有蹄類の逃避行動は研究がほとんど進んでいなかったため、ここでもユニセックスなカモシカ特有の行動生態をあぶりだすことが出来た。

また、直接観察の効率化を図るため、一部の識別個体を麻醉銃で捕獲して VHF 発信機を装着した。これにより長時間の観察が可能となったため (個体を見失ってもすぐに見つけ出せるため)、まず採食行動を定量的に評

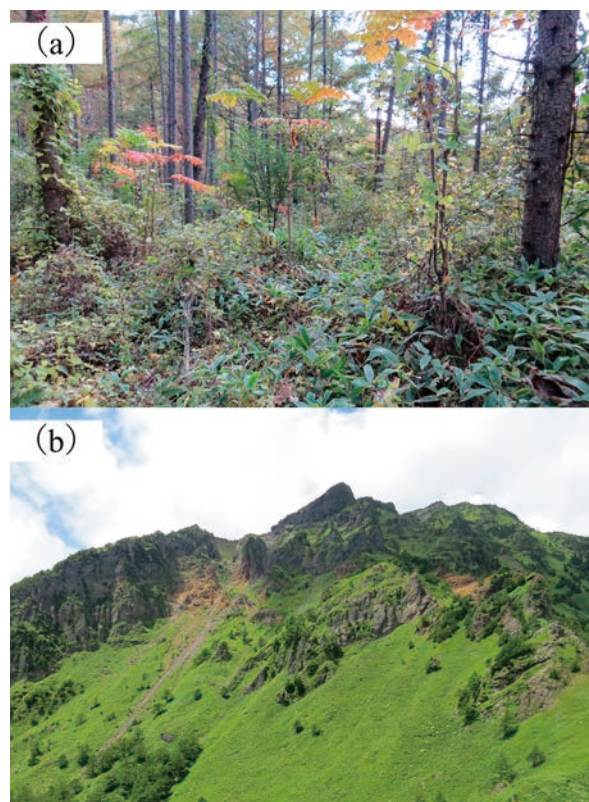


図 2. 長野県浅間山における山地帯森林 (a) と高山帯草原 (b) の調査地の景観。

価した。その結果、食性には個体差が認められるものの、食物の選択性（行動圏内の食物供給に対する採食割合）は個体間で大きな差がなく、どの個体も落葉広葉樹（葉、果実、冬芽）、広葉草本（葉、花）、シダ（葉）を選択的に採食し、グラミノイドと針葉樹を忌避する典型的な「ブラウザー」であることが示された（Takada et al. in press）。つまり、カモシカは基本的にグルメであるが、各個体の行動圏内の食物供給の違いを反映して食性に個体差があらわれることがわかった。さらに、VHF 発信機を用いた個体追跡を四季にわたって昼夜問わず実施した結果、カモシカの行動圏サイズや分布に季節変化があまりないこと、年間通じて餌資源と安全性の両方が提供される急峻かつ低木が豊富な群落を選択的に利用すること、生息地選択が時間帯によって変化しないことを明らかにした（Takada and Minami 2022）。このように直接観察では、目的とする行動以外にも様々な行動が観察できるため、そこから多くのアイデアが生まれ、様々な研究に発展していくという大きなメリットがある。そしてこのことこそが種の生態の包括的な理解に大きく貢献すると感じる。例えば、直接観察をしていなかったとしたら、なぜカモシカが急峻な地形や低木群落を好むのかは理解できなかっただろう。

話を社会システムに戻す。2011年から2014年にかけて根気強く直接観察を続けたこと、VHF 発信機の装着により観察効率が向上したことにより、カモシカが基本的に単独であること、群れ構成は母子ペアもしくは成獣オス・成獣メスのペアが基本であることなど、仁別・下北の既存研究を一部支持する結果を得た（Takada and Minami 2019a）。一方、最も衝撃的だったのは、成獣オス2頭が2mほどの近距離で座位休息をしているところを観察したことだった。成獣オス間で激しい追いかかけが観察される仁別・下北とは大きく異なる観察結果である。さらにオス間の行動圏の空間配置を調べると、コアエリアは重ならないものの、行動圏全体としては重複部分が大きく、オス間の許容的な交渉はこの重複部分で起こることが分かった。つまり、オスは行動圏全体をなわばりとして防衛していなかった。交尾期のオスは自分のコアエリアに行動圏を大きく重ねる一頭のメスと積極的に同一行動をとり、なわばりというよりはメスを直接防衛することにより一夫一妻制を形成していた（Takada et al. 2020a）。これらのことから、保守的だと考えられてきたカモシカの社会システムに種内変異があることが確かめられた。オス間の排他性と配偶戦略の違いを生み出した要因は、食物資源量の違いやそれに伴うメスの空間分布の違いだと考えられる。浅間山森林帯は仁別・下北に比

べて食物資源が乏しく、それに応じてカモシカの個体群密度は仁別・下北の1/3以下と低く、メスの行動圏サイズは4倍以上大きかった。なわばり防衛にかかるコストはなわばりサイズとともに増加するため（Maher and Lotto 2000）、浅間山森林帯ではメスの大きな行動圏全体を防衛するにはコストがかかりすぎるのかもしれない。また、メスの行動圏サイズが大きくなるほどオスとメスが出会う確率は低下する。確実にメスの発情を捉え、他のオスからメスを防衛するには、なわばりよりもメスを直接防衛したほうが効率的であると考えられた。

学部から修士にかけて浅間山森林帯のフィールドで過ごし、目標にしていたカモシカの社会システムの種内変異を発見することができ、とても嬉しかった。その反面、調査条件の難しさから詳細な行動研究をおこなうには限界があるとも感じていた。また、これまでとはさらに環境条件の異なる場所で研究をしたいと考え始めていた。追い打ちをかけるように、浅間山森林帯の調査地では2015年からニホンジカ（*Cervus nippon*）捕獲のためにくり畷が大量に設置されるようになり、錯誤捕獲の影響を受けて2015年から2016年には識別個体が軒並み死亡・消失してしまった（高田 2018）。これにより、行動観察が困難なほどの低密度個体群（1頭/km<sup>2</sup>以下）となってしまった。錯誤捕獲の影響は凄まじく、食物資源量は経年的にさほど変わっていないのにも関わらず、2022年現在もカモシカ個体群は回復することなく非常に低密度で推移している（高田 未発表）。ともあれ、2013年には新たなフィールドを探し始めていた。そして思ったよりもあっけなく、ずっと近くに最高のフィールドを発見した。

#### 浅間山高山草原のカモシカの行動生態：社会進化の萌芽

浅間山の標高は2,568mとさほど高くないが、火山活動の影響を受けて標高2,000～2,400mに森林限界があり、大規模噴火の後に形成された外輪山には多様な花が咲き乱れる高山草原が成立している（図2b）。森林帯の調査地から直線距離で約3km先にある高山草原にはカモシカ平という地名がつけられており、そこにカモシカが生息しているとの情報を得たので、2013年の夏に現地に向かった。そこで私は度肝を抜かれた。森林帯での調査経験からカモシカは見通しの悪い低木の藪を好む生き物だと考えていたが、このカモシカはなんの遮蔽物もないオープンな草原や崖にいたのだ。また、草原と崖から成るその景観はこれまで図鑑で見てきたヤギ亜科の山岳性有蹄類の生息環境にそっくりであった。さらに驚

いたのは、そこに生息するカモシカの個体数で、見通しの良い場所から草原を眺めると一度に10頭近くもの個体が発見できた。実際に調査を始めるとその個体群密度は最大31.1頭/km<sup>2</sup>で（浅間山森林帯の約7倍）、世界で一番カモシカの個体数が多い場所であった。この調査地との出会いが短い研究生活の中で最も心躍る瞬間だった。「これまでと異なるカモシカの社会システムが観察できるはず、そして森林から草原への適応過程が観察できるはず！」と意気込んで、高山草原と亜高山帯針葉樹林を含む範囲を調査地に設定し（標高1,900～2,400 m, 約100 ha）、2014年7月から直接観察を開始した。

気候条件の厳しさ（厳冬期は積雪2 m以上、マイナス20°C）に面食らった部分（というか死にかけたこと）もあったが、開放的な高山草原は観察が非常にしやすく、スムーズに様々な行動データを取得することができた。ここでもまず採食行動を定量的に評価した。浅間山森林帯の結果を含め、森林で行われてきたカモシカの食性に関する多くの研究は彼らが広葉樹を主食とするブラウザーであることを示している。これとは対照的に、高山草原のカモシカの年間の最も主要な採食物はイネ科草本であった。また、食性の季節変化は著しく、春はイネ科、夏から秋にかけてはイネ科に加えて広葉草本、冬はそれらに加えて針葉樹やササが重要な採食物であった（Takada and Minami 2019b）。イネ科草本を主体に季節的に多様な植物を採食するこの採食型は「中間型」に当てはまる。これにより、森林に生息するカモシカ個体群とは異なる食物供給の季節変化が激しい高山草原ならではの採食生態を持つことが示された。さらに、他のヤギ亜科の山岳性有蹄類のほとんども中間型の採食型を持つことが知られ、中間型の採食型は安定的な森林から不安定な山岳環境へ進出するとともに進化した可能性が示唆された。

次に社会システムについてである。有蹄類では、閉鎖的な森林環境から開放的な草原環境への進出が単独性から群れ性への社会進化を促進したと考えられている（Jarman 1974 ; Bowyer et al. 2020）。そのため、高山草原のカモシカは森林に生息する個体群よりも群れサイズが大きいと予想したが、高山草原のカモシカも単独が基本であり、森林と高山草原で群れサイズに差がないことが示された。ただし、高山草原では森林では観察されない成獣メスの群れが観察された（Takada and Minami 2019a）。ではメス同士は具体的にどのような社会関係を持つのか？メス間の行動圏の空間配置を調べると、単独で行動圏を持つ単独メスと特定の2～3頭のメス間で行動圏を重ねるグループメスがいることがわかった。また

メス間の交渉の観察から、同一グループに属するメスとは許容的もしくは親和的交渉が観察されたのに対し、グループを異にするメス間が出会うと激しい追いかけ、すなわちなわばり防衛行動が観察された。つまり、メスの単独なわばりとグループなわばりが存在した。さらに、この二つのなわばりタイプの成立には環境条件が影響しており、亜高山帯針葉樹林に行動圏をかまえるメスほど単独なわばりを持ち、高山草原に行動圏をかまえるメスほどグループなわばりを持つことがわかった（Takada and Minami 2021）。このことから、森林から草原へ移行する進化の初期段階では、まずメス間の排他性の緩和とメスグループの形成が起こったことが示唆された。高山草原は森林に比べて食物供給量が非常に豊富である（Takada et al. 2021）。さらに、高山草原のカモシカの主食は生産性の高いイネ科草本であり、環境収容力は見かけ以上に高いと予想される。食物の余剰は一部のメス間、おそらく血縁メス間の排他性を低下させ、メスの居残りとも系群の形成を促進した可能性がある。

ではメスグループの形成に応じてオスはどのような社会を持ったのか？行動圏の空間配置と個体間交渉の観察から、オスは単独で行動圏全体をなわばりとして防衛していることが分かった。つまり、浅間山森林帯よりも仁別・下北と類似したオス間の社会関係を持った。驚くべきは配偶システムで、一夫一妻よりも一夫多妻のオスの割合が圧倒的に高く（70.4%）、なんと最大一夫五妻が観察された。また配偶システムも環境条件によって左右されており、亜高山帯針葉樹林になわばりをかまえるオスは一夫一妻制であったのに対し、高山草原になわばりをかまえるオスほどつがいメス数が多かった（Takada et al. 2023a）。このことから、森林環境から草原環境への進出が一夫一妻制から一夫多妻制への社会進化を促進することを実証的に支持する結果を得た。メスの散在分布（単独なわばり）を生み出す森林環境は一夫一妻制の進化を、メスの集中分布（グループなわばり）を生み出す草原環境は一夫多妻制の進化を促進すると考えられた。

浅間山の二つの調査地で長期にわたり個体識別に基づく直接観察を実施したことにより、保守的と考えられてきた従来のカモシカ像を塗り替え、同一個体群内でも環境に応じて社会行動を柔軟に変化させるという新たな生態を発見することが出来た。それだけでなく、単独性・一夫一妻制から群居性・一夫多妻制への移行過程を観察したことにより、有蹄類の社会進化プロセスの理解を進める発見が出来た。ただし、カモシカの行動・生態についてはまだまだ分からないことだらけである。挙げるときりがないが、グループを形成するメス間の血縁関係

は？子供の分散様式は？どんなオスが一夫多妻になるのか？子の性別の産み分けは？メスの生涯繁殖成功度は草原と森林で異なるのか？匂いコミュニケーション（眼下腺・ため糞）の機能は？などである。カモシカの行動・生態の「なぜ？」を解くため、今後も長期的に直接観察を続けたい。

### 今後の展開

上記の研究は授賞理由の大きなウェイトを占める成果であるが、実際には富士山や南アルプスをフィールドに、さらに様々なテーマや種を対象に研究をおこなってきた。例えば、カモシカでは空間行動 (Takada 2020a, 2023) やシカとの種間関係 (Takada et al. 2020b ; Takada et al. 2021 ; Hiruma et al. 2023 ; Takada et al. 2023b ; Takada and Nakmaura 2023), シカでは生息地利用や群れ行動 (Takada and Washida 2020), はたまた Tenggokomori ではねぐら利用・食性・出巢行動などである (高田 2017 ; Takada 2020b ; Takada et al. 2022)。様々な研究を進める中で一貫してきたのは「純粋に野生動物の生きざまを観たい、その適応的な側面を知りたい」というモチベーションと「とことんフィールドに入り込み、観察をおこなう」「観察からの気づきを定量化し、検証していく」という今どきではない泥臭い研究スタイルかと思う。今後も泥臭くフィールドでの観察を続け、様々な哺乳類の生きざまを行動生態学的な視点から紐解いていきたい。また、運よく昨年からは学生の指導をおこなえるポジションに職を得た。自分自身も研究を楽しみながら、学生と基礎研究やフィールドワークの楽しさを共有していけたらと思う。

### 謝 辞

南 正人氏 (元麻布大学教授) は楽しくてしょうがない研究の世界に引き込んで下さり、自由な発想で好き放題研究できる環境を与えてくださった。高槻成紀氏 (元麻布大学教授、現麻布大学いのちの博物館名誉学芸員) には研究者として必須な論理的思考能力や文章能力を鍛えて頂いた。塚田英晴氏 (麻布大学教授) には私の苦手とする統計解析について多くをご教示頂いた。峰下 耕氏 (自然動物研究所) や山田雄作氏 (Roots), 手塚牧人氏 (フィールドワークオフィス) はど素人の私に数多くのフィールド経験を与えてくださり、これによりフィールドワークの楽しさを知り、技術も身に付けさせてもらった。フィールドワークは現地の方々のサポートなし

には行うことが出来なかった。福江佑子氏をはじめとする NPO 法人あーすわーむの皆様、竹下 毅氏をはじめとする長野県小諸市役所の皆様、山崎幸浩氏をはじめとする天狗温泉浅間山荘の皆様、柳田住吉氏、神田洋介氏をはじめとする浅間山倶楽部の皆様、大西信正氏をはじめとする生態計画研究所南アルプス生態邑の皆様には大変お世話になった。また、ともに調査をおこなう同輩や後輩、学生たちのおかげで本当に楽しくフィールドワークをおこなうことが出来た。全員の名前はあげられないが、浅間山カモシカ研究会の中村圭太氏、鷲田 茜氏、矢野莉沙子氏、渡部晴子氏、大内 力氏、小川 臨氏、勝又あゆみ氏、菅野友哉氏、比留間光子氏、手塚夏季氏、下堂前大樹氏、鈴木拓真氏とは長い時間苦楽を共にしてきた。なにより、小諸市火山館の館長である神田恵介氏と家族のサポートがなかったらこれらの成果を挙げることは到底できなかった。この場を借りて心から御礼申し上げる。

### 引用文献

- Bowyer, R. T., McCullough, D. R., Rachlow, J. L., Ciuti, S. and Whiting, J. C. 2020. Evolution of ungulate mating systems: integrating social and environmental factors. *Ecology and Evolution* 10: 5160–5178.
- Corlatti, L. and Lovari, S. 2023. Mountain ungulate mating systems: patterns and processes. *Mammal Review* 53: 206–222.
- Geist, V. 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American Zoologist* 14: 205–220.
- Hiruma, M., Takada, H., Washida, A. and Koike, S. 2023. Dietary partitioning and competition between sika deer and Japanese serows in high elevation habitats. *Mammal Research* 68: 305–315.
- Isvaran, K. 2005. Variation in male mating behaviour within ungulate population: patterns and processes. *Current Science* 89: 1192–1199.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48: 215–267.
- Kishimoto, R. 2003. Social monogamy and social polygyny in a solitary ungulate, the Japanese serow (*Capricornis crispus*). In (Reichard, U. H. and C. Boesch, eds.) *Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals*. pp 147–158. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kishimoto, R. and Kawamichi, T. 1996. Territoriality and monogamous pairs in a solitary ungulate, the Japanese serow, *Capricornis crispus*. *Animal Behaviour* 52: 673–682.
- Lott, D. F. 1991. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Cambridge University Press, Cambridge. 256 pp.
- Lukas, D. and Clutton-Brock, T. H. 2013. The evolution of social monogamy in mammals. *Science* 341: 526–530.
- Maher, C. R. and Lott, D. F. 2000. A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *American*

- Midland Naturalist 143: 1–29.
- 落合啓二. 1992. カモシカの生活誌. どうぶつ社, 東京, 231 pp.
- Ochiai, K. and Susaki, K. 2002. Effects of territoriality on population density in the Japanese serow (*Capricornis crispus*). Journal of Mammalogy 83: 964–972.
- Ochiai, K. and Susaki, K. 2007. Causes of natal dispersal in a monogamous ungulate, the Japanese serow, *Capricornis crispus*. Animal Behaviour 73: 125–131.
- Schaller, G. B. 1977. Mountain monarchs. wild sheep and goats of the Himalaya. University of Chicago Press, Chicago. 476 pp.
- 高田隼人. 2018. カモシカの現場に迫る. 話題4. 錯誤捕獲が個体及び個体群に与える影響. 哺乳類科学 58: 107–108.
- Takada, H. 2020a. The summer spatial distribution of Japanese serows (*Capricornis crispus*) in an area without predation risk. Mammalian Biology 100: 63–71.
- Takada, H. 2020b. Timing of the evening emergence of Hilgendorf's tube-nosed bat (*Murina hilgendorfi*) in relation to roost type and season. Animal Biology 71: 123–133.
- Takada, H. 2023. Unique spatial behavior of the Japanese serow (*Capricornis crispus*) in the open mountains of Mt. Fuji. Acta Ethologica 26: 127–132.
- Takada, H. and Minami, M. 2019a. Do differences in ecological conditions influence grouping behaviour in a solitary ungulate, the Japanese serow? Behaviour 156: 245–264.
- Takada, H. and Minami, M. 2019b. Food habits of the Japanese serow (*Capricornis crispus*) in an alpine habitat on Mount Asama, central Japan. Mammalia 83: 455–460.
- Takada, H. and Minami, M. 2021. Open habitats promote female group formation in a solitary ungulate: the Japanese serow. Behavioral Ecology and Sociobiology DOI: 10.1007/s00265-021-02999-1
- Takada, H. and Minami, M. 2022. A preliminary study on habitat selection of the Japanese serow (*Capricornis crispus*) at two temporal scales, season and time of day, in a montane forest. Journal of Ethology 40: 91–95.
- Takada, H. and Nakamura, K. 2023. Overlap in habitat use and activity patterns between sika deer (*Cervus nippon*) and Japanese serows (*Capricornis crispus*) in subalpine habitats: exploitative competition rather than direct interference? Canadian Journal of Zoology DOI: 10.1139/cjz-2023-0013
- Takada, H., Nakamura, K. and Minami, M. 2019. Effects of the physical and social environment on flight response and habitat use in a solitary ungulate, the Japanese serow (*Capricornis crispus*). Behavioral Processes 158: 228–233.
- Takada, H., Nakamura, K. and Minami, M. in press. Diet selection of a solitary forest-dwelling ungulate, the Japanese serow (*Capricornis crispus*), in cool temperate forest. Mammal Study
- Takada, H., Nakamura, K., Takatsuki, S. and Minami, M. 2018. Freezing behavior of the Japanese serow (*Capricornis crispus*) in relation to habitat and group size. Mammal Research 63: 107–112.
- Takada, H., Nakamura, K., Watanabe, H. and Minami, M. 2020a. Spatial organization and mating behavior of the Japanese serow under a low population density. Mammalia 84: 219–226.
- Takada, H., Ohuchi, R., Watanabe, H., Yano, R., Miyaoka, R., Nakagawa, T., Zennno, Y. and Minami, M. 2020b. Habitat use and the coexistence of the sika deer and the Japanese serow, sympatric ungulates from Mt Asama, central Japan. Mammalia 84: 503–511.
- Takada, H., Sato, A. and Katsuta, S. 2021b. Food habits of two species of tube-nosed bats, *Murina hilgendorfi* and *Murina ussuriensis*, in Hayakawa, central Japan. Animal Biology 72: 1–13.
- 高田隼人・戸田美樹・大西信正・南 正人. 2017. 山梨県早川町に生息するテングコウモリ (*Murina hilgendorfi*) の活動期におけるねぐら利用およびねぐらの特徴. 哺乳類科学 57: 69–75.
- Takada, H. and Washida, A. 2020. Ecological drivers of group size variation in sika deer: habitat structure, population density, or both? Mammalian Biology 100: 445–452.
- Takada, H., Washida, A., Yano, R., Tezuka, N. and Minami, M. 2023a. Evolution from monogamy to polygyny: insights from the solitary Japanese serow. Behavioral Ecology and Sociobiology 77: 28.
- Takada, H., Yano, R., Katsumata, A., Takatsuki, S. and Minami, M. 2021a. Diet compositions of two sympatric ungulates, the Japanese serow (*Capricornis crispus*) and the sika deer (*Cervus nippon*), in a montane forest and an alpine grassland of Mt. Asama, central Japan. Mammalian Biology 101: 681–694.
- Takada, H., Yano, R., Watanabe, H., Ohuchi, R., Kanno, T., Washida, A., Nakamura, K., Tezuka, N., Shimodoumae, D. and Minami, M. 2023b. Behavioural interactions between sika deer and Japanese serows: are larger and gregarious ungulates dominant?. Behaviour 160: 661–681.

Hayato Takada: Behavioral ecology of the solitary ungulate, the Japanese serow, approaching from direct observation -Exploring the social evolution-

著者: 高田隼人, 〒183-8509 東京都府中市幸町 3-5-8 東京農工大学農学部附属野生動物管理教育研究センター

✉ capricornis.murina.8810@gmail.com