

房総半島のニホンジカにおける骨格サイズの成長パターン

落合啓二¹⁾・浅田正彦²⁾

¹⁾ 千葉県立中央博物館

〒260 千葉市中央区青葉町 955-2

²⁾ 東京大学農学部森林動物学教室

〒113 東京都文京区弥生 1-1-1

要 旨 千葉県下の5市町で収集したニホンジカ (*Cervus nippon*) の骨格標本について、頭骨(頭蓋長ほか5計測項目)と肢骨(上腕骨長ほか5計測項目)の各部位のサイズと成長パターンを明らかにした。成長停止年齢は、頭骨では雌雄ともに2~5歳、肢骨ではオスで3~4歳、メスで2歳であった。頭蓋長、頭蓋幅、下顎骨長の性差は1歳で、これらの部位の相対成長における性差は1~2歳で生じた。5歳以上の雌雄について日光・足尾個体群と比較した結果、房総個体群は24計測項目のうち21項目で有意に小さかったが、メスの下顎骨は相対的に長かった。体重と肢骨長の関係を表すMcMahon式を検証した結果、房総の雌雄と日光・足尾のオスではよく適合したが、日光・足尾のメスは相対的に長い肢骨をもっていた。

キーワード: ニホンジカ、頭骨、肢骨、成長曲線、性的二型、McMahon式、房総半島。

異なる生息環境に生息する同種個体群間における体サイズや性的二型の地域間比較は、環境要因、体サイズ、性的二型の相互関係を明らかにする(Stamps, 1993)。また、自然条件下における成長パターンに関する知見は、その種の生活史特性を理解するうえで有用である(Stearns and Koella, 1986)。

ニホンジカ (*Cervus nippon*) は、ベトナム、台湾、中国東部、朝鮮半島、日本、沿海州にかけて生息し、その分布域は北緯約14°~50°と幅広い。その生息環境は、亜熱帯多雨林、暖温帯常緑広葉樹林、冷温帯落葉広葉樹林、亜寒帯針葉樹林と様々であり、生息環境の違いに応じた生活史特性の変異が指摘されている(高槻, 1992)。そのため、生息環境と形態・生態の変異との関係を明らかにするうえで、ニホンジカは興味深い種である。ニホンジカの生態学的研究は、これまで主として冷温帯落葉広葉樹帯で行われており(例えば, Kaji *et al.*, 1988; 高槻, 1992; 鈴木, 1994)、他の生息環境に生息する個体群に関する研究事例はきわめて乏しい。筆者らは暖温帯常緑広葉樹林帯に生息するニホンジカの生態学的特性を明らかにするため、千葉県の房総半島において研究を行ってきた(落合, 1995; 浅田, 1996)。本論文は、個体群特性に関する地域間比較に資するため、房総個体群の頭骨および肢骨サイズの基礎的資料を提示することを目的とする。検討した項目は、成長停止年齢と停止時のサイズ、成長パターン、性的二型の発現時期と程度である。さらに、これまで唯一まとまった骨格サイズの資料が示されている冷温帯落葉広葉樹帯の栃木県日光・足尾個体群との間において、成長停止時の頭骨および肢骨サイズの比較を行った。比較の結果のうち、肢骨長に関し

ては体重との関係を表す式(McMahon, 1973, 1975)との適合性を検証し、生息環境の異なる2個体群間の肢骨長の差異について考察を加えた。

材料と方法

千葉県の5市町(鴨川市、天津小湊町、勝浦市、大多喜町、君津市)において収集し、千葉県立中央博物館の収蔵資料となっているニホンジカ311個体(オス151, メス160)の頭骨と34個体(オス14, メス20)の肢骨のサイズを計測した。計測に用いた頭骨と肢骨の回収時期は次のとおりである。

頭骨(オス)

0, 1歳: 1993~1995年の1~3月の有害鳥獣駆除個体

2歳以上: 1992~1995年の1~3月、10月の有害鳥獣駆除個体、ただし1986~1993年(周年)の斃死個体14頭を含む

頭骨(メス)

1993~1995年の1~3月の有害鳥獣駆除個体

肢骨(オス, メス)

1986~1993年(周年)の斃死個体

このうち斃死個体は、地元の市町からの連絡に応じ、千葉県文化課博物館準備室および千葉県立中央博物館の職員(1986~1989年)、ならびに筆者ら(1990~1993年)が現地に出向いて収集した。1~3月の有害鳥獣駆除個体は千葉県の「野生鹿調査及び生息数調整のための捕獲事業」に基づき、現地で調査用に供出されたもの、10月の有害鳥獣駆除個体は市町実施の駆除の際に筆者らが現地において収集したものである。

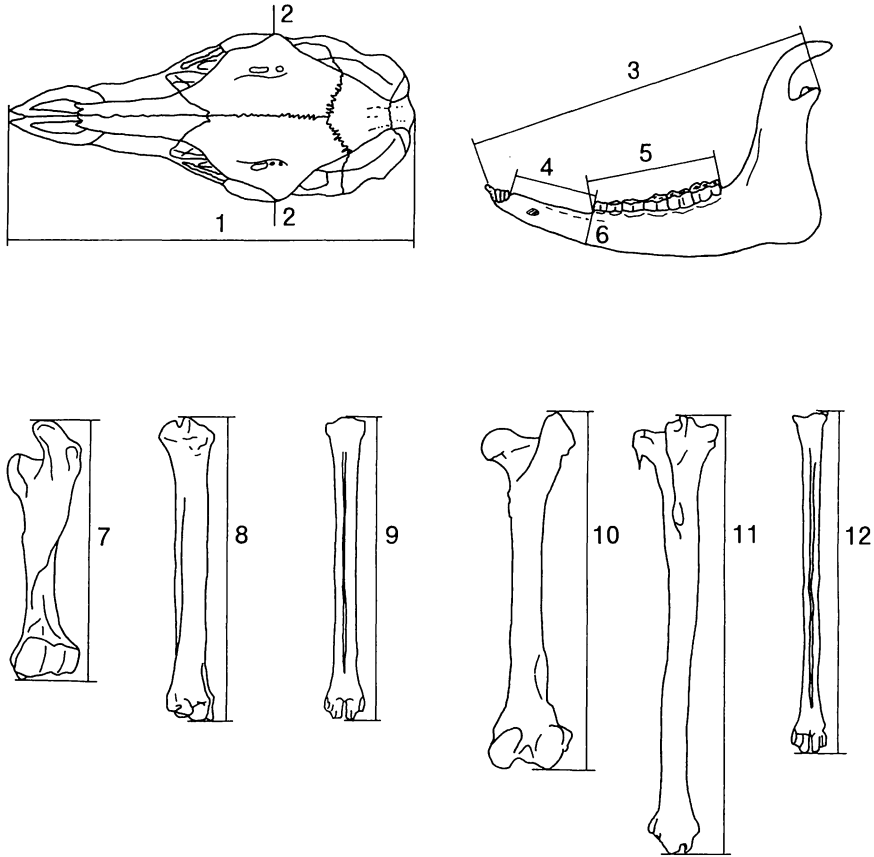


Fig. 1. Measurement of skull and limb bone size of sika deer, *Cervus nippon*. 1) Greatest length of the cranium, 2) Greatest breadth across the processes parietal, 3) Length of the mandible, 4) Length of the diastema, 5) Length of the cheektooth row, 6) Height of the mandible in front of P_2 , 7) Length of humerus, 8) Length of radius, 9) Length of metacarpus, 10) Length of femoris, 11) Length of tibia, 12) Length of metatarsus.

計測項目は小金沢・乾 (1989) に従った。頭骨の計測は、頭蓋の 2 項目 (頭蓋最大長, 前頭骨頬骨突起間最大幅) と下顎骨の 4 項目 (下顎骨全長, 歯隙長, 頬歯列長, 下顎体高 P_2) について、肢骨の計測は 6 項目 (上腕骨最大長, 橈骨最大長, 中手骨最大長, 大腿骨最大長, 脛骨最大長, 中足骨最大長) についてノギス (0.1 mm 単位) を用いて行った (Fig. 1)。計測部位が左右両側にある場合は左側を計測し、左側が欠損している場合は右側を計測した。

頭蓋最大長 Greatest length of the cranium (以下, 頭蓋長): 切歯骨の最前端から頭蓋の正中線上の最後方点までの直線距離。

前頭骨頬骨突起間最大幅 Greatest breadth across the processes parietal (以下, 頭蓋幅): 左右の眼窩後縁における前頭骨頬骨突起最外側点間の最大直線距離。

下顎骨全長 Length of the mandible (以下, 下顎骨

長): 下顎骨の第 1 切歯歯槽中隔の前上端から下顎骨関節突起の最後方点までの直線距離。

歯隙長 Length of the diastema: 第 4 切歯の歯槽後縁から第 2 前臼歯の歯槽前縁までの直線距離。

頬歯列長 Length of the cheektooth row (以下, 歯列長): 第 2 前臼歯の歯槽前縁から第 3 臼歯の歯槽後縁までの直線距離。

下顎体高 P_2 Height of the mandible in front of P_2 (以下, 下顎高): 第 2 前臼歯の歯槽前縁における下顎体の高さ。

上腕骨最大長 Length of Humerus (以下, 上腕骨長): 大結節近位端から内側上顆遠位端までの直線距離。

橈骨最大長 Length of Radius (以下, 橈骨長): 橈骨頭窩近位端から橈骨手根骨関節面 (内側茎状突起) 遠位端までの直線距離。

中手骨最大長 Length of Metacarpus (以下, 中手

Table 1. Results of skull measurements (mm) of sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula, central Japan.

	Calf					Yearling					2 years					3 years				
	N	Mean	SD	Min	Max	N	Mean	SD	Min	Max	N	Mean	SD	Min	Max	N	Mean	SD	Min	Max
Male																				
Greatest length of the cranium	0	—	—	—	—	20	233.7	8.0	215.2	246.2	20	246.6	9.2	224.7	262.3	11	257.1	13.9	235.2	278.4
Greatest breadth across the processes parietal	20	85.1	3.2	78.3	89.3	20	100.3	4.0	90.3	106.8	20	108.0	4.5	100.3	118.6	11	114.5	6.3	106.4	125.8
Length of the mandible	20	156.9	7.5	144.6	171.7	20	184.7	5.2	173.7	193.3	20	193.0	7.0	182.8	210.1	19	200.9	9.8	181.3	221.1
Length of the diastema	20	40.3	2.9	35.6	45.8	20	44.7	2.0	38.0	47.3	20	48.7	3.3	44.2	57.4	19	50.7	2.9	43.6	56.0
Length of the cheektooth row	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	87.6	1.9	83.7	90.7	19	86.7	3.8	80.8	92.3
Height of the mandible in front of P ₂	20	15.3	1.0	13.4	16.7	20	17.6	1.0	15.3	18.9	20	18.5	0.9	17.0	20.1	19	19.9	0.9	18.4	22.1
Female																				
Greatest length of the cranium	0	—	—	—	—	17	223.9	7.3	216.9	239.9	20	231.8	6.1	219.5	240.8	20	239.9	7.2	227.7	257.3
Greatest breadth across the processes parietal	20	83.3	2.7	75.4	87.0	19	91.8	2.7	87.6	96.5	20	95.2	3.0	87.4	99.1	20	99.8	3.2	92.0	104.2
Length of the mandible	20	154.7	6.9	137.1	167.7	20	178.1	5.4	171.6	190.3	20	185.0	5.4	174.8	193.2	20	192.1	6.2	179.8	203.6
Length of the diastema	20	40.1	2.4	33.4	42.8	20	42.6	2.5	37.1	45.7	20	45.5	2.3	41.5	49.7	20	48.2	2.2	42.0	51.2
Length of the cheektooth row	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	85.1	2.8	77.1	89.1	20	85.7	2.7	81.5	91.3
Height of the mandible in front of P ₂	20	15.2	1.1	12.4	16.9	20	17.0	0.9	15.2	18.9	20	18.1	0.7	16.8	19.2	20	18.9	1.1	17.6	21.4

(to be continued)

Table 1. (continued).

	4 years					5 years					6-7 years					8+ years				
	N	Mean	SD	Min	Max	N	Mean	SD	Min	Max	N	Mean	SD	Min	Max	N	Mean	SD	Min	Max
Male																				
Greatest length of the cranium	8	258.6	8.0	245.5	274.3	10	261.2	9.3	248.6	275.1	9	268.8	8.8	250.9	281.5	6	273.5	7.8	261.2	282.1
Greatest breadth across the processes parietal	8	115.8	5.3	108.6	122.2	10	119.1	4.2	112.6	126.8	9	122.2	4.2	116.9	128.8	6	126.2	5.4	116.7	132.5
Length of the mandible	20	202.5	8.2	182.4	215.7	20	205.9	5.9	194.7	214.8	19	210.3	5.3	196.2	222.7	13	213.9	7.6	197.0	225.0
Length of the diastema	20	50.9	2.4	46.8	54.8	20	52.4	2.8	47.4	57.5	19	52.9	2.5	47.9	57.5	13	54.1	2.6	48.2	57.8
Length of the cheektooth row	20	86.9	2.6	82.8	89.7	20	86.1	2.4	81.2	90.5	19	87.6	3.3	80.7	95.3	13	86.8	2.3	83.5	90.4
Height of the mandible in front of P ₂	20	20.4	1.1	18.5	23.2	20	20.1	1.3	18.1	22.9	19	20.5	1.4	18.1	23.3	13	21.1	1.3	19.2	23.3
Female																				
Greatest length of the cranium	20	239.5	6.6	225.6	254.0	20	241.2	6.0	230.4	252.3	20	244.2	6.3	232.8	255.9	20	247.0	5.7	235.5	258.4
Greatest breadth across the processes parietal	20	100.6	2.5	94.9	104.7	20	102.4	2.8	97.5	108.0	20	103.6	2.4	97.2	106.6	20	105.2	2.4	102.1	109.5
Length of the mandible	20	191.7	5.6	180.0	204.0	20	194.4	5.2	185.2	201.7	20	197.0	5.3	186.8	206.4	20	199.0	4.8	190.4	207.2
Length of the diastema	20	48.6	2.4	44.5	53.3	20	49.6	2.7	46.1	55.2	20	50.2	3.0	42.7	55.7	20	51.5	1.5	48.0	54.0
Length of the cheektooth row	20	84.6	3.1	79.6	91.0	20	84.5	3.1	79.8	91.7	20	85.2	2.7	80.0	90.6	20	84.3	2.3	80.5	89.0
Height of the mandible in front of P ₂	20	19.2	1.1	17.4	21.0	20	18.8	0.9	16.9	20.2	20	18.3	1.1	16.7	20.2	20	18.5	1.1	15.7	21.2

骨長): 第3・4中手骨関節面近位端から滑車隆起遠位端までの直線距離。

大腿骨最大長 Length of Femoris (以下, 大腿骨長): 大転子近位端から大腿骨滑車遠位端までの直線距離。

脛骨最大長 Length of Tibia (以下, 脛骨長): 内側顆間結節近位端から脛骨ラセン遠位端までの直線距離。

中足骨最大長 Length of Metatarsus (以下, 中足骨長): 第3・4中足骨関節面近位端から滑車隆起遠位端までの直線距離。

年齢査定は, 2歳までは乳歯から永久歯への交換状態で判定した(大泰司, 1980)。3歳以上の場合, 第1切歯の歯根部のセメント質を脱灰し, 凍結ミクロトームで薄切した後, ヘマトキシリン溶液で染色した年輪数を数えて査定した(Scheffer, 1950; 八谷・大泰司, 1994)。

成長パターンは年齢間の差の検定と成長曲線の回帰によって検討した。検定は分散分析法(ANOVA)およびTukey-Kramerの多重比較によって行った。成長曲線は von Bertalanffy 式(Bertalanffy, 1960)

$$L(t) = A[1 - e^{-K(t-t_0)}]$$

を回帰させた。式中の $L(t)$ は t 歳時の骨サイズ(mm)を, A は曲線の漸近値(成長停止時のサイズ)を, K は成長率を, そして t_0 はサイズ 0 mm の時の齢(成長開始齢)を示す。曲線の回帰はパソコン用統計処理ソフトウェア SYSTAT 5 (SYSTAT Inc., 1992) を用い, 曲線回帰の初期値は Feldhamer *et al.* (1985) にしたがって算出した。成長に伴うサイズの性差の発現は ANOVA によって, 相対成長における性差の発現は頭

蓋長を共変量(covariate)とした共分散分析(ANCOVA)によって検定した。0歳の頭蓋長は頭蓋先端部の欠損のため計測できず, ANCOVA は1歳以上について行った。日光・足尾個体群との成長停止時のサイズの比較は, 多変量分散分析(MANOVA), ANOVA, ANCOVA の各方法によった。ANCOVA は各計測値を自然対数に変換して行った。

結 果

1. 頭骨

性・年齢別の計測値を Table 1 に, 年齢間の有意差検定の結果を Table 2 に示した。オスの場合, 計測した6項目の値は, 2~3歳のときに隣接する+1歳と有意差がなくなり, 成長率の低下が示唆された。ただし, 頭蓋長など4項目ではその後も成長が続き, どの年齢間でも有意差が認められなくなり成長が停止するのは, 頭蓋幅と下顎骨長で5歳, 他の4項目で2~3歳のときであった。メスの場合, 6項目の値は1~3歳で隣接する+1歳と有意差がなくなった。また, どの年齢間でも有意差が認められなくなるのは, 下顎高と歯列長で2歳, 他の4項目で4~5歳であった。計測した6項目の成長がすべて停止するのは雌雄ともに5歳であったため, 成長停止時の値として5歳以上の個体の計測値を取りまとめた(Table 3)。これらの値に基づく6項目の性的二型の程度(オス/メス)は1.03~1.18であり, 頭蓋幅の性差が最も大きかった。次に頭骨の各部位について成長曲線を回帰させ, パラメータを推定した(Table 4)。推定された曲線の漸近値 A は成長停止時のサイズを表している。この値を年齢間の検定で明らかとなった成長停止時のサイズ, すなわち

Table 2. Ages (years) of approach and arrival at skull asymptotic size in sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula, central Japan. No statistically significant differences ($P < 0.01$) by ANOVA and Tukey-Kramer method for the skull characteristics are recognized between a given age (age A: age of approach to asymptotic size) and age A+one year, and among any ages older than a given age (age B: age of arrival at asymptotic size).

	Male		Female	
	Age of approach to asymptotic size (Age A)	Age of arrival to asymptotic size (Age B)	Age of approach to asymptotic size (Age A)	Age of arrival to asymptotic size (Age B)
Greatest length of the cranium	2	3	3	5
Greatest breadth across the processes parietal	3	5	3	4
Length of the mandible	2	5	3	5
Length of the diastema	2	3	3	5
Length of the cheektooth row	2	2	2	2
Height of the mandible in front of P ₂	3	3	1	2

Table 3. Comparisons of skull size characteristics (mm) and the results of ANOVA between two Japanese populations of sika deer, *Cervus nippon*, 5 years old or more after skull size has reached its growth asymptote.

	Boso Peninsula* (N 35° 9')					Nikko-Ashio district** (N 36° 43')					<i>P</i>
	N	Mean	SD	Min	Max	N	Mean	SD	Min	Max	
Male											
Greatest length of the cranium	25	266.9	9.9	248.6	282.1	12	281.9	11.0	269.1	311.5	<0.001
Greatest breadth across the processes parietal	25	121.9	5.1	112.6	132.5	10	130.2	4.5	119.6	134.3	<0.001
Length of the mandible	52	209.5	6.8	194.7	225.0	15	217.5	6.7	209.2	234.6	<0.001
Length of the diastema	52	53.0	2.7	47.4	57.8	15	56.0	4.2	48.7	67.0	0.002
Length of the cheektooth row	52	86.8	2.8	80.7	95.3	15	90.4	4.2	82.4	97.2	<0.001
Height of the mandible in front of P ₂	52	20.5	1.4	18.1	23.3	15	21.1	1.3	19.3	23.1	0.109
Female											
Greatest length of the cranium	60	244.1	6.4	230.4	258.4	34	253.5	6.9	239.2	272.1	<0.001
Greatest breadth across the processes parietal	60	103.7	2.7	97.2	109.5	33	109.1	3.0	102.0	116.0	<0.001
Length of the mandible	60	196.8	5.4	185.2	207.2	34	198.3	5.4	189.3	213.8	0.204
Length of the diastema	60	50.4	2.6	42.7	55.7	34	50.0	3.3	45.7	57.3	0.477
Length of the cheektooth row	60	84.5	2.5	79.8	90.6	34	87.4	2.4	79.3	91.7	<0.001
Height of the mandible in front of P ₂	60	18.5	1.0	15.7	21.2	34	19.1	1.2	16.7	21.8	0.024
Sexual dimorphism (♂/♀)											
Greatest length of the cranium		1.09					1.11				
Greatest breadth across the processes parietal		1.18					1.19				
Length of the mandible		1.06					1.10				
Length of the diastema		1.05					1.12				
Length of the cheektooth row		1.03					1.03				
Height of the mandible in front of P ₂		1.11					1.10				

References: * Present study; ** Values were calculated based on Koganezawa and Inui (1989).

5歳以上の平均値 (Table 3) と比較すると、値はほぼ同じであったが、ほとんどの部位で A の値の方がわずかに (0~3.2%) 大きかった。なお、1歳以下の測定値がない歯列長については解が収束せず、曲線が回帰できなかった。

成長に伴うサイズの性差は、頭蓋長、頭蓋幅、下顎骨長、歯隙長の4項目では1歳以上で、下顎高では3歳以上で認められ、オスの方が大きな値を示した (Table 5)。歯列長は2, 4, 6~7, 8歳以上でオスの値が有意に大きかったが、3歳と5歳では有意差が認められなかった。頭蓋長を共変量とした ANCOVA の結果 (Table 6) によれば、頭蓋幅と下顎骨長は1~2, 3~4, 5歳以上のいずれの年齢クラスにおいても回帰直線の傾きないし位置に性差が認められた。頭蓋幅/頭蓋長の値はメスよりオスで大きく、オスの頭蓋の方が幅広

であった。また、頭蓋幅/頭蓋長の値は雌雄ともに加齢に伴って大きくなった (Fig. 2)。一方、下顎骨長/頭蓋長の値はオスよりメスで大きかった (Fig. 2)。ANCOVA の結果、歯隙長は4歳まで回帰直線に傾きが認められず、5歳以上で位置の性差が認められた。歯列長と下顎高はいずれの年齢クラスにおいても回帰直線に傾きが認められなかった。

2. 肢骨

サンプルサイズの小さい肢骨長では年齢間の差の検討は行えず、成長曲線を図示した (Fig. 3)。頭蓋の成長停止年齢に合わせ、肢骨長の成長停止時の値として5歳以上の個体の計測値を取りまとめた (Table 7)。これらの値に基づく6項目の性的二型の程度は1.08~1.15であった。

Table 4. Coefficients of the von Bertalanffy equation* for growth with age of several skull characteristics of sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula, central Japan.

	N	Coefficients			R^2
		A	K	t_0	
Male					
Greatest length of the cranium	84	274.2	0.35	-4.56	0.66
Greatest breadth across the processes parietal	104	124.9	0.43	-2.72	0.90
Length of the mandible	151	210.6	0.57	-2.45	0.84
Length of the diastema	151	53.9	0.44	-3.14	0.73
Height of the mandible in front of P_2	151	20.9	0.48	-2.77	0.72
Female					
Greatest length of the cranium	137	246.8	0.42	-4.69	0.54
Greatest breadth across the processes parietal	159	105.3	0.41	-3.82	0.87
Length of the mandible	160	196.9	0.68	-2.30	0.85
Length of the diastema	160	52.0	0.32	-4.50	0.71
Height of the mandible in front of P_2	160	18.8	0.89	-1.83	0.57

* $L(t) = A[1 - e^{-K(t-t_0)}]$ **Table 5.** Probabilities by ANOVA for differences in skull size characteristics between male and female sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula, central Japan.

	Calf	Yearling	2 years	3 years	4 years	5 years	6-7 years	8+ years
Greatest length of the cranium	—	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Greatest breadth across the processes parietal	0.067	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Length of the mandible	0.372	<0.001	<0.001	0.002	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Length of the diastema	0.755	0.006	0.001	0.004	0.003	0.002	0.004	0.002
Length of the cheektooth row	—	—	0.002	0.354	0.015	0.074	0.015	0.004
Height of the mandible in front of P ₂	0.610	0.052	0.107	0.007	0.002	0.001	<0.001	<0.001

成長曲線を肢骨に対して回帰させ、パラメータを推定した (Table 8). *A* の値、すなわち成長停止時のサイズは、いずれの部位ともメスよりオスの方が大きかった。 *A* の値と 5 歳以上の平均値 (Table 7) はほぼ同じであったが、頭骨と同様に *A* の値の方がわずかに (0.3 ~ 2.2%) 大きかった。各パラメータを頭骨と比較すると、肢骨の方が *t*₀ が 0 に近く、かつ *K* の値が大きかった。このことは頭骨と比べ、肢骨が急速に成長し、より早い時期に成獣サイズに到達することを示唆している。ニホンジカの外部計測の結果においても、成長が安定するのは体長などの体幹部位より後足長の方が早いことが報告されている (小金沢ほか, 1986; 高槻, 1992; 落合・浅田, 1995)。

考 察

1. 成長停止年齢と性差の発現

ニホンジカ以外のシカ科の中・大型種においては、

骨格の加齢成長について多くの報告がある。例えば、アカシカ (*Cervus elaphus*) の下顎骨長と歯隙長は雌雄とも約 3 歳で成長が安定する (Lowe, 1967)。ダマジカ (*Dama dama*) の下顎骨長は雌雄とも 30 か月までに成長が停止するが、オスの歯隙長はなお成長する (Chapman and Chapman, 1970)。また、ミュールジカ (*Odocoileus hemionus*) の下顎骨長と中手骨長は、オスでは 4 歳、メスでは 3 歳で成長がほぼ停止するが、歯隙長は雌雄ともにそれ以降も成長が続く (Anderson *et al.*, 1974)。これらの結果は、成長停止年齢に若干の差異があっても、各項目のサイズが年齢とともに大きくなることを示しており、本研究の結果と同様であった。一方、ミュールジカにおいて、歯列長は生後 25 か月まで年齢とともに長くなるが、その後は加齢に伴いやや短くなる (Anderson *et al.*, 1974)。同様の結果は、アカシカ (Lowe, 1967)、ダマジカ (Chapman and Chapman, 1970)、オジロジカ (*Odo-*

Table 6. Allometric comparisons of skull measurements between male and female sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula, central Japan. All variables were compared by ANCOVA using length of the cranium as the covariate. —: $P > 0.05$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

Variable	1-2 years old			3-4 years old			5+ years old		
	Homogeneity of slope	Coefficient for the covariate	Position of line	Homogeneity of slope	Coefficient for the covariate	Position of line	Homogeneity of slope	Coefficient for the covariate	Position of line
Greatest breadth across the processes parietal	—	***	***	—	***	***	*		
Length of the mandible	*			—	***	***	*		
Length of the diastema	—	—		—	—		—	***	***
Length of the cheektooth row	—	—		—	—		—	—	
Height of the mandible in front of P_2	—	—		—	—		—	—	

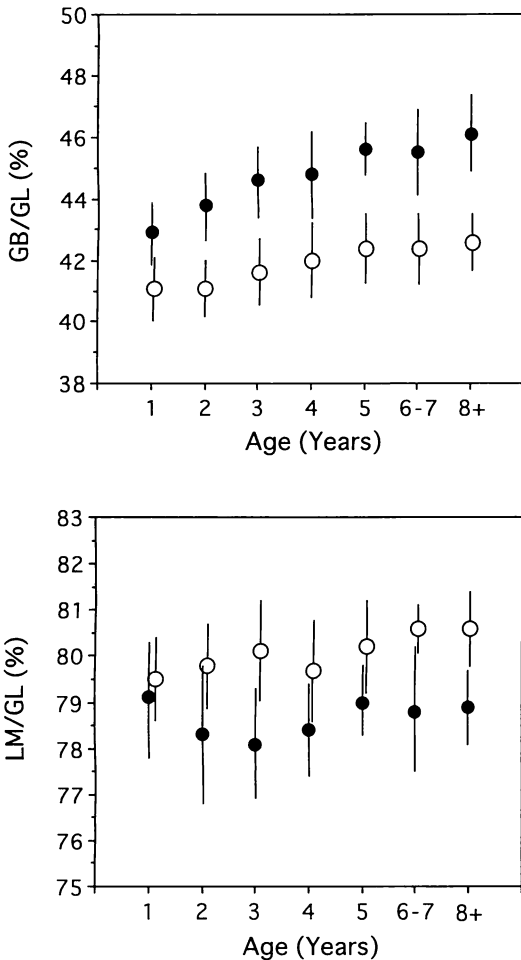


Fig. 2. Proportions of greatest breadth across the processes parietal (GB) (upper) and length of the mandible (LM) (lower) against greatest length of the cranium (GL) in male (●) and female (○) sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula, central Japan. Symbols are means and vertical bars are SD. Sample sizes are shown in Table 1.

coileus virginianus) (Rees, 1971) でも示されている。本研究のニホンジカにおいて、歯列長は雌雄ともに2歳以上のどの年齢間でも有意差が認められず、シカ科の他種で報告されている傾向は示されなかった。

ニホンジカの骨格サイズの加齢成長に関する研究は少なく、以下の報告があるにすぎない。チェコスロバキアに移入された個体群では、オスの頭蓋長、頭蓋幅、下顎骨長の成長は4~5歳で停止する (Barus *et al.*, 1982)。小金沢・乾 (1989) は栃木県立博物館に収蔵されている日光・足尾産の骨格標本の計測値を原資料のかたちで示している。また、城間・太田 (1996) は同博物館の日光・足尾産の標本を検討し、オスの頭蓋長と

頭蓋幅は少なくとも3~4歳まで明瞭な成長を続けること、メスの場合は2歳で成長をほぼ終えることを示した。房総個体群の場合、頭蓋長と頭蓋幅の成長が停止するのは、オスで3歳と5歳、メスで5歳と4歳であり、両地域間ではメスの成長停止年齢に差異が認められた。

房総半島のシカでは、成長に伴う体重や外部計測値の性差は主に2歳のときに発現する (落合・浅田, 1995)。本研究では、頭蓋長、頭蓋幅、下顎骨長といった頭骨を形づくる主要部位の性差は1歳のときに発現することが確かめられた。また、ANCOVAによる相対成長についての分析結果でも、これらの部位における性差の発現は1~2歳の段階で生じていた。ニホンジカの性成熟年齢は、雌雄ともに1歳である (Koizumi, 1992; 高槻, 1992; 鈴木, 1994)。そのため、体重や外部計測値、頭骨の性差の発現時期は、性成熟年齢とおおむね一致していた。ただし、オスの場合、1・2歳と3歳以上では精果の重量に有意な差が認められている (鈴木, 1994)。また、奈良公園における観察では、1~3歳の個体はオス間の関係において劣位であり、4・5歳以上が社会的に成長した年齢であると報告されている (三浦, 1980)。したがって、房総半島のオスの成長が、頭骨の主要部位で3~5歳まで続くという本結果や、体重や外部計測値で2~4歳まで続くという結果 (落合・浅田, 1995) は、オスの生活史と符合する面がある。一方、メスの場合は、1歳と2歳以上の間で妊娠率に差があるが、2歳以上では顕著な差はない (Koizumi, 1992; 高槻, 1992; 鈴木, 1994)。房総半島では体重と外部計測値の成長は2歳で停止する (落合・浅田, 1995) ため、体重と外部計測値の成長は妊娠率に代表される生活史を反映していると言える。しかし、これらの結果と4~5歳まで続く頭骨の成長との関係は必ずしも明らかでない。

2. 日光・足尾個体群との頭骨サイズの比較

シカ科の中・大型種では性的二型が顕著であること (Clutton-Brock *et al.*, 1980; Jarman, 1983; Geist and Bayer, 1988)、さらに性的二型は雌雄それぞれの繁殖成功度のばらつきの大さきの違いによって生ずることが指摘されている (Clutton-Brock, 1987)。ニホンジカの性的二型については、生息環境や社会構造の地理的変異に応じ、同一種内における変異について詳細に検討しうる可能性が指摘されており (鈴木, 1994)、体重や外部計測に基づく地域間比較が行われ始めている (小泉, 1994; 落合・浅田, 1995)。しかし、性的二型の地域間比較においては、その程度のみを比較するのではなく、各地域において雌雄それぞれの体サイズを規定している要因をさぐるものが課題として指摘されている (浅田, 1994)。また、北半球のシカ科の体重は季節的に変動するため (Anderson *et al.*, 1974;

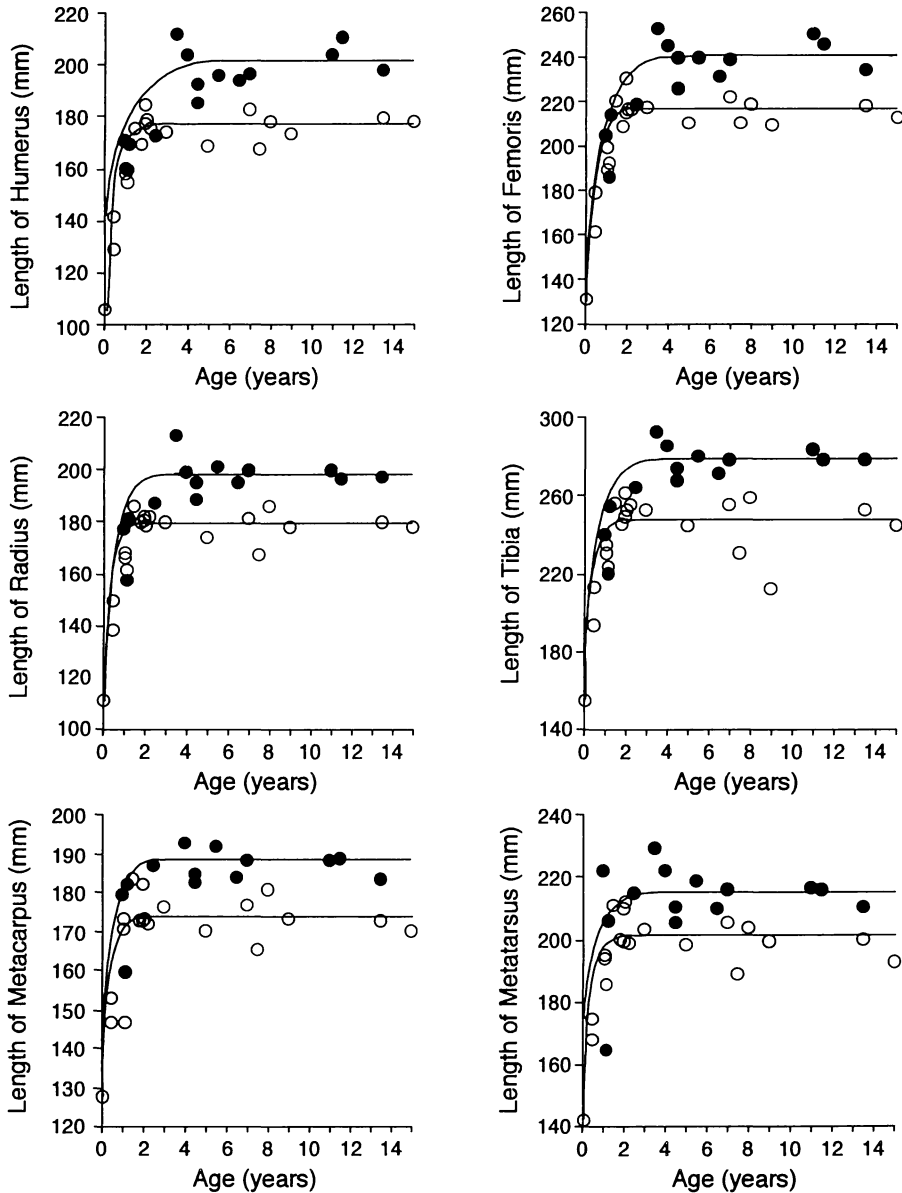


Fig. 3. Growth curves for length of humerus, radius, metacarpus, femoris, tibia and metatarsus in male (●) and female (○) sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula, central Japan. The curves are based on the von Bertalanffy equation.

Mitchell *et al.*, 1976), 性的二型の地域間比較は同一の季節に得られた資料に基づく必要がある。そのため、小泉(1994)は季節的な影響を受けないことと既存標本の利用の点から、頭骨を用いた検討の必要性を指摘している。これまでのところ、ニホンジカの頭骨サイズの地域間比較については Imaizumi (1970), 城間・太田(1996)の報告があるが、サンプル数や年齢査定に不足があり、検討は十分でない。本研究では房総個体群における頭骨の成長停止年齢を5歳と判定した

後、5歳以上の頭骨および肢骨サイズを日光・足尾個体群(小金沢・乾 1989)との間で比較した。頭骨の6計測項目についての MANOVA の結果、雌雄とも顕著な地域差が認められた(オス: Wilk's Lambda = 0.33, $P < 0.001$, メス: Wilk's Lambda = 0.26, $P < 0.001$)。計測項目別の分析結果(Table 3)によれば、オスでは下顎高以外の5項目(頭蓋長, 頭蓋幅, 下顎骨長, 歯隙長, 歯列長)において房総個体群の値が有意に小さかった。メスでは頭蓋長, 頭蓋幅, 歯列長, 下

Table 7. Comparisons of limb bone sizes (mm) and the results of ANOVA between two Japanese populations, of sika deer, *Cervus nippon*, 5 years old or more.

	Boso Peninsula* (N 35° 9')					Nikko-Ashio district** (N 36° 43')					<i>P</i>
	N	Mean	SD	Min	Max	N	Mean	SD	Min	Max	
Male											
Length of Humerus	6	199.5	6.2	193.3	210.0	11	213.7	8.2	201.2	224.2	0.002
Length of Radius	6	198.0	2.3	194.8	200.8	11	215.5	7.7	204.5	225.5	<0.001
Length of Metacarpus	6	187.3	3.1	183.5	191.6	7	201.3	6.0	194.0	210.5	<0.001
Length of Femoris	6	239.6	7.1	230.5	249.8	11	256.7	10.6	242.1	270.0	0.003
Length of Tibia	6	278.0	4.0	271.0	283.3	11	299.5	9.4	285.1	315.0	<0.001
Length of Metatarsus	6	214.3	3.6	209.5	218.4	7	229.3	5.3	221.8	237.1	<0.001
Female											
Length of Humerus	7	174.9	5.7	166.7	182.0	31	189.3	4.9	180.2	199.7	<0.001
Length of Radius	7	177.3	5.9	166.7	185.5	31	196.0	4.6	187.9	205.8	<0.001
Length of Metacarpus	7	172.5	5.0	165.0	180.0	30	188.8	4.4	180.3	197.9	<0.001
Length of Femoris	7	214.1	4.9	209.4	221.4	30	232.1	6.0	220.9	242.5	<0.001
Length of Tibia	7	242.4	16.4	211.9	258.9	30	273.0	6.6	259.3	285.2	<0.001
Length of Metatarsus	7	198.1	5.8	188.7	205.4	30	215.6	5.7	204.8	230.8	<0.001
Sexual dimorphism (♂/♀)											
Length of Humerus		1.14					1.13				
Length of Radius		1.12					1.10				
Length of Metacarpus		1.09					1.07				
Length of Femoris		1.12					1.11				
Length of Tibia		1.15					1.10				
Length of Metatarsus		1.08					1.06				

References: * Present study; ** Values were calculated based on Koganezawa and Inui (1989).

Table 8. Coefficients of the von Bertalanffy equation* for growth with age of several limb bone characteristics of sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula, central Japan.

	N	Coefficients			R^2
		A	K	t_0	
Male					
Humerus	14	201.8	0.52	-2.20	0.70
Radius	14	198.5	0.96	-0.95	0.65
Metacarpus	14	188.5	1.30	-0.85	0.41
Femoris	14	240.7	0.72	-1.12	0.72
Tibia	14	278.9	1.06	-0.67	0.76
Metatarsus	14	215.4	0.91	-1.73	0.18
Female					
Humerus	20	176.7	1.51	-0.48	0.92
Radius	20	179.5	1.78	-0.42	0.91
Metacarpus	20	174.1	1.82	-0.61	0.74
Femoris	20	216.7	1.58	-0.47	0.90
Tibia	20	247.7	1.97	-0.38	0.79
Metatarsus	20	201.3	2.04	-0.48	0.85

* $L(t) = A[1 - e^{-K(t-t_0)}]$

顎高において房総個体群の値が有意に小さかったが、下顎骨長と歯隙長では差が認められなかった。頭蓋長を共変量とした ANCOVA の結果 (Table 9) によれば、オスでは頭蓋幅の回帰直線の傾きと、下顎骨長と下顎高の回帰直線の位置にそれぞれ有意な地域差が認められた。頭蓋長に対する下顎骨長と下顎高の比率は、どちらも房総個体群の方が大きかった。オスの歯隙長と歯列長は回帰直線に傾きが認められなかった。メスでは頭蓋幅、下顎骨長、歯隙長の回帰直線の位置に地域差が認められ、頭蓋長に対する比率は、頭蓋幅では日光・足尾個体群の方が、下顎骨長と歯隙長では房総個体群の方が大きかった。歯列長と下顎高は回帰直線に傾きが認められなかった。

上述のとおり、メスでは下顎骨長の地域差が認められず、また頭蓋長に対する下顎骨長の比率は雌雄とも房総個体群の方が大きかった。そこで下顎骨長/頭蓋長の平均値±標準偏差を算出すると、房総のオスが 0.79 ± 0.01 、メスが 0.81 ± 0.01 、日光・足尾のオスが 0.77 ± 0.01 、メスが 0.78 ± 0.01 となり、下顎骨長/頭蓋長の値は日光・足尾より房総でやや大きく、特に房総のメスの下顎サイズが相対的に大きいことが改めて示された。さらに、下顎骨長から歯隙長と歯列長を除

Table 9. Allometric comparisons of skull measurements between the Boso and Nikko-Ashio populations of sika deer, *Cervus nippon*. All variables were compared by ANCOVA using length of the cranium as the covariate. —: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$. Data for the Nikko-Ashio population were based on Koganezawa and Inui (1989).

Variable	Male			Female		
	Homogeneity of slope	Coefficient for the covariate	Position of line	Homogeneity of slope	Coefficient for the covariate	Position of line
Greatest breadth across the processes parietal	*			—	***	***
Length of the mandible	—	**	***	—	***	***
Length of the diastema	—	—		—	***	***
Length of the cheektooth row	—	—		—	—	
Height of the mandible in front of P_2	—	*	***	—	—	

いた下顎基部の長さ (Fig. 1 参照) を 2 地域間で比較すると、雌雄ともに差が認められなかった (オス: $P=0.377$, メス: $P=0.197$)。したがって、房総のメスの下顎サイズが相対的に大きいのは、主に歯隙長が長いことに関っていると考えられた。このことは食物の咀嚼に関わる機能より下顎サイズを大きくするという側面を示唆しているように考えられるが、その生態的意味は明らかでない。性的二型の程度を房総個体群と日光・足尾個体群の間で比較すると、頭蓋長と頭蓋幅では性的二型の顕著な地域差は認められなかった。これに対し、下顎骨長と歯隙長では房総のメスの値が相対的に大きいことにより、房総個体群より日光・足尾個体群の方が顕著に大きい性差を示した (Table 3)。

3. 日光・足尾個体群との肢骨サイズの比較

肢骨の 6 計測項目では、雌雄ともすべての項目において房総個体群の値が日光・足尾個体群より有意に小さかった (Table 7)。肢骨の性的二型の程度は、6 計測項目すべてにおいて日光・足尾個体群より房総個体群で大きな値が得られた。これは、日光・足尾個体群において大きな性差が認められる場合の多かった頭骨とは逆の傾向を示した。肢骨のサイズを決定する要因に関し、McMahon (1973, 1975) は体重を支える円柱として肢骨をとらえた。そして、物理的な支持のために必要な長さや断面積は弾性応力一定のルールに従って決まるという仮説を提唱し、肢骨の長さは体重の 0.25 乗に比例するとした。この仮説は哺乳類の他の分類群では必ずしも適合しないが、有蹄類ではよく適合した (McMahon, 1975; Alexander *et al.*, 1979)。これは、骨が円柱に近いうえに、有蹄類では足を直立させて体重を支持する体型であるためと考えられている (Schmidt-Nielsen, 1984)。シカ科の肢骨についてこの仮説を検証するため、今回測定した房総個体群の値と日光・足尾個体群の値 (小金沢・乾, 1989) について、雌雄別に成獣の肢骨長 (Table 7 より算出、前肢長の

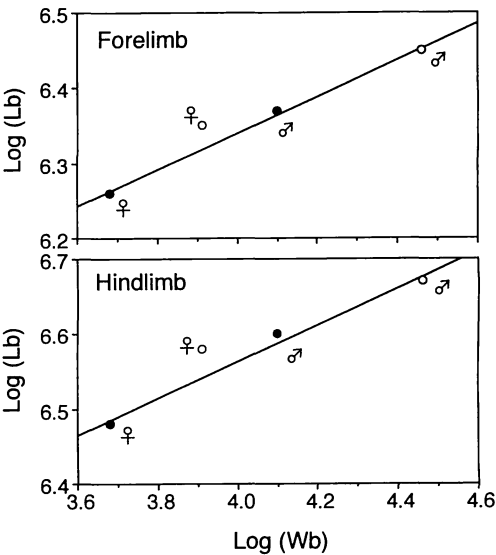


Fig. 4. Allometric relationships between body weight (Wb) and limb bone length (Lb) of sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula (●) and in Nikko-Ashio district (○). The upper and lower figures represent the hindlimb (sum of the length of the humerus, radius and metacarpus) and forelimb (sum of the length of the femoris, tibia and metatarsus), respectively. The lines represent allometric equations without females in Nikko-Ashio district: forelimb, $Lb=5.36 Wb^{0.24}$, $R^2=0.996$; hindlimb, $Lb=5.58 Wb^{0.24}$, $R^2=0.989$.

値として上腕骨長、橈骨長、中手骨長の、後肢長として大腿骨長、脛骨長、中足骨長の平均値の合計) と体重 (小金沢ほか, 1986; 落合・浅田, 1995) の自然対数値をプロットした (Fig. 4)。その結果、前肢長、後肢長とも房総のオス、メス、日光・足尾のオスの 3 点は

体重の0.24乗に比例し、McMahonの仮説にほぼ適合することがわかった。しかし、日光・足尾のメスはその関係から離れ、体重とMcMahonの仮説から推定される値より長い肢骨をもつことが明らかになった。ニホンジカでは積雪が活動を妨げ、日光地域では積雪深45 cmを越す場所ではほとんど活動しないことが報告されている(Maruyama *et al.*, 1976)。そのため、積雪条件下で活動する日光・足尾のニホンジカでは、積雪に対応するため肢骨サイズの小さいメスにおいて体重によって説明される長さ以上の肢骨をもつようになった可能性が考えられた。上記のとおり日光・足尾のメスの肢骨が相対的に長いことにより、肢骨の性的二型の程度は日光・足尾個体群より房総個体群の方が大きな値を示した。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、博物館準備室時代に標本収集に尽力された渡辺 正氏および千葉県立中央博物館の職員諸氏、標本収集に協力いただいた安房猟友会、夷隅猟友会、山中征夫氏をはじめとする東京大学農学部附属千葉演習林の諸氏、頭骨標本の作成に協力いただいた井原健志、計測に協力いただいた金城芳典、加藤千晴、須崎加代子の各氏に深く感謝申しあげる。

引用文献

- Alexander, R. M., A. S. Jayes, G. M. O. Maloiy and E. M. Wathuta. 1979. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *J. Zool., Lond.* 189: 305-314.
- Anderson, A. E., D. E. Medin and D. C. Bowden. 1974. Growth and morphometry of the carcass, selected bones, organs, and glands of Mule deer. *Wildl. Monogr.* 39: 1-122.
- 浅田正彦. 1994. コメント1: 受胎日と性的二型に及ぼす要因について. *哺乳類科学* 33: 133-134.
- 浅田正彦. 1996. 房総半島におけるニホンジカの生態学的特性. 56 pp. 東京大学学位論文.
- Barus, V., C. Babicka and J. Zejda. 1982. On the morphology of a feral population of sika deer (*Cervus nippon*) in Czechoslovakia. *Folia Zool.* 31: 195-208.
- *Bertalanffy, L. von. 1960. Principles and theory of growth. In Nominski, W. W. (ed.), *Fundamental Aspects of Normal and Malignant Growth*. Elsevier, Amsterdam.
- Chapman, D. I. and N. Chapman. 1970. Development of the teeth and mandibles of Fallow deer. *Acta Theriol.* 15: 111-131.
- Clutton-Brock, T. H. 1987. Sexual selection in the Cervidae. In Wemmer, C. M. (ed.), *Biology and Management of the Cervidae*, pp. 110-122. Smithsonian Inst. Press, Washington, D. C.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon and P. H. Harvey. 1980. Antlers, body size and breeding systems in the Cervidae. *Nature* 285: 565-567.

- Feldhamer, G. A., J. R. Stauffer, Jr. and J. A. Chapman. 1985. Body morphology and weight relationships of Sika deer in Maryland. *Z. Säugetierkunde* 50: 88-106.
- Geist, V. and M. Bayer. 1988. Sexual dimorphism in the Cervidae and its relation to habitat. *J. Zool. Lond.* 214: 45-53.
- Imaizumi, Y. 1970. Description of a new species of *Cervus* from the Tsushima Islands, Japan, with a revision of the subgenus *Sika* based on clinal analysis. *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo* 13: 187-193.
- Jarman, P. 1983. Mating systems and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. *Biol. Rev.* 58: 485-520.
- Kaji, K., T. Koizumi and N. Ohtaishi. 1988. Effects of resource limitation in the physical reproductive condition of Sika Deer on Nakanoshima Island, Hokkaido. *Acta Theriol.* 33: 187-208.
- 小金沢正昭・乾 孝男・北原正宣. 1986. 日光・足尾山地のニホンジカの外部計測(1). 栃木県立博物館研究報告書 第4号 日光の動植物(IV): 29-53.
- 小金沢正昭・乾 孝男. 1989. 栃木県立博物館自然部門収蔵資料目録(3) 哺乳類(I) 日光・足尾産ニホンジカ(1). 100 pp. 栃木県立博物館, 宇都宮.
- Koizumi, T. 1992. Reproductive characteristics of female Sika Deer, *Cervus nippon*, in Hyogo Prefecture, Japan. In Spitz, F., G. Janeau, G. Gonzalez, S. Aulagnier (eds.), *Ongulés/Ungulates* 91, pp. 561-563. S.F.E.P.M.—I.R.G.M., Paris—Toulouse.
- 小泉 透. 1994. ニホンジカに性的二型は必要か. *哺乳類科学* 33: 131-133.
- Lowe, V. P. W. 1967. Teeth as indicators of age with special reference to Red deer (*Cervus elaphus*) of known age from Rhum. *J. Zool., Lond.* 152: 137-153.
- Maruyama, N., Y. Totak and R. Okabayashi. 1976. Seasonal movements of sika in Omote-Nikko, Tochigi prefecture. *J. Mamm. Soc. Japan* 6: 187-198.
- McMahon, T. 1973. Size and shape in biology. *Science* 179: 1201-1204.
- McMahon, T. 1975. Allometry and biomechanics: limb bones in adult ungulates. *Am. Nat.* 109: 547-563.
- Mitchell, B., D. McCowan and I. A. Nicholson. 1976. Annual cycles of body weight and condition in Scottish Red deer, *Cervus elaphus*. *J. Zool., London.* 180: 107-127.
- 三浦慎悟. 1980. 奈良公園におけるニホンジカの社会構造-II 発情期におけるオス間の社会的相互行動(予報)一. 昭和54年度天然記念物「奈良のシカ」調査報告, pp. 13-41. 春日顕彰会.
- 落合啓二. 1995. 房総の森に生きるシカの特性. 「生物—地球環境の科学, 南関東の自然誌」. 大沢雅彦・大原隆(編), pp. 137-146. 朝倉書店, 東京.
- 落合啓二・浅田正彦. 1995. 房総半島のニホンジカにおける体サイズの加齢成長. 千葉中央博自然誌研究報告3(2): 223-232.
- 大森司紀之. 1980. 遺跡出土ニホンジカの下顎骨による性別, 年齢, 死亡季節査定法. *考古学と自然科学* 13: 51-74.
- Rees, J. W. 1971. Mandibular variation with sex and age in white-tailed deer in Canada. *J. Mammal.* 52: 223-226.

- Scheffer, V. B. 1950. Growth layers on the teeth of Pinnipedia as an indication of age. *Science* 112: 309.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: Why is Animal Size so Important?* Cambridge Univ. Press, Cambridge. (邦訳 スケーリング: 動物設計論 下澤楯男監訳, 大原昌宏・浦野 知共訳. 302 pp. コロナ社, 東京.)
- 城間恒宏・太田英利. 1996. ニホンジカにおける頭蓋形態の地理的変異—主にケラマジカについて—. *In* ケラマジカ保護対策緊急実態調査報告書, pp. 13-55. 沖縄県教育委員会.
- Stamps, J. A. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 123-145.
- Stearns, S. C. and J. C. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40: 893-914.
- 鈴木正嗣. 1994. 野生ニホンジカ (*Cervus nippon*) における不動化, 成長, および繁殖に関する研究. 139 pp. 北海道大学学位論文.
- SYSTAT Inc. 1992. SYSTAT: Statistics, Version 5.2 Edition. SYSTAT Inc., Evanston IL., 754 pp.
- 高槻成紀. 1992. 北に生きるシカたち. 262 pp. どうぶつ社, 東京.
- 八谷 昇・大森司紀之. 1994. 骨格標本作製法. 129 pp. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- * 直接参照できず.

(1996 年 12 月 3 日受理)

Growth Pattern of the Skull and Limb Bone Size of Sika Deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula, Central Japan

Keiji Ochiai¹⁾ and Masahiko Asada²⁾

¹⁾ Natural History Museum and Institute, Chiba 955-2 Aoba-cho, Chuo-ku, Chiba 260, Japan

²⁾ Laboratory of Forest Zoology, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan

The sizes of 311 skulls and 34 limb bones of sika deer, *Cervus nippon*, on the Boso Peninsula (35°N), central Japan, were examined to clarify the pattern of growth, asymptotic size and sexual dimorphism. Skulls of both sexes, and the limb bones of males and females reached their asymptotic sizes at 2-5, 3-4 and 2 years old, respectively. The sexual dimorphism of three major skull measurements (length and breadth of the cranium, and length of the mandible) appeared at the yearling stage, and allometric comparisons of the three measurements showed that sexual dimorphism appeared at 1-2 years of age. Comparison of the growth curves (von Bertalanffy equation) showed that limb bones began to grow earlier and had a higher growth rate than the skull. The Boso population had a significantly smaller skull and shorter limb bones than the Nikko-Ashio population (37°N) in 21 of 24 measurements for full adults (5 years old or more). Females in Boso had relatively long mandibles. Although the limb bone sizes of both sexes in Boso and males in Nikko-Ashio matched McMahon's equation well, females in Nikko-Ashio had relatively long limb bones, perhaps due to snow.