

氏 名(本籍) 松 澤 安 夫

学位の種類 博士 (農 学)

学位記番号 農 第 4 2 3 号

学位授与年月日 平 成 3 年 2 月 14 日

学位授与の要件 学位規則第 5 条第 2 項該当

学位論文題目 放飼下におけるヤギの社会行動

論文審査委員(主 査) 教 授 正 木 淳 二
教 授 星 野 忠 彦
教 授 伊 藤 巖

論文内容要旨

わが国のヤギの飼養頭数は約36,000頭に過ぎず、産業的価値はほとんどないといみなされている。しかし、ヤギには牛や羊にはない食性や厳しい環境条件に対する適応性があり、世界的には主要家畜の一つとして位置づけられている。食糧問題が地球的規模で問われている今日、ヤギを重要家畜の一つとして再認識する必要があると思われる。

家畜の群飼は畜産経営の多頭化、省力化に沿った管理方式として普及しているが、技術的な問題点も少なくない。群飼下では社会的優劣関係が生じ、生産性に大きな影響を及ぼすこともその一つである。これは家畜の社会行動を踏まえた群管理技術がまだ確立されていないことを示している。一般に、家畜では、群を対象にした行動学的研究は少なく、ヤギの場合も社会行動についての研究はこれまでほとんど行われていない。しかし、より合理的な家畜管理方式を確立するためには、動物としての家畜に本来備わっている行動習性の理解が不可欠である。家畜の行動は拘束下で種々に変形しているが、ヤギは再野生化しやすいことでも示されるように、本来の行動習性が比較的よく保存されている。

そこで、本研究ではよりよい家畜管理方式の確立に資する基礎的知見を得るために5年間の観察に基づいて、放飼条件下におけるヤギの社会的優劣順位と敵対行動の実態を追求し、これらと性行動、採食行動および空間分布行動との関係を調べた。供試ヤギは日本ザーネン種の雌雄で、年間の供試頭数は当歳子を含む12~20頭であった。これらは約2,900 m²および約5,000 m²の放飼場に周年放飼された。

1. 敵対行動と優劣順位

優劣順位の形成、維持と敵対行動の関係を調べた。敵対行動は異性間より同性間において有意に多く見られた ($P < 0.01$)。順位型は直線的相対順位型を示し、雄は約9ヵ月齢ですべての雌よりも優位となった。順位間隔と敵対行動数との間に負の相関が認められ ($r = -0.89, P < 0.01$)、順位の近い個体間で敵対行動が多く見られた (図 1)。月齢と優劣順位との間には正の相関が認められ ($r = 0.49, P < 0.05$)、とくに雌ヤギで相関が高かった ($r = 0.81, P < 0.01$)。

敵対行動パターンは資源を直ちに手に入手するための即物的な行動パターン5種と、順位闘争としての儀式的な行動パターン3種 (それぞれ Shank,

1972 の "rush association" と "clash association" に相当) が観察された。前者は上位個体から下位個体に向けて発現することが多く、後者は双方向的に行われた。雌にも雄と同様に順位闘争としての行動パターンが見られたことから、雌間にも社会的優劣順位は存在するが、雌雄間の優劣順位と同性間のそれとは性格を異にするとと思われる。

群の優劣順位はかなり安定的で、少なくとも2年間は基本的に変化しなかった(図2)。

2. 性行動と優劣順位

性行動のパターンは雄ヤギで15種類、雌ヤギで6種類観察された。群条件下では雌の発情時に雄ヤギ間に激しい闘争が生じ、最優位の雄が雌をガードして多くの性行動(約84%)を独占的に示した(表1)。非発情雌に対しても最優位の雄の求愛行動が最も多く(約30%)、優劣順位と求愛行動数との相関は有意であった($\tau = 0.68$, $P < 0.01$)。ペア条件下では雄の性行動はよりおだやかで種類も多く、性的に消耗した雄に対しては雌からの求愛行動も観察された(図3)。

雄のフレーメンは雌の発情に伴って増加したが、雌の尿が発現を誘発することが多く、その割合は年少雄より年長雄でより高かった($P < 0.05$)。また、雌の排尿は雄の求愛行動(会陰かぎなど)によって誘発される傾向が見られた。性行動に関連する雄の行動としてフレーメンのほかに、ヤギ類に特有のセルフ・エンウリネーション(SE)とペニスリッキングが観察された。SEは自分の体に放尿する動作で、繁殖季の雄の体毛の汚れと特有の体臭に関係すると思われる。体毛の汚れが見られない雄は性行動を行わず、逆に他の雄の求愛行動を受けることがあった。ペニスリッキングは勃起した陰茎をなめたり口を含む動作で、発情雌への接近が阻止された状況で起こることが多く、要求不満の現われと思われる。

ヤギの性行動は次の経過で進行した。すなわち、繁殖季に入ると、SEによる尿と皮膚腺分泌物によって雄の体臭は強くなる。雄は雌の発情前から求愛行動を行い、雌の状態を調べながら接触を強化する。これに対して雌は繁殖季に入ると排尿反応を起こす。雄はその尿臭をフレーメンによって取り込み、発情を確認する。さらに、ゴブリングなどのより直接的な求愛行動によって最終的なタイミングが計られて交尾が成立する。

3. 採食行動と優劣順位

夕方の給餌時に7個の飼槽からの採食状況をビデオ撮影し分析に供した。上位個体は下位個体より採食時間が長く飼槽間の移動回数は少なかった(ともに $P < 0.05$)。上位個体では単独採食が多く、下位個体では2頭以上による共同採食が多く見られ、単独採食回数と優劣順位の相関は有意であった($\tau = 0.53, P < 0.05$)。共同採食は順位間隔の大きな個体間では起こりにくく($P < 0.01$)、また、雄と雌の共同採食は期待値より有意に多く($P < 0.01$)観察された(図4)。30分間の採食時間を10分ごとに区分して各時間帯の採食状況をみると、採食時間の割合はほとんどの個体で最初の10分間に最も高く、また、下位個体は最初の10分間に最も多く移動した。上位個体の移動は全般に少なかったが、中期にやや増加した(図5)。また、下位個体の単独採食は時間経過とともに増加した。優劣順位が確立した群では優劣順位と飼槽優先順位とは一致するものと思われた。

4. 空間分布と優劣順位

植生と地形が不均一な放飼場においてヤギの空間分布行動と優劣順位を調べ(実験1)、さらにその季節的変動を検討した(実験2)。メッシュに切った放飼場(実験1では約2900m²、実験2では約5000m²)の地図上に5分間隔で各個体の位置と行動形を記録し、各区画における出現頻度を算出した。

実験1 優劣順位の高い個体ほど休息の出現率が高く($\tau = 0.56, P < 0.01$)、採食のそれが低かった($\tau = -0.71, P < 0.01$)。各個体の空間利用の集中性を変動係数を用いて表わしたところ、休息時および採食時の変動係数と優劣順位の間には正の相関が認められた(それぞれ、 $\tau = 0.65, 0.61$ 、いずれも $P < 0.01$)。すなわち、上位個体ほど休息、採食における空間利用に偏りが強く、とくに休息時に著しいことが明らかになった。利用頻度の高い10区画についてみると、優劣順位の上位個体と下位個体は高頻度利用区画が明らかに異なり、また、中位個体は両者の折衷的な空間分布パターンを示した(表2)。遊び台などがある区画は、上位4個体によって排他的に利用された。これら4個体はそれぞれ異なった高頻度利用区画をもち、ある程度“棲み分け”ていることがうかがわれた(表3)。

実験2 冬季と夏季を比較すると採食行動の出現頻度には季節差が見られなかったが、休息行動は夏季に、歩行などの移動行動は冬季に有意に多く見

られた（いずれも $P < 0.01$ ）。休息場所として冬季には枯れ草に覆われた平坦地が、夏季には遊び台や避難舎のある区画が多く利用された。休息時における各区画の利用頻度の偏りの指標とした変動係数は、夏季が冬季より有意に大きく（ $P < 0.01$ ）、利用がより集中的であることを示した（図6）。また、図7に示したようにこの傾向は上位個体ほど強かった（ $r = 0.46$, $P < 0.01$ ）。これは夏季に休息場所の選択と競合がより強くなることを示唆しており、日蔭行動と吸血昆虫の回避が関与していると思われる。

以上、種々の年齢層からなるヤギの雌雄混群を放飼下で観察した結果、社会的優劣順位は長期にわたって安定しており、群内での性行動、採食行動、空間分布に深く関与していることが示された。すなわち、優劣順位は群内の社会行動全般の調整機構として機能していると考えられた。また、優劣順位は敵対行動によって維持・再編成されるが、敵対行動は機能的にみて資源獲得と群の安定の二つの行動パターンに分けられることが明らかになった。これらの知見は、家畜の行動特性を群管理技術に生かし、合理的な群飼方式の確立を計る上で重要な示唆を与えるものとする。

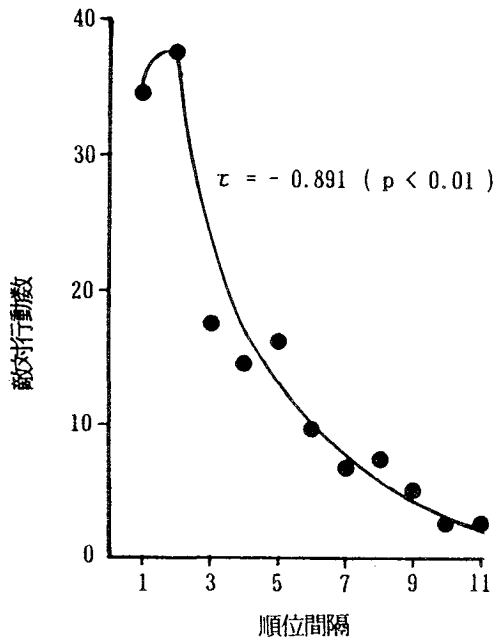


図 1. 順位間隔と敵対行動の出現頻度の関係

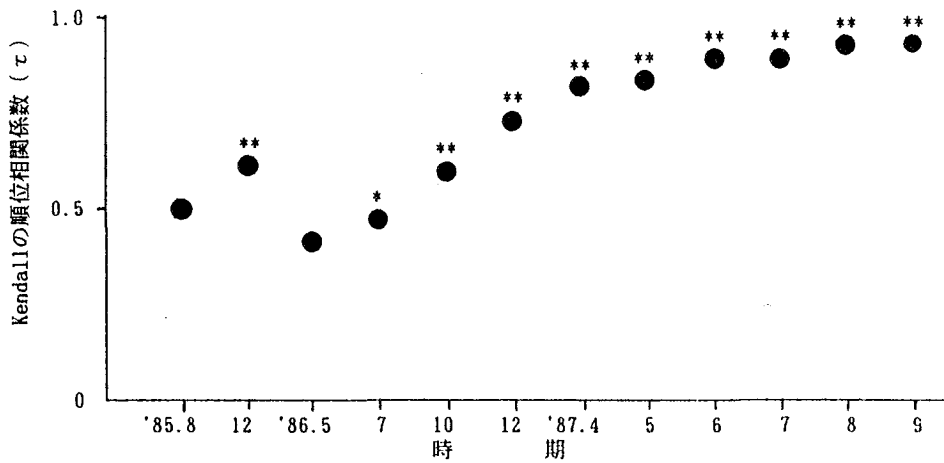


図 2. 1987年 10 月とそれ以前の各時期における優劣順位との順位相関係数の変化
* p < 0.05, ** p < 0.01.

表 1. 雄ヤギの優劣順位と発情雌、非発情雌に対する求愛行動の出現頻度の関係

雄ヤギの優劣順位	1	2	3	4	5	6	7	8	9	相関係数 (τ)
発情雌	190	3	12	3	6	4	6	2	0	n. s.
非発情雌	10	4	3	6	1	7	2	0	0	.611**
非発情期の雌 ²⁾	54.5	14.5	27.5	15.5	38.5	17.0	8.0	7.0	1.0	.611**

1) 18日間、6.5時間の観察、 2) 46日間、44.5時間の観察、2頭の平均。

** P < 0.01.

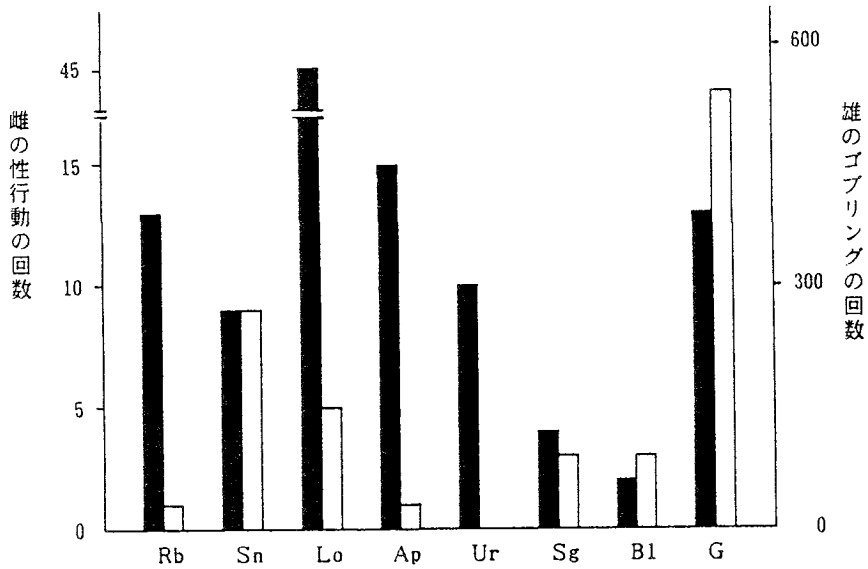


図 3. マウンティングの多寡と雌の性行動および雄のゴブリングの回数*

■ マウンティングが10分間に9回以下
 □ " " 10回以上

Rb : こすりつけ、Sn : 匂い嗅ぎ、Lo : 雄を見る、Ap : 接近、Ur : 放尿、
 Sg : セルフグルーミング、Bi : 鳴く、G : ゴブリング

* ペア条件、3頭の雌で2.2時間における観察回数。

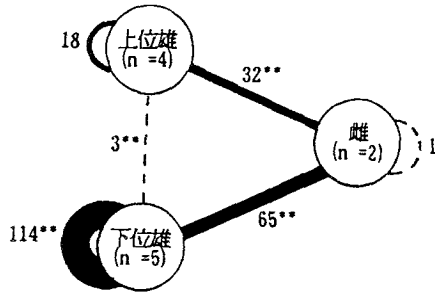


図 4. 2 頭以上による共同採食の回数と性、優劣順位との関係
 —— 期待値より大、----- 期待値より小 (** p<0.01).

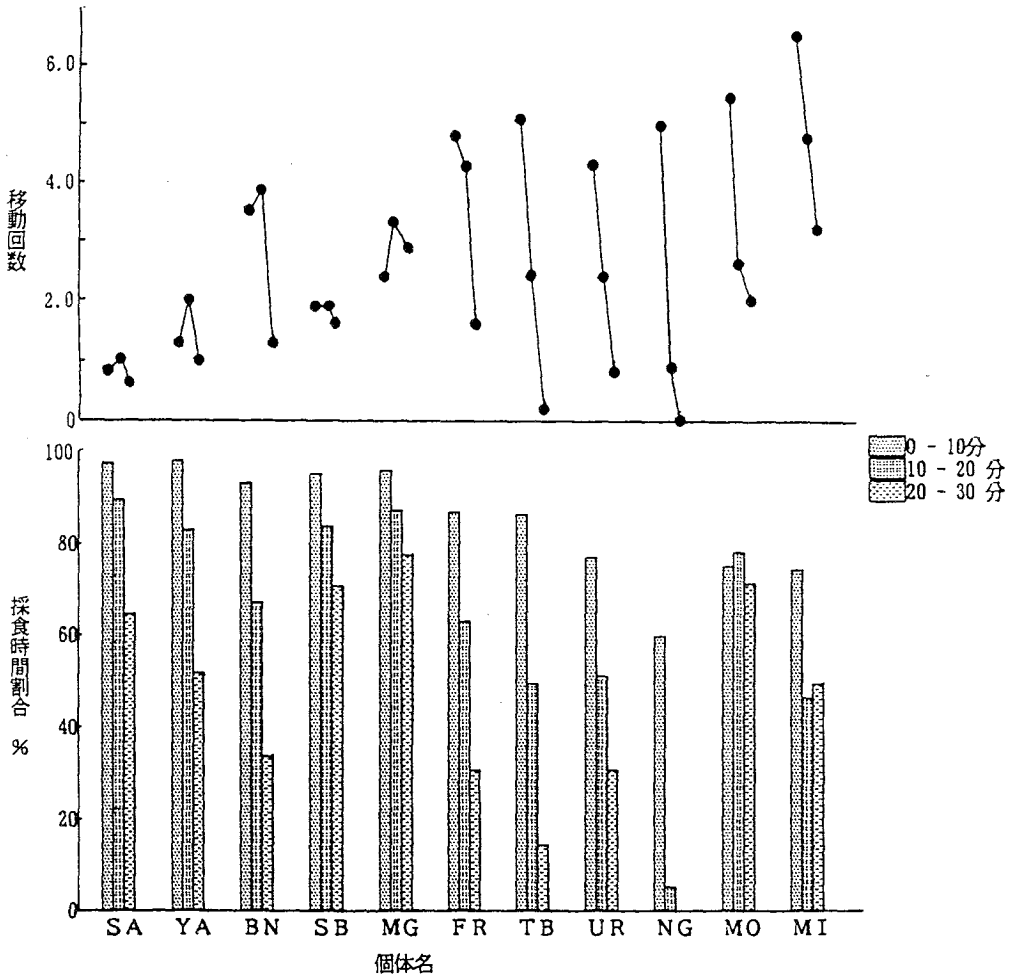


図 5. 各個体の移動回数 (上) と採食時間割合 (下) の経時的変化

表 2. 利用頻度の高い区画の占有度¹⁾

利用率の順位		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	5H	12.6*	5.3	21.9*	7.9*	2.9	3.6	4.8	9.8*	6.4	1.4	6.1	5.8	3.7	1.8	2.0	2.0	0.9	0.9
2	2G	11.1*	6.2	8.1	23.4*	2.3	2.1	2.6	10.8*	20.9*	0.1	5.8	1.4	0.9	0.4	1.5	1.4	0.1	1.0
3	3J	34.7*	10.5*	8.4	10.5*	2.0	5.4	3.4	-	9.2	0.2	-	2.8	-	0.6	4.7	2.7	4.1	0.8
4	11C	8.5	29.7*	10.4*	28.8*	0.9	4.1	0.3	0.1	0.2	0.4	0.3	3.5	-	1.5	0.6	-	1.3	0.3
5	6D	6.2	6.7	3.0	6.2	4.2	0.3	14.7*	3.5	15.9*	0.7	8.0*	11.7*	1.8	0.8	6.8	1.7	2.5	5.3
6	11H	-	-	-	0.9	-	26.0*	4.8	-	1.0	0.3	0.2	5.0	-	2.1	22.4*	26.0*	10.2*	1.0
7	4L	-	1.2	-	-	4.7	65.5*	-	7.1	3.3	1.4	4.1	1.0	4.0	1.5	1.9	2.1	1.7	0.5
8	5L	-	5.5	-	-	0.3	2.2	6.3	5.8	2.2	1.4	9.1*	3.8	1.9	0.5	27.5*	15.7*	5.8	12.1*
9	4G	-	0.6	-	1.0	1.3	-	-	-	-	27.1*	5.7	1.6	14.0*	11.5*	1.6	2.9	21.3*	11.5*
10	3G	-	7.5	-	5.7	13.6*	-	1.7	8.3*	6.1	7.9*	7.5	6.1	14.5*	4.8	-	-	3.9	12.3*

1) 全個体の総休息度数に対する各個体の休息度数の割合、* 占有度の母平均の95%信頼限界の上限值より大。

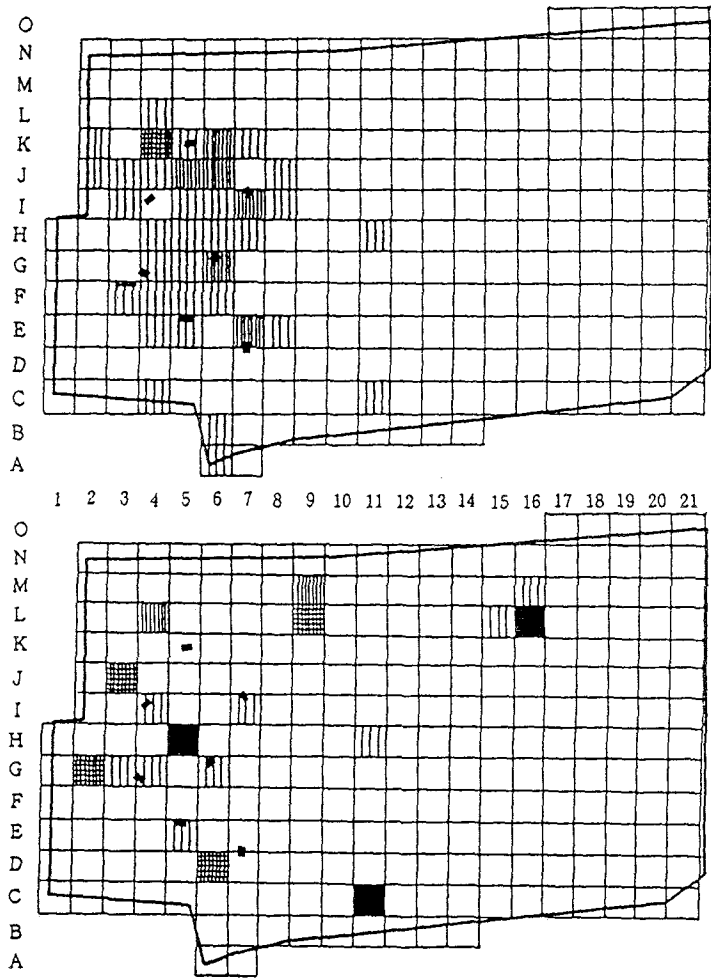


図6. 冬季(上)と夏季(下)における休息時の空間分布
 利用率: ■: 10.1% 以上 ▨: 5.1 - 10.0% ▩: 3.1 - 5.0% ▪: 1.0 - 3.0%,
 ▧: 飼槽.

表 3. 上位 4 個体による利用頻度上位 4 区画の同時利用度数

		個体名		
区画	個体名	M09	M03	M05
5H	M06	10** (60.2)	152* (178.7)	58** (40.9)
	M05	6** (28.1)	60 (75.4)	
	M03	40** (89.2)		
2G	M06	0** (75.8)	34 (25.2)	0** (20.2)
	M05	9** (46.9)	8* (15.5)	
	M03	12** (58.6)		
3J	M06	0** (52.7)	32 (40.3)	52 (52.9)
	M05	0** (17.6)	0* (13.4)	
	M03	0** (13.5)		
11C	M06	0 (4.2)	7 (6.2)	15 (18.5)
	M05	22 (16.1)	20 (23.9)	
	M03	5 (5.5)		

() 内は期待値、 * P < 0.05, ** P < 0.01.

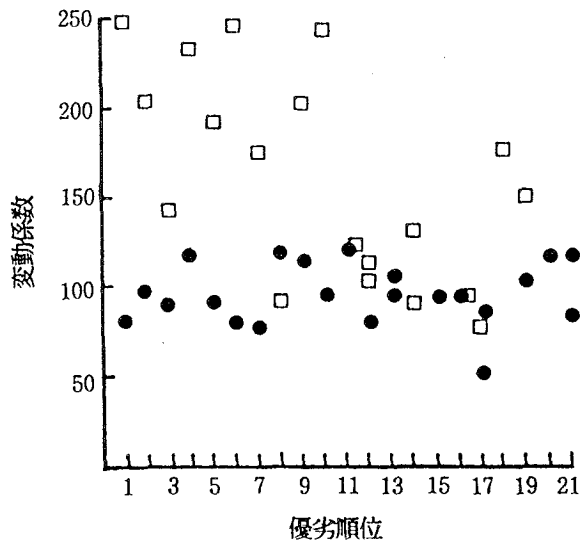


図 7. 空間分布の集中性を示す変動係数と優劣順位との関係

● : 冬季 □ : 夏季

審査結果の要旨

ヤギは再野生化しやすいことでも示されるように、生来の行動習性が比較的良好に保存されている動物である。本研究は、家畜管理に必要な動物の行動習性に関する基礎知見を得るため、放飼条件下におけるヤギの社会的順位を観察し、優劣順位と性行動、採食行動、空間分布行動との関係を明らかにしたものである。供試ヤギは日本ザーネン種の雌雄で、年間の供試頭数は当歳子を含む12～20頭、放飼場の面積は2,900㎡および5,000㎡であった。

優劣順位について、雄は9カ月齢で全ての雌よりも優位となり、月齢との間には正の相関がみられた。敵対行動は順位の近い個体間で多く発現し、特に即物的な行動パターンは上位個体から下位個体にむけて発現することが多かった。群の優劣順位は比較的安定しており、少なくとも2年間は基本的に変化しないことを確認した。

性行動のパターンは雄で15種類、雌で6種類観察された。群飼下では雌の発情時に雄間で激しい闘争が生じ、最上位の雄が発情雌を独占することを認めた。また、非発情雌に対しても最上位の雄の求愛行動が最も多かったが、性的に消耗した雄に対して雌からの求愛行動が出現することも認めた。

採食行動と優劣順位の関係については、上位個体は下位個体より採食時間が長く、飼槽間の移動回数は少なかった。また、上位個体は単独採食が、下位個体は2頭以上による共同採食が多かった。30分間の採食時間の観察では、最初の10分間に採食する割合が最も高く、下位個体はこの時間帯に最も激しく移動した。

植生と地形が不均一な条件の放飼場で空間分布行動と優劣順位の関係をしらべ、さらにその季節の変動を検討した。その結果、上位個体ほど休息、採食における空間利用に偏りが大きく、また、上位個体と下位個体では高頻度利用区画が明らかに異なった。また、夏季には休息場所の選択、競合がはげしくなることが示された。

以上、本研究は種々の年齢層からなる雌雄ヤギ群の行動を放飼下で観察し、社会的順位が長期にわたり安定していることと、群内での性行動、採食行動、空間分布に深く関与していることを明らかにした。これらの知見は、家畜の行動特性を群管理技術に活用し、合理的な群飼方式の確立をはかる上で重要な指針を与えるものであり、本論文の著者は農学博士の学位を授与されるに値すると判定した。