

菅平およびその付近におけるハタネズミ の個体群生態学的研究※

I. 1966～1967年における5個体群の研究成績

金 森 正 臣 ・ 田 中 亮

KANAMORI, Masaomi & Ryo TANAKA: Studies on population ecology of the vole, *Microtus montebelli*, in mountain grasslands of Sugadaira and its adjacent areas.

I. Results of research on five populations in 1966-1967.

は じ め に

野そ類のうちで、特に個体群勢力が大きく、時に大発生をおこして、農林資源に大害を与える重要種は、北海道のエゾヤチネズミ (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*)、本州から九州に分布するハタネズミ (*Microtus montebelli*)、および本州中部から四国・九州に分布するスミスネズミ (*Eothenomys smithi*) の3種であるとみなされる(田中1967)。本邦におけるそ類の個体群生態学的研究は、1945年以降ようやく発展を始めたといっているが、北海道では造林保護の産業的要望に直結して、特にエゾヤチネズミを対象とした研究が最も早く進展したといえよう(上田他1966)。四国山地に優勢なスミスネズミの個体群動態の研究もある程度行なわれている(田中1967)。ところが、本州地方の重要種であるハタネズミについての研究は最も遅れている。

今日までのハタネズミの生態的研究をひろくと、食性、巣孔系、生長などに関する各個生態は、青木(1926)、川村他(1935)、渡辺(1937, 1962)、熊沢(1964)、宮尾他(1966)などによって若干調べられ、個体群生態については、渡辺(1962)が多少これにふれ、TANAKA et al (1953, 1958)は生息密度やホームレンジサイズの推定を、ある時期の個体群について実施し、また田中他(1954)、宇田川他(1958, 1963)は自然個体群の毒殺率の算定を試みている。

本種は本州中部地方では平地から亜高山帯下部(約2100m)まで分布し、砂土草原を好適地とし、本種の単一種個体群がかなりの高密度で生息することがある。従って植栽初期の造林地、天然林伐開地、耕作地、牧草地でしばしば大発生をおこす。

東京教育大学理学部付属菅平高原生物実験所の位置する菅平高原は、火山灰土質の草原が発達し、本種個体群の研究には極めて好適な場所である。

菅平における小哺乳類に関しては、岸田(1935)、清水(1942)、宮尾他(1964)の報告がある。

筆者らは1966年8月菅平およびその近接高原において本種の個体群動態の研究を開始した

ので、ここに1967年8月までの結果を報告する。われわれの目的は、本種個体群の長期にわたる年次変動の様相とその変動機構の解明にあるが、その研究の基礎になるセンサス法は未だ多くの問題を残しているので、方法論的研究も並行して実施している。

本文に先だち、ご指導いただいた故信州大学清水三雄博士、終始ご助言をいただいた本実験所安藤裕博士並びに野外作業に協力された本所員大久保仁知優・永井辰美両氏に深謝の意を表します。

調査地域と方法

菅平は本州の中央部にあり 北緯 $36^{\circ}31'$ 、東経 $138^{\circ}21'$ である。そのほぼ全域が上信越高原国立公園に含まれる海拔約1300mの高原である(図1)。

植物生態分類では、本来ブナ帯であるが(林1967)、現在は、開こんされた畑地、放牧後放置されている草原(ススキ、ワラビ、シバが優占している)、とカラマツ林、伐採による二次林などに大別できる。

菅平の小哺乳類の概略は、民家のある地域にドブネズミ、クマネズミ、森林にスミスネズミ、ヤチネズミ、アカネズミ、ヒメネズミ、草原にハタネズミ、アカネズミ、ヒメネズミが採集されている(宮尾他1964)。ハタネズミは耕作地および草原のほか、海拔2195mの根子岳頂上までのササ密生地、人工造林地、伐開地などから採集され、森林をのぞくほとんど全域で最も優勢な種である。

〔調査地域〕

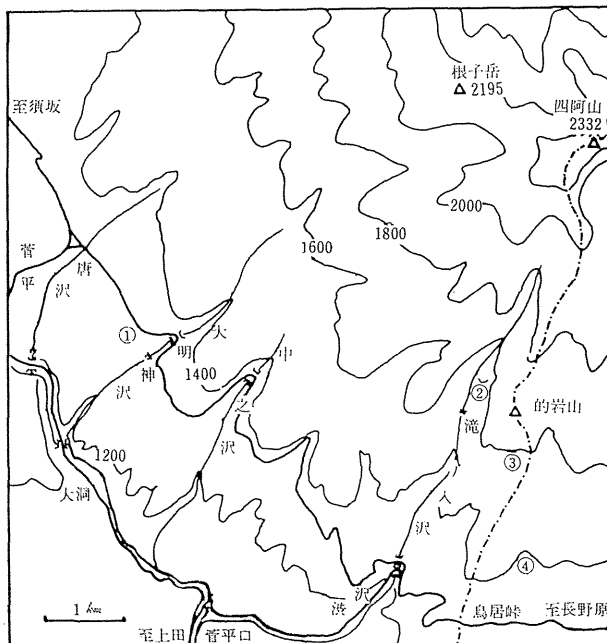


図1 調査地略図 ①生物実験所 ②滝の入り沢調査地
③つちやの沢丸山調査地 ④鳥居峠調査地

菅平高原生物実験所構内、滝の入り沢、丸山、鳥居峠などの調査地域は、海拔2332mの四阿山、2195mの根子岳の南西斜面にあり、ともに海拔1300m~1600mの範囲にある(図1)。

No. 1. 菅平高原生物実験所構内(構内晩夏個体群)。1966年8月13日--29日に調査を行なった。ススキ、ワラビ、シバが優占する草原で、ハタネズミが最も優勢であり、他にアカネズミ、ヒメネズミが捕獲された。

No. 2. 滝の入り沢(滝の入り沢個体群)。1966年9月3日--15日に調査を行なった。カラマツ林が数年前に伐採された場所で、一面にササが密生している。主にハタネズミが採集され、その他ヒメネズミがとれた。

No. 3. つちやの沢丸山（丸山個体群）。1966年11月24日—12月6日に調査を行なった。滝の入り沢におけると同様にカラマツ林を数年前に伐採し、カラマツを造林したが、ネズミによる被害でほとんど全部が枯死した場所である。ここにもササが密生しており、ハタネズミだけが採集された。調査中にこの冬3回目の降雪が15cmほどあり根雪となった。

No. 4. 菅平高原生物実験所（構内春個体群）。1967年4月29日—5月15日に No. 1 個体群とまったく同一の場所で調査を行なった。

No. 5. 鳥居峠（鳥居峠個体群）。1967年8月12日—26日に調査を行なった。長野県と群馬県の県境の峠で、調査地は群馬県側にある。10年ほど前にカラマツ林が伐採され、その後カラマツが造林されたが、ネズミの害を著しく受け、1964年ころにトウヒの類が補植されている。20cm—100cm の丈のササ密生部とシラカンパの幼木などの混生地であり、1頭のアカネズミを除きハタネズミだけが採集された。

〔調査方法〕

記号放逐法には1匹捕りの金網製生捕わなを使用し、えさは生ピーナツと馬鈴薯を使用した。わなは格子型配置とし、わな間隔、調査面積（わなが囲む面積）、わな数はそれぞれ表1

表1 調査方法

個 体 群	調査区	格子型わな間隔(m)	調査区面積(m ²)	使用わな	わ な 数	調 査 期 間
No. 1 構内晩夏	A	5×5	60×60	か ご	169	13.~29.VIII(1966)
	B	10×10	60×60	か ご	49→90	
No. 2 滝の入り		5×2	75×8	はじき	80	3.~15.IX(1966)
No. 3 丸 山		5×5	75×20	はじき	80	24.XI~6.XII(1966)
No. 4 構内春		5×5	60×60	か ご	169	29.IV~15.V(1967)
No. 5 鳥居峠	A	5×5	60×60	か ご	169	12.~26.VIII(1967)
	B	10×10→5×5	60×60	か ご	49→169	

に示した。原則として調査期間中毎日1回午前8時ころよりわなを見回り、各わなにおける生捕新個体の体重、生殖状態を記録した後記号放逐し、再捕個体は記号を読んで放逐した。なお、昼間と夜間の活動量の差異をしらべるために、朝夕2回見廻り調査をしたことがあるが、その際は、A.M. 8時とP.M. 6時から見廻りを開始したので、昼は9時間（A.M. 8→P.M. 6）、夜は14時間（P.M. 6→翌日 A.M. 8時）ネズミはわなにばくろされていたことになる。その他に、捕殺除去法も実施したが、その際は、はじきわなまたはかごわなを格子型配置にした（表1）。

No. 1（構内夏）、No. 5（鳥居峠）両個体群で、わな間隔の異なるA、Bの2調査区をそれぞれ設定し（前者ではA、B間隔は110m、後者では80m）、推定個体数に対するわな間隔、ホームレンジサイズ、非ばくろ個体群の関係を追究した。

No. 1の調査区Bでは第11日以降に、わなの見廻りを1日2回行ない、昼間と夜間における個体群の行動の差の有無を調べた。さらに第12日より41個のわなを、各わな位置にごく近接して1~3個追加しておき、各わな位置に、常に少なくとも一個の空わなが残るようにし

て潜在個体*の有無を調べた。

No. 5 の調査区 B では、第 9 日以降にわな間隔を 5 m として、わな数を A と同数に増加し、また A、B 両区について第 11 日より捕殺除去を行ない、周囲からの侵入個体と潜在個体の有無を検討してみた。

No. 2 (滝の入り)、No. 3 (丸山) 両個体群の調査には小型のはじきわなを使用し、捕殺除去を行なった。えさは生ピーナツを使用した。

副腎の測定用標本は、No. 1 では調査区には影響のない程度に離れた構内地域から同時期に採集した個体よりとり、No. 2、No. 5 両個体群では捕殺除去した個体をそのまま使用した。

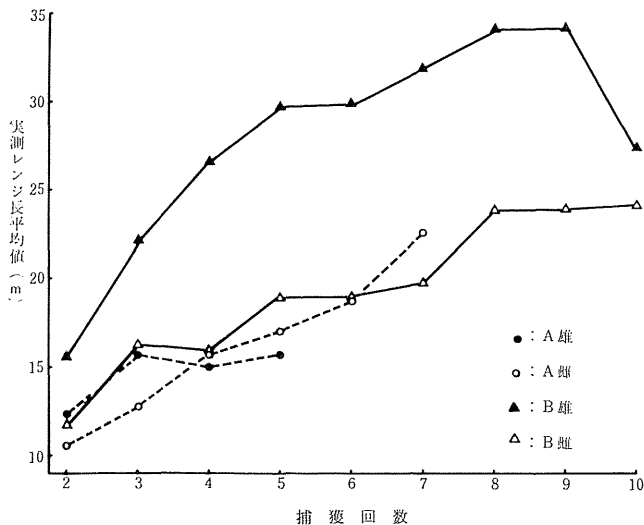


図2 No.1 個体群の実測レンジ長平均値(成体、亜成体)と捕獲回数との関係

調査結果

1. ホームレンジ

ホームレンジの調査は、記号放逐法による捕そ記録を用い、各個体の捕点(捕獲位置)を方眼紙上にしるし、同一個体の捕点をむすんで図形を描き、その個体のレンジの位置と大きさをきめるのであるが、長くとも11日以内の資料によっている。レンジサイズは実測レンジ長(Observed range length, STICKEL 1954)を測定した。このレンジ長は捕点の最大長をはかり(遠出とみ

表2 実測レンジ長平均値(成体・亜成体)と推定生息密度

個体群	調査区	実測レンジ長 (m) ±SE				推定生息密度(/ha)
		n	雄	n	雌	
No. 1	A		—	16	22.6±1.8	54
	B	27	30.3±2.2	33	21.1±1.5	54(?)
No. 2						910
No. 3						<173
No. 4	A					22
	B					13
No. 5	A	96	15.1±0.8	174	11.9±0.3	176
	B	38	20.5±1.4	61	12.7±0.1	202

n: 調査個体数 SE: 標準誤差

No. 5Bにおける実測レンジ長は第1日から11日までの資料を使用している。わな間隔を小さくする以前の第9日までの資料ではこれよりもさらに大きな値(雄: 23.9, 雌: 12.8)になる。

* 潜在個体は主としてわな位置を訪れる個体のうち、先にきたネズミにわなが占有されてとらえられない未記号個体をさす。

られる異常にはなれた捕点は除いてある), 幾何学的作図法によるレンジサイズの測量としては実体サイズに近い値を与へるとみなされる(田中 1967)。この方法は, 捕獲回数が増すにつれてレンジサイズが増大し, ある回数以上で安定してくる。安定した回数以上の値の平均値をもって平均実測レンジ長とする。図 2, は No. 1. 個体群の実測レンジ長平均値と各捕獲回数の関係を示したもので, 大体 6 回以上で安定するとみてよい。これらの測定値は亜成体, 成体間には有意差がないので, これらを一括して雌雄別に実測レンジ長を表 2 に示す。

No. 1 A 区の雄実測レンジ長は捕獲回数が少なく算出できなかった。表 2 から, No. 1 では雌の A, B 間に有意差がないが, B の雄の値は雌の値より有意に大きい。ところが, No. 5 では A, B 間雌, 雄間でも有意差がある。

2. 生息密度の推定

田中(1967)が論じたように, 生息密度(D)の推定は, 第 1 課程として, 調査区上の生息数(N)を標本抽出(わなかけ)によってえた標本(捕獲数)より推定し, 第 2 課程として, 推定したそのときのホームレンジを考慮して, 個体数 N がおおう面積(A')をもって密度換算を行なう必要がある。もしホームレンジを無視して調査区面積(A)だけを用いて, $\frac{N}{A}$ を密度と見なせば, レンジが比較的大きい場合は, 大きな誤りをおかす危険がある。従って, われわれは, ホームレンジサイズの推定に実測レンジ長(l)を用いたので, 次の密度換算式によった(田中 1967)。

$$D = N/A', \quad A' = A + wL, \quad w = \frac{1}{2}\sqrt{S}, \quad w = 0.89r, \quad l = 2r$$

但し L は外側わな列の全長, S はホームレンジの平均面積, r はホームレンジを円とみなしての半径であり, 実測レンジ長 l の $\frac{1}{2}$ とみなす。

なお, 本種個体群は N の推定に記号法を用いた場合, 末部号個の捕確率(p)と記号個の捕確率(π)とを比較すると π は p より著しく大きい。つまり田中(1967)のいう第 I 型わな反応を顕著に示すから, $\pi = p$ という基本条件による推定法は役に立たない。それゆえ, 一般に新個体の捕そ数のみに適用する回帰センサス式を用いて推定した。但し, No. 5 個体群の B 調査区においては, N に比してわな数が少なかったので, 潜在個体数が多いことが, 実測レンジ長の調査からも推測された。それで, われわれはこのような場合, 全数を推定するために曲線回帰式を提案した(TANAKA et al 1967)。

推定個体数(N)から 1 ha 当たりに換算した生息密度(D)を表 2 にあげる。No. 2, No. 3 では, 除去法であるため実測レンジ長が算出できなかった, 高密度個体群である No. 5 から算定した平均値 $l=13\text{m}$ を用いて D を算出し, また低密度のためにレンジ長が算定できなかった No. 4 では, 平常密度の No. 1 からえた平均値 $l=25\text{m}$ を用いた。

No. 5 個体群

本個体群の捕そ成績, わな計画は表 3 に示した。研究法は下記の通りである。

従来の回帰センサス式は

$$C_n = (N - S_{n-1})p \cdots \cdots (1)$$

であり, C_n は S_{n-1} に対して直線回帰を示す ($S_{n-1} = C_1 + C_2 + \cdots + C_{n-1}$)。

われわれは B のようなとれ方に対して, 次の推定式を案出した。

$$C'_n = \{Nw(1 - R^n) - S_{n-1}\}p \cdots \cdots (2)$$

この式の概略を説明すると, この式はわな数が N に対して比較的少ない場合, 全数 Nw を

表3 No. 5個体群の捕そ成績, わな計画

調査区	日次	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	合計
A	C_n	38(3)	18	13	9	3	3	5(1)	4(1)	2	3	2	7	7	8	122
	m_n	0	31	48(3)	55(4)	64	65(1)	62(1)	64(4)	64(1)	64	63	7	0	0	
	←-----記号放逐-----→ ←-----除去-----→															
	←----- $T=169, d=5m$ -----→															
B	C_n	20	13	10	12	10(1)	4	5	3	15	4	1	10	4	5	116
	m_n	0	11	21	25(1)	28	37(1)	36(1)	35(1)	63	75(1)	76	9	1	1	
	←-----記号放逐-----→ ←-----除去-----→															
	←----- $T=49, d=10m$ -----→ ←----- $T=169, d=5m$ -----→															

C_n, m_n はそれぞれ第 n 日の新個体, 記号個捕そ数

T はわな数, d はわな間隔, ()内の数は記号放逐期間の捕そ数中の死亡数を示す

推定しようとする目的で立てられた。 N_W のうちホームレンジが大きく, 少なくとも1コのわなにぶつかる機会をもつ個体集合をばくろ個体群(N_E)とよぶが, N_E のうちにも生れつき警戒性の強いが, または社会的順位の低い個体や乳ばなれ直後の幼個体がふくまれ, これらはわなにほとんど入らない。かような個体を N_E から除いた個体集合を可捕個体群(N_T)とよぶ。 $N_W - N_T$ を非可捕個体群とする。そして $R = \frac{N_W - N_T}{N_W}$ であり, 初日における非可捕個体数の全数に対する比率である。わなかけ日数(n)が進むにつれて, R が指数函数的に減少して n を充分大きくすれば, ついには N_T は N_W に一致しえると仮定する。この仮定は非可捕個体のうちあるものは生長によって, あるものはわなになれることやレンジを広げることによって, わなに次第に入るように変化して行くという想定にたっている。わなをさける性質は, 社会的順位が低いことが重要な原因であるという学者(ANDRZEJEWSKI et al 1967)もいるが, そうばかりではなく, 生れつきのものもいることも認められている(田中 1967)。またそのほかにわなが少ないと, 先にわなが占有されてしまうと, 後から来てこれに入れない(重複衝突効果)個体も存在する。このような個体も便宜上非可捕個体群のうちにふくめることにする。さらに C'_n の意味は, 第I型個体群では記号個は未記号個より優占的にわなに入ると考えられる(記号個によるわな優占効果), この効果を考えて C_n を修正した値である。即ち, わな数 T があっても記号個捕そ数 m_n の数だけのわなを新個体は利用できないので, それだけ新個体の捕獲率は減少するはずである。 C_n の修正は利用されるわな数の変化に応じて p が変化すると考えて初日の p に一致するようになされた。先に潜在個体といったが, これは主にこの効果のためにとらえられないもので, その他に上記の非可捕個体もふくまれる。(1)式の N も実際には N_T に当たり, 初日に $N_W > N_T$ ならば, N_T は n 日間一定と仮定してこれを推定するから, N_W は推定できない。

表4 No. 5個体群の $\hat{N}_W, \hat{p}, \hat{\pi}$

調査区	\hat{N}_W	\hat{p}	$\hat{\pi}$
A	88	0.43	0.89 ± 0.015
B	101	0.27	0.55 ± 0.027

A, B両区で記号法データから N_W を推定したが, Aでは T が充分大きく, d が小さかったので, $C_n \div C'_n$ であり, 初日から $N_W \div N_T$ とみなしえたので(1)式を用いて推定できた。ところがBでは, T が少なく, d がホームレンジに比して

大き過ぎたので $C_n \approx C'_n$ であり、(2)式を用いて N_w を推定した方が合理的であり、その結果、初日では $N_T = 0.56N_w$ であることがわかった。表4の $\hat{\pi}$ は第8日までのデーターからの最尤推定値であり、 $\pi = \frac{\sum m_n}{\sum M_n}$ より算出する (M_n は前日までに記号放逐された累積)。 $\pi_n = \frac{m_n}{M_n}$ はそれぞれかなり安定して SE も小さく、日数が進むにつれて増大する傾向はない。このことから、日数の進むにつれ、捕獲回数の多い個体がましていくから、個体の捕獲回数がますます

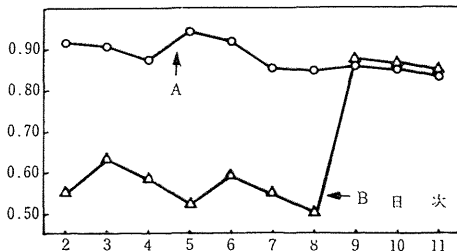


図3 No.5個体群における π_n の日次(n)に対する関係

につれて π が増大する傾向はないといえる (図3)。また $\hat{\pi}$ は \hat{p} の約2倍あり、明らかに第I型反応が示される。

なお、後述するように、No.5 個体群の実測レンジ長平均 $l=13m$ と推定されたので、ホームレンジの半径 r とわな間隔 d の比 $x=r/d$ は A では1.3, Bでは0.65となる。つまり、 $x=1.3$ ならば(1)式をもって N_w を推定しえるが (A),

0.65ではそれができない (B), ということである。エゾヤチネズミでは (1) 式で N_w をえるためには $x \geq 2 (d=5m)$ が望ましいと結論が出たが (TANAKA 1966, 田中1967), 本種では $x \geq 1 (d=5m)$ が必要条件のように見える ((2) 式を使えば $x=0.65$ でもよい)。これはハタネズミのホームレンジはエゾヤチネズミより一般に小さい傾向があるためであろう。

しかし平常密度にあるNo.1個体群では、 $l=25m$ と推定されたから、 $x=2.5$ (A), $x=1.3$ (B)であり、Bでは d が大き過ぎて N_w が推定できなかった。 x の値だけでは統一基準が与えられず、両種を通じていえることは $d=5m$ が密度の高低にかかわらず必要であろう。

No.1 個体群

この場合 No.5 と同様なわな規模を用いたから Bにおいては (2) 式をあてる必要があるかも知れないが、A, B 両区で捕そ数が概して少なく、特にBでは不十分なデーターしかえられなかった。捕そ数は表5に示した。

表5 No.1個体群の捕そ成績, わな計画

調査区	日次											XI		XII		XIII		XIV		XV		合計
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	M	E	M	E	M	E	M	E	M	E	
A	C_n	14(1)	6(1)	4	3	1(1)	3	1	1	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	37
	m_n	0	12	14(5)	13(5)	11(5)	7(3)	5	8	8	10(1)	10(1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	← $T=169, d=5m$, 記号放逐 →																					
B	C_n	8	2	2	2	1	2	2	2	1	2	1	0	4	0	1	0	0	0	1	0	31
	m_n	0	6(1)	6(2)	3	5	6(1)	7	9	10(1)	7	10	6(1)	9	10(2)	10	8(2)	9	6	10	6	
	← $T=49, d=10m$, 記号放逐 →											← $T=90, d=10m$, 記号放逐 →										

第11日から朝夕2回の見廻り調査を実施, M:朝, E:夕

(1) 式を適用して ZIPPIN 法によって、 $\hat{N}_w=34$, $\hat{p}=0.35$ を推定したが、それらの分散の推定は不能であった。ところがB区では、不規則なとれかたであって、(1) 式でも満足な適用は不能であり、(2) 式の適用を検討することはできない。しかし、B区の密度がA区とほぼ等しいことは C_n のとれかたから想定される (表5)。なお、第11日までのデータ

ーから、 $\hat{\pi}=0.74\pm0.037$ (A), $\hat{\pi}=0.53\pm0.044$ (B) がえられたが、 π_n の値も毎日の変動が No. 5 よりはげしかったが、統計的には安定しており、日数の増すにつれ増大する傾向は示さなかった。

No. 4個体群

No. 1両調査区の個体群を同一のわな規模 (A : $T=169$, $d=5m$, B : $T=49$, $d=10m$) をもって約1年間で4回調査し、No. 4 は第3回の個体群であるが、その捕そ成績は表6に

表6 No. 4個体群の捕そ成績

調査区	日次	I	II	III	IV	V	VI	VII	合計
A	m'	2	1	0	1	0	1	0	5
	u	2	1	1	2	1	2	0	9
B	m'	1	0	0	1	2	0	0	4
	u	1	0	0	0	0	1	1	3

m' : 前回までの記号個 u : 新個体

それができないので、 p が既知であれば(1)式から導かれる次式で N を推定しえる($q=1-p$)。

$$N = \frac{\sum C_n}{1-q^n} \dots \dots \dots (3)$$

No. 1 で推定した捕獲率はAでは $\hat{p}=0.35$, $\hat{\pi}=0.74$, Bでは $\hat{\pi}=0.53$ であるが p はえられなかった。BはAと同様に $\hat{N}=34$ と考えられ、その $C_1=8$ であるから $\hat{p}=\frac{8}{34}=0.24$ と見なしえる。かように $\pi > p$ 条件のときは LESLIE 法や LINCOLN 示数法は使えない。

m' については、(Cp に π をおきかえて) $\sum C_n=5(A)$, $4(B)$, u については、 $\sum C_n=9(A)$, $3(B)$ であり $n=7$ であるから、(3)式を用いて表7のような生息数の推定値がえられるから、それを合計すればよい。

表7 No. 4個体群の前回までの記号個、新個体による生息推定値

調査区	m'	u	計
A	5	9	14
B	4	4	8

表8 No. 2個体群の捕そ成績、わな計画

日次	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	合計
C_n	M	31	23	16	14	7	10	10	12	11	15	181
	E	5	12	4	—	—	—	—	—	—	—	21

←————— $T=80$, $d=5$, 2, 除去 —————→

推定値は最尤推定値に近く、またその分散も大きいものではないであろう。 d は $5m$ 以下であるから、およそ全数が推定されたと見なしえる。第6日以後の捕そ数は侵入とみなしえる。 $\hat{N}=142$ を用いて第3日までの朝と夕の p を推定すると、 $\hat{p}=0.23$ (朝), 0.11 (夕)であり、両者の値に大差はない。

No. 3個体群

除去法による捕そ成績を表9に示した。この C_n は $d=5m$ であったにかかわらずはなはだ

示した。この場合、1日2回朝夕見廻って記号放逐したが、夕方とれたのはこのうち2頭にすぎなかったから、これを無視して、各個体は、時間単位1日の一定捕確率でとらえられたとみなした。 m' , u に別々に(1)式を適用して、それぞれの N と捕確率を推定できるはずだが、このデータは過少でそれ

No. 2個体群

除去法による捕そ成績は表8に示した。このセンサスには第3日まで朝夕除去したので、朝だけの C_n を用いれば p は一定とみなしえる。これらの C_n は(1)式を適用した場合第5日まで、およそ正しく直線配列をするので、これより図解法によって $\hat{N}=142$ という調査区の面積に比して膨大な数がえられた。この推

表9 No. 3個体群の捕獲成績、わな計画

日次	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	合計
C _n	6	7	8	9	7	7	1	1	0	46
← T=80, d=5, 除去 →										

不規則であり、(1)式では推定できない。第7日以降ほとんど C_n は0に近いので、一応 $\hat{N}=45$ とみなしたが、これはうたがわしく、侵入がふくまれており、これより小さな値が真の値であろう。

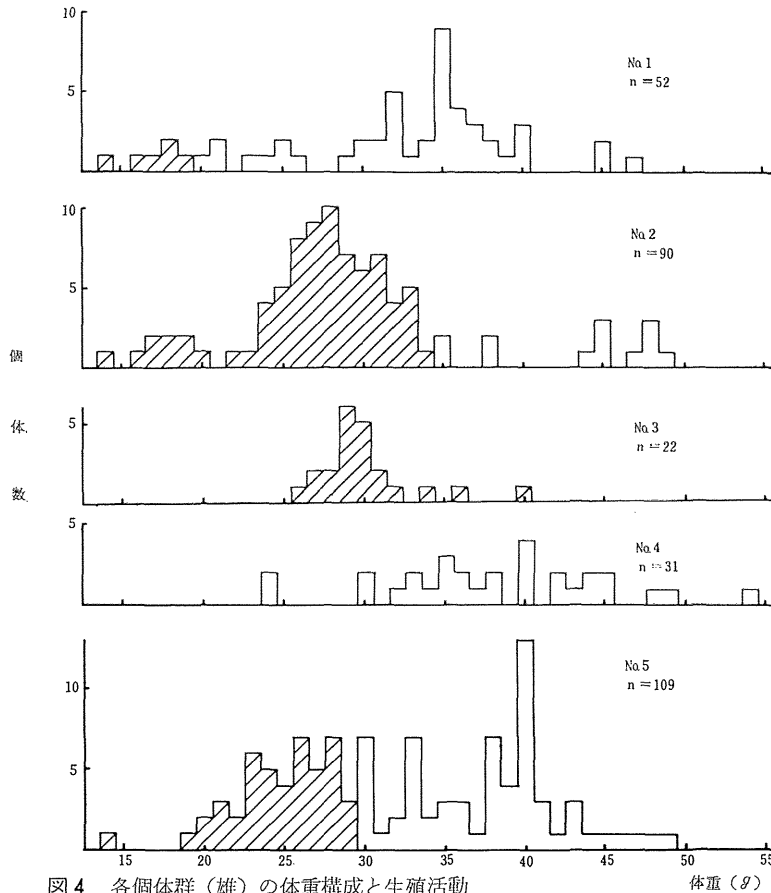


図4 各個体群(雄)の体重構成と生殖活動
No. は各個体群番号, n は調査個体数, 斜線部は生殖非参加個体

表10 各個体群の妊娠率と1腹胎児数

個体群	n	妊娠率(%)	平均1腹胎児数(最小—最大)
No. 1	21	47.6	2.50 (2—4)
No. 2	82	13.4	2.82 (1—4)
No. 3	24	0	—
No. 4	63	38.1	3.83 (2—5)
No. 5	121	12.4	3.54 (2—6)

3. 生殖活動

性成熟を外部性徴により、生殖活動への参加、非参加個体を区別し、これを1g間隔の体重ヒストグラムに書き込み図示した(図4, 5)。雌では膣開口を、雄では睪丸の陰のう下降を基準とした。

No. 1 個体群では、雌雄とも体重20g以上, No. 2 では雌34g 雄35g以上, No. 4では雌23g 雄24g以上, No. 5では雌29g 雄30g以上はほとんどが生殖活動に参加していたと考えられるが、No. 3では生殖活動は全く停止していた。No. 3のケースを除いて、これらの体重は

性成熟に達する最小体重と考えてよい。雌は最小体重のもので、17gで膣開口が見られたので(図5, No. 1), 一応17g以上の個体を調査資料(n)として、各個体群の妊娠率と胎児数の1腹平均値

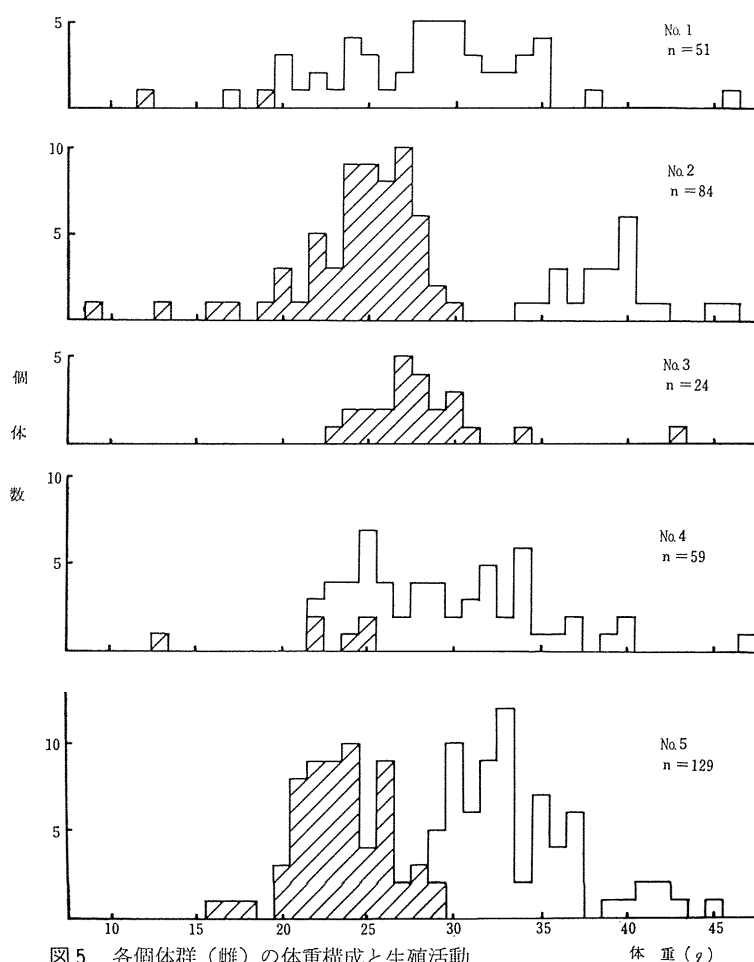


図5 各個体群(雌)の体重構成と生殖活動
No. は各個体群番号, n は調査個体数, 斜線部は生殖非参加個体

を示した(表10)。

生殖活動状態は、雄では睪丸の大きさと体重との比率、雌は子宮、卵巢、黄体の発達程度と胎盤跡の有無、妊娠中か否かなどから、生殖程度をⅠ—Ⅳの4段階に仕分けした。雄では下式から求めた生殖活度示数が0.5以下を活度Ⅰ、0.6~1.0を活度Ⅱ、1.1~1.5を活度Ⅲ、1.6以上を活度Ⅳとした。

$$\frac{\text{睪丸長} \times \text{睪丸巾} (\text{mm})}{\text{体重} (\text{g})}$$

=生殖活度示数

雌では性的未成熟または生殖停止を活度Ⅰとし、妊娠中をⅣとした。活度はⅠ→Ⅳと高くなると、生殖活動が活発になることを示す。No. 1, No. 2, No. 5の3個体群の生殖活度Ⅰ—Ⅳに属する個体数の割合を図6に示した。

4. 副腎重量の解析

副腎は捕殺後腎臓とともに取り出し、5%ホルマリン液に1週間以上固定した後直示天秤を使用して、ろ紙で水分をふき取り計量した。副腎左右一对の合計重量と体重または体長(頭胴長)の比をとり下記のような副腎示数を算出した。

$$\text{副腎示数} = \frac{\text{副腎重量} (\text{mg})}{\text{体重} (\text{g})} (\text{雄}), \quad \frac{\text{副腎重量} (\text{mg})}{\text{体長} (\text{cm})} (\text{雌})$$

雄では体重、雌では体長に対して各個体の副腎示数をとってプロットした(図7)。また3個体群における生殖活度別に副腎示数の平均値を算出し、この値に95%信頼限界をつけて図8に示した。

考 察

1. ホームレンジ

ネズミ類のホームレンジについては、多数の研究があるが(HAYNE 1950, BROWN 1962,

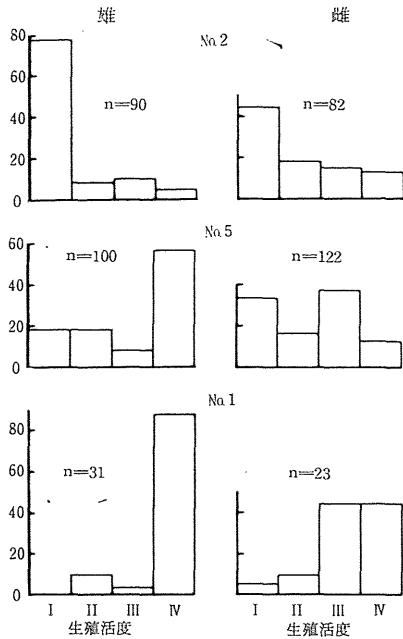


図6 3個体群における生殖活動Ⅰ～Ⅳに属する個体数の比率(%)
No. は個体群番号 n は調査個体数

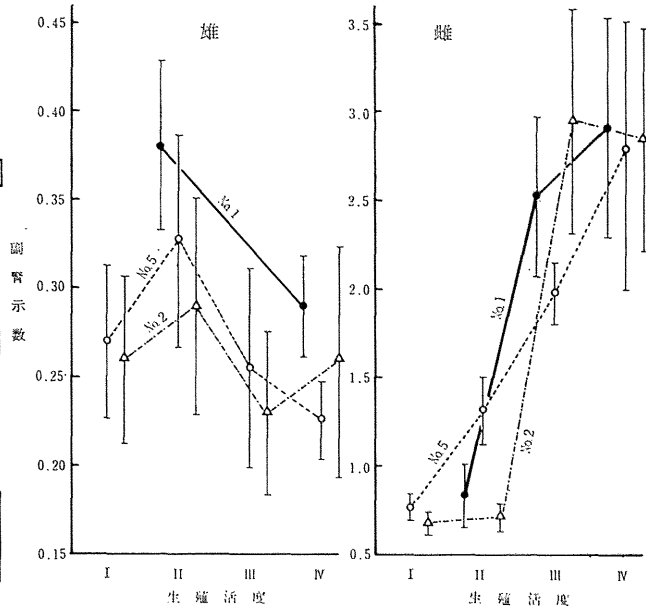


図7 3個体群の生殖活動別副腎示数と95%信頼限界
No. は個体群番号

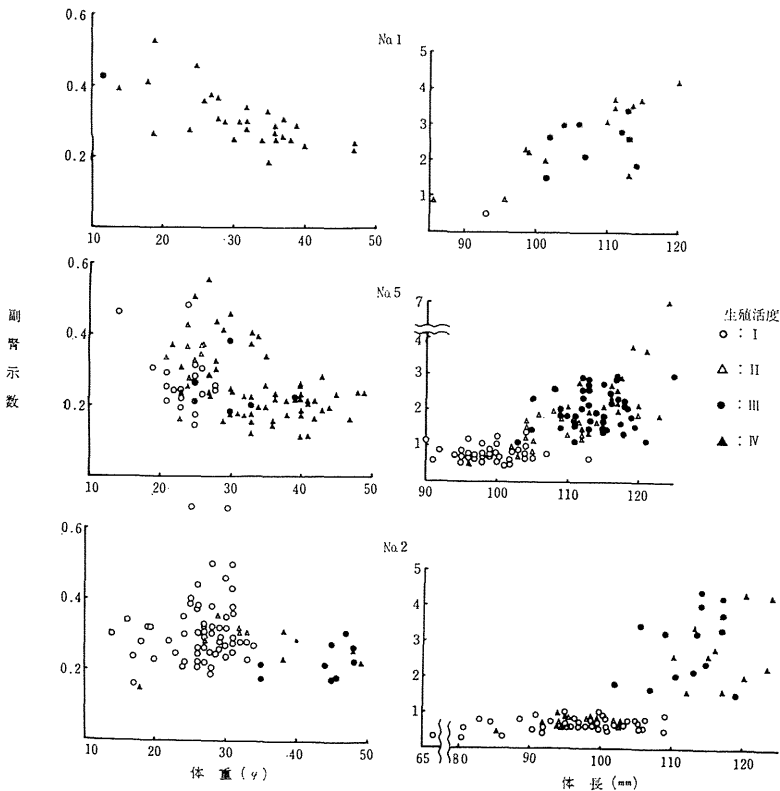


図8 3個体群の副腎示数と体重、体長との関係、
No. は個体群番号

KIKKAWA 1964, SANDERSON 1966, 田中 1967), ホームレンジの実体については不明な点が多い。ホームレンジの生物学的な意味は広い観点から考察しなければならないが、われわれはここではレンジサイズが、生息密度の推定に重大な影響を与えるということを重視して(田中 1967), レンジサイズの実体(真実の値)がいかなるわな間隔(d)でデータをとったら得られるのかということを考察してみる。田中(1967)によれば、レンジサイズの実体は実測レンジ長をもって推定すれば、その実体に近すぎ得ると考えられ、また現在、レンジサイズは生息密度に逆依存して変化することも広く認められている。しかし、KIKKAWA(1964)の成績ではこの傾向はほとんどあらわれていない。彼の実測レンジ長は雄は雌より大きく、冬は夏よりも小さくなる傾向を示したのみで、密度との関係がほとんど現われないのは、おそらく安定回数以上の個体からの平均値をとっていないためでわないかと考えられる。

ここで論議の都合上、実測レンジ長(l)と実体レンジ長とを区別して取扱う。われわれは終局的には実体レンジ長を知ることによって、そのときの生息密度を正確に推定しえんと考えるわけである。

生息密度と実測レンジ長との関係

TANAKA (1966) はエゾヤチネズミの実体レンジ長は密度の変化によって変動し、平常密度レベルの25mから、大発生的密度レベルには18mに減ずることを示したが、ハタネズミでも今回このことがみられた。表2に示したように、平常密度レベルと見られるNo. 1 個体群で、雄約30m、雌約22m(平均値25m)であった。大発生密度レベルと思われるNo. 5 個体群では、雄15m、雌12m(平均値13m)と10~15mほど減少しているとともに、密度が高くなると、 l の個体変異が少なくなり、平均値の標準誤差が小さくなる傾向がある。したがって、これらのことを考慮して、前述したように高密度個体群ではNo. 5の l を、低密度個体群ではNo. 1の l を基礎にして D の計算をした。

わな間隔と実測レンジ長の関係

前述したように、No. 5 個体群で実測レンジ長がわな間隔(d)の小さい調査区Aで小さく、 d の大きいBで大きく、有意の差が認められた。この事実は、 l は d の大小にほとんど影響されないという主張(田中 1967)と一見矛盾している。この点を考察してみる。

l は、2個所以上のわな位置で捕獲された個体について、その2捕点間の最大距離を示すのであるから、行動距離が d より小さかつたり、 d より大きく行動しても他のわなに入らずに、またもとのわなで捕獲されるとこれは l 平均値算出資料から除かれる。実体レンジ長がAで5m、Bで10m以上あれば、 l が与えられる可能性がある。今日一般にネズミはホームレンジ内を均一に行動するとは考えられず、放射性元素を使用して野そを6日間追跡したKAYE(1961)は、巣がむしろレンジのすみの方にあり、その一方の180°方向に頻繁に行動するとしている。したがって、 d よりも遠くまで行動しても $l=0$ mの個体も存在し得るが、理論的には d を小さくして行くと、次第に $l=0$ mの個体は少なくなり、ついには全く存在しなくなると考えられる。

表11にNo. 5 個体群の捕獲回数6回以上の l (0mも含む)の大きさ別割合をあげた。

Aにおいて $l=0$ mの個体がまったくみられないことは、 $d=5$ mに達しない実体レンジ長の個体が存在しなかったと考えられる。即ち、捕獲6回以上ですべての個体が2個所以上のわな位置に達していることは、 d より実体レンジ長の短い個体がないことを意味している。この報告では、 l の安定するのは捕獲回数6回以上としている。この個体群で5回以下に、 l が5m以下の個体があっても、捕獲回数が増加すると表11の割合に近くなると考えられる。

表11 No. 5個体群の実測レンジ長(l)の大きさ別割合(%)

調査区	性	n	$l=0m$	$5m \leq l < 10m$	$10m \leq l < 20m$	$20m \leq l$
A	雄	20	0	25.0	25.0	50.0
	雌	35	0	20.0	68.6	11.4
B	雄	17	23.6	0	35.2	41.2
	雌	27	14.8	0	78.8	7.4

理論的には, No. 5の

Aのように, l が d よりも小さな個体がないと, 非ばくろ個体は存在せず, $d=5m$ ですべての個体がばくろ個体になりえることになる。但し,

捕獲6回以上の個体のみによる。資料は成体のみによる。
 $5m$ 以上行動してもわなに接しないように歩く個体があるならば, 非可捕個体群のうちに入る。 $d=10m$ のBでは $l=10m$ またはそれ以上の個体だけがあらわれている。このことは, 実体レンジ長 $10m$ 以下の個体がある数存在し, 同時にある数の個体は, わなとわなの間に非ばくろ個体として存在する可能性があることを意味する。実際にAで $l=10m$ 以下の個体が雄で25%, 雌で20%存在し, このことを裏付けている。さらにBで $d=5m$ とした第9日に新個体が著しく多く出現したことも(表3)この証拠になる。

表12 No. 5個体群第9日以降の資料のみによる実測レンジ長 $0m$ の個体数とその割合(%) (成体)

調査区	捕獲回数	性	n	2		3		4	
				n	%	n	%	n	%
A	雄	7	29.2	5	23.8	2	10.5		
	雌	11	29.7	8	21.6	6	18.2		
B	雄	11	31.4	8	27.6	3	13.1		
	雌	11	22.0	5	10.7	2	6.1		

ここでA, B両調査区個体群間に実体レンジ長に差があるかどうかの問題となる。Bで第9日以降に $d=5m$ としてAと同じにした。両調査区の第9日以降の3日間に測定した l を比較してみると, $l=0m$ の個体数の割合は表12に示したように両調査区間に大差はないが, Bの雌に $0m$ の比率が小さい傾向がある。また図9に第8日を捕獲第1回として, 第

9日以降に測定した l 平均値とその95%信頼限界を示したが, 両個体群間に有意の差は認められない。したがって両区の個体群間には, 実体レンジ長については差がなかったのであるが, d の差によって表2に示したように l に有意の差が生じたといえる。そして, Bにおける平均値は d 過大のために生じた見かけの値で, Aの値がより実体レンジ長に近いものとみなしえる。つまり, 本種個体群でも, 大発生的密度においては, 実体レンジ長をえるには $d=5m$ とする必要があるということである。

このことは非可捕個体数を最小にするために $d=5m$ が必要であることに対応する。なお,

CHITTY (1937) は, $4.5m$ のような過小な d を用いると, ネズミの行動を邪魔するので, 実体レンジ長を知ることはできないといったが, この資料は安定回数以上の l 平均値を示には不十分であって, われわれの成績の反証にはなりえない。

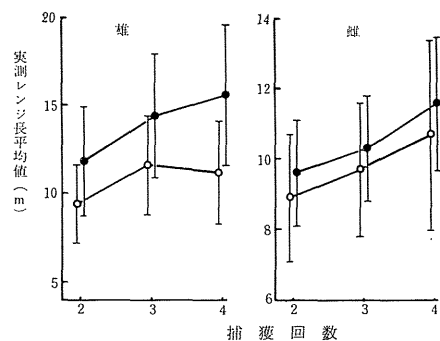


図9 No. 5 個体群の第8日を出発とした第9日以降の実測レンジの捕獲回数ごとの平均値とその95%信頼限界 (成体, 亜成体) ○ : A ● : B

No. 1 個体群では d がそれぞれ5 m, 10mのA, B両調査区間で l に有意の差は認められなかった。この場合 D も低く, l もNo.5よりも著しく大きかった。6回以上の捕獲個体では, $l=0$ mの個体は両区ともに見られず, Aで測定した l は最小で10mであった。

したがって, No.1では両区個体群全員の実体レンジ長が10m以上あり, $d=10$ mであっても, 実体レンジ長が d よりも小さいために無視される個体がほとんどないということができる。

STICKEL (1954) も d を大きくすると l 平均値も大きくなる傾向があることを指摘し, レンジの大きな個体が多数とられ易くなるからであろうと説いている。われわれの結果は, 実体レンジ長の小さい個体は d がこれより大きいと無視されることを明示している。それゆえ実体レンジ長または行動距離を厳密に推定するには, d はある D の個体群のうちの实体レンジ長最小の個体のそれより小さくなっていなければ, 誤りを生ずる可能性がある。このような考察はTANAKA et al (1953, 1958) や KIKKAWA (1964) の行動距離の実体の研究において欠けている。

雌雄間のホームレンジ長

ホームレンジは一般には雄は雌よりも大きいとされ, 生殖活発期にはそれが顕著にあらわれることがある(田中 1967), また生殖活動中の雌は, 巣を中心になわばりを作る傾向があるが, 雄は雌のレンジを包括するように広く行動すると考えられている。No.1, No.5両個体群も生殖期にあり, l は雄で大きく有意の差が認められた。

昼間と夜間の行動差

実際にハタネズミは昼間でもわなにかかることが多い。No. 1 個体群の昼と夜の記号個捕

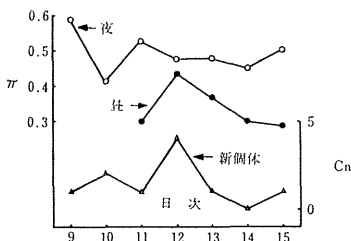


図10 No.1 個体群調査区Bの記号個捕獲率(π_n)の変化と新個体数(C_n)の変動
第12日以降の値はわな数増加後

確率(π_n)の値(図10)の昼間約9時間, 夜間約14時間のわなばくろ時間の差を考慮すると, 昼夜はほとんど差がないといってよい。昼間も活発に活動しており強い夜行性はない。また No. 2 個体群の新個体の捕獲率(p)の昼夜の値の差異もこれを支持している。

同様のことは *Microtus colifolnicus* について PERSON (1960) が報告している。彼は自動写真撮影装置を使用して, ネズミが通路上を行動する回数を調べて, 昼

：夜は775:768で昼夜間に差はないが, 月のない期間は447:524で夜の行動が多く, 月のある期間は逆に338:244で昼間に行動が多いと報じている。

小哺乳類個体群は一般に高密度のさいは, 社会的順位の低い個体が昼間活動する傾向が強いが, No. 2ではあるいはそのためかも知れないが, No.1では平常密度の現象である。本種個体群でかような活動性をもつことは, ほとんど知られていなかった。

2. 生息密度と捕獲率

生息密度(D)とはある時点における単位面積上の定住者の数と定義されるが(田中 1967) 實際上短期間の記号法を実施して, ある個体が定住しているか否かは判定できない。PETRUSEWICZ et al (1962) は1日に何回も見廻り調査をして, これを長期間続行して, 記号個の再捕の時間間隔がある時間以上長いものを非定住者とみなしている。これは人為的要素が入るがある程度妥当である。また, 5~10日間の短い調査期間で1回しかとれない個体や, 調査区の周辺部だけでとえられるものを, 非定住者とするのは必しも正しくない。それは,

捕確率は定住個体によってかなり個体差があること、レンジの一部だけが調査区にかかっているものがあるからである。しかし、侵入個体が比較的外縁部にとられる確率は高いであろう。

われわれの N したがって D の推定は、厳密に非定住者を区別できないから、非定住者もふくめた数とみなすべきであろう。実際問題として、非可捕個体群は推定されてこないの、一般に N の推定は過小評価の傾向があるから、非定住者もふくめた方がよいかも知れない。

ポーランドの学者は最近 I. B. P. に関連して、小哺乳類の個体群研究を活発に行ないつつあるが、一般に d は約 15m で過大であるように思われる。にもかかわらず、非ばくろ個体群のことを問題にしていない。強力わなかけ（これは餌ならしを十分実施して後 1 日当たり見廻り回数を多くすること）によってとりつくせると考えている。また捕確率に対応する可捕率 (trappability) は単位時間（例えば 1 週間）の 1 頭当り捕獲回数、または捕獲間隔時間をもって表現している。このような値は N の推定には役立たない。そして餌ならしを 7 日位長く実施している。これは捕そ能率をあげることに、 $\pi = p$ 条件を作り出すためであろう。しかし、GRODZINSKI et al (1966) は *Clethrionomys* と *Apodemus* で 6 日間の餌ならしを実施しても、なお記号個は新個体よりとられ易いということを、捕そ数累積曲線の比較から結論している。これは餌ならしも $\pi = p$ 条件を作り出すきめ手にはなりえない証拠である。KIKKAWA (1964) も *Clethrionomys* と *Apodemus* で餌ならしによって $\pi = p$ 条件が成立しているとみなしているが、検定の必要があろう。

なお、記号個の捕確率がわな経験回数がましても一定しているか否かについては、PETRUSEWICZ et al (1962) はハツカネズミの可捕率(捕獲回数)は時日の経過につれても殆んど不変である証拠をあげているが、TROJAN et al (1967) は野そ類では一般に可捕率(捕獲間隔時間)は捕獲回数の増大とともに減少していく傾向にあるとしている。われわれの結果は少なくとも、わなかけ期間中には π は一定であり、 π は母集団のうちからある個体ととられる確率を、確率論的には最も正確に表現している。

D の換算に関係のあるホームレンジサイズの推定理論式として ANDZEWSKI et al (1967) は次式を与えている。

$$E(S_n) = r \left\{ 1 - \left(\frac{r-1}{r} \right)^n \right\}$$

但し、 n は捕獲回数、 S_n は n 回までに訪れたわな位置の数、 r はわな位置の数で表わしたホームレンジサイズ。

この式は個体がホームレンジ内のどの位置にもランダム行動するという考えに立っているが、現在この考え方はほとんど成立しない。またこの方法で推定されるサイズはわな間隔に左右されることは境界地帯法(田中 1967)と同様であろう。

最低密度は No. 4 個体群に見られた(表 2)。この時期は雪が溶けて間もなく、越冬個体が生殖活動を開始し、生殖活動は活発である。生殖季節に入って最初の幼体が独立活動を始めるころである。一般にネズミ類の平均寿命は自然条件では一年以下であろうとされているがまだ十分わかっていない(田中 1967, 宮尾他 1966)。さらにハタネズミの生殖季節は。本州中部の高原では春一秋の間であると考えられる(宮尾他 1966)。このような個体群では、秋に生殖が停止して以後は、密度は減少はしても春まで増加はない。したがって年間で春に増加を始める直前が最も密度の低い時期であると考えられ、No. 4 はこのような時期にあたるものである。

No.1個体群は、ほぼ平常密度レベルであろうと思われる。

最高密度は、No.2 個体群が示した。密生しているササは著しく食害され、遠くから見ると全体的に変色し枯死しているようであった。近づくとも多数の孔口や土盛り（大きいもので直径30cm高さ20cm）が見られた。ササの茎は地下5cmぐらいから切られているものが多く、ウド、リュウブなどにも歯跡が認められた。またわなかけ中も、しばしばネズミが活動するのが見られたがこのようなことは、他の調査地では見られなかった。このケースのような異常高密度は異例のもので、おそらく局所的に集中したものであろう。

No.5 個体群もやはり大発生の密度レベルであろうが、エゾヤチネズミやスミスネズミでもこの程度の値はいくつかの報告にも見られる（田中 1967）。No.5 の両調査区の推定密度は、1ha当り176匹と202匹で約10%の差がみられるが、分散が算定しえないので正確な差は不明である。

No.3 個体群も大発生密度レベルらしいが正確にはわからない。しかし、ここでのササの食害の程度はNo.2の場合と似ていた。No.5 個体群ではこれよりやや高密度であるにもかかわらず、密生しているササに著しい食害を認められなかった。また、No.3 の時期が初冬であり生殖が停止してからかなりの時間がたっていることが、体重構成の解析から認められる。

密度の推定を正確に行なうには実体レンジ長に関するばくろ個体群や多重衝突、記号個によるわな侵占効果の問題などがある。ここではわな数を増すことにより潜在個体数が減少した例をあげる。

No.1のBにおいて、第11日に41個のわなをわな位置に1～3個増設し、各わな位置とも常に1個の空わなのあるようにした。結果は図10のように新個体捕獲数（ C_n ）が増加した。しかし、記号個の π_n は夕方だけが増加しただけであった。

No.5のBにおいて第8日に d を10mから5mに変え、 d 、わな数（ T ）ともAと同じにした。表3、図3第9日目にみられるように C_n の増加と π_n の増加が起こり、Aの π_n のレベルに等しくなった。

No.1Bのわな数増加による C_n の増加は低密度時にもかかわらず、特定のわなに、記号個によるわな優占効果が起こっていた結果である。わな数の増加により、あるわな位置では同時に3匹が捕獲されているが、わな位置全体の利用率（捕点数／全わな位置数）は増加していない。 d と l の問題とは別に、このような低密度で実体レンジ長が大きな場合でも、部分的に個体の集中している場所の d を基準にしてわな密度を考慮する必要がある。

No.5 Bで T とわな位置の増加により C_n 、 π_n が増加した。ハタネズミのような第Iわな反応型個体群では、著しいわな優占効果があり、記号個は全わな数を利用しえが、新個体は記号個が残した空わなしか利用できない。第8日には49の中、記号個が35個を占め、14個のわなに新個体3が出現している。そして第9日には、 $T=169$ 個に増加し記号個数63（ M_n の0.87）が捕獲されても、なお106個の空わながあり、これによって新個体15が捕獲されている。これは利用されるわな数の増加によって捕獲率が増すとともに、多重衝突効果もほとんど消失したためであろう。

N 推定に常に考えなければならないことは、最初から調査区にいても捕獲されないもの（非可捕個体）である。これは調査後に除去を行ない、わな優占個体数が減ると新個体として出現すると考えられる。すなわち密度が低くなると活動を増し捕獲されるであろう。しかし、除去を行なうと周囲から侵入する個体が問題となってくる。

No. 5 で両調査区ともほぼ全数を推定したと考えられた第11日より14日まで捕殺除去を行った。この4日間に M_n の93.9%が除去され、新個体41頭が出現した(表3)。除去されなかった M_n は移出や死亡であろう。上記4日間の新個体41頭の捕点をみると著しく外側のわなに集中している。最外列のわなより調査区中心への距離別に分けると、最外列わなより10m以内で37頭(90.3%)、10—20m以内で残りの4頭(9.7%)が捕獲されている。このように新個体の全数が調査区の外側に集中して現われていることは、除去の第1日に84%の M_n が除去されたために生じた低密度地への侵入と推察される。したがって、(1)式によるAの N_w 、(1)式によるBの N_w の推定値は、ほぼ実体をつかんでみるとよい。それゆえAでは $122-88=34$ 、Bでは $116-101=15$ それぞれ侵入したといえる。これらのことから密度の高くなるほど、激しい侵入が予想されるから、除去法では誤りを生じる可能性が大きくなる。この侵入現象は広く認められている(田中 1967)。以上のように、 d が最小の l より小さく、潜在個体が少ない場合、 π の値は0.80を越している。このような場合には、 N に対して T も十分あると考えられる。No. 5 Bの第8日以前のように d も大き過ぎるとわなにぶつかる頻度が少ないので、 $\pi=0.50$ 前後である。ここで注意すべきは第5日以降は、 T は M_n より小さく、しかもその差は次第に増しているにもかかわらず、 π_n は減少していないことから、 M_n 間では多重衝突効果はほとんど増加していないといえる(表3、図3)。 M_n の捕確率、わな密度、潜在個体数などは相互関係があり、 π の値が密度推定の精度のある指標になり得ると考えられる。

3. 生殖活動

本州中部の海拔1400mの白樺湖での年間調査から、ハタネズミの生殖活動は、5—8月であろうと宮尾他(1966)は推論している。1967年の菅平は3月下旬より雪溶けが急に始まり、各所に土が見え始めた。しかし4月中旬にも日影ではまだ雪が残っていた。

No. 4 個体群

No. 4 個体群は生殖活動の活発な時期にあった(図4, 5, 6)。雌雄とも体重6gの幼体が巣の近くで捕獲された雌親と共にいたが、まだ開眼しておらず、親の腹の下に入っていた。雌で最小13gの個体が捕獲されているから、このへんの大きさでようやく独立行動するのであろう。

1967年における本種の飼育観察(金森未発表)によると、幼体の独立の体重の軽い例では10g(生後13日)、11g(生後21日)、14g(生後17日)であった。また幼体の独立の遅いものでは、親の出産が遅れるといつまでも一緒にいる例もある。一般には次の出産日(生後20日)ころ親の巣から独立する例が多い。

No. 4の雄では春に出生して独立したと思われる幼体は見られず、雌では20gを越していても腔の開口が見られない個体があった。このような個体群は、この季節の生殖活動に入り、早いものでようやく第1回目の出産仔の独立が始まるところであり、遅れているものでは、まだ生殖活動に入っていないと考えられる。

最も早く妊娠したと思われる時期を逆算すると、妊娠日数20日、出産から独立までを20日とすれば3月下旬—4月上旬ころとなる。

ハタネズミの生活場所である地下の温度は、1967年の場合前年の降雪と同時にきわめて安定し、地下5cmで $-1.8 \sim -1.5^{\circ}\text{C}$ 、地下25cmで $1.5 \sim 2.8^{\circ}\text{C}$ と雪溶けの3月下旬までほとんど

ど変化しない。そして4月上旬より地温の上昇がみられる。しかし、1966年には3月中旬に地下5cmで $0.5\sim 4.8^{\circ}\text{C}$ 、地下25cmで $1.5\sim 3.0^{\circ}\text{C}$ と地温の上昇が1967年より約10日間早く始まっている。

地下5cmの地温は冬期間積雪と関係が深く、降雪と同時に変化が少なくなり雪溶けと同時に上昇を始めている。1967年の妊娠の開始された時期と地温の上昇の始まったところと一致していたと考えられる。

No. 4 個体群は、越冬を終り生殖活動を開始した時期にあり、若い春生まれの個体加わっていないため、密度も低く、体重24g以上の雄は全員生殖活動に参加しており、妊娠率もNo. 1に次いで高率であった、特に菅平で初めて体重54gの雄が捕獲された。従来のは最高は49gであった(飼育個体では1967年の雄で68gが記録された)。一般に雌より雄の方が大きくなる傾向が認められた(図5, 6)。これはすべてのネズミ類に共通な現象である。なお、高密度時に個体群の平均体重が増す傾向はないと田中(1967)は述べているが、今回の資料はこれについてははっきりしていない。

No. 1, No. 2, No. 5 個体群

No. 1は雌雄とも20g以上の個体は陰開口や睪丸下降を示しており、生殖活動に参加し得る状態であった。妊娠率も47.6%と調査個体群中最も高く、生殖活動は最も活発であったといえる。熊沢(1964)は飼育下で春から夏、野外平地では晩春から夏、晩秋から初春が生殖休止期と考えられると述べている。菅平の気温は最高で 29.5°C であり、地温最高は地下5cmで 23.5°C 、地下25cmで 22.1°C と著しく低く、したがって、夏の生殖休止は認められなかったと推察される。このことは宮尾他(1966)の報告と一致する。

No. 5はNo. 1と同じ時期にありながら、両性とも29gまで陰開口や睪丸下降が見られず、さらに、No. 2では雄34g雌31gまでそれが見られなかった(図4, 5)。また高密度のNo. 5および、最高密度のNo. 2 両個体群は妊娠率も12~13%と低かった。

No. 2はNo. 1より約10日間遅れた時期に調査している。しかし、No. 2は剖検によっても経産雌は体重31g以下のものには見られなかったし、雄の34g以下の個体には睪丸が一度発達した後には縮したと認められるものもなく未発達であった。また雄の35g以上でも、雌の大型個体でも同様であった。したがって、No. 2の生殖不活発は季節おくれのためではなく、明かに密度効果のためと考えられる。

これら3個体群の各生殖活動に属する個体数の割合を比較すると(図6)、No. 1では、活度Ⅰは雄には見られず、雌も5%であり、生殖活度Ⅲ、Ⅳの合計は雌雄とも80%を越す。No. 5では活度Ⅰ、Ⅱの比率がNo. 1より高くなり、No. 2では生殖活度Ⅰの比率が最大になる。

かように生殖力が密度によって調節される現象は、密度が高くなると、(1)生殖活動に参加する(または性成熟に達する)生理的日齢(体重を示標とする)が遅れてくる。(2)妊娠率は低下する(No. 2とNo. 5とは余り差はない)、また(3)生殖活度は明かに低下する($\text{No. 1} > \text{No. 5} > \text{No. 2}$)ということが出来る。しかし、1腹胎児数には特別の傾向は見られなかった。このような調節現象はネズミ類に一般的に認められ、個体群動態における重要な課題である(田中 1967)。

体重ヒストグラムによると(図4, 5)、No. 1では雄35g、雌25gにモードがあるが、No. 2では雄28g、雌27gにあり、体重生長が劣っているようである。しかし、No. 5につい

てはその傾向はみられない。No. 5はNo. 2とは相異なる体重構成を示し、雄で38—42g、雌で30—37gの階級に多数の個体が含まれるが、No. 2ではこの階級に属する個体数が少なく、それを境として双峯型の体重分布が示され、大きい山は越冬個体、小さい山は当年個体ではなかろうか。

No. 3 個体群

これは生殖参加個体を全く含まず、資料は少ないが生殖活動はほとんど停止しているといえる。さらに22g以下の個体は捕獲されなかった。この個体群は密度も高い方であるから、密度効果もあったであろうが、生殖休止季節に入ったために生殖がほとんど停止しているといえよう。熊沢（1964）、渡辺（1962）によると飼育下で生後20日前後から毛変りが始まり、40—50日で亜成体になり、20gに達するのに35日を要するという。No. 3は生殖季節最後の出生幼体の独立後、かなりの時間がたっているであろう。

熊沢（1964）は性成熟は生殖休止期が来ると遅延して次の生殖期になって成熟し、また体重は生殖休止期に減少し、その後体重が増加して外見的性成熟が認められるという。また宮尾他（1966）は白樺湖のハタネズミについて、10月になると体重45g以上の大型の個体は消失し、20g以下の幼体も捕獲されず中程度の個体のみから構成されるようになる。そして同じ状態が越冬後まで続くとしている。また同様のことを桑畑（1962）がエゾヤチネズミで報告している。

以上のことから、No. 3はNo. 2のような体重構成を示す個体群が生長が進み、生殖が停止し、大きな個体が消失しつつある状態と考えられる。

本種の自然個体群を体重を目安として幼体、亜成体、成体に識別することは個体群の性格を比較分析するために便利である。生殖休止季節に入ったNo. 4を除いて、他の4個体群は生息密度のいかんによって、外部性徴による生殖能をもち得ると考えられる（生殖参加）個体の最小体重間に著しい差が見られるが、最小体重はNo. 1の20g（雄）、17g（雌）である。しかし、No. 1で20g以上は両性ともほぼ全個体が成体（性成熟個体）と見てよいであろう。したがって、全個体群とも20g以上を性的に成熟し得る可能性を持つ個体として一応成体とした。また飼育試験や捕獲個体の毛皮色調から判断して15g以下を幼体とみなしえる。したがって、本報告では次の体重基準を両性に適用することにした。

幼体	亜成体	成体
≤15g	16g～20g	20g ≤

田中（1967）はスミスネズミ、ドブネズミにもこれとほぼ同様な識別方法を適用している。

4. 副腎重量解析

少なくともあるネズミ類では、副腎重量は雌と雄とでは生殖活動の変化により異なる変化をなし、副腎重量は雄では生殖活動が増すと減少し、雌では活動が増すと増大することが知られており（TANAKA 1962）、田中（1967）はスミスネズミで副腎示数を使ってこれを肯定する結果を得た。

これと同じ副腎示数を測定したNo. 1、No. 2、No. 5の3個体群でも同じ結果が得られた。雌においてはどの個体群も体長を増すにつれて示数は増加傾向にある（図7）。これらのデータを生殖活動別に分けると、各グループの生長による回帰はほとんど無視できるのでそれぞれの平均値を出すと（図8）、活度ⅡとⅢの間に著しい増加がみられ有意差が認められた。

しかし、活度ⅢとⅣの間にはどの個体群でも有意の差はなかった。また D の異なる個体群間では、活度ⅡでNo. 5 の示数が他の2者の値より有意に大きく、活度ⅢでNo. 5 がNo. 2 より有意に小さかったほかは有意差がなかった。図8より容易にわかるように、この3個体群間では、 D の上昇につれて副腎示数が増大するという関係は全く認められない。したがって、CHRISTIAN の社会ストレス説（田中 1967）を支持するような証拠は全くないといえる。ただ明かなことは、示数は生殖活度と深い関係があり、どの個体群でも、活度Ⅲ、Ⅳ、即ち、黄体の発達している個体や妊娠中のものが著しく大きかったことである。

雄では、体重を増すにつれて示数は減ずる傾向が幾分あり（図7）、各生殖活度グループの示数平均値は活度Ⅱでいづれも大きい傾向が見られたが、活度Ⅰと有意差はない（図8）。No. 1、No. 5 両個体群では活度ⅡとⅣで有意の差が見られ、活度Ⅳで小さかった。No. 2 では活度間に有意の差は全くない。また、各個体群間の示数を比較すると、CHRISTIAN 説とは逆にNo. 1 の値が、むしろNo. 2、No. 5 よりもまさっている傾向が明かである。したがって、雄のデータも社会的ストレス説を支持しない。特にNo. 2は局所的であろうが異常な高密度が算定され、生殖力は最低の状態であったが、副腎はNo. 5 の程度であり、ストレス現象による副腎の肥大はおきていない。生殖力の抑制は高密度による競争の激化の直接影響によるものであろう。またハタネズミはスミスネズミ（田中1967）よりも副腎反応をおこしにくい種であるのかもしれない。

結 論

(1) 実測レンジ長を測量したホームレンジサイズの実体は生息密度が高くなると縮小することが認められた。平常密度レベル（1 ha当り50）では雄30m、雌22m（平均25m）が、大発生的密度レベル（1 ha当り200）には雄15m、雌12m（平均13m）になった。

(2) 個体数およびホームレンジサイズ実体を記号法で推定して生息密度の真価をえるためには、わな間隔5mのわな密度が必要である。これを10mにすると、存在しても標本抽出（わなかけ）の対象になりえない個体（非可捕個体）数が多くあって、直線回帰センサス式では全数を推定することは困難であった。後者のケースには、われわれがすでに提案した曲線回帰センサスを適用して全数を推定した。

(3) わな間隔10mにすると、それより小さいレンジ長をもつ個体が存在すると、これらは無視されてデーターに入らないので、実測レンジ長は過大評価の傾向が生ずる。5m間隔は過小であって、ネズミの自然行動を阻害するという恐れはほとんどない。生殖季節には雄のレンジ長は雌より有意に大であった。

(4) 調査5個体群のうちには、春の生殖開始直後の低密度のもの、晩夏の平常密度のものと大発生的密度の2個体群があったが、その1つでは900/haの異常高密度が算定された。おそらくこれは局所的な集中個体群であろう。その他、初冬の生殖休止期にある高密度らしいものがあった。

(5) 生殖季節にあった晩夏の3個体群には密度による生殖力の調節現象が認められた。高密度のもののほど生殖活度は明かに下降し、生殖に参加する（または性成熟に達する）生理的日齢（体重を示標とする）がおくれ、妊娠率も減少傾向を示したが、1腹胎児数が減少する傾向はなかった。

(6)上記の3個体群の副腎解析によると、われわれのデータはCHRISTIANの社会的ストレス説を全く支持しないのみならず、逆に雄に関する限り平常密度の個体群の副腎が最大の傾向が見られた。

引用文献

- ANDRZEJEWSKI, R., K. PETRUSEWICZ & J. WASZKIEWICZ-GLIWICZ (1967): The trappability of *Clethrionomys glareolus* and other ecological parameters obtained by the CMR capture method. *Ekologia Polska*, Ser. A. 15: 709—725
- 青木文一郎 (1926): 名古屋市及びその郊外に棲息するネズミの観察, 動物学雑誌, [38]: 341—346
- BROWN, L. E. (1962): Home range in small mammal Communities. *Survey of Biological Progress*, 4: 131—179
- CHITTY (1937): Aringing technique for small mammals. *J. Anim. Ecol.*, [6]: 36—53
- GRODZINSKI, W., Z. Pucek & L. RYSZKOWSKI (1966): Estimation of rodent numbers by means of prebaiting and intensive removal. *Acta Theriologica*, 11: 297—314
- 林一六 (1967): 菅平地方における植物遷移の研究(1)。菅平高原生物実験所研究報告, No. 1: 1—18
- HAYNE, D. W. (1950): Apparent home range of *Microtus* in relation to distance between traps. *J. Mamm.*, [31]: 26—69
- 川村麟也・池田嘉平 (1935): 恙虫病発生原野におけるハタネズミの生態観察, 動物学雑誌, [47]: 90—101
- KAYE, S. V. (1961): Movements of harvest mice traced with gold-198. *J. Mamm.*, [42]: 323—337
- KIKUKAWA, J. (1964): Movement, activity and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland. *J. Anim. Ecol.*, [33]: 259—299
- 岸田久吉 (1935): 菅平のハタネズミ, 動物学雑誌, [47]: 794
- 熊沢誠義 (1964): ハタネズミの成長, 哺乳類科学, No. 7: 26
- 桑畑勤 (1962): エゾヤチネズミ個体群の変動に関する研究(1), 林業試験場研究報告, No. 143: 15—38
- 宮尾嶺雄・金森正臣 (1964): 菅平高原のネズミおよび食虫類, 菅平その自然と人文: 73—76
- ・両角源美・両角徹郎 (1966): 本州八ヶ岳のネズミおよび食虫類, 第6報, 動物学雑誌, [75]: 98—102
- PEARSON O. P. (1960): Habits of *Microtus Californicus* revealed by automatic photographic records. *Ecol. Monogr.* [30]: 231—249
- PETRUSEWICZ, K. & R. ANDRZEJEWSKI (1962): Natural history of a freelifving population of house mice with peculiar reference to groupings within population. *Ekologia Polska*, Ser. A, [10]: 85—122
- SANDERSON, G. C. (1966): A study of mammal Movement—a review. *J. Wildlife. Manag.*, [30]: 215—255
- 清水三雄 (1942): 高原産鼠 (*Rattus* 属) の骨の相対成長に就いて, 動物学雑誌, [54]: 100—107
- STICKEL, L. F. (1954): A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *J. Mamm.*, [33]: 1—15
- TANAKA, R. (1953): A population of the Japanese field vole infested with tsutugamushi disease. *J. Mamm.* [34]: 345—352
- (1966): A possible discrepancy between the exposed and whole population depending on range size and trap-spacing in vole population. *Res. Popul. Ecol.*, [9]: 26—34

- 田中亮 (1967) : ネズミの生態, 古今書院, (東京)
- ・宇田川龍男 (1954) : 野その駆除に関する研究 (第3報) 毒餌撒布によるハタネズミ自然個体群減少率の研究, 林業試験場研究報告, No. 67 : 81—92
- TANAKA, R., H. SUGIYAMA & S. TERAMURA (1958) : A clumped distribution of trombiculid mites viewed from the true home range of host voles. 衛生動物, [9] : 28—32
- TANAKA, R. & M. KANAMORI (1967) : New regression formula to estimate the whole population for recapture-addicted small mammals. Res. Popul. Ecol. [9] : 83—94
- TROJAN, P. & B. WOJCIECHOWSKA (1967) : The reaction of small rodents to a new object and estimate of population numbers. Ekologica Polska, Ser. A [15] : 727—736
- 宇田川龍男 (1963) : テロドリンの点状散布による野ネズミ駆除試験, 日本林学会誌, [45] : 39—42
- ・水野武雄・関勝 (1958) 野そ駆除に関する研究 (第4報) 二, 三殺そ剤の野外試験, 林業試験場研究報告, No. 105 : 1—10
- 上田明一他9名 (1966) : エゾヤチネズミの研究史, 林業試験場研究報告, No. 191 : 1—100
- 渡近菊治 (1937) : 野そ及び野そチフス菌に関する研究, 茨城農業試験場臨時報告, No. 2 : 1—174
- (1962) : 作物保護学的見地より見た鼠の分類および生態に関する研究, 宮城県立農業試験場報告, No. 31 : 1—106

Summary

Since August 1966, we have set about a field work to disclose population dynamics in the vole, *Microtus montebelli*, on the mountain grasslands at Sugadaira and its nearby areas situated in the central region of Honshu; the results of research of population ecology performed on five populations by the late summer of 1967 are informed in this article.

(1) The real (not apparent or trap-revealed) size of home ranges expressed in terms of observed range length (STICKEL 1954) has reliably proved to diminish with rise of population density in such a measure as 30m for males and 22m for females (25m on the average) at ordinary density level (50 per ha) turn to 15m for males and 12m for females (13m on the average) at outbreaking density level (200).

(2) Without using the grid design of 5m trap-spacing, it was impossible to accomplish estimation of the whole size of populations and the true size of home ranges, hence reliable population densities derived from those, by means of the mark-and-release method; under the design of 10m spacing, no small number of untrappable animals, failing to be objects of trapping sampling, occurred among the population on the study plot, so that its whole size was difficult to assess by the use of the regression census formula in routine form, but the awkward data could be analyzed satisfactory by our formula in curvilinear regression published just previously (TANAKA & KANAMORI 1967).

(3) We have demonstrated that when the 10m spacing is used, the observed range length may be overestimated by reason of the fact that the range data of animals, whose range is less than 10m in length, are discarded or ignored and that

the apprehension that the 5m spacing is so close as to disturb natural movement of animals, as pointed out by CHITTY(1937), is scarcely feasible. Males' range length was significantly larger than females' in breeding seasons.

(4) Among the five treated populations, a low-density one was immediately after the start of breeding in spring, the first of three late-summer ones was at ordinary density level (50) and the second and third were at outbreaking density levels (200 or more); the third showing an extraordinarily high density estimate (900) was possibly a locally aggregated group, and another one was in quite a non-breeding status of off season.

(5) There was recognized the phenomenon of fecundity-regulation by density in the late-summer populations at different density levels in that along with rise of densities, the reproductive activity increasingly descended, the physiological age (in terms of body weight) to attain sexual maturity inclined to be delayed, and the pregnancy rate tended to decline, but the average litter size did not show such a trend.

(6) The statistical analysis of adrenal weights in the late-summer populations has not produced any proof in favour of the social stress theory of CHRISTIAN, but on the contrary the fact that the ordinary-density one tends to have the largest adrenal weight, so far as male values are concerned, among them was found out.

(金森正臣：東京教育大学理学部付属菅平高原生物実験所：Sugadaira Biologicol Laboratory of Tokyo Kyoiku University)

(田中 亮：高知女子大学動物学研究室：Zoological Laboratory, Kôchi Women's University)