エゾヤチネズミ個体群の変動に関する研究(1)

漸進的大発生の一過程の分析

桑　畑　　勤[1]

1. はじめに

北海道ではエゾヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (THOMAS) による造林木の大被害が，しばしば発生してきたが，その被害防除の研究は，現在，大発生の予察に集中しつつある。北方産契歯類の個体数変動は，はげしいうえに，その周期性が認められるものがある(伊藤，1959)。北海道のエゾヤチネズミによる林木激害についても6年周期(井上，1947)，あるいは4年周期（田中，1960）が示唆されたことがあるが，最近の大発生には周期説をもつて説明できない点が多い。

現在，“大発生”の正確な予報をするために必要な研究方向は，まず個体群の変動に関する，いろいろの法則をつかむことである。

個体群の変動は，基本的には出生と死亡の関係で説明され，1）出生が死亡より大きいとき，2）出生と死亡が等しいとき，3）出生が死亡より小さいとき，の3つの場合によつて個体群の変動方向が異なる。しかし，今日，エゾヤチネズミ個体群の出生と死亡に影響をあたえ，これらの関係を変化させる具体的諸条件が，十分明らかになつていないために，その変動を予報することは，非常に困難である。

エゾヤチネズミの個体について，その繁殖活動と死亡に影響する諸条件は，親の性質と栄養，受精後の胎児時代の生活，出生後の生活などをふくめて，非常に広範囲にわたる。木下（1928）は，野生のエゾヤチネズミを飼育し，個体の成長，発育，寿命，雌の生産力について報告しているが，雄の繁殖活動についての知見は乏しく，また新個体が，外的条件の作用をうけながら，個体群の構成員として，どのように成長し，発育していくかという面の研究は欠けていた。京都大学理学部動物学教室徳田御稔博士は，エゾヤチネズミの生活を明らかにするためには，雄の睾丸の季節的変化が一つの重要な指標になることを，著者に指摘して下さつた。

この研究は，エゾヤチネズミ個体群の発展段階における雄の生殖器官の変化を追求し，個体群における出生と死亡の関係の一部を明らかにしようとするものである。著者が，この研究をはじめた当時，当野鼠研究室に勤務されていた木下栄次郎博士は，筆者の研究に指導と激励を与えられた。徳田，木下両博士に深く感謝する。

また，この研究を理解され，長年月にわたつて研究の指導と助言をくださつた，前保護部長の井上元則博士，野鼠研究室長の上田明一博士ならびに室員一同に深く感謝する。とくに，室員の星野泰教氏からは，野ネズミの採集に非常な援助を受けた。また，北海道大学農学部太田嘉四夫博士には，この報告のとりまとめにあたり，おおくの忠言をいただいた。ここに厚く感謝する。

（1） 北海道支場保護部野鼠研究室員

2. 調査および測定方法

札幌市近郊の野幌国有林には，数種の野ネズミがすみ，野鼠研究室はこれまで，おおくの研究をここでおこなつてきた（木下ら；1953，桑畑；1955，木下・前田；1961)。この研究のための調査地としては，野幌国有林のなかで，最もエゾヤチネズミの生息密度の高い地域が選定された。調査は1957年11月から開始され，1961年5月までで一応打ちきられた。

調査時期は3月，4月，5月，6月，8月，9月，10月，11月の各初旬が原則とされ，年による比較のうえで時期のずれがおこらないように考慮された。ただし，調査の具体的な状況によつては，原則と若干ちがつたときもあつた。上記の調査時期の季節区分は，つぎのとおりである。すなわち，3月は積雪がまだ1*m*ほどあるが，4月は融雪時期で，これから5月にかけて春である。6月は初夏，7月，8月は盛夏，9月，10月は秋，11月はまだ積雪がないが初冬である（太田ら；1959)。

第1表　ワナかけの方法
Trapping methods.

月 Month	ワナかけの仕方 The trapping methods	使用ワナ数 Number of use traps	ワナかけ面積 Trapping area
March	Special method	60	1/2 *ha*
April		60	
May		60	
June	Random method	100	1/2 *ha*
August		100	
September		100	
October		100	
November		100	
December	Special method	60	1/2 *ha*

野ネズミの採集は1/2 *ha*を1単位面積として，4日間の捕獲作業により，その面積内の野ネズミが，ほとんど取りつくせるように，ワナの配置間隔をたえず調節しておこなつた。第1表のなかにある Special method とは，倒木，根株などに集中的にワナかけする方法であり，Random method とは，10 *m*間隔格子状にワナかけする方法である。なお，一度採集に使用した地域は取りつくしのために，野ネズミ個体群の組成や個体数に混乱を与えるものと考え，次の採集まで少なくとも1年の間隔をおいた。

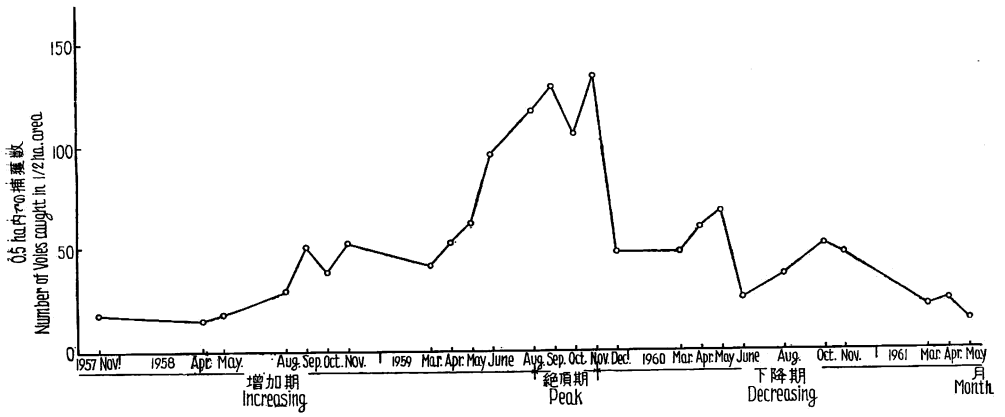
採集した野ネズミは体重と体長とを測定し，その後，全採集個体を剖検して生殖器官の状態を調査した。雄については，睾丸，貯精嚢，副腎を10％ホルマリン液で固定したあと，トーションバランスで，それらの重量を測定した。

3. 個体群の変動

北海道におけるエゾヤチネズミの大発生は井上（1947）により造林地に発生した被害面積の大きさから推定され，被害は6年ごとにおきていたとのべられた。しかし，その後のエゾヤチネズミの大発生は，かならずしも規則的に6年周期で発生していない。最近，田中（1960a）は1959年の野鼠の大発生の様相と周期性の問題を考察するなかで，太田（1959a）が整理した資料をもとに，エゾヤチネズミの周期を計算し，年間隔平均が4.3年であるとした。

エゾヤチネズミの大発生について，数年前に北海道野鼠研究グループの間で論議され，エゾヤチネズミの増殖についての研究の不十分さが指摘された（北海道野鼠研究グループ；1956)。

その後，太田（1960）は，エゾヤチネズミがある1つの繁殖期に，突然に大発生するものでなく，2～



第1図　エゾヤチネズミ個体群の変動
Fructuation of the number in the vole (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*) population.

3回まえの繁殖から，すでにその徴候がみられ，個体群がしだいに蓄積するなかで大発生がおこるという仮説を，SCHWERDTFEGER の漸進的大発生（Gradation）説を引用して説明している。動物個体群にみられる大発生のすべてが，漸進的大発生の形式（上昇期，絶頂期，下降期）をとるかどうか疑わしいが，エゾヤチネズミ個体群では，第1図のとおり漸進的大発生の形式で変動することが実証された。

第1図には，1957年11月から1961年5月までの，エゾヤチネズミ個体群の変動が示されている。この間，1959年には全道的な大発生がみられたのである。1957年11月よりまえのエゾヤチネズミの状態が，どうであつたかわからないが，一応，1957年11月から1959年6月までを，個体数の上昇期であるとした。その絶頂期は1959年8月から11月までであり，下降期は，いまのところ1959年12月から1961年5月までとした。

個体群の変動に関する基本的な原因は，出生と死亡の関係である。現在，エゾヤチネズミの出生について，個体群の変動に影響する要因として，一般的に論議されているおもなものは，1腹の胎児数，分娩回数，発育期間，妊娠期間など，雌についての変化だけである。

第2表　エゾヤチネズミの黄体と胎児の数
Number of corpora lutea and embryos in voles.

月 Month	1958		1959		1960	
	黄体 Corpora lutea	胎児 Embryos	黄体 Corpora lutea	胎児 Embryos	黄体 Corpora lutea	胎児 Embryos
May		4.9	7.1	6.6	5.4	4.2
June			4.9	4.8	6.0	5.7
August	6.1	5.0				
September	6.5	5.9				
October I	7.8	5.0	6.5	5.0	5.9	5.3
〃 II			5.1	5.0		
〃 III	5.5	5.5				
平均数 Mean numbers	6.5	5.3	5.9	5.3	5.8	5.1

1腹の胎児数は第2表にみられるように，野幌国有林では，数の上昇期，絶頂期，下降期の，それぞれの間に大きな差がみられず，どんな生活条件のもとでも，ほぼ一定の胎児数になつている。したがつて，野幌の場合は1腹の胎児数の変動は偶然的なものであり，これが大発生の条件を作りだす可能性は，非常に小さいものであると考えられる。

しかし，太田・藤倉（1959）の釧路原野のパイロット・フオレストの調査で，1959年春の繁殖期に，1腹の胎児数が平均7であることが記録され，太田（1960）は，これがとくに高かつたことを重視し，胎児数の変化の重要性をのべているが，筆者は，1腹の胎児数や妊娠期間の変化が，個体群の変動におよぼす影響は比較的小さい要因とみてさしつかえない問題であると考える。しかし，分娩回数や発育速度は，1腹の胎児数や妊娠期間の変化とちがつて，非常に外的諸条件に影響されやすいものであると考えられるから，これらは個体群の変動において，とくに重視しなければならない問題であろう。

個体群の変動について分析する場合，一般的には，その生産機構の土台である雌の生産状態がとりあげられ，研究の対象になつている。しかし，雌の生殖生理の機構は，雄よりも複雑であるため，筆者は繁殖と外的諸条件との関係をしるために，雌の生殖器官を用いるのは不適当であると考えた。それゆえに，主として雄の成長と発育を中心に個体群の変動を，まず分析することに意義あると認めたのである。

4. 睾丸重量の季節変化

エゾヤチネズミの繁殖は，季節により旺盛なときと，そうでないときがある。木下（1928）は飼育実験によつて，エゾヤチネズミの繁殖と季節の関係をしらべ，12月をのぞいたすべての月で繁殖がおこなわれ，3月から6月までと9月から10月まで，すなわち春と秋に妊娠頻度が高く，5月にその最高の頻度を示すことを報告した。

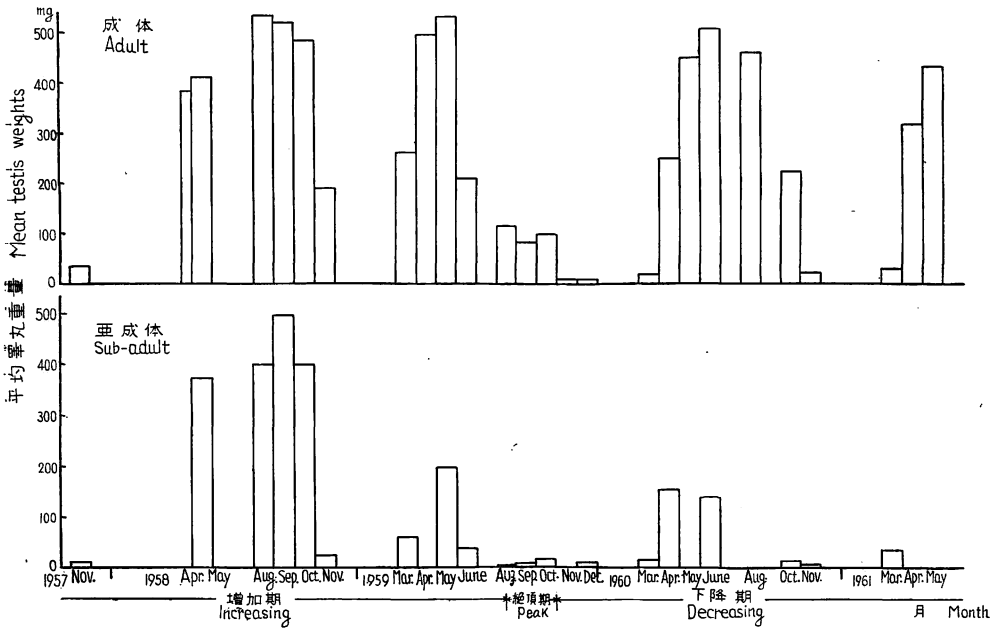
また，井上（1949）は，全道各地域から集めたエゾヤチネズミをしらべ，やはり春と秋の2回の繁殖期のあることを報告した。

自然個体群中には飼育個体群とちがい，冬期間には繁殖のみられないのが普通である。しかし，木下（1957）は，札幌競馬場の牧草地では年間をつうじて，かれの飼育実験におけるとほとんどおなじような繁殖があつたことを報告し注目された。半自然条件の囲いのなかの飼育実験で（前田；1957），あるいは単独飼育箱による実験（芳賀；1954a，桑畑；1962）によつて，冬期間のきびしい気候条件のもとでも，人為的に餌づけしたときは繁殖がおこなわれることが実証された。

第2図には各月に採集されたエゾヤチネズミの雄について，第3表に示された幼体，亜成体，成体の区分により，それぞれの平均睾丸重量の季節変化が示されている。第2図のなかで，幼体の季節変化が省略されている理由は，幼体の出現がない月がおおく，資料が断片的で意味づけが困難なためである。第1図に示した数の変動区分——上昇期，絶頂期，下降期——を第2図にも適用すると，いくつかの重要な問題を指摘することができる。

第1は，上昇期に亜成体の発育がとくに促進されているのがみられることである。1958年4月，5月から10月までの亜成体における平均睾丸重量は，ほかの年の各月と比較して，明らかにちがつた発達をしていることがわかる。この事実は，エゾヤチネズミ個体群の変動を分析するうえでの第1の重要な内容をもつものと考える。

第2は，絶頂期に成体の平均睾丸重量に，いちじるしい変化がおきたのがみられたことである。絶頂期



第2図　睾丸重量の季節的変化
Seasonal change of the mean testis weights in the vole.

第3表　体長を基礎とした年齢基準
Criteria of age based on the body length.

提案者 Authority	幼体 Juvenile	亜成体 Sub-adult	成体 Adult
Ôta, Takatsu, Abe, (1959)	＜ 100 *mm*	100～109 *mm*	109 *mm* ＜
Kuwahata	＜ 95 *mm*	95～105 *mm*	105 *mm* ＜

は 1959 年8月から 11 月までであるが，成体の平均睾丸重量は6月から減少しはじめ，8月にはさらに大きく減少する。5月から 10 月までは，エゾヤチネズミの繁殖期であるにもかかわらず，なぜ，この絶頂期には6月から成体の平均睾丸重量に減少がおきたか？　この問題はエゾヤチネズミ個体群の変動を分析するうえでの，第2の重要な内容をもつている。

第3は，上昇期における春の繁殖開始と秋の繁殖休止の時期に関するものである。1959 年3月と4月の場合，成体の平均睾丸重量は，1960 年，1961 年のそれらの月と比較してみて，睾丸重量にいちじるしいちがいがある。これはあとで明らかになるが，春の繁殖開始が早くからおこなわれたことを意味するものである（上田・桑畑・前田；1959）。また，上昇期の 1958 年 10 月の成体，亜成体の平均睾丸重量と，下降期の 1960 年 10 月のそれらを比較してみると，1960 年の平均睾丸重量は，その時すでに小さくなり，繁殖休止に近づいていることがわかる。このように繁殖期間の長短は，エゾヤチネズミ個体群の変動を分析するうえでの，第3の重要な内容をもつていると考える。

5．個体群密度と副腎重量との関係

動物個体群の周期的変動について，Christian (1950) は，Selye のストレス学説をとり入れることに

よつて，絶頂期のあとにおきる個体群の崩壊現象を説明できるものと考え，実験的に過剰密度による社会的関係の悪化による脳下垂体——副腎皮質系の生理的変化を追求した。

すなわち，一定の大きさの飼育箱に，幾段階かの密度をもつ個体群を作り，密度が増加すると，これにともない副腎重量と生殖器官の重量に変化がおきることを証明した。副腎重量は密度の増加にともない，たしかな増加を示した。睾丸と貯精嚢の重量は密度が増加すると減少する傾向がうかがわれた（Christian; 1955 a, b)。

Louch (1956) はアメリカ産ハタネズミ *Microtus pennsylvanicus* を材料に，大きい室内で野ネズミを放し飼いにし，自由に増殖できる条件で個体群の変動と副腎皮質の関係を調査した。好エオジン性白血球の調査により，個体群が非常に大きくなつたとき，明らかにストレスが生体におきていることを認めることができた。

さらに，ストレス学説は自然における個体群にまで拡大され，研究がおこなわれた。

Christian & Davis (1956) は，Baltimore 市内に生活するドブネズミ *Rattus norvegicus* 個体群の，いろいろな密度段階にある副腎重量を測定し，仮定された個体群の5つの成長段階と，その副腎重量とをむすびつけ，個体群の成長にともなう社会的圧力が低密度の段階から高密度の段階に増大するにつれ副腎重量も増加することが確かめられた。

このように，Christian らによつてなされた実験および自然個体群での一連の研究は，個体群密度が増大するときに，食物の不足や寒さなどの外的要因の作用だけでなく，個体群の内部における種内闘争にもとづく社会的圧力が，ストレッサーとして働くという結論をみちびいた。

わが国では，田中 (1960) が，やはり Christian, Davis とおなじように，副腎重量と生殖活動の変化をいろいろな密度段階で生活するドブネズミ個体群で調査し，密度が高くなれば社会的圧力も大きくなり，副腎重量も圧力に平行して増大するとのべた。しかし，社会的圧力の高い個体群と，低い個体群との間には，生殖力に差はみられず，副腎重量の増大は，生殖活動の活発化によつても引きおこされることが明らかにされた。

第4表はエゾヤチネズミ個体群における副腎重量を月別に示したものである。Christian & Davis (1955) が Baltimore のドブネズミ個体群において，副腎重量が体長に対し対数的直線関係で増加することを示した。エゾヤチネズミ個体群における副腎重量は，体長との相関で Baltimore のドブネズミとおなじような関係にあると認めることが困難であるが，発育の段階において生理的条件が，いろいろ異なつてくることを考え，第3表に示した基準にしたがい，成体，亜成体，幼体の各区分について副腎重量の平均値をもとめた。

成体における副腎重量をみると，個体数の極大である絶頂期には，副腎重量は小さく，これが下降期の一部にも引きつがれている。副腎重量の大きいときは，むしろ数の上昇期であることが注目される。この現象は，とくに成体だけにあらわれた傾向で，亜成体においてはあまり明らかでないが，絶頂期は，やはり副腎重量の小さいことが認められる。幼体においては資料が断片的であり，その傾向は明らかでない。このように，野幌国有林におけるエゾヤチネズミの調査では，Christian, Davis, 田中らがドブネズミ個体群でみた密度と副腎重量との間の一定の傾向は認められなかつた。

筆者は野幌国有林において，1957年から定期的に，さまざまな生活条件のもとでのエゾヤチネズミ個体群の副腎を調査している。したがつて，検討すべき資料も相当あるので，ストレッサーとしての社会的圧

第4表 雄における平均副腎重量
Mean paired adrenal weights in male voles.

個体群の成長段階 Stage of population growths	月 Month	成体 Adult		亜成体 Sub-adult		幼体 Juvenile	
		調査数 No.	副腎 Adrenals	調査数 No.	副腎 Adrenals	調査数 No.	副腎 Adrenals
			mg		*mg*		*mg*
増加期 Increasing	'57 Nov.	5	7.9	10	7.7	5	6.8
	'58 Apr.	5	9.0				
	May	12	10.8	2	10.8		
	Aug.	12	10.2	1	5.8	1	4.8
	Sep.	22	10.0	5	8.6		
	Oct.	3	9.4	2	7.2	2	7.4
	Nov.	4	9.6	17	8.6	6	6.1
	'59 Mar.	24	9.5	2	7.9		
	Apr.	34	10.0				
	May	30	12.5	5	10.2	3	4.9
	June	26	9.8	11	10.8	8	7.3
絶頂期 Peak	Aug.	41	6.8	15	5.6		
	Sep.	51	6.9	14	6.0	2	7.0
	Oct.	29	5.9	16	5.3		
	Nov.	58	5.5	5	5.9		
下降期 Decreasing	Dec.	17	6.2	6	7.7		
	'60 Mar.	18	5.4	3	5.1		
	Apr. 1	31	7.5				
	Apr. 1	28	8.3	1	9.0		
	May	34	9.5				
	June	10	9.3	2	7.0		
	Aug.	19	7.9			2	5.7
	Oct.	17	9.5	5	10.0	3	5.2
	Nov.	13	9.2	12	7.1	2	10.0

力についての考察は別の機会にしたい。

6. 雄の性的成熟過程

ネズミ類の性的成熟は，食物，温度，光など，さまざまの外的諸条件に影響をうける。それらの影響については，マウスやラットなどの実験小動物を用いて，ばらばらにされた個々の条件のもとで実験されたおおくの報告がある。

野ネズミについては，Baker & Ranson（1932 a, b）がイギリス産ハタネズミの1種 *Microtus agrestis* について，光，温度，食物の影響を研究した。芳賀（1954 b）は，エゾヤチネズミの成長と発育が，ササの実でどれほど影響されるかを研究した。ササの実の一斉結実は，自然で生活するエゾヤチネズミに対しては，とくに食物条件が有利になり，大発生の1つの原因と考えられていた。芳賀の実験によると，ササの実に緑草とサナギとを混合して与えたときは，緑草とサナギ，あるいは草だけを与えたときより，エゾヤチネズミの発育が促進される。

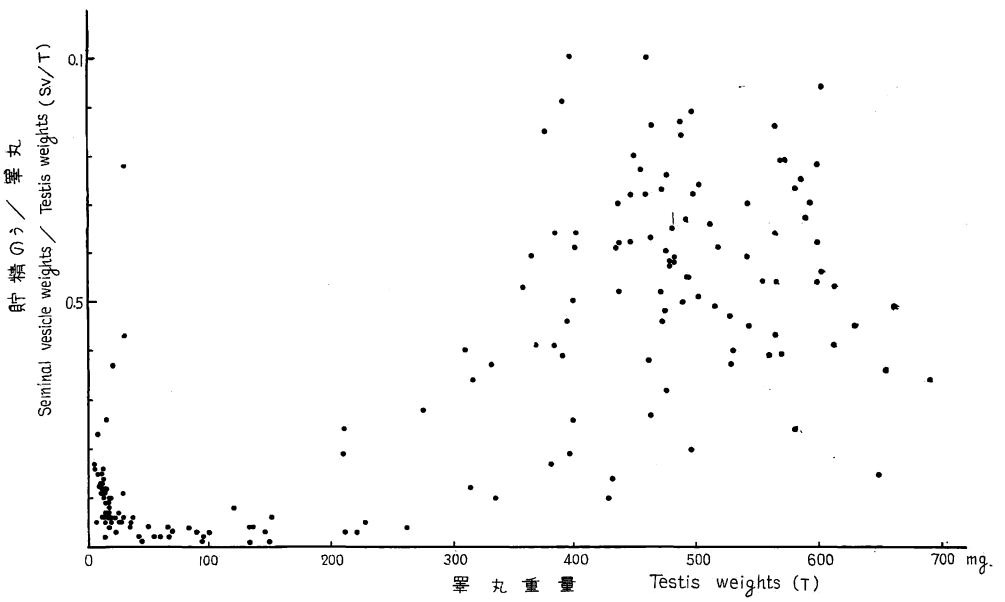
動物は個体発生のある段階からは生殖活動を営むようになるが，この過程をくわしく追究することが，ある動物個体群の変動を研究するうえでとくに重要になつている。

鈴木（1956）は性的成熟に関連する用語を規定した。すなわち，性的成熟過程とは，出生後，生殖器官の諸機能が幼若状態を脱して，生殖可能の状態に達する過程とし，性的成熟過程の開始を春機発動，その時期を春機発動期，性的成熟過程の完了を性的成熟，その時期を性的成熟期としている。したがつて，性的成熟過程とは，春機発動期から性的成熟期までということになる。

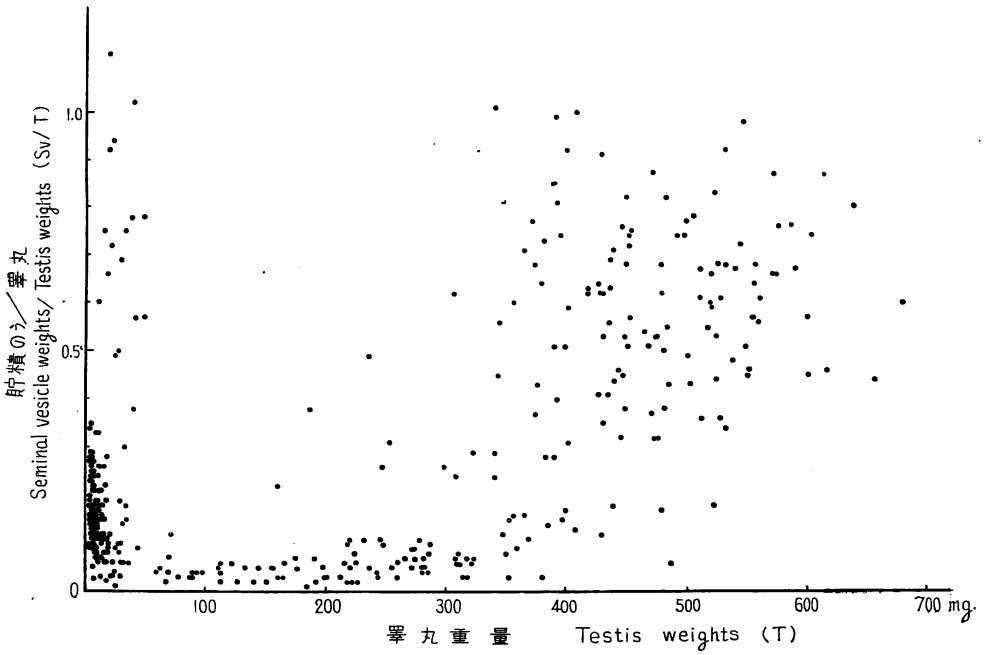
エゾヤチネズミの性的成熟過程についてのくわしい研究はない。哺乳動物の性的成熟過程は，脳下垂体前葉から分泌される2種の生殖腺刺激ホルモン——沪胞刺激ホルモンFollicle stimulating hormone, FSHと黄体形成ホルモン Lutenizing hormone, LHとの作用によつて支配され，いくつかの特徴をその生殖器官にみることができる。FSHは造精組織を刺激して精子形成を促すものであり，LHは睾丸の間細胞を刺激して雄性ホルモンを分泌させ，付属生殖器官の発達を支配するものである（竹脇；1954）。

このように，生殖器官を支配するホルモンの生理作用を考え，エゾヤチネズミの性的成熟過程を分析するためには，睾丸と付属生殖器官の関係を具体的に追求する必要があるが，エゾヤチネズミの付属生殖器官では，貯精嚢が小さいときから，非常にはつきりした器官形態をもつて肥大する。したがつて，睾丸と貯精嚢を目標器官として，これらの器官の関係を明らかにすることが有効であると考えられる。

第3，第4図は，睾丸重量と貯精嚢重量との関係を示したものである。横軸に睾丸重量をとり，縦軸に貯精嚢重量を睾丸重量で除した値をとつた。第3図は1958年から1960年までの3年間の，5月から10月までの資料をもとにしている。また，第4図は1957年から1961年までの4年間の，11月から翌春4月までの資料をもとにしている。第3，第4図では睾丸と貯精嚢の発達が，春から秋までと秋から翌春までとをとわず，ほとんどおなじ3つの特徴ある段階を経ていることを示している。



第3図　繁殖期（5月から10月まで）における睾丸重量と貯精のう重量との関係
Relation between the testis weights and the seminal vesicle weights during the period of breeding season (from May to October) in the vole.



第4図　非繁殖期（11月から4月）までにおける睾丸重量と貯精嚢重量との関係
Relation between the testis weights and the seminal vesicle weights during the period of non-breeding (from November to April) in the vole.

樋口・五十嵐（1959）は，筆者とおなじ考えのもとに，睾丸と貯精嚢の長さの相関曲線をえがいたが，それによつては，つぎにのべるような3つの段階が必らずしも明らかにされなかつた。

第1段階は，睾丸重量が 20 *mg* 以下のもので，これは，おそらく出生時そのままの状態を示すものであると考える。ただし，第3，第4図のなかで睾丸重量が 10 *mg* から 50 *mg* の範囲にあつて，SV/T 値が 0.5 以上で非常に大きい個体があるが，これは大形の成体でありながら，睾丸重量が 50 *mg* 以下のときにみられる現象である。

第2段階は，睾丸重量が 20 *mg* から 300 *mg* の範囲にあるもので，出生時の幼若状態から脱して性的成熟になるまえの段階であり，いわゆる春機発動期の過程を示しているものと考える。この第2段階は，睾丸重量が 20 *mg* から 300 *mg* まで増大するのが特徴であるが，貯精嚢は，ほとんど一定の値にあり，睾丸だけがおもに発達する段階である。

第3段階は，性的成熟完了の段階である。睾丸重量は 300 *mg* 以上にあるが，貯精嚢の重量比が急に大きくなるのが特徴で，これは第2段階とは逆に貯精嚢がおもに発達する段階である。

このようにエゾヤチネズミ雄の性的成熟過程は，春から秋までと，秋から翌春までとの生活条件のちがいに関係なく，おなじような3つの段階をもつことがわかつた。

7．雄の成長と発育

太田（1955b）によると，個体維持と種族維持とは生物の生活のたがいに対立した基本的な矛盾であり，この矛盾の統一の方法は，それぞれの生物の発展段階によつて，単純なものと複雑なものとがある。

また，渋谷（1956）は，生物の生活には，たがいに対立した基本的な矛盾として，個体維持と種族維持とがあるが，これを個体について，おおまかにいえば，発育のはじめは個体維持が主要な契機であり，ある時期ののちには種族維持が主要な契機となる。これを現象的にみると，個体の生活には，おおづかみにいつて個体維持のはたらきが時間的に分割されている。

エゾヤチネズミについて，9月から12月までの室内飼育実験から，その日齢——体長曲線をみると，30日齢付近で，体長 95 *mm* のところに成長曲線の変曲点がみられた（桑畑；1960）。個体維持を成長，種族維持を発育と考え，体長と生殖器官の関係について前述の飼育実験の結果をみると，睾丸が陰嚢に降下する春機発動期が，その成長曲線の変曲点と，ほぼ一致していることがわかつた（桑畑；未発表）。

したがつて，前節で明らかにした睾丸と貯精嚢の関係のうちの，第1段階は個体維持が主となり，第2段階から第3段階までは，種族維持が主となる過程と，おおまかに考えることができる（第3，第4図）。しかし，エゾヤチネズミの成長および発育は，それぞれの生活条件により変化するものと考えられるので，つぎに，このことを追求する必要がある。

1．5月から10月までの成長と発育

第5図は体長と睾丸重量の，それぞれの関係から成長と発育の関係をみようとするものである。横軸に体長をとり，縦軸に睾丸重量をとつた。また，第3表に示した体長基準にもとづき，幼体，亜成体，成体の各区分につき検討した。

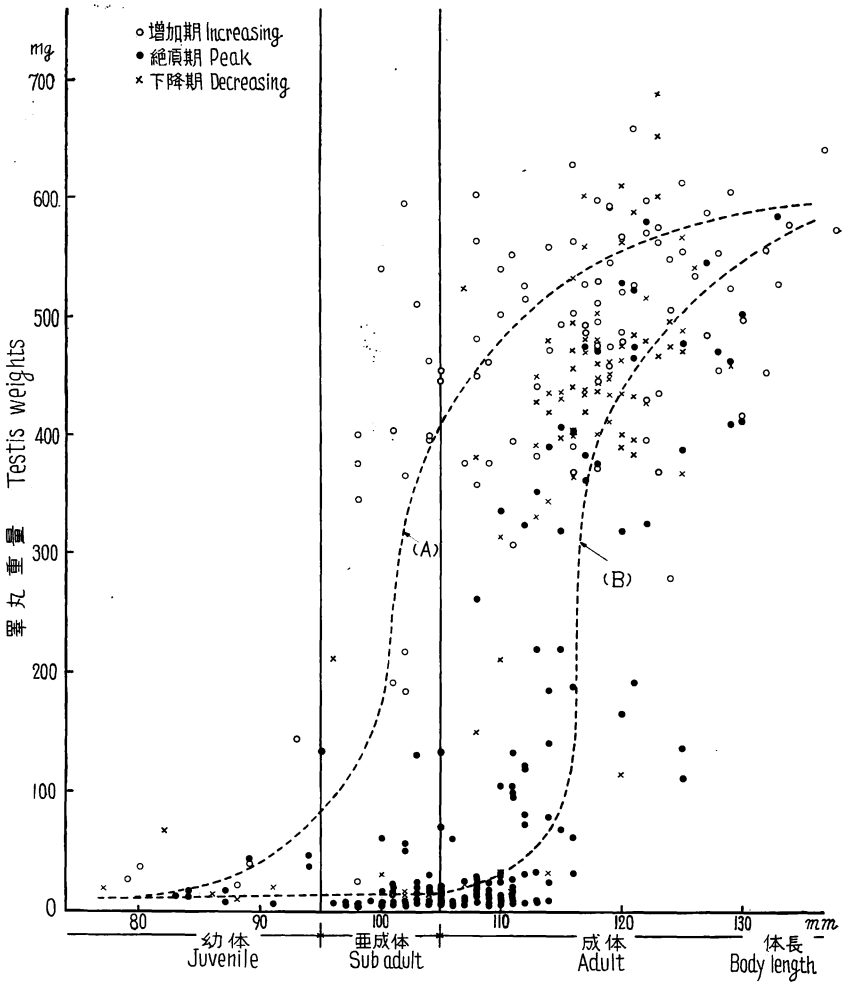
上昇期における体長と睾丸重量の関係は，曲線Aのように発達している。しかし，絶頂期では，曲線Bのように睾丸重量が性的未成熟の状態で，体長 110 *mm* のところまで延長されている。また，下降期では，上昇期の曲線Aの状態になく，むしろ絶頂期に近い状態にある。

このように，1年のうちで5月から10月までは，エゾヤチネズミの生活にとつて，気候的にも，食物的にも良好な季節であるが，実際の個体群の内的条件のちがいによつては，年によつて個体の成長と発育に大きなちがいがみられる。上昇期には，曲線Aに示されるように，体長 100 *mm* 前後で急に睾丸重量が増加しているが，これは亜成体の発育が極度に促進されたことを意味する。一方，曲線Bをみると，体長 110 *mm* から 125 *mm* の範囲にある比較的大きな成体でも，睾丸重量が 300 *mg* 以下であつて，性的成熟をしていない個体が相当の比率をしめることがわかる（第5図）。これは非常に重要な現象である。

第6図は体長構成と睾丸重量の分布をみようとするものである。睾丸重量は，第3，第4図に示された3つの段階に区分した。すなわち，第1段階は睾丸重量が 20 *mg* 以下で性的未成熟の状態，第2段階は睾丸重量が 20 *mg* から 300 *mg* の範囲にあり，春機発動期の状態，第3段階は睾丸重量が 300 *mg* 以上で，性的成熟期のものである。

繁殖活動をつうじて，エゾヤチネズミの個体群構成は単純から複雑に変化し，子を産んだ親が死ぬと，構成は，また単純化する。したがつて，繁殖活動によつて作られる個体群内の親と子の関係は，次の個体群の発展に大きな影響をおよぼすものと考えられる。

1958年5月から8月までの体長構成は，とくに説明するほどの特徴はないが，まえにものべたように，成体はもちろん亜成体まで，睾丸重量が性的成熟の段階にあることが特徴になる。10月，11月には，幼体，亜成体の出現が非常に多くなり，秋繁殖がさかんにおこなわれて，9月から11月までの間に世代の交代が行なわれたことを示す。とくに，11月には個体群構成員の約 85% 以上が秋に出生した新個体であることが，非常に大きな特徴である。性的成熟の状態は，10月中旬から11月に移ると悪くなり，性的成

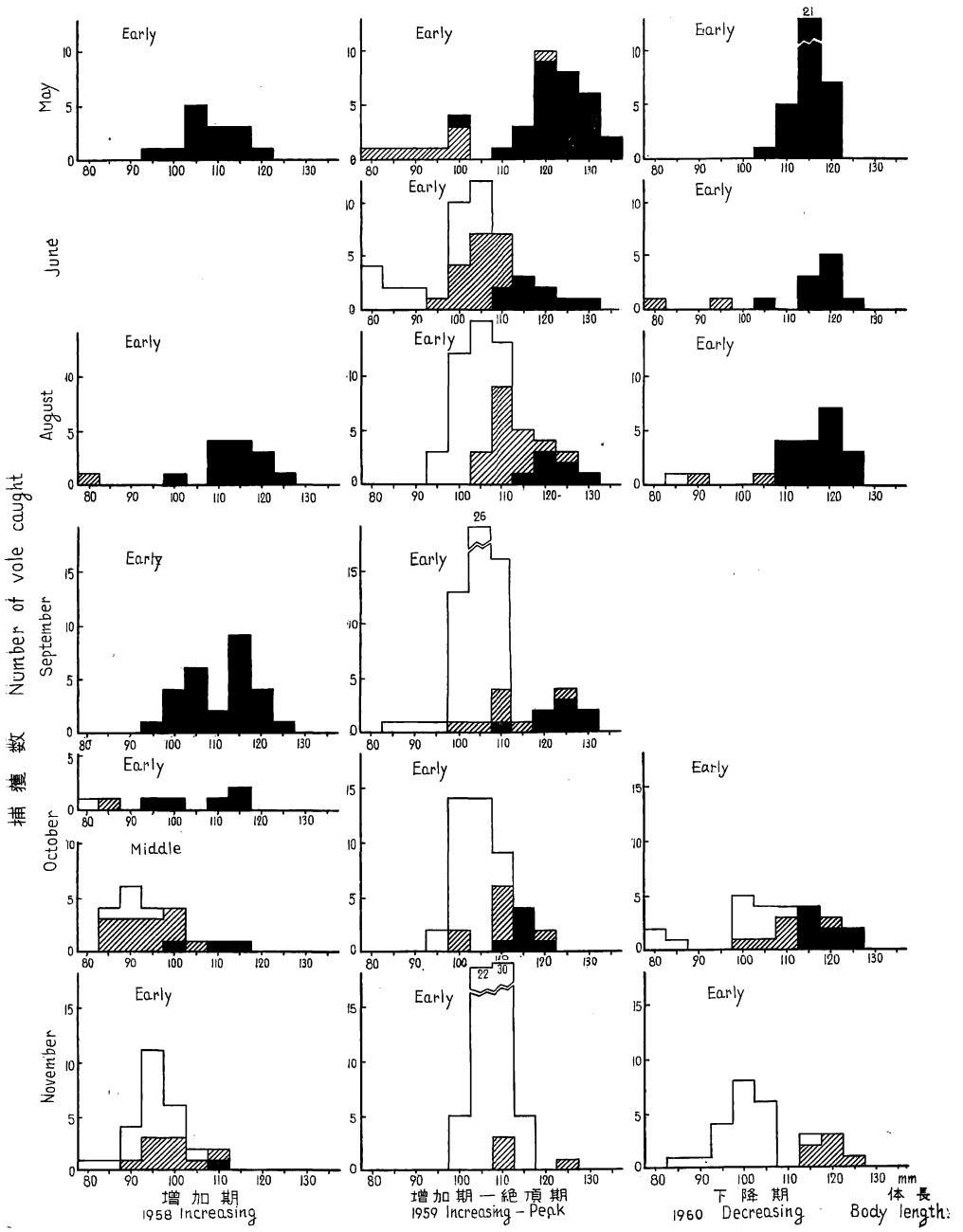


第5図　繁殖期における（5月から 10 月まで）体長と睾丸重量との関係
Relation between the body lengths and the testis weights during period of breeding season in the vole.

熟の段階にある個体は1頭だけになる。

1959 年5月から8月までをみると，5月には，すでに4月に出生した新個体が捕獲され，個体群は親と子によつて構成されている。そして，その子の大部分は春機発動の状態に発育し，一部はすでに性的成熟の段階にまで進んでいる。しかし，6月，8月になると，春に繁殖の原動力であつた越冬個体の繁殖に参加したものは死んで，だんだん少なくなつていくが，他方，子は成長して成体の大きさになる。しかし，それらの発育は，ひどくおくれ，ほとんどが第2段階の春機発動の状態にとどまつている。したがつて，性的成熟の段階にあるものは，越冬した古い親だけである。

このような関係は，9月にはさらにひどくなり，子はほとんど性的未成熟のままにとどまり，第2段階の春機発動期の個体も，ごくわずかのものに限られてしまう。しかし，10月には，越冬した古い親は，ほとんど消失し，そのとき，春にうまれた個体の，わずかの部分の，もつとも体の大きいものだけが性的成熟に達している。11 月の体長構成は，1958 年，1960 年の構成とくらべて，比較的単純であり，大形の



第 6 図　体長構成内の睾丸重量分布

Distribution of the testis weights in age distribution of the vole population.

Shadow: testis weight more than 300 *mg*,

Diagonal hatch: testis weight 20～300 *mg*,

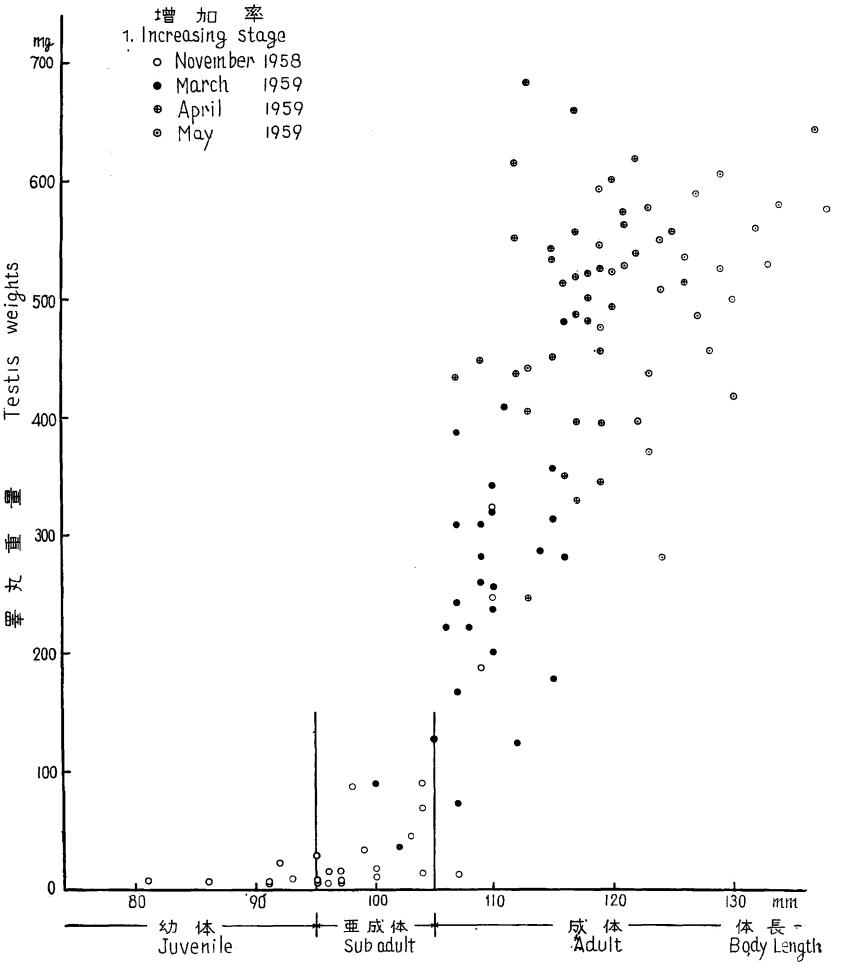
White: testis weight less than 20 *mg*.

ものが大部分をしめる。これは，秋繁殖が非常に少なかつたことと，秋に出生した新個体が幼体まで成長できずに死んだことを意味すると考えられる。

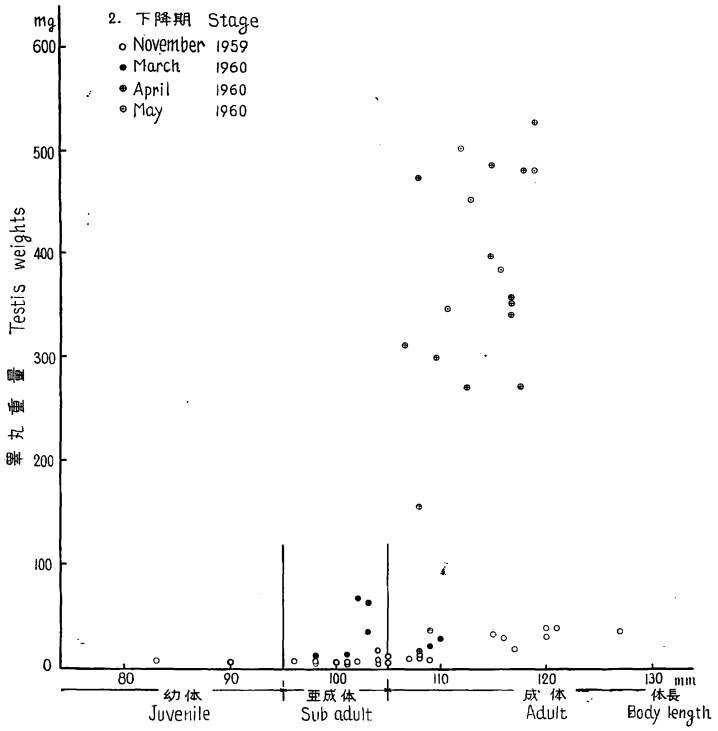
1960 年5月の個体群は，1959 年 11 月の個体群の越冬したものであり，構成員の平均体長は，両月とも 115 *mm* で，この体長階層に構成員が集中していることも，また両月の特徴であるが，この集中は 1960 年5月の方がさらにきわだつていて，それは全体の 50% に達する。

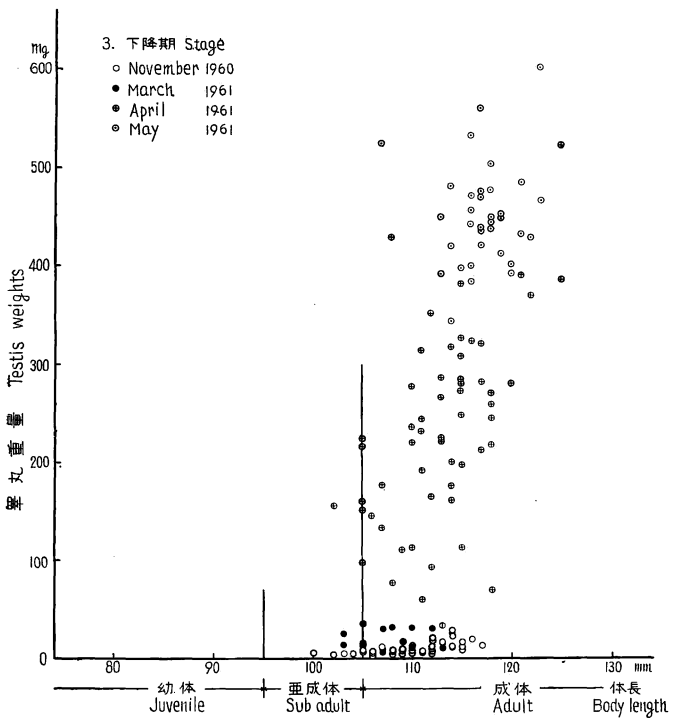
6月には春にうまれた新個体もごくわずか捕獲されているが，越冬した個体は，5月とくらべていちじるしく減少している。これは，第1図で示されたように，絶頂期以後の数の減少の2つの特徴のうちの1つである。もう1つは，1959 年の 11 月から 12 月にみられた減少である。

8月は，やはりごくわずかの幼体と成体から構成されている。成体は6月より数が大きくなり，ほとんどが性的成熟の状態にある。しかし，10 月になると成体のなかでも，性的成熟のもの，春機発動期のもの，性的未成熟のものとに分かれる。



第7図（1） 非繁殖期における（11月から5月まで）体長と睾丸重量との関係
Relation between the body lengths and the testis weights during the period of non-breeding season (from November to April) in the vole.


2. 下降期 Stage
November 1959
March 1960
April 1960
May 1960
mg
600
500
400
300
200
100
0
睾丸重量 Testis weights
80
90
100
110
120
130 mm
幼体 Juvenile
亜成体 Sub adult
成体 Adult
体長 Body length


3. 下降期 Stage
November 1960
March 1961
April 1961
May 1961
mg
600
500
400
300
200
100
0
睾丸重量 Testis weights
80
90
100
110
120
130 mm
幼体 Juvenile
亜成体 Sub adult
成体 Adult
体長 Body length

第7図 (2)・(3)

なぜ，10月になると性的成熟が不ぞろいになり，繁殖休止の状態になるのか？

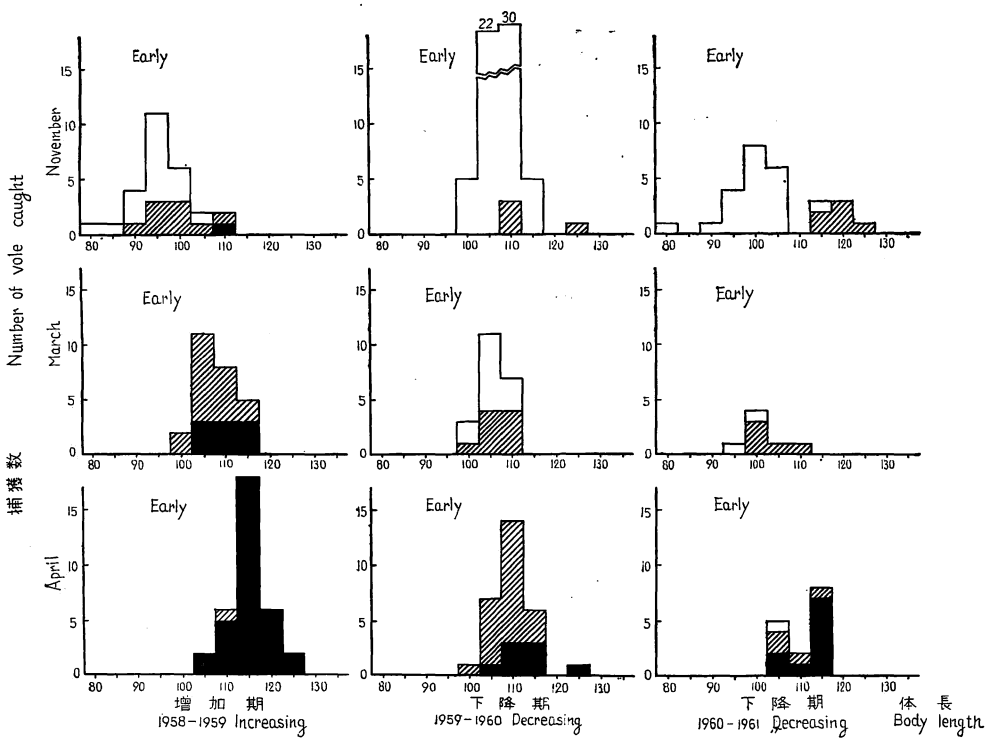
1960年11月の体長構成は，ほかの2年間とくらべてもつとも複雑である。体長の大きい春生まれの個体と，小さい秋生まれの個体から成つており，体の大きい春生まれの個体だけが，第2段階の春機発動期の睾丸重量を示している。

2. 11月から翌春4月までの成長と発育

第7図には1958年から1961年までの各年の秋から春までのエゾヤチネズミの成長と発育の関係を，11月，3月，4月，5月の4期について示した。それによれば，成長と発育の関係は上昇期(1958～1959)と下降期（1959～1960，1960～1961）とで質的にちがうことがわかる。

第8図には11月から翌春4月までの体長構成と睾丸重量の分布についてみようとするものである。11月におけるエゾヤチネズミの個体群は，それぞれの年の秋の繁殖集団における個体の生存と繁殖状態のちがいにより，おなじような体長構成を示さなかつた。すなわち，各個体群はちがつた構成で冬をむかえすごすことになる。実際に第7図から11月の睾丸重量の分布と体長との関係について3年間の比較をすると，上昇期は明らかに，ほかの年とちがつていることがわかる。

上昇期の1959年3月には，体長にも，睾丸重量にも，11月にくらべて飛躍的な増大がみられる（第7，第8図)。そして睾丸重量は30 *mg* から400 *mg* の間にちらばり，全個体が春機発動期から性的成熟まで



第8図　体長構成内の睾丸重量分布

Distribution of the testis weights in age distribution of the vole population.
Shadow: testis weight more than 300 *mg*,
Diagonal hatch: testis weight 20～300 *mg*,
White: testis weight less than 20 *mg*.

の状態にある。

一方，下降期の 1960 年 3 月には，個体群の平均体長は，11 月からまつたく増大していない。睾丸重量も上昇期とちがい，ごくわずかの増大がみられ，構成員の約 40% が春機発動機に入つたばかりである。

また，1961 年 3 月には，体長も睾丸重量も 1960 年とほぼ似た状態で変化している。すなわち，1960 年 11 月における体長構成は 1959 年とおなじでなかつたが，1961 年 3 月までの間に体長の大きい部分が消失した。しかし，生き残つた個体には 1960 年 3 月とおなじように，11 月にくらべて，平均体長の増大はみられないが，睾丸重量にはわずかに増大がみとめられ，春機発動期にある個体が全体の 70% であつた。この比率は，1960 年の 40 % とくらべて高いが，1959 年の場合のように完全に性的成熟したものはない。

4 月における成長と発育の関係も，上昇期の 1959 年には，下降期の 1960 年，1961 年と質的にちがつている。1959年には，全個体の 95% 以上が性的成熟を完了し，次の 5 月とおなじ状態までになつている。しかし，1960 年には全体の 30%，1961 年は全体の 70% が性的成熟の段階にあるが，睾丸は 5 月の状態とくらべてまだ小さく，なお発達の余地がある。

このように秋から翌春までのエゾヤチネズミの成長と発育には，1958年から 1959 年にかけては，他の 2 年の場合といちじるしいちがいがあり，その時は，まだ冬である 3 月上旬から飛躍的な成長と発育が結びついておこなわれていたことがわかつた。

8. 考　　察

北海道では，エゾヤチネズミによる林木被害の発生を予察するために，数年まえから毎年，全道的な規模で造林地およびその周辺の地域において，エゾヤチネズミの生息密度の季節的変動が調査されてきた。こうした経験の中からエゾヤチネズミの大発生が，きわめて短い，ある繁殖期の間に突然に起こるものでないことはしられていた。太田（1960）は，エゾヤチネズミの大発生も，いわゆる漸進的大発生であるという仮説をのべた。しかし，これらのことはまだ明確に証明されていなかつた。

そこで，筆者は比較的均質な地域で，たえずエゾヤチネズミが優勢に生息する地域を，野幌国有林のなかに選定し，そこで，長期間にわたる調査によつて，上記の仮説を証明しようと考えた。そして，たまたま 1959 年の全道的な大発生に際会することによつて，エゾヤチネズミ個体群の急激な増大と減少の過程をしらべることができ，太田が仮定した漸進的大発生の形式を証明することができたのである（第 1 図）。

漸進的大発生の形式は，上昇期，絶頂期，下降期の，3 つの段階に区分することができる。Hoffanann (1958) は生息場所のことなるカリフォルニア産ハタネズミ *Microtus* 属の 2 種を材料として，繁殖と死亡が個体群の変動に果たす役割について，主として雌の生産機構を中心に研究し，夏における幼体の死亡が個体群の変動に大きく影響し，幼体の死亡が小さいときは個体群は上昇し，大きいときは崩かいに導くとのべている。

最近，哺乳動物における個体群の周期的変動，とくに絶頂期後の崩かい現象に対し，Christian (1950) は，Selye のストレス説を用いて説明しようと考え，その後，一連の実験によつて，社会的圧力がストレッサーとなりうることを認め，この仮説の正しさを証明したと考えた（Christian, 1955 a, b; Christian & Davis 1955, 1956）。しかし，エゾヤチネズミ個体群においては，密度と副腎重量との間に一定の傾向が認められなかつた（第 3 表）。

SELYE（1953）のストレス説は，生体の適応性と副腎皮質機能の関係を内分泌学の立場で説明したものである。ある外的刺戟に対して，生体の非特異的反応として副腎皮質が増大し，胸腺，生殖腺，淋巴装置の機能退化，血液化学成分の変化，新陳代謝の異常などがそれに結びついておこる。これらの反応，あるいは症候群を適応症候群とし，適応過程を警告，抵抗，疲憊の3つの段階に分けた。このように，SELYEのストレス説は外的刺激に対する生体の適応性を動的に説明した点で興味がある。

しかし，自然個体群における個体の生活は，かならずしも室内における個体の生活と同じではない。また，個体について非常に客観性のある学説であつても，これを直接，集団そのものに適用することはできない。集団生活と個体生活のちがいを研究するのが，生態学の対象であると可児（1943）はのべている。

太田（1960）は，野鼠個体群の変動について，出生率，死亡率の変化あるいは外的諸要因に関する考察をおこない，確実な発生予察をするためには，長期にわたる連続的な追求によつて個体群の諸性質の変化をとらえ，それと外的諸要因との関連をもとめることが必要であるとしている。

1959年の全道的なエゾヤチネズミの大発生は，その前年の秋から春までの高温に関係ありとされた（上田・桑畑・前田，1959；太田，1959b，1960）。しかし，KALELA（1957）は，フインランド産 *Clethrionomys rufocanus*（SUND）個体群の変動にみられる増殖率の調節が，気象条件によつておもに決定されるものでないという。筆者はあらためて，これまでに得た資料を整理してみて，次に示す2，3の事実をみいだした。それらはエゾヤチネズミ個体群の変動の外的要因としての気象条件の役割を明らかにするのに役だつと考える。

その第1は，秋繁殖の休止にみられた現象である。それぞれの年の秋繁殖が休止する時期と気象との関係をみると（第5，第6表），1958年には，睾丸重量の減少は，ほかの2年より2週間もおくれた。しかしその年の9月下旬までの気象条件は1960年よりむしろ悪く，気象条件だけからでは睾丸重量減少の時期

第5表　1958年から1960年までの，10月における体長と睾丸重量との関係
Relation between the degree of body lengths and the mean testis weights, at Octover from 1958 to 1960.

年齢基準 Criteria of age	体長 Body length	Oct. 16～20, 1958 累積頻度 Accumulative frequency of numbers	Oct. 16～20, 1958 平均睾丸重量 Mean testis weig.	Oct. 1～5, 1959 累積頻度 Accumulative frequency of numbers	Oct. 1～5, 1959 平均睾丸重量 Mean testis weig.	Oct. 3～8, 1960 累積頻度 Accumulative frequency of numbers	Oct. 3～8, 1960 平均睾丸重量 Mean testis weig.
	mm	%	*mg*	%	*mg*	%	*mg*
幼体 Juvenile	80					8.0	16
	85	19.0	20			12.0	14
	90	47.5	49				
亜成体 Sub-adult	95	66.5	150	4.3	4		
	100	85.5	193	34.7	19	32.0	17
成体 Adult	105	90.2	153	65.1	10	48.0	14
	110	94.9	316	86.5	92	64.0	74
	115	100.0	400	95.4	374	80.0	432
	120			100.0	243	92.0	312
	125					100.0	421

第6表　旬別平均気温，日照，降水量の平年差の状態
Condition in comparison these meteorological factors in normal year with the average temperature, sunshine and precipitation for the period of ten day, from 1958 to 1960.

月 Month		気温 Temperature			日照 Sunshine			降水量 Precipitation		
		'58	'59	'60	'58	'59	'60	'58	'59	'60
September	中旬 Middle	−1.4	+2.1	+0.9	+4.0	+19.4	−13.2	84%	58%	55%
	下旬 Late	−0.4	±0.0	+1.9	−7.3	−19.6	+12.2	147	147	68
October	上旬 Early	+0.8	+1.4	−0.2	+10.1	+12.3	×	133	23	231
	中旬 Middle	+1.0	−0.1	−0.4	− 2.6	+10.8	+4.3	75	89	20

の遅速を説明することができない。しかし，第5表からしられる重要なことは，睾丸重量にみられる，年によるちがいは個体群の構成のちがいと結びついていることである。

第2は，1959年6月から秋にかけてみられた絶頂期における成体の発育休止の現象である（第2，第6図）。エゾヤチネズミにとつて6月から10月までは，気候的にも，食物的にも，好適な条件の季節であるが，個体群構成員のなかで，性的成熟にあるものは特定の条件をもつ個体だけにかぎられていた（第6図）。

もし，気象条件がエゾヤチネズミの繁殖を制限する決定的な要因であるならば，個体群の絶頂期にあつても，成体の大部分は性的成熟であつてもよいはずである。ここでも気象的条件は決定的なものでなく，個体群の内的諸条件，すなわち，現象的には高密度，複雑な個体群構成が，おもなるものと考えられる。

第3は，1959年の春繁殖が例年より1月も早く開始された現象である。冬をとおして秋から春までのエゾヤチネズミの生活は，第4，第7，第8図で，それぞれ説明されたが，これを総括すると第7表のようになる。

1959年の春には，3月から5月までの旬別気温の平年差は，ほとんど全部がプラスの値を示し，異常に暖かい春であつた。しかし，エゾヤチネズミの性的成熟過程は，春になつて雪がとけはじめて急に促進さ

第7表　越冬個体の雄の性的成熟過程
Process of sexual maturity in the overwintering male voles.

月 Month	'58〜'59		'59〜'60		'60〜'61	
	T (mg)	SV/T	T (mg)	SV/T	T (mg)	SV/T
November	48	0.18	9	0.17	11	0.14
March	249	0.09	19	0.08	35	0.10
April	** 495	0.65	216	0.09	320	0.17
May	** 534	0.79	** 451	0.53	** 434	0.61

T；平均睾丸重量 Mean testis weights,　SV；平均貯精嚢重量 Mean seminal vesicle weights,
**；性的成熟 Sexual maturity.

れたものでなく，越冬まえの 11 月から，すでに睾丸がある程度発達していた。つまり，冬になるまえの出発から，すでに一段階早い発達があり，それが春繁殖までの全過程を通じて持続されていた（第7表）。ここでも主として，春の繁殖活動が促進されたのは，気象条件によつたものでなく，前年秋の越冬する集団において睾丸がすでに発達していたことに，よつたものと考えられる。

次に，エゾヤチネズミの減少について考察する。

第1図では，エゾヤチネズミ個体群の下降期に2つの顕著な減少があつた。1つは 1959 年の 11 月から 12 月までと，もう1つは 1960 年の5月から6月までであつた。この2つの減少は，気象条件がまつたくちがつたときの現象であり，興味のある問題である。

第1の 1959 年の 11 月から 12 月までの減少は，主として成体のなかの体の大きい個体が減少したことに原因がある。第8表によると，11 月から 12 月に移るなかで，体長構成が大きくかわり，体長 105

第8表　1959 年における 11 月と 12 月の体長構成と平均睾丸重量との関係
Relation between the body lengths structure and the mean testis weights, November and December in 1959.

年齢基準 Criteria of age	体長 Body length mm	11月 November 累積頻度 Accumulative frequency of numbers %	11月 November 平均睾丸重量 Mean testis weig. mg	12月 December 累積頻度 Accumulative frequency of numbers %	12月 December 平均睾丸重量 Mean testis weig. mg
亜成体 Sub-adult	95			4.3	17
	100	7.9	5	26.0	11
成体 Adult	105	42.8	7	78.1	8
	110	90.4	11	95.4	9
	115	98.3	14		
	120	100.0	42	100.0	23

第9表　1960年における5月と6月の体長構成と平均睾丸重量との関係
Relation between the body length structure and the mean testis weights, May and June in 1960.

年齢基準 Criteria of age	体長 Body length mm	May 累積頻度 Accumulative frequency of numbers %	May 平均睾丸重量 Mean testis weig. mg	June 累積頻度 Accumulative frequency of numbers %	June 平均睾丸重量 Mean testis weig. mg
幼体 Juvenile	80			8.3	68
	85				
	90				
亜成体 Sub-adult	95			16.6	216
	100				
成体 Adult	105	3.0	525	24.9	382
	110	17.7	418		
	115	79.4	453	49.9	496
	120	100.0	459	91.5	550
	125			100.0	461

mm のところにみられる累計頻度は，11月には全体の約 43 % であるのに，12月は約 80 % までにふえている。これは明らかに体長の大きいものが，より高い比率で減少したためにおきた現象である。

第2の 1960 年の5月から6月までにおきた減少の状態は第9表に示されてある。6月の個体群は，すでに春繁殖の結果として春生まれの集団と越冬した集団からできているが，春生まれの集団は，とぎれた体長構成であらわれている。越冬した集団だけについて，5月から6月の移り方をみると，各体長階層にわたつて減少がみられ，とくにどの階層のものがおおかつたか不明である。

第1の体の大形のものから減少したことは，越冬まえのきびしい気象条件のもとだけにみられる現象ではなかつた。上昇期の 1958 年の9月から11月までの間にも，おなじような現象があつた（第6図）。これは秋繁殖のなかで，繁殖集団——春生まれの個体がおもであろうが——が子をふやしながら，しだいに消失し，繁殖が休止する 11 月には秋生まれの若い世代だけで，この個体群が構成されるようになつた。

現在エゾヤチネズミの年齢判定が，まだ正確にできないために，われわれは体長あるいは体重を基準に，年齢を判定するのである。したがつて，体の大形のものから死亡するという現象は，おそらく，その個体群のなかの最も老年のものから死亡すると考えてさしつかえないだろう。こうして，1959年の11月から12月にみられた減少は，寿命がおもなる原因であると考えられる。

第2の越冬した個体が成長，発育しながらも，その数がひじように減少した原因は，まえと同様に寿命であると考えるのが適当である。

外的要因としての食物条件について，これを具体的に調査しなかつたが，草食性であるエゾヤチネズミ（太田，1955 a）にとつて，5月から6月までの間に，食物不足がおきるということは，ほとんど考えられないことである。

気象条件については，4月から6月中旬までの旬別気温の平年差が，すべて平年以下にあつて寒く，日照時間も少ない冷害型の気象条件であつた。もし，これらの気象条件が，エゾヤチネズミの生活に決定的な要因として作用したとするならば，おそらく，生存不可能のまえに，かならず生殖器官に影響があるはずである。ところが，第9表によると，5月と6月におけるエゾヤチネズミの睾丸重量は，5月には越冬した個体のすべてが性的成熟の状態にあり，6月には越冬した個体はもちろん，春生まれの個体も含めて順調な発育を示している。

もう1つの問題として，越冬した個体は第6図で説明したように，1959 年の 5月から 8月までの間に生まれた個体である。春繁殖で生まれた個体は，秋繁殖のなかで子を産んで死亡するのが普通と考えられるが，1959年は，春生まれのほとんどの個体が6月からの大発生のために，秋繁殖せずに越冬した。すなわち，普通の年は，秋うまれの個体が越冬して春繁殖をするが，1960 年の春の場合は，前年の春生まれの個体が越冬して，春繁殖をしたのである。だから，1960 年の5月から6月にみられた減少の，おもなる原因は，気象条件が決定的な要因でなく，前年の春から夏の間に生まれた古い個体によつて，この個体群が構成されていたことにあつたと考えられる。

以上のことから，気象条件はエゾヤチネズミの繁殖と死亡に対し，決定的な要因になつていないことがわかる。しかし，今回の調査のなかでみられたように，自然条件のもとでは，一時的にせよ繁殖が休止するという問題と，冬期間における成長，発育の速度が夏期のものより，いちじるしく長時間を必要とする問題とがあつた。このように，気象条件は日較差から，毎日の激しい振幅的変化，そして季節的な階段的変化など，いろいろな形でたえずエゾヤチネズミの生活に影響を与えていることは確かである。

エゾヤチネズミ個体群は，繁殖活動をつうじて複雑になり，子をうんだ親が死ぬことによつて，また単純化する。こうした繰返しにより，エゾヤチネズミ個体群は発展するものと考える。したがつて，個体群がますます増大するための必要な条件は，うまれた若い世代が，老いた古い世代とうまく交代することである。

筆者は今回の報告では，個体群の内的条件としての親と子の生活を具体的にすることができなかつた。しかし，エゾヤチネズミ個体群の変動を決定する主要な原因が，個体群の内的条件にあることを知ることができた。したがつて，個体における成長と発育の関係をさらに明らかにし，個体群における親と子の具体的な生活を把握することを，これからの研究課題にしなければならない。

第5図に示された5月から 10 月までのエゾヤチネズミの成長と発育の関係には，A，Bの2つの曲線があつた。Aは早熟を示す曲線であり，Bは晩熟を示す曲線である。第7図に示された 11 月から翌春4月までの成長と発育の関係は，どんな年でもほぼB曲線と一致している。すなわち，秋から春までの発育は，春から秋までの発育の晩熟型と同じなのである。早熟と晩熟の関係は，さらに今後の研究課題である。

9．摘　　要

1）エゾヤチネズミ個体群の変動を追究するために，おなじ場所での長期間の調査がおこなわれた。調査地としては野幌国有林におけるエゾヤチネズミの生息密度が最も高い地域が選定された。

調査は 1957 年 11 月から継続されているが，1959 年8月から 11 月までを絶頂にした，大発生の1つの過程を知ることができた。

2）ここにみられたエゾヤチネズミ個体群の大発生の過程は，上昇期，絶頂期，下降期の，それぞれの特徴によつて説明することのできる漸進的大発生の形式をとつた。

上昇期は 1957 年 11 月から 1959 年6月までで，この間には雄亜成体の性的成熟が促進され，また，春と秋の繁殖期が下降期の 1959 年および 1960 年より長かつた。

絶頂期は 1959 年8月から 11 月までであり，この間はエゾヤチネズミの繁殖期でありながら，越冬した親世代だけが性的成熟の状態で，それから春に生まれた子世代は大部分が性的未成熟のままですごした。

下降期は 1959 年 12 月から 1961 年5月までであるが，1959 年 11 月から 12 月までの間と，1960 年5月から6月までの間の2回にわたる，めだつた数の減少があつた。

3）上昇期における 1959 年の春繁殖は，1960 年および 1961 年より1月も早く開始された。この原因はその春の良好な気象条件にあるものではなく，前年の秋における個体群の構成にあることがわかつた。

1958 年の秋におけるエゾヤチネズミの生活は，秋繁殖が盛んにおこなわれたと同時に，親世代は繁殖しながら死亡し，越冬まえの 11 月における個体群は秋に出生した子世代によつて成つていることが特徴であつた。

この個体群構成は，1959 年，1960 年の 11 月におけるそれらと非常にちがつたものになつていた。

4）動物個体群の変動は，死亡と出生の関係によつて方向がきめられるが，いままでに死亡と出生に影響する要因を具体的に説明することができなかつた。

今回の調査では，気象条件がエゾヤチネズミの繁殖期と出生後の性的成熟に到達する早さとを決定づけ

るおもなる要因になつていることが明らかになつた。

しかし，個体群の漸進的大発生の変動の各段階の繁殖活動の差は，気象条件によるものでなく，親世代と子世代の関係の差に起因するものと推論された。

5) 睾丸重量と貯精嚢重量との間には，繁殖期，非繁殖期の区別なく，ほとんどおなじ関係があり，つぎの3つの段階が認められた。

第1段階は睾丸重量が 20 *mg* 以下のときで，おそらく，出生時そのままの状態であろう。

第2段階は睾丸重量が 20 *mg* から 300 *mg* の範囲にあつて，睾丸重量だけが増加するときである。

第3段階は睾丸重量が 300 *mg* 以上で性的成熟の状態を示す。このときは，貯精嚢重量が急に増加するのが特徴である。

6) 副腎重量は個体群の絶頂期にも増加せず，むしろ減少していた。したがつて，個体群と密度と副腎重量との間には，一定の傾向ある関係は認められなかつた。

文　　献

1) Baker, J.R. and R. M. Ranson: Factors affecting the breeding of the field mouse, (*Microtus agrestis*). Part I-Light. Proc. Roy. Soc. Lond B, 110, (1932) p. 313～322.

2) ——— and ———: Factors affecting the breeding of the field mouse, (*Microtus agrestis*). Part II-Temperature and Food. Proc. Roy. Soc. Lond. B, 112, (1932 b) p. 39～46.

3) Christian, J. J.: The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. J. Mammalogy, Vol. 31, No. 3, (1950) p. 247～259.

4) ———: Effect of population size on the weights of the reproductive organs of white mice. Ameri. J. Physiology, Vol. 181, (1955 a) p. 477～480.

5) ———: Effect of population size on the adrenal glands and reproductive organs of male mice in populations of fixed size. Ameri. J. Physiology, Vol. 182, (1955 b) p. 292～300.

6) ——— and D.E. Davis: Reduction of adrenal weight in rodents by reducing population size. Trans. 20 th, North, Ameri. Wildlife, Confer., (1955) p. 177～189.

7) ——— and ———: The relationship between adrenal weight and population status of urban norway rats. J. Mammalogy, Vol. 37, No. 4, (1956) p. 475～486.

8) 伊藤嘉昭：比較生態学，東京，岩波書店，(1959)

9) 北海道野鼠研究グループ：北海道における林木鼠害とその防除，生物科学，生体と環境との相互連関特集号，(1956) p. 64～68.

10) 芳賀良一：融雪期の活動跡における野鼠の生態，北大農学部邦文紀要，2，1，(1954a) p. 66～78.

11) ———：エゾヤチネズミの発育と笹の実，北方林業，68，(1954 b) p. 8～9.

12) 樋口輔三郎・五十嵐文吉：野鼠の毒餌の基剤について 第3報，とくに繁殖期の嗜好性について，林業試験場研究報告，111，(1959) p. 73～81.

13) Hoffaman, R.S.: The role of reproduction and mortality in populationfluctuations of voles (Microtus). Ecological Monographs, Vol. 28, No. 1, (1958) p. 79～109.

14) 井上元則：昭和 22 年度野鼠被害調査報告より，(1947).

15) ———：エゾヤチネズミの生殖に関する 2，3 の観察，動物雑誌，58，6，98，(1949).

16) Kalela, O.: Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the voles, Clethrionomys rufocanus (Sund). Ann. Acad. Scient. Fennicae, Sci. A, IV, Biol., 34, (1957) p. 1～60.

17) 可児藤吉：生態学ノート，資料提供者，徳田御稔，(1943).
18) 木下栄次郎：野鼠の森林保護学的研究，北大農学部演習林報告，**5**，(1928) p. 1～16.
19) ————・上田明一・桑畑　勤：北海道における野鼠分布に関する研究（6），昭和27年度林業試験場札幌支場研究発表会講演集，(1953) p. 118～129.
20) ————：野鼠の繁殖と駆除の好適時期，北方林業，103，(1957) p. 2～5.
21) ————・前田　満：天然林伐採跡地の造林とその周辺における野ネズミの生態に関する研究，林業試験場研究報告，127，(1961) p. 61～98.
22) 桑畑　勤：北海道における野鼠分布に関する研究（8），林業試験場研究報告，79，(1955) p. 71～92.
23) ————：エゾヤチネズミの繁殖に関する研究，雌ネズミの場合，北方林業，137，(1960) p. 29～32.
24) ————：エゾヤチネズミの飼育実験について，野ねずみ，47，(1962) p. 4～9.
25) Louch, C. D.: Adenocortical activity in relation to the density and dynamics of three confined populations of microtus. Ecology, **37**, 4, (1956) p. 701～713.
26) 前田　満：エゾヤチネズミ，年の暮れのお産，野ねずみ，18，(1957) p. 4.
27) 太田嘉四夫：札幌競馬場の野ネズミの生態，北方林業，72，(1955 a) p. 2～6.
28) ————：生存斗争の説，国民の科学，9，(1955b) p. 24～30.
29) ————：北海道の鼠害，日本応用動物昆虫学会，第3回シンポジウム記録，(1959 a) p. 21～22.
30) ————・藤倉仁郎：パイロット・フォレスト野ネズミ調査報告（その7），樹氷，**9**，12，(1952).
31) ————：今年はネズミを警戒しよう。野ねずみ，31，(1959 b) p. 8.
32) ————：野鼠の発生予察のために，北方林業，139，(1960) p. 327～330.
33) ————・高津昭三・阿部　永：札幌藻岩山における小哺乳類の数の変動 1，個体群の季節的変化，北大農学部邦文紀要，**3**，2，(1959) p. 49～69.
34) Selye, H.（田多井吉之介訳）：適応症候群，東京，医歯薬出版社，(1953).
35) 渋谷寿夫：生態学の諸問題，東京，理論社，(1956).
36) 鉤木善祐：雄ラットの性成熟をめぐつて，内分泌のつどい，第8集，(1956) p. 101～143.
37) 田中　亮：1959 年度野鼠大発生の様相と周期性の問題，森林防疫ニュース，**9**，1，(1960 a) p. 8～10.
38) ————：家鼠個体群における副腎重量に対する社会的圧力と生殖活動との影響，日本応用動物昆虫学会誌，**4**，4，(1960b) p. 226～233.
39) 竹脇　潔：生殖腺刺激ホルモン，東京，協同医書出版社，(1954)
40) 上田明一・桑畑　勤・前田　満：春季エゾヤチネズミの発生状況とその問題点，北方林業，124，(1959) p. 21～24.

Studies on Population Fluctuation of the Red Backed Vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (THOMAS) (1).
An analysis of a process of the gradation.

Tsutomu KUWAHATA

(Résumé)

1) Long term investigation of the population fluctuation of the red backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (THOMAS) has been carried on since November, 1957, in a fixed area at Nopporo Wood, near the City of Sapporo, Hokkaido. The study area chosen was on the part that was showing highest density of the vole in the wood land. The process of an outbreak having its peak during the period from August to November 1959, was observed in the course of the investigation.

2) The observed process of outbreak showed a type of "Gradation" characterized by three stages ; that is, increasing period, peak period and decreasing period. The increasing period was continued from November, 1957 to June, 1959, during which sexual maturation in sub-adult males was accelerated, and breeding periods in spring and autumn were longer than those in 1959 and 1960. The peak period was from August to November, 1959, during which, in spite of the breeding season, only the overwintered voles were in sexual maturity, while the newly born individuals did not attain maturity. The decreasing period was from December, 1959 to May, 1961, during which time a marked decline in number was observed between November and December, 1959 and between May and July, 1960.

3) The increasing period, the spring breeding in 1959 was commenced a month earlier than those in 1960 and 1961. The cause of this earlier breeding was found to be attributable not to favourable weather condition but to the population structure in the preceding autumn. The population of the red backed vole during autumn in 1958 was characterized by vigorous breeding and mortality of older breeders and consequent simpler structure of overwintering population in November, which was composed of autumn born individuals. This population structure differed much from those in November of 1959 and 1960.

4) The trend in animal number is determined by natality and mortality, but factors affecting natality and mortality of the red backed vole have not yet been found clearly. In this study, weather conditions were clearly found to be the main factors determining the length of breeding season and the speed of sexual maturation of the red backed vole. In spite of the above detection, it seems that the differences in reproductive activities among the stages of the gradation were determined not only by the weather conditions but by the differences in relation between older and younger generations in the population.

5) Relation between testis weight and seminal vesicle weight is almost constant in breeding season as weil as in non-breeding season. And three developmental stages were found in this relation. The first stage: Testis weights are lower than 20 *mg*. They are probably not changed from the time of birth. The second stage: Testis weights range 20～300 *mg*. Weight increases only in testis. The third stage : Sexual maturity. Testis weights are heavier than 300 *mg*. Rapid increase in seminal vesicle weight is characteristic.

6) At the peak period adrenal weight was decreased rather than increased. Therefore no trend was found in relation between the population density and the adrenal weight.