

小哺乳類の個体群生態と駆除に関する研究 (I)

分布型式とその変遷

樋口 輔三 郎⁽¹⁾

は し が き

北海道において造林樹種に食害を与えるエゾヤチネズミの駆除問題は、かなり以前からの問題であったが、最近はその駆除対策も歴史的にかわりつつある。近年、木材の需要が増大しその要望にこたえるため林野庁の方針は短期育成の樹種であるカラマツに重点をおき、各営林局でこの種の一斉造林が広く行なわれるにいたった。また、昭和29年の台風による大面積の森林破壊によりトドマツの一斉造林も行なわれるようになった。このように造林地は過去の小面積のものから大面積のものへとうつり変わりつつあり、それにともなう野鼠駆除対策も従来の小規模のやり方から大規模な方法へと変わり、最近では航空機散布による毒餌駆除が行なわれるまでにいたった。

このような現状に添う合理的な野鼠駆除の方法の樹立が必要とされるのであるが、従来の野鼠駆除は野鼠の各個生態学 (autoecology) の面からその駆除方針が立てられてきたようである。たとえば、毒餌はネズミの生息しそうな1根株、1草むらにたん念に配置するといった方法が指導されてきた。このような方法は最近の労力、時間などに制限がある量産時代にそくした、駆除方法とはいいがたいものになりつつある。筆者はこのような時代要求にこたえるものとして、その駆除対策をいわゆる個体群生態学 (population ecology) の立場にたって論ずることが当を得ていると考えるのである。すなわち、ある地域に生息する個々の野鼠を1つの個体群としてとらえ、全体的な見方から駆除方針をたて経費、施業を単一化することが速度のある新しいやり方と思うのである。

第1報は毒餌配置方法、および散布量の基礎資料となる野鼠個体群の場所分布 (spatial distribution) をしらべた。資料は1つの地域で数年にわたる月別の個体群をもとにしたもので、生息個体数とその分布型およびその変遷状態について検討を行ない、加えてその生態学的意義を考察し、駆除の応用をはかるものである。

本論文を草するにあたり、いろいろご指導をたまわった北大犬飼哲夫名誉教授および島倉享次郎教授、統計処理に関してご指導をたまわった北海道学芸大学宇喜田昌義教授、ならびにつね日ごろご激励、ご便宜をはかられた前林業試験場北海道支場長三井鼎三氏、井上元則前保護部長、上田明一室長、および調査の便をはかられた歴代道林務部長、関係諸氏に深く感謝の意を表す。

調 査 方 法

野鼠個体群の分布型をしらべるにあたって、2つの問題がある。1つはサンプリングを均質な環境条件の生息地からとらなければならないことである。いま1つはつねに動いている野鼠をサンプリングとして1時点に固定する数値処理の問題がある。

(1) 北海道支場保護部野鼠研究室員

生息地の均質性

野鼠駆除作業で毒餌を配置するとき、林業家はカラマツ全刈造林地に ha あたりいくらの毒餌量を配置するとか、トドマツの筋刈造林地には ha あたりいくらかとといったぐあいに野鼠の大体の生息地に応じて標準量をきめ毒餌配置を行なっている。このように、實際上野鼠の環境条件をある程度均質なものに類型化して施業を行なうのがふつうである。野鼠の個体群の分布型もこの実用にそってしらべることがのぞましい。

野鼠生息地の類型化は研究者の立場によりことなる¹⁾²⁾。北海道産の野鼠の形態的、生理的諸要点からみて、その生息状況は草本類の繁茂状態に応じている傾向がある。また、ヒメネズミ、エゾアカネズミのアカネズミ属は雑食性の傾向があり、とくに動物性食や各種の種子を多くとり、種子の中でも堅果、毬果を初めとして漿果もかなりよくとり、これらの条件をみたとす喬木、灌木がその生息地にかなり関係しているとみられる。もとより、植生のみによって野鼠の環境条件のすべてとすることは危険であるが、それら野鼠の生息数は上述の植生要素の分布とかなりよく一致することがみられる。筆者は野鼠の行動圏の大きさ、および北海道にある諸植物群落の現実の大きさ、ならびに連続性の諸点から考えて、相観的 (physiognomical) な植生を均質な環境条件の単位として取りあつかうことが適当と考える。すなわち、実例をあげると泥炭地原野、開伐跡地あるいは山火跡地の草地、カラマツ全刈地、トドマツ筋刈地、二次林、針広混交林、トドマツ針葉樹林といった程度の類型化をもって均質環境の単位とみなした。

標本抽出法

野鼠個体群がどのように、ある地域内に分布しているかをみるために、サンプリングの単位区画を設けねばならない。随所にこれを設けることも可能であるが、本試験では行動圏、移動関係をもふくめてしらべるために、生息個体数調査に用いた記号放逐法の方形区画の全単位区画 (Fig. 1) をサンプリングとして用いた。

このために、1 期間の記号放逐法の調査資料の中で行動圏が数個の区画にまたがって活動している個体

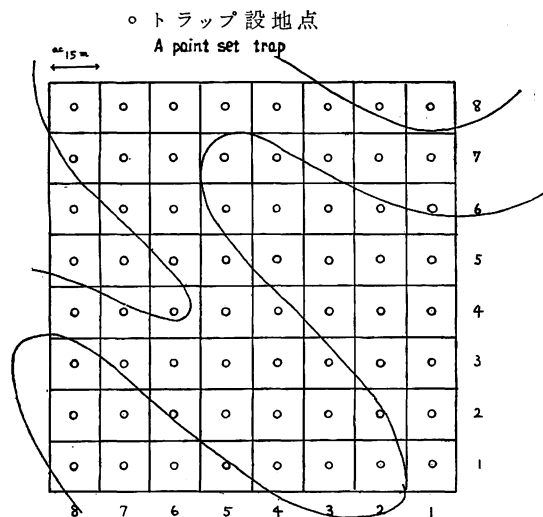


Fig. 1 記号放逐法の方形区画概略図

Sketch map of quadrates for mark and release method.

はいずれの区画に所属させるべきかという問題が出てくる。この問題を解決するため2つの見方をとることにした。1つは HAYNE (1949) のとなえる行動の中心 (center of activity) と同じ意味において、各ネズミは中心となるそれぞれ各自の1つの巣をもつものと仮定し、巣の所在地による分布型をみる見方と、いま1つはネズミの行動圏内の各区画に行ききする度合、すなわち単位区画内の行動数による分布型をみる見方との2とおりをとることにした。

巣の所在地は、記号放逐法の記録の中でもっとも捕獲頻度の多い単位区画内に巣があるものと仮定し、巣の数で度数分布をあらわした。

行動圏が2つ以上の単位区画にまたがっているものは、それぞれの単位区画で重複してサンプリングされないように、1個体を単位区画内の捕獲回数に応じて配分した。すなわち、Fig. 2に例示するように、2匹のネズミの行動圏が記号放逐法の捕獲状態によって示されるものとする。いま X_1 のネズミの全捕獲回数を4回とする。1回ずつ捕獲された1と5の区画には1/4ずつの価、2回捕獲された2の区画には2/4の価を与える。また、他の X_2 のネズミも同じく全捕獲回数4回で5と6の区画で2回ずつ捕獲されたとき、それらの区画に1/2ずつの価を与える。

いまこの2匹のネズミが Fig. 2 の9つの区画でとることが予想される行動の確率をしらべると次のようである。 X_1 のネズミが1の区画を利用し、 X_2 のネズミが5の区画を利用する確率は $P(1, 5) = P(1) \cdot P(5) = \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$ によって示される。また X_1 のネズミが1の区画を利用し、 X_2 のネズミが6の区画を利用する確率は $P(1, 6) = P(1) \cdot P(6) = \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$ によって示される。したがって、 X_1 が1の区画を利用し、 X_2 が任意に (arbitrary) いずれかの区画をえらぶ確率は $P(1, V) = \frac{2}{8}$ である。同様にして、 X_1, X_2 のネズミがそれぞれの9つの区画を同時に利用する確率は Fig. 3 に示される同時分布であらわされる。このように各個体の各区画についての行ききの確率を出し、各区画ごとに各個体の行動の確率値の集計を行なうと、その合計値は各単位区画に行動の予定される個体数に相当するものである。これを行動数の度数分布ととなえることにする。

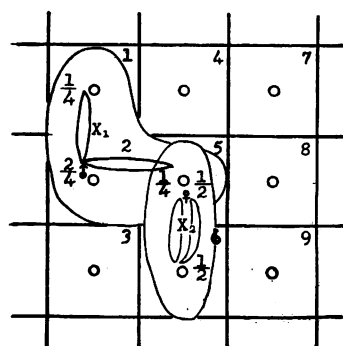
調査地および調査期間

調査地は北海道の北部、天塩郡豊富村の村有林にもうけられ、小丘陵地で植生はクマイザサを主とする下草でおおわれ、カラムツの残存木と侵入してきたカバ、イタヤ、センなどの上木が散在し、相観的に二次林的様相を示すものである。

記号放逐法の方形区は Fig. 1 に示すように8行8列の64区画をもつもので、区画の単位面積は約15m平方である。それらの単位区画の中心に生どりワナがおかれ、そこでの捕獲ネズミはその区画内に行動圏をひろげているものとみなされた。

記号放逐法の1調査期日は原則として7日間とし、1953年9月から1959年11月まで、春から秋にかけて年4回調査された。

記号放逐法で生息個体数が多い場合に、1地点に1個のワナをおいたとき、1匹のネズミによってワナが独占されるおそれがある。この欠点は multiple trap system を採用することによって取り除かれる。100匹ぐらいの個体群まで、調査日数を多くすることによって one trap system でも multiple trap system



合号：巣の位置
Location of nest

Fig. 2 巣の位置と行動圏内の行ききの度合

Location of nest and rate (probability) of going and coming in home range.

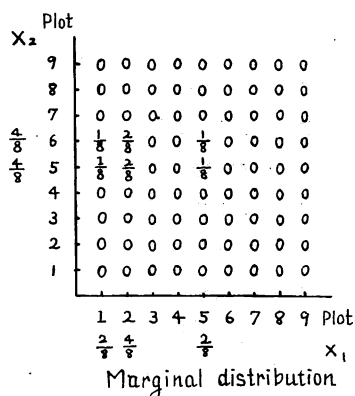


Fig. 3 X_1, X_2 のネズミの同時分布における周辺分布

Marginal distribution of X_1, X_2 two voles in the same distribution.

とはほぼ同様な結果を期待することができる。したがって、本調査も生息個体数と調査日数の点からみて満足な資料をえていると思われる。

調査結果および考察

1. 生息個体数と生活場所(巣, 行動圏)の分布型

本調査で捕獲された野鼠はエゾヤチネズミ (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*), ヒメネズミ (*Apodemus geisha*), エゾアカネズミ (*Apodemus ainu ainu*) の3種である。前述したように本調査地は二次林植生を示し、その環境条件はこれら3種の野鼠の混せいを可能とするものである。

近縁種の小哺乳類の混せい地では、種間の相互作用が種の生息状況に影響を与えるといわれているが¹⁾⁶⁷⁷⁾、本調査地では、各種の生息個体数は種間の相互作用とは無関係に変遷しており、単に無機的环境のつながりでそれぞれの種は本生息地をえらんでいるとみられる(第2報)。

本生息地はこのように3種の野鼠の単一種集団が複合されたものとみなされる。いまこの中で駆除対象であり、かつもっとも優占種であるエゾヤチネズミの単一種集団の分布型をしらべる。しかして、鳥居⁸⁾はサンプリングは混然としたフィールドで行なうので各種の単一種集団のサンプルが同時に得られるが、それらをいちおう切りはなし、独立な集まりと仮定して整理し、そのおのおのにつき空間的な分散状態を明らかにするのが pattern の研究であるとのべているが、この意味においても、単一種集団としてしらべることにより吟味的に他種との関係も解析できる手がかりがえられると思われる。

記号放逐法の捕獲記録の資料から各個体の行動圏を図示し、巣の位置をきめ、単位区画あたりの巣の数の度数分布を年度別に図示すると Fig. 4 のようである。

いま、これらの年度月別の度数分布がいかなる確率分布型に適合するかしらべてみる。自然界の生物の分布型式で基本的なものは3つある。すなわち、機会的分布、集中分布、排列的分布または一様分布であり、これらはそれぞれ確率分布函数として

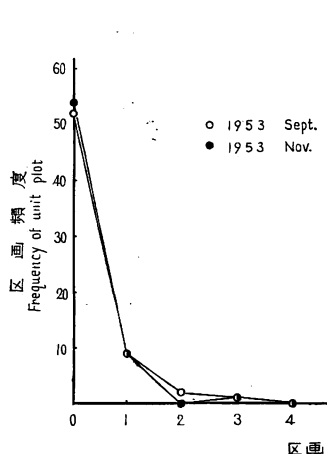


Fig. 4-1

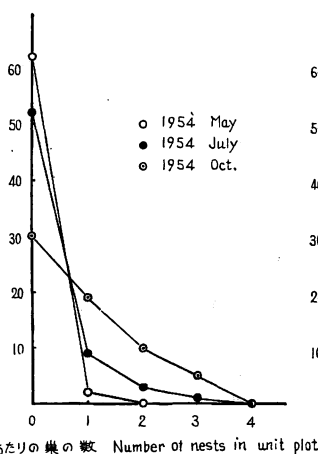


Fig. 4-2

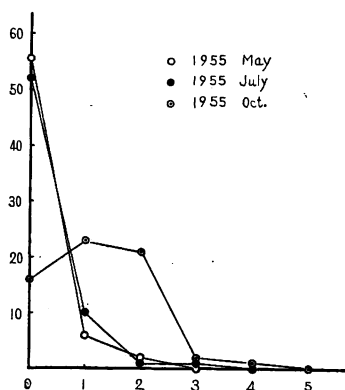


Fig. 4-3

Fig. 4 巣の度数分布
Frequency distribution of nest.

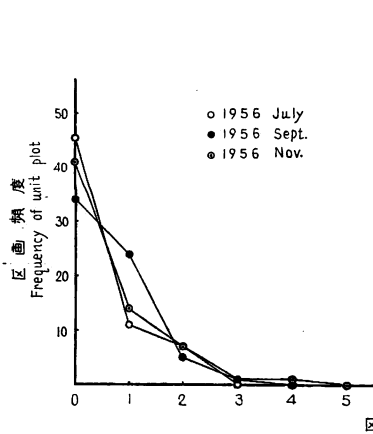


Fig. 4-4

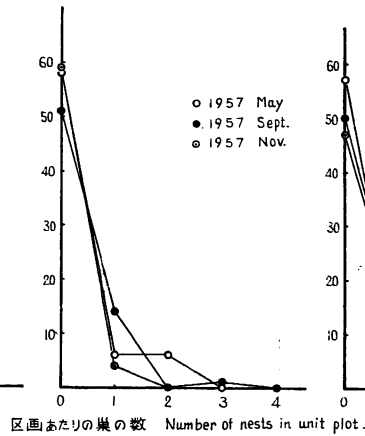


Fig. 4-5

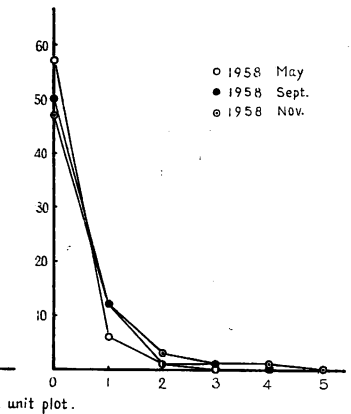


Fig. 4-6

ポアソン分布函数 (Poisson distribution function)

$$f(x) = m^x e^{-m} / x!$$

負二項分布函数 (negative binomial function)

$$f(r) = \frac{1}{r!} h(h+\lambda)(h+2\lambda) \cdots (h+(r-1)\lambda) (1+\lambda)^{-h/\lambda-r}$$

$$h = \bar{X}, \lambda = \frac{V}{\bar{X}} - 1$$

正二項分布函数 (positive binomial function)

$$f_0 = q^n$$

$$f(r) = \frac{1}{r!} \bar{X}(\bar{X}-p)(\bar{X}-2p) \cdots (\bar{X}-r+1)p q^{n-r}$$

$$p = 1 - \frac{V}{\bar{X}} \quad q = \frac{V}{\bar{X}} \quad n = \frac{\bar{X}}{p}$$

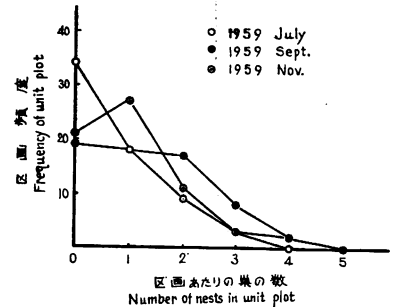


Fig. 4-7

が相当する。この3種の分布型をしらべる手がかりとして鳥居⁸⁾はポアソン分布の平均値と分散とが等しいことに注目し、不偏分散と平均値の比を隔離係数とし、それが1の場合をポアソン分布、1より大きい場合を負二項分布、1より小さい場合を正二項分布とし隔離係数のポアソン分布に対する有意性をF検定によってしらべ、有意でないときは発展的にその比の大きさにより正負いずれかの二項分布に判定できるとしている。

年度月別の巣の分布の平均、不偏分散および隔離係数をしらべポアソン分布、正および負二項分布の理論度数分布と観測値の度数分布と対比せしめたのが Table 1 である。

隔離係数のF検定によると57年11月、59年7月、56年7月のみが1%の危険率で負二項型とみなされる。さらに5%の危険率で56年5月、57年5月、53年9月、54年7月、53年11月、55年7月、56年11月が負二項型とみなされる。その他の年月は大体ポアソン型とみなされる。しかし、Table 1 に示される理論度数との対比では、55年5月、58年9月、54年10月は負二項型によりよく適合し、また56年9月、55年10月は正二項型により適合する。これらから判断すると57年11月、59年7月、56年7月の負二項型をのぞいていずれの年月もポアソン分布あるいはポアソン分布にきわめて近い正負二項分布型を示すものとみられる。

全個体群を通して、平均値と不偏分散との相互関係を図示すると Fig. 5 のようである。ポアソン分布型を示す隔離係数1を実線で示し、F検定における有意性の危険率5%、1%の限界線を付図した。この

Table 1. 巢の分布型の観測度数と理論度数（ポアソン型，正，負二項型）の適合
 Fitness of observed field counts of nests to the theoretical frequency distribution
 of the Poisson series, the negative and positive binomial series.

年 月 Year Month 平均 Mean 隔 離 係 数 Variance/Mean	巢 の 数 (単位区画内) No. of nests in unit plot	観 測 値 Observed frequency	理 論 値 Expected frequency		
			ポアソン型 Poisson	負二項型 N.B	正二項型 P.B
1953 Sept. m = 0.25 1.397	0	52	49.84	51.87	
	1	9	12.46	9.29	
	2	2	1.55	2.15	
	3	1	0.06	0	
	4	0	0	0	
1953 Nov. m = 0.187 1.333	0	54	53.08	54.43	
	1	9	9.93	7.66	
	2	0	0.93	1.49	
	3	1	0.06	0	
	4	0	0	0	
1954 May m = 0.031 0.987	0	62	62.04		
	1	2	1.92		
	2	0	0		
	3	0	0		
1954 July m = 0.281 1.407	0	51	48.32	50.55	
	1	9	13.58	10.10	
	2	3	1.91	2.47	
	3	1	0.17	0.64	
	4	0	0	0.17	
1954 Oct. m = 0.844 1.099	0	30	27.51	28.67	
	1	19	23.23	22.02	
	2	10	9.80	9.44	
	3	5	2.75	2.98	
	4	0	0.06	0.77	
1955 May m = 0.156 1.264	0	56	54.75	55.72	
	1	6	8.54	6.88	
	2	2	0.03	1.14	
	3	0	0	0.21	
	4	0	0	0	
1955 July m = 0.234 1.320	0	52	50.64	52.22	
	1	10	11.84	9.27	
	2	1	1.38	1.95	
	3	1	0.74	0.42	
	4	0	0	0.10	
1955 Oct. m = 1.156 0.692	0	16	20.06		16.07
	1	23	23.27		26.84
	2	21	13.49		16.45

第1表 (つづき) Table 1. (Continued)

年 月 Year Month 平均 Mean 隔離係数 Variance/Mean	巣 の 数 (単位区画内) No. of nests in unit plot	観 測 値 Observed frequency	理 論 値 Expected frequency		
			ポアソン型 Poisson	負二項型 N.B	正二項型 P.B
	3	2	5.22		4.28
	4	1	1.51		0.63
	5	0	0.34	0	0
1956 May m=0.172 1.488	0	56	53.88	55.64	
	1	5	9.26	6.42	
	2	3	0.79	1.42	
	3	0	0	0.04	
	4	0	0	0	
1956 July m=0.391 1.594	0	46	43.33	47.10	
	1	11	16.90	11.56	
	2	7	3.29	1.17	
	3	0	0.42	0.40	
1956 Sept. m=0.578 0.868 (P.N)	0	34	35.90		34.43
	1	24	20.74		22.93
	2	5	6.00		5.89
	3	1	1.15		0.71
	4	0	0.16		0
1956 Nov. m=0.547 1.389	0	41	37.03	40.33	
	1	14	20.26	15.87	
	2	7	5.53	5.34	
	3	1	1.00	1.69	
	4	1	0.13	0.52	
1957 May m=0.156 1.467	0	58		56.31	
	1	3		5.99	
	2	3		1.27	
	3	0		0.31	
1957 Aug. m=0.047 0.966	0	60		61.04	
	1	4		2.87	
	2	0		0.07	
1957 Sept. m=0.266 1.107	0	51	49.10		
	1	14	13.01		
	2	0	1.72		
	3	1	0.14		
	4	0	0		
1957 Nov. m=1.09 1.777	0	59	57.39	59.02	
	1	4	6.25	3.63	
	2	0	0.34	0.90	
	3	1	0.01	0.28	
	4	0	0	0	

第1表 (つづき) Table 1. (Continued)

年 月 Year Month 平均 Mean 隔離係数 Variance/Mean	巣 の 数 (単位区画内) No. of nests in unit plot	観 測 値 Observed frequency	理 論 値 Expected frequency		
			ポアソン型 Poisson	負二項型 N. B	正二項型 P. B
1958 May m = 0.125 1.142	0	57	56.47		
	1	6	7.06		
	2	1	0.43		
	3	0	0		
1958 Sept. m = 0.265 1.224	0	50	49.05	50.36	
	1	12	13.04	10.93	
	2	1	1.74	2.18	
	3	1	0.15	0.42	
	4	0	0	0	
1958 Nov. m = 0.391 1.59	0	47	43.28	47.10	
	1	12	16.92	11.54	
	2	3	2.31	3.56	
	3	1	0.24	1.17	
	4	1	0.04	0.40	
1959 July m = 0.703 1.114	0	34	31.68	28.26	
	1	18	22.27	17.40	
	2	9	7.83	6.23	
	3	3	1.83	1.69	
	4	0	0.32	0.38	
1959 Sept. m = 1.281 0.755	0	19	17.79		14.72
	1	18	22.77		24.98
	2	17	14.49		17.12
	3	8	6.15		5.99
	4	2	1.95		1.08
	5	0	0.49		0
1959 Nov. m = 1.03 0.953	0	21	22.85		
	1	27	23.53		
	2	11	12.12		
	3	3	4.16		
	4	2	1.07		
	5	0	0.22		

図で前述した57年11月, 56年7月, 59年7月以外の大部分はポアソン分布型(危険率1%で非ポアソン分布型でない)とみなされる。しかし, その中にも興味をひく事実は生息個体数(平均値)が増加するにつれて, その隔離係数がしだいに小さくなり, 集中分布型から機会的分布型をえて排列的分布型に移行する傾向がみられるということである。

単位区画の行動個体数の度数分布を, 区画あたり0.25(匹)の単位間隔で年度別に図示すると Fig. 6 のようである。

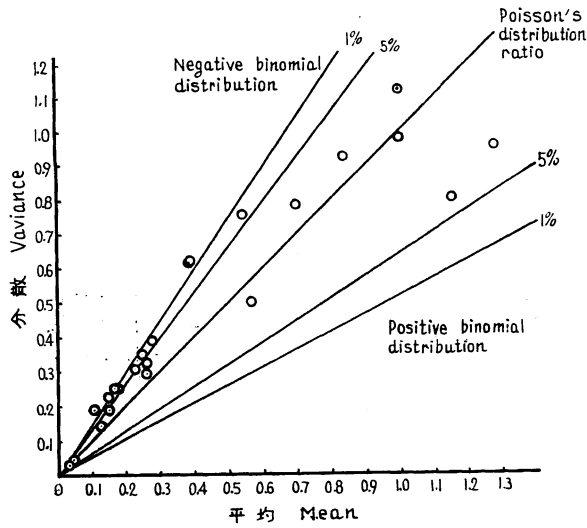


Fig. 5 ポアソン分布の有意性を示す
分散と平均の関係
Variance/Mean relationships for
significance of fitness to Poisson
distribution

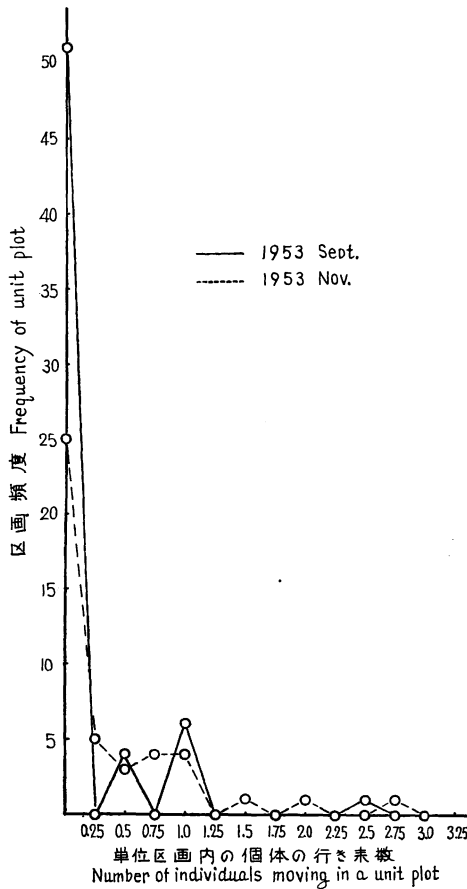


Fig. 6-1

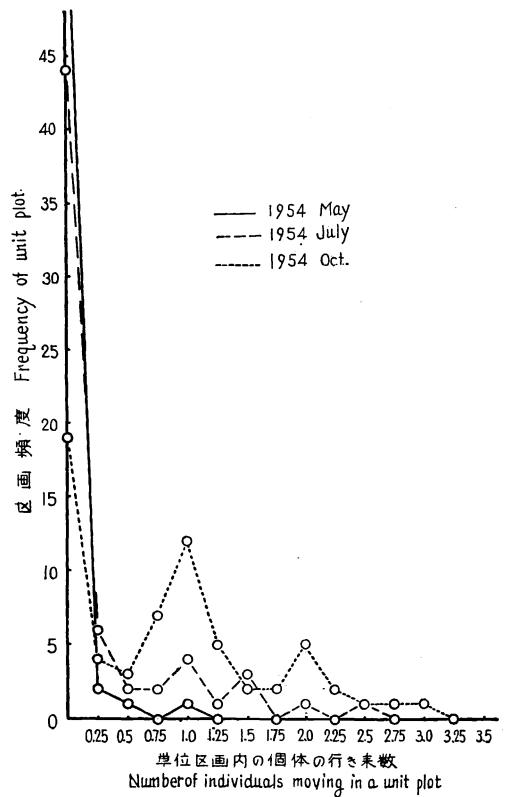


Fig. 6-2

Fig. 6 行ききの度数分布
Frequency distribution of the rate of coming and going.

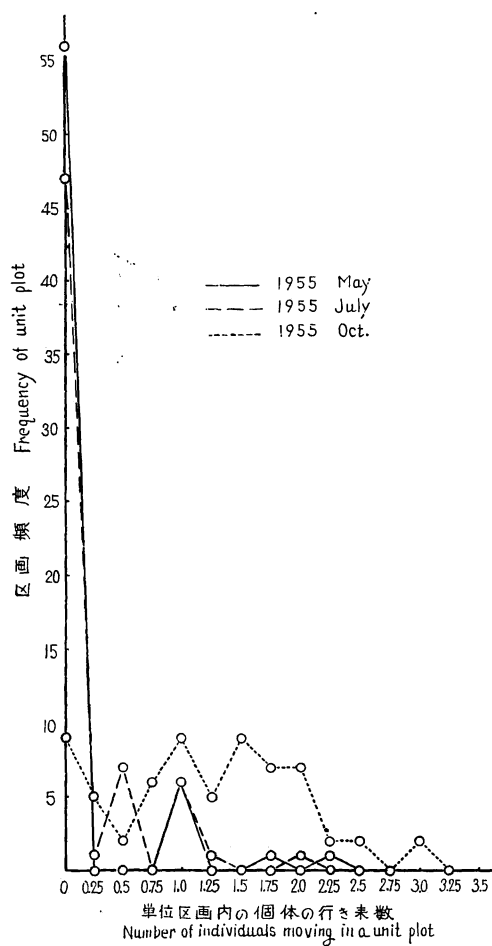


Fig. 6-3

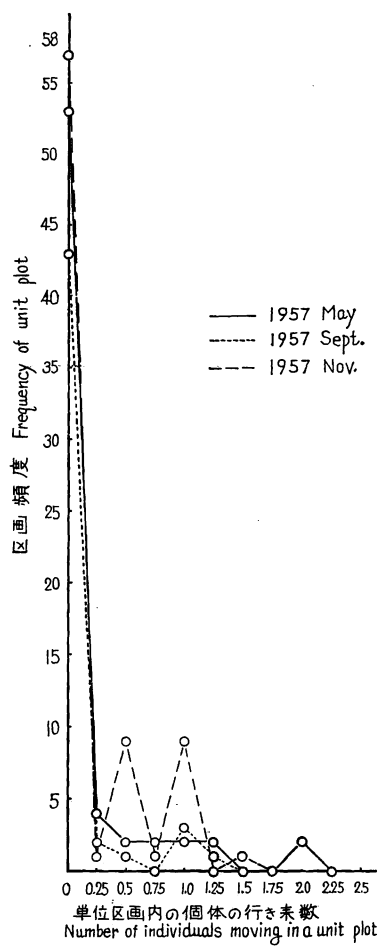


Fig. 6-5

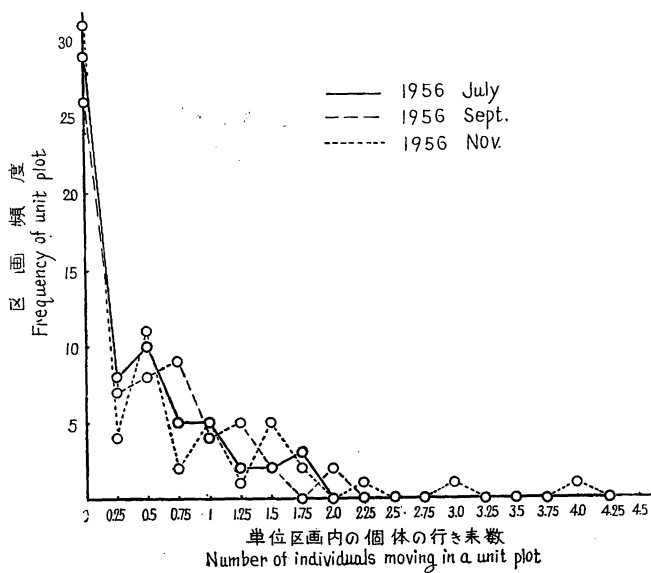


Fig. 6-4

いま、この巣と行動の度数分布をみくらべるために、両者の単位区画内の最大の数を各年度月別に表示すると Table 2 のようになる。55年5月巣2匹に対し行動数2.25匹、57年11月巣1匹に対し行動数1.5匹、59年11月巣3匹に対し行動数4.75匹とこれらの月は巣の数よりも行動数の方が密集した恰好になっている。54年5月、10月、56年11月、57年5月、59年7月は同じ匹数を示している。それ以外の年月は大体行動数の方が巣の数よりも少なくなっている。

つぎに、単位区画内の0匹の区画度数を両者についてくらべると Table 3 のようになる。57年9月の巣の度数51に対し、行動度は57、また55年5月の同じ区画数を示した2例をのぞいて、いずれの全年月の行動の区画頻度が巣の0の区画頻度より少ない。以上の2つの表から考察されることは、巣がたとえ1区画に集中していても行動圏は重なりをさけ、一様なひろがりの排列的な分布型をとる傾向にあるといえる。

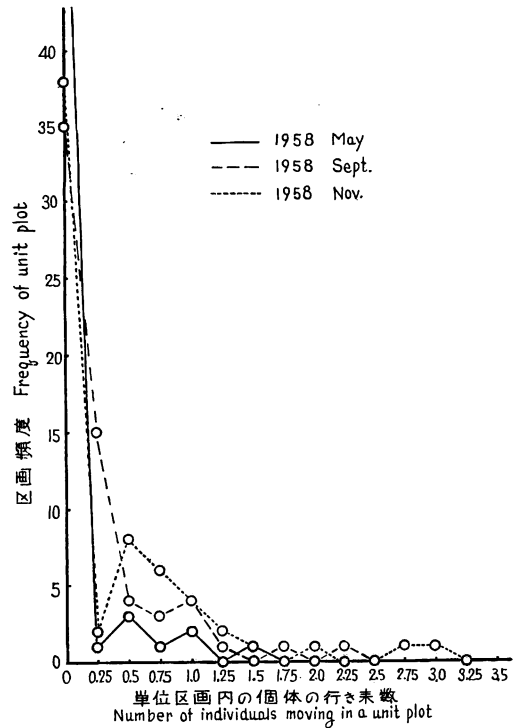


Fig. 6-6

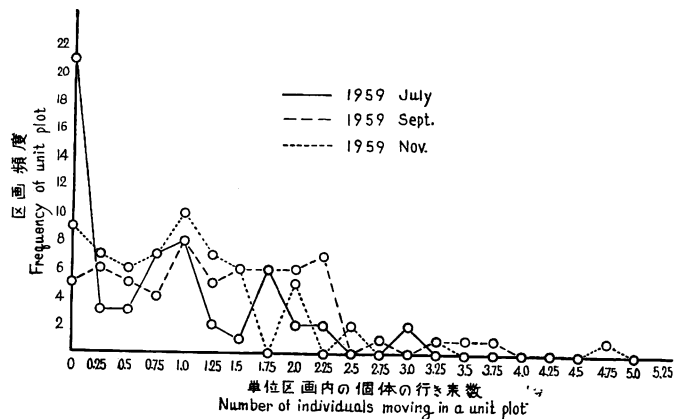


Fig. 6-7

2. 分布型の生態的意義

元来分布型とは数学的に抽象されたものであるが、生態的にみてこれらの分布がいかなる意義を有するものか考察を行なってみる。

生物はみずからあるいは他力（生物相互の影響、無機的環境の影響）によってある環境にすみ、一方環境はそれ自身もかわるが、また生物の影響によってもかわり、主体の生物と環境の両者は相互可逆的關係をもっている。このように、生物の生息場所は主体たる生物と環境の相互間の反応結果としてきまるもの

Table 2. 区画内の最大の巣の数と行動個体数の比較
Comparison between the maximum number of nests and the maximum individual moving in unit plot.

年 Year	月 Month	巣の数 Nests	行動個体数 No. of individuals moving	年 Year	月 Month	巣の数 Nests	行動個体数 No. of individuals moving
1953	Sept.	3	2.5	1957	May	2	2.0
	Nov.	3	2.75		Sept.	3	1.25
1954	May	1	1.0	1958	Nov.	1	1.5
	July	3	2.5		May	2	1.5
	Oct.	3	3.0	1959	Sept.	3	2.25
1955	May	2	2.25		Nov.	4	3.0
	July	3	2.0	1959	July	3	3.0
	Oct.	4	3.0		Sept.	4	3.75
1956	July	4	4.0		Nov.	3	4.75
	Sept.	3	2.0				
	Nov.	2	1.75				

Table 3. 巣のない区画数と行動のない区画数の比較
Comparison between number of plots without nest and number of plots without track.

年 Year	月 Month	巣のない区画数 Number of plots without nest	行動のない区画数 Number of plots without track	年 Year	月 Month	巣のない区画数 Number of plots without nest	行動のない区画数 Number of plots without track
1953	Sept.	54	51	1957	May	58	53
	Nov.	52	25		Sept.	51	57
1954	May	64		1958	Nov.	59	43
	July	52	44		May	57	55
	Oct.	30	19	1959	Sept.	50	33
1955	May	56	56		Nov.	47	38
	July	52	47	1959	July	34	21
	Oct.	26	9		Sept.	19	5
1956	July	46	29		Nov.	21	9
	Sept.	41	26				
	Nov.	34	32				

である。したがって、いま仮定的に微小環境が均質にあるとみなされる生息地では、生活場所の分布は生物自体の選択、あるいは生物間相互の影響によってその分布型は左右されるものと思われる。

負の二項分布型であらわされる集中分布は、各個体が相寄り塊状 (clump) に分布するときで、昆虫などで1つの葉上に多数産みつけられた卵が、ふ化したときにみられる場合がこれにあたり、小哺乳類では発情期の雌雄の交尾対とか、哺乳中の親子の状態とかはこのような分布を示す要素になるものと思われる。正二項分布型であらわされる排列的分布は人工造林地の植栽木の分布が典型的にこの状態を示すものであるが、自然界ではこの現象は少なく昆虫界でアリジゴクの集団が典型的なこの分布型を示すと報告されている。鳥類は排他的な個体間のテリトリ制の関係で、この分布を示すものが多いようである。ポアソン分布は各個体の区画内にはいる確率が小さく、機会的に区画内にはいるときに示される分布である。

野鼠の個体相互間の関係とみられるものに繁殖期の雌雄関係、親子関係、個体間のテリトリ制の現象があり、さらに近縁種野鼠との種間関係があると考えられる。雌雄の共せいは交尾期のごく短い期間のみであるか、あるいは子育て期間までにおよぶ長期間のものであるか不明であるが、少なくとも集中要素になると思われる。種内および種間のテリトリ制の現象は排他的傾向を示し、排列的分布型をとる要素と考えられる。しかし、テリトリ制も後述するように条件によってはかなり接近して巣をつくることが可能であり、家族関係とはちがった意味で集中的結果を示すこともありうる。このような個体間関係の諸要素が総合され、本調査結果の大部分が機会的分布を示したものと解せられる。Fig. 5 に示される生息個体数の増加につれて、集中分布型から排列的分布に移行するという現象がみられる。すなわち、個体数の少ないときは比較的繁殖時期が多く集中傾向をとる要素が多くはたらき集中分布型を示し、個体数の多い時期は繁殖時期もすぎ、乳ばなれをし親元から分散した若い個体がそれぞれテリトリをもって生活をしていることが多く排他的要素が大きいはたらいっているため排列的分布をとると考えられる。

3. 生息個体数と行動圏の大きさ

テリトリ制は生活維持、子育てに必要な一定領域が排他的に確保されている現象をいう。しかし、とくに巣の近くの絶対に他個体の侵入を許さぬところをテリトリ (territory) とよび、それより広範な外囲で摂食活動を行なっている領域を行動圏 (home range) とよんでいる⁹⁾。行動圏はテリトリほど排他性の強いものでないが、やはり他個体にかなり制約的影響を与えるものと考えられる。しからば生息個体数の増加につれて行動圏の大きさはどのように制約され変わっていくものか検討してみる。

行動圏のあらわし方には最小面積法 (minimum area method)¹⁰⁾、境界法 (boundary strip method)¹¹⁾ など多くあるが、筆者は捕獲地点の最大の半分を行動半径ととなえ、行動圏の指標とした。このあらわし方は田中 (1962) も推奨するように、STICKEL 女史¹²⁾の実測レンジ長 (observed range length) の2分の1に相当するものであり、良好な結果を示すものと思われる。記号放逐法による捕獲記録は大体7日間行なわれたものであるが、その中に1回しか捕獲されなかったものもある。HAYNE (1950)¹⁴⁾によると初めの2, 3回の捕獲回数の記録で急速に行動圏は大きく算出されるが、それ以後の捕獲回数の記録ではそれほど大きく算出されないとのべている。BLAIR (1942)¹⁵⁾は *Peromyscus maniculatus* は最大の移動を示すのは10回以上の記録が必要であるとし、STICKEL (1946)¹⁶⁾は *P. leucopus* の例で1週間のうち4回の記録があれば十分であるとのべている。筆者は資料の都合上2回以上の捕獲記録の全個体を用い各年度月別における生息個体数とその平均行動半径との関係を雌雄別に Fig. 7 に示した。

図によると生息個体数が増加するにつれて行動半径が小さくなる傾向がある。行動圏の大きさは個体の老幼程度、あるいは個体差によって差異はあるが、生活に必要な食物を確保する行動領域であるため、環境条件の良し悪しによって左右される。環境条件が良好で包容能力 (carrying capacity) の高い場合

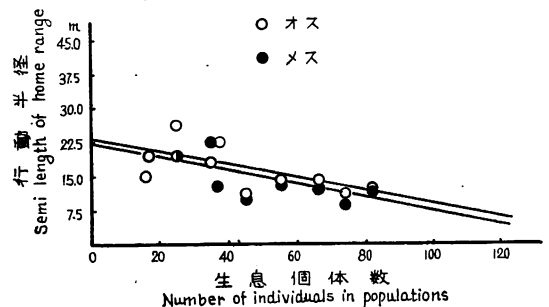


Fig. 7 エゾヤチネズミの生息体数と行動圏の関係
Relationship between size of home range and number of individuals in populations of the red backed vole (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*).

であれば、行動圏は小さくても生活が可能で多数個体が生息できる。しかし、生息個体数そのものは、その環境の包容能力の指標として使えるとは限らない。というのは、生息個体数は内的因子 (intrinsic factor) により過剰密度 (over density) に増殖して、包容能力の限界以上の個体数になる場合があり、また、そうでなく包容能力の限界にまで十分に個体数が達しない場合もありうるからである。このことから、行動圏と生息個体数との関係は、大体の傾向を示すものといえる。本図の両者の関係を回帰直線であらわしてみると、

$$\text{雄は } Y = -0.1422 X + 22.92$$

$$\text{雌は } Y = -0.1392 X + 22.245$$

(X : 生息個体数, Y : 行動圏半径)

の関係があり、雄5%, 雌10%の危険率で回帰係数は有意であり、また雄と雌の回帰係数の差は認められない。すなわち、両者は大体同じ割合で、生息数が増加するにつれて行動圏が小さくなるといえる。また、両者の平均の差は有意であり、雄は雌より大きい行動圏を有しているといえる。

いまひとつ興味のあることは、包容能力が低く非常に低密度である場合に、生活のため要求する行動圏が大きく22.5m以上の行動半径を有する個体も出てくることで、放浪性 (nomadism) の個体が出現しやすい状態にあることである。また、一方包容能力が良好で高密度になるにつれて行動圏が小さく、同図で150匹のあたりでは示されないほどである。実際はある生息個体数以上では生活不可能となり移動分散などがおこるものと思われる。

4. 生活場所の変遷

生活場所の分布や大きさは、個体間相互の作用がかなり影響することを検討してきた。個体間相互の影響は、既述のように一時点からみた場合のほか、個体群構造の変遷にともなう影響もまた無視することはできない。たとえば、個体群の年齢構成³⁾に示される出産、死亡の代謝によって、生活場所は破壊、新形成されるなどえず変遷し、それにともなう個々の生活場所の移動が考えられる。また環境自体も、ミクロ的にみて1年を通じけって同じとはいえず、ネズミ自体もこれに応じて撰択を行なっていることも考えられる。このような総合的な意味における、主体と環境の相互反応系としての生活場所の利用は、時期の変遷とともにどのように変わってゆくものか検討をしてみる。

筆者は方形区の単位区画内の生息個体数を、その単位区画内における生活場所の利用状況とみなし、Table 4に1例を示すように59年9月の単位区画内の匹数が、11月にどのような匹数に変わっていったか

Table 4. 巣の分布の移行状況を示す相関表
Table of correlation for the shift from September to November
in 1959 in nest distribution.

Nov.	Sept.	単位区画内の巣数 No. of nests per unit plot					計
		0	1	2	3	4	
単位区画内の巣数 No. of nests per unit plot	0	6	9	6	0	0	21
	1	10	7	8	2	0	27
	2	2	2	1	5	1	11
	3	0	1	1	1	0	3
	4	0	1	1	0	0	2
	計	18	20	17	8	1	

ということ、2つの月の間の単位生息数の頻度の相関表により相関係数(r)を算出し、次の判定によって生活場所の利用の移行状態をみる目やすとした。すなわち、

$r=1$ 両月の間には相関関係があり、その意味するものは、生活場所の利用は先月のものと一致しているということである。単位区画内の生息数の利用率は比例的に増減する。

$r=0$ 両月の間は無相関であり、生活場所の利用は機会的に変遷したことを示す。

$r=-1$ 両月の間には相関関係があり、生活場所の利用は先月の多数利用地から少数利用地へ、または少数利用地から多数利用地へ移行したことを示す。

この相関係数 r は1から-1までの値をとり、その値によって個体群の生活場所の移動方向をおよそ知ることができる。いま、生活場所を巣と行動の立場から各年度ごとの隔月間における移動を示す相関係数をみると、Table 5 のようである。

巣の利用区画の移行状態をみると、やや集中型の分布型から、同じ分布型に移行している場合でも53年9月から11月へ、54年7月から11月の2例のように、相関係数は0に近く、その変遷は全く機会的であり、同じ場所に継続して生活が行なわれているとはいえない。一方、55年5月から7月へ、また58年9月から11月の移行の2例は相関係数はそれぞれ0.71, 0.81と1に近く、比較的同じ土地を利用して生活していることがうかがわれる。また、56年5月から7月の場合は-0.01となり、機会的な移行に近いが、その方向はむしろ未利用地へと移行した傾向がみうけられるものもある。同様な傾向は、55年7月から11月の場合の集中型傾向から排利的型の傾向へ、57年5月から9月の場合の集中型傾向から機会的型への、いずれの移行においてもみられる。機会的型から機会的型へ移行する場合についても59年7月から9月の場合のように個体数の増加とともにいくぶん同じ場所を利用するが、大部分は機会的に移行する。また、59

Table 5. 生活場所の利用状態の変遷
The shift of the state of utility in the sphere of life.

年 度 Year	1953	1954		1955		1956		
経 過 Lapse	Sept.→ Nov.	May→ July	July→ Nov.	May→ July	July→ Oct.	May→ July	July→ Sept.	Sept→ Nov.
分布傾向 Tendency of distribution	N. B→ N. B	P→ N. B	N. B→ N. B	N. B→ N. B	N. B→ P. B	N. B→ N. B	N. B→ P. B	P. B→ N. B
相関係数 Coefficient								
{ 巣 nest	0	0.06	0.04	0.71	-0.02	-0.01	0.30	0.05
{ 行 動 Movement	-0.05	0.17	0.36	0.15	-0.11	0.10	0.28	-0.04
個 体 数 Number of individuals	16 ↘ 12	2 ↗ 16	16 ↗ 54	10 ↗ 15	15 ↗ 25	11 ↗ 25	25 ↗ 39	39 ↘ 35

年 度 Year	1957			1958		1959	
経 過 Lapse	May→ Aug.	Aug.→ Sept.	Sept.→ Nov.	May→ Sept.	Sept.→ Nov.	July→ Sept.	Sept.→ Nov.
分布傾向 Tendency of distribution	N. B→ P	P.→P.	P.→ N. B	P.→ N. B	N. B→ N. B	P.→P.	P.→P.
相関係数 Coefficient							
{ 巣 Nest	-0.09	0.01	0.16	0.01	0.82	0.19	0.31
{ 行 動 Movement	-0.08	0.07	0.04		0.76	0.55	0.35
個 体 数 Number of individuals	10 ↘ 4	4 ↗ 17	17 ↘ 7	8 ↗ 17	17 ↗ 25	45 ↗ 82	82 ↘ 66

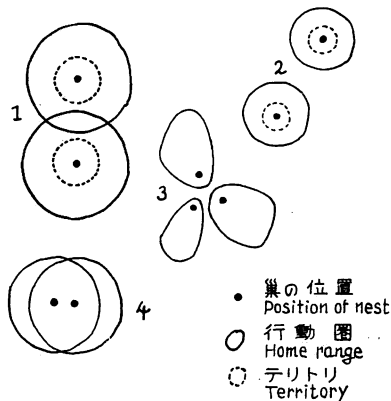


Fig. 8 各種の型の巣と行動圏の模式図
Pattern of many types of nest
and home range.

行動圏の中に偏在している場合もあり、巣と行動の分布の不一致を示すと思われる。さきに分布型の要素で、テリトリ制は排列的要素になるとのべたが、テリトリは巣のごく近くの小面積であるため、テリトリが重ならない程度に相接して作ることができる。したがって、本方形区の15m平方の区画中かなりの巣が作られる余地があり、結果からみてその生息地の撰択は、機会的に行なわれているかもしれぬという考えも出てくるのである。

駆除の総合考察

毒餌の配置の要領を考察してみる。従来、微小環境の立場から重点的配置を行なってきたが、これはほとんど意味をなさない。本試験が示すように相観的に均質な生息地では、吾人の主観からみて良好と思われる粗朶、草むら、古根株のごとき微小環境はたとえ野鼠の生息する可能性は高くとも絶対的なものでない。これらの微小環境は一おう等閑視して、個体群は機会的分布をしているとみなして毒餌の配置を行なうのが賢明である。その配置要領は造林地内に均質的に配置するような方法、たとえば、規則的配置、機会的配置が考えられる。前者は大体作業員を等間隔に進ませ、一定間隔においてゆく方法によって達せられる。後者は作業員をほぼ等間隔に進ませ、適宜にばらまくことによって達せられる。現今のヘリコプターによる散布も、ある一定落下間隔をもって散布せられる、やや正規型¹⁷⁾に近い配置状態を示すと思われる。

つぎに配置量の問題であるが、これは多量配置すればその遭遇率が高まることはいうまでもないが、その経済的な効果量を出す必要がある。これは毒餌の性質によって一がいにいえないが、1粒で1匹を殺せるものとしてどのくらい実用的に配置すべきか検討を行なってみる。

巣の分布は機会的分布をしているとみなしても差しつかえないので、理論的に約1ha(120m²)あたりの生息数に対し、単位区画にどのくらい住んでいるものか参考までに、10、25、50、100、150匹の個体群について Fig. 9 にあらわしてみる。1区画に6匹生息するという高い密集度は150匹の個体群のときに示される。しかもそのような区画は、たかだか1区画しかないのである。そして、もっとも多い区画数は2匹の個体数のものである。100匹の個体群になると5匹の個体数の区画が最大の密集区画であり、1匹の区画数がいちばん多い。50匹以下の個体群では0匹の区画数が多くなる。このように個体数に応じて、

年9月から11月にかけて、個体数の減少につれ前者よりもやや同じ場所を利用する傾向が強い場合もみられる。

行動の利用状態の移行方向をみると、53年9月から11月、55年7月から10月、56年9月から11月、57年5月から9月の諸例は機会的移行に近いが、多数行動する区画から少数行動する区画へその生活圏が移行している傾向がみられる。比較的同じ区画で行動の利用が同じなのは58年9月から11月、59年7月から9月、59年9月から11月の場合などであり、その他の諸例はむしろ機会的な移行状態を示している。

ここで注目されるのは、巣の利用区画と行動の利用区画の移行状態が、必ずしも一致していない例があることである。

これは Fig. 8 に示される1、2、4型のように、巣の位置が行動圏の中心に必ずしもあるとはかぎらず、3型のように

その区画あたりの最大個体数の区画数、またもっとも多い区画の個体個数などを知ることができ、それを規準にして、経済的にして、かつ有効な散布量をきめることができる。たとえばこの図から、通常の発生状況 (100 匹以下) では 1 区画に 5 匹の個体数とみなし、全 64 区画で 320 粒の配布のようにきめることができる。その中に当然無駄な配布量も出てくるが、その量は最小におさえることができる。

現在、野鼠の 1 日の行動量が不明であるので、毒餌の遭遇率ほどの程度か不明である。生息個体数が少なくなると、Fig. 7 のようにそれだけ各個体は広い行動圏を持つようになるので、1 日の行動量が一定し

ているものであれば、当然、行動圏内の単位面積あたり行動量は少なくなる。したがって、生息個体数が少ないからといって、散布毒量を個体数に応じて少なくすれば、それだけ、遭遇率も悪くなる。毒餌の遭遇率に関して、生息個体数と散布量とは、一致しないことに注意せねばならぬ。このことから、生息個体数の少ない個体群の駆除は、経済的にみて効率のいいものとはいえない。

以上、述べた分布型式を規準にして、効率の最も妥当な規準量を出すのが今後の問題点といえる。

要 約

1) 相対的に均質な環境に生息する野鼠個体群の巣 (行動のもっとも頻繁なところを意味する) の分布は、機会的分布型とみなして実用上差しつかえない。毒餌駆除を行なうとき、ポアソン分布函数をもとにして、個体群の分布状態を知り、施業方針を立てることができる。

2) 巣は行動圏の中心にあるとは限らず、偏在するものもあり、巣の分布型が機会的をとるのに対し、各個体の行動圏は重複をさけ、排列的の分布をとる傾向がある。

3) 巣、行動圏は季節によって特定の微小環境をえらぶことなく、全く機会的に移り変わっている。したがって、ある時期は機会的分布よりむしろ集中的、排列的な分布をとることもありうると思察される。

4) テリトリ制の影響から行動圏の大きさは、生息個体数の増加につれて小さくなる傾向がみられる。

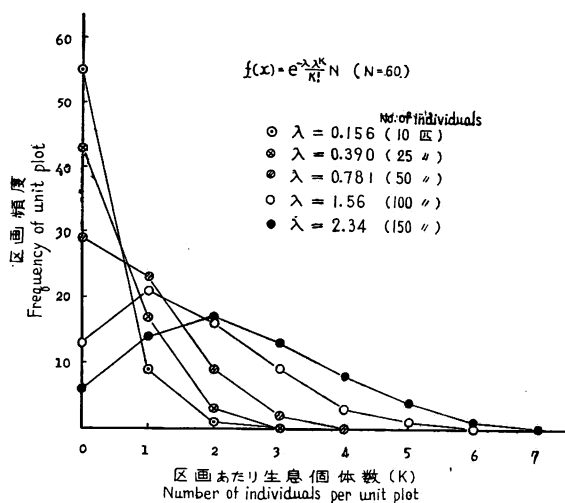


Fig. 9 ポアソン分布系列の理論度数分布
The theoretical frequency distributions of Poisson series.

文 献

- 1) 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, pp. 71~92, (1955)
- 2) 桑畑 勤・加藤亮助: 野ネズミの生息場所と移動に関する研究 第2報, 林業試験場研究報告, 108, pp. 31~46, (1958)
- 3) 木下栄次郎・前田 満: 天然林伐採跡の造林地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, pp. 61~98, (1961)
- 4) 太田嘉四夫: 北海道産野ネズミ類の分布について, 日本生物地理学会会報, 16-19, pp. 391~398, (1955)
- 5) HAYNE, D.W. : Two methods for estimating population from Trapping records. Journal Mammalogy, 30, pp. 399~411, (1949)
- 6) 太田嘉四夫・高津昭三: 野鼠類の種間関係の研究 I, すみわけの変遷, 日生態会誌, 5, pp. 153~156, (1956)
- 7) 太田嘉四夫: 野鼠類の種間関係の研究 III, 小林地におけるすみわけ, 日生態会誌, 8, pp. 149~156, (1958)
- 8) 細川隆英・鳥居西藏他: 生態学汎論, 養賢堂, 376 pp., (1960)
- 9) BURT, W.H. : Territoriality and home range concepts as applied to mammals. Jour. Mamm., 24, pp. 346~352, (1943)
- 10) MOHR, C.O. : Table of equivalent population of North American small mammals. Amer. Mid. Nat., 37, pp. 223~249, (1947)
- 11) BLAIR, W.F. : Techniques for the study of mammal populations. Journ. mamm., 22, pp. 147~157, (1941)
- 12) STICKEL, L.E. : A comparison of certain methods of measuring. Ranges of small mammals. Jour. Mamm., 35, pp. 1~15, (1954)
- 13) 田中 亮: ネズミ類個体群生態学と公衆衛生, 第7回四国公衆衛生学会雑誌, (1962)
- 14) HAYNE, D.W. : Apparent home range of *Microtus* in relation to distance between traps. Journ. Mamm., 31, pp. 26~39, (1950)
- 15) BLAIR, W.F. : Size of home range and notes on the life history of the woodland deer-mouse and eastern chipmuck in northern. Michigan Jour. Mamm., 23, pp. 27~36, (1942)
- 16) STICKEL, L.F. : Experimental analysis of methods for measuring small mammal populations. Jour. Wildlife. Mgt., 10, pp. 150~159, (1946)
- 17) 井上元則: 航空機による放牧地の啮歯類駆除, 北方林業 11, (1959)

Studies on Population Ecology Control of Small Mammals (I).

Pattern of distribution and its shift.

Sukesaburo HIGUCHI

(Résumé)

Rodent controls so far have been devised from the view point of autoecology. Nevertheless, in the present day when controls must be carried out on a large scale, it is necessary to plan a principle of control from the view point of population ecology.

The present paper deals primarily with the spatial distribution of the red backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, which is an animal harmful to the larch tree in Hokkaido, Japan. For countermeasures the problem is basically how to spray or post poisonous bait and its quantity.

The mark and release method was carried out to investigate the number of individuals in a population. The quadrate for study of this method was set in a secondary forest, which is regarded as a homogenous environment from the physiognomical viewpoint (Fig. 1). It had 64 unit plots in 8 rows by 8 columns, to a total size of about 15 meters square. The unit plots were suitable for sampling plots in the pattern of distribution, too.

The pattern of distribution was represented in two ways: one was shown in terms of nest, it being assumed that the nest was located in a plot where a vole goes and comes most frequently among several plots corresponding with its home range; the other was represented in terms of the movement of coming and going in home range in proportion to catch. The rate of moving in an unit plot means the number of individuals to make an appearance in the plot. Accordingly, the total sum of the comings and goings by some individuals in a plot is equivalent to the number of appearance of individuals in the plot (Fig. 2, 3). The mark and release method was done two to four times annually extending from spring to fall from 1953 to 1959. One period of investigation was seven days in principle.

The frequency distributions of nests in populations are shown in Fig. 4 for each year separately;

In Table 1 is given the fitness of the observed field counts in the frequency distributions of nest in populations to the theoretical frequency distribution of three patterns, that is, the Poisson distribution, and the negative and positive binomial distribution.

The two frequency distributions in July, 1959 and July, 1956 are in agreement with negative binomial types. The others generally coincide with the Poisson types.

Variance /mean ratios as indicators for the Poisson series in all the populations are shown in Fig. 5. In this figure an interesting phenomenon is the tendency that as the mean ascends, that is, the number of individuals in population increases, the distribution types of the higher populations are inclined to approach the positive binomial types.

The frequency distributions of individual moving per unit plot are shown in Fig. 6. In comparing the frequency distribution of individual moving with the frequency distribution of nest, it will be seen from Table 2 that the maximum number of nests per unit plot is inclined to be larger than the maximum number of the individual moving per unit plot, and from Table 3, that the frequency of nil count plots of nest is larger than the frequency of nil count plots of individual moving. These tendencies mean that the home ranges of individuals avoid overlapping and are inclined to distribute in arrangement.

Sexual pairing or maternal and filial relationship during nursing play the role of an

aggregative element; on the other hand, territoriality plays the role of a segregative element. It is possible, however, for voles to build their nests in contact with each other to such an extent that their territories do not overlap. Seen in this light nesting place might be rather selected by the voles at random in a 15 meter square plot.

It is supposed that the larger the number of individuals in a population is, the smaller is its home range in average, because territoriality restricts the movement of individual animals. A relation between the half of the longest observed range length as an indicator of home range and the number of individuals in the populations whose home ranges are under study is shown in Fig. 7.

The reciprocal relation in the male is represented by the regression line $Y = -0.1422 X + 22.92$, in the female $Y = -0.1392 X + 22.245$ (Y : semi-length of home range, X : number of individuals).

In order to prove how the number of individuals moving in unit plots in a given month changes in the following month, correlation tables were prepared of the number of nests or the number of individuals moving between two months as in Table 4.

Coefficient (r) is available as an indicator of the shift between the two months. That is, $r:1$ indicates the same state in the utility of habitat, $r:0$ indicates the shift at random, $r:-1$ shows that plots of a large number of individuals have changed to ones of a small number of individuals, or plots of a small number of individuals have changed to ones of a large number of individuals.

In the shift of the two cases, May and July in 1955, Sept. and Nov. in 1958, plots in both the months were in almost the same state. The coefficients of the other shifts being near zero, indicate shifts at random. Among them, July and Oct. in 1955, May and July in 1956, and May and Aug. in 1957 have tendencies of adverse shift as coefficients indicate negative values. The state of utility of plot as indicated by nests is not always in accord with the state of utility by home range (Table 5).

This fact is due to many types of combination of nests and home range as shown in Fig. 8. For example that a nest is located in an eccentric part of the home range like No. 3 leads to disagreement between nest and movement in distribution.

Judging from these states of shift in distribution, the sites of nest and home range move all the time. In the course of shifting, an aggressive distribution or a regular distribution may take place.

These shifts are considered to be caused by the formation of new home ranges in young animals or the disappearance of old individuals.

Generally the distribution of the vole and its shift are regarded as occurring at random for practical purposes. Accordingly it may be expected that good results of control measures will be sufficiently obtained by spraying poisonous baits at random. The economical quantity of poisonous bait to be sprayed is reasonably calculated on the basis of the maximum number of individuals in the unit plot in the Poisson distribution series.

付表 1. 雄, 雌の行動圏と生息個体数の回帰直線

Regression line between size of home range and number of population in male and female.

	♂				♀			
	s.s.	f	m.s.	t	s.s.	f	m.s.	t
回帰 Regression	106.927	1	106.927	2.589	63.037	1	63.037	2.029
誤差 Error	143.498	9	15.944	$P < 0.05$	91.808	6	15.301	$0.10 > P > 0.50$
計 Total	250.425	10			154.845	7		

回帰係数の差の検定のための分散分析

Analysis of variance for test of difference of regression coefficients.

	s.s.	f	m.s.	t	p
まとめた回帰 Total regression	173.55	1	173.55	3.327	$0.01 >$
回帰係数の差 Difference of regression coefficient	3.59	1	3.59	0.477	$0.70 - 0.50$
平均の差 Difference of mean	244.084	1	244.084	3.94	$0.01 >$
誤差 Error	235.306	15	15.69		

付表 2. 巣の分布の移行状況を示す相関表

Tables of correlation for the shift in nest distribution.

1953

		Sept.				
		単位区画内の巣の数 No. of nests per unit plot				
Nov.		0	1	2	3	
単位区画 内の巣の 数 No. of nests per unit plot	0	45	6	2	1	54
	1	6	3	0	0	9
	2	0	0	0	0	0
	3	3	0	0	0	1
		52	9	2	1	

1954

		May		
		0	1	
July	0	50	1	51
	1	8	1	9
	2	3	0	3
	3	1	0	1
		62	2	

1954

		July			
		0	1	2	3
Nov.	0	25	3	1	30
	1	17	2	0	19
	2	6	2	2	10
	3	3	2	0	5
		51	9	3	1

1955

July	May	0	1	2	
0		46	5	1	52
1		9	1	0	10
2		1	0	0	1
3		0	0	1	1
		56	6	2	

1956

July	May	0	1	2	
0		40	5	1	46
1		9	0	2	11
2		7	0	0	7
		56	5	3	

1956

Nov.	Sept.	0	1	2	3	
0		24	13	5	0	42
1		4	9	0	1	14
2		4	1	1	0	6
3		1	0	0	0	1
4		0	1	0	0	1
		33	24	6	1	

1957

Sept.	Aug.	0	1	
0		46	3	49
1		13	1	14
2		0	0	0
3		1	0	1
		60	4	

1958

Sept.	May	0	1	2	
0		45	4	1	50
1		10	2	0	12
2		1	0	0	1
3		1	0	0	1
		57	6	1	

1955

Oct.	July	0	1	2	3	
0		11	4	1	0	16
1		23	3	0	0	26
2		14	3	0	1	19
3		2	0	0	0	2
4		1	0	0	0	1
		52	10	1	1	

1956

Sept.	July	0	1	2	
0		30	1	2	33
1		13	7	4	24
2		3	2	1	6
3		0	1	0	1
		46	11	7	

1957

Aug.	May	0	1	2	
0		54	3	3	60
1		4	0	0	4
		58	3	3	

1957

Nov.	Sept.	0	1	2	3	
0		46	14	0	0	60
1		3	0	0	1	4
		49	14	0	1	

1958

Nov.	Sept.	0	1	2	3	
0		44	3	0	0	46
1		6	6	0	0	12
2		0	3	0	0	3
3		0	0	1	0	1
4		0	0	0	1	1
		50	12	1	1	

1959

Sept. \ July	0	1	2	3	
0	12	4	2	0	18
1	9	7	3	1	20
2	9	5	1	2	17
3	4	1	3	0	8
4	0	1	0	0	1
	34	18	9	3	

付表 3. 行動状況の移行を示す相関表
Tables of correlation for the shift of movement.

1953

Sept. \ Nov.		単位区画内の行動個体数 Number of individuals moving per unit plot							
		0	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	
単位区画 内の行動 個体数 No. of individ- uals mo- ving per unit plot	0	38	8	3	2	0	0	1	52
	0.5	2	4	0	0	0	0	0	6
	1.0	3	0	1	0	0	0	0	4
	1.5	1	0	0	0	0	0	0	1
	2.0	1	0	0	0	0	0	0	1
		45	12	4	2	0	0	1	

1954

July \ May	0	0.5	
0	50	0	50
0.5	4	3	7
1.0	4	0	4
1.5	2	0	2
2.0	1	0	1
	61	3	

1954

Nov. \ July	0	0.5	1.0	1.5	2.0	
0	17	1	2	1	0	21
0.5	13	1	0	0	1	15
1.0	10	3	1	0	0	14
1.5	6	1	1	0	0	8
2.0	3	1	0	0	0	4
2.5	1	0	0	1	0	2
	50	7	4	2	1	

1955

July \ May	0	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	
0	43	3	2	0	0	0	48
0.5	8	1	0	0	0	1	10
1.0	3	0	0	0	0	0	3
1.5	1	0	1	0	0	0	2
2.0	1	0	0	0	0	0	1
	56	4	3	0	0	1	

1955

Oct. \ July	0	0.5	1.0	1.5	2.0	
0	7	2	1	0	1	11
0.5	11	2	0	0	0	13
1.0	14	3	1	1	0	19
1.5	9	3	1	1	0	14
2.0	6	0	0	0	0	6
2.5	0	0	0	0	0	0
3.0	1	0	0	0	0	1
	48	10	3	2	1	

1956

May July	0	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	
0	30	4	2	0	0	0	36
0.5	14	0	1	1	0	0	16
1.0	7	1	0	0	0	1	9
1.5	3	0	0	0	0	0	3
	54	5	3	1	0	1	

1956

July Sept.	0	0.5	1.0	1.5	
0	22	7	3	0	32
0.5	9	2	6	0	17
1.0	4	6	0	2	12
1.5	0	1	0	1	2
2.0	0	0	0	0	0
2.5	0	0	0	0	0
3.0	1	0	0	0	1
	36	16	9	3	

1956

Sept. Nov.	0	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	
0	17	7	5	1	0	0	1	31
0.5	9	7	3	1	0	0	0	20
1.0	4	2	4	0	0	0	0	10
1.5	1	0	0	0	0	0	0	1
2.0	0	1	0	0	0	0	0	1
2.5	1	0	0	0	0	0	0	1
	32	17	12	2	0	0	1	

1957

May Aug.	0	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	
0	52	4	1	2	0	1	60
0.5	1	0	0	0	0	0	1
1.0	3	0	0	0	0	0	3
1.5	0	0	0	0	0	0	0
2.0	0	0	0	0	0	0	0
	56	4	1	2	0	1	

1957

Aug. Sept.	0	0.5	1.0	
0	41	1	1	43
0.5	12	0	1	13
1.0	6	0	1	7
1.5	0	0	0	0
2.0	0	0	0	0
2.5	1	0	0	1
	60	1	3	

1957

Sept. Nov.	0	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	
0	36	13	7	0	0	0	56
0.5	4	0	0	0	0	1	5
1.0	3	0	0	0	0	0	3
1.5	0	0	0	0	0	0	0
2.0	0	0	0	0	0	0	0
	43	13	7	0	0	1	

1958

Sept. Nov.	0	0.5	1.0	1.5	
0	34	5	0	0	39
0.5	8	7	0	0	15
1.0	0	3	3	0	6
1.5	0	2	0	0	2
2.0	0	0	1	1	2
	42	17	4	1	

1959

July Sept.	0	0.5	1.0	1.5	2.0	
0	9	5	0	0	0	14
0.5	4	2	3	0	1	10
1.0	6	4	5	1	0	16
1.5	4	4	1	3	0	12
2.0	1	3	3	0	1	8
2.5	0	1	0	0	0	1
3.0	0	0	0	0	1	1
3.5	1	0	0	0	1	2
	25	19	12	4	4	

1959

Sept. Nov.	0	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	3.5	
0	2	4	2	2	1	0	0	0	11
0.5	8	3	10	0	2	0	0	0	23
1.0	2	2	2	7	2	1	0	0	16
1.5	2	1	2	1	1	0	1	1	9
2.0	0	0	0	0	2	0	0	1	3
2.5	0	0	0	1	0	0	0	0	1
3.0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
	14	10	16	12	8	1	1	2	