

北海道の森林における野ネズミの 生態に関する研究 第2報 エゾヤチネズミの出生と死亡について

前 田 満⁽¹⁾

I ま え が き

先の報告(木下・前田, 1961)では, トドマツ天然林を伐採したあとにトドマツを植えた造林地と, それをとり囲む異なった植生の土地における, ネズミ類個体群の季節的な変動についてのべた。その調査においては, 天然林が伐採されて人工林が造成される過程では, 先住種のヒメネズミ (*Apodemus geisha*) に変わってエゾヤチネズミ (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*) の生息数が増大することを知り, さらにその変動の要因を解析するために, まず両種の生活様式の差を明らかにしようとして, 繁殖型と食性とを分析した。その結果として, 生殖器の測定と胃内容物の剖検とによって, エゾヤチネズミ生息数の多い人工造林地においては, 周辺の天然林におけるよりも, 食草が常時豊富に食べられ, しかも繁殖率が高いということが判明した。しかし, この調査ではネズミを捕殺したため, 同一個体を長期にわたって追究できず, 個体群の年次変動を内部要因にまでたちいて調べることができなかった。

エゾヤチネズミの, いわゆる“大発生”には, 広域性的なものと同局在性的なものがあることが指摘されている(太田, 1960)。先報(1961)でえたトドマツ造林地と他の森林におけるエゾヤチネズミの生息数とその変動のちがいは, 環境条件の差によるものであろうか。その点を明らかにするため, 本調査では, さきの報告とおなじ植生区で1958年以後5年間, エゾヤチネズミの記号放逐法によって同一個体を追究し, 個体群の捕獲率, 植生間の移動, 妊娠率, 死亡率, 寿命などをしらべ, 簡単な生命表をつくり植生間の比較を行なった。本報告では, この比較の結果についてのべる。

この野外調査においては, 地表の気象状態と食草の現存量も測定して, 生息条件を解析する一助として
いるが, それらについては次報でのべることにする。

この研究をすすめるにあたって, 野外調査は室員の星野泰教技官の協力によっておこなわれた。また, 研究のご指導と助言をいただいた林業試験場北海道支場長 小幡 進技官ならびに同保護部長 余語昌資技官, および同野鼠研究室長 上田明一技官をはじめ研究室員の諸氏に感謝する。

個体群生態学研究会, 片瀬シンポジウムにおいて参加した多くの会員の方がたから, 貴重な批判をいただいた。また, たえず批判をうけ討論の機会をあたえてくださった「生研談」(林試北海道生態学研究談話会)の諸氏に感謝する。

この報告をとりまとめるために北海道大学農学部 太田嘉四夫講師に多くの忠言をいただいた。

ここに厚くお礼申しあげる。

(1) 北海道支場保護部野鼠研究室員

II 調査地と調査方法

調査地は、北海道札幌市付近の野幌国有林のはぼ中央、札幌事業区第30林班へ小班であって、海拔高50mあまりの平坦な丘陵林である。

この地帯の天然林は約20haであり、中央にある1955年植栽のトドマツ人工林のまわりを、天然生トドマツ純林、トドマツ—広葉樹の混交林、広葉樹林、ササの優占する沢がとりまいており、これらは適当に並べると、あたかも植生遷移の各段階のように見える。これら5つの植生内に、それぞれ約2haの調査区をもうけた。それら植生区の植物群落の構造は先報でくわしくのべたから本報告では省く。

これら植生区に毎月出現するネズミに記号をつけるため、各50箇の生捕りワナを定点におき、夏季の日射をさけ、積雪期の作業を容易にするために木箱でおおった。

各月5日間の捕獲作業で捕えたネズミの体重、繁殖状態を記録し、指と耳に個体番号を付して放した。これをつづけることによって、個体群の齢構成をしらべ、それぞれの齢のものが減少する経過を明らかにすることができた。

野ネズミの齢判定は、古くから体重や体長を基準にして、ごく大まかに行なわれてきた。しかし体重や体長は、生活条件のいかにかわからず、いつも生後日数に対応した一定の大きさを示すとは限らないから、齢判定のたしかなよりどころとはならない。とくに生育の後期のものでは、いっそう体の大きさによる齢区分は困難であった。

KALELA (1957) は、個体群変動を繁殖世代の構成から追究するため、フィンランド産 *C. rufocanus* (エゾヤチネズミの基亜種とされている一筆者) で、臼歯に生ずる歯根の有無によって大まかに、越冬個体と当年個体に分けた。そうして、これをもとにして、どの世代が繁殖母体になるかという点を明らかにした。しかし、これとても大まかな判定にすぎず、さらに細かく齢区分することはできない。藤巻(1963) は、最近 KALELA の方法をもちいてエゾヤチネズミの齢判定を試みたが、歯根の有無で越冬個体かどうかは決定できるが、しかし、当年個体のうち、春生まれと秋生まれの個体の齢判定はできない、とのべている。

また DUNMIRE (1960) は、北アメリカ産の *Peromyscus* 属のネズミで臼歯の生え方と磨滅状態によって、15段階の齢判定を行ない、生後齢の区分を試みているが、これも個体差があって一般的な方法としてはむずかしいものである。

このように、ネズミ類については、まだ正確な齢決定の基準がないので、この研究においては生捕りワナにとらえられ、記号を付せられた亜成体以上のエゾヤチネズミについて、齢判定をおこなうことにした。

本調査においては、毎月5日間のワナかけで、植生区全域内のネズミをすべて捕えつくすことは不可能であったと考えられるし、また新しく捕獲された個体が生後幾日を経過したものであるかの判定が容易でなかった。また、各個体はその生存の全期間中、毎月捕えられるとは限らないが、初回捕獲時より、最終捕獲時までの間を一応生存期間とした。そして生命表は、このような生存期間をもとにして作成したものである。

III 調査結果

1. 植生区間のネズミの移動

5つの植生区で、1958～1961年までの調査期間を通じて捕獲され、記号を付されたエゾヤチネズミ総数は、1,232頭であり、このほか作業中に事故死したもの(大部分は凍死)は41頭あった (Fig. 1)。

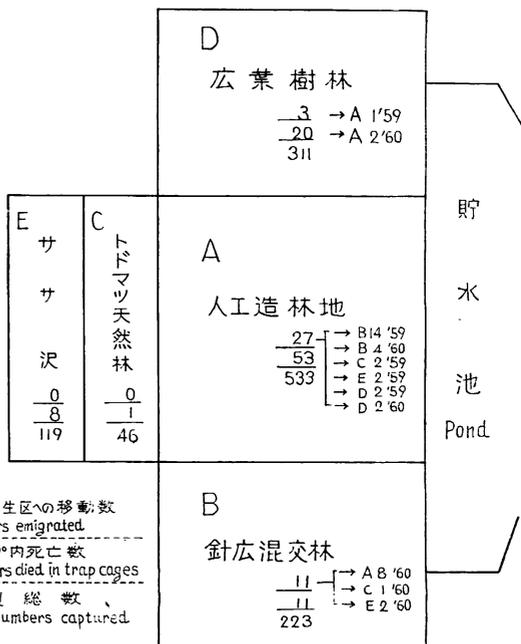
この研究においては、ワナにかからなくなったネズミが死亡したものか、もしくは移動したものを、できる限り区別しておくことが必要であった。ワナの中で死んだネズミや木箱内で発見した死体は死亡時期を確認したが、他のすべてはおのおの最終捕獲時を死亡時ということにした。しかし調査区を出入するネズミが相当数いるときは、最終捕獲時と死亡時との一致が悪くなるので、どれくらい植生間の移動ネズミがいるかを、あらかじめ確認しておくことにした。

本調査を行なったところの人工造林地を除く他の植生区は、造林地に接続し、これをとりまいており、それぞれの内部には20m間隔にワナが配置されたが、さらにネズミが調査地外へ移動するばあいに備えて、試験地外周において定期的に捕獲作業をつづけた。捕獲個体は、個体標識とともに捕獲地点を記録したから、この捕獲点を結んで個体の移動を明らかにすることができた。それによると、Fig. 1のように、植生間の移動をおこなったものが93頭みられた。これらの多くは林縁に生息していた個体が、他の林縁に移ったものであるから、他の大部分は出生地で生活史を終えたものと考えてよいであろう。

1958年は、人工造林地においてだけ再捕獲法を実施し、周辺の植生区では捕殺作業をおこなったが、その1年間で、全標識個体156頭のネズミのうち5頭だけが周辺の植生区へ移動して捕殺された。これは4%に満たない。造林地とその周辺におけるネズミの出入関係をみると、全植生区ともに再捕獲法を実施した1959～1961年の間に、造林地から周辺には30頭で、周辺から造林地へは12頭はいったことになる。

このような結果から、植生間の移動ネズミはあまり多くないことがたしかめられた。

2. エゾヤチネズミ個体数の年次変動



他の植生区への移動数
Numbers emigrated

トラップ内死亡数
Numbers died in trap cages

捕獲総数、
Total numbers captured

- A : Young Todo-fir plantation.
- B : Mixed hardwood-fir forest.
- C : Pure stand of fir.
- D : Broad-leaved forest.
- E : U-shaped ravine coverd entirely with Sasa-bamboo.

Fig. 1 各植生区におけるエゾヤチネズミの捕獲数と移動数 (1959～1960)

Total number of voles captured and the number of individuals emigrated from a given study area to the others during 1959～1960.

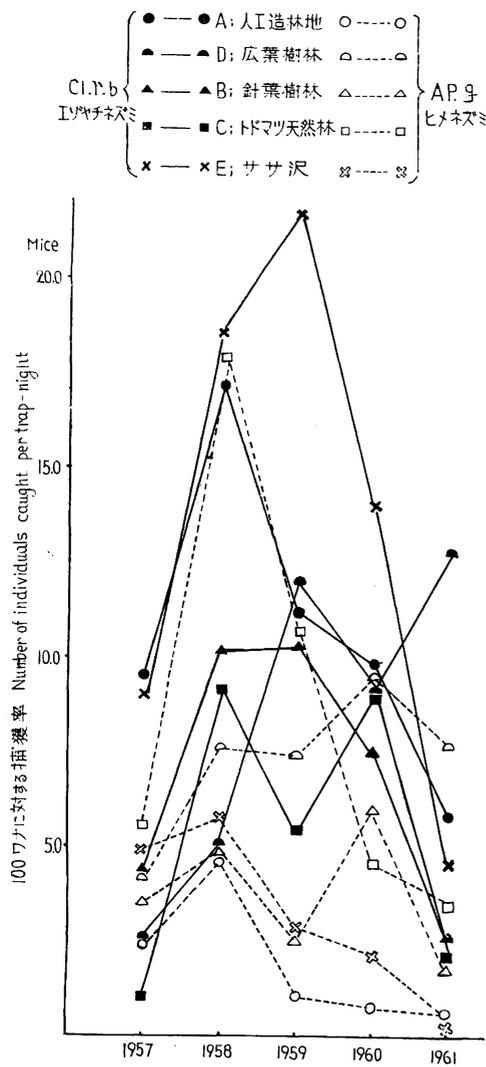


Fig. 2 各植生区におけるエゾヤチネズミとヒメネズミの捕獲率の変動(1957~1961)

Annual population density of field mice, with number of field mice captured in experimental areas A~B, from 1957 to 1961.

らかになった。

他方、ヒメネズミは全体として1958年を頂点にして、その後は漸減の傾向にある。このネズミの変動も植生区により必ずしも同じでなく、広葉樹林では1958年より、むしろ1960年に高い捕獲率を示している。

3. 繁殖

剖検によってエゾヤチネズミ雌雄の生殖器の大きさと成熟度を測り、卵巣や子宮を観察して繁殖状態をすることができるので先報はそれを用いた。しかし本調査のように、生捕り法のばあい繁殖活動の判定は外部からの識別にたよるところが大となる。雄では睪丸の腹腔外下降と肥大状態、雌では乳房の発達状態

Fig. 2 は1957年4月から1962年3月までの各年間のエゾヤチネズミとヒメネズミの捕獲率(C)を次式から算出して示した。

$$\text{捕獲率 } C = \frac{S(\text{総捕獲数})}{T(\text{ワナ数}) \times n(\text{日数})} \times 100$$

エゾヤチネズミの生息数、針葉樹林、針広混交林、広葉樹林、人工林の順におおいはすでに先報でくわしくのべてあるが、この5年間の個体数の推移をみてもその順序は同じである。

さらに Fig. 2 からは、エゾヤチネズミは、どの区においても1957年より増加し、植生区によっては1958年もしくは1959年が最大となり、1960年以後はしだいに減少しているのがみられる。たとえば人工林では1958年秋に最大となり、他の植生区では1959年に最大に達している、月別の捕獲数のうごきをしめした Fig. 3 をみても、新生個体数(図中黒い部分)とすでに記号されていた個体数(白い部分)を加えた捕獲総数も、植生区により年次的にずれて変動しているのがわかる。この調査地全域としては、その数が最大に達したのは1959年であったということができるが、そこに含まれているそれぞれの植生区では、エゾヤチネズミ個体群の変動が必ずしも一致していないことがこの調査によってしられた。

1959年には、北海道全域においてエゾヤチネズミの大発生があり、桑畑(1962)によれば本試験地と近い24林班において、エゾヤチネズミ個体群は1958年を増加期とし1959年の秋には絶頂期に達したということであるが、その野幌国有林においても、植生のちがいで、そこに住むエゾヤチネズミ個体群のピークの時期がちがうことが明

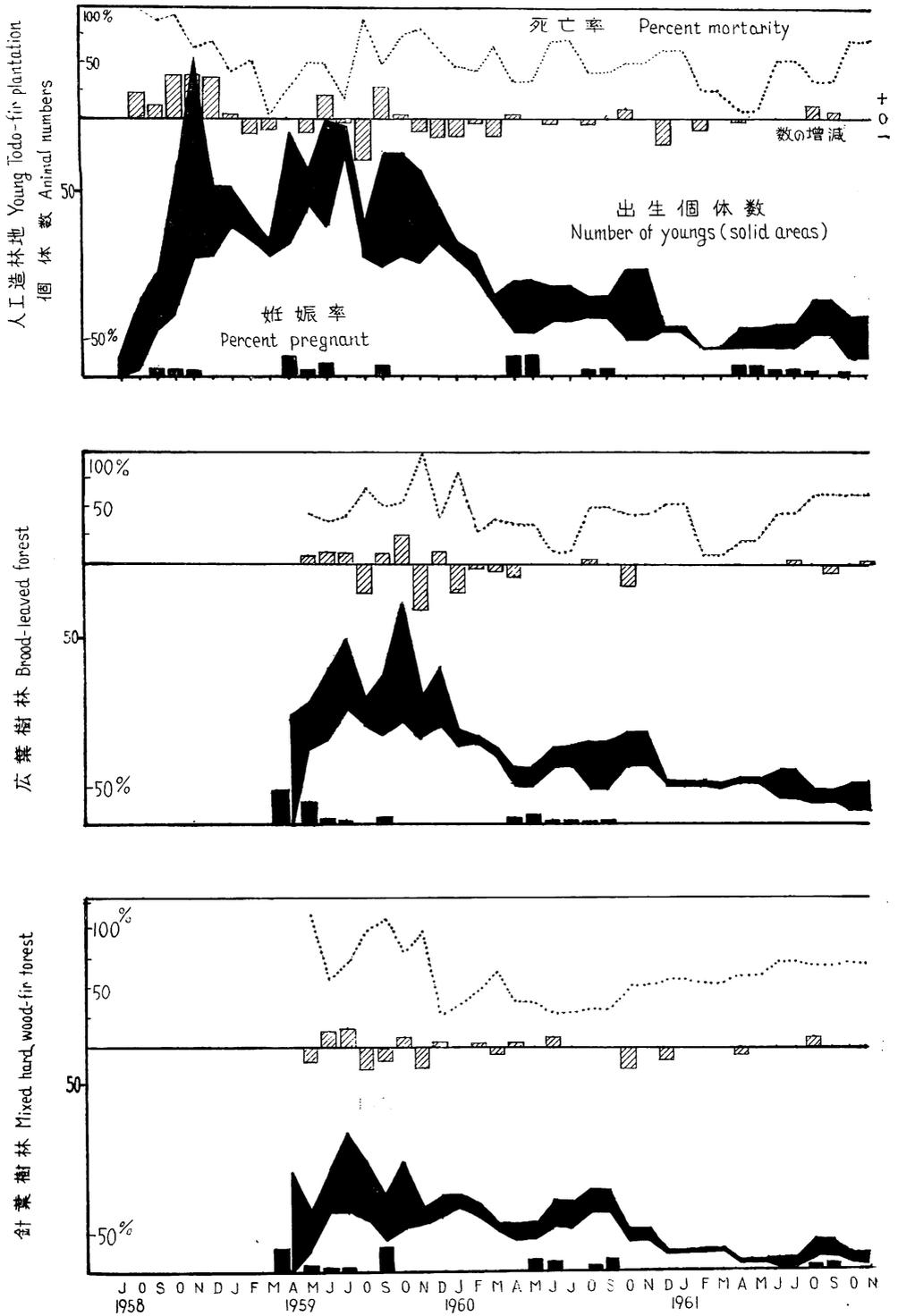


Fig. 3 各植生区における妊娠数, 出生数, 死亡数の関係

Pregnancy rates, number of young adult mortality for the red backed vole on each areas.

と陰開口の有無が判定の基準となる。また妊娠の判定は胎児の指触によって行なった。

個体群の出生と死亡を特に問題にする本調査においては、HOFFMAN (1958) がおこなっているように、産児数を推定するのに雌の胎児数を手がかりにすることがよいと考えたから、エゾヤチネズミの妊娠期間の約20日(木下, 1928)を指触によって妊娠初期, 中期, 後期に分けて判定記録した。このばあい, 妊娠初期の識別は正確を期しがたいので, Fig. 3 には妊娠中期, 後期の個体数のみを雌数全体に対する百分率として縦棒であらわした。

Fig. 3 は, 個体群の変動を総合的に論ずるため, この妊娠率と新生個体数, 死亡率などと対比させてある。なお Fig. 3 には, 捕獲数の多い人工林, 針葉樹林, 広葉樹林の3植生区のみ図示して代表的に論ずることにした。

5年間の調査を通じていえることは, 春生まれの世代の大半は, その年の秋に繁殖活動をおこない冬期間に死亡する。秋生まれの世代は積雪期を過ごし春に繁殖活動をおこない大部分夏までに死亡し, ごくわずかのものが秋まで生きのびて繁殖活動をする。

季節による妊娠率については, いずれの植生区についても秋よりも春季のほうが高い。

妊娠回数についてみると, 生存期間中に1回以上妊娠したことが確認された個体の割合は, 捕獲雌に対して9%であった。2回妊娠したものは, さらにそのうちの10%以下であり, 3回妊娠したものは発見で

Table 1. 年齢別の妊娠数
Number of pregnant females by age class.

調査区 Study area	生後月数 (month) Age		1 ~ 3	4 ~ 6	7 ~ 9	10 ~ 13	
	年 Year	年 Year					
人工造林地 (A)	1959	S	17	4	3		24
	〃	A	7	1		1	9
Young Todo-fir plantation	1960	S	3	1	2		6
	〃	A				1	1
	1961	S	4		1		5
	〃	A	5	1			6
広葉樹林 (D) Broad-leaved forest	1959	S	15				15
	〃	A		2			2
	1960	S	4		2	1	7
	〃	A					
	1961	S	3		3		6
〃	A						
針葉樹林 (B) Mixed hard wood - fir forest	1959	S	9				9
	〃	A	4				4
	1960	S	3		1	1	5
	〃	A	5				5
	1961	S					
〃	A	3				3	
Total	S		58	5	12	2	77
	A		24	4	0	2	30
			82	9	12	4	107

* S: Spring, A: Autumn

Table 2. 各植生区におけるエゾヤチネズミの出生と死亡
Natality and mortality of the red backed vole in experimental areas.

	人工造林地 Young Todo-fir plantation	広葉樹林 Broad-leaved forest	針葉樹林 Mixed hard wood - fir forest
個体群密度 Population densities.			
エゾヤチネズミ <i>Cl. r. b</i>	10.7	6.8	6.7
ヒメネズミ <i>Ap. g</i>	1.8	7.2	4.2
移動率 (%) Per cent emigrate.	5	1	4
妊娠率 (%) Per cent pregnant.	18	7	7
2回妊娠個体の割合 (%) Pregnant two times	14	9	0
平均寿命 (日) Mean longevities (days)	94.0	98.8	64.2
死亡率 Per cent mortality			
1 ~ 3*	71.1	67.8	81.2
4 ~ 6	15.2	16.0	9.8
7 ~ (months)	13.7	16.2	9.2

* Age

きなかった。

また Table 1 には、各植生区における出生後の齢別の妊娠個体数をあらわした。これによると、全妊娠個体のうち出生後3か月以内に妊娠したものが最も多く、その数は全体の3分の1にあたる。

植生区による妊娠率のちがいをみると、先報(1962)よりさらに顕著に、人工造林地が最も高い妊娠率をしめした (Table 2)。針葉樹林は人工林、広葉樹林に比べ、妊娠率がきわだって低いだけでなく、同一個体で2回妊娠したものはみあたらなかった。

4. 出生

はじめて生捕りワナに捕獲された月を出生月とみなした月ごとの出生個体数は、Fig. 3 の個体数変動のグラフの黒い部分で示されている。これはきわめて大きな変化をもっている。それでは、出生ネズミ数の変動が妊娠個体数の変動とどんな関係にあるかをみよう。

繁殖シーズン別にみると、大まかには妊娠数の増大と出生数の増大とは一致した関係がみられるが、月別にその関係を検討すると、たとえば人工造林地における1959年4月の妊娠率と1960年の同月の妊娠率は同じであっても、出生数は1960年が少ない。また1959年4月には、妊娠率の高い広葉樹林では人工林よりも出生数が逆に少なくなっている。これでは、ある時点の妊娠個体の数を目印にして、産出される次世代の数を予想することができない。このことは、出生後の幼若個体が亜成群に加わるまでの間の死亡率に大きな変化があることをしめしていると思われる。

5. 生存期間

1958~1959年のあいだ、それぞれの植生区で捕獲されたエゾヤチネズミの平均生存期間(初捕獲より最終捕獲までの日数)を Fig. 4 に示してある。これによると、4年間の全個体の平均は85日であった。植生区別に比較すると、人工造林地では97.4日、広葉樹林では95.7日ではほぼ等しく、針葉樹林では70.8日ときわめて短い。

Fig. 4 からはさらに、各植生区とも4~6月のあいだの出生個体よりも、7~9月のあいだに出生し

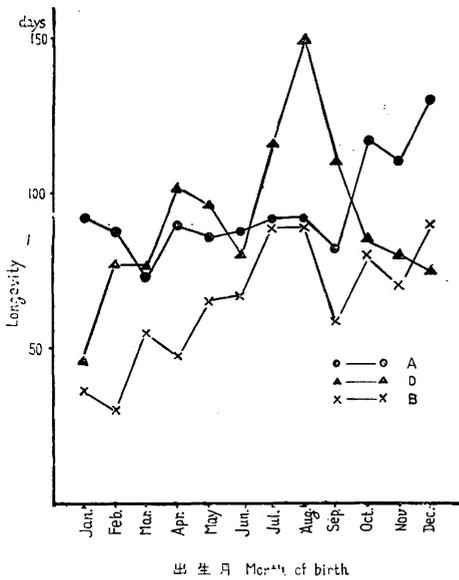


Fig. 4 各植生区における平均寿命の季節変化
Seasonal change of longevities of the red backed vole on the each vegetation areas.

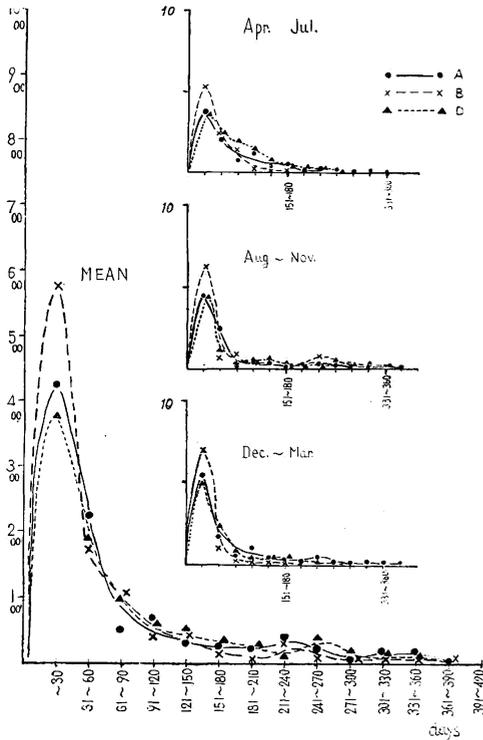
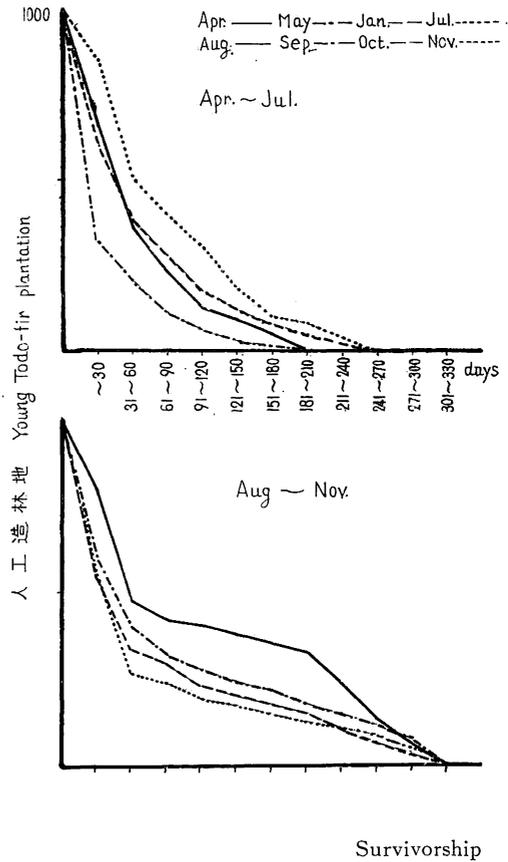


Fig. 6 エゾヤチネズミの植生別季節別死亡曲線
Mortality curve for the red backed vole population.



た個体の平均生存期間（かりに平均寿命と呼ぶ）が長いということがしれる。

また、植生区別にみると人工造林地および針葉樹林地は、季節的にはあまり大きな差がないのに対し、広葉樹林では夏生まれの個体群の平均寿命が長い。このほか寿命を捕獲率と対比させてみると、捕獲率の高い（生息数の多い）植生区における寿命が長いということがいえる。

6. 生残りと死亡曲線

Fig. 5 には各植生区における生残りの曲線をえがいた。

これは、標識をつけられたネズミが、月を経るにしたがって減少していく様子をしめたものである。これらの曲線は4月から7月までに出生しワナにかかった個体群と、8月から11月までのあいだに

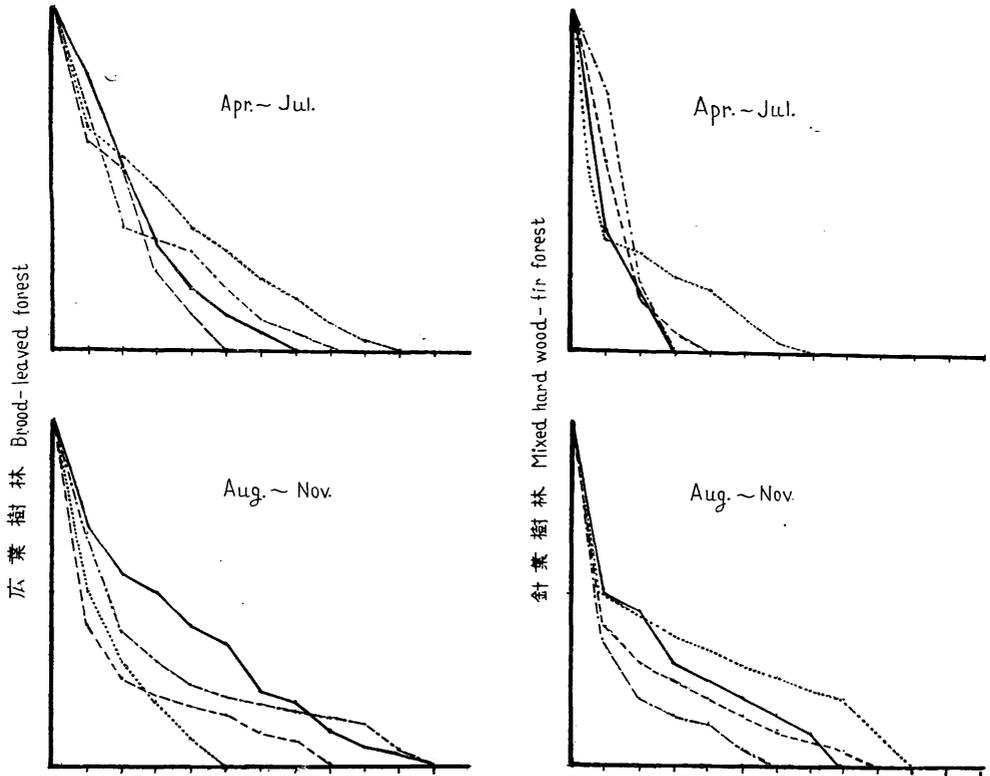


Fig. 5 各植生区における出生時別の生き残り曲線
curves for the red backed vole on each vegetation areas.

捕えられたネズミを4年間集計して比較してあり、これら捕獲数は一定でないから、最初1,000頭のネズミが捕獲されたように換算して作図した。この曲線を植生区別にみるとつぎのようである。

Fig. 4 にしめされた4月から7月までに出生したとみられる個体群の平均寿命の、秋に出生したものより短い理由は、初期成長の段階での死亡が高いということによると考えられる。秋(8~11月)の出生個体群は、これと反対に出生後3か月以内の生残りが多い。

各植生区を比較すると、先項でのべたような平均寿命の長い人工林、広葉樹林、針葉樹林の順に生育初期の死亡が低い。

この Fig. 5 をもとにして、つぎに出生後どれくらいの期間に死亡個体が多くあらわれるかをみるため、その月の死亡個体数を全個体数で割り百分率でしめた Fig. 6 の死亡曲線をえがいた。

この結果、全植生区のネズミについてみると、出生後1か月以内に死亡するものは最初の個体群の約50%あり、3か月以内に死亡するものは70%であり、その後死亡率ははだいに低下する。そうして6~8か月目に幾分増加する。

この出生後1か月以内の平均死亡率50%をもとにして、季節別に春出生個体群と秋出生の個体群を比較すると、春生まれのものの死亡率は50%より高く、秋生まれは50%を下まわる。

これを季節別、植生別に比較してみても、出生後生育初期におこる死亡率がきわめて変化にとんだもの

であることがしられる。すでに Fig. 3 でしめしたように、同一植生区においても死亡率は年次的変動が大きく、個体群のピークとみられた1958, 1959年にかけて死亡率が全体として低下し、生残り個体がふえ寿命の長い個体群が出現したが、1960年以後は死亡率も高まり、寿命の短い個体群になってきている。これは個体群が1959年を最大とし、その後漸減の傾向にあるとする Fig. 3 でしめした月別死亡率の変化に加えて、生育初期の死亡が大きいことをしめすものである。このようなことは Fig. 6 のような死亡曲線をえがくと、よりはっきりする。

IV 考 察

本研究は、植生のちがいによってネズミ個体群の変動がどのようにあらわれるか、それは個体群の出生と死亡の面で、どんな変化がおこることに起因するのかということ明らかにしようとした。

今回の5年間にわたる調査によって、エゾヤチネズミ個体群の年次変動は、それが占居する植生区ごとにちがいのことがわかり、北海道における最近の“大発生”といわれた1959年においてさえ、この植生区の一部では、個体数がいっせいにその年に最大とならずにまへの年にずれた。このような現象をひきおこしている原因として、各植生区における出生と死亡の差について考察してみよう。

本研究は、とくに植生のちがいを重視したから、それぞれの植生がエゾヤチネズミの生息地として異なる条件をもつものであるかどうか明らかにしていなければならないと考えたが、それは先の報告結果から、ネズミの生息数、食物条件からいちおう森林のタイプを区別することができるという立場で出発した。また植生間を相当数、自由にネズミの交流がおこなわれるのであれば、植生ごとの比較をすることの意義が失われるから、あらかじめ植生間の移動ネズミ数を確認しておく必要があった。これまでのいくつかの報告は、エゾヤチネズミの移動が比較的大きいというものであった。

エゾヤチネズミについて、根室・釧路地方の平坦なミヤコザサ草原地の調査(前田, 1953)では、季節的移動のおこることが認められており、また造林準備作業として全刈り、火入れが行なわれると、ネズミはそこから移動することが知られている。樋口(1954)はまた沢地帯よりも平坦地のほうが行動が大であるとし、木下ら(1953)は、その第1次生活条件が拡大されることによって移動がおこるとのべている。さらに亜成体のネズミが6月ごろ分散移動することを、溝を掘ってたしかめた木下(1956)の報告があった。しかし、これらの研究は、記号法をもちいてマークされた個体を長期にわたって追究したものでないから、異なった植生の間の移動を確かめたものとはいえなかった。本研究においては、移動個体を発見しやすい調査区の配置で長期間観察し、しかも、生捕りによる記号法を実施する前の2年間、一部の植生区に捕殺法をもちいてネズミを低密度にしたばあいでも、移動数はきわめて少なかった。

また、各個体の齢を決定し、出生と死亡の割合が、時間的にどのように変化するかをもとにして、個体群変動の要因解析をしようとするには、ワナかけによる標識再捕獲法では不十分であった。それは、生捕りワナによる捕獲は亜成体以後のネズミに限られ、幼体の大部分はワナにかからないし、出生後巣のなかで育てられている乳児の数を知らない。したがって、捕獲個体の齢を正確に決定できないのである。HOWARD(1949)は *Peromyscus* の類で巣箱を用いて乳児数を数えたが、筆者のエゾヤチネズミにたいして巣箱を用いた実験では利用度が低く、これを野外調査に用いることはできなかった(前田, 1956)。

このようなワナによる調査法は多くの欠陥をもつため、真の出生数、死亡数、妊娠数をだすことはでき

ないものと考えられた。しかし、このような制約のなかでも同一条件のもとで把あくできる植生別の相対的な出生数、死亡数などの個体群変動の機構の比較をおこなうことができるとするものであり、それを以下にのべる。

妊娠率については、Fig. 3, Table 1, 2 に示されているように、全捕獲雌のうち、生存期間中に1回以上妊娠した個体が9%であったが、これは、すでに出されている報告の数値を大きく下まわるものであった。それはなぜだろうか。木下(1928)は飼育室で1頭の雌がその生存期間中に6回分娩したことを、わずかに1例ながら記録している。今回の野外調査でえたこのような低率の妊娠が確かなものであれば、90%の雌が妊娠しないうちに死んだということになり、先報(1962)で報告したところの年間の平均妊娠率(剖検による)57.3%とも大きくくいちがう。今回みた低い妊娠率はつぎのような理由によるとおもわれる。すなわち、調査は5日間であり、妊娠の有無の判断を指触によっておこなったが、それが可能であるのは妊娠の中期、後期に限られ、この期間は全妊娠期(約20日)の3分の2の期間であること。また、授乳中のものを妊娠経験者に加えなかったこと。しかし、このような妊娠数の過少評価があったとしても、各植生区における妊娠率の相対的な差をもとめることは、この指触による資料からもできるであろうと考えた。

植生区を比較すると、天然林よりも人工林の妊娠が高い値をしめしている(Table 2)。また妊娠回数と比較結果も同様にあらわれた。この妊娠率の高い人工林は、ネズミの捕獲率もたかくネズミの収容力も大であるから、土地条件が息に適していることと、繁殖においてもめぐまれる理由のあることをしめしている。

全植生区における年齢別の妊娠数をみると(Table 1)、全妊娠個体のうち出生後3か月まで、はじめて妊娠を経験する個体が全体の約3分の1にあたり、1世代のうち生育の若齢期にエゾヤチネズミの妊娠経験が多いことがしれる。もし個体群のなかで、若齢の個体が多く、それらの妊娠率の高いばあいは、次世代の個体数は多くなるであろう。太田ら(1962)は半自然個体群における観察の結果、春生まれの個体よりも秋に生まれて越冬する個体の生き残ったものの妊娠率もよく、しかも長命であるから越冬個体数の多寡がその年のネズミ数の増減に重要な役割をもつとする。

本研究による捕獲全個体の平均生存期間は85日であって、もし初捕獲までの生存期間を30日としてそれに加えたとしても、その合計は4か月にも満たない。これを生まれた季節に分けてみると春生まれは、より短命であり、秋生まれのほうが長命であった。また植生区別にみても針葉樹林は他の植生より短命であった。

エゾヤチネズミの生存期間について木下(1928)がおこなった室内飼育のばあいには、49頭のうち1年以上の生存を確認したものが20頭で、その最長は738日であり、これら全個体の平均は341日であった。しかし、このようにネズミを個別に飼育したばあいでも、1年以内に過半数の個体が死亡した経験(前田1962)を筆者はもっている。

つぎに筆者が根釧原野でおこなった研究(前田, 1956)では、7月に初捕獲されたエゾヤチネズミ89頭に記号を付して放したところ、10月までにはそのほとんどが姿を消し、しかも秋生まれの個体の越冬率は2%であった。木下ら(1953)が野幌トドマツ林でおこなったばあいでも、4月に記号を付したエゾヤチネズミ25頭のうち9月までに21頭が消失しており、田中(1952, 1954)もまた *Rattus rattus* について乳児期を出発点として、1年後に0.96~0.98の死亡確率を予想しており、日本産の *Rattus* の類は寿命が

1年以内であろうとのべている。外国産のネズミについては、HOWARD(1949)は地中巣箱を用いて *Peromyscus californicus* の寿命をしらべ、秋生まれの個体は春生まれの個体より平均寿命が長い、それでも、いずれも1か月以内に50%死亡し、その他の大部分は1年以内に死亡していると報告している。これらの諸報告は、すべてネズミ類が野外においてその寿命がきわめて短く、1世代に繁殖期を1つだけすごす個体が多く、世代交代のはげしいことをしめしている。

今回の調査は、はじめてワナにかかった個体のその後の生存期間についてみたものであるから、出生後ワナにかかるまでの間の死亡個体数は不明である。剖検による妊娠数、胎児数からその後の死亡数を算出することは、捕殺しなければできない。それゆえ、標識個体の残存をもって生残りとした。それによって生き残り曲線 (Fig. 5) をえがき、さらに死亡がどの時期に多くあらわれるかをみた死亡曲線 (Fig. 6) から、出生後3~4か月以内に死亡する個体が、その後に死亡する個体より多く、その割合は、1か月以内に死亡するものが約50%であり、3か月以内に死亡するものが全体の70%あることがしられた (Table 2)。これは平均値であって、季節的にみても、春(4~7月)生まれの個体の1か月以内の死亡率が50%以下で、それ以後は漸減の傾向にあり、一方、秋(8~11月)生まれの初期死亡率は春のそれよりも高い。このような初期死亡率の変動は、同一植生区においても年次的にちがっており、1958~1959年には、この初期齢の個体の死亡率が低く残存個体数もふえ、1960年以後は逆に生育齢の初期の個体の死亡率が高まって、個体群の減少となってあらわれている。

FRANK (1957) によるドイツ産ハタネズミ類の研究によると、自然界でのネズミの生活史は危期と損失の連続であって、生まれたネズミは親の巣の中で最初の危険にあい、巣立ち後さらに減少し、積雪期を経ると50%が死亡し2冬をすごすものはまれであって寿命はきわめて短いということである。とくに、かれの報告のなかで注目したいのは、秋生まれの個体は未成熟のまま越冬し、体の消耗をふせぎ、春繁殖に参加するとのべていることである。

ネズミ類の出生時と死亡時を正確に野外個体群で観察することが困難であって、わが国においては、長期にわたって標識個体の追跡をおこなった研究に乏しく、現存する個体群の減少の予想をたてるのが困難であったころ、五十嵐 (1955) は、北海道の大野地方における調査結果から、異なる出産期に出生した世代の、その後における生存の可能性について仮説をたてた。それによると、春生まれの個体は冬期死亡率が高いが、晩秋生まれの個体の越冬率が高いとのべていた。本研究は太田ら (1962) の研究とともに、この仮説を裏付けることになる。しかし、春生まれと秋生まれの個体の寿命のちがいが、また野外個体群と飼育室における実験個体群とのちがいが、さらに植生区による差については、エゾヤチネズミの死亡要因について深くすることができないので、なにも論ずることができない。

今回の野外調査において、個体数の最も多い人工造林地の妊娠率および妊娠回数、他の植生区より大きい値をしめた。また平均生存期間は人工造林地と広葉樹林とは同じであり、針葉樹林とは大きな差があった。さらに死亡曲線をえがくと、針葉樹林におけるネズミ個体群は生育初期死亡率がもっとも高かった。このような諸資料から個体群変動の機構について、つぎの2つが重要なカギになっていると思われる。それは「生育の初期における死亡率」と「繁殖する若い世代の増減」である。

それでは、個体群変動の要因について、これまでの研究のいくつかの問題点にふれてみよう。

TANAKA (1960) は、本州と北海道におけるハタネズミ亜科のネズミ類の大発生を追跡し「気候食物その他の内外諸要因の変動によって乱され」延長短縮があっても「基本的には3~4年間隔の生物周期の存

在を想定しても不合理ではない」とのべている。このような「周期説」とはべつに、ネズミの“大発生”は、ある1つの繁殖期に突然大発生するのでなく、2、3回の繁殖期を通ずる個体群の蓄積によって、しだいに増大するという太田(1960, 1963)や桑畑(1962)による「漸進的発生説」がある。

変動のリズムが「外的、内的諸要因によって乱される」と田中のいう、それらリズムのちがいを解くことによって変動要因の分析をしたいというのが、植生区をちがえて研究した意図であった。

HOFFMANN(1958)は北アメリカ産の2種の *Microtus* で個体群変動における出生と死亡の関係を解析した。このなかで、死亡については受精卵着床前後、出生、乳児期、離乳期、幼児期などの各生育期における数の消失を算えた。これによると、子宮内での死亡は個体群がピークに達したときに増加し、これは5~10%くらいであり、生まれてから巣立ちまえまでの死亡は30~35%であろうとのべている。しかしかれは死亡率の年次変動については、個体群の絶頂からの急激な減少(crash decline)を、やはり副腎-脳下垂体系を通ずるストレス説に解決をたよった。

本調査結果、標識個体の月別の死亡率は約50%であり、これは季節的、年次的変動をもっていた。しかも出生後初捕獲までのあいだの生育期の個体調査ができないわけであるから、この初期死亡は、実際にはさらに高い値のものとなるであろう。

初期死亡の季節的、年次的変化と植生区によるちがいについては、たびたびのべてきたが、本報告ではまだ、その要因を深く論ずる資料に欠けている。

つぎに出生の問題にふれよう。

BROWN(1953)によれば、農場に生息するハツカネズミをもちいて、3年間にわたって個体群変動を調査し、1949年の個体数最大前後の生殖器の状態を各個体群段階(population phase)、増加期-絶頂期-下降期にそれぞれ観察したところ、増加期と絶頂期がもっとも成熟度がたかかったということである。FRANK(1957)も大発生時に胎児数増加、妊娠回数増加、早熟の現象があらわれるとし、また、桑畑(1962)もエゾヤチネズミの大発生にあたっては、上昇期に雄亜成体の性成熟が促進されたと、ほぼ同じ見解をのべている。

では、なぜ繁殖が促進されたり、制約されるのかを、つぎに植生区のちがいから総括的に論じて、個体群増減の要因を考えてみよう。

ネズミ個体群の変動を、それが生息する環境の構造と関連の上で究明しようとしたものに太田ら(1959)の報告がある。この研究は札幌市藻岩山で、生物群集の構成者としてのネズミ類の個体群変動をしらべ、天然林と伐採地における環境とネズミ双方の構造をいろいろな角度から解析し、環境によって収容力に差があることを明らかにした。しかしそれは個体群の季節変化の究明にとどまっている。また、DUNMIRE(1960)がカリフォルニア南部の高地でおこなった、標高差と野ネズミ繁殖の関係をみたものでは、3,700 mほどの高地にいくほど繁殖期が短く、死亡率が小さく、生存期間が長いということであり、気候・植物などの土地条件によって出生と死亡に差があるという指摘がおこなわれた。上田(1961)も北海道の大雪山系で、高海拔地におけるネズミは、低地にみられる春秋2回の繁殖期とことなり、夏期1回の繁殖期をもつだろうと示唆した。筆者ら(木下・前田, 1962)も先報で、各植生区によって繁殖に差があり、伐採跡の人工林が最も高いという点を明らかにしたが、調査期間が短く確定的な結論をうるまでに至らなかった。しかし今回の調査では、それがいっそうはっきりして繁殖活動に地域的な差があることをしめしえたとおもう。

植生ごとにネズミの年次的な繁殖や出生数の変化があるということが判明しても、その原因は環境条件の解析だけによって究明されるというものではない。先報（1961）において筆者らのとり扱った植生別、季節別の食性分析にしても、それが生活条件の現象的な説明に終わっており、もしそれが食物の現存量の多少と関連されて個体群の増減に対応した関係がみられても、要因を明らかにしてネズミ発生の普遍的なものとして役立つ根拠としては不十分である。太田（1963）は「単一要因で、すべての動物種の数の変動を説明できず、また1つの動物種の数の変動のすべてを説明することができない」とのべ「環境は複雑な構成をもっているのであるから、1つ1つの要因をきりはなすことは困難であり、いくつかの要因が組み合わさって動物の数を変動させている」とのべている。佐藤（1961）もまた漁業における資源研究をおしすすめる立場は、種の生活を中心に、個体群の成長発育の各期における増殖、減耗、補充などの関係を、その種をとりまく生活場の変化をとおして明らかにするよう主張する。個体群変動の解明にはいくつかの要因の組合せの中から、そのときどきの主要なものを明らかにすることが大切であろうと筆者は考える。

野外個体群の研究は、要因分析の面で複雑に組み合わさったものから主要なものを引き出すことは困難なばあい、実験個体群において、比較的整理された条件をあたえて研究の一助にすることの必要から、つぎに2、3の室内実験の結果をえた点をのべたい。

SOUTHWICK（1955）はハツカネズミを6つの囲いで同一条件下で飼育し飽食させたが、ネズミの増え方に大きなちがいが生じたので、これは各個体群の社会関係が同じでなく摂食活動、交尾、闘争などに差が生じたからであると説明した。筆者（前田、1958）も年齢組成のちがうエゾヤチネズミ雌雄10頭ずつを100m²の半野外飼育場において2年間飼育したところ、はじめに幼若個体をいれた囲いが約6倍にふえ、他の囲いと大差が生じた。そしてこのことを「個体群内部の秩序の保たれたもの」と「混乱したもの」とのちがいでであると説明した。このような、野外よりはるかに高密度で飼育したばあいに、個体間の関係がとくにつよまるという点を考慮にいれずに実験個体群で研究するばあい、危険性が存在する。このばあいの研究は、具体的な個体相互の生活のふれあい（たとえば食物、巣などの生活物質の分配というような）をつうじて、個体群の増減を問題にすることなく、抽象的な「群の秩序」ということで説明するという不十分な考察でおわった。そこで、つぎに、先述の飼育場で砕いたオオムギの餌を緑草に補って十分あたえたところ、最大58頭に達し、12～1月にかけて積雪下で全雌の60%以上が妊娠した（前田、1957、1958）。この実験につづいて2つの囲いに餌づけをしたものと、しないものとの差をつけ比較をおこなったが、いずれも個体数が前年ほど殖えず、加えて飼育場壁の破損によって、そのちがいを明らかにすることができなかった。

今回の研究の結果、えられた野外個体群の変動について重視された「若い繁殖世代」の出現について、それは2つの問題点が考えられる。1つは幼児死亡が少なかったときの生き残り数の増加—若齢個体数の増大であり、これは、ネズミ個体および個体群内外の諸要因（授乳の失敗、疾病、天敵など）の支配が複合された結果のものであろう。他のひとつは、出生後の生育初期の成長・発育促進の問題である。このことについて宮尾（1963）は日本産のネズミ類の形態的諸特徴を比較解剖し、種の生活の維持のために食物の獲得が、その種の歴史過程で体制を変化させることに結びついておこなわれてきた点を指摘し、食性の変化を生じさせた原因として、自然環境と種相互関係の変化を重視する。しかも食性の変化が成長率、成長速度の変化に影響をあたえ、繁殖率、寿命の変化をつうじて個体数の変化に及びそれが分布領域をか

え、環境の働きを変化させ、ふたたび食性の変化に関連を有し、このような変化の過程で体形の特徴が生ずるという理論体系をたてた。これは種のレベルでの関係であるが、筆者は個体群の変動においても、このことはいえと考える。ELTON (1927) は、動物共同体の構造のなりたち、動物種、個体群の変動にとって、食物の役割をきわめて重視している。

若齢期の成長と発育の促進は、明らかに栄養条件(食物)が関係していると考えられる。芳賀(1955)はエゾヤチネズミをササの実で飼育し、成長、発育ともに促進されたと報告しており、筆者の積雪下の半野外個体群でみた異常な冬繁殖(前田, 1957)の例も、給餌の結果の生育促進をしめした例である。また最近の実験(前田, 1962)でも、栄養条件を異にして飼育したばあいでも、富栄養区は妊娠率も高く、春季と大差ない冬繁殖がみられた。また、その報告には、野幌の天然林における各植生区の平均体重と肥満度の算出結果がしめされており、それによると人工林の肥満度が高く、また、春繁殖にさきがけて、2月の積雪下において、すでに体重の増大がみられた。これは、食草現存量の季節変化と食性調査から、食草の栄養価が高まり、行動空間が拡大されたことによると考えられた。HOFFMANN (1958)もハタネズミについて胎児数の季節的増減が、食草の粗蛋白質の季節的増減とはほぼ対応していると報告している。

V む す び

今回の調査の結果、しめされた「初期死亡」と「若齢世代の繁殖」の問題点は、今後も個体群の出生と死亡のあらわれ方を、植生ごとに長期にわたって観察をつづけることによって、より確かなものになろう。それと同時に、その変動の要因を解析するためには、生活条件の分析をおこなう必要がある。次報では、各植生区における食草現存量の変化を個体群変動と関連のうえ報告したい。

要 約

この報告は「森林における野ネズミの生態研究」という一連の研究の2回目のものであり、エゾヤチネズミの個体群変動をあきらかにするため、とくに出生と死亡の解析をおこなったものである。

先報のように、北海道野幌にある森林を5つの異なった植生タイプに分けて観察した。(A)人工林、(B)針広混交林、(C)トドマツ天然生純林、(D)広葉樹林、(E)ササの生えた沢であって、それらは接近しており人工林のまわりをとり囲んでいる。

生捕りワナによる再捕獲法をもちいて1957年から1962年までのあいだ、毎月、個体群密度、その季節変動、年齢組織、生存期間、出生と死亡などを調査した。

1) エゾヤチネズミ個体群が最大になったのは1959年秋であるが、しかしそれぞれの植生区が同時ではなかった(Fig. 2)。

2) 大部分のエゾヤチネズミは、生まれた土地で死亡した。他の植生区へ移動した数は全捕獲数の5%より大きくなかった。春生まれは秋繁殖をして冬に多く死亡する。

3) 秋生まれの個体は次の年の春に成熟して繁殖活動をおこない、夏期のあいだに死亡する。

4) 捕獲した雌のうち10%が妊娠しており、さらに2回分娩したものは、このうち9%であった。これらの値は、これまでの報告例より少ないものであるが、これは調査法のちがいによるものであろう。妊娠率は森林によって差があり、人工林が最も高かった。

5) 平均寿命は85日で、人工林は97.5日、針葉樹林は70.8日、広葉樹林は95.7日であった。秋生まれの

個体の寿命は春生まれよりも長かった。

6) 月別の死亡率は約50%であり、1958~1959年にかけて死亡率は低い値をしめた。これは個体群がピークに達したときである。

7) Fig. 5, 6 に生き残り曲線と死亡曲線をえがいた。これには、植生区別、年次的に生育齢の初期に大きな死亡がみられた。死亡率は最初の1か月以内に50%、3か月までに20%の個体が死亡し、それ以後は死亡率が漸減する。

この調査は、今後数年間継続するが、現在のところ幼若個体の成熟および繁殖率と生育齢の初期にみられる死亡率の度合が、エゾヤチネズミの個体群変動を決定するカギになっていると思われる。

個体群の変化と森林植生別の生息条件との関連については、次報で扱う。

文 献

- 1) BROWN, R.Z. : Social Behavior, Reproduction, and Population changes in the House Mouse. *Ecol. Monog.*, **23**-3, pp. 217~240, (1953)
- 2) DUNMIRE, W.W. : An Altitudinal survey of reproduction in *Peromyscus maniculatus*. *Ecoly.*, **41**-1, (1960)
- 3) 藤巻 裕蔵 : ヤチネズミ類の齢決定, 北大応動 生態学研究会報, **2**-1, pp.3~6 (1963)
- 4) FRANK, F. : The Causality of Microtine Cycles in Germany. *The Jour. of Wildlife Manag.*, **21**-2, pp. 113~121, (1957)
- 5) ELTON, C.S. (渋谷訳) : *Animal Ecology*. 233pp., (1927)
- 6) 樋口輔三郎 : 渡島大野地方における造林地の野鼠の行動について, 林試北海道業務報告, **2**, pp. 126~132 (1954)
- 7) HOWARD, W.E. : Dispersal of Inbreeding, and Longevity in a Local Population of Deermice of the George Reserve, Southern Michigan. (1949)
- 8) HOFFMAN, R. : The Role of Reproduction and Mortality in Population Fluctuations of Voles (*Microtus*). *Ecological Monog.*, **28**-1, (1958)
- 9) 芳賀 良一 : エゾヤチネズミの発育とササの実, 北方林業, **6**-11, pp. 8~9, (1954)
- 10) 五十嵐文吉 : 野鼠駆除に関する調査報告Ⅲ, 大野国有林における試験, 函館管林局刊行物, 15 pp. (1955)
- 11) KALELA, O. : Regulation of reproductions rate in subarctic population of the Vole, *Clethrionomys rufocanus* (SUND). *Ann. Acad. Sci. Fennicae Sei. A.N. Biol.*, **34**, 66 pp., (1957)
- 12) 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**, 161 pp., (1928)
- 13) 木下・上田・桑畑 : 北海道における野鼠分布に関する研究 6, 野幌トドマツ天然林内及び原野における野ネズミの棲み分けについて, 林試札幌支場研究発表会講演集, pp. 118~129, (1953)
- 14) 木下栄次郎 : 野鼠の機械的防除法 第4報, 防除溝による野鼠の駆除法について, 林試北海道支場業務報告, **5**, pp. 50~63, (1955)
- 15) 木下・前田 : 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, 林試研究報告, **127**, pp. 61~100, (1961)
- 16) 桑畑 勤 : エゾヤチネズミの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, 林試研究報告143, pp. 15~38 (1962)
- 17) 前田 満 : 根釧原野の野ネズミに関する試験, 林試北海道業務報告, **8**, 40 pp., (1956)
- 18) ————— : エゾヤチネズミの巣, 野ねずみ, **12**, pp. 3~4, (1956)
- 19) ————— : エゾヤチネズミ, 年の暮れのお産, 野ねずみ, **18**, p. 4 (1957)

- 20) ————— : 囲いの中のネズミ——その社会生態学的な考察, 北方林業, 10—7, pp. 219~222, (1958)
- 21) 前田 満 : 老鼠よどこへ行く——個体群組成からネズミ発生を考察する, 北方林業, 131, pp. 16~21, (1960)
- 22) ————— : エゾヤチネズミの発生予察——栄養と繁殖の面から, 北方林業, 157, pp. 117~121, (1962)
- 23) 宮尾 嶽雄 : ネズミ類の形態的特徴をどのように評価するか, 哺乳類科学, 4, pp. 2~6, (1963)
- 24) 太田・高津・阿部 : 札幌藻岩山における小哺乳類の数の変動1, 個体群の季節変化, 北大農学部紀要, 3—2, pp. 49~69, (1959)
- 25) 太田嘉四夫 : 野鼠の発生予察のために, 北方林業, 139, pp. 327~330, (1960)
- 26) 太田・阿部・藤倉・高津 : エゾヤチネズミの発生予察の研究——野外飼育場における半野外個体群の観察による, 個体群生態学研究会報, pp. 3~4, (1962)
- 27) 太田嘉四夫 : 有害動物の害と防除, 応用生態学, VI—下, 古今書院, pp. 39~103, (1963)
- 28) 佐藤 栄 : 水産資源研究の理論と実践における諸問題, 水産科学, 9—2, 3, (1961)
- 29) SOUTHWICK, C.H. : The population dynamics of confinend House mice supplised with unlimited food. Ecology, 3—2, pp. 212~225, (1955)
- 30) 田中 亮 : 鼠類個体群の増減機構—特にドブネズミの駆除作業に関連して, 科学, 22—11, pp. 581~585, (1952)
- 31) ————— : 農業害獣としてのドブネズミ, 高知県農試楠農報, 3—8, pp. 1~4, (1954)
- 32) TANAKA R. : Some Features in Population Dynamics of Simultaneous Vole outbreaks ouer the Wide Rang of Japan in 1959. Bulltein of Kochi Women's University, 3, Series of Natural Science, 4, pp. 11~17, (1960)
- 33) 上田 明一 : 大雪営林署管内の野鼠発生について, 林学会北海道支部大会講演集, 10, pp. 134~136, (1961)

**Field Experiment on the Biology of Field Mice in Woodland 2.
Natality and mortality of the red-backed vole,
Clethrionomys rufocanus bedfordiae (THOMAS).**

Mitsuru MAEDA

(Résumé)

This paper is the second in a series* and deals with population fluctuations of the red-backed vole (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (THOMAS)), with special reference to its natality and mortality. As reported in the previous paper*, the investigations were carried out in 5 different types of woodland at Nopporo, Hokkaido : (A) young Todo-fir plantation, (B) mixed hardwood-fir forest, (C) pure stand of fir, (D) broad-leaved forest, and (E) U-shaped ravine covered entirely with Sasa-bamboo. These areas were situated nearly side by side and area (A) was surrounded by areas (B)~(E).

By using the mark and release method, the experiments and survey were made approximately at monthly intervals from 1957 to 1962 and population densities, their seasonal fluctuations,

* E. KINOSHITA and M. MAEDA : Field Experiment on the Biology of Field Mice in the Woodland, Bull. Government For. Exp. Sta. 127, pp. 61~98, (1961).

age structure, life span, reproductions and mortalities were examined.

1) The maximum number of the red-backed vole population was observed in autumn of 1959, in the Todo-fir plantation but the peak period was not coincident among all vegetation types (Fig. 2).

2) Most of the voles die in the areas they were born. The number of individuals which emigrated into the other type of woodland from their birthplace was less than 5 per cent of all the voles captured throughout the year (Fig. 2).

3) Autumn-born individuals reached sexual maturity in the following spring and died during the summer season, while spring-born ones bred in autumn died in winter. Seasonal change of age structure was apparently a reflection of this life cycle of the vole (Fig. 3).

4) About 10 per cent of all the females captured were pregnant ones, of which only 9 per cent bred twice in their life. These average numbers were much smaller than those shown in many other papers [KINOSHITA (1928)].

The pregnancy rates obtained, however, were quite different among the various types of woodland, and the highest value (18%) was obtained in the young Todo-fir plantation (Table 1, 2).

5) Mean longevities of the vole were 97.4 days in the Todo-fir plantation, 95.7 days in the broad-leaved forest and 70.8 days in the coniferous forest, and averaged 85.0 days. The longevities of autumn-born individuals were much longer than those of spring-born ones (Fig. 4).

6) Monthly mortalities of the vole were not over 50 per cent in every month examined. They were very low during the spring season of 1959, preceding period of the peak population (Fig. 6).

7) As is apparent from the survivorship and mortality curves obtained so far (Fig. 5, 6), sharp reduction in a given population was noted during the early developmental stage. The mortality was about 50 per cent for the first 1 month, 20 per cent for the next 2 months and 30 per cent for the rest. Detailed analysis is reserved until the further researches for another few years are completed, but population fluctuation of the vole seems to be determined by the mortality in the early developmental stage and by the sexual maturation and breeding of young individuals.

Relation of the population change to habitat condition on various types of woodland will be treated in the next paper.