

エゾヤチネズミの繁殖過程と個体群動態 に関する研究*

桑 畑 勤⁽¹⁾

Tsutomu KUWAHATA : Studies on Reproduction and Population
Dynamics of the Red-backed Vole, *Clethrionomys*
rufocanus bedfordiae (THOMAS)

要 旨：エゾヤチネズミの個体数変動要因のうち、特に繁殖に関する諸問題を明らかにするため、北海道野幌のトドマツ天然林と泥炭地草原において、前者では1958～1964年の7年間、後者では1973～1975年の3年間、調査を行った。この結果、トドマツ天然林の個体数変動は、増加、絶頂、減少、停滞の四つの変動相に、また、泥炭地草原のそれは、増加、絶頂、減少の三つの変動相に、それぞれ区分することができた。

これらの変動相と繁殖活動との間には密接な関係が認められ、増加期には、繁殖活動が活発になり、年間出産数が増大したが、減少期には、増加期と全く反対に繁殖活動が不活発になり、年間出産数が非常に少なかった。増加期には、積雪下での成長が活発になり、その結果、大きな体で、早い時期に春繁殖活動が開始されたが、減少期には、それが大きく遅れた。絶頂期には、通常の季節的繁殖最盛期であっても繁殖活動が完全に休止した。

エゾヤチネズミの繁殖活動には、密度依存的要因を基本にした繁殖抑制が生じた。個体群における繁殖抑制作用の仕方には一定の傾向が認められ、同一齢級群内では、体長の大きい個体より、小さい個体にそれが強く作用した。また、齢級群間では越冬個体群より春仔の方が、その作用を強く受けた。

個体群での繁殖抑制の作用の仕方と変動相との間には密接な関係が認められ、増加期には、生息密度がかなり高いレベルに達していても、繁殖抑制がまだ作用していなかったが、減少期には、それが低いレベルで、すでに作用していたと考えられる。

以上の結果から、繁殖期における亜成体の成長と繁殖、および越冬過程での越冬個体群構成個体の成長と繁殖を、それぞれ測定することは、エゾヤチネズミの大発生を予測を可能にするものであると考えられる。

目 次

I 緒 言	1
II 研究 方 法	3
1. 調査地の概況	3
2. 調査 法	3
3. 分析のための基準	4
III 個体数の変動形式	9
1. 野幌トドマツ天然林での調査結果	9
2. 野幌泥炭地草原での調査結果	10
IV 個体群構成の変化	11
1. 繁殖期における個体群構成の変化	11
2. 野幌泥炭地草原での調査結果—臼歯の形態変化による齢区分	12
3. 越冬期における個体群構成の変化	13

1983年6月6日受理

保 護—37 For. Protection—37

(1) 関西支場（北海道支場）

* この論文は北海道大学審査学位論文に提出したものである。

V	繁殖活動と個体数変動相との関係	14
1.	繁殖個体数の変化	14
2.	繁殖活動の開始日と休止日の推定	15
3.	胎児数の変化	17
4.	出産数の推定	18
VI	年齢別繁殖活動の特徴	21
1.	年齢別繁殖活動	21
2.	個体群における年齢別繁殖活動の相互関係	27
3.	繁殖集団の年齢群構成	36
VII	繁殖期における成長の仕方	38
1.	野幌トドマツ天然林での調査結果	38
2.	野幌泥炭地草原での調査結果	45
3.	当年個体群の生存率	51
VIII	越冬期における越冬個体群構成個体の成長の仕方	52
1.	越冬個体群構成個体の成長比較	52
2.	平均体重の成長曲線	57
3.	越冬個体群構成個体の越冬率	58
IX	考 察	58
X	摘 要	73
	引 用 文 献	75
	Summary	79

I 緒 言

エゾヤチネズミ (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*) の個体群動態は、生態的条件の異なる二つの時期—非積雪期と積雪期—における、そのネズミの特徴的な生活の仕方によって決定されている。

北海道での非積雪期は、エゾヤチネズミの繁殖期とおおよそ一致するから、この時期は個体数の増加期である。一方、積雪期には、エゾヤチネズミの繁殖活動がほぼ完全に休止するから、個体数はもっぱら減少をよぎなくされ、この時期における越冬個体群の生存率の良否は、春以降の繁殖期における個体数の増加に大きく影響を及ぼすので重要である⁴⁾¹⁶⁾³⁴⁾³⁶⁾⁵⁸⁾⁶⁸⁾。

非積雪期の繁殖期に個体数を増加させ、積雪期およびその前後に個体数を減少させるというエゾヤチネズミ個体群における個体数の季節的変動パターンが一般的には認められるが、それは、毎年、必ずしも規則的なくりかえしにはなっていない。すなわち、個体数は繁殖期には必ず増加するとは限らず、減少する年もある。また、通常の越冬過程における個体数の大きな減少も、年によってはほとんど減少せず、前年の秋までに増加した個体数がそのまま越冬し、翌春の繁殖活動を活発に行うことによって、その年の夏までに大発生することもある¹⁶⁾³⁴⁾⁵⁵⁾⁶⁸⁾。

このように、エゾヤチネズミ個体群における個体数の変動パターンが、なにかの要因で大きく変化することが、これまでの研究で明らかになったが、それが、いったい、どんな要因によるものであるかは、現在のところ、まだ、明らかにされていない⁶⁸⁾。

エゾヤチネズミ個体群における個体数の変動要因を明らかにするためには、個体群の年齢構造、各年齢群の成長、発育、各年齢群間の相互関係、個体群の遺伝構成などの種内問題、捕食者との関係、食物条件、

気象条件などを含む環境条件など様々な問題を総合的に検討することが必要である^{4)~6)8)~14)16)~23)22)~24)26)28)~42)44)45)47)~52)60)68)}。

しかし、この論文では、エゾヤチネズミの個体数変動を長期にわたって追究する中で、個体群の齢構造および成長、繁殖と個体数の変動との関係に関する諸問題を重点として検討し、このネズミの個体群動態論に関する新知見を提出したい。

この論文の取りまとめにあたり、一方ならぬご指導とご援助を賜った、北海道大学農学部教授 森樊須博士、中島敏夫博士と、同助教授 阿部 永博士に深甚なる謝意を表する。また、この研究を行うにあたって、終始、ご指導とご援助をうけた、元北海道大学教授 太田嘉四夫博士、元林業試験場鳥獣科長 上田明一博士、林業試験場鳥獣科長 樋口輔三郎博士、同北海道支場鳥獣研究室長 前田 満氏、同研究室員 柴田義春氏、元同研究室員 五十嵐文吉氏に謝意を表する。

また、ご校閲の労を賜った林業試験場関西支場保護部長 佐保春芳博士、同昆虫研究室長 小林一三技官にお礼を申し上げる。

II 研究 方 法

1. 調査地の概況

この研究は、札幌市近郊の野幌トドマツ天然林と野幌泥炭地草原の二つの場所で実施した。

石狩平野に接した低い丘陵地に成育する野幌トドマツ天然林には、いくつかの特徴的な複層針広混交林がみられる。林冠群植生層は樹高によって高木層と亜高木層とにわけられる。高木層は、アサダ、アカダモ、カツラなどの広葉樹とトドマツで構成され、出現頻度が圧倒的に高いトドマツがこの層の優占種である。しかし、亜高木層ではトドマツの出現頻度が低く、オヒョウ、ナナカマド、カエデ類などの広葉樹の頻度が高くなるから、この層の優占種は広葉樹である。

林床群植生層は林冠群植生層と土壌条件との結合によって、クマイザサ、オシダ、ユヅリハ、イヌガヤ、イワガラミなどが、それぞれ優占種となる各群落を類型することができる。この地区のなかで、エゾヤチネズミの最適生息地と考えられるクマイザサ群落地帯に調査地を設定した。

一方の泥炭地草原は、かつて石狩平野に広く分布していたものの一部で、開拓が進むに伴い、現在では、その面積は数十 ha の小さなものになり、田園の中の孤島として存在している。この地区の植生は排水施設が完備したため、現在では、矮小のクマイザサが優占種となる、ヤチハンノキ-クマイザサ群落であり、その主なる構成種は、ヤチハンノキ、ヤチヤナギ、クマイザサ、エゾススキ、ヌマガヤ、ホロムイスゲ、ノリウツギ、ヤマウルシ、ワラビなどである²⁴⁾。

2. 調 査 法

1) 野幌トドマツ天然林

この地区での調査の目的は、エゾヤチネズミの個体数変動を長期にわたって追跡し、その要因を明らかにすることであったが、研究の途中で漸進的大発生の仮説に合致する現象を示すデータが得られたので、それをすでに発表した²⁴⁾。

調査時期は、1958年5月から1964年11月までで、毎年、3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11月の初旬を原則にして調査を実行した。ただし、1958年6月と1960年9月の調査を欠いている。調査時期の季節区分は太田ら(1959a)²⁴⁾に従った。

野鼠類の捕獲は、生捕り罠で行った。調査地内の野鼠類が4日間の捕獲作業で、できるだけ完全に取りつくしができるように罠の配置法を次のように変化させた。すなわち、積雪のないときは、10 m 間隔格子状に生捕り罠 60 個を配置したが、積雪のあるときは、調査地内にある倒木や切株などに罠を集散的に配置した。このとき罠は雪を掘って地面に置いた。なお、一度捕獲した調査地は取りつくしの影響を考えて、次の捕獲まで少なくとも1年間罠かけをしなかった。餌はトウモロコシの穂の輪切りを使用した。このような罠配置法による、この調査地の有効罠面積は、エゾヤチネズミの実測レンジ長の1/2の値の平均値、16 m を周辺幅として単純に計算すると約 1 ha になる⁵⁸⁾。

捕獲したエゾヤチネズミは、体重と体長を測定したあと、解剖して繁殖活動を調査し、辜丸、貯精のう、子宮、副腎を、それぞれ10%のホルマリン液で固定し、トーションバランスでそれらの湿重量を測定した。湿重量の測定は器官表面の水分を濾紙で吸取ったもので行った。

2) 野幌泥炭地草原

本地区では、エゾヤチネズミが常に優勢であることが、これまでの研究で明らかにされていたが^{31) 64) 66)}、個体群動態の研究はほとんど行われていなかった。この地区での調査の目的は、臼歯の形態変化をもとに査定された比較的精度の高い齢区分を用いて、個体数の変動要因を明らかにすることであった。

調査期間は、1973年5月から1975年11月までの3年間であった。毎年、5、8、9、10、11月の初旬を原則にして調査が定期的に行われたが、6月だけは下旬になった。また、1974年10月の調査が欠けている。

エゾヤチネズミの個体数は、3日間の取りつくし法による捕獲合計で表された。生捕り罠の配置は、すべて同じ方法で行われ、40個の罠を10 m 間隔格子状に配置した。なお、一度捕獲した調査地は、取りつくしの影響を考えて、次の捕獲まで少なくとも1年間は罠かけをしなかった。この調査地の有効罠面積は、周辺幅を16 m として計算すると約 0.75 ha になる⁶⁸⁾。餌にはエンバクが使用された。

3日間の取りつくし法で捕獲したエゾヤチネズミは、実験室で殺し、各個体の齢を査定したあと、体重、体長、生殖器官の調査、測定をトドマツ天然林での調査と同じ方法で行った。ただし、ここでは副腎重量の測定は行わなかった。

3. 分析のための基準

1) 齢 区 分

体長をもとにした著者の齢基準³⁴⁾は、太田らの基準より5 mm ずつ小さく区分した。これは、亜成体のなかに成体ができるかぎり混ざらないようにするための処置である¹⁾。

上顎第2臼歯(M²)の形態変化をもとにしたエゾヤチネズミの齢基準は、歯根形成前と形成後とに分けた^{2) 3) 13) 59)}。Fig. 1 には齢の明らかな飼育ネズミの臼歯の形態変化が示してある。飼育ネズミの歯根形成時期には大きな個体変異がみられ、最も早く歯根が形成される齢は120日で、そのときの歯根形成率は全実験個体の約6%、200日で約92%、300日で97%、400日でようやく100%に達する。

Fig. 1 に示した臼歯の形態変化をみると、歯根形成前の齢基準は臼歯形態の質的特徴によって次のように規定することができる。

1. 60日齢以下の臼歯には基準となる特徴が発見できなかったため、ここでは体長を基準にして、大きく二つの齢に区分した。すなわち、体長94 mm 以下は30日齢以下、95 mm 以上は40~60日齢とした。

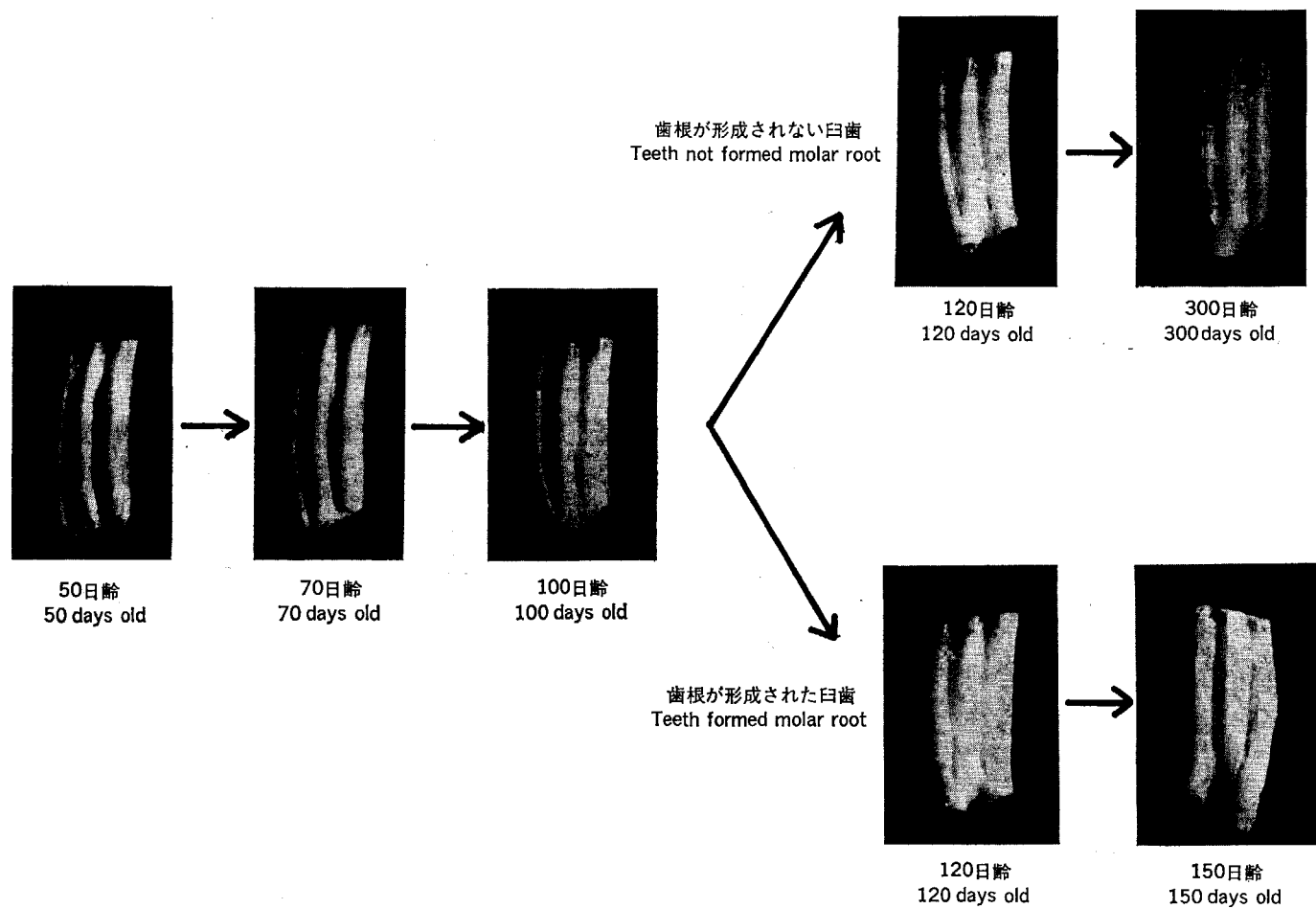


Fig. 1. エゾヤチネズミの歯根形成過程
The variation of root development of second upper molar teeth in
Clethrionomys rufocanus bedfordiae.

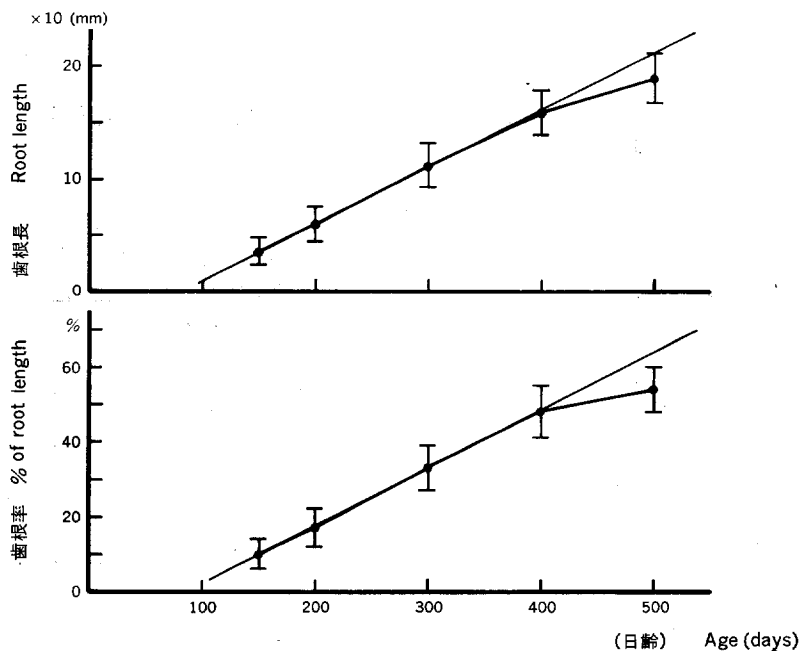


Fig. 2. エゾヤチネズミの日齢と歯根長, 歯根率との関係
Relation between the ages and the molar roots in *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*.

2. 70~90日齢の臼歯は二つの歯溝のうち、一方または両方の歯溝の幅が歯根部で狭くなる。しかし、歯溝の形態は保持されて歯根部まで貫通していることが特徴である。

3. 100~120日齢の臼歯は歯溝が歯根部で完全に密着し、貫通していないことが特徴である。

歯根形成後の齢基準は、歯根長を測定すると Fig. 2 のようになり、歯根長、または歯長に対する歯根比で100日ごとの齢区分が可能である。しかし、実際には、いちいち歯根長を正確に測定して齢査定を行うことが煩わしいため、日齢既知個体の歯根の成長データを参考にして、目測によって、1/4以下は200日齢以下、1/3は300日齢、1/2は400日齢、2/3は500日齢と考えて、おもに越冬個体群と当年個体群とを区別するために、おおまかな歯根比を使用した。

2) 雄の繁殖活動区分

エゾヤチネズミ雄の性的成熟過程は、睪丸重量と貯精のう重量の特徴的な関係から、大きく二つの段階に区分することができる。Fig. 3-1 には、エゾヤチネズミ雄の性的成熟過程が示されている。まず、第1段階では、睪丸重量だけが増加し、貯精のう重量は出生時と比べてあまり大きな増加はみられない。しかし、第2段階では、睪丸重量の増加が停滞するなかで、貯精のう重量の急激な増加が始まる。

このように、エゾヤチネズミ雄の性的成熟は、貯精のう重量の急激な増加によって完了するから、第2段階での睪丸重量に対する貯精のう重量の大きさは、エゾヤチネズミ雄の性的成熟度を表す重要な尺度になる。エゾヤチネズミ雄の性的成熟の完了は、副睪丸尾部の細精管が成熟精子で満たされたときとされ²⁹⁾、このときの貯精のう重量は、大体、250 mg 以上であったから、第2段階に達しながら、貯精のう重量が250 mg 以下の個体は、性的成熟過程の過渡的段階、つまり春機発動段階にあるものと考えられ、性的成熟段階と区別される。

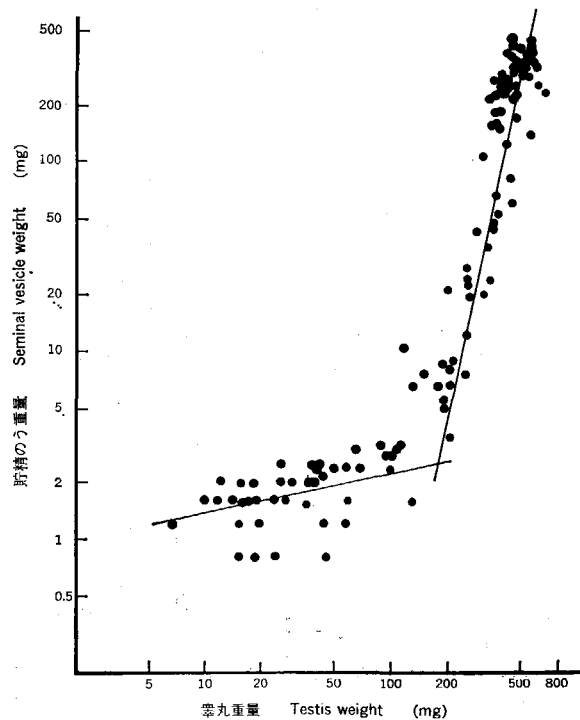


Fig. 3-1. 睪丸重量と貯精のう重量の相対成長
Relative growth between the testis weight and the seminal vesicle weight in *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*.

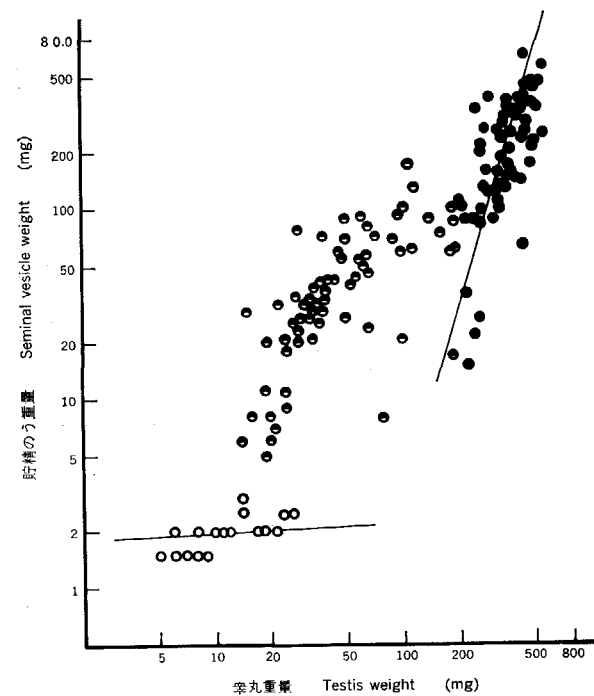


Fig. 3-2. 10月上旬における睪丸重量と貯精のう重量の相対成長
Relative growth between the testis weight and the seminal vesicle weight in *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, early October.

黒：性的成熟過程, 半白丸：萎縮, 白丸：未成熟
Black : Sexual maturation process, Half black : Reduced, White : Immature.

以上の結果, Fig. 3-1 で明らかになった第 1 段階と第 2 段階の変曲点は, 成熟状態を脱して性的成熟過程, つまり春機発動の開始を表すものであるから, この変曲点, すなわち辜丸重量 200 mg は, 未成熟段階と性的成熟過程段階とを区別するための重要な基準点である。

Fig. 3-2 には, エゾヤチネズミ雄の繁殖活動の休止の状態が示されている。第 1 段階を経て第 2 段階に達した個体が, 繁殖活動を休止するとき, 肥大していた辜丸や貯精のうが萎縮し, 未成熟段階に逆戻りするのであるが, このとき, 萎縮の過程は, 増加のときのそれと同じではなく, 別の過程を通して未成熟段階の辜丸重量, 貯精のう重量に接近する。これを第 3 段階, つまり萎縮段階とすることができる。この段階の辜丸重量と貯精のう重量の相対成長は, 第 1, 第 2 段階でみられたような直線性のものではないことが注目される。

以上の結果, エゾヤチネズミ雄の繁殖活動は, 次のように区分することができた。

A : 未成熟段階 (辜丸重量 200 mg 以下)

B : 性的成熟過程段階 (辜丸重量 200 mg 以上) $\left\{ \begin{array}{l} \text{春機発動段階 (貯精のう重量 250 mg 以下)} \\ \text{性的成熟段階 (貯精のう重量 250 mg 以上)} \end{array} \right.$

C : 萎縮段階 (辜丸重量 200 mg 以下)

3) 雌の繁殖活動の区分

エゾヤチネズミ雌の繁殖活動は, 未産, 妊娠, 経産の三つの段階に区分することができる。未産段階とは, 妊娠をまったく経験したことがない繁殖段階のことである。

妊娠段階には, 子宮に胎児が肉眼的に確認できるとき, 胎児が肉眼的に確認できなくとも, 卵巣に妊娠黄体が形成されているときが含まれ, さらに, ここでは便宜的に哺乳中であることが乳腺から確認できるときなども, すべて妊娠段階に含ませた。

経産段階とは, 現在, まったく妊娠段階を確認することができず, しかも, 子宮に胎盤跡が確認できるときである。すなわち, 経産段階と未産段階とは, 子宮に残る胎盤跡の有無によって区別することができる。

以上の結果, エゾヤチネズミ雌の繁殖活動は, 未産, 妊娠, 経産の三つの段階を基本にして区分することができるが, 8 月の個体群では繁殖活動の抑制作用が働くため, 未産段階をさらに細分化した方が雌の繁殖活動を分析する上で好都合である。

8 月に捕獲した未産段階の個体のすべてを, 体

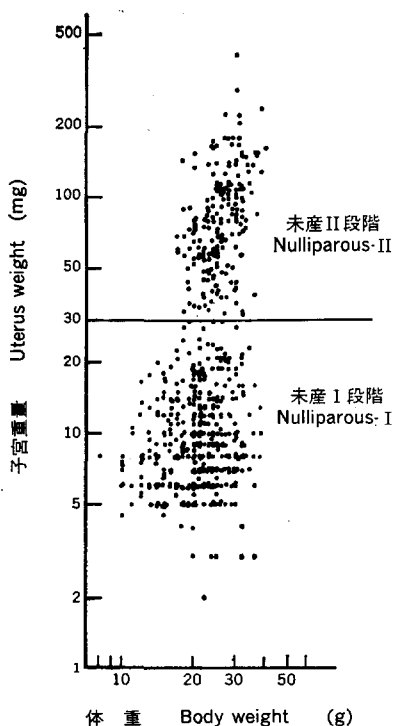


Fig. 4. 8 月上旬におけるエゾヤチネズミ雌の繁殖区分

Developmental stages of the uterus weight in the nulliparous individual of *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, early August.

重と子宮重量の相対成長によって、子宮重量の成長抑制作用を検討すると、Fig. 4 のようになる。この図を見ると、子宮重量 30 mg のところの個体頻度が最も少なく、未産段階が二つの集団に分かれているように見える。その原因は不明であるが、ここを便宜上の基準として、未産段階をⅠとⅡに区分した。

以上の結果を整理して、エゾヤチネズミ雌の繁殖活動を区分すると、次のようになる。

A : 未産段階 $\left\{ \begin{array}{l} \text{未産Ⅰ段階 (子宮重量 30 mg 以下)} \\ \text{未産Ⅱ段階 (子宮重量 30 mg 以上)} \end{array} \right.$

B : 妊娠段階

C : 経産段階 (子宮に胎盤あり)

4) 相対成長式の適用

相対成長式を使って生物の成長や変異を研究することは、成長する二つの系を同時に検討できるという便利さと有用性から広く用いられている方法である⁽⁴⁶⁾⁽⁶¹⁾⁽⁶⁹⁾。

著者は、エゾヤチネズミの成長と繁殖の仕方を比較するために、相対成長式を使用してきた。すなわち、繁殖活動の区分によって類別された個体群に対して、体重と辜丸重量、辜丸重量と貯精のう重量、体重と子宮重量のいずれかの相対成長を適用して成長と繁殖の仕方を比較した。

二つ以上の相対成長式を比較するときは、共分散分析法を使用し、相対成長係数と修正平均値をそれぞれ検定した⁽⁶⁸⁾。

Ⅲ 個体数の変動形式

1. 野幌トドマツ天然林での調査結果

野幌トドマツ天然林におけるエゾヤチネズミの個体数変動は Fig. 5 のとおりである。7 年間にわたるこの個体数変動は、大きく見て、増加、絶頂、減少、停滞の四つの変動相に区分することができる。

増加期の特徴は、後述するように越冬個体群の死亡率が非常に低く、越冬前までに増加した秋の個体数がそのまま翌年の春繁殖活動に参加し、大発生を導くことであって、Fig. 5 に示した、1958 年から 1959 年にかけての個体数の増加は、まさしく、この特徴を示しているから、この期間は個体数の増加期であると考えられる。

1962 年の個体数増加は、1958 年のそれに似ているが、大発生と結びつかない、たんなる個体数の季節

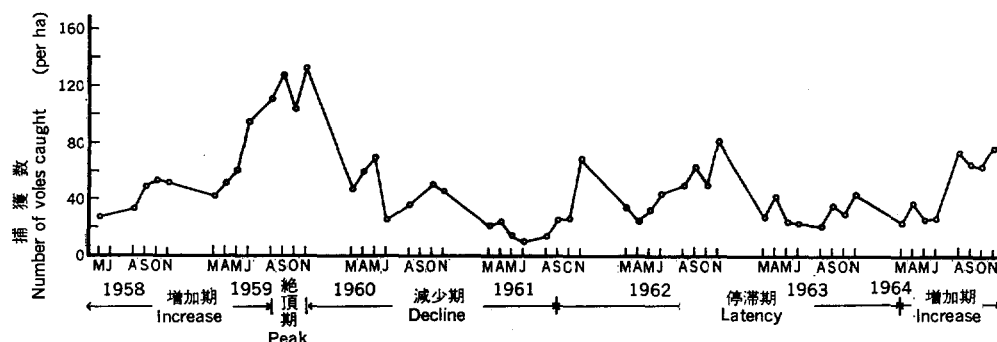


Fig. 5. 野幌トドマツ天然林におけるエゾヤチネズミの個体数変動

Fluctuation of the numbers in the vole (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*) population under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

変動で終わったために、この年を増加期に加えることができなかった。しかし、1964年は、この調査では、個体数が大発生のレベルまで増加しなかったが、後述するように、この年のエゾヤチネズミの成長と繁殖の仕方は、明らかに増加期の特徴を示していたこと、また、藻岩山の調査地をはじめ¹⁶⁾、全道各地で大発生したことなどをあわせると、この年は、やはり増加期に加えるべきであると考えられる。

絶頂期は、個体数が大発生状態に達したときのことであり、Fig. 5 では、1959年8月から11月までで、これ以外の個体数の季節変動によるピークは絶頂期に含めなかった。減少期についても同様に、季節変動による個体数の減少と、絶頂期にひきつづいて発生する個体数の減少とを区別することが必要であり、Fig. 5 では、1959年11月から1961年8月が減少期である。

ところで、減少期から次の増加期までの間で、個体数が一定の範囲内で変動する期間を停滞期とした。停滞期のなかでは、個体数がしばしば増加することもあったが、増加期と停滞期の大きな違いは、個体数の増加が大発生と結びついているかどうかであり、Fig. 5 では、1961年9月から1963年11月までが停滞期である。

2. 野幌泥炭地草原での調査結果

野幌泥炭地草原におけるエゾヤチネズミの個体数変動は Fig. 6 のとおりである。この変動の特徴は、個体数が3年間にわたって徐々に減少したことである。1973年5月からの個体数増加は、9月に最高に達して大発生状態になったが、この状態は持続せず、10、11月と個体数は減少した。

1974年5月の越冬個体数は、1973年5月のそれより多く、大きな個体数増加が期待されたが大発生になるほど個体数は増加しなかった。

1975年5月の越冬個体数は、1973年5月のそれと比べて、それほど少なくなかったが、この年の個体数増加は3年間の中で最低であった。

増加、絶頂、減少の三つの変動相が、この個体数変動でも区分することができる。増加期は1973年5月から8月まで、絶頂期は1973年9月、減少期は1973年10月から1975年11月までである。

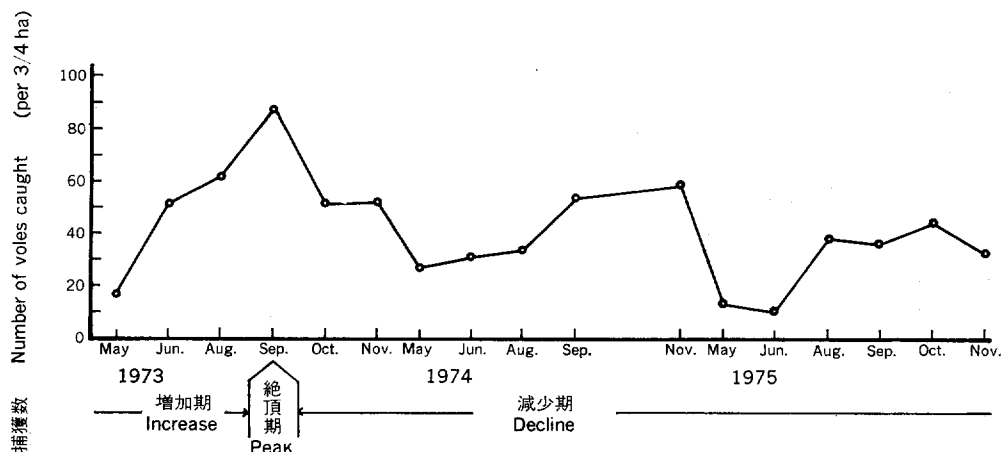


Fig. 6. 野幌泥炭地草原におけるエゾヤチネズミの個体数変動
Fluctuation of the numbers in the vole population under the Sasa type grass land on peat land at Nopporo.

IV 個体群構成の変化

1. 繁殖期における個体群構成の変化

繁殖期における個体群構成の月別変化は Fig. 7 のとおりである。この図には、雌雄の月別変化が一緒に示されているが、両者の変化には、あまり大きな違いは見られなかった。

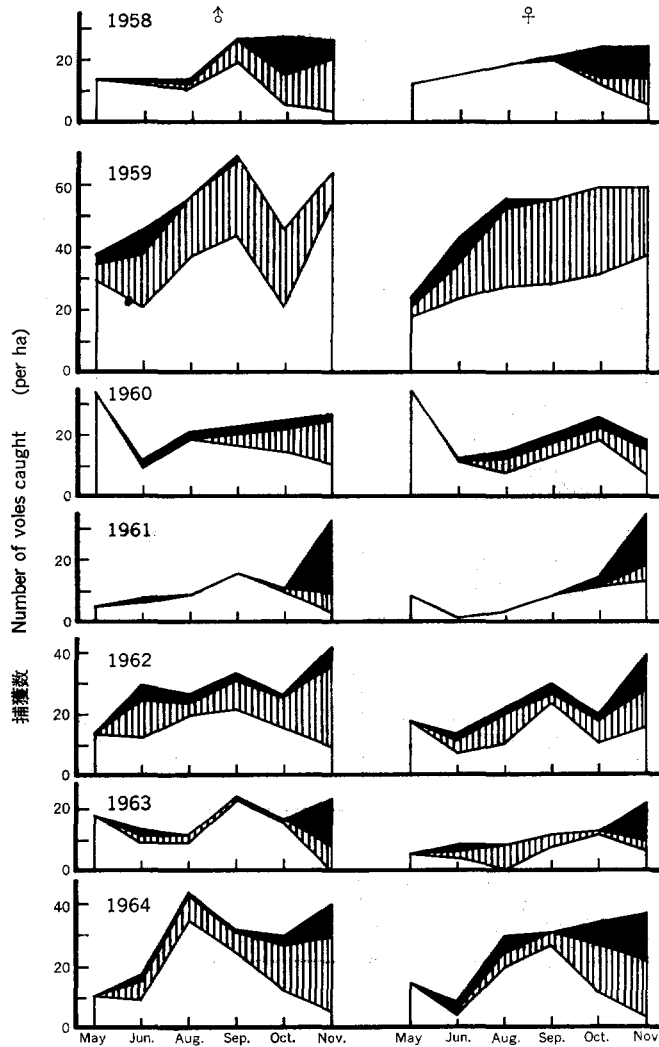


Fig. 7. 繁殖期における個体群構成の月別変化
Monthly variation of age structures in the populations during the breeding season.

白：成体，縦線：亜成体，黒：幼体
White : Adult, Vertical stripes : Sub-adult, Black : Juvenile,

Fig. 7 の結果を要約すると、1959 年の増加 - 絶頂期以外のすべての変動相で共通する個体群構成は次のとおりであった。すなわち、春から夏までは、成体が圧倒的に多く、幼体、亜成体は非常に少なかった。この後、秋繁殖活動によって、亜成体の個体数が急に増加し、11 月の個体群では、どの年も同じように、幼体、亜成体の割合が増加した。

一方、増加 - 絶頂期においては、春の成体生息数が多く、しかも春から夏までの増加期の中で、幼体、亜成体の個体数が大きく増加したが、絶頂期に入ると、幼体、亜成体の個体数増加がほとんどなく、その結果、11 月の個体群構成では成体の割合が亜成体より高くなった。

2. 野幌泥炭地草原での調査結果—臼齒の形態変化による齢区分

Fig. 8 には、野幌泥炭地草原におけるエゾヤチネズミの個体群齢構成の月別変化が示されている。この図に示された七つの齢級群は、前述の齢査定で得られた各出生月別の同月齢個体群、例えば、4 月生まれを、以下の論議の中では、4 月生群というように呼ぶことにする。すなわち、 K_0 は越冬個体群、 K_1 は 4 月生群、 K_2 は 5 月生群、 K_3 は 6 月生群、 K_4 は 7 月生群、 K_5 は 8 月生群、 K_6 は 9 月生群である。

このほか、この図には、臼齒形態による個体群齢構成を体長による個体群齢構成に読み替えるために、前記の同月齢個体群を体長基準によって、さらに、成体、亜成体、幼体に区分した。

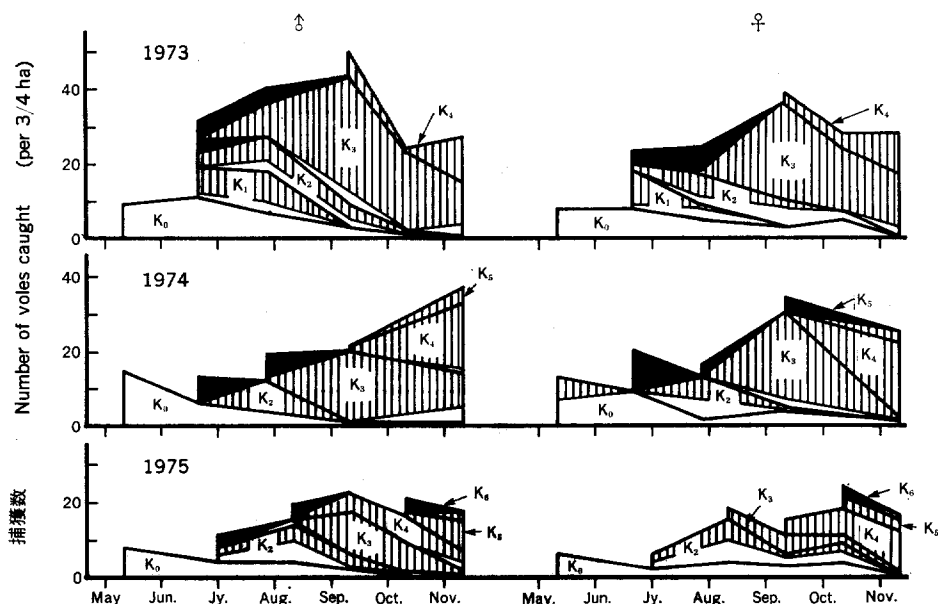


Fig. 8. 繁殖期における個体群構成の月別変化

Monthly variation of age structures in the populations during the breeding season.

白：成体、縦線：亜成体、黒：幼体、 K_0 ：越冬個体群、 K_1 ：4 月生群、 K_2 ：5 月生群、 K_3 ：6 月生群、 K_4 ：7 月生群、 K_5 ：8 月生群、 K_6 ：9 月生群。
White: Adult, Vertical stripes: Sub-adult, Black: Juvenile, K_0 : Overwintered vole, K_1 : Vole born in Apr., K_2 : Vole born in May, K_3 : Vole born in Jun., K_4 : Vole born in Jy., K_5 : Vole born in Aug., K_6 : Vole born in Sep..

Fig. 8 の結果を要約すると、増加期には4月生群が、減少期には8月生群と9月生群の両者が、それぞれ出現したが、幼体、亜成体、成体による個体群構成には、変動相に対応した特徴的な変化がほとんどみられなく、当年個体群の割合が圧倒的に高くなる夏から秋にかけては、どの変動相でも繁殖活動がきわめて低調なため、亜成体の割合が圧倒的に高く、成体、幼体の割合は非常に低かった。

一方、Fig. 7 に示したトドマツ林の体長による個体群構成と、Fig. 8 の読み替え個体群構成とを比較すると、両者の間には秋の個体群構成に大きな違いがあることがわかる。すなわち、トドマツ林の秋の個体群年齢構成では成体の占める割合が比較的高いのにに対して、泥炭地草原のそれは非常に低く、亜成体の割合が圧倒的に高くなっている。

このような両地区の個体群年齢構成の違いは、後述するように、5月生群、6月生群の春仔の成長と繁殖の仕方に違いがあるためであり、その結果、

トドマツ林では、これらの春仔を中心に秋繁殖が非常に活発になるのに対して、泥炭地草原では、それがまったく低調になるのである。

次に、Fig. 8 に示された各年齢級群の出現状況をみると、越冬個体群はどの年も調査開始時の5月に最大数がみられるので問題はないが、当年個体群における同月齢個体群の出現ピークにおくれがあることが問題である。一般的には、同月齢個体群の出現ピークは出生月から2か月以内と考えられるが、この図の同月齢個体群の出現ピークは生後3か月目であり、約1か月ほどおくられている。これは、調査間隔が大きかったため、出現ピークをうまくつかむことができなかったことと、行動力の小さい新生個体の捕獲が遅れたことなどが、ここで考えられる主な理由である。

3. 越冬期における個体群構成の変化

11月から翌春5月までの越冬期には、エゾヤチネズミの繁殖活動がほとんど休止するから、新生個体の加入による個体群構成の変化はほとんどなく、もっぱら成長と死亡による個体群構成の変化だけになると考えられる。

Fig. 9 には、トドマツ林の越冬期における個体群構成の月別変化が示されている。この図の結果を要約すると、11月から翌春5月までの越冬過程における個体数の減少は、変動相と密接に関係していた。すなわち、夏

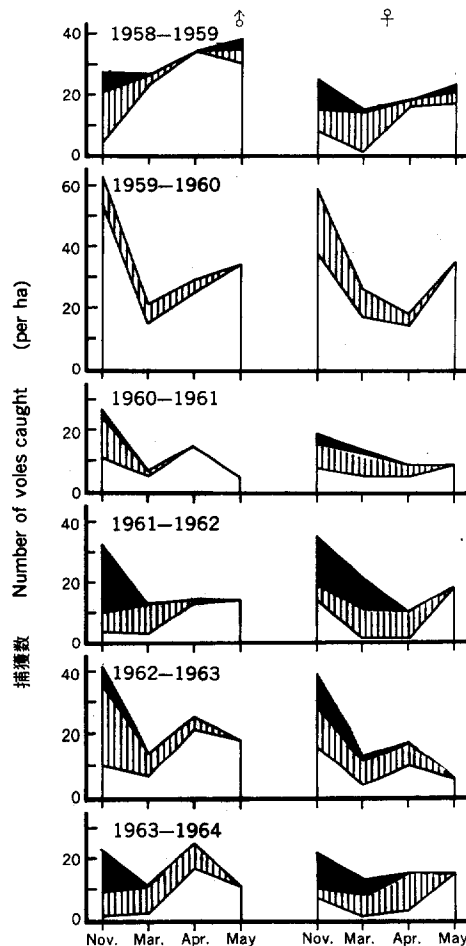


Fig. 9. 越冬期における個体群構成の月別変化
Monthly variation of age structures in the populations during the overwintering period.

白：成体，縦線：亜成体，黒：幼体
White : Adult, Vertical stripes : Subadult, Black : Juvenile,

に絶頂期を迎える 1958～1959 年の増加期には、個体数がほとんど減少しなかったが、減少期や停滞期の多くの年では、非常に大きな減少がみられた。また、秋に絶頂期を迎える 1963～1964 年の増加期の減少は、減少期や停滞期のそれらとほとんど同じであったことが注目される。

絶頂期直後の 1959～1960 年の減少期には、幼体の体長基準をもった小さな個体が全く出現せず、特異な個体群年齢構成を示した。また、積雪下の雄と雌の成長に違いがあることが、3 月と 4 月の個体群年齢構成から推測される。すなわち、積雪下で成長が停止し、幼体の体長域にとどまる小さな個体は、雄では 3 月に、雌では 4 月にならないと個体群から完全に消失しなかった。ただし、1958～1959 年の増加期には、5 月に幼体が出現したがこれは春繁殖活動による新生個体である。

V 繁殖活動と個体数変動相との関係

1. 繁殖個体数の変化

一定面積内での繁殖個体数はどれくらいであるのか、そして、繁殖個体数の変化と個体数変動相との間

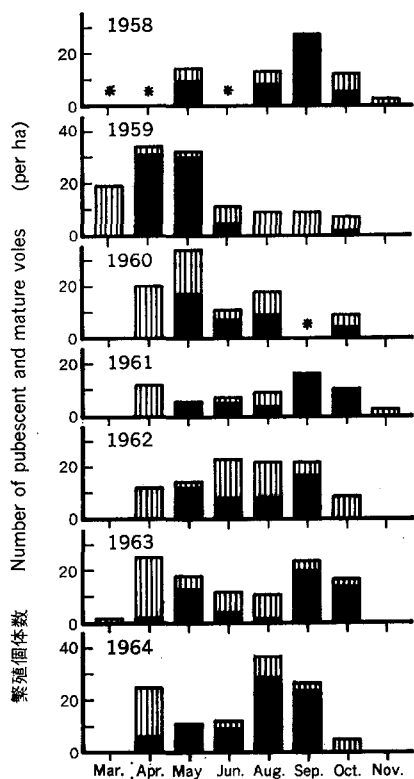


Fig. 10. 野幌トドマツ天然林における雄の繁殖個体数 (合計)

Total number of the mature males under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

黒：性的成熟，縦線：春機発動，*：未調査。
Black : Mature, Vertical stripes : Pubescent,
* : Not investigation.

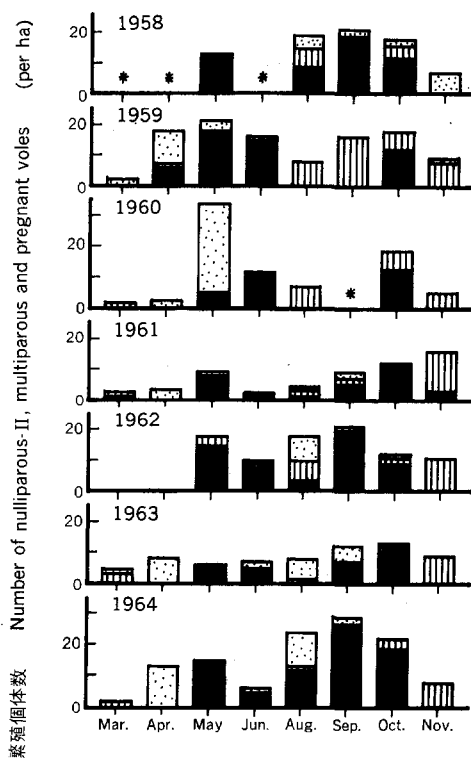


Fig. 11. 野幌トドマツ天然林における雌の繁殖個体数 (合計)

Total number of the mature females under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

黒：妊娠，縦線：経産，点：未産II，*：未調査
Black : Pregnant, Vertical stripes : Multiparous,
Dot : Nulliparous-II, * : Not investigation.

には、一定の関係があるのかどうかを、トドマツ林と泥炭地草原の二つの調査結果をもとに検討してみる。

ここでの繁殖個体とは、雄では、性的成熟段階の個体、雌では、妊娠段階の個体と定義する。

1) 野幌トドマツ天然林での調査結果

〈雄〉：トドマツ林における雄の繁殖個体数は Fig. 10 のとおりである。この図によると、トドマツ林での雄の繁殖期は、5月から10月までであることがわかる。

雄の最高繁殖個体数、31頭/haが増加期にみられたが、この数に接近した大きな繁殖個体数は、増加期に3回(1958年9月、1959年4月、5月、1964年8月、9月)みられただけで、他の変動相では全くみられなかった。繁殖活動が普通に行われたと考えられるときは、10~20頭/ha、低下したと考えられるときは、5頭/ha以下であった。

〈雌〉：Fig. 11 には、トドマツ林における雌の繁殖個体数が示してある。この図によると、雌の繁殖期も雄と同じように、5月から10月までであることがわかる。

雌の最高繁殖個体数、27頭/haがやはり増加期にみられたが、20頭/ha以上になることはきわめて少なく、繁殖活動が活発であると考えられるときでも10~20頭/ha、低下したと考えられるときは、5~6頭/ha以下であった。

2) 野幌泥炭地草原での調査結果

Fig. 12 には、泥炭地草原における雄と雌の繁殖個体数が示してある。繁殖個体数と個体数変動相との関係は、トドマツ林のような、はっきりした特徴はみられなかったが、絶頂期に繁殖個体数が著しく減少したことが注目される。

泥炭地草原のha当たりの繁殖個体数は、雄では、0から19頭まで、雌では、0から17頭までの範囲で、それぞれ変化した。

2. 繁殖活動の開始日と休止日の推定

エゾヤチネズミの繁殖活動の開始日と休止日は、BUJALSKA ら (1968)⁶⁾ の方法で推定した。すなわち、

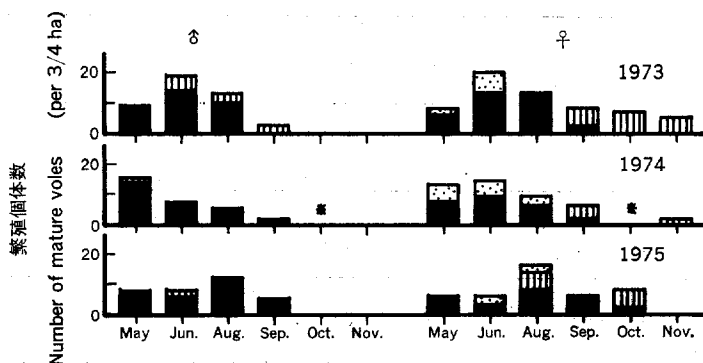


Fig. 12. 野幌泥炭地草原における繁殖個体数 (合計)

Total number of the mature voles under the Sasa type grass land on peat land at Nopporo.

黒：性的成熟または妊娠、縦線：春機発動または経産、点：未産Ⅱ、*：未調査。

Black : Pregnant and mature, Vertical stripes : Multiparous and pubescent, Dot : Nulliparous-II, * : Not investigation.

繁殖活動の開始日は、4月と5月、9月と10月の、それぞれの調査月で捕獲したエゾヤチネズミの妊娠状態から最初の出産日を推定し、それから18日の妊娠期間を差引いて推定した。

8月の調査において、妊娠個体がまったく捕獲されない年は、7月の調査がないために、休止日を年次別に推定することができないため、このような場合には、8月1日を夏繁殖活動の休止日とした。秋の休止日は、10月の調査で捕獲したエゾヤチネズミの妊娠状態から最後の出産日を推定し、それを休止日にした。

以上のような方法で推定した繁殖活動の開始日と休止日は Table 1 のとおりである。この表によると、繁殖活動の開始日、または休止日と個体数変動相との間には、明らかな関係がみられなかったが、夏繁殖活動の休止が、繁殖活動の低調な 1959 年の絶頂期、1960 年の減少期、1963 年の停滞期に発生したことが注目される。

Table 1. 繁殖活動の開始日と休止日
Start and end of the breeding seasons in the vole populations.

調査地 Investigated area	変重相 Phase	年 Year	春繁殖開始日 Starting date of spring breeding	夏繁殖休止日 Ending date of summer breeding	秋繁殖開始日 Starting date of autumn breeding	秋繁殖休止日 Ending date of autumn breeding
トドマツ天然林 Natural Todo-fir forest	増加 Increase	1958	4月20日 Apr. 20			11月7日 Nov. 7
	増加-絶頂 Increase-peak	1959	3月25日 Mar. 25	8月1日 Aug. 1	9月15日 Sep. 15	10月20日 Oct. 20
	減少 Decline	1960	4月15日 Apr. 15	8月1日 Aug. 1	8月28日 Aug. 28	10月20日 Oct. 20
	減少-停滞 Decline-latency	1961	4月20日 Apr. 20			11月15日 Nov. 15
	停滞 Latency	1962	4月20日 Apr. 20			10月20日 Oct. 20
		1963	4月20日 Apr. 20	8月1日 Aug. 1	8月15日 Aug. 15	10月20日 Oct. 20
	増加 Increase	1964	4月20日 Apr. 20			10月20日 Oct. 20
泥炭地草原 Sasa type grass land on peat land	増加-絶頂-減少 Increase-peak-decline	1973	4月10日 Apr. 10			9月28日 Sep. 28
	減少 Decline	1974	4月25日 Apr. 25			10月20日 Oct. 20
		1975	4月25日 Apr. 25			10月20日 Oct. 20

3. 胎児数の変化

1) 野幌トドマツ天然林における成体雌の平均胎児数

これまでの報告によると、エゾヤチネズミの平均胎児数は、最低 3.0 頭、最高 7.7 頭の範囲で変化していたが⁽⁸⁶⁾⁽⁸⁷⁾⁽⁸⁸⁾、このような平均胎児数の変化が個体数変動相と関係しているかどうかの検討はほとんど行われていなかった。

Fig. 13 には、トドマツ林における成体雌の平均胎児数と個体数変動相との関係が示されている。成体雌の平均胎児数は、大体、4 頭から 6 頭の範囲で変化し、全体の平均値は 5.4 ± 0.3 となる。これらの平

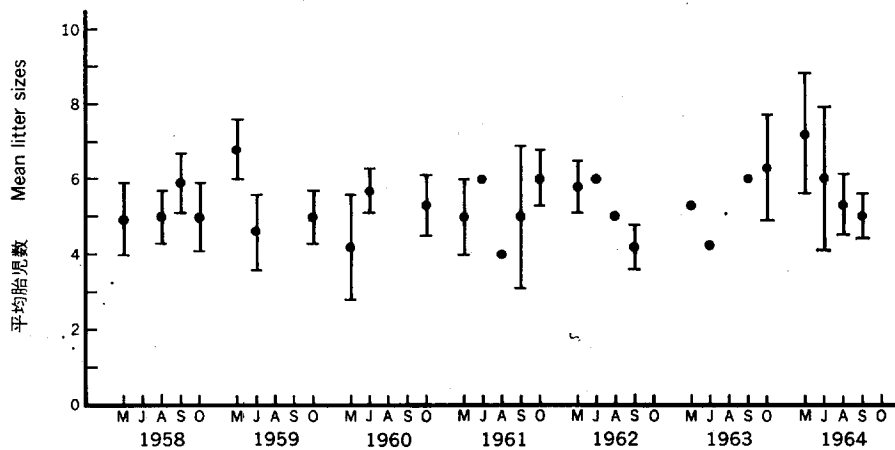


Fig. 13. 平均胎児数の年次的季節的変化
Yearly and seasonal variation of the mean litter sizes.

Table 2. 野幌泥炭地草原における各年齢群の平均胎児数
Mean litter size of various cohorts under the Sasa type grass
land on peat land at Nopporo.

年齢群 Cohorts	月 Month	5 月 May	6 月 Jun.	8 月 Aug.	9 月 Sep.
	年 Year				
越冬個体群 (K_0) Overwintered voles	1973	4.4 ± 0.9	5.2 ± 0.4	5.0 ± 0.8	
	1974	4.3 ± 1.0	6.3 ± 1.2		
	1975	4.3 ± 0.6	$5.3 \pm ?$	$3.7 \pm ?$	
4 月生群 (K_1) Voles born in April	1973		$4.3 \pm ?$	$5.0 \pm ?$	
5 月生群 (K_2) Voles born in May	1973			4.2 ± 0.9	
	1974			$4.3 \pm ?$	
	1975			$3.3 \pm ?$	$3.5 \pm ?$

全平均胎児数 Total mean litter size : 4.5 ± 0.5

均胎児数と個体数変動相との間には明らかな関係がほとんど認められなかったが、増加期の春の平均胎児数、すなわち、1959 年 5 月の 6.8 ± 0.8 と、1964 年 5 月の 7.2 ± 1.6 は、他の時期のそれらと比べて非常に大きいことが注目される。

2) 野幌泥炭地草原における各年齢群の平均胎児数

Table 2 には、越冬個体群、4 月生群、5 月生群の平均胎児数が示してある。この表の各年齢群の年間平均胎児数には、統計的有意差が認められなかった。また、当年個体群の調査個体数が少ないため、平均胎児数の信頼区間が推定できないものが多いが、越冬個体群と当年個体群の間にも統計的有意なものと考えられるから、両者を一緒にして、全体の平均値を推定すると、 4.5 ± 0.5 となった。

4. 出産数の推定

エゾヤチネズミの繁殖期を春、夏、秋の三つの季節に細分して、それぞれの出産数を推定する。すなわち、春繁殖期 T_1 は、春繁殖活動の開始日から 6 月 30 日まで、夏繁殖期 T_2 は、7 月 1 日から 8 月 31 日まで、秋繁殖期 T_3 は、9 月 1 日から秋繁殖活動の休止日までである。

三つに細分された季節別繁殖期の出産数は、BUJALSKA ら (1968)⁶⁾ が提起した等式、 $\nu_r = L \cdot \bar{N}_p \cdot T / t_p$ を使用して推定した。 ν_r は季節別繁殖期の出産数、 L は平均胎児数、 $\bar{N}_p$ は季節別繁殖期の平均妊娠個体数、 T は季節別繁殖期の日数、 t_p はエゾヤチネズミの妊娠期間 (18 日) である。

季節別繁殖期の合計妊娠個体数 $\bar{N}_p \cdot T$ は、BUJALSKA らの方法によって計算すると、Fig. 14, 15 のようになる。春繁殖活動開始日と秋繁殖活動休止日の妊娠個体数を、それぞれ 0 とし、それらと実際の調査で得られた各月の妊娠個体数とを直線で結んだ、日 - 妊娠個体数グラフの面積を季節別繁殖期ごとに計算すると $\bar{N}_p \cdot T_i$ が求められる。

Fig. 14, 15 に示した各年の季節別繁殖期の日数は Table 1 をもとにして計算した。いま、BUJALSKA らの等式によって季節別繁殖期の出産数を計算すると、Fig. 16 のようになる。この図によると、増加期の年間合計出産数は非常に多く、他のそれらの約 2 倍以上であった。1959 年の増加 - 絶頂期の年間合計出産数は、増加期のそれらと比べて、かなり低い数であったが、これは、絶頂期の夏と秋の出産数が非常に少なかったためである。しかし、1959 年春の増加期には、7 年間の調査のなかでの最高の出産数を示した。

季節別出産数を個体数変動相と結びつけると、年間合計出産数の少ない年、つまり、減少期と停滞期の一部では、季節別出産数が全体として少ないなかで、とくに夏の出産数が絶頂期のそれより少なかったことが注目される。

泥炭地草原における年間合計出産数は、やはり増加期の 1973 年が最も多かった。この年の季節別出産数は春よりも夏の方が多かった。これは、越冬個体群と当年個体群が一緒に繁殖活動を行ったためであるが、絶頂期から減少期のなかでの秋の出産数が非常に少なかったことが注目される。

泥炭地草原の季節別出産数をトドマツ林のそれと比較すると、夏の出産数では、トドマツ林のように著しく少なくなる年はなかったが、秋の出産数では、トドマツ林のそれと比較にならないほど少なかった。つまり、泥炭地草原では、減少期のなかで秋の繁殖活動がほぼ完全に抑制されるのに対して、トドマツ林では、減少期と停滞期の一部で夏の繁殖活動が強く抑制されたところに両者の違いがある。

BUJALSKA らの等式によって計算された季節別出産数 ν_r は、繁殖期間 T と、日平均妊娠個体数 $\bar{N}_p$ の二つの要素によって変化するから、これらの要素と季節別出産数との関係を知るために、それら二つの要素を分離して、季節別出産数と繁殖期間 ($\nu_r - T$)、季節別出産数と日平均妊娠個体数 ($\nu_r - \bar{N}_p$) の二つ

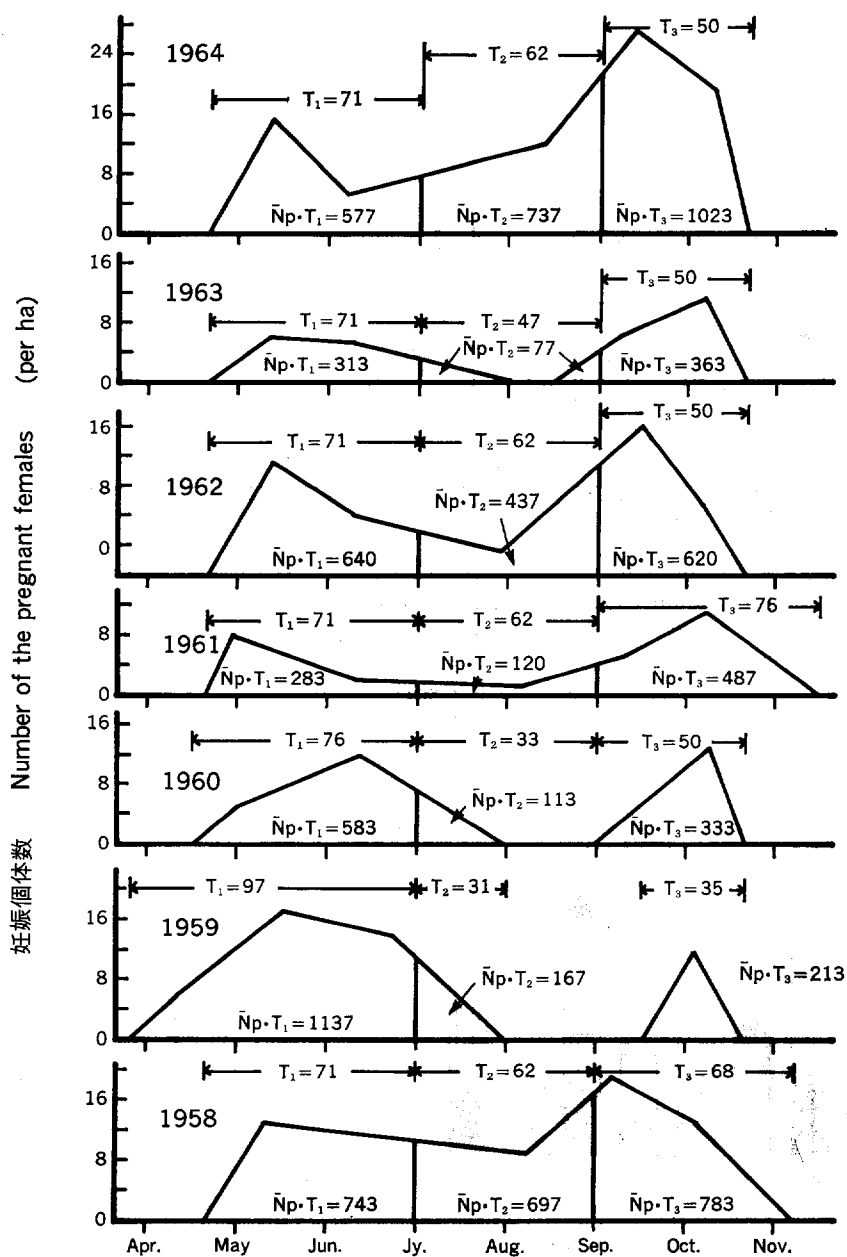


Fig. 14. 野幌トドマツ天然林における季節別繁殖期の合計妊娠個体数
Total number of the pregnant females during the reproduction seasons divided into three periods under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

T_1 : 春の繁殖期間, T_2 : 夏の繁殖期間, T_3 : 秋の繁殖期間
 T_1 : Length of spring breeding period, T_2 : Length of summer breeding period, T_3 : Length of autumn breeding period.

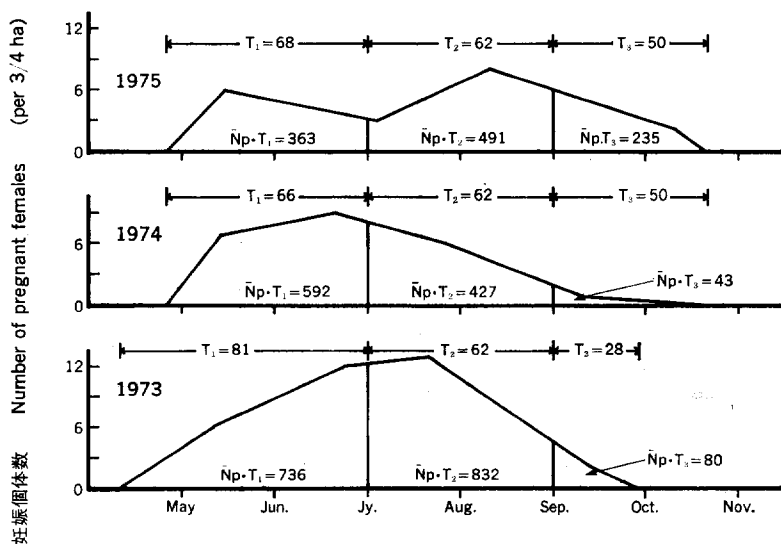


Fig. 15. 野幌泥炭地草原における季節別繁殖期の合計妊娠個体数
Total number of the pregnant females during the reproduction seasons divided into three periods under the Sasa type grass land on peat land at Nopporo.

図の表示は Fig. 14 と同じ。
The indications in this figure are the same as Fig. 14.

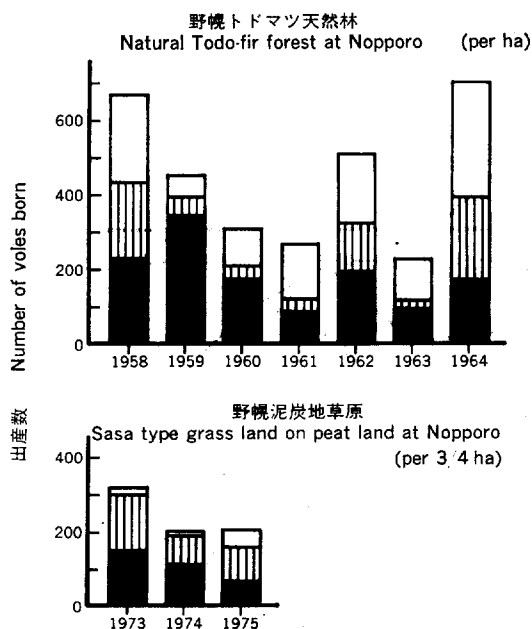


Fig. 16. 年間合計出産数の年次変化
Yearly variation of the total number of voles born during the breeding season.
黒：春仔，縦線：夏仔，白：秋仔。
Black : Voles born in spring. Vertical stripes : Voles born in summer, White : Voles born in autumn.

の相関関係を検討した。その結果は Fig. 17 のとおりである。

$\nu_r - T$ の相関係数 $r = 0.622$ と, $\nu_r - \bar{N}_p$ の相関係数 $r = 0.905$ は, ともに正の相関関係が認められ, それらの直線回帰式, $\hat{\nu}_r = 3.4T - 66.9$ と, $\hat{\nu}_r = 18.3\bar{N}_p - 4.5$ が得られた。ただし, T の平均値は 59.7 日, $\bar{N}_p$ のそれは 7.7 頭であった。

$\hat{\nu}_r$ の区間推定値 μ は, $S_Y = \sqrt{S_{y \cdot x}^2 \cdot (1 + 1/n + x^2/\sum x^2)}$ を用いて計算される⁴⁸⁾。 S_Y は ν_r の標本標準偏差, $S_{y \cdot x}^2$ は回帰からの平均偏差平方, n は標本数, $\sum x^2$ は $\bar{N}_p$ の分散, x は $\max \cdot \bar{N}_p$ と $\bar{N}_p$ の平均値との差である。この結果, $\nu_r - T$ の S_Y は, 74.8, $\nu_r - \bar{N}_p$ のそれは 42.7 で, 両者の区間推定値 μ は, $-16.5 \leq \mu_T \leq 289.8$ と, $49.1 \leq \mu_{\bar{N}_p} \leq 223.7$ になった。

季節別出産数と二つの要素との相関関係を検討した結果, 日平均妊娠個体数の方が繁殖期間より強い相関関係にあることがわかった。また, 直線回帰による季節別出産数の推定では, $\nu_r - T$ の誤差が $\nu_r - \bar{N}_p$ のそれより大きいので, 繁殖期間で季節別出産数を推定するよりも, 日平均妊娠個体数で推定する方が有効であると考えられる。

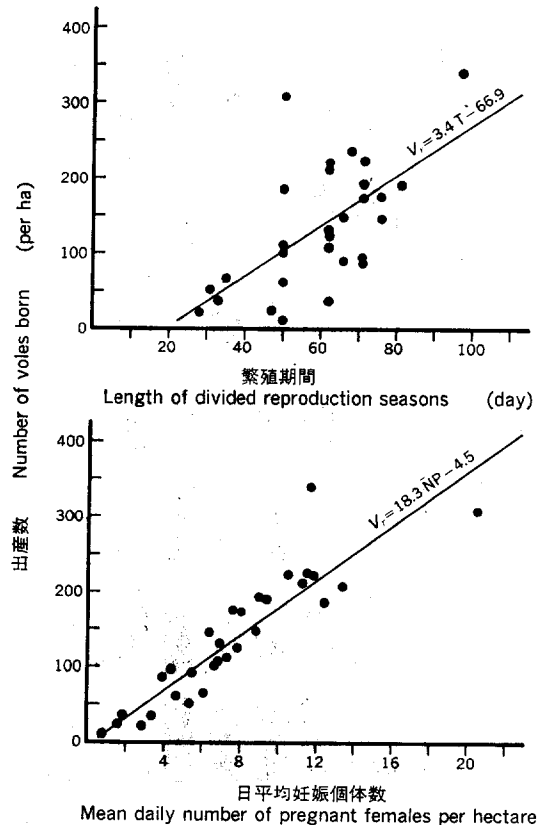


Fig. 17. 出産数と二つの要素 (繁殖期間と日平均妊娠個体数) との相関関係

Correlation between the total number of voles born during the reproduction seasons divided into three period and the two factors relating to those numbers (length of divided reproduction seasons and mean daily number of pregnant females).

VI 齢級別繁殖活動の特徴

1. 齢級別繁殖活動

1) 野幌トドマツ天然林での調査結果—体長による齢区分

トドマツ天然林の繁殖期における個体群齢構成は, 成体, 亜成体, 幼体から成っていたが (Fig. 7), ここでは, 比較的個体数の多い成体と亜成体の繁殖活動を説明する。

① 成体の繁殖活動

〈雄〉: Fig. 18 には, 成体雄の繁殖活動の月別変化が示してある。この図の結果を要約すると, 成体雄の繁殖活動は, 性的成熟, 春機発動, 萎縮, 未成熟の四つの繁殖段階で構成され, 生活条件のちがいによって, それらの比率は季節的年次的に大きく変動した。

繁殖最盛期であっても, 絶頂期には, 成体雄の大部分が未成熟個体で生活し, 性的成熟個体はまったく出現しなかった。しかし, 絶頂期以外の変動相においては, 性的成熟個体がまったく出現しなくなるこ

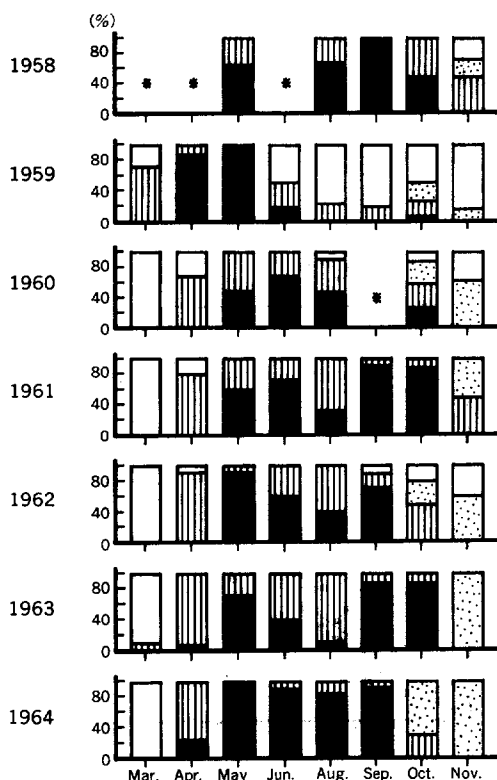


Fig. 18. 野幌トドマツ天然林における成体雄の繁殖活動

Reproduction of the adult males under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

黒：性的成熟，縦線：春機発動，点：萎縮，白：未成熟，*：未調査。

Black : Mature, Vertical stripes : Pubescent, Dot : Reduced, White : Immature, * : Not investigation.

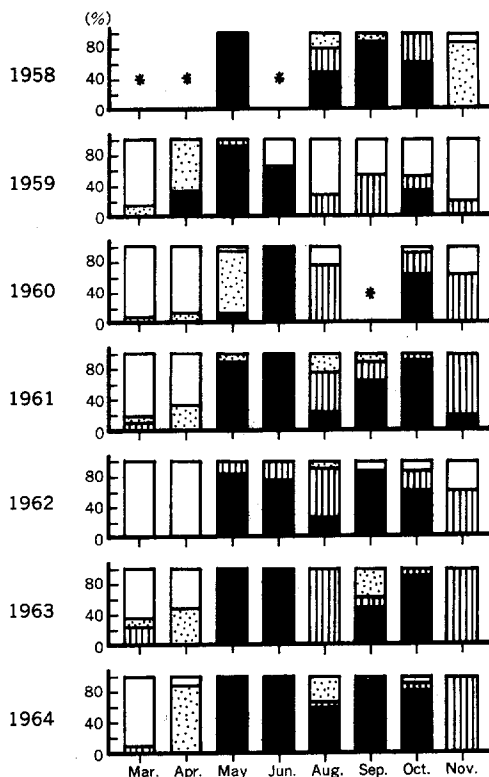


Fig. 19. 野幌トドマツ天然林における成体雌の繁殖活動

Reproduction of the adult females under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

黒：妊娠，縦線：経産，点：未産Ⅱ，白：未産Ⅰ，*：未調査。

Black : Pregnant, Vertical stripes : Multiparous, Dot : Nulliparous-II, White : Nulliparous-I, * : Not investigation.

はなかったが，50%以下の低率になることがしばしばあった。このとき，性的成熟個体と一緒に春機発動個体が相当数いたにもかかわらず，なぜ，これらの個体が性的に成熟できないかという問題が提起される。成体雄のすべてが性的成熟段階に達する機会是非常に少なく，この調査では，増加期にわずか3回みられただけであった。

〈雌〉：Fig. 19は成体雌の繁殖活動の月別変化である。5月から10月までの繁殖最盛期における成体雌の繁殖活動は，妊娠，経産，未産Ⅱ，未産Ⅰの四つの繁殖段階で構成された。

成体雌の繁殖活動は春と秋に活発になり，夏に低下するという季節変動パターンが，毎年，同じように繰り返されたが，それらの繁殖強度は年によって大きく違っていた。とくに，絶頂期の9月の妊娠率が0%になったこと，また，増加期の4月には，約30%の妊娠率が出現し，例年より1か月も早く春繁殖活動が始まったことなどが注目される。

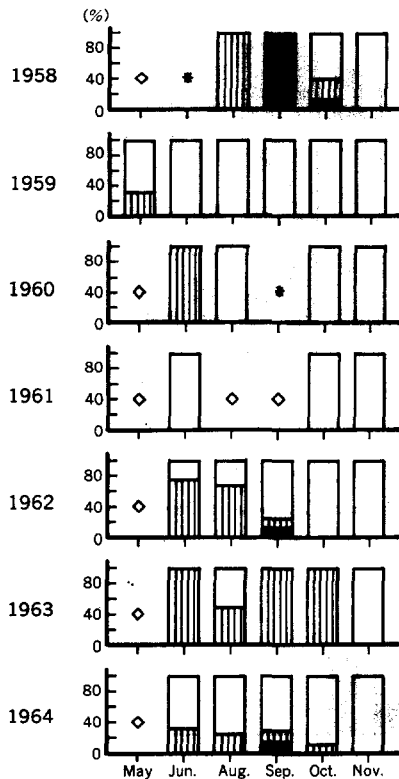


Fig. 20. 野幌トドマツ天然林における亜成体雄の繁殖活動

Reproduction of the subadult males under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

図の表示は Fig. 18 と同じ, ◇: 捕獲なし。
Those stages of the reproduction are the same as those in Fig. 18. Diamond: Not captures.

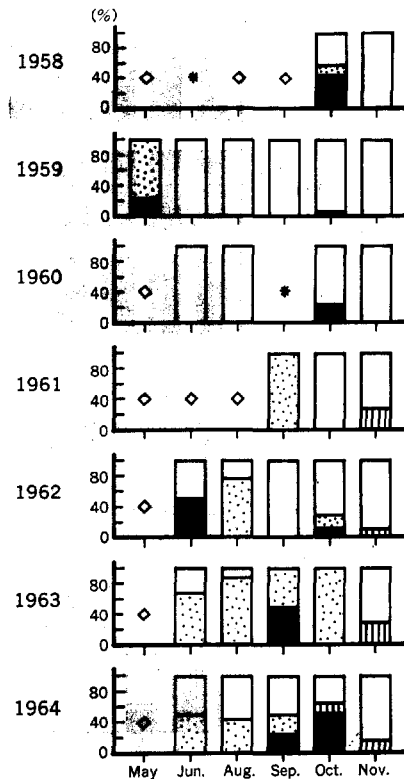


Fig. 21. 野幌トドマツ天然林における亜成体雌の繁殖活動

Reproduction of the subadult females under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

図の表示は Fig. 19 と同じ, ◇: 捕獲なし。
Those stages of the reproduction are the same as those in Fig. 19. Diamond: Not captures.

② 亜成体の繁殖活動

〈雄〉: トドマツ林における亜成体雄の繁殖活動の月別変化は Fig. 20 のとおりである。亜成体雄の繁殖活動は、そのほとんどが未成熟個体で占められ、性的成熟個体や春機発動個体は非常に少ない。ただ、ここで注目される現象は、1958年9月の増加期において、100%の性的成熟率が示されたことである。

〈雌〉: トドマツ林における亜成体雌の繁殖活動の月別変化は Fig. 21 のとおりである。亜成体雌の繁殖活動は、雄と違って、妊娠個体の出現が多くなるが、その出現傾向は、どの年も春よりも秋、とくに10月に集中していることが注目される。

2) 野幌泥炭地草原での調査結果—白歯の形態変化による齢区分

① 越冬個体群 (K_0) の繁殖活動

Fig. 22 は越冬個体群の繁殖活動の月別変化である。この図によると、越冬個体群の繁殖活動は、春から夏までは活発であるが、秋には、それが低調になるという変動パターンがみられた。

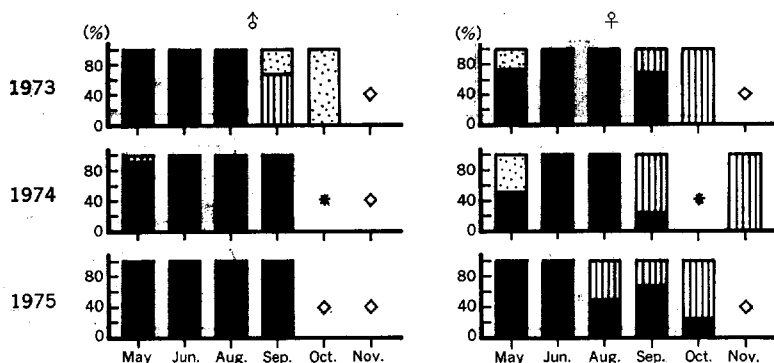


Fig. 22. 野幌泥炭地草原における越冬個体群の繁殖活動
Reproduction of the overwintered voles under the Sasa type grass land on peat land at Nopporo.

図の表示は Fig. 18 と Fig. 19 と同じ, ◇: 捕獲なし
Those stages of the reproduction are the same as those in Fig. 18 and 19, Diamond: Not captures.

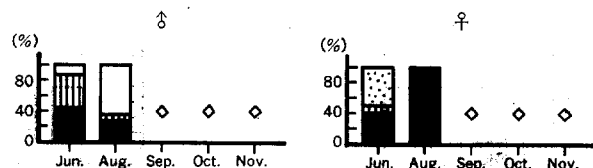


Fig. 23. 野幌泥炭地草原における4月生群の繁殖活動 (1973年)
Reproduction of the voles born in April under the Sasa type grass land on peat land at Nopporo in 1973.

図の表示は Fig. 18, 19 と同じ。◇: 捕獲なし
Those stages of the reproduction are the same as those in Fig. 18 and 19, Diamond: Not captures.

② 当年個体群の繁殖活動

〈4月生群 (K_1)〉: 3年間の調査の中で, 1973年だけに4月生群が出現した。その繁殖活動は Fig. 23のとおりである。この図によると, 4月生群は, 雄, 雌ともに, 9月には生存個体数が0となったが, これは, 前述した臼歯形態による齢査定欠陥によるものであるかもしれない。すなわち, 9月の調査時の4月生群は, ちょうど歯根形成が始まるかどうかの過渡期にあるから, 歯根が形成されない個体は, すべて5月生群に査定される可能性があるが, これを区別する方法がなかった。

4月生群の繁殖活動は, 雄では, 性的成熟, 春機発動, 未成熟, 雌では, 妊娠, 経産, 未産Ⅱの各段階にそれぞれわかれた。このように, 同じ齢級群のなかで, 一方が繁殖活動を活発に行うのに対して, 他方がそれを抑制し, いまだに幼若状態にとどまっている現象を, 以下の論議の中では, 繁殖活動の分化と呼ぶことにする。

4月生群の個体数変動における役割は, 6月から8月までの繁殖期の中で, 越冬個体群とともに個体数増加のために働くことが明らかになった。また, 1973年だけに4月生群が出現したのは, Table 1 から明らかなように, この年の春繁殖活動が例年より約2週間ほど早く始まったためであり, 増加期だけにみ

られる特徴であった。

〈5月生群 (K_2)〉: Fig. 24 には、5月生群の繁殖活動の月別変化が示してある。この図によると、5月生群は、雄、雌ともに、11月には生存個体数が0になった。ただし、1974年の雄だけは、9月に生存個体数が0になり、この年の生存期間は短かった。

5月生群は4月生群と同じように、出生年の中で十分に繁殖活動を行うことができる齢級群であると同時に、生活条件によって、とくに大発生時には繁殖活動が抑制される齢級群でもあった。もし、この齢級群の繁殖活動が活発になれば、越冬個体群や4月生群の繁殖活動とともに個体数増加に大きな力を与えることになるであろうから、個体数変動のうえで非常に重要な役割を果す齢級群であることが明らかになっ

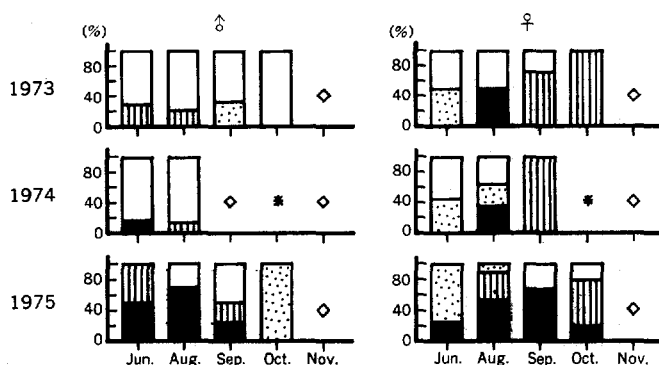


Fig. 24. 野幌泥炭地草原における5月生群の繁殖活動

Reproduction of the voles born in May under the Sasa type grass land on peat land at Nopporo.

図の表示は Fig. 18, 19 と同じ。◇: 捕獲なし

Those stages of the reproduction are the same as those in Fig. 18 and 19, Diamond: Not captures.

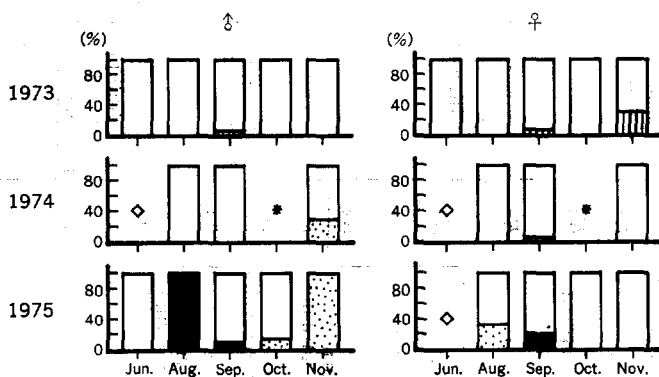


Fig. 25. 野幌泥炭地草原における6月生群の繁殖活動

Reproduction of the voles born in June under the Sasa type grass land on peat land at Nopporo.

図の表示は Fig. 18, 19 と同じ。◇: 捕獲なし

Those stages of the reproduction are the same as those in Fig. 18 and 19, Diamond: Not captures.

Table 3. 野幌トドマツ天然林における齡級群別平均体長
Mean body length of various cohorts under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

(Unit : mm)

性 Sex	季節別齡級群 Seasonal generations	齡級群 Cohorts	繁 殖 活 動 Reproduction	5 月 May	6 月 Jun.	8 月 Aug.	9 月 Sep.	10 月 Oct.	11 月 Nov.
雄 Male	越 冬 Overwintered voles	K_0	春機発動 - 性的成熟 Pubescent-mature	112.3±2.6	118.3±2.8	115.0±3.6	119.0±4.7	114.0±6.0	115.0± ?
	春 仔 Voles born in spring	K_1			100.0±2.4	115.4±5.0			
		K_2			89.2±3.0	109.0±2.2	111.0±2.9	107.3±2.8	
		K_3			102.2±1.6	109.6±5.8	104.6±3.2	112.0±5.8	
	夏 仔 Voles born in summer	K_4	未 成 熟 Immature			95.0以上	98.2±3.7	97.3± ?	101.5±3.3
		K_5				94.0以下	95.0以上	98.0±2.1	101.5±1.5
	秋 仔 Voles born in autumn	K_6					94.0以下	95.0以上	97.6±3.0
		K_7						94.0以下	95.0以上
雌 Female	越 冬 Overwintered voles	K_0	妊 娠 - 経 産 Pregnant-multiparous	109.0±1.7	115.0±3.2	119.0±7.8	113.6±5.8	119.8±4.8	112.3± ?
	春 仔 Voles born in spring	K_1			97.4±3.4	111.0± ?			
		K_2			87.8±2.5	106.0± ?	108.3±2.8	107.8±2.6	112.2±3.0
		K_3	未 産 Nulliparous			103.2±2.5			
	夏 仔 Voles born in summer	K_4	妊 娠 - 経 産 Pregnant-multiparous			99.5± ?	106.5± ?	107.0±3.0	107.1±2.1
		K_5	未 産 Nulliparous			95.0以上	99.7±3.7	103.0±3.6	
	秋 仔 Voles born in autumn	K_6			94.0以下	95.0以上	100.2±1.8	98.3±3.2	
		K_7				94.0以下	95.0以上	97.0± ?	95.0以上
								94.0以下	94.0以下

た。

〈6月生群 (K_6)〉: 6月生群の繁殖活動の月別変化は Fig. 25 のとおりである。6月生群の個体数減少は、前述した4月生群や5月生群のそれと違って、11月になっても生存個体数が0にならず、越冬個体群として生存する所に大きな特徴がある。

6月生群に繁殖抑制が作用したときは、この齢級群のほとんどの個体は、出生年の中で性的に成熟することができず、未成熟段階、または、未産I段階のまま越冬し、翌年の越冬個体群を形成した。

6月生群以後の齢級群の個体数変動における役割は、泥炭地草原での3年間の調査結果では、すべて出生年のなかで性的に成熟できず、越冬個体群となって翌年の個体数増加のために働いた。

2. 個体群における齢級別繁殖活動の相互関係

これまで、齢級別繁殖活動を個別に検討してきたが、個体群の中で、それらの繁殖活動がどのように行われるか、それらの相互関係を検討してみることが必要であると考えた。検討の主なる内容は、1) 繁殖集団と非繁殖集団の関係、とくに、非繁殖集団から繁殖集団への補充の仕方と、2) 繁殖集団内での繁殖活動の変化についてである。

1) 野幌トドマツ天然林での調査結果

個体群における齢級別繁殖活動の相互関係を検討するためには、出生月別齢級群ごとに齢区分することが必要であるが、この調査では、体長による齢区分しか行われていないから、直接、出生月別齢級群を区分することができない。そこで、まず、臼歯形態の変化によって、齢級群の齢区分が行われた別の資料から、各齢級群の月別平均体長をもとめ、それによって、それぞれの実測体長を出生月別齢級群に読み替えると、季節別齢級群までは、おおそ区分することができた。

臼歯形態の変化によって齢区分が行われた別の資料、すなわち、野幌トドマツ天然林における1970年の資料によると、各齢級群の月別平均体長は Table 3 のようになる。この表のなかで信頼区間が推定できない平均体長は、捕獲個体数が4頭以下の場合である。また、繁殖活動の分化が生じた齢級群では繁殖別の平均体長が示してある。60日齢以下の齢区分は、前述のとおり、95mm以上が40~60日齢、94mm以下が30日齢以下である。

ところで、Table 3 の平均体長を用いて季節別齢級群に読み替えるときに発生する障害は、8月、9月、10月の個体群において、越冬個体群と春仔の平均体長が重なって、両者を区分することができなくなることであるが、このような個体群で両者の区分が必要なときは、きわめて便宜的ではあるが、次の方法を適用した。すなわち、臼歯形態の変化によって、両者の齢区分が行われた多くの個体群から、越冬個

Table 4. 越冬個体群の平均個体群構成率
Mean proportion of the overwintered voles in the composition of populations.

月 別 Month	性 Sex Division	雄 Male		雌 Female	
		個 体 群 数 Number of populations	平 均 構 成 率 Mean (%)	個 体 群 数 Number of populations	平 均 構 成 率 Mean (%)
8 月	Aug.	37	13.3 ± 2.0	43	16.6 ± 3.5
10 月	Oct.	26	4.9 ± 1.1	26	7.9 ± 1.9

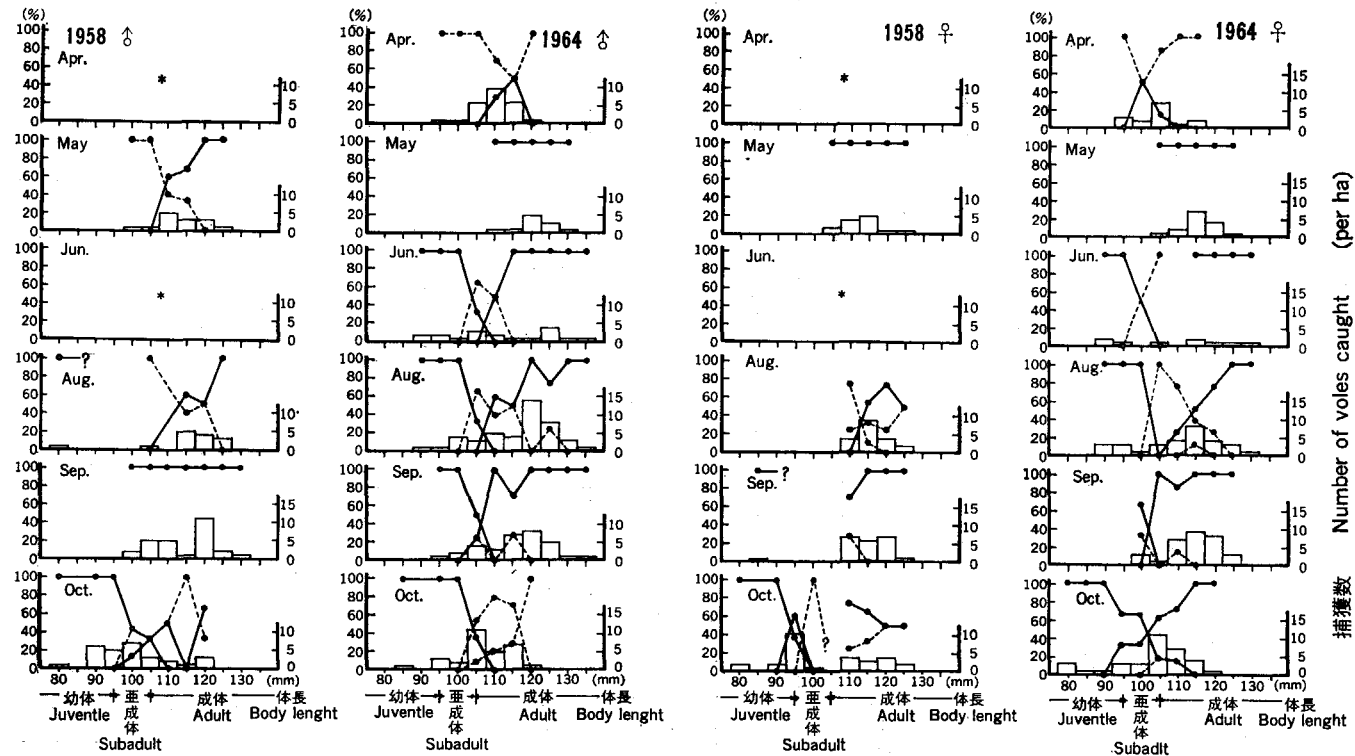


Fig. 26. 増加期におけるエゾヤチネズミの体長と繁殖活動との関係

Relation between the reproduction and the body length in the voles during the increase phase of the population cycles.

黒丸と実線：性的成熟または妊娠，黒丸と点線：春機発動または経産，白丸と実線：未成熟または未産Ⅰ，
白丸と点線：萎縮または未産Ⅱ，棒グラフ：個体数分布，*：未調査。

Black circle-solid line : Mature and pregnant, Black-dotted : Pubescent and multiparous, White-solid : Immature and nulliparous-I, White-dotted : Reduced and nulliparous-II, Histogram : Distribution of the number of voles, * : Not investigation.

体群の平均構成率を計算し、これを、それぞれの個体群に適用し、両者を区分した。

多くの個体群から計算された、8月と10月における越冬個体群の平均個体群構成率は、Table 4 のとおりである。9月の平均構成率は8月と10月の中間の構成率、すなわち、雄では9%、雌では12%を使用した。

① 増加期

Fig. 26 には、増加期の体長と繁殖活動との関係が示してある。体長は、5 mm ごとに12段階の体長階に区分し、体長階別の捕獲個体数は棒グラフで、また、それらの繁殖活動は繁殖段階別の百分率であらわした。

1958年には、4月と6月に調査が行なわれなかったもので、春繁殖活動の過程には不明な点があるが、その状態は推測できる。

増加期の5月の繁殖活動をみると、雌では、1958年と1964年の両年とも、十分に発達した繁殖集団が越冬個体群によって形成され、活発な繁殖活動が行なわれた。しかし、雄では、1958年と1964年との間には明らかな違いがみられ、十分に発達した1964年の繁殖集団にくらべて、1958年のそれはまだ十分に発達しておらず、体長階の比較的小さい個体の繁殖活動がおくっていた。

1964年6月には、春仔が出現し、繁殖集団への補充が活発に行なわれ、雄では、110 mm の体長階に達した春仔が繁殖集団に参加した。一方、越冬個体群によって形成された繁殖集団は、雄では、5月のそれとほぼ同じ数を維持したが、雌では、それが約1/3まで減少した。

8月になると、増加期であっても成体の繁殖活動は低下した。これは、成体の年齢構成の主体が越冬個体群から春仔に変ることが主な原因であり、春仔の繁殖活動がまだ十分に発達していないことを示している。しかし、9月には、春仔の繁殖活動が活発になり、十分に発達した繁殖集団が大きく形成された。なお、1958年の雄の繁殖活動においては、100 mm の体長階で夏仔と推定される個体までが繁殖集団に参加したことが注目される。

春仔と夏仔によって形成される10月の繁殖集団は、性によって、その仕方に違いがあった。雌では、1958年と1964年の両年とも、105 mm 以上の体長階に分布する春仔の繁殖活動が低下しはじめたにもかかわらず、95 mm と100 mm の体長階に分布する夏仔の繁殖活動が活発になり、繁殖集団が形成された。ところが、雄では、9月に形成した大きな繁殖集団は、1958年には、それが全体的に縮小しただけであったが、1964年には、それが完全に消失してしまった。

以上のように、増加期の個体群においては、繁殖抑制がほとんど作用しないため、越冬個体群だけでなく、春仔や夏仔の繁殖活動も活発になったことが大きな特徴であった。

② 増加-絶頂期

Fig. 27 には、増加-絶頂期の体長と繁殖活動との関係が示してある。増加期の4月には、越冬個体群によって、すでに繁殖集団が形成され、例年より約1か月早く春繁殖活動が開始された。

5月には、春仔による繁殖集団への補充が活発に行われたが、6月には、早くも春仔の繁殖活動が抑制され、繁殖集団への補充が停止した。このときの繁殖抑止圧の作用の性によって違っていた。仕方は、すなわち、雄では、4月生群の繁殖活動は春機発動段階にとどめられ、越冬個体群だけで繁殖集団が形成されたが、このとき、越冬個体群内では体長の小さい個体は大きい個体より繁殖抑止圧を強く受け、性的成熟率を低下させた。一方、春仔によって形成された未成熟集団は、115 mm の成体の体長階の個体まで含

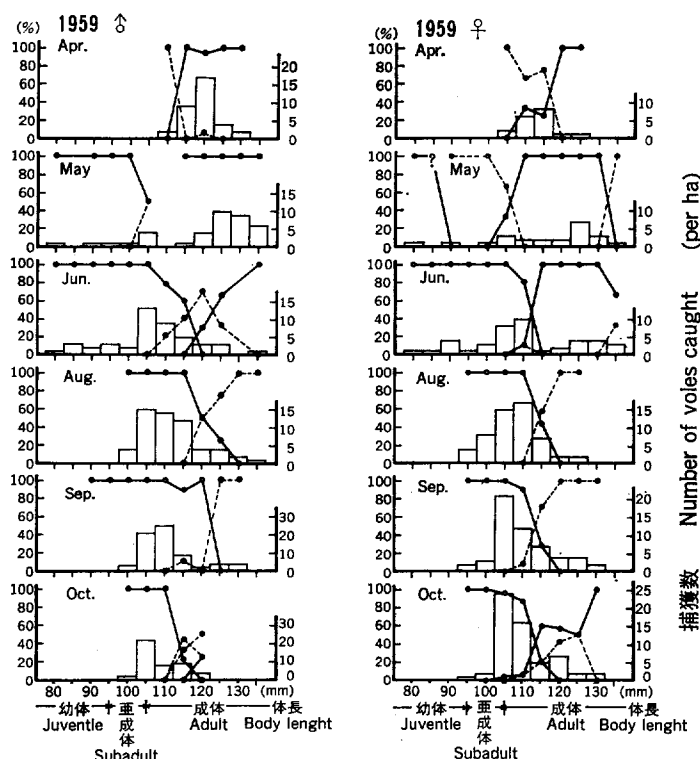


Fig. 27. 増加-絶頂期におけるエゾヤチネズミの体長と繁殖活動との関係
Relation between the reproduction and the body length in the voles during the increase-peak phase of the population cycles.

図の表示は Fig. 26 と同じ。

Indications in the figure are the same as those in Fig. 26.

めて形成され、強い繁殖抑止圧が作用していたことが示されている。

雌の繁殖集団は、110 mm の体長階に出現した約 10% の 4 月生群を除くと、その大部分は、すべて越冬個体群によって形成されたが、雄のように、越冬個体群には繁殖抑止圧が全く作用せず、春仔だけに作用した。この結果、春仔によって形成された大きな未産集団は、110 mm の成体の体長階の個体をも含めて形成され、雄と同じように強い繁殖抑止圧が作用していたことが示されている。

8 月、9 月の絶頂期には、雄、雌ともに、個体群から繁殖集団が完全に消失した。このとき、雌の繁殖抑止圧は、ようやく越冬個体群にも作用した。春仔によって形成された未成熟集団や未産 I 集団は、さらに大きな体長階の個体をも含めて形成され、より強い繁殖抑止圧が作用していたことを示している。

しかし、10 月には小さな繁殖集団が形成された。雄では、きわめて少数の越冬個体群だけで繁殖集団が形成されたと推定されるが、雌では、越冬個体群と春仔の両者によって、それが形成されたと推定される。つまり、絶頂期の個体群で作用する繁殖抑制は、性によって違っていることが明らかになった。

③ 減少-停滞期

Fig. 28 には、減少-停滞期の体長と繁殖活動との関係が示してある。この図によると、まず、越冬個

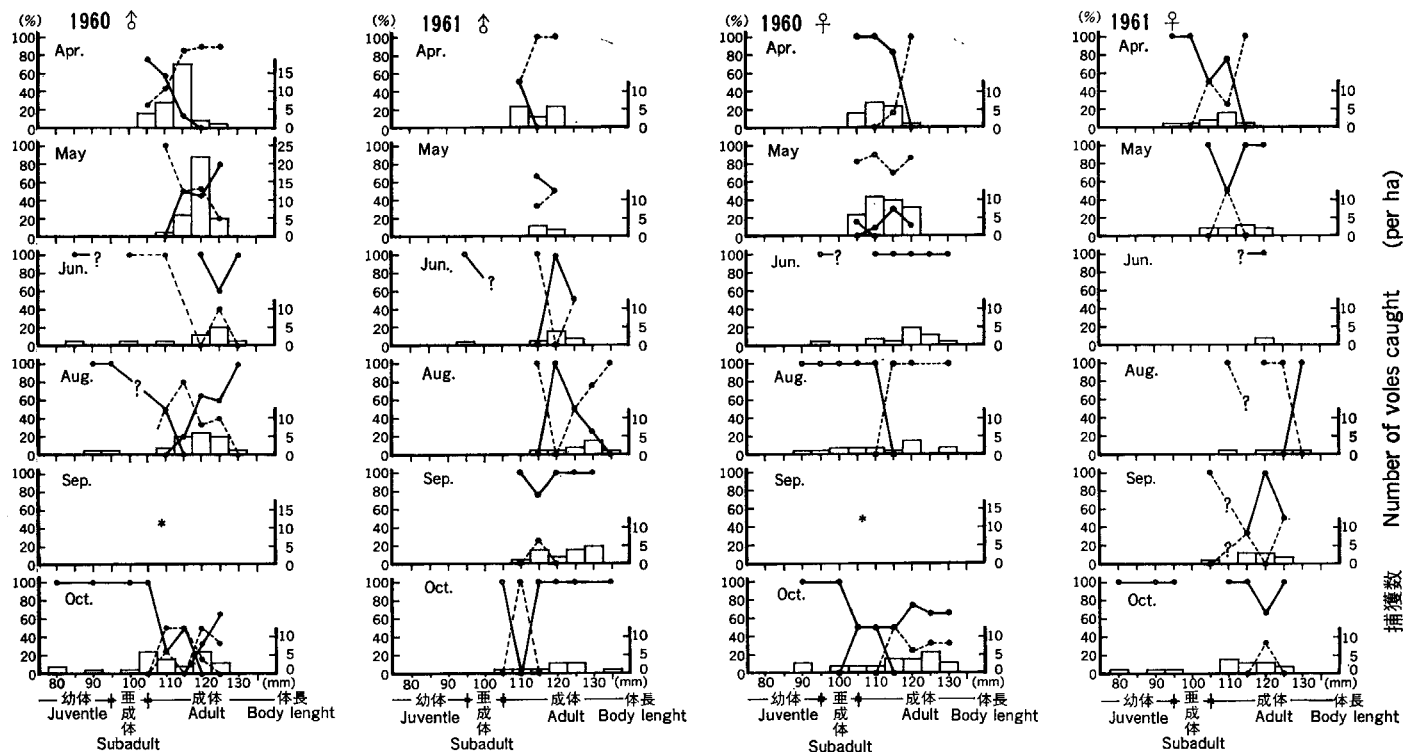


Fig. 28. 減少-停滞期におけるエゾヤチネズミの体長と繁殖活動との関係
Relation between the reproduction and the body length in the voles during the decline-latency phase of the population cycles.

図の表示は Fig. 26 と同じ。
Indications in the figure are the same as those in Fig. 26.

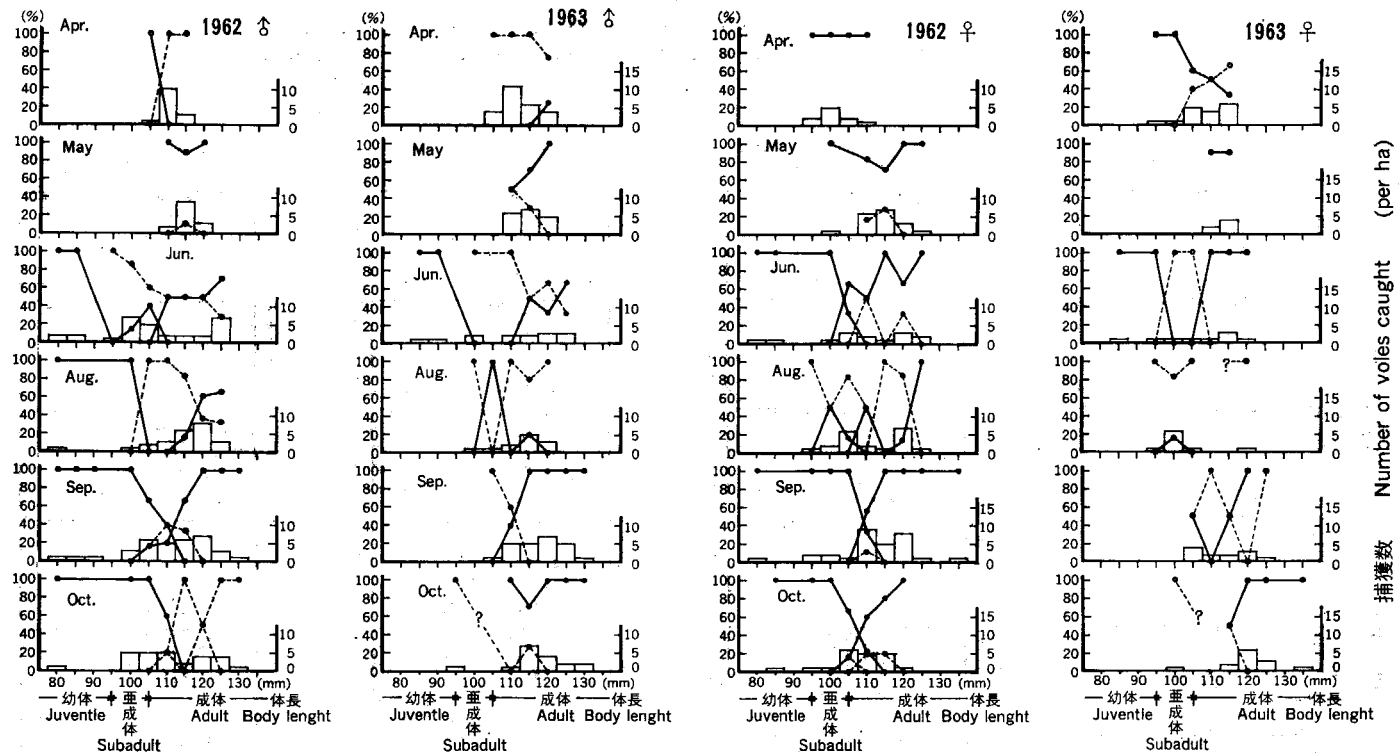


Fig. 29. 停滞期におけるエゾヤチネズミの体長と繁殖活動との関係

Relation between the reproduction and the body length in the voles during the latency phase of the population cycles

図の表示は Fig. 26 と同じ。

Indications in the figure are the same as those in Fig. 26.

体群による春の繁殖集団は、性によって、その形成の仕方に違いがあることがわかる。雄では、性的成熟段階に達することができない個体が出現するため、繁殖集団の発達が不十分のまま春繁殖活動が終ったが、雌では、年によって、春繁殖活動の仕方に違いが生じた。すなわち、大発生直後の1960年は、5に月の繁殖活動が著しくおくれ、6月になって、ようやく十分に発達した繁殖集団が形成された。しかし、1961年には、例年のように、5月には、十分に発達した繁殖集団が形成されたものの、6月には、その数が激減し、捕獲数はわずか2頭であったことから、少数の越冬個体群で繁殖活動が行われたことになる。つまり、両年の春繁殖活動はその仕方に違いがあるものの、ともに低調であったことが共通しており、このような現象は、減少期の特徴として注目されることである。

8月に越冬個体群と交代した春仔の繁殖活動も、1960年の減少期には不活発であったため、春仔が主になる秋繁殖活動は非常に低調であった。しかし、1961年9月からの停滞期には、春仔の繁殖活動が活発になり、雄では、9月から、また、雌では、10月に、それぞれ十分に発達した繁殖集団が形成された。

④ 停 滞 期

Fig. 29 には、停滞期の体長と繁殖活動との関係が示してある。この図によると、停滞期には、増加期的傾向と減少期的傾向が混合しているところに大きな特徴がみられるが、なかでも、1963年の雌には、減少期的傾向がとくに強くあらわれた。

2) 野幌泥炭地草原での調査結果

この調査では、臼歯の形態変化をもとにした出生月別年齢群が区分されたが、トドマツ林の調査結果と比較するために、ここでも、体長と繁殖活動との関係をもとにして、個体群における年齢別繁殖活動の相互関係を検討する。

① 増加 - 絶頂 - 減少期

Fig. 30 には、増加 - 絶頂 - 減少期の体長と繁殖活動との関係が示してある。まず、雄の繁殖活動から説明する。5月の増加期には、越冬個体群はすべて性的成熟段階に達し、十分に発達した繁殖集団が形成された。6月には、越冬個体群と、110 mm の体長階の4月生群とで繁殖集団が形成された。このとき、5月生群は、春機発動と未成熟の二つの繁殖段階にわかれ、体長の大きい個体は4月生群とともに繁殖集団への補充集団を、また、体長の小さい個体は未成熟集団を、それぞれ形成した。

8月には、繁殖集団への補充集団が非常に小さくなり、105 mm の体長階を境にして繁殖集団と未成熟集団に分離する寸前にある。

9月の絶頂期には、繁殖集団への補充が完全に停止した。このため萎縮と未成熟の二つの集団だけが形成され、繁殖集団は完全に消失した。つまり、8月まで繁殖集団を形成した越冬個体群は、すべて萎縮個体に変化した。一方、春仔の大部分は未成熟個体であったが、体長の比較的大きな春仔は萎縮個体になった。

10月の減少期には、越冬個体群と当年個体群の繁殖活動は完全に分離し、当年個体群のすべては未成熟段階に、また、越冬個体群に含まれるものは1頭だけであったが、これは萎縮段階に、それぞれ別れた。

次に、雌の繁殖活動を説明する。越冬個体群によって形成された5月の繁殖集団は、110 mm と 115 mm の二つの体長階で形成されたが、100 mm での繁殖活動がややおくれしており、未産Ⅱ段階にあった。

6月には、4月生群による繁殖集団への補充が順調に行われたため、越冬個体群と4月生群で形成する繁殖集団は100 mm 以上の体長階に分布し、非常に大きくなった。

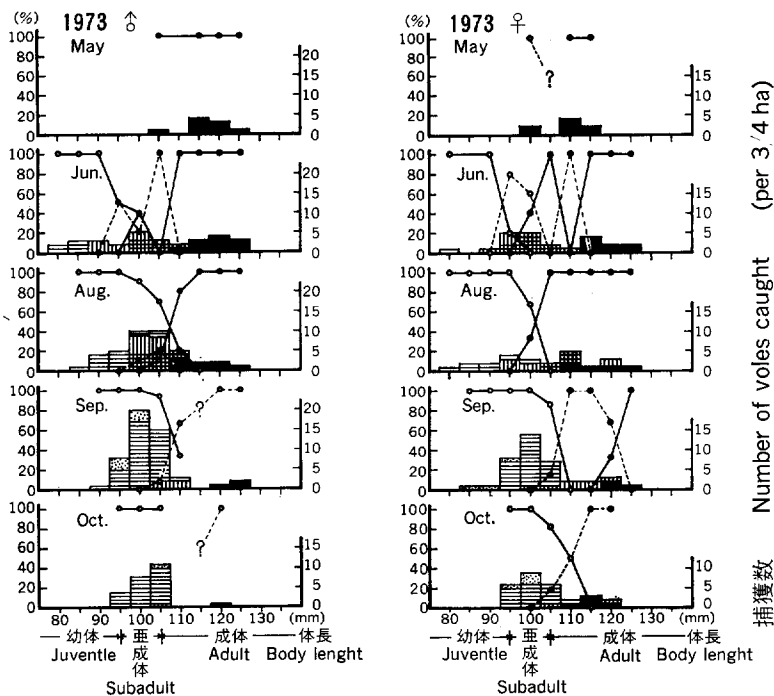


Fig. 30. 増加-絶頂-減少期におけるエゾヤチネズミの体長と繁殖活動との関係
Relation between the reproduction and the body length in the voles during the increase-peak-decline phase of the population cycles.

黒丸と実線：性的成熟または妊娠。黒丸と点線：春機発動または経産。白丸と実線：未成熟または未産Ⅰ。白丸と点線：萎縮または未産Ⅱ。棒グラフ：個体数分布。
黒：越冬個体群。縦横線：4月生群。縦線：5月生群。横線：6月生群。点：7～8月生群。白：9～10月生群。

Black circle-solid line : Mature and pregnant, Black-dotted : Pubescent and multiparous, White-solid : Immature and nulliparous-I, White-dotted : Reduced and nulliparous-II, Histogram : Distribution of the number of voles, Black : Overwintered voles, Check : Voles born in Apr., Vertical stripes : May, Lateral stripes : Jun., Dot : Jy.~Aug., White : Sep.~Oct.

8月になると、100 mm の体長階に分布する5月生群の繁殖活動には分化が生じ、妊娠と未産Ⅰの二つの繁殖段階にわかれた。100 mm 以下の体長階には、5月生群と6月生群の春仔によって未産Ⅰ集団が、また、100 mm 以上の体長階には、越冬個体群、4月生群、5月生群によって繁殖集団が、それぞれ形成された。このとき、繁殖集団への補充は完全に停止していた。

9月の絶頂期には、越冬個体群だけで繁殖集団を形成したが、8月に繁殖集団を形成した春仔のすべてが経産段階に変化した。このため、繁殖集団と未産Ⅰ集団の間に経産集団が形成され、繁殖集団は非常に小さくなったが、未産Ⅰ集団は反対に大きくなった。絶頂期における雌の繁殖抑止圧は、雄と異なり、春仔だけに作用したことが注目される。

10月の減少期には、越冬個体群にも繁殖抑止圧が作用し、そのすべてが経産段階に変化した。

② 減少期

Fig. 31 には、減少期の体長と繁殖活動との関係が示してある。春における越冬個体群雄の繁殖活動は例年どおりであり、年による違いがほとんどみられないが、5月生群雄のそれには明らかな違いがみられ

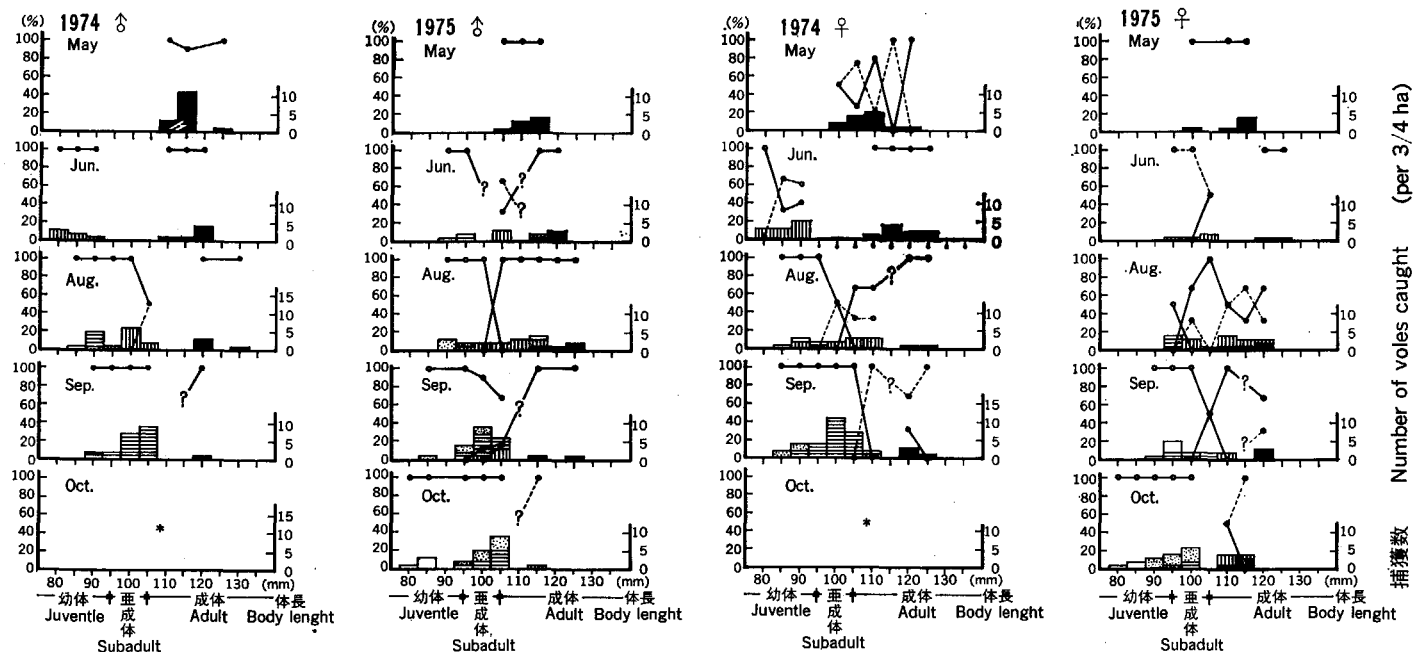


Fig. 31. 減少期におけるエゾヤチネズミの体長と繁殖活動との関係
 Relation between the reproduction and the body length in the voles during the decline phase of the population cycles.

図の表示は Fig. 30 と同じ, *: 未調査。
 Indications in the figure are the same as those in Fig. 30, *: Not investigation.

る。すなわち、1974 年には、6 月に繁殖活動が抑制され、その大部分の個体は秋まで未成熟段階にとどまったため、一度も繁殖集団を形成することはなかった。ところが、1975 年には、6 月の時点では、繁殖活動の抑制がほとんどみられなかったが、8 月には、繁殖活動が分化し、繁殖集団への補充が完全に停止した。しかし、このとき、105 mm 以上の体長階には、越冬個体群、5 月生群、6 月生群によって繁殖集団が形成された。

一方、5 月の越冬個体群雌の繁殖活動には年による違いが認められ、1974 年の繁殖活動は 1975 年のそれより明らかに小さく、1974 年の繁殖活動は 1975 年のそれより明らかに大きかった。

5 月生群雌には、雄でみられたような年による違いが全くみられず、両年ともほとんど同じような季節変化を示した。すなわち、6 月の時点では、繁殖活動の抑制がほとんどみられなかったが、8 月には、繁殖活動が分化し、9 月には、繁殖集団への補充が完全に停止した。

以上のように、減少期における繁殖集団の形成は、繁殖抑制圧の作用の仕方によって、性的、年次的に、それぞれ違いがみられ複雑であったが、いずれの場合でも、減少期の繁殖集団の大きさは、増加期のそれと比べて小さく、繁殖活動は全体として低調であった。

3. 繁殖集団の年齢群構成

繁殖最盛期に形成される繁殖集団が、どんな年齢群で構成されるかを、ここで検討する。

1) 野幌トドマツ天然林での調査結果

Fig. 32 には、トドマツ林における繁殖集団の年齢群構成が示してある。この図に示された各年齢群は、Table 3, 4 を使って、Fig. 26~29 から推定したものである。

5 月と 6 月の春の繁殖集団は、そのほとんどが越冬個体群の単一構成になっていたが、1959 年の増加期の雌の繁殖集団には 4 月生群が、また、1962 年 6 月の停滞期の雌には 5 月生群が、それぞれ出現した。

8 月の繁殖集団は、そのほとんどが越冬個体群と春仔によって構成されたが、1961 年の雌と、1963 年の雄のそれらは、依然として越冬個体群の単一構成であった。

9 月の繁殖集団は、絶頂期以外のすべての年で越冬個体群の構成率が低下し、反対に春仔のそれが増加した。ところで、1958 年の増加期の雄の繁殖集団だけに約 5% の夏仔が出現したことが注目される。

10 月の繁殖集団は、増加期と絶頂期を除くと、9 月とほとんど同じ構成になっていた。増加期には、10~30% 程度の夏仔が出現したことは、他の変動相では全くみられない現象であった。絶頂期の構成には、性間に違いがあり、雄では、越冬個体群の単一構成、雌では、越冬個体群と春仔の混合構成であった。

2) 野幌泥炭地草原での調査結果

Fig. 33 には、泥炭地草原における繁殖集団の年齢群構成が示してある。5 月の繁殖集団は、どの年もすべて越冬個体群の単一構成になっていたが、6 月には、ほとんどの年で約 10~30% の春仔の構成がみられた。ただし、1974 年の雌には、春仔の構成が全くなかった。

8 月には、とくに雌では、春仔が主になり、越冬個体群の構成率は 40% 以下まで低下した。しかし、1973 年と 1974 年の雄では、越冬個体群の構成率が圧倒的に高く、春仔の繁殖活動がきわめて不活発であったことを示している。

9 月になると、すべての年で越冬個体群の構成率が増加した。特に、1973 年と 1974 年の繁殖集団には、春仔の参加が全くなかった。10 月に繁殖集団が形成されたのは、1975 年の雌だけで、このときの繁

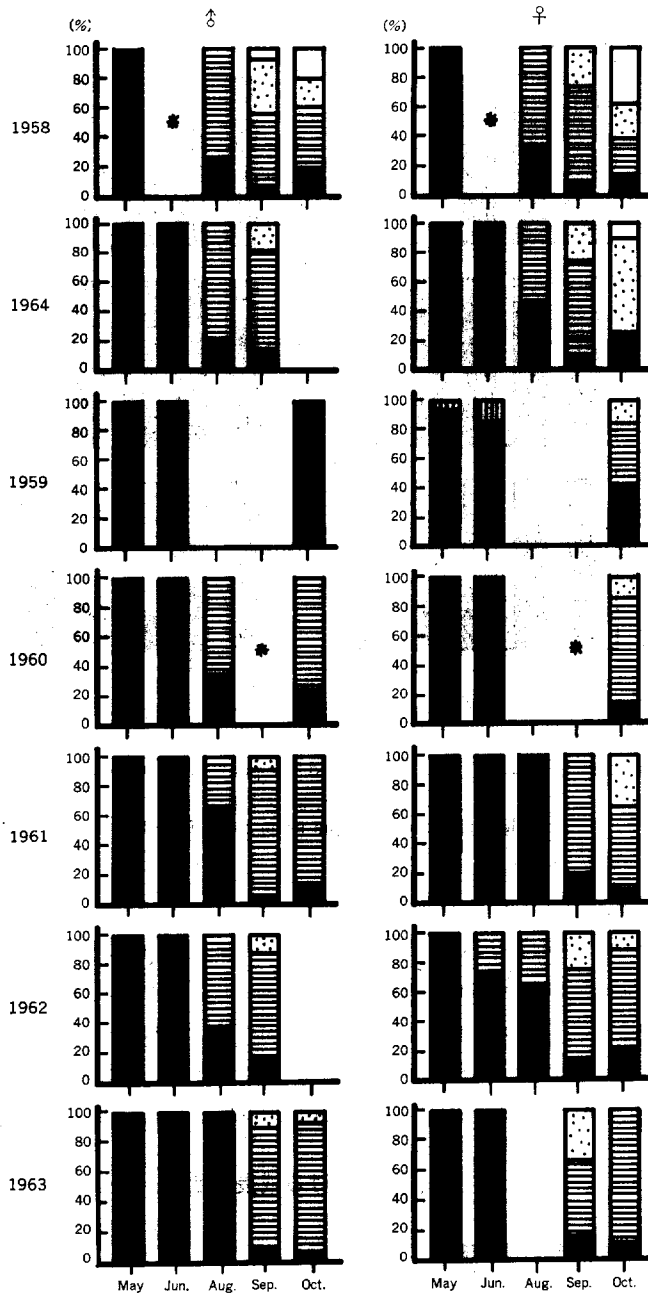


Fig. 32. 野幌トドマツ天然林における繁殖集団の年齢群構成
Cohort structures of the breeding mass in the populations
under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

黒：越冬個体群，縦線：4月生群，横線：5月生群，点：6月生群，
白：7～8月生群，*：未調査
Black：Overwintered voles, Vertical stripes：Voles born in Apr.,
Lateral stripes：May, Dot：Jun., White：Jy.~Aug.

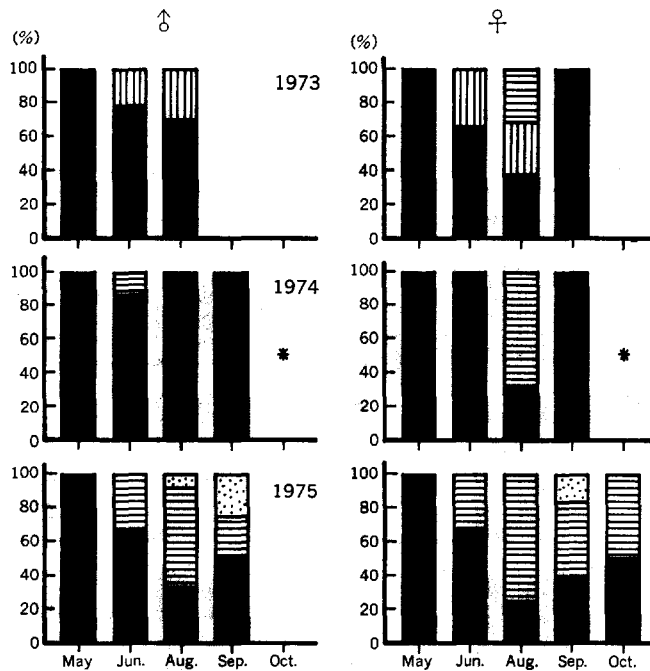


Fig. 33. 野幌泥炭地草原における繁殖集団の齢級群構成
Cohort structures of the breeding mass in the populations
under the Sasa type grass land on peat land at Nopporo.

図の表示は Fig. 32 と同じ。

The indications are the same as in Fig. 32

殖集団は越冬個体群と春仔がそれぞれ 50% ずつを占めた。

以上の両調査地の結果を要約すると、越冬個体群の単一構成による春の繁殖集団が、8 月には、春仔が参加した繁殖集団に変ることは、両調査地とも同じであった。しかし、秋の繁殖集団では、両調査地の齢級群構成に明らかな違いがみられた。すなわち、トドマツ林では、春仔が主になっているのに対し、泥炭地草原では、春仔の繁殖活動が夏から秋にかけて著しく低下し、そのため秋に形成される繁殖集団そのものが非常に小さく、しかも、このときの齢級群構成は越冬個体群と春仔がほとんど同率になっていた。

Ⅶ 繁殖期における成長の仕方

1. 野幌トドマツ天然林での調査結果

1) 成体の成長の仕方

① 雄の繁殖区分別平均体重

5 月から 10 月までの繁殖期における成体雄の繁殖活動は、Fig. 18 から明らかなように、性的成熟、春機発動、萎縮、未成熟の四つの繁殖段階に区分されたが、このような繁殖活動の違いが成長とどんな関係をもっているかを明らかにするために、成体雄の繁殖区分別平均体重が検討された。

Fig. 34 には、成体雄の繁殖区分別平均体重が個体数変動相と関係づけて示してある。この図から、性

的成熟個体と春機発動個体の両者の平均体重を比較すると、常に、前者が大きかった。また、春機発動個体と未成熟個体の両者で比較しても、やはり前者が大きかった。

つぎに、性的成熟個体の平均体重と個体数変動相との関係をみると、両者の間には、強い相関関係がほとんど見出せなかった。

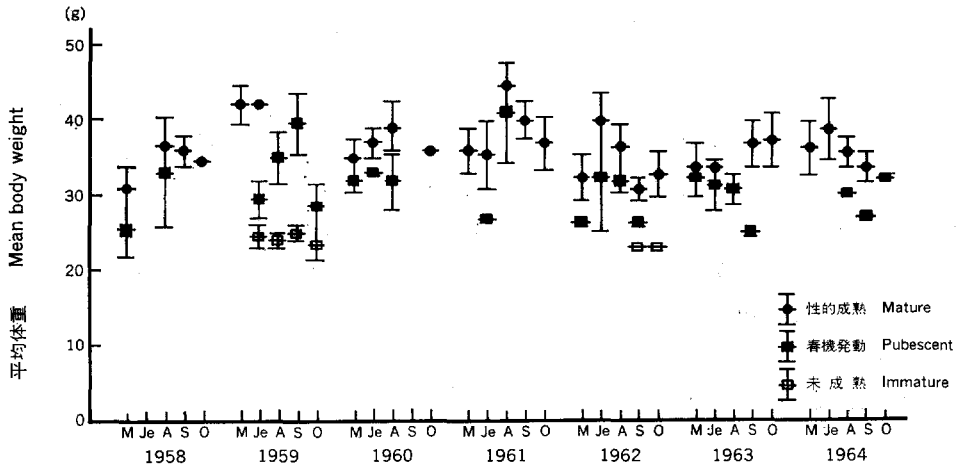


Fig. 34. 野幌トドマツ天然林における成体雄の平均体重の変化
Variation of the mean body weights in adult male under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

縦棒は信頼区間を示す。
Vertical bars indicate confidence interval.

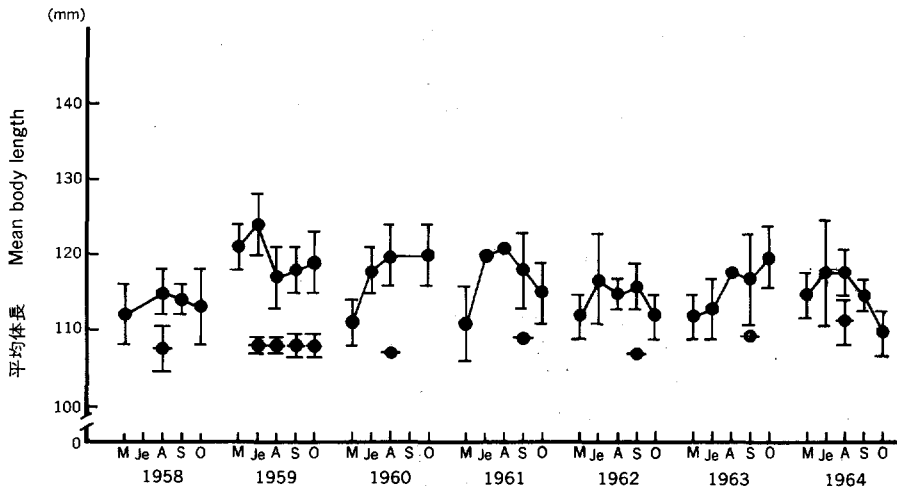


Fig. 35. 野幌トドマツ天然林における成体雌の平均体長の変化
Variation of the mean body lengths in adult female under the natural Todo-fir forest at Nopporo.

黒丸：妊娠-経産，白丸：未産I～II，縦棒は信頼区間を示す。
Black circle : Pregnant-multiparous, White : Nulliparous I~II,
Vertical bars indicate confidence interval.

② 雌の繁殖区分別平均体長

Fig. 19 から明らかなように、成体雌の繁殖活動には四つの繁殖段階；妊娠、経産、未産Ⅱ、未産Ⅰがあったが、これらの繁殖活動の違いが成体雌の成長とどんな関係をもっているかを、ここで検討する。

Fig. 35 には、成体雌の繁殖区分別平均体長が示してある。ここで、平均体長を使用した理由は、胎児重量を差引いた成体雌の体重が測定してなかったためである。

妊娠個体の平均体長と経産個体のそれとを比較すると、両者は常にほとんど同じであるとみなすことができる。未産Ⅱ個体の平均体長は、出現例が少ないので明らかなではないが、8月の個体群では、妊娠-経産個体のそれより小さく、未産Ⅰ個体とほとんど同じであったので、未産ⅠとⅡとの間には違いがないものと考えられる。妊娠-経産個体の平均体長は、110mm 以上で、これ以下になることはほとんどないが、未産Ⅰ-Ⅱ個体は、ほとんどが 110mm 以下であった。

つぎに、妊娠-経産個体の平均体長を個体数変動相と関係づけて検討した結果、妊娠-経産個体の平均体長にみられる季節的変動パターンと個体数変動相との間には、強い相関関係が見出せなかった。ただし、1959年5月と6月の増加期の平均体長だけは、他の変動相のそれらとくらべて、特に大きくなる傾向がみられ、注目された。

2) 亜成体、幼体の成長の仕方

亜成体の繁殖活動は、Fig. 20, 21 で明らかなように、その多くの個体が未成熟段階、または、未産段階にあったので、ここでは、亜成体に幼体を加えた、亜成体-幼体の成長の仕方を、体重と睾丸重量、体重と子宮重量の二つの相対成長式を適用して検討する。

① 未成熟個体の成長比較

〈6月〉：共分散分析の結果、6月における亜成体-幼体の相対成長式には、相対成長係数に統計的有意差が認められ ($F_{0.05} > F_{0.05}$)、 $\hat{a} = 3.083$ と、 $\hat{a} = 1.049$ の二つの係数に類別された (Table 5)。

いま、これらの相対成長式を Fig. 36 に示すと、停滞期の N 式では、体重 25g (約 $\log 1.4$) で睾丸重量が 250mg (約 $\log 2.4$) を越えて春機発動段階に達することができる。しかし、増加-絶頂期の I 式では、体重が 40g になっても春機発動段階に達することができなく、明らかに繁殖活動が抑制されていた。

Table 5. 6月における亜成体-幼体雄の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the testis weight
in juvenile-subadult males in June

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均睾丸重量 y log Mean testis weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1959	1.3178	1.4338	$\log \hat{y} = 1.049 \log x + 0.0514$
停 滞 Latency	1962	1.3102	2.1800	$\log \hat{y} = 3.083 \log x - 1.8923$
	1963	1.2790	2.1559	
増 加 Increase	1964	1.3309	2.0882	

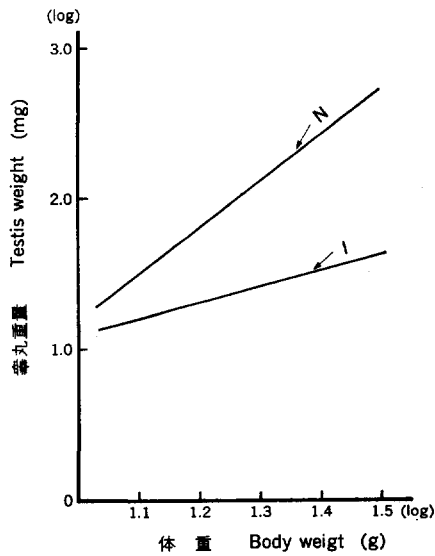


Fig. 36. 6月における亜成体-幼体雄の成長と繁殖の仕方をあらわす二つの相対成長式

Two allometric formulas showed relation between the testis weight and the body weight in subadult-juvenile male in June.

I : 増加-絶頂期 Increase-peak,
N : 停滞期 Latency.

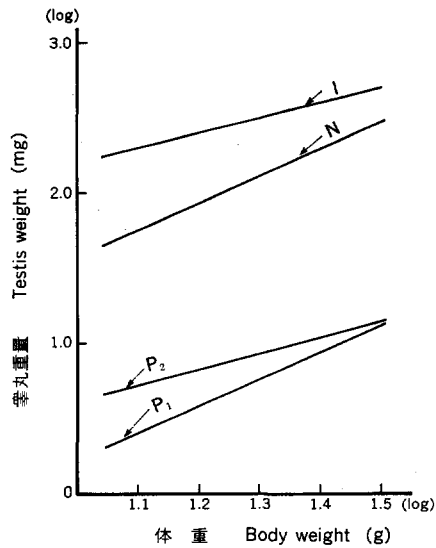


Fig. 37. 8月と9月における亜成体-幼体雄の成長と繁殖の仕方をあらわす四つの相対成長式

Four allometric formulas showed relation between the testis weight and the body weight in subadult-juvenile male in August and September.

P₁ : 8月の絶頂期, P₂ : 9月の絶頂期,
I : 1958年9月の増加期, N : 1962年8月の停滞期と1964年8月の増加期
P₁ : Peak in Aug., P₂ : Peak in Sep.,
I : Increase in Sep., 1958, N : Latency in Aug., 1962 and increase in Aug., 1964.

Table 6. 8月と9月における亜成体-幼体雄の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the testis weight
in juvenile-subadult males in August and September.

月 Month	変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均睾丸重量 y log Mean testis weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
8 月 August	絶 頂 Peak	1959	1.3287	0.8076	$\log \hat{y} = 1.767 \log x - 1.5402$
	停 滞 Latency	1962	1.3040	2.1109	$\log \hat{y} = 1.767 \log x - 0.1860$
	増 加 Increase	1964	1.3474	2.1992	
9 月 September	増 加 Increase	1958	1.4837	2.6809	$\log \hat{y} = 0.974 \log x + 1.2358$
	絶 頂 Peak	1959	1.3838	0.9082	$\log \hat{y} = 0.974 \log x - 0.3356$
	停 滞 Latency	1962	1.2646	1.1463	
	増 加 Increase	1964	1.3105	0.9384	

〈8月, 9月〉: これら両月の共分散分析の結果を Table 6 および Fig. 37 に示した。絶頂期においては、亜成体の繁殖活動が完全に抑制されていることを、これらは表している。一方、1958年の増加期における9月の亜成体は、体重が20g付近で睾丸重量は200mgを越えて春機発動段階に入るような、非常に早熟な成長を示した。

1962年と1964年の8月の亜成体-幼体は、体重が30gにならないと睾丸重量が200mgに達しないので、前述の増加期のものと比較すると睾丸重量の増加速度に遅れがみられる。つまり、繁殖抑制が作用しはじめたことを表している。

ここで問題になることは、同じ増加期でありながら、なぜ、1958年と1964年の亜成体の成長に違いが生じたかということである。絶頂期直前の1959年6月の増加期には、亜成体の成長がすでに抑制されていたことから考えると (Fig. 36), 1964年9月の亜成体の成長抑制も生息個体数の増加のためであると考えられる。

〈10月〉: 10月になると、亜成体-幼体雄の成長の仕方は非常に複雑になり、共分散分析の結果, Table 7 と Fig. 38 のような四つの相対成長式に類別された。

1958年の増加期には、体重が25gで睾丸重量が200mgに達し、春機発動段階に入ることができる比較的早熟な成長を示した。しかし、1962年の停滞期には、体重が25gでも睾丸重量は25mgという抑

Table 7. 10月における亜成体-幼体雄の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the testis weight
in juvenile-subadult males in October.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均睾丸重量 y log Mean testis weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1958	1.2547	1.7276	$\log \hat{y} = 4.237 \log x - 3.5886$
絶 頂 Peak	1959	1.3498	0.8737	$\log \hat{y} = 0.346 \log x + 0.4067$
減 少 Decline	1960	1.3167	1.1511	$\log \hat{y} = 0.346 \log x + 0.6602$
増 加 Increase	1964	1.2915	1.0715	
停 滞 Latency	1962	1.3451	1.1085	$\log \hat{y} = 4.237 \log x - 4.5907$

Table 8. 6月における亜成体-幼体雌の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the uterus weight
in juvenile-subadult females in June.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均子宮重量 y log Mean uterus weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1959	1.2561	0.9496	$\log \hat{y} = 0.929 \log x - 0.2173$
停 滞 Latency	1962	1.1941	1.1081	$\log \hat{y} = 0.929 \log x - 0.0012$

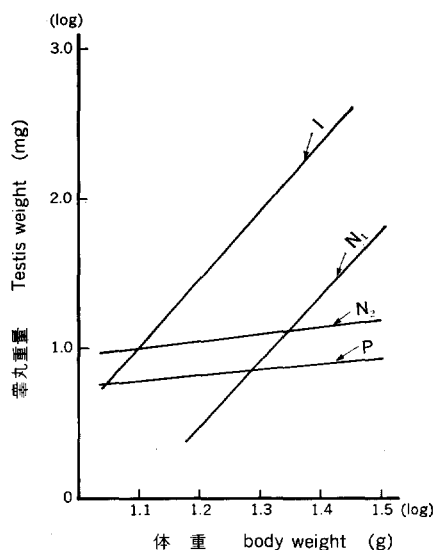


Fig. 38 10月における亜成体-幼体雄の成長と繁殖の仕方をあらわす四つの相対成長式

Four allometric formulas showed relation between the testis weight and the body weight in subadult-juvenile male in October.

I: 1958年の増加期, N₁: 1962年の停滞期,
N₂: 1960年の減少期と1964年の増加期,
P: 1959年の絶頂期.
I: Increase in 1958, N₁: Latency in 1962,
N₂: Decline in 1960 and increase in 1964,
P: Peak in 1959.

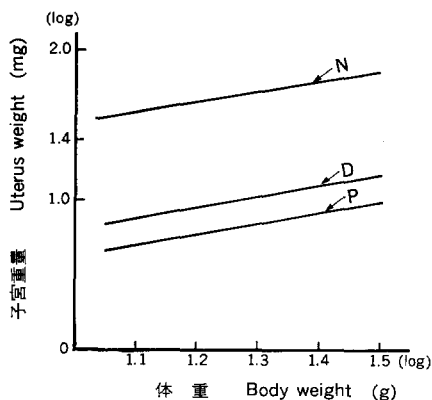


Fig. 39 8月における亜成体-幼体雌の成長と繁殖の仕方をあらわす三つの相対成長式

Three allometric formulas showed relation between the uterus weight and the body weight in subadult-juvenile female in August.

N: 停滞期, D: 減少期, P: 絶頂期
N: Latency, D: Decline, P: Peak.

制された成長を示した。1959年の絶頂期、1960年の減少期、1964年の増加期のものは、一層悪い成長様式を示した。

以上の結果、1958年9月と10月の増加期における亜成体-幼体雄の成長には、繁殖抑止圧がほ

とんど作用しなかったが、絶頂期直前の1959年6月と、1964年10月には、すでに、それが作用していた。また、1959年の絶頂期と、生息個体数が比較的高くなった、1962年9月と10月にも抑止圧が作用し、亜成体、幼体の睪丸重量は10mg前後に抑えられた。

② 未産個体の成長比較

〈6月〉: 共分散分析の結果、Table 8に示すように、増加期の1959年と停滞期の1962年の二つの相対成長式には、修正平均子宮重量に統計的有意差が認められた ($F_0 > F_{0.01}$)。しかし、相対成長係数が等しいことからみて、これら兩年の差は、未産個体の出生時期の差であると思われ、いずれも成熟に向う成長様式には達していない。

〈8月〉: 共分散分析の結果、修正平均子宮重量には統計的有意差が認められ、Table 9とFig. 39に示すように、8月の亜成体-幼体雌の成長の仕方は、三つの相対成長式に類別された。このうち、停滞期のものは、体重が12.5gで子宮重量が40mg、25gで63mgになるから、未産Ⅱ段階の繁殖活動を示すものである。ところが、減少期のものは、体重が25gで子宮重量が12mgという低いものであるから、繁殖抑止圧が作用して子宮重量の増加が抑えられていることがわかる。

絶頂期のものは、減少期のものより、さらに子宮重量が低く抑えられているから、さらに強い抑止圧が作用したことが考えられる。

Table 9. 8 月における亜成体-幼体雌の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the uterus weight
in juvenile-subadult females in August.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 $\bar{x}$ log Mean body weight (g)	平均子宮重量 $\bar{y}$ log Mean uterus weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
停 滯 Latency	1962	1.3894	1.7860	$\log \hat{y} = 0.708 \log x + 0.8156$
	1963	1.3918	1.8122	
減 少 Decline	1960	1.2949	1.0104	$\log \hat{y} = 0.708 \log x + 0.0936$
絶 頂 Peak	1959	1.2968	0.8412	$\log \hat{y} = 0.708 \log x - 0.0769$

Table 10. 9 月における亜成体-幼体雌の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the uterus weight
in juvenile-subadult females in September.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 $\bar{x}$ log Mean body weight (g)	平均子宮重量 $\bar{y}$ log Mean uterus weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
停 滯 Latency	1962	1.2401	1.0197	$\log \hat{y} = 1.171 \log x - 0.4325$
絶 頂 Peak	1959	1.3660	0.8618	$\log \hat{y} = 1.171 \log x - 0.7378$

Table 11. 10 月における亜成体-幼体雌の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the uterus weight
in juvenile-subadult females in October.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 $\bar{x}$ log Mean body weight (g)	平均子宮重量 $\bar{y}$ log Mean uterus weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1958	1.1600	0.9243	$\log \hat{y} = 0.575 \log x + 0.2945$
	1964	1.2268	0.9974	
停 滯 Latency	1962	1.3209	1.0903	$\log \hat{y} = 0.575 \log x + 0.0640$
絶 頂 Peak	1959	1.3293	0.8192	
減 少 Decline	1960	1.3036	0.8443	

〈9月〉: 1959年と1962年の9月における亜成体-幼体雌の二つの相対成長式には、修正平均子宮重量に統計的有意差が認められ ($F_0 > F_{0.01}$), Table 10 に示すような二つの相対成長式に類別することができたが、これらの式は、子宮重量が完全に抑制された成長の仕方を示した。

〈10月〉: 10月における亜成体-幼体雌の成長の仕方は、Table 11 とおりである。共分散分析の結果、修正平均子宮重量に統計的有意差が認められ ($F_0 > F_{0.01}$), 二つの相対成長式に類別することができたが、これらの式は、9月の二つの式と同じように、一見、子宮重量の成長が完全に抑制されているように見える。しかし、増加期の1958年においては、雌の平均体重が約 14.5 g ($\log = 1.1600$) で幼体の体重であったから、子宮重量が小さいのは、そのためであり、成長が抑制されたためではないと考える。

以上の結果、1959年6月の増加期における亜成体-幼体雌の成長には、雄と同じように、すでに繁殖抑止圧が作用していた。8月には、成長の分化がみられ、停滞期には、未産Ⅱ段階まで成長が進んでいたが、減少期、絶頂期には、未産Ⅰ段階にとどまった。9月、10月になると、個体数変動相との関係がまったくなくなり、亜成体-幼体雌の成長は、体重にはみられたが、子宮重量は完全に抑制された。

2. 野幌泥炭地草原での調査結果

1) 越冬個体群 (K_0) の成長の仕方

① 越冬個体群雄の性的成熟度

5月から8月までの資料で越冬個体群雄の性的成熟度を年次間で比較したところ、Table 12 のようになった。

Table 12. 越冬個体群雄の性的成熟度
Adjusted means of seminal vesicle weight in overwintered male voles.

月 Month	変 動 相 Phase	年 Year	平均睪丸重量 log Mean testis weight (mg)	平均貯精のう 重 log Mean seminal vesicle weight (mg)	修正平均 貯精のう重量 log Adjusted means of seminal vesicle weight (mg)
5 月 May	増 加 Increase	1973	2.6716	2.6189	2.6141
	減 少 Decline	1974	2.6665	2.4879	2.4851
		1975	2.6330	2.5849	2.5950
6 月 Jun.	増 加 Increase	1973	2.6631	2.7114	2.7116
	減 少 Decline	1974	2.6402	2.6196	2.6181
		1975	2.6775	2.5778	2.5801
8 月 Aug.	増 加 Increase	1973	2.6519	2.5727	2.5692
	減 少 Decline	1974	2.6928	2.5560	2.5642
		1975	2.6558	2.6203	2.6179

Table 13. 越冬個体群の平均体重

Mean body weight of the overwintered voles.

(Unit : g)

性 Sex	月 Year	5 月 May	6 月 Jun.	8 月 Aug.	全 体 Total
雄 Male	1973	34.6 ± 2.1	36.9 ± 2.4	34.8 ± 4.0	35.6 ± 1.4
	1974	32.5 ± 1.8	32.4 ± 4.9	35.2 ± 4.3	32.9 ± 1.4
	1975	28.2 ± 3.7	30.4 ± 8.8	29.4 ± 4.9	29.4 ± 2.2
雌 Female	1973	28.6 ± 2.6	30.4 ± 3.0	33.8 ± 3.5	31.0 ± 1.9
	1974	23.8 ± 2.8	31.9 ± 3.2	28.5 ± ?	27.1 ± 2.2
	1975	22.8 ± 2.0	33.0 ± ?	25.5 ± 1.8	25.4 ± 2.8

5 月における年間の相対成長式を共分散分析すると、修正平均貯精のう重量に統計的有意差が認められ ($F_0 > F_{0.05}$)、増加期の 1973 年と、減少期の 1974 年との間に有意な違いがあった。6 月の性的成熟度にも 5 月のそれとまったく同じ傾向の結果が認められたが、8 月には、それが認められなかった。この結果、増加期における越冬個体群雄の性的成熟度は、春繁殖活動のなかだけで高くなる傾向を示した。

② 越冬個体群の平均体重

5 月から 8 月までの越冬個体群の平均体重は Table 13 のとおりである。この表によると、越冬個体群の平均体重には、年次間に統計的有意差が認められ、毎年、個体数が減少すると共に、平均体重も小さくなる傾向がみられたが、5 月から 8 月までの月間には、どの年にも、明らかな違いが認められなかった。

2) 5 月生群 (K_2) の成長の仕方

Fig. 24 で明らかなように、5 月生群のなかには、性的成熟過程段階や妊娠 - 経産段階に達した個体があったが、これらは、個体数が少なく、資料も断片的であったので、ここでは、主として未成熟個体、または、未産個体の成長の仕方を検討する。

① 未成熟個体の成長比較

6 月における 5 月生群雄の相対成長式を共分散分析で年次間比較を行うと Table 14 のようになり、統計的有意差が認められなかった。5 月生群雄の春における成長の仕方をあらわす、この相対成長式は、体重 20 g で睪丸重量が 200 mg を越えることができるので、早熟性をあらわすものであった。

しかし、8 月になると、5 月生群の相対成長式には、年次間に統計的有意差が認められ ($F_0 > F_{0.01}$)、二つの相対成長式に類別された。1975 年のそれは、6 月のものより、もっと早熟性をあらわすものであったが、1973 年と 1974 年の共通の相対成長式は、体重 25 g で睪丸重量がわずか 23 mg 程度で成熟成長が抑制されていることを示した。つまり、ここでは、次のことが問題になる。すなわち、1973 年の増加期に 5 月生群雄の成熟成長が抑制されたのは、個体数の増加が原因であると考えられるが、1974 年の減少期には、増加期のような個体数の増加がないのに、5 月生群雄の成熟成長が抑制されたのは、いったい、どんな原因によるかということである。

Table 14. 6月と8月における5月生群雄の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the testis weight
in the male voles born in May, in June and August.

月 Month	変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均睾丸重量 y log Mean testis weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
6 月 Jun.	増 加 Increase	1973	1.2468	2.0851	$\log \hat{y} = 2.851 \log x - 1.3818$
	減 少 Decline	1974	1.0658	1.6516	
		1975	1.3470	2.6122	
8 月 Aug.	減 少 Decline	1975	1.3572	2.5501	$\log \hat{y} = 2.121 \log x - 0.3285$
		1974	1.2711	1.0581	$\log \hat{y} = 2.121 \log x - 1.6032$
	増 加 Increase	1973	1.3208	1.2331	

Table 15. 8月における5月生群雌の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the uterus weight
in the nulliparous voles born in May, in August.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均子宮重量 y log Mean uterus weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1973	1.2656	1.0293	$\log \hat{y} = 1.703 \log x - 1.0673$
減 少 Decline	1974	1.2300	1.0864	

② 未産個体の成長比較

6月における5月生群雌の資料が少ないため、年次間比較を行うことができなかった。1974年の5月生群雌の相対成長式は、 $\log \hat{y} = 3.044 \log x - 2.2927$ であり、この式であらわされる成長の仕方は、体重20gで子宮重量が46mg、25gで93mgという早熟性をあらわした。

しかし、8月になると、Table 15に示すように、年次間には統計的有意差が認められなかったが、子宮の成長は完全に抑制された。

③ 5月生群の平均体重

5月生群の平均体重は、Table 16のとおりである。雄の性的成熟個体の平均体重をみると、1973年の調査個体数が少ないため、平均体重の信頼区間推定ができなかったが、1975年のそれとの間には大きな違いがなかったものと考えられる。

一方、未成熟個体の平均体重では、1974年と1975年の個体数が少なく、年次間に違いがあるかどうかを明らかにすることができなかった。

性的成熟個体の平均体重と、未成熟個体のそれとを年次合計で比較すると、6月の平均体重に統計的有

Table 16. 5 月 生 群 の 平 均 体 重

Mean body weight of the voles born in May.

(Unit : g)

区 分 Division	性 Sex	年 Year	月 Month 6 月 Jun.	8 月 Aug.	9 月 Sep.	10 月 Oct.
性的成熟個体 と妊娠個体 Mature and pregnant	雄 Male	1973	21.3 ± ?	21.0 ± ?	24.0 ± ?	
		1975	22.5 ± 5.4	22.2 ± 1.1	24.5 ± ?	
		全 体 Total	22.0 ± 2.7	22.1 ± 1.0	24.2 ± 2.4	
	雌 Female	1973	18.0 ± ?	27.5 ± 8.6	26.0 ± 2.6	25.5 ± ?
		1974	17.4 ± 2.2	22.5 ± 1.0		
		1975		22.4 ± 2.0	23.5 ± ?	25.3 ± 4.0
		全 体 Total	17.6 ± 1.5	23.5 ± 1.8	25.3 ± 2.1	25.3 ± 4.0
未成熟個体 と未産個体 Immature and nulliparous	雄 Male	1973	14.8 ± 2.0	21.0 ± 1.4	22.3 ± 2.6	
		1974	12.0 ± 3.1			
		1975		17.3 ± ?	20.0 ± ?	
		全 体 Total	13.8 ± 1.7	20.0 ± 1.4	21.5 ± 2.1	
	雌 Female	1973	16.0 ± ?	18.5 ± 2.4	19.5 ± ?	
		1974	12.0 ± 2.5			
		全 体 Total	13.3 ± 3.0	18.5 ± 2.4	19.5 ± ?	

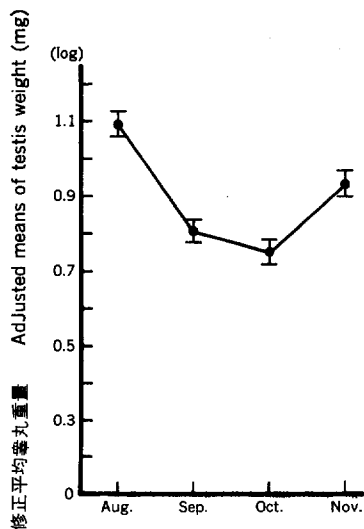


Fig. 40. 6 月 生 群 の 未 成 熟 個 体 に お け る 修 正 平 均 辜 丸 重 量 の 季 節 変 化

Seasonal variation of the adjusted means of testis weight in the immature voles born in June.

意差が認められただけで、8月と9月のそれらには、統計的有意差が認められなかった。

雌においても、資料不足のため、年次間比較を完全に行うことができないが、部分的に比較すると、年次間には統計的有意差が認められなかった。しかし、妊娠個体と未産個体の両者の平均体重を年次合計で比較すると、妊娠個体の平均体重が8月から明らかに大きくなった。

3) 6 月 生 群 (K₆) の 成 長 の 仕 方

Fig. 25 から明らかなように、6月生群の大部分は、出生年のなかで性的に成熟することができず、未成熟、または、未産段階のまま越冬するから、ここでは、繁殖活動に参加した少数の個体を除外して、未成熟、または、未産個体の成長の仕方を検討する。

① 未成熟個体の成長比較

8月から11月までの未成熟個体の相対成長式

を年次間で比較すると、統計的有意差が認められず、このときの相対成長式は、 $\log \hat{y} = -0.492 \log x + 1.5194$ となった。

次に、未成熟個体が生活した8月から11月までの期間のなかで、これらの個体の睪丸重量が、月間でどのように変化するかを検討したところ、大発生年の1973年だけに統計的有意差が認められ、それを Fig. 40 に示した。睪丸重量が減少した9月と10月の間には、統計的有意差が認められなかったが、9月、10月の睪丸重量と、8月、11月のそれらとの間には、統計的有意差が認められた。また、8月と11月の間には、有意差が認められなかった。

② 未産個体の成長比較

Table 17. 6月生群未産個体の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the uterus weight
in nulliparous voles born in June.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均子宮重量 y log Mean uterus weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増加 - 絶頂 - 減少 Increase-peak-decline	1973	1,2847	0,9137	$\log \hat{y} = 0,821 \log x - 0,1410$
減 少 Decline	1974	1,2522	0,9639	$\log \hat{y} = 0,821 \log x - 0,0399$
	1975	1,0768	0,8685	

Table 18. 6月生群の未成熟個体と未産個体の平均体重
Mean body weight of the immature and nulliparous voles
born in June. (Unit : g)

性 Sex	月 年 Month Year	8 月 Aug.	9 月 Sep.	10 月 Oct.	11 月 Nov.
雄 Male	1973	16,0 ± 2,0	20,4 ± 0,6	21,8 ± 1,1	21,7 ± 1,2
	1974	16,6 ± 1,9	19,1 ± 1,0		20,8 ± 1,7
	1975	14,2 ± 1,7	18,1 ± 1,2	22,5 ± 2,0	
	全 体 Total	16,0 ± 1,1	19,6 ± 0,5	22,0 ± 0,9	21,2 ± 2,0
雌 Female	1973	14,8 ± 1,4	19,7 ± 0,7	20,2 ± 1,0	19,8 ± 1,3
	1974	15,8 ± 1,5	18,5 ± 1,0		
	1975	15,3 ± ?	18,4 ± ?		
	全 体 Total	15,3 ± 0,8	18,0 ± 2,2	20,2 ± 1,0	19,8 ± 1,3

未産個体の相対成長式を年次間で比較すると、修正平均子宮重量には統計的有意差が認められ ($F_0 > F_{0.01}$)、Table 17 に示すように、二つの相対成長式に類別された。つまり、1973 年の子宮重量は、1974 年と 1975 年のそれらより明らかに小さかった。

次に、未産個体が生活した、8 月から 11 月までの期間のなかで、それらの個体の子宮重量が、月別にどんな変化をするかを検討したところ、どの年も、月間には有意差が認められなかった。

③ 6 月生群の平均体重

6 月生群の未成熟、または未産個体の平均体重は、Table 18 のとおりである。雄においては、月別平均体重が完全にそろっていない年もあるので、比較できる月の平均体重で比較すると、年次間には、統計的有意差が認められなかった。

つぎに、3 年間合計の月別平均体重をみると、8 月から 10 月までは、わずかながら体重が増加したが、10 月から 11 月までは、体重の増加が完全に停止した。

雌においても、資料がそろうで平均体重を年次間で比較したが、統計的有意差は認められなかった。

3 年間合計の月別平均体重では、8 月と 9 月の間で体重の増加がみられただけで、10 月から 11 月までは、完全に停止した。

4) 7 月生群 (K_4) の成長の仕方

7 月生群の未成熟、または未産個体の成長の仕方を検討する。

① 未成熟個体の成長比較

未成熟個体の相対成長式を年次間で比較した結果、修正平均睾丸重量には、統計的有意差が認められ ($F_0 > F_{0.01}$)、Table 19 に示すように、二つの相対成長式に類別された。

7 月生群が生活した 9 月から 11 月までの期間のなかで、これら未成熟個体の睾丸重量が、月別にどんな変化をするかを検討した結果、どの年においても、月間には有意差が認められなかった。

② 未産個体の成長比較

未産個体の相対成長式を年次間で比較した結果、統計的有意差が認められなかった。未産個体の相対成長式は、 $\log \hat{y} = 1.064 \log x - 0.4850$ となった。

7 月生群が生活した 9 月から 11 月までの期間のなかで、未産個体の子宮重量が、月別にどのように変化するかを検討したところ、どの年においても、月間には有意差が認められなかった。

③ 7 月生群の平均体重

Table 19. 7 月生群未成熟個体の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the testis weight
in the immature voles born in July.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均睾丸重量 y log Mean testis weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増加 - 絶頂 - 減少 Increase-peak-decline	1973	1.2897	0.7788	$\log \hat{y} = -0.111 \log x + 0.9220$
減 少 Decline	1974	1.3197	0.7967	$\log \hat{y} = -0.111 \log x + 0.9721$
	1975	1.2948	0.8573	

Table 20. 7月生群未成熟個体と未産個体の平均体重
Mean body weight of immature and nulliparous voles born in July.
(Unit : g)

性 Sex	月 Month 年 Year	9 月 Sep.	10 月 Oct.	11 月 Nov.
雄 Male	1973	18.4 ± 1.6		20.1 ± 1.2
	1974			20.9 ± 0.7
	1975	15.9 ± 3.2	21.7 ± 2.1	19.7 ± 1.6
	全 体 Total	17.4 ± 1.5	21.7 ± 2.1	20.5 ± 0.6
雌 Female	1973		18.2 ± 1.6	20.7 ± 1.3
	1974			19.6 ± 0.9
	1975	16.6 ± 4.4	19.4 ± 2.5	16.8 ± 1.3
	全 体 Total	16.6 ± 4.4	18.9 ± 1.4	19.1 ± 0.8

7月生群の未成熟、または未産個体の平均体重は、Table 20 のとおりである。雄では、11月の資料がそろっているので、それで比較すると、年次間には統計的有意差が認められなかった。

合計の月別平均体重では、9月と10月の間には有意差が認められたが、10月と11月の間には有意差が認められなかった。

雌では、1975年11月の平均体重は、1973年と1974年のそれらより明らかに小さかった。1975年には、雌、雄ともに、11月の平均体重が、10月のそれより小さくなる傾向がみられたが、これが、単なるサンプリングの影響なのか、それとも、減少期における7月生群の特異性によるものなのかを明らかにすることができなかった。

3. 当年個体群の生存率

当年個体群を三つの季節別齢級群、すなわち、春仔、夏仔、秋仔にわけて、それぞれの生存率を図示すると、Fig. 41 のようになる。ここで図示した生存率とは、出産数 (Fig. 16) に対する捕獲数の百分率のことである。

泥炭地草原では、出生月別齢級群が区分されていたので、直接、季節別齢級群の生存率を計算することができたが、トドマツ林では、Table 3, 4 をもちいて、体長から季節別齢級群を読み替える必要がないために、それから計算された生存率の精度は、あまりよくないと考える。

Fig. 41 をみて、まず気付くことは、すべての齢級群に共通する現象として、出生時から、はじめて罠にかかるまでの生存率が、最も大きく減少することである。トドマツ林における、この期間の平均生存率は、春仔が23.4%、夏仔が18.5%、秋仔が15.7%となり、春仔が最も高かった。一方、泥炭地草原での平均生存率は、春仔が38.0%、夏仔が33.8%、秋仔が0.5%となり、ここでも春仔が最も高かった。ただ、秋仔の平均生存率が春仔や夏仔のそれらと比べて、著しく低いことが注目される。

はじめて罠にかかるまでの平均生存率を、トドマツ林と泥炭地草原との間で比較すると、春仔と夏仔では、泥炭地草原の方が高いが、秋仔では、反対に、泥炭地草原の方が低い。生息場所間の、このような生存率の違いが、いったい、どんな要因によるものであるかは、ここでは分析することができなかった。

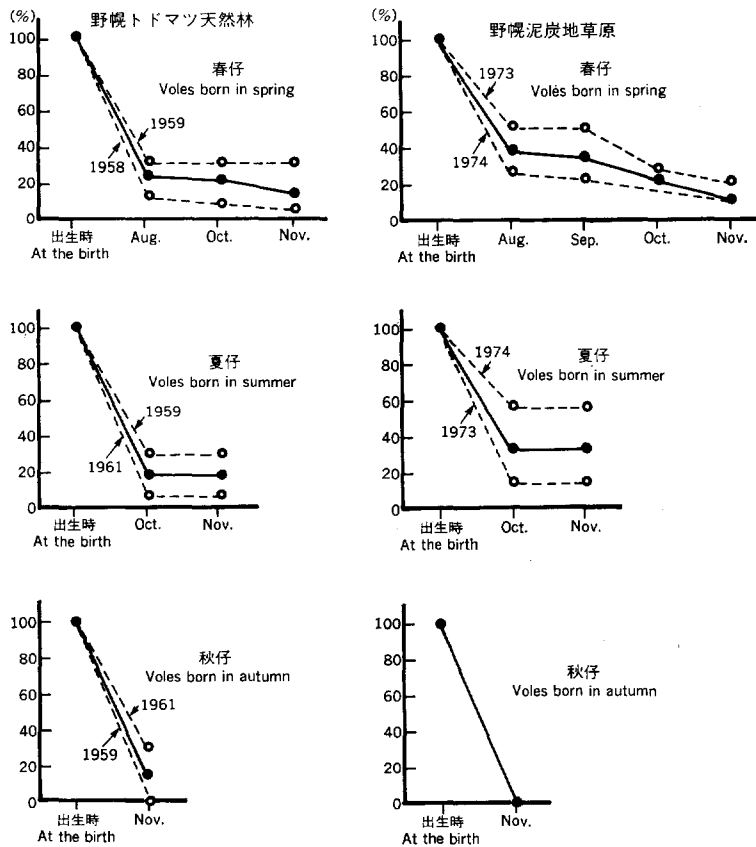


Fig. 41. 当年個体群の生存率
Percentage of the survival of the yearling cohorts.

春仔と夏仔の生存率は、最初に大きく、その後は、越冬前までゆっくり減少する傾向は、個体数変動相と関係なく、どの年でも全く同じであったが、生存率そのものは、年によって大きく変動した。Fig. 41には、その変動幅の上限と下限が点線で示してあるが、これらの生存率と個体数変動相との間には、一定の関係が全くみられなかった。ただ、春仔では、増加-絶頂期の生存率が両調査地で同じように最高であったことが注目される。

VIII 越冬期における越冬個体群構成個体の成長の仕方

11月から翌春5月までの越冬過程における越冬個体群の成長の仕方が、個体数変動相とどんな関係にあるかを検討する。

1. 越冬個体群構成個体の成長比較

1) 雄

11月における未成熟個体の体重と睪丸重量の相対成長式を共分散分析で比較すると、7年間の修正平均睪丸重量には、統計的有意差が認められ ($F_0 > F_{0.05}$)、Table 21 に示すような、四つの相対成長式に

Table 21. 11月における未成熟個体の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the testis weight
in the immature voles in November.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均睾丸重量 y log Mean testis weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1958	1.3018	1.1323	$\log \hat{y} = 1.736 \log x - 1.1276$
	1963	1.2605	0.9109	$\log \hat{y} = 1.736 \log x - 1.2773$
減 少 - 停 滞 Decline-latency	1962	1.3378	0.8844	$\log \hat{y} = 1.736 \log x - 1.4545$
	1960	1.3478	0.8853	
	1964	1.3235	0.8005	
絶 頂 Peak	1959	1.4207	0.8635	$\log \hat{y} = 1.736 \log x - 1.6028$

Table 22. 3月における越冬個体群雄の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the testis weight
in the overwintered male voles in March.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均睾丸重量 y log Mean testis weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1959	1.4908	2.3420	$\log \hat{y} = 3.026 \log x - 2.1692$
増加 - 減少 - 停滞 Increase-decline-latency	1961	1.4120	1.4612	$\log \hat{y} = 3.026 \log x - 2.8115$
	1962	1.3761	1.2909	
	1963	1.4480	1.8292	
	1964	1.4035	1.4944	
減 少 Decline	1960	1.4252	1.2277	$\log \hat{y} = 3.026 \log x - 3.0850$

類別することができた。

Table 21 では、減少期と停滞期の成長の仕方を明確に区分することができなかったが、増加期、減少 - 停滞期、絶頂期のそれらは、明確に区分することができ、この結果、増加期において最も成長がよく、絶頂期に最低であった。

3月の越冬個体群雄について、同様の比較をすると、6年間の修正平均睾丸重量には、統計的有意差が認められ ($F_0 < F_{0.01}$)、三つの相対成長式に類別することができた。これらの相対成長式を個体数変動相

Table 23. 4 月における越冬個体群雄の成長
Relative growth between the body weight and the testis
or the testis weight and the seminal vesicle weight in
wintered male voles in April.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均睪丸重量 y (注 1) log Mean testis weight (mg)	体重と睪丸重量の相対成長式 Allometric formulas between the body weight and the testis weight	平均睪丸重量 y' (注 2) log Mean testis weight (mg)
増 加 Increase	1959	1.5737	2.6850	$\log \hat{y} = 0.600 \log x + 1.7191$	2.6940
	1964	1.5124	2.6065		2.6065
停 滞 Latency	1963	1.4686	2.5910	$\log \hat{y} = 1.912 \log x - 0.3163$	2.5910
	1962	1.4460	2.4485		2.5117
減 少 Decline	1960	1.4901	2.2962	$\log \hat{y} = 1.912 \log x - 0.5529$	2.4490
	1961	1.5172	2.3917	$\log \hat{y} = 5.138 \log x - 5.4037$	2.5705

注 1. 全睪丸重量の平均値 Mean value of all the testis weights

2. 200 mg 以上の睪丸重量の平均値 Mean value of testis weights more than 200 mg

Table 24. 11 月における未産個体の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the uterus weight
in the nulliparous voles in November.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均子宮重量 y log Mean uterus weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1958	1.3350	1.2983	$\log \hat{y} = 2.892 \log x - 2.5625$
増加 - 減少 - 停滞 Increase-decline-latency	1962	1.3185	0.9611	$\log \hat{y} = 2.892 \log x - 2.8520$
	1960	1.3318	1.0030	$\log \hat{y} = 1.231 \log x - 0.6364$
	1961	1.2410	0.8911	
	1963	1.1916	0.7614	
	1964	1.3197	0.8945	
絶 頂 Peak	1959	1.3914	0.9642	$\log \hat{y} = 1.231 \log x - 0.7486$

と関係づけると、Table 22 のようになった。その結果は、1964 年の増加期、減少期、停滞期のそれらを、明確に区分することができなかったが、同じ減少期のなかであっても、大発生直後の 1960 年の成長は、他の年のそれより明らかに遅れており、これを区分することができた。また、増加期の 1959 年の成長が、

の仕方
weight,
the over-

平均貯精のう 重量 z' log Mean seminal vesicle weight (mg)	睪丸重量と貯精のう重量の 相対成長式 Allometric formulas between the testis weight and the seminal vesicle weight
2.4956	$\log \hat{z} = 0.983 \log y' - 0.1526$
2.1842	$\log \hat{z} = 0.983 \log y' - 0.3727$
1.9975	$\log \hat{z} = 0.983 \log y' - 0.5495$
1.6176	$\log \hat{z} = 2.247 \log y' - 4.1250$
1.3095	
1.7744	

とくに活発であったため、他の変動相のそれらと明確に区分することができた。

4月における越冬個体群雄の成長は、複雑になったため、体重と睪丸重量、睪丸重量と貯精のう重量の二つの相対成長式を適用して、それぞれ年次間比較を行うと、Table 23 のような結果が得られた。

四つに類別された、体重と睪丸重量の相対成長式をみると、繁殖活動が遅れた、1960年、1961年、1962年の睪丸重量には、明らかなちがいが認められたが、繁殖活動が進んでいた、1959年、1963年、1964年のそれらには、明らかなちがいが認められなかった。

しかし、四つの相対成長式であらわされる性的成熟度では、増加期の1959年が最も進んでおり、ついで、1964年、そして、1963年という順序になった。繁殖活動が遅れた停滞期の1962年と、減少期の1960年、1961年の、それぞれの性的成

熟度には、統計的有意差が認められなく、これらを区分することができなかった。

2) 雌

11月における未産個体の体重と子宮重量の相対成長式を共分散分析で比較すると、Table 24 に示すような結果が得られた。四つに類別された相対成長式と、個体数変動相との間には、明らかな関係が認めら

Table 25. 3月における越冬個体群雌の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the uterus weight
in the overwintered female voles in March

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均子宮重量 y log Mean uterus weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1959	1.3762	1.2443	$\log \hat{y} = 1.827 \log x - 1.2700$
増加 - 減少 - 停滞 Increase-decline-latency	1960	1.3932	1.0220	$\log \hat{y} = 1.827 \log x - 1.5234$
	1961	1.3733	1.0678	
	1962	1.3410	0.9485	
	1963	1.3787	1.1307	
	1964	1.3389	0.9612	

Table 26. 4月における越冬個体群雌の妊娠率
Pregnancy rate of the overwintered female voles in April.

変 動 相 Phase	年 Year	妊 娠 率 Pregnancy rate (%)
増 加 Increase	1959	35.3
増加-減少-停滞 Increase-decline-latency	1960	0
	1961	
	1962	
	1963	
	1964	

れ、1958年の増加期の子宮重量が最も大きく、絶頂期の子宮重量が最も小さかった。

3月における越冬個体群雌について、同様の比較をすると、Table 25 のようになった。この表によると、1959年の増加期の子宮重量と、増加-減少-停滞期のそれらとの間には、明らかなちがいが認められ、1959年の子宮重量は大きかった。

4月における越冬個体群雌の成長は、年によって大きく変化し、1959年の増加期には、すでに、35%の妊娠個体が出現した (Table 26)。

妊娠段階に達していない雌に、体重と子宮重量の相対成長式を適用して、6年間の子宮重量を比較すると、Table 27 のようになる。この表では、増加期の子宮重量は、他の変動相のそれらよりも明らかに大きかった。停滞期の1963年が、減少-停滞期

から分離して、増加期につぐ子宮重量を示した。また、減少期の1960年も、減少-停滞期から分離して、最も小さい子宮重量を示した。

以上の結果、増加期の1958~1959年における越冬個体群の成長の仕方は、他の変動相のそれらと明らかにちがっており、11月から4月までの越冬過程で、終始、早い成長が起り、早く繁殖活動に突入した。また、絶頂-減少期の1959~1960年における越冬個体群の成長の仕方は、増加期とは反対に、11月から4月まで、終始、成長が悪く、他の変動相のそれらと比べて不活発な繁殖活動が続けられた。

Table 27. 4月における越冬個体群雌の成長の仕方
Relative growth between the body weight and the uterus weight
in the overwintered female voles in April.

変 動 相 Phase	年 Year	平均体重 x log Mean body weight (g)	平均子宮重量 y log Mean uterus weight (mg)	相 対 成 長 式 Allometric formulas
増 加 Increase	1959	1.4531	2.1380	$\log \hat{y} = 2.440 \log x - 1.4076$
	1964	1.4110	1.8638	$\log \hat{y} = 2.440 \log x - 1.5790$
停 滞 Latency	1963	1.3772	1.4395	$\log \hat{y} = 2.440 \log x - 1.9209$
減 少-停 滞 Decline-latency	1962	1.3501	1.1545	$\log \hat{y} = 2.440 \log x - 2.0970$
	1961	1.4158	1.3576	
減 少 Decline	1960	1.4494	1.1968	$\log \hat{y} = 2.440 \log x - 2.3397$

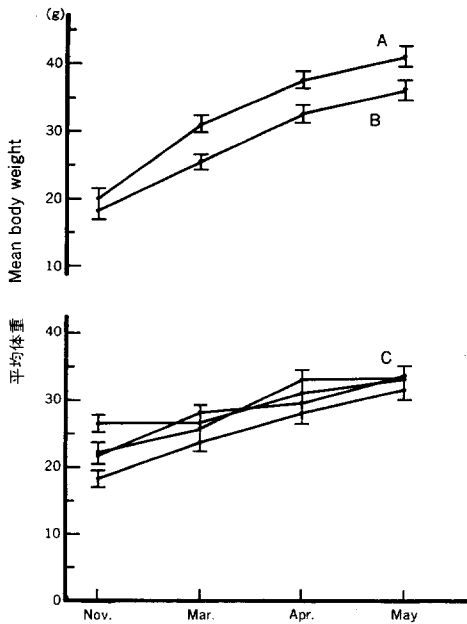


Fig. 42. 越冬過程における越冬個体群雄の成長曲線

Growth curves of the body weight for the overwintered male voles during the overwintering period.

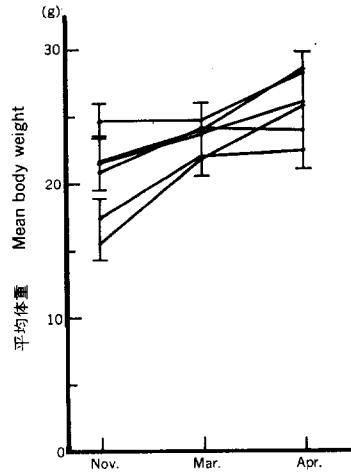


Fig. 43. 越冬過程における越冬個体群雌の成長曲線

Growth curves of the body weight for the overwintered female voles during the overwintering period.

2. 平均体重の成長曲線

11月から翌春5月までの越冬個体群の平均体重の成長曲線は、Fig. 42, 43 のとおりである。雄のそれは、5月に到達した平均体重の大きさから、A, B, Cの三つの成長型が区分されたが、雌では、成長型を区分することができなかった。

越冬個体群雄のA型曲線は、増加期のもので、11月の時点では、平年どおりの平均体重を示し、決して大きくなかったにもかかわらず、積雪下での成長が活発であったため、5月の平均体重が、 41 ± 1.5 g という、他の変動相ではみることのできない大きな平均体重になった。

B型の平均成長曲線は、増加期のもので、A型と同じように、積雪下で活発に成長したが、体重増加量がA型より少なく、5月の平均体重は、 36 ± 1.5 g であった。しかし、C型の平均成長曲線とは明らかに違っていた。

Table 28. 5月における妊娠個体の平均体長
Mean body length of the overwintered pregnant voles in May.

年 Year	区分 Division	個体数 Number of voles	平均体長 Mean body length (mm)
1958		13	111.7 ± 3.5
1959		16	120.5 ± 3.2
1960		5	112.4 ± 2.9
1961		8	111.5 ± 4.7
1962		14	112.0 ± 2.5
1963		6	111.5 ± 3.2
1964		14	115.2 ± 2.5

Table 29. 越冬個体群構成個体の越冬率と個体数変動相との関係
 Relation between the percentage of overwintered voles and the
 phases of population fluctuations during the overwintering period.

変 動 相 Phase	年 Year	11月の個体数 (A) Number of voles in Nov.	5月の個体数 (B) Number of voles in May	越冬率 (B/A) % of overwintered voles
増 加 Increase	1958～1959	51	45	88.2
	1963～1964	45	26	57.8
停 滞 Latency	1961～1962	67	32	47.8
	1962～1963	81	24	29.6
減 少 Decline	1959～1960	121	67	55.4
	1960～1961	46	27	58.7

C型の平均成長曲線は、減少期と停滞期に共通するもので、A、B型とは異なり、積雪下での成長が停滞し、5月の平均体重が、30g前後にとどまったところに大きな特徴があった。

一方、雌においては、11月から4月までの未産個体の平均体重成長曲線では、変動相との間に特別な関係は認められなかった。しかし、Table 28に示した、5月における妊娠個体の平均体長には、変動相間に違いが認められ、増加期の1959年の平均体長は、同じ増加期の1964年のそれとの間に統計的有意差がなかったが、この両年の平均体長とこれ以外の年の平均体長との間には、それぞれ明らかな違いが認められた。

以上のように、越冬過程における越冬個体群の成長と、個体数変動相の間には、密接な関係が認められ、増加期には、越冬個体群の成長が活発になり、非常に大きな体で春繁殖活動が行われたことが明らかになった。

3. 越冬個体群構成個体の越冬率

Table 29には、11月から翌春5月までの越冬個体群の越冬率と、個体数変動相との関係が示してあるが、この比較にはやや問題がある。すなわち、前述のとおり、11月の調査地と、5月のそれは、類似した環境をもつが別の場所である。したがって、両者における生息密度の変化傾向がまったく同じと仮定した上で、この表に示した比較が可能であることを断っておく。この仮定のもとに、この表をみると、1958～1959年の増加期の越冬率が、他の変動相のそれらより高かった。また、減少期の越冬率が停滞期のそれより高かったことも注目される。

IX 考 察

野幌トドマツ天然林と野幌泥炭地草原の二つの調査地でエゾヤチネズミの個体数変動を調査した結果、つぎのことが考察される。

1. 個体数の変動形式について

北海道の造林地に発生したエゾヤチネズミの大被害が、およそ6年ごとであったことから、井上(1948)⁵⁸⁾は、エゾヤチネズミの大発生が6年周期で発生するものと考えた。その後、エゾヤチネズミの大発生に周期性があるかどうかを検討されたが、これを実証することができなかった⁵⁷⁾⁶⁶⁾。

しかし、罠による個体数調査法が確立されると、生息個体数の年次的、季節的変動が明らかになり、大発生年を確実につかむことができるようになった。このような研究の発展のなかで、太田(1960)⁶⁶⁾は、すべての動物が漸進的大発生の形式で変動するという仮説を提起し、桑畑(1962, 1974)⁸⁴⁾⁸⁸⁾と藤巻(1969)¹⁶⁾がエゾヤチネズミについてその実証例を示した。

KREBS & MYERS (1974)⁸²⁾は、世界各地の *Microtines* の個体数変動を総括して、個体数増加に二つの傾向があることを認めている。ひとつは、爆発的大発生で、もうひとつは、漸進的大発生である。いったい、エゾヤチネズミ個体群では、KREBS らが指摘するような爆発的大発生が起り得るのであろうか？

エゾヤチネズミの出生についての人口統計のパラメーターでは、爆発的大発生の可能性が考えられ、これを完全に否定することができないが、罠による個体数調査法が確立した以後の北海道では、エゾヤチネズミの爆発的大発生の記録はほとんどない。

つぎに、個体数減少についての考察を行う。KREBS & MYERS (1974)⁸²⁾によると、CHITTY は、個体数減少を三つの型、H, G, M に類別した。Fig. 5 に示したエゾヤチネズミの個体数変動では、減少に要した時間が大体2年であったから、これは、CHITTY の H 型減少に該当するものと考えられる。野幌泥炭地草原におけるエゾヤチネズミの個体数変動でも、CHITTY の H 型減少を示したが (Fig. 6)、このほかに、一冬の越冬中に低密度相にまで達する M 型減少も記録されている。

秋までに増加した個体数が越冬過程で最低密度まで減少し、翌春、また、そこから個体数増加が始まる個体数変動を、著者は、鋸歯状の個体数変動形式と呼んだが⁸⁸⁾、この変動形式と漸進的大発生の変動形式との関係が、ここで問題になる。鋸歯状の変動形式、つまり越冬過程で M 型減少が続くかぎり、大発生を誘発することはほとんど期待できない。大発生を誘発するためには、通常 M 型減少が起らず漸進的大発生型に変化しなければならない。しかし、そのような条件が鋸歯状の変動形式のなかに包含されているかどうかが問題であり、それを解明しなければならないが、現在のところ、まだなにもわかっていない。

MYERS & KREBS (1974) は⁴⁸⁾、ハタネズミ (*Microtus pennsylvanicus*) 個体群の周期的変動を説明するなかで、個体数減少が非常に複雑な過程をとるため、つぎの大発生を予測することが困難であることを指摘している。実際に、CHITTY が類型した減少型が *Microtine* 個体群に存在するとなれば、これらの減少型から個体数変動の予測をすることは非常に困難なことである。エゾヤチネズミ個体群では、減少相の複雑な過程のほかに、停滞相という、さらに複雑な過程が加わるから、個体数変動の予測はますます困難になると考える。

2. 個体数変動相と結びついたエゾヤチネズミの特異現象について

エゾヤチネズミの個体数変動相には、増加、絶頂、減少、停滞の四つの相が区分されたが、これらの変動相と結びついたエゾヤチネズミの特異現象を、成長、繁殖、生存の面から考察する。

1) 成 長

エゾヤチネズミの個体数変動相において、成長の違いが最もはっきり認められたのは、5月の越冬個体群の成長だけであった (Fig. 34, 35, 42, 43; Table 13, 28)。11月から5月までの越冬過程における

越冬個体群の成長の仕方には、雄と雌との間に明らかな違いがあった。雄では、積雪下で成長が活発に行われるか、それとも停滞するかで5月の体重に明らかな違いが生じ、平均体重の大きい増加期の成長型と、平均体重の小さい減少-停滞期の成長型とに類別された (Fig. 42)。しかし、雌の未産段階の成長では、個体数変動相と結びついたものはみられず、どの年もほとんど同じ成長であったが、妊娠段階の成長では、個体数変動相と結びついて変化し、増加期の5月の平均体長は、減少-停滞期のそれより明らかに大きかった (Table 28)。

しかし、Fig. 34, 35 から明らかなように、6月の越冬個体群の平均体重、または、平均体長を年次間で比較すると、とくに大形のネズミとして注目した1959年の増加期のそれらでさえ、他の変動相のそれらとの間に統計的有意差がほとんど認められなくなった。つまり、これは、繁殖最盛期の6月に入って繁殖活動に年次差がなくなると、5月から6月にかけての越冬個体群の成長にも年次差がほとんどなくなるということの意味しているのである。そうだとすると、5月における越冬個体群の成長の違いは、増加期の春繁殖活動が例年より早くはじまったことと関係している。

KREBS & MYERS (1974) によると³²⁾、増加-絶頂相で *Microtine* の平均体重が大きくなる現象は、すでに普遍化されたものであると述べ、このような現象を誘発する原因として、(1) 増加-絶頂相では寿命の長いネズミが多くなるため個体群全体の体重が大きくなる。(2) 増加-絶頂相の個体は減少相の同年齢の個体よりも早く成長する。(3) 増加-絶頂相における成体の最大体重が減少相のそれよりも明らかに大きくなる、の三つをあげているが、エゾヤチネズミの越冬個体群の成長が、増加期の5月にとくに大きくなる現象は、KREBS らの第2の原因に含めることができるものと考えられる。

2) 繁殖活動

個体数変動のなかの重要な要素である出産数は、繁殖期の長さ、繁殖期内の日平均妊娠個体数、平均胎児数の三つの要素で決定されるが、このうち平均胎児数だけは便宜的に常数として処理された。すなわち、トドマツ天然林の平均胎児数と泥炭地草原のそれとの間には多少の違いがあったので (Fig. 13, Table 2)、ここでは生息場所別平均胎児数を使用した。しかし、平均胎児数は増加期の春に大きくなる傾向がみられたことから、KREBS & MYERS (1974)³²⁾ のように、これを常数として考えてよいかどうか、さらに綿密な調査が必要であると考えられる。

出産数と個体数変動相との間には一定の関係が認められるから (Fig. 16)、当然、平均胎児数を除く他の二つの要素にも個体数変動相との間に一定の関係がなければならないはずである。しかし、出産数に影響するそれら二つの要素は必ずしも同じように働いていなかった。出産数と繁殖期の長さとの相関係数は、 $r = 0.622$ であり、日平均妊娠個体数との相関係数は、 $r = 0.905$ となるから、後者の方がより大きな要素になっているものと思われる (Fig. 17)。

例えば、1961年の秋繁殖期は、減少期から停滞期に移る過渡的段階にあったが、このときの繁殖期間は76日間で、7年間の調査のなかでの最長の秋繁殖期を示した (Fig. 14)。しかし、日平均妊娠個体数はあまり高くなかったため、この期間の出産数は増加期のように多くならなかった (Fig. 16)。このように、繁殖活動を行う個体の性質が不均質であれば、それが、そのまま繁殖期の長さに反映する。すなわち、一部の個体だけが長く繁殖活動が続けるときや、繁殖活動を早く始める個体と遅く始める個体が同一個体群を構成したときなどは繁殖期が長くなる。つまり、個体群で日平均妊娠個体数が増加しない条件があったとしても、繁殖期だけが長くなることのできる条件がそこにある。

出産数が多くなるための条件は、繁殖期が長くなることと同時に、日平均妊娠個体数が増加しなければならないから、個体群における繁殖集団の形成の仕方が問題になる。

春の繁殖集団は主に越冬個体群によって形成されるが、このとき、増加期と減少期では、その形成の仕方に違いが認められた。1959年の増加-絶頂期には、雄、雌ともに、4月に繁殖集団が形成され、例年より1か月早く春繁殖活動が開始された。5月と6月には、1958年と1964年の増加期も1959年と同じように、越冬個体群のすべてが性的に成熟し、十分に発達した繁殖集団が形成された。しかし、減少期には、雄では、越冬個体群のすべてが性的成熟段階に達することができず、その40~60%は春機発動段階にとどまり、未発達の繁殖集団が形成された。また、雌では、6月には、遅れた春繁殖活動がようやく回復したが、このときの繁殖集団はきわめて小さなものであった。つまり、春繁殖期内的越冬個体群による日平均妊娠個体数は、増加期に多く、減少期に少ないという結果になった。

つぎに、当年個体群が主になって形成する夏と秋の繁殖集団について検討する。エゾヤチネズミの個体数変動において、当年個体群の成長が早熟になるか、それとも晩熟になるかは、その個体群で繁殖活動に抑制作用が働くかどうかによって決定されていた。1958年と1964年の増加期には、繁殖活動の抑制作用がほとんど働いていないため、春仔の成長だけでなく、秋には、夏仔の成長も非常に早熟になり、十分に発達した大きな繁殖集団が形成された。絶頂期には、春仔と越冬個体群の繁殖活動に抑制作用が働き、そのため夏には繁殖集団がまったく形成されなかったが、秋には、未発達で小さな繁殖集団が春仔と越冬個体群によって形成された。減少期には、繁殖活動に抑制作用が働くために、春仔の成長が晩熟になり、そのために、未発達で相対的に小さい繁殖集団が春仔によって形成された。この結果、夏と秋の春仔を主にした日平均妊娠個体数は、増加期には相対的に多く、減少期には相対的に少なかった (Fig. 26~33)。

KREBS ら (1974) によると²³⁾、増加相では、当年個体群は非常に早熟になり、出生年のなかで繁殖活動を行う個体が多くなるが、絶頂相や減少相では晩熟となり、当年個体群の大部分は、出生年のなかで性的成熟に達しないうちに越冬すると述べているが、これは、著者の結果と完全に一致している。

3) 生存率

越冬過程における越冬個体群の生存率は、その年の個体数増加に大きな影響を及ぼすから非常に重要である。もちろん、藤巻 (1969)¹⁶⁾ が指摘するように、その年の繁殖活動を無視すると、春の越冬個体数と、その年の最大生息数との間には相関関係が認められないから、越冬個体群の生存率だけでは個体数変動要因として不十分である。もし、その年の繁殖活動が活発であるならば、越冬個体数が多いほど大発生になる可能性も大きいから、春の越冬個体数は、その年の繁殖活動との関連で非常に重要になると考える。

Table 29 をみると、1958~1959年の増加期の越冬率は、他の変動相のそれらとくらべて明らかに高かったが、停滞期と減少期との間には、あまり大きな違いがなかった。大発生の後に引き継ぐ1960年の減少期の春の越冬個体数は非常に多かったが、この年の繁殖活動が低調であったため、個体数は増加せず、むしろ減少の傾向にあった。したがって、この年の個体数変動には、春の越冬個体数よりも繁殖活動の方が重要な役割を果たしていた (Fig. 16)。

当年個体群における季節別年齢級群の生存率は、個体数変動相との間に特別の関係を見出すことができなかった (Fig. 41)。しかし、生存率の年次変動はかなり大きなものであったから、この変動に影響する要因の解明は重要であると考ええる。

4) 個体数変動を予測するための特異現象

個体数変動相と結びつけた特異現象は、個体数変動相を予測するために活用することができる。増加期を予測するための第 1 の特異現象は、秋繁殖期のなかで亜成体が早熟性をあらわすことである。成体の繁殖活動が活発である現象は、増加期以外の停滞期でもみられることがあるから、増加期を予測するためには、成体の繁殖活動が活発になるだけでは不十分で、同時に、亜成体の繁殖活動も早熟性を示さなければならない。

第 2 は、秋繁殖期に活発化した繁殖活動が、そのまま、越冬過程でも持続し、高い生存率と大きな体で、平年より早く春繁殖活動を開始することである。

第 3 は、4 月、5 月の春繁殖活動が引き続いて非常に活発になることである。

絶頂期を予測するための特異現象は、絶頂期直前の増加期から春仔の繁殖活動に抑制作用が働きはじめ、個体数のピーク時には、通常の季節的な繁殖最盛期のなかであっても個体群全体の繁殖活動が完全に休止することである。

減少期を予測するための特異現象は、大発生以後の最初の春繁殖活動が非常に遅れることと、繁殖期をとおして繁殖活動が低調になることである。

停滞期を予測するための特異現象は、繁殖活動が一時的に活発になるが、すぐに抑制作用が働き、一時的に繁殖活動が低調になる。つまり、繁殖活動の活発と低調が交互に繰り返えられることである。

3. 成体の繁殖活動に影響する要因について

エゾヤチネズミの繁殖活動に影響する要因として、まず、第 1 に考えられるのが生息密度である。生息個体数が増加してピークに達すると、成体の繁殖活動が完全に休止するから、個体数の変化と繁殖活動との関係を全面的に検討してみることが必要であると考え、5 月から 10 月までの成体の繁殖活動を個体数と関係づけて分析すると、Table 30 と Fig. 44 のようになる。

Table 30 をみると、5 月と 8 月の雄、8 月と 9 月の雌に、それぞれ相関関係が認められなかったが、

Table 30. 成体の繁殖活動と生息個体数との相関関係
Correlation between the number of voles and the reproduction of adult voles.

月 Month	雄の相関係数 Correlation coefficient in male	雌の相関係数 Correlation coefficient in female
5 月 May	— 0.452	— 0.820*
6 月 Jun.	— 0.719*	— 0.947*
8 月 Aug.	— 0.137	0
9 月 Sep.	— 0.918*	— 0.576
10 月 Oct.	— 0.715*	— 0.872*

* : 95% 以上の信頼率で相関係数が存在する。

Correlation coefficient is in existence with more than 95% confidence limits.

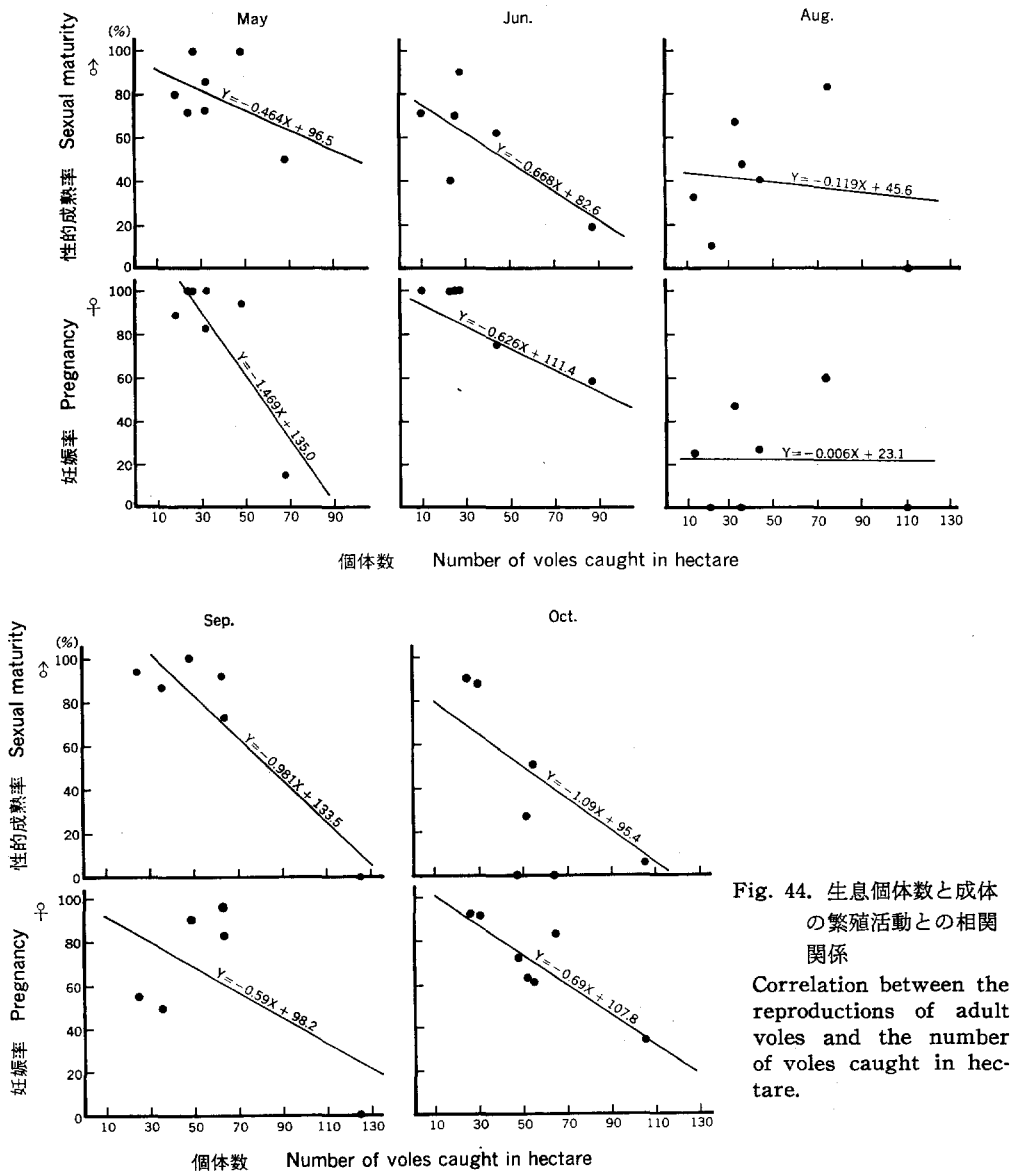


Fig. 44. 生息個体数と成体の繁殖活動との相関関係
Correlation between the reproductions of adult voles and the number of voles caught in hectare.

これら以外では、負の相関関係が統計的に認められた。すなわち、成体の多くの繁殖活動は生息密度の増加によって低下することが明らかになった。

5月の雄の性的成熟率と生息密度に相関関係が認められなかった原因は、密度が比較的低い、1958年、1961年、1963年の個体群において、越冬個体群雄の繁殖活動に抑制作用が働き、体長のより小さい個体のなかで性的成熟率が低下したためである (Fig. 26, 28, 29)。

8月の繁殖活動は、雄、雌ともに、個体数との間に相関関係が認められなかった原因は、雄では、1961年と1963年、雌では、1960年、1961年、1963年には、それぞれ密度が低いのに繁殖活動が著しく低下したためである。夏に、エゾヤチネズミの繁殖活動が活発になるという報告は非常に少なく、低下すると

Table 31. 成体の繁殖活動と最高気温との関係
Relationship between the reproduction of adult voles and the total amount of deviation values of the maximum temperatures in July.

年 Year	7月の最高気温の25°C からの偏差値合計 Total amount of the deviation values substracted 25°C from the daily maximum temperatures in July	性的成熟率 Percentage of sexual maturity (%)	妊娠率 Percentage of pregnancy (%)
1964	— 96.6	83	60
1959	— 45.1	0	0
1962	— 36.0	40	27
1963	— 30.1	10	0
1958	— 23.9	67	47
1960	— 21.1	47	0
1961	10.2	33	25

いう報告が多いが、夏の繁殖活動に影響する要因がなんであるかは、まだ、明らかにされていない⁶⁸⁾。

夏の繁殖活動に影響する要因として、これまでに、食物-栄養と気候の二つの要因が提起されている。この研究では、エゾヤチネズミの食物条件についての調査が全く行われなかったため、8月の繁殖活動に食物-栄養要因がどのように関係したかを明らかにすることができない。ただ、Fig. 34 をみると、成体雄の平均体重が8月に著しく低下した年はほとんどなく、繁殖活動が著しく低下した1961年には、反対に、平均体重が増加の傾向さえ示していたことから推測すると、食物-栄養要因によって繁殖活動が低下したとは考えられないのである。

夏の繁殖活動に影響する気候要因は、最高気温が重視されている。この研究では、野幌トドマツ天然林での夏の調査が8月上旬であったから、7月の最高気温と8月上旬における成体の繁殖活動との関係が検討されたが、両者の相関関係は全く認められなかった (Table 31)。

結局のところ、8月に生息密度と関係なく成体の繁殖活動を低下させる要因は、夏の気候条件が重要であると考えられるが、ここで、とくに問題にしなければならないことは、このような気候条件のもとであっても、活発に繁殖活動を行っている個体があり、しかも、それらの個体は夏の気候偏差と無関係であったということである。気温上昇によって繁殖活動が影響される個体と、影響されない個体、つまり、個体の発育に関する内的要因が重要であると考えられるが、それがいかなるものであるか、ここで、これ以上の論議ができない問題であると考ええる。

9月に、雌の繁殖活動と生息密度に相関関係が認められなかった原因は、個体数の少ない1961年と1963年の妊娠率が著しく低下したためである。Fig. 11 に示された両年の成体雌の繁殖活動には、その大部分が妊娠個体と未産Ⅱ個体で構成されていることから考えると、秋繁殖活動の遅れが妊娠率を低下させた原因であるから、この未産Ⅱ個体が、まもなく妊娠段階に達すれば、9月の成体雌の繁殖活動も生息個体数との間に明らかな相関関係が認められるようになると思われる。

問題は、1961年と1963年の雌の秋繁殖活動が、なぜ遅れたかということである。両年の妊娠率は、8月においても生息密度と関係なく低下していたことから考えると、内的要因による繁殖活動の抑制作用の

解除が遅れたことになるが、発育に関する内的要因が明らかでない現在では、両年の成体雌における秋繁殖活動の遅れが、いかなる要因によるかを明らかにすることができない。

以上の考察から、成体の繁殖活動に影響する要因は、少なくとも二つ以上あることが考えられる。ひとつは、密度依存的要因であり、もうひとつは、季節変化のなかで発現する個体の発育に関する内的要因である。

4. 当年個体群 (亜成体 - 幼体) の繁殖活動に影響する要因について

野幌泥炭地草原における当年個体群の繁殖活動は、Table 32 に示すように、先に生れた年齢群は、後に生れたそれより、常に繁殖率が高くなり、その年の合計出産数が多くなる。しかし、当年個体群のなかで最も繁殖活動が旺盛な、4月生群 (K_1) や5月生群 (K_2) であっても、越冬個体群 (K_0) の合計出産数より低く、個体数増加に及ぼす影響は、やはり越冬個体群の方が大きくなっている。

しかし、Gliwicz et al. (1968)²¹⁾が *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) で調べた結果では、4月生群の合計出産数が越冬個体群のそれより高かったことを報告している。また、Bujalska (1970)²²⁾が Gliwicz ら²¹⁾と同じ種のネズミで計算した合計出産数によると、1966年は、4月生群の方が越冬個体群より高かったが、1967年と1968年では、越冬個体群の方が高かったという例もある。

当年個体群の繁殖活動に影響する要因として、食物 - 栄養と生息密度の二つの要因が考えられる。

まず、はじめに、食物 - 栄養要因と当年個体群の繁殖活動との関係から検討する。当年個体群の繁殖活動が抑制され、分化する現象は、つぎの理由から、食物 - 栄養要因によって決定されたものでないと考ええる。すなわち、同じ生活空間で、しかも同じ年齢群の個体が、一方は、繁殖活動を活発につづけて早熟性をあらわすのに対して、他方は、未成熟または未産Ⅰ段階にとどまって晩熟性の成長を維持しながら、長期間生活するという問題を考えると、このような現象を食物 - 栄養要因で説明することができないからである。

もし、当年個体群の繁殖活動が食物 - 栄養要因で分化するとしたならば、つぎのような機構が考えられる。ある生息場所の食物現存量が不足して、特定の個体だけに食物が十分に供給され、他の個体は不十分な食物供給であったために、食物不足 - 低栄養の状態が引き起こされ、早熟性と晩熟性に分化したと。しかし、このような分化は、食物 - 栄養要因によるというよりも、むしろ、個体群構造 - 社会的要因の働きによる現象と考えられる。つまり、個体群構造 - 社会的要因を抜きにして食物 - 栄養要因は働かないと考

Table 32. BUJALSKA らの等式で計算した年齢別出産数
Number of voles born in different cohorts calculated by the
formula suggested by BUJALSKA and his cooperators.

年 Year	年齢群 Cohort	K_0	K_1	K_2	K_3	合計 Total
1973		210 (77.2)	44 (16.2)	18 (6.6)		272
1974		161 (87.5)		23 (12.5)		184
1975		108 (56.5)		80 (41.9)	3 (1.6)	191

() 内は百分率 Percentage in parenthesis

えるべきであろう。

ところで、当年個体群における繁殖活動の分化が食物-栄養要因によるものでないということを間接的に証明するものに、未成熟個体または未産 1 個体の長期にわたる成長の完全な停止がある。もし、このような状態が食物-栄養要因によって決定されたものであるならば、おそらく、栄養失調や病気などによって長期間の生活は不可能になるはずである。

つぎに、密度依存的要因について検討する。当年個体群における繁殖活動の抑制作用を生息密度と結びつけると、すべての繁殖抑制作用が必ずしも同じ密度レベルで働いていないことがわかった。

その第 1 は、Table 9 に示した、8 月における当年個体群雄のなかで、1960 年と 1962 年の成長の仕方が問題になる。両年の齢構成を推定すると、1960 年は 6 月生群が 7 頭、7 月生群が 1 頭、1962 年は 6 月生群だけが 11 頭となったから、両年の成長の比較は 6 月生群だけで行った。その結果、1960 年の雌の成長には、生息個体数が 36 頭ですでに抑制作用が働いていたが、1962 年には、それが 44 頭であったのに、まだ、抑制作用が働いていなかった。

第 2 は、Table 7 に示した、10 月における当年個体群雄のなかで、1958 年、1960 年、1962 年の 3 年間の成長の仕方が問題になる。これら 3 年間の齢構成を推定すると、1958 年は夏仔が 8 頭、秋仔が 12 頭、1960 年は夏仔が 7 頭、秋仔が 3 頭、1962 年は夏仔が 10 頭、秋仔が 1 頭となったから、ここでは、Table 7 から夏仔だけを取り出して 3 年間の成長の比較を行った。

1958 年と 1962 年は共分散分析の結果、共通の相対成長係数をもっていることが明らかになったので、両年の相対成長式は、1958 年が $\log \hat{y} = 4.827 \log x - 4.2653$ 、1962 年が $\log \hat{y} = 4.827 \log x - 5.3843$ となった。ところが、1960 年の相対成長係数は、前 2 年のそれとの間に統計的有意差が認められたので、つぎのような相対成長式が得られた。すなわち、 $\log \hat{y} = -3.342 \log x + 5.8380$ である。

三つの相対成長式から明らかなように、1958 年の夏仔の成長は、体重 25 g で睪丸重量が 310 mg に達し早熟性を示したが、1962 年は、体重 25 g で睪丸重量が 23.6 mg となり非常に小さい。また、1960 年は、体重が大きくなると睪丸重量が逆に小さくなるという成長の仕方であり、体重 25 g で睪丸重量が 14.4 mg となり、1962 年と同じように抑制作用が働いている。

1958 年には、生息個体数が 54 頭であったが、夏仔の成長には、まだ、抑制作用が働いておらず、明らかな早熟性を示したが、1960 年と 1962 年には、それが 51 頭と 47 頭であったにもかかわらず、両年の成長には、すでに抑制作用が働いて晩熟性を示している。

第 3 は、Table 14 に示した、8 月における 5 月生群雄のなかで、1974 年と 1975 年の成長の仕方が問題になる。1974 年の生息個体数は 35 頭で、そのとき、すでに繁殖抑制作用が働いていたが、1975 年には、それが 37 頭であったにもかかわらず、まだ、抑制作用が働いていなかったのである。

第 1 と第 3 は、密度レベルが比較的低いうちに繁殖活動に抑制作用が働く例であるが、第 2 は、密度レベルが比較的高くても繁殖活動に抑制作用が働かない例である。すなわち、当年個体群の繁殖活動に抑制作用が働く密度レベルは、そのときの個体群の構造によって違っているということである。

それでは、繁殖活動の抑制作用にみられる個体群の構造の違いとは、いったいなんであろうか？ KREBS & MYERS (1974)³⁹⁾ は、個体数変動のなかでの Microtine の遺伝構造の変化を重視し、生存、成長、繁殖活動に対して、それぞれ有利に働く遺伝子型の頻度構成に違いがある個体群が、変動相と結びついて出現すると述べている。そして、彼等は、さらに、Microtine 個体群の遺伝子型構造が、きわめて短時間の

なかで変化することを実験的に確かめている。

この研究では、エゾヤチネズミ個体群の遺伝子型構造の調査が行われていないため、そこから個体群の構造の違いを検討することができないが、大発生に引き続く減少期の比較的低密度期において、当年個体群の繁殖活動に抑制作用が働く個体群が発生していることと、また、比較的高密度でありながら、当年個体群の繁殖活動に抑制作用が働かない個体群が増加期に発生していることなどから考えると、繁殖活動の抑制作用にみられる個体群の構造の違いは、前述した KREBS らの遺伝構造の違いであるかもしれない。

いづれにしても、当年個体群の繁殖活動は、個体群の構造の違いによって抑制作用が働く密度レベルに違いがあるとしても、やはり密度依存的要因によって決定されるものと考えられる。

5. 個体群における当年個体群の発育特性について

越冬個体群になるための条件は、6月生群以後の年齢群の未成熟個体または未産Ⅰ個体でなければならなかった (Fig. 23, 24, 25)。同じ繁殖段階でありながら、4月生群と5月生群の春仔は、なぜ越冬個体群になることができないのか？ また、6月生群以後のこれらの個体は、なぜ越冬個体群になることができるのか？ ということが、ここでの問題である。

SCHWARZ et al. (1964)⁶⁰⁾ は、春仔と秋仔の発育についての一連の実験を行った。彼等は、まず、秋仔における成長と繁殖の停止が、不都合な生活条件 (低い気温と食物不足) と関係するかどうかを明らかにするために、同じ条件のもとで春仔と秋仔の発育を調べたところ、やはり、春仔の発育は早く、秋仔の発育がおくれるという傾向を当見した。

彼等は、この一連の実験から Seasonal generations のすべてが、Special physiological group であるという結論に達したが、同時に、成長から生殖にいたるまでの動物の発育過程が、非常に複雑な生理過程であることも痛感している。

同じように、GĘBCZYŃSKI (1975) も *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) の春仔と秋仔の発育の違いに着目している²⁰⁾。彼によると、春仔と秋仔では、出生したばかりのときでさえ、すでに違った体組成をもっていること、また、成長するネズミ組織の酸素消費率にも違いがあることなどから、出生時期と発育との関係を調べることの重要性を強調している。

春仔と秋仔、越冬個体群と当年個体群との発育の違いは、すでに、多くの研究者が指摘している問題であるが^{38) 60) 68)}、出生時期の違いによって、それぞれに発育特性があるという SCHWARZ らや、GĘBCZYŃSKI の指摘に注目して、当年個体群の発育特性を研究することが必要であると考えられる。

6. CHRISTIAN 説について

ある種個体群が大発生したとき、その個体群が、どんな過程で崩壊するかを SELYE のストレス説にもとづいて体系化した CHRISTIAN 説には賛否両論があり、現在、まだ、定説として認められるものにはなっていない。

もともと、CHRISTIAN 説は、研究室での実験結果を基礎にしているために、野外個体群における個体数変動では、それに適合しないものも認められている。大発生した野外個体群で副腎重量の増加が認められるのは、*Rattus* と *Mus* に属する家ネズミだけであって、肝心の周期的変動を示す Microtine では、副腎重量の増加がほとんど認められていない^{26) 30) 32) 34) 66)}。

エゾヤチネズミの個体数変動においても、Fig. 45 から明らかなように、個体数と雄の副腎重量との間には、負の相関関係が認められ、個体数増加にともなって副腎重量が増加するという、正の相関関係が必

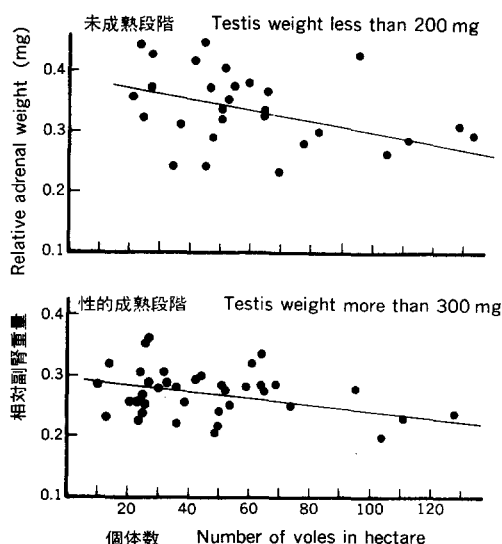


Fig. 45. 個体数と相対副腎重量との関係
Relation between the relative adrenal weight and the number of voles.

要である CHRISTIAN 説には、まったく適合しなかった。しかし、大発生時に繁殖活動が異常に低下する現象は、エゾヤチネズミ個体群においても全く同じようにみることができた (Fig. 10, 11, 12, 18, 19, 27, 30)。

これまでの多くの野外個体群の研究では、密度が増加して大発生になると、Microtine に限らず他の種個体群においても、必ず成長と繁殖が抑制される現象が広く認められている (10) (16) (28) (36) (38) (84) (48) (49) (68)。

大発生した野外個体群の崩壊過程は非常に複雑であった。CHITTY によって類別された三つの減少型のうち、M 型の減少は非常に少なく、多くは、1 年または 2 年以上の長期にわたる H 型と G 型の減少であった。このことは、大発生した野外個体群の崩壊が、死亡率の急激な増加によって行われるというよりも、むしろ繁殖活動の休止、または抑制によって引き起こされる場合が多いことを示唆している。

大発生した Microtine の野外個体群では、このとき、副腎重量は増加せず、成長と繁殖だけが著しく抑制されるので、はたして、CHRISTIAN 説の基本である脳下垂体-副腎システムが働いているものかどうかの疑問が生じるのである。

最も新しい CHRISTIAN (1971)¹⁰⁾ の論文によると、「脳下垂体-副腎皮質機能は、実験室と野外の両方において、多くの種個体群の密度と直接関係づけて示すことができた」と述べ、彼の、この結論に反対する多くの報告に対して「副腎重量の容認しがたい使用にもとづいたものである」として、大発生個体群の崩壊には、必ず脳下垂体-副腎システムを経由しなければならないことを強調している。

しかし、多くの批判に対する彼の反論は、かえって、生体における副腎皮質機能の複雑さを逆に実証したことになり、いろいろな要因が複合する野外個体群での生活を脳下垂体-副腎システムだけで説明しようとするところに、CHRISTIAN 説の無理があるように考えられる。彼は、高密度になったとき、社会的闘争と結びついた野外個体群の繁殖活動の抑制には、高位の中枢神経系、adrenal androgen, ACTH のフィードバックによる gonadotrophin の分泌抑制と、その他の機構を含めて、おそらく、多くの機構が働くだろうと述べ、繁殖活動の抑制には、まだ、未解決の部分が多くあることを彼自身も認めている。

生息密度が増加したとき、副腎重量の増加なしに、つまり、脳下垂体-副腎システムを経由せずに、成長と繁殖が抑制されて個体群が崩壊することも、当然、考えられるのである。

伊藤 (1971)³⁶⁾ は「ネズミやタビネズミの大発生の終息に、種内個体間の干渉にもとづく生理的、心理的異常が関与したことは、今日では疑いない。しかし、この異常は、つねに、脳下垂体-副腎システムを経由しなければならないのであろうか。ある場合には、このシステムを経由する典型的なストレス病の形

態をとるけれども、それ以外に、今日、まだ知られていない機構を通じて非病原性性の死亡や、流産や、ノイローゼや受胎率の低下がもたらされる可能性もあるのではないか？」と述べ、生態学者と生理学者の共同研究による、この機構の解明を提唱している。

7. BUJALSKA の考察について

BUJALSKA (1970)⁷⁾ が提起した、密度依存よりも、むしろ個体群構造の重視は、個体群における繁殖活動の抑制機構を解明するうえで非常に重要であり、注目される問題である。

彼女が島の *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) の個体数変動の研究で得た結果によると、個体群における、その年の合計出産数は、年次的に非常に安定していて、毎年、ほとんど同じ合計出産数を示した。個体群での繁殖活動は、越冬個体群と当年個体群とによって行われたが、両者の繁殖活動には法則性があった。すなわち、越冬個体群の繁殖活動が一定の合計出産数を産出しないときだけ、当年個体群の繁殖活動が行われ、その不足分を埋めることによって、個体群としては、毎年、同じ合計出産数になるように調節していた。つまり、個体群における個体数増加の主役は、あくまでも越冬個体群の繁殖活動であり、当年個体群の繁殖活動は、個体数増加の補助的、調節的役割でしかないというのである。

彼女は、この研究結果をつぎのように考察した。すなわち、越冬個体群雌の繁殖活動は、個体群における性的成熟雌の数によって制限されるが、当年個体群雌の繁殖活動は、越冬個体群雌の繁殖個体数によって制限される。個体群において、雄の数や、未産雌の数がいくら増加しても、越冬個体群雌や当年個体群雌の繁殖活動にはなんら影響しない。だから、この個体群での繁殖活動は、密度依存的要因によって決定されるのではなく、個体群の構造、とくに、繁殖活動を行っている越冬個体群雌の数が主なる要因であると述べている。

エゾヤチネズミの調査結果と、島における *Clethrionomys glareolus* の調査結果とをくらべてみると、非常に大きな違いが認められる。

まず、第1は、エゾヤチネズミ個体群での繁殖活動は、基本的には密度依存的要因によって決定されることである。生息密度が、まだピークに達しない段階では、比較的若齢個体の繁殖活動が最初に抑制されたが (Fig. 27, 30; Table 5, 8, 14, 15), 生息密度がピークに達した段階では、個体群構成員のすべての繁殖活動が抑制された。つまり、エゾヤチネズミ個体群における繁殖活動の抑制機構には、密度増加に対して段階性が認められ、最終的には、個体群全体の繁殖活動が完全に休止するのである。

第2は、エゾヤチネズミ個体群における繁殖活動の抑制作用には、増加期と減少期の個体群に構造の違いがあったため、両者の繁殖活動に大きな違いが生じた。しかし、BUJALSKA の結果では、個体群の構造は年次的に一定で、毎年、同じ繁殖活動が繰り返されているところに違いがある。

阿部 (1976b)⁴⁾ は BUJALSKA の考え方に注目し、単位面積内の繁殖個体数には上限があって、一定の個体数以下に繁殖個体数がおさえられているという。彼が研究した北海道石狩の防風林でのエゾヤチネズミの同一時に繁殖に参加している繁殖個体数は、雄では、10頭/ha 以下、雌では、20～25頭/ha 以下であると述べている。

野幌トドマツ天然林におけるエゾヤチネズミの一時期における最高繁殖個体数は、雄では、31頭/ha、雌では、27頭/ha となり、雄の結果は阿部のそれと大きく違っている。しかし、このような繁殖個体数の出現は非常に限られており、雄では、増加期に4回、雌では、増加期に1回だけで、決して無差別に発生するものではなかった。普通に繁殖活動が行われたときは、雌雄同数の20～10頭/ha、繁殖活動が低下

したときは、雌雄同数の 5 頭/ha 以下であった。

繁殖活動に影響する密度依存的要因は、同じ密度レベルでも常に同程度には働かなかった。高密度レベルで抑制作用が働く個体群の繁殖個体数は大きくなり、低い密度レベルで抑制作用が働く個体群の繁殖個体数は小さくなる傾向を示した。つまり、密度依存的要因がどのレベルで働くかによって、繁殖個体数の大きさが決定されると考える。

個体群の構造が年次的に安定しているならば、BUJALSKA の考えも成立するであろうが、多くの個体群では、最低密度から大発生まで、個体数が大きく変動するから、彼女の考えをすべての個体群に普遍化することはできないと考える。しかし、彼女が指摘する個体群の構造と繁殖活動、とくに、越冬個体群と当年個体群の関係は、さらに突っ込んで研究しなければならない重要な問題であると考ええる。

8. 越冬過程における越冬個体群の成長の仕方に影響する要因について

越冬過程における越冬個体群の成長の仕方を、個体数変動相と関係づけて分析した結果、増加期と減少期との間に明らかな違いが認められたが、この違いがいかなる要因によって決定されたかを考察する。

1) 気候要因

越冬過程における越冬個体群の成長の仕方に影響する気候要因は、積雪が安定した厳冬よりも、積雪が不安定な初冬から冬までの積雪初期と、冬から春までの融雪期に強く働くと考えられている。

芳賀 (1954)²⁴⁾によると、30 cm 以上の積雪があるときは、外気温のいかににかかわらず、地表温は常に 0°C 付近で一定しているから、地表上の巣にエゾヤチネズミが入っているときの巣内温度は、15~16°C で非常に好適な環境条件が維持されていることを実験によって明らかにした。そして、彼は、積雪が不安定である積雪初期と融雪期の気候要因が越冬個体群に厳しく影響することを考察した。

Fig. 46 は、調査地の近くで観測した、11 月 1 日から 12 月 31 日までの積雪初期における気象データから、毎日の最低気温と積雪量を取り出して図示したものである。

積雪初期の気候が越冬個体群の成長の仕方に、どんな影響を及ぼすかを明らかにするために、一定の基準にもとづいて年次間の気候条件を比較した。すなわち、毎日の最低気温が、-5°C 以下で、しかも積雪が 15 cm 以下のときは、越冬個体群の生活に過酷な気候条件が働くものと考え、それを矢印で示した。

11 月から 12 月までの、この 2 か月間の矢印数は、1958 年が 12、1959 年が 9、1960 年が 14、1961 年が 22、1962 年が 15、1963 年が 7 となり、成長の仕方が最も良かった、1958 年の増加期における気候条件が、他の年とくらべて決して好適であったとはいえなかった。また、繁殖活動がとくに悪かった 1959 年の減少期においても、とくに過酷な気候条件であったとはいえなかった。このように、積雪初期の気候条件は、越冬個体群の成長の仕方に影響を与える要因とは考えられなかった。

Fig. 47 には、3 月 1 日から 4 月 30 日までの融雪期における気候条件が、Fig. 46 と同じ方法で示された。この図をみて、まず気付くことは、積雪が完全に消えたときの最低気温は、-5°C 以下になる日がほとんどなく、積雪初期の冬に向かう気候条件とは全く違って非常に温和になり、年次間に大きな違いがみられなくなる。

融雪期の気候条件で年次的に最も大きく変動するのが融雪時期である。観測所の積雪量が 0 cm を示した日をみると、1958 年は 4 月 16 日、1959 年は 3 月 26 日、1960 年は 4 月 7 日、1961 年は 4 月 13 日、1962 年は 4 月 7 日、1963 年は 3 月 22 日、1964 年は 4 月 10 日で、融雪の早い年と遅い年とでは、約 25 日のずれがあった。融雪時期が、Microtine の春繁殖活動に大きな影響を与え、融雪時期と春繁殖活動

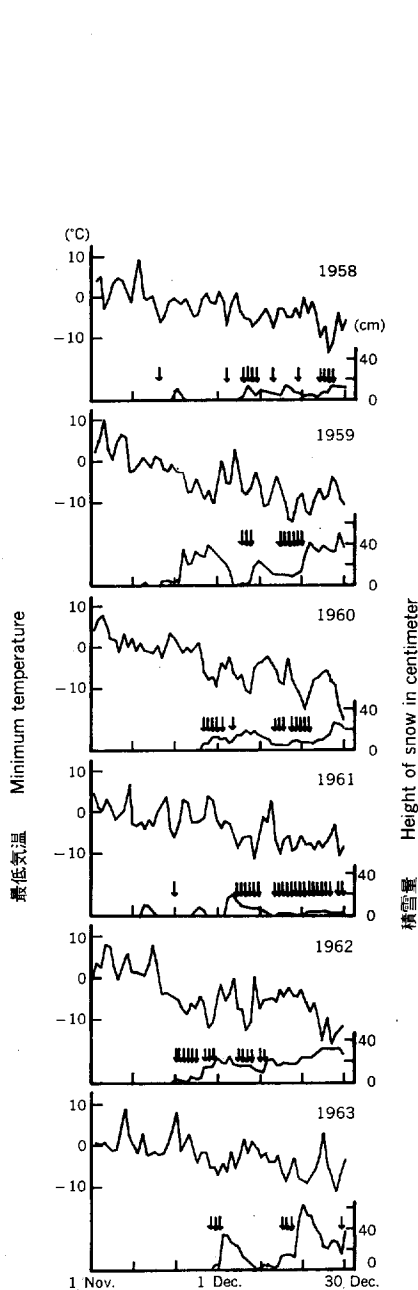


Fig. 46. 野幌トドマツ天然林付近における積雪初期の気象条件

The conditions of weather in the early stage of the period of snowfall at the station near the natural Todo-fir forest at Nopporo.

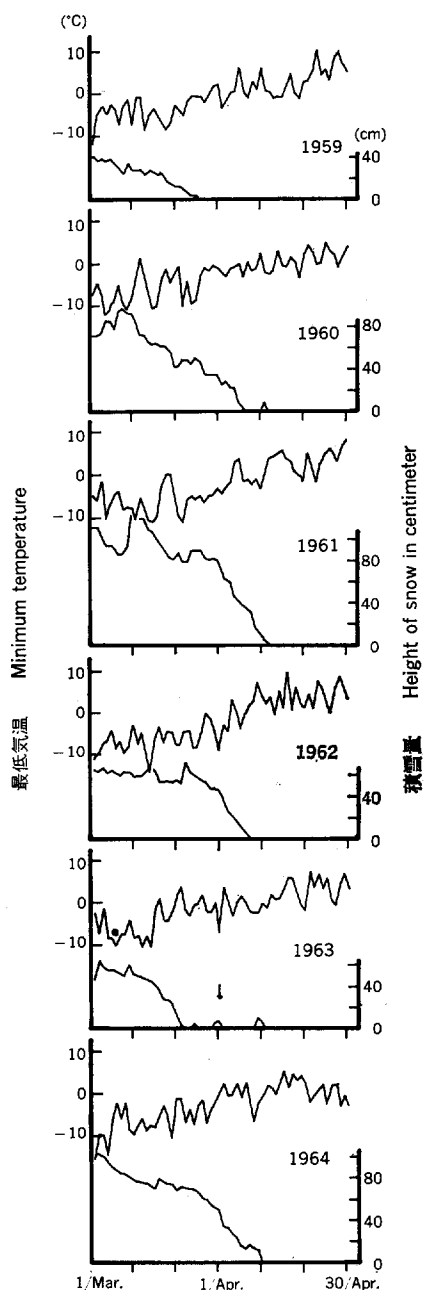


Fig. 47. 野幌トドマツ天然林付近における融雪期の気象条件

The conditions of weather in the melting period of the snows at the station near the natural Todo-fir forest at Nopporo.

の開始との間に相関関係があると報告されているが⁽³²⁾⁽⁶⁸⁾、野幌トドマツ天然林におけるエゾヤチネズミの春繁殖活動の開始は、融雪時期と無関係であった。すなわち、4月の繁殖活動をみると (Table 23, 26, 27)、1959年は、他の年より1か月以上も早く春繁殖活動が開始されたが、この年の融雪時期は、3月26日で、最も早い1963年より4日間遅れただけであった。しかし、1959年について春繁殖活動が早く開始した1964年は、春繁殖活動が遅い1961年の融雪時期より3日間だけ早かった。また、融雪時期の最も早い1963年は、春繁殖活動の開始が特に早くなかった。

2) 食物-栄養要因

Microtine のなかで、とくに *Clethrionomys* 属の冬の繁殖活動が、種実類などの異常食物供給によって惹起されることに対して、現在二つの見解がある。ひとつは、冬の繁殖活動と異常食物供給との間に相関関係があるとする見解であり⁽⁵⁾⁽²⁴⁾、もうひとつは、両者の相関関係は決して単純なものではないとする見解である。

NEWSON (1963)⁽⁵⁸⁾ は、牧草地と森林地の相異なる二つの植生型で、Bank vole の個体数変動を調査したところ、両調査地の Bank vole は、ともに冬に繁殖活動を行い個体数が著しく増加した。このとき、森林地では、ナラとブナが多量に結実したが、これらの種実がない牧草地においても森林地と同じように Bank vole が冬に繁殖活動を行った。

以上の結果から、彼は、冬の繁殖活動に影響するドングリとブナの実の異常食物供給の影響は、決して単純なものではないと考えた。彼は、両調査地の冬の繁殖活動が増加期と結びついていたことから、異常食物供給の有効性は、増加期に異常な繁殖活動がすでに進行していたものを、たんに促進させただけのものではなかったと結論づけた。

SMYTH (1966)⁽⁶²⁾ も NEWSON とほとんど同じ調査結果から同じような結論に達している。すなわち、異常食物供給が冬の繁殖活動に影響するためには、それを受け入れることができる個体群でなければならないと考察している。

野幌トドマツ天然林では、1958年から1964年までの調査期間には、異常食物供給がまったくみられなかったため、この調査地における越冬個体群の食物条件は、年次間に大きな違いがないから、増加期と減少期との間にみられた越冬個体群の成長の仕方の違いは、食物-栄養要因によるものではなく、むしろ個体群の構造の違いによって決定されたものであると結論づけることができる。

事実、増加期には、個体群全体、とくに亜成体の繁殖活動が秋から活発になり、それを持続させながら越冬したこと、また、減少期には、個体群全体の繁殖活動が夏から抑制されたまま越冬したことは、前記の結論の証拠立てになっている。

ところで、1958～1959年の増加期に越冬個体群の越冬率が明らかに高くなったことは、個体群の構造の違いではなく、食物条件が好適であったためではないかという疑問が生じる。そこで、草食性のエゾヤチネズミが越冬するための好適な食物条件とは、いったい何ןであるかという問題を検討しなければならない。

太田ら (1959 a)⁽⁶⁴⁾ は、森林内の落下種実量と、そこで生活するエゾヤチネズミの胃内容物の季節変化を同時に調べたところ、初冬から晩冬までは種実量が最も多く現存していたにもかかわらず、冬のエゾヤチネズミの胃内容物には、植物繊維質が圧倒的に多く、種実類がきわめて少なかったことを報告し、冬における植物繊維質の摂食率は、夏のそれとくらべて断然高いことを注目している。

一方, MAEDA (1973)⁴³⁾ もエゾヤチネズミの冬の胃内容物を調査し, トドマツ人工造林地では, 種実類よりも植物繊維質の方が圧倒的に多かったが, トドマツ天然林では, 植物繊維質より種実類の方が多くなり, 場所によって食性に違いがあることを示した。

両者の結果には, 多少の違いが認められるが, エゾヤチネズミの冬の食物が植物繊維質と種実類で, その大部分を占めることは明らかである。そうだとすると, 越冬のための好適な食物条件とは, 栄養価の高い種実類が豊富に現存することなのであろうか?

伊藤 (1974)²⁷⁾ によると, 寒冷環境と温暖環境では, ネズミの栄養の取り方に明らかな違いがあることが報告されている。低蛋白含有飼料を室温で与えると, 直ちに体重を減少させ, 6週間以内で全部死んでしまうが, 同じ飼料を 5°C の寒冷環境で与えると, 体重は増加し, 死ぬ個体がまったくなかったという実験結果は, 太田ら (1959 a)⁶⁴⁾ の調査結果を解釈するために有効であり, 越冬するエゾヤチネズミの食物条件を考えるうえで非常に参考になる。

すなわち, 草食性のエゾヤチネズミが越冬するためには, 栄養価の高い種実類が豊富に現存することは, 決して好適な食物条件を用意するものではなく, むしろ低蛋白含有飼料としての植物繊維質が豊富に現存する方が好適な食物条件を用意することであると考ええる。

クマイザサを優占種とする林床群植生は, 7年間の調査期間中, ほとんど変化しなかったもので, とくに増加期だけに植物繊維質が豊富に現存したという証拠はなにもなかった。したがって, 1958~1959年の増加期に越冬個体群の越冬率が高くなったことは, やはり, 個体群の構造の違いが主なる要因であったと考える。

X 摘 要

1. エゾヤチネズミの繁殖過程と個体群動態に関する研究を, 生態的条件の異なる二つの生息場所, すなわち, トドマツ・クマイザサ群落からなる野幌トドマツ天然林 (1958年5月~1964年11月) と, ヤチハンノキ・クマイザサ群落からなる野幌泥炭地草原 (1973年5月~1975年11月) において行った。

2. エゾヤチネズミの繁殖活動を次のように区分した。

(1) 雄

A: 未成熟段階 (辜丸重量 200 mg 以下)

B: 性的成熟過程段階 (辜丸重量 200 mg 以上) $\left\{ \begin{array}{l} \text{春機発動段階 (貯精のう重量 250 mg 以下)} \\ \text{性的成熟段階 (貯精のう重量 250 mg 以上)} \end{array} \right.$

C: 萎縮段階 (辜丸重量 200 mg 以下)

(2) 雌

A: 未産段階 $\left\{ \begin{array}{l} \text{未産 I 段階 (子宮重量 30 mg 以下)} \\ \text{未産 II 段階 (子宮重量 30 mg 以上)} \end{array} \right.$

B: 妊娠段階

C: 経産段階 (子宮に胎盤跡あり)

3. トドマツ天然林におけるエゾヤチネズミの個体数変動は, 増加, 絶頂, 減少, 停滞の四つの変動相に区分することができたが, 泥炭地草原では, 増加, 絶頂, 減少の三つの変動相に区分することができた。

4. トドマツ天然林での個体群構成は、1959 年の増加-絶頂期を除く他の変動相においてはほとんど同じであった。すなわち、通常の変動相では春から夏までは、成体の割合が圧倒的に多かったが、このあと、秋繁殖活動によって、幼体、亜成体の個体数が急に増加し、11 月の個体群では、それらの割合が増加した。一方、増加-絶頂期には、春の成体の生息数が多く、しかも、春から夏までの増加期の中で、幼体、亜成体の個体数が大きく増加した。しかし、絶頂期に入ると、幼体、亜成体の個体数増加がほとんどなく、11 月には、成体の割合が亜成体より高くなった。

5. 泥炭地草原では、増加期には 4 月生群が、減少期には 8 月生群と 9 月生群が、それぞれ出現したが、幼体、亜成体、成体による個体群構成には変動相に対応した特徴的な変化がほとんどみられなく、当年個体群の割合が圧倒的に高くなる夏から秋にかけては、どの変動相でも、この個体群の成長が停滞するため亜成体の割合が圧倒的に高く、成体、幼体の割合は非常に低かった。

6. トドマツ天然林におけるエゾヤチネズミの繁殖期は、5 月から 10 月までであったが、夏に絶頂期を迎えた 1959 年の増加期には、それが 4 月から始まった。

7. トドマツ天然林では、増加期の雄の最高繁殖個体数は 31 頭/ha に達したが、他の変動相では繁殖個体数は 20 頭/ha 以下に押えられた。雌の最高繁殖個体数は、増加期には 27 頭/ha に達したが、他の変動相では 20 頭/ha 以上になることはきわめて少なく、繁殖活動が活発なときでも、10~20 頭/ha、低下したときは、5~6 頭/ha 以下であった。

8. BUJALSKA らの式によって季節別出産数が推定された。その結果、増加期には出産数が非常に多くなったが、減少期と停滞期の一部では著しく少なかった。

9. 越冬個体群の繁殖活動は、春から夏までは活発であったが、秋には低下した。絶頂期には、性によって繁殖抑制作用が違っており、雄は 9 月に繁殖活動を完全に休止したが、雌は 10 月になって、はじめて休止した。

10. 当年個体群の繁殖活動には、次のような特徴がみられた。すなわち、4 月生群は、出生年の中で性的に成熟し、越冬個体群とともに繁殖活動に参加した。5 月生群は、4 月生群と同じように、出生年の中で性的に成熟する個体と、繁殖抑制作用によって成熟できない個体とに別れた。6 月生群に繁殖抑制が作用したときは、この年齢群のほとんどの個体は、出生年の中で性的に成熟することができず、未成熟段階、または未産 I 段階のまま越冬した。

11. 増加期には、個体群のどの年齢群に対しても繁殖抑制がほとんど作用しないため、越冬個体群だけでなく、当年個体群の繁殖活動も活発になった。

12. 増加-絶頂期の 4 月には、すでに、越冬個体群によって繁殖集団が形成され、5 月には、春仔による繁殖集団への補充が活発に行われた。しかし、絶頂期直前の 6 月には、早くも春仔の繁殖活動に分化が生じ、繁殖集団への補充が停止した。このとき、繁殖抑制の作用の仕方は、性によって異なり、雄では春仔だけでなく、越冬個体群にも作用し、体長の小さい個体は大きい個体より、その作用を強く受けた。しかし、雌では、春仔だけに作用し、越冬個体群には全く作用しなかった。

13. 絶頂期の 8 月と 9 月には、雄、雌ともに、個体群から繁殖集団が完全に消失した。春仔には、さらに強い繁殖抑制が作用した。10 月には、小さな繁殖集団が形成されたが、この場合も、性によって、繁殖抑制の作用の仕方に違いがあったと考えられた。

14. 減少期には、越冬個体群の繁殖活動だけでなく、春仔の繁殖活動も不活発であった。

15. 停滞期には、年によって二つの傾向がみられた。ひとつは、1962年にみられた増加期的傾向、もうひとつは、1963年にみられた減少期的傾向であった。

16. 性的成熟個体の平均体重、あるいは平均体長と変動相との間には、ともに強い相関関係が見出せなかったが、夏に絶頂期をむかえる1959年の増加期の春には、雄、雌ともに、大形のネズミに成長する傾向がみられ注目された。

17. 亜成体-幼体雄の成長は、(1) 1958年の秋の増加期には、生息密度がかなり高かったにもかかわらず、成長の抑制はほとんどみられなかった。(2) 生息密度が高くなった、1959年6月、1962年秋、1964年10月のそれらには、すでに成長の抑制がみられた。(3) 1959年の絶頂期には、成長が完全に抑制された。

18. 亜成体-幼体雌の成長は、(1) 1959年6月の絶頂期直前には、すでに、成長の抑制がみられた。(2) 8月の成長は、変動相との結びつきが強く、停滞期には、まだ、成長の抑制がほとんどみられなかったが、減少期、絶頂期には成長が強く抑制された。(3) 1958年の増加期以外の10月の成長は、すべて変動相に関係なく、ほとんど同じように抑制された。

19. 1958~1959年の増加期における越冬個体群の成長の仕方は、他の変動相のそれらと明らかにちがっており、11月から4月までの越冬過程で、終始、早い成長が起こり、早く繁殖活動に入った。また、1959~1960年の絶頂-減少期における越冬個体群の成長の仕方は、増加期とは反対に、11月から4月まで、終始成長が悪く、他の変動相のそれらと比べて不活発な繁殖活動が続けられた。

20. 越冬個体群の越冬過程における成長と変動相の間には密接な関係が認められ、増加期には、越冬個体群の成長が活発になり、非常に大きな体で春繁殖活動が行われた。

21. 1958~1959年の増加期の越冬率は、他の変動相のそれらより明らかに高かった。

22. 以上の結果から、繁殖期における亜成体の成長と繁殖と、越冬過程での越冬個体群の成長と繁殖とを、それぞれ測定することによって大発生を予測することができるものと考えられる。

引用文献

- 1) 阿部 永：エゾヤチネズミ2型の生長と発育，1，外部形質，体重，性成熟および行動，北海道林試報，6，69~89，(1968)
- 2) ————：Growth and development in two forms of *Clethrionomys* II. Tooth characters, with special reference to phylogenetic relationships. Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University. 57, 229~254, (1973)
- 3) ————：エゾヤチネズミの齡査定法，日生態会誌，26，221~227，(1976 a)
- 4) ————：北海道石狩防風林のエゾヤチネズミの個体群構成と繁殖活動，哺乳動物学雑誌，7(1)，17~30，(1976 b)
- 5) ANDRZEJEWSKI, R.: Supplementary food and winter dynamics of bank vole populations. Acta Theriologica, 20, 23~40, (1975)
- 6) BUJALSKA, G., R. ANDRZEJEWSKI and K. PETRUSEWICZ: Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), II, Natality. Acta Theriologica, 13, 415~425, (1968)
- 7) ————：Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). Acta Theriologica, 15, 381~412, (1970)
- 8) ———— and J. GLIWICZ: Growth and reproduction of female bank vole under field

- condition. Acta Theriologica, **17**, 33~40, (1972)
- 9) BUJALSKA, G. : Reproduction and mortality of bank vole and the change in the size of an island population. Acta Theriologica, **20**, 41~56, (1975)
- 10) CHRISTIAN, J. J. : Population density and reproductive efficiency. Biology of Reproduction, **4**, 248~294, (1971)
- 11) CHRISTOV, L. and G. MARKOV : A population of *Clethrionomys glareolus pirinus* on the Vitosha Mountain, Bulgaria, III, Individual growth curve. Acta Theriologica, **17**, 343~346, (1972)
- 12) FEDYK, A. : Gross body composition of the bank vole during the postnatal development, II. Differentiation of the seasonal generations. Acta Theriologica, **19**, 403~427, (1974)
- 13) ——— : Gross body composition of the bank vole during the postnatal development, III. Estimation of the age. Acta Theriologica, **19**, 429~440, (1974)
- 14) FREELAND, W. J. : Vole cycles; Another hypothesis. American Naturalist, **108**(960), 238~245, (1974)
- 15) 藤巻裕蔵 : エゾヤチネズミの歯による齢査定, 野ねずみ, **69**, 5~6, (1965)
- 16) ——— : 天然林におけるネズミ類の生息密度と個体群構成の変動, 北海道林試報告, **7**, 62~77, (1969)
- 17) ——— : Reproductive activity in *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, Number of embryos and prenatal mortality, Jap. J. Ecol., **31**, 247~256, (1981)
- 18) FULLER, W. A. : Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gapperi* : numbers and survival. Canadian Journal of Zoology, **55**(1), 42~51, (1977)
- 19) ——— : Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gapperi* : size and growth. Canadian Journal of Zoology, **55**(2), 415~425, (1977)
- 20) GĘBCZYŃSKI, M. : Heat economy and the energy cost of growth in the bank vole during the first month of postnatal life, Acta Theriologica, **20**, 379~434, (1975)
- 21) GLIWICZ, J., R. ANDRZEJEWSKI, G. BUJALSKA and K. PETRUSEWICZ : Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), I. Dynamics of cohorts. Acta Theriologica, **13**, 401~413, (1968)
- 22) ——— : Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank vole. Acta Theriologica, **20**, 57~69, (1975)
- 23) GOLLEY, F. B., K. PETRUSEWICZ and L. RYSZKOWSKI : Small mammals : their productivity and population dynamics. Cambridge University Press, 452 pp., (1975)
- 24) 芳賀良一 : 融雪期の活動跡にみる野鼠の生態, 北大農邦文紀要, **2**(1), 66~78, (1954)
- 25) 北海道生活環境部・江別市市民部 : 東野幌湿原生態調査報告書, 12~16, (1977)
- 26) 伊藤嘉昭・桐谷圭治 : 動物の数は何できまるか, NHKブック, 260 pp., (1971)
- 27) 伊藤真次 : 適応のしくみ—寒さの生理学, 北大図書刊行会, 247 pp., (1974)
- 28) 井上元則 : 北海道野鼠被害調査報告発刊 10 周年の回顧, 昭和 22 年度北海道野鼠被害調査報告, **3**~4, (1947)
- 29) JAMESON, E. W. : Determining fecundity in male small mammals. Journal of Mammalogy, **31**, 433~436, (1950)
- 30) 金森正臣・田中 亮 : 菅平およびその付近におけるハタネズミ個体群生態学的研究, I, 1966~1967 における 5 個体群の研究成績, 東京教育大学菅平高原生物実験所研究報告, **2**, 17~39, (1968)
- 31) 木下栄次郎・上田明一・桑畑 勤・前田 満 : 北海道における野鼠分布に関する研究, IV, 野幌泥炭地における野鼠の種類と分布, 日林会北支講演集, **2**, 13~14, (1953)
- 32) KREBS, C. J. and J. H. MYERS : Population cycles in small mammals, Advances in Ecological Research, **8**, 267~399, (1974)

- 33) KREBS, C. I. : A review of the Chitty Hypothesis of population regulation, *Canadian Journal of Zoology*, **56**, 2463~2480, (1978)
- 34) 桑畑 勤 : エゾヤチネズミ個体群の変動に関する研究, I, 漸進的大発生の一過程の分析, 林試研報, **143**, 15~38, (1962)
- 35) ——— : エゾヤチネズミ個体群の変動に関する研究, II, 繁殖活動について, 林試北支年報, 昭和40年度, 210~236, (1966)
- 36) ——— : エゾヤチネズミの発生予察について, 林試北支年報, 昭和45年度, 119~139, (1971)
- 37) ——— : On the breeding of cage reared red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (THOMAS). *Exp. Animals*, **22**, Suppl., 231~236, (1973)
- 38) ——— : 天塩営林署管内におけるエゾヤチネズミの2つの個体数変動形式について, 森林防疫, **265**, 58~63, (1974)
- 39) ——— : エゾヤチネズミ個体群の変動に関する研究, III, 血清エステラーゼの電気泳動像について, 林試研報, **264**, 1~12, (1974)
- 40) ——— : エゾヤチネズミ個体群の変動に関する研究, IV, 出生後の生長に影響する飼料の配合組成, 林試研報, **284**, 1~34, (1976)
- 41) 前田 満 : エゾヤチネズミの越冬率, 野ねずみ, **60**, 5, (1964)
- 42) ——— : 北海道の森林における野ネズミの生態に関する研究, II, エゾヤチネズミの出生と死亡について, 林試研報, **160**, 1~18, (1963)
- 43) ——— : Ecology of field mice in forest lands in Hokkaido, (IV), Food habit and nutrition of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (THOMAS), *Bulletin of the Government Forest Experiment Station*, **258**, 1~12, (1973)
- 44) MARKOV, G., L. CHRISTOV and J. GLIWICZ : A population of *Clethrionomys glareolus pirinus* on the Vitosha Mountain, Bulgaria, I. Variations in numbers and age structure. *Acta Theriologica*, **17**, 327~335, (1972)
- 45) ———, G. BUJALSKA and L. CHRISTOV : A population of *Clethrionomys glareolus pirinus* on the Vitosha Mountain, Bulgaria, II. Natality, *Acta Theriologica*, **17**, 337~342, (1972)
- 46) 宮尾嶺雄 : 相対成長, その方法の紹介と批判, 哺乳類科学, **7**, 16~25, (1964)
- 47) MILLER, D. H. and L. L. GETZ : Comparisons of population dynamics of *peromyscus* and *Clethrionomys* in New England, *Journal of Mammalogy*, **58**(1), 1~16, (1977)
- 48) MYERS, J. H. and C. J. KREBS : Population cycles in rodents, *Sci. American*, **230**(6), 38~46, (1974)
- 49) マイヤーズ, J. H., C. J. クレブス (伊藤嘉昭訳) : 齧歯類の数の周期的変動, サイエンス (日本版), **4**(8), 24~33, (1974)
- 50) ナウモフ, エヌ, ペー (山岸宏訳) : 動物生態学 (下), 個体群, 群集生態学, ラテイス, 361 pp., (1968)
- 51) Negus, N. C. and A. J. PINTER : Reproductive responses of *Microtus montanus* to plant and plant extracts in the diet, *Journal of Mammalogy*, **47**(4), 596~601, (1966)
- 52) ——— and P. J. BERGER : Experimental triggering on reproduction in a natural population of *Microtus montanus*, *Science* (Wash. DC), **196**(4295), 1230~1231, (1977)
- 53) NEWSON, R. : Differences in numbers, reproduction and survival between two neighboring populations of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Ecology*, **44**(1), 110~120, (1963)
- 54) 太田嘉四夫・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, I, 個体群の季節的变化, 北大農学部邦文紀要, **3**(2), 49~69, (1959 a)
- 55) ———・藤倉仁郎 : パイロット・フォレスト野ネズミ調査報告 (その6), 樹氷, **9**(6), 12~25, (1959 b)

- 56) 太田嘉四夫：野鼠の発生予察のために，北方林業，139，327～330，(1960)
- 57) ————：応用生態学，(2)，VI，下，脊椎動物の害とその防除，古今書院，39～103，(1963)
- 58) ————・小林恒明：小哺乳類の個体群密度推定の MacLulich 法の検討，哺乳類科学，31，19～32，(1975)
- 59) 大奈司紀之：齡査定法に関する総説，哺乳類科学，34，1～7，(1977)
- 60) SCHWARZ, S. S., A. V. POKROVSKI, V. G. ISTCHENKO, V. G., OLENJEV, N. A. OVTSHINNIKOVA and O. A. PJASTOLOVA : Biological peculiarities of seasonal generations of rodents, with special reference to the problem of senescence in mammals. Acta Theriologica, 8(2), 11～43, (1964)
- 61) 清水三雄：相対成長，協同医書出版社，269 pp., (1959)
- 62) SMYTH, M. : Winter breeding in woodland mice, *Apodemus sylvaticus*, and voles, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*, near Oxford, Journal of Animal Ecology, 35, 471～485, (1966)
- 63) スネデカー (畑村，奥野，津村共訳)：統計的方法，岩波書店，478 pp., (1966)
- 64) TANAKA, R. : Home ranges and territories in a *Clethrionomys* population a peat-bog grassland in Hokkaido, Bulletin of Kochi Women's College, 2(1), 10～20, (1953)
- 65) 田中 亮：エゾヤチネズミ個体群の大きさと構造のある年間変遷，日本生態学会誌，4(2)，51～55，(1954)
- 66) ————：ネズミの生態，古今書院，169 pp., (1967)
- 67) 上田明一：今年秋の野ねずみの発生予想，北方林業，199，300～303，(1965)
- 68) ————・樋口輔三郎・五十嵐文吉・前田 満・桑畑 勤・太田嘉四夫・阿部 永・藤巻裕蔵・藤倉仁郎・高安知彦：エゾヤチネズミ研究史，林試研報，191，1～100，(1966)
- 69) 山岸 宏：成長の生物学，講談社，196 pp., (1977)

**Studies on Reproduction and Population Dynamics of the Red-backed
Vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (THOMAS)**

Tsutomu KUWAHATA⁽¹⁾

Summary

This study is dealing with the age composition, growth, reproduction and population dynamics in *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. Field surveys were carried out in Hokkaido from 1958 to 1975. Captured voles were dissected in the laboratory, and the following precise data were recorded: date, species, sex, body weight, body length, age determined on the basis of the structure of the second upper molar, weight of the reproductive organs and breeding conditions by the autopsy method.

1) Field surveys were made at the natural forest of *Abies Mayriana*-*Sasa senanensis* and the *Sasa* type grass land of *Alnus japonica*-*S. senanensis* on peat land.

2) At *Abies*-*Sasa* forest, four phases such as "increase", "peak", "decline" and "latency" were recognized. On the contrary, at *Alnus*-*Sasa* grass land, three phases such as "increase", "peak" and "decline" were found.

3) The process of reproduction in voles can be divided into following stages.

(1) Male

A: Immaturity (testis weight less than 200 mg)

B: Sexual maturation (testis weight more than 200 mg)

└ Pubescence (seminal vesicle weight less than 250 mg)

└ Maturation (seminal vesicle weight more than 250 mg)

C: Atrophy (testis weight less than 200 mg)

(2) Female

A: Nulliparity └ Nulliparous-I (uterus weight less than 30 mg)

└ Nulliparous-II (uterus weight more than 30 mg)

B: Pregnancy

C: Multiparity (placental scars in the uterus is visible to the naked eyes)

4) In the *Abies*-*Sasa* forest, no variations in age composition of vole population were found in phases of population cycles. In usual, much larger percentage of adult in the population through spring to summer was recognized than that of juvenile and subadult. In November, percentages of juvenile and subadult were conversely larger than that of adult, because numbers of young voles increase during the autumn breeding season.

In 1959, among those observations, another phenomenon was recorded. Because of the active reproduction in spring, numbers of juvenile and subadult increased strikingly. However, a few numbers of juvenile and subadult were captured from summer to autumn. In this case, the reproduction had been ceased thoroughly. Consequently, the percentage of adult in the peak population in November was larger than that of subadult.

5) In *Alnus*-*Sasa* grass land, voles born in April appeared in the increase phase and those

Received June 6, 1983

(1) Kansai Branch Station

born in August and September appeared in the decline phases. But no significant differences in percentages among juvenile, subadult and adult in population were noted.

The percentage of subadult was much larger than those of juvenile and adult, because the percentage of the current-year voles became larger than over-wintered ones and growth and reproduction of the current-year ones were forced to inhibit, without relation to phases in population cycles.

6) The breeding season of voles in the natural *Abies* forest was from May to October. On the other hand, in the increase phase it began from April when the population reached to a peak in summer of 1959.

7) In the natural *Abies* forest, the maximum number of mature male voles attained to 31 heads per ha in the increase phase, and it was controlled to less than 20 heads in other phases in the natural condition. The maximum number of mature female voles attained to 27 heads per ha in the increase phase. However, the attainment of more than 20 heads per ha was not so frequent on other phases. When active reproduction by voles was recognized, the numbers became 10~20 heads per ha. If reproduction is not active, the numbers were less than 5~6 heads.

8) The number of individuals born in the breeding season was estimated by the equality of BUJALSKA *et al.* Consequently, many young voles were produced in the increase phase, but a few young voles were produced in the decline and a part of the latency phases.

9) Intensity of the reproduction on the over-wintered voles increased from spring to summer, but decreased in autumn. In the peak phase, there was a difference in an inhibitory action of the reproductions between both sexes. In the mature male, intensity of the reproduction decreased thoroughly in September, on the other hand, in the mature female, intensity decreased, in October.

10) The main features of the reproduction in current-year voles were as follows. The voles born in April attained to the sexual maturity during the year of their birth and participated in the current year's natality, together with the over-wintered voles. The voles born in May were divided into two groups; one attained to the same sexual maturity as the voles born in April during the year of their birth and the other did not attain to the sexual maturity due to an inhibitory action of the reproduction. When an inhibitory action of the reproduction influenced on the voles born in June, the majority of those voles did not attain to the sexual maturity during the year of their birth and tided over the winter in the stages of immaturity and nulliparous-I.

11) The reproduction of voles in the increase phase became active not only in over-wintered voles but also in the current-year voles, because almost no inhibitory actions existed.

12) In April of 1959, in the increase phase, the breeding mass of the population was already formed by over-wintered voles. In May, participation of spring-borne voles in the breeding mass was active. Since the inhibitory action of reproduction influenced upon spring-borne voles, their participation into the breeding mass stopped in June just before the peak phase. At this time, different inhibitory actions were recognized between both sexes. In male, these actions influenced not only on the spring-borne voles but also on the over-wintered ones, and much more strong inhibitory actions were found on over-wintered voles having short body length than those having larger body size. In female, these actions influenced only on the spring-borne voles.

13) The breeding mass disappeared from both male and female populations in August

and September at the peak phase of population cycles. In October, small breeding mass occurred in both of the male and female populations. It was formed only in over-wintered male voles, but in both spring-borne and over-wintered female ones. It is considered to be different in ways of the inhibitory actions of the reproduction.

14) The reproduction of voles in the decline phase was inactive not only in over-wintered voles but also in the spring-borne ones.

15) The reproduction of voles in the latency phase was divided into two trends. (1) the reproduction as active as in the increase phase shown in 1962, (2) and as inactive as in the decline phase shown in 1963.

16) There were no adequate correlations between the mean body weight or the mean body length and the phases of population cycles in the mature voles. However, it could be noted that body sizes of voles in spring at the increase phase in 1959 were much larger than those in other phases of the cycle in both sexes.

17) The growth in the juvenile-subadult male voles were as follows: (1) In the increase phase in autumn of 1958, although the density of voles was fairly high, the inhibitory actions of growth in their populations were not active yet. (2) In populations in June of 1959, autumn of 1962 and October of 1964, when the density of the voles was very high, the inhibitory actions of growth in their populations were already active. (3) The growth of juvenile-subadult voles in the peak phase of 1959 was inhibited thoroughly.

18) The growth in the juvenile-subadult female voles was as follows: (1) On the eve of the peak phase in June, 1959, the growth of juvenile-subadult voles was inhibited already. (2) The growth of juvenile-subadult voles in August was inhibited thoroughly at the peak and at the decline phases, but not at the latency phase yet. (3) In October, the growth of juvenile-subadult voles in other phases was inhibited regardless of the phase of population cycles. While the increase phase in 1958 showed no inhibition on their growth.

19) The growth and the reproduction of over-wintered voles in the increase phase of population cycle in 1958~1959 were clearly different from those in other phases of the cycle. Voles in the increase phase grew much larger in size than those in other phases during the over-wintering period, from November to April, and they began breeding in spring much earlier than they do in an ordinary year.