

# 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

藤 巻 裕 蔵\*

The fluctuations in the numbers of small rodents

By Yuzo FUJIMAKI\*

## はじめに

エゾヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus bedfordiac* による林木食害は、北海道のカラマツ造林が始まったときから目立つようになり、今日にいたるまで造林事業上大きな障害の一つとなっている。そのため、本下(1928)をはじめ多くの研究者によってエゾヤチネズミの生態・防除などの研究が行なわれてきた(上田ら, 1966)。北海道野鼠研究グループ(1956)はこれらの研究を検討し、それ以後の研究課題の一つとして、個体群の内部法則を追求して発生予察を確立すべきであると述べた。その後、ネズミ類の個体群変動の機構が、すみ場所の条件、気象条件、食物条件と関連させて明らかにされている(太田ら, 1959; 木下・前田, 1961; 桑畑, 1962; 前田, 1963)。しかしこれらの研究では、繁殖活動や生命表などの解析によって変動の機構が明らかにされているとはいえ、密度の変化と個体群構成の変化との関係など、変動機構についてまだ不十分な点が多く、また主としてエゾヤチネズミを対象としている。

この研究は、北海道野鼠研究グループがあげた課題を解明するために、ネズミ類の個体群変動の機構を明らかにしようとしたものである。1963年5月から1966年11月まで、札幌市にある藻岩山の天然林で、エゾヤチネズミ、ヒメネズミ *Apodemus argenteus*, エゾアカネズミ *Apodemus speciosus ainu* の3種について調査した。今回は、それらの結果から生息密度と個体群構成の変動について述べ、これまでの研究であまり明らかにされていなかった個体群変動の型についてもまとめてみたい。

この研究を行なうにあたり、ご指導、助言をいただいた北海道大学農学部の島倉亨次郎教授と太田嘉四夫講師にお礼申し上げます。

## 調 査 地

調査地は、藻岩山の東斜面中腹の天然林中にもうけた。この調査地は1956年に太田ら(1959)が調査したところと同じであるが、その状況を簡単に述べておく。この天然林は温帯性広葉樹林で、おもな樹種にはイタヤ類、シナノキ、オヒョウ、カツラがある。これらは5月中旬に開葉しはじめ、10月下旬から11月上旬にかけて落葉する。林床にはクマイザサ、ハイイヌガヤが多く、6~7月には草本類が加わる。また林内には倒木や大きな石が多い。

---

\* 北海道立林業試験場 Hokkaido Forest Experiment Station, Bibai, Hokkaido .

[北海道林業試験場報告 第7号 昭和44年5月 Bulletin of the Hokkaido Forest Experiment Station, NO. 7, May, 1969]

札幌市の月平均気温の最高は22（8月）、最低は-4（1月）である。調査の間とくに異常な気象条件はみられなかったが、毎年12、11、1月の平均気温は平年よりやや高かった。積雪期間は12月下旬から4月下旬までで、最大積雪深は年により異なり80~150cmである。

## 調査方法

調査回数は、1963、1964両年の5~10月だけは原則として月2回、それ以外では月1回である。また冬期には調査間隔をのばしたこともあった。

調査地には10m間隔で10行10列の格子状にわな場所を定め、わなを（積雪期には穴をほり地表に）おいた。TANAKA（1961）は、このわな間隔はネズミ類を対象とするときには適当であるが、大発生のおきにはもっとせまくする必要があるという。この研究ではこの点を考慮して、わな間隔をそのままとし、わなを1カ所に1ないし2個（2~3mはなして）おいた。100のわな場所に対して使ったわな数は1963年5、6月は100、1963年7月~14年5月は150、6月以降は180であった。

調査は、記号放逐法によって行なった。毎回わなかけは3日間であるが、わなかけの前に1日間餌づけを行ない、えさにはエンバクを使った。

個体数とその標準誤差の推定には、記号個体を除去されたものとみなし、ZIPPIN（1956）の方法を使った。捕獲数が少ないときに1日目より2または3日目に多くとれることがあった。この場合にはZIPPINの式を使えないので、推定できた場合 $\hat{N}/T$ （ $\hat{N}$ は推定個体数、 $T$ は捕獲合計数）の平均値を $T$ に乘じ、便宜的に $\hat{N}$ とみなした。この方法には異論（田中、1959）もあるが、捕獲数が少ないので問題はないであろう。ついで $\hat{N}$ を田中（1967）の方法で算出した調査面積で割って生息密度を求めた。

## 結果

### 生息密度

毎回の調査のネズミ類の推定個体数とその標準誤差、生息密度を表1に示す。このうち各月の密度が調

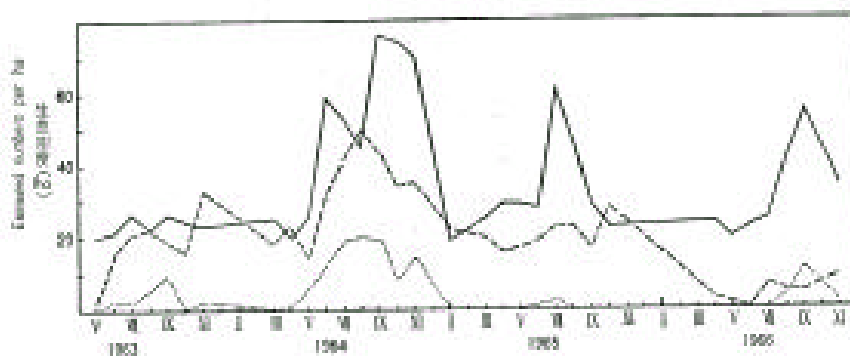


図-1 藻岩山天然林におけるネズミ類の生息密度の変動

実線：ヒメネズミ、破線：エゾヤチネズミ、点線：エゾアカネズミ

Fig. 1. Seasonal and annual fluctuations in numbers of *Clethrionomys rufoanus* (interrupted line), *Apodemus argentens* (solid line), and *Apodemus speciosus* (dotted line) from May 1963 to November 1966

表 -1 藻岩山天然林におけるネズミ類の推定個体数 ( $\hat{N}$ ),  
標準誤差 ( $SE$ ), 生息密度 ( $D$ )

Table 1 Estimated numbers ( $\hat{N}$ ), standard errors ( $SE$ ) and  
numbers per ha ( $D$ ) of small rodents at Moiwayam  
afrom May 1963 to November 1966

	Clethrionomys rufocanus			Apodemus argenteus			Apodemus speciosus		
	$\hat{N}$	SE	D	$\hat{N}$	SE	D	$\hat{N}$	SE	D
1963	2	-	2	25	2.7	20	0	-	0
	14	5.7	12	37	4.1	26	1	-	1
	23	.6	19	18	.5	15	4	1.8	3
	22	.6	21	39	6.3	30	4	.2	3
	24	.6	20	29	1.4	22	1	0	1
	25	0	22	28	1.2	24	9	1.5	6
	25	.7	21	22	2.4	19	8	0	6
	27	0	23	27	4.6	25	8	.9	6
	17	.8	14	30	-	26	15	-	12
	18	1.0	1.6	26	1.0	24			
37	2.4	32	25	7.7	23	2	-	2	
1964	21	2.6	18	28	1.5	25			
	24	1.9	23	24	1.5	20	1	0	1
	16	.7	15	22	.8	17	4	1.1	4
	12	.4	12	41	5.3	34	8	4.9	7
	30	5.2	25	61	10.7	54	9	.7	8
	41	2.0	37	73	11.4	63	22	2.2	16
	50	1.3	45	53	1.3	51	21	2.4	18
	38	.9	36	58	1.4	54	25	4.2	20
	57	1.9	51	58	3.5	49	18	1.5	17
	52	.9	49	42	2.7	40	26	3.2	22
	46	0	14	74	15.9	70	21	.8	18
	47	1.2	44	86	3.9	82	24	3.1	19
	42	1.6	38	81	3.2	78	13	2.8	11
	33	3.3	30	71	3.1	70	4	.2	4
36	3.3	35	72	1.9	70	14	3.2	14	
1965	23	.9	22	18	0	18			
	20	0	20	27	2.8	25			
	19	.9	16	31	3.1	2.9			
	18	0	17	30	2.6	29			
	21	1.0	19	33	1.7	28	1	-	1
	26	1.7	23	64	1.5	61	2	-	2
	26	1.9	23	53	2.2	46			
	21	1.2	17	34	.7	29			
31	4.0	28	29	.7	23				
1966	4	1.8	3	28	2.2	24			
	1	0	1	23	2.7	20			
				21	2.3	23			
	8	-	7	27	4.2	25			
	7	.9	5	50	6.3	42	4	.2	4
	7	.9	5	56	5.3	54	10	1.5	11
12	1.4	9	34	3.1	34	3	0	2	

査が月2回のときはその平均値)の変動を図 1 に示す。つぎに、各月に生存しているネズミの数を図 2 に示す。すなわち、記号個体がある月に捕れなくてもその前後の月に捕れていれば、その間は当然生きていたことになる。この数をその月の捕獲数に加えて各月に生存しているネズミの数とする。この数の変動は、図 1 と比べてわかるように密度の変動とはちがうが、大まかな増減の型を示している。この数を前月までの記号個体の生きのこり数と比べることにより(図 2), 図 1 に示した密度の低下が死亡によるものかどうかを判断する根拠となりうる。これらの図からネズミ類の密度の変動について述べてみたい。

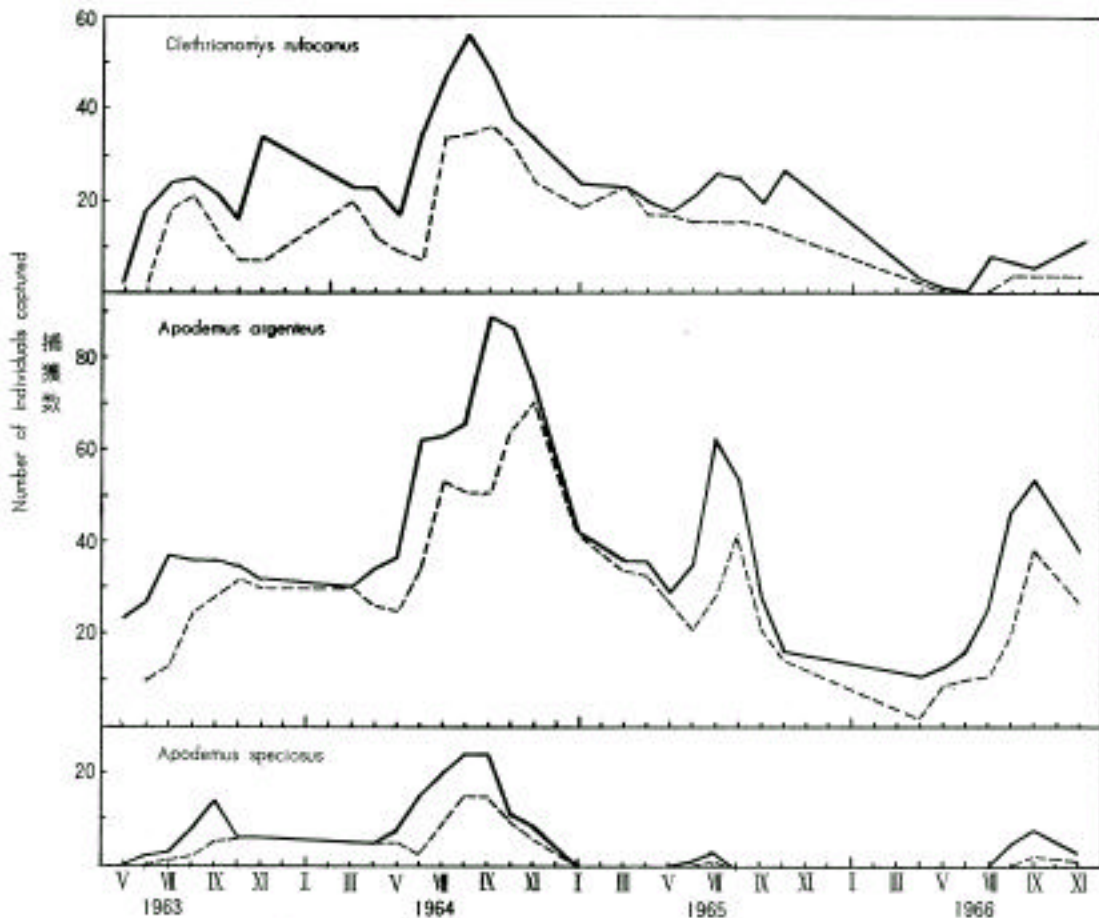


図 - 2 生存個体数(実線: 本文参照)と前月までの記号個体数(破線)の変動

Fig .2 Seasonal and annual fluctuations in known populations\* ( solid line ) and numbers of individuals captured previously ( interrupted line ) from May 1963 to November 1966 . \*Values of “ known population ” were obtained by adding the number of individuals trapped in a sample to the number also known , through subsequent captures , to be in the study area .

エゾヤチネズミは(図 1), 1963 と 1965 の両年には6月から増えはじめ, 10月にやや減り, 11月にふたたび増えて夏より多くなった。また 1966 年には数が少なく前の2年間ほどはっきりしなかったが, 7月と11月に多くなり, やはり年2回のピークがみられた。一方, 1964年の密度は, 他の年に比べると7月までに非常に高

くなって秋にはむしろ低くなり、他の3年間とは異なった季節変動を示した。また生存しているネズミの数(図2)も生息密度と同じ変動の型を示している。

ヒメネズミの密度は(図1)、1963年には7月と9月に高くなった。その後の1964~1966年には春から急が増えて7月または9月にその年の最高密度となり、つづいて減った。ただこの4年間のうち1963、1964の両年には数が8月に減ったため年2回のピークがみられた。しかし図2からわかるように、7月と8月の間で生存しているネズミの数はあまり変化しておらず、特に死亡が多かったということはない。

エゾアカネズミの密度は(図-1)、春に低かったが、夏から秋にかけて高くなりその後低くなった。4年間のうち、1965年には数が少なく、季節変動ははっきりしなかった。また1964年には密度が10月に一度さがり、11月にふたたび高くなった。しかし、生存個体の数(図-2)は、8月から翌年1月にかけて徐々に少なくなっており、9月と10月の間で死亡が他の時期より多かったということはない。

これら3種のネズミ類は、いずれも春から増えはじめ、夏から秋にかけてそれぞれの密度がその年の最高となるという型を示すので、ピークの高さを個体群の年変動の一つの指標とすることができる。4年間の年変動をみると、3種とも1963年にはあまり多くなかったが、1964年に多くなり、この2年間の変動の型はよく平行していた。しかし、その後の年では、エゾヤチネズミが1965年に1963年と同じような季節変動を示し、1966年にはさらに減った。これに対し、エゾアカネズミは1965年に非常に少なくなり、1966年にはやや増えた。一方ヒメネズミでは1965、1966両年とも、1964年ほどではないが密度は高くなった。このように、これら3種のネズミの数の年変動は明らかであるが、時期的には必ずしも一致していなかった。

以上に述べたように、1年を増減の周期としている場合には、春の越冬個体群の大きさがその年のピークの高さに影響することが考えられるので、これについて検討してみたい。繁殖活動が始まる4月(調査資料がない場合は5月)の生息密度を春の越冬個体群の大きさとした。このためには4年間の資料では少ないので、1956年以来藻岩山の同じ調査地で得られた資料を使うこととする。

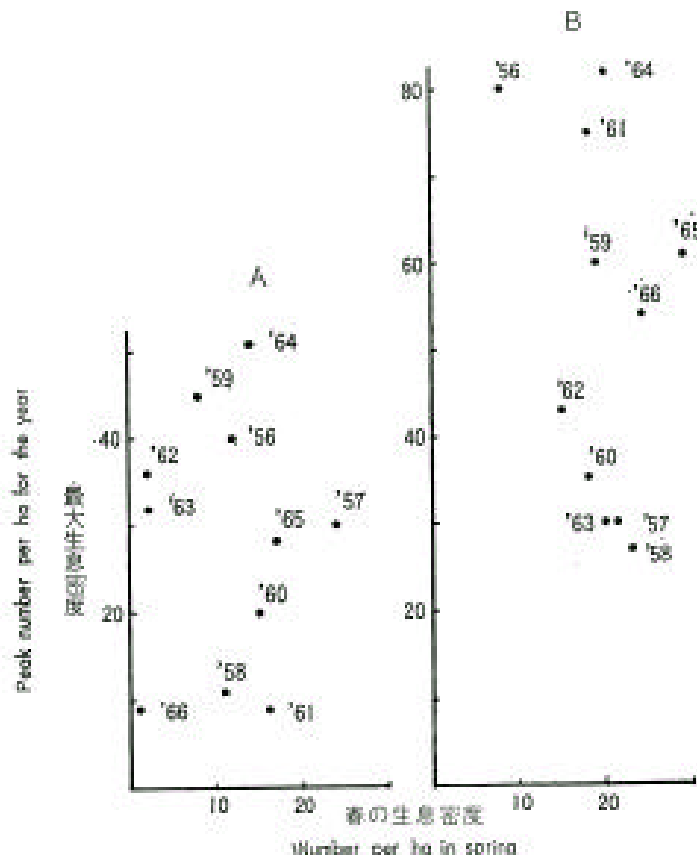


図-3 春の生息密度と最大生息密度の関係

A : エゾヤチネズミ, B : ヒメネズミ, 1956~1960年の密度については本文参照

Fig . 3 . Relations between the number in spring and the peak number for the year at Moiwayam from 1956 to 1966 .

A : *Clethrionomys rufocanus* . B : *Apodemus argenteus* Values were obtained from OTA et al . ( 1959 ) for 1956 , OTA et al . ( unpubl . ) for 1957 to 1960 and FUJIMAKI ( unpubl . ) for 1961 and 1962 .

表 2 捕獲された小哺乳類

Table 2. Small mammals captured at Moiwayama from May 1963 to November

		<i>Sorex angureolatus</i>	<i>Sorex caecutiens</i>	<i>Crocidura dsinezumi</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	<i>Tamias sibiricus</i>
1963	VI	1	1			
		2				
	VII	1			1	2
	IX		1			
	X	5	4			
	XI	2	2			
1964	III	1	3			
	IV		1			
	V	3	1			
		2				
	VI	3	1		1	
		1	1			
	VII	2	1	1		
		1	1			
	VIII	1			1	
	IX	2	1			
		3	3			
1965	I	3	3			
	III	9	4			
	IV	8	3			
	V	1				
	VI					1
	VII	1	2			
	VIII					1
	IX		1			
	X	6	6	1		
1966	IV	4				
	V	2				
	VI		1			
	VII					1
	IX	1	2			3
	XI		1			

1956年については太田ら(1959)の結果を, 1957~1960年は太田ら(未発表)の資料を, 1961, 1962の両年については著者の資料を使用した(図3)。ただエゾアカネズミは少ないので, ここではふれないでおく。

エゾヤチネズミでは, 春の越冬個体の密度は, 大部分20/ha以下であるが, 年によって異なり, またそれぞれの年の最高密度にも大きな差がみられた。しかしこの両者の間には一定の関係はみとめられなかった(図3A)。ヒメネズミでは, 春の越冬個体の密度が毎年20/haくらいで, エゾヤチネズミのように年による差異はみられないが, その年の最高密度には大きな差異がみられた(図3B)。このように, ヒメネズミとエゾヤチネズミに関しては, 春の越冬個体群の大きさが, 年変動にそれほど大きく影響していないことが明らかである。

なお, 調査地内では3種のネズミのほかに, ドブネズミ *Rattus norvegicus*, オオアシトガリネズミ *Sorex caecutiens*, エゾトガリネズミ *Sorex caecutiens saevus*, ジネズミ *Crocidura dsinezumi*, シマリス *Tamias sibiricus*がわなにはいった(表2)。

#### 個体群構成

いままで述べてきた生息密度の変動は, 基本的に出生・死亡などによる個体群の構成員の変化によっておこる。その状況を明らかにするため, つぎに年齢構成の変動と密度の変動を大きく左右する当年個体の死亡状況について述べてみたい。

全部のネズミが幼体または亜成体のときに記号をつけられたわけではないので, 月齢などで区分することはできない。ここではまず越冬個体と当年個体にわけ, さらに後者を成体, 亜成体, 幼体にわけた。

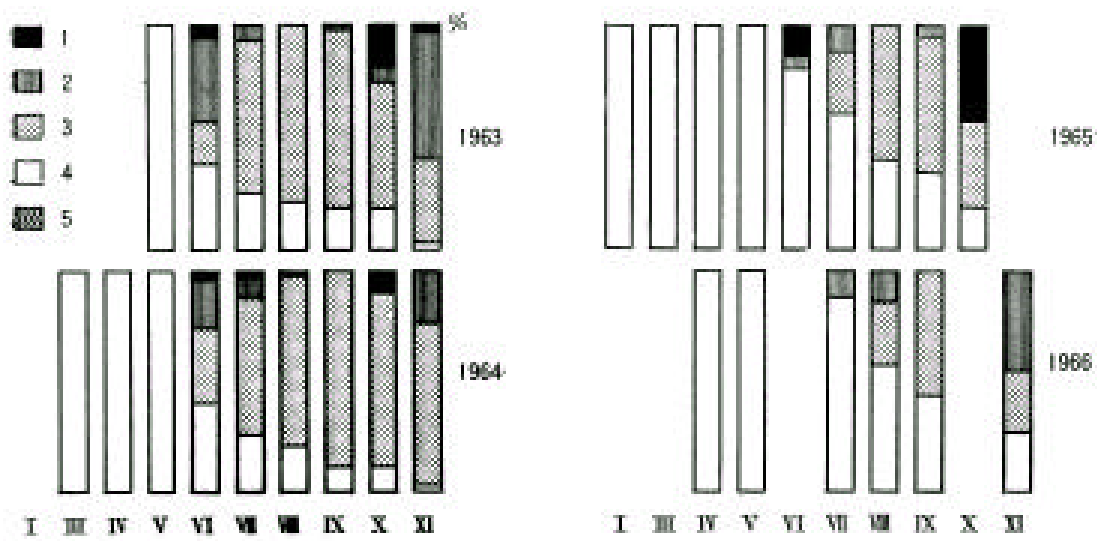
ネズミ類の成体と幼体の区別については, 研究者により見解が一定していないが, 生殖器の発達程度によって分けるのがもっとも一般的である。しかし性成熟は生息密度や季節によって変化し(桑畑, 1962; 藤巻, 1969), 体型が成体と同じようにみえても性成熟していないことがある。また一度性成熟しても, 繁殖期が終ると生殖器は萎縮する。このように外部生殖器の状態は必ずしも成・幼体を区分する一定の基準になりえないので, ここでは毛がわりの状態を基準とした。すなわち体全体が幼体毛のものを幼体, 成体毛をもつものを成体とし, その中間のものを亜成体とした。3種のネズミとも越冬した成体の夏毛の色は, 赤味が強く, 当年の成体と区別できる。ヒメネズミでは2回目の越冬をする

表 -3 ネズミ類の個体群構成 O : 越冬個体 , A : 当年成体 ,

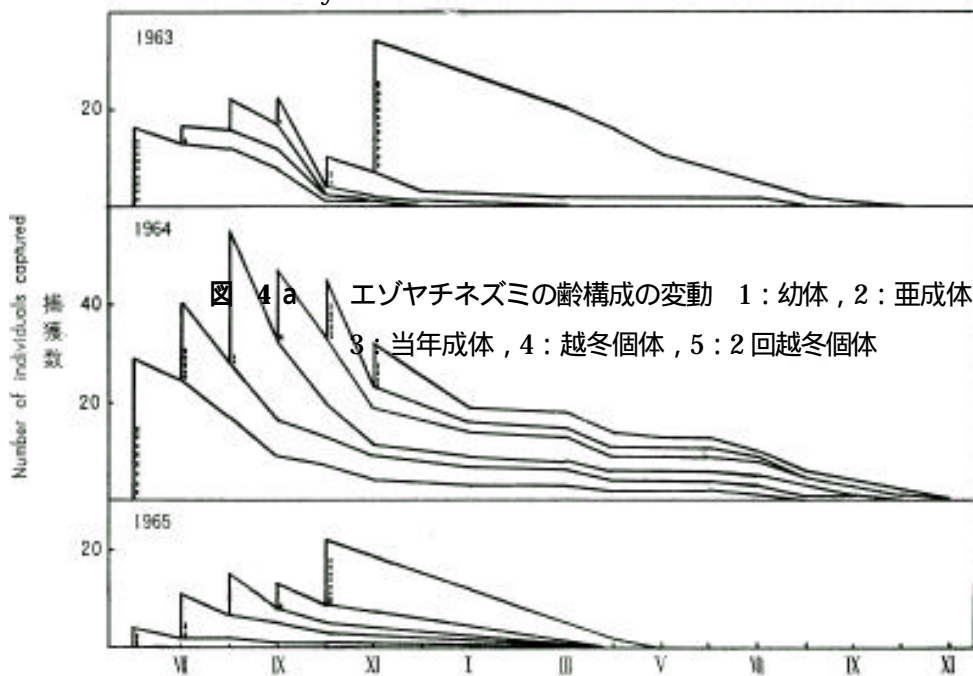
S : 亜成体 , J : 幼体 , ( ) 内は2回越冬個体

Table 3 . Age structures of the populations of small rodents from May1963 to November 1966 . O : overwintered individual , A : adult , S : subadult , J : juvenile . Values in parentheses indicate numbers of individuals which lived more than two years.

	<i>Clethrionomys rufocanus</i>				<i>Apodemus argenteus</i>				<i>Apodemus speciosus</i>			
	O	A	S	J	O	A	S	J	O	A	S	J
1963	2				23							
	7		7		22			9			1	
	7	7	7	1	10	1	4	3	1	1	1	
	5	14	3		12	3	12	8	1	2	1	
	7	17			6	10	12			1		
	6	19			7	15	3	2	1	4		2
	5	20			4	13	2	1		4	4	
	5	22			5	14	2	2		1		6
	3	12	1		1	13				3	1	9
	3	9	1	3	4	21						
1	13	20	1	3	14				2			
1964	18				16(2)							
	22				23(2)				1			
	16				22(3)				4			
	12				26(3)			11	5			1
	12	7	6	1	21(2)	1	15	8	7		1	1
	14	15	8	2	19(2)	13	13	13	8		4	8
	13	26	7	3	19(3)	21	10	2	7	2	10	
	10	28	1		18(3)	30	5	4	7	9	4	
	12	41	2		16(1)	32	5	1	4	12		
	10	41			8(1)	30	1		1	20	2	
	6	40			5	40	4	1	1	19		1
	4	42			9(1)	69	3		1	18	1	
	5	36			8	69				11		
	3	21		7	8(1)	59				4		
1	24	8		7	63				9			
1965	23				17							
	20				20(1)							
	19				28(2)							
	18				28(2)							
	17		1	3	17(2)		2	13	1			
	15	7	2		22(2)	28	6	7	2			
	10	15			17(2)	31	3					
	7	12	1		11	21	2					
5	13		9	9	20							
1966	3				17(7)							
	1				22(4)							
					13(2)		1	2				
	7		1		9(1)	6	4	4				
	4	2	1		5	35		2	4	1		
	3	4			9(2)	38	3	3	2	5	1	
3	3	5		4	27				3			



**Fig .4 a** . Seasonal change in age structures for *Clethrionomys rufocanus* from May 1963 to November 1966 . 1 : juvenile , 2 : subadult , 3 : adult , 4 : overwintered individual , 5 : adult which lived more than two years .



**図 5 a** エゾヤチネズミの当年個体の出現・減少状況  
(破線は幼体・亜成体)

**Fig .5a** . Number of current year's individuals recruiting to the population and their decline for *Clethrionomys rufocanus*. Interrupted lines indicate the numbers of juveniles and subadults.



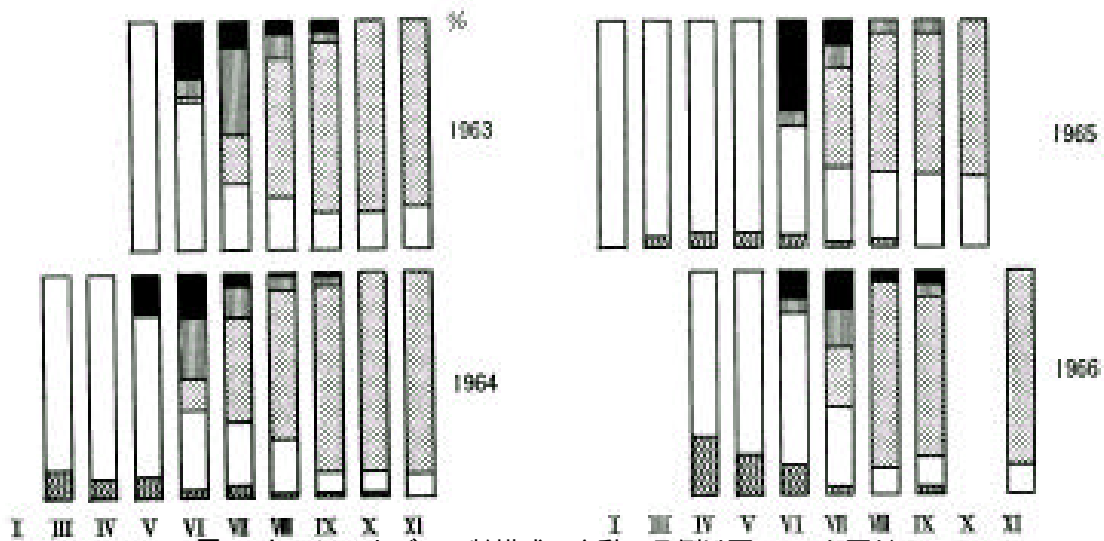


図 4 b ヒメネズミの齡構成の変動 凡例は図 4 a と同じ

Fig .4b . Seasonal change in age structures for *Apodemus argenteus* from May 1963 to November 1966 . Symbols are same as in Fig 4a . .

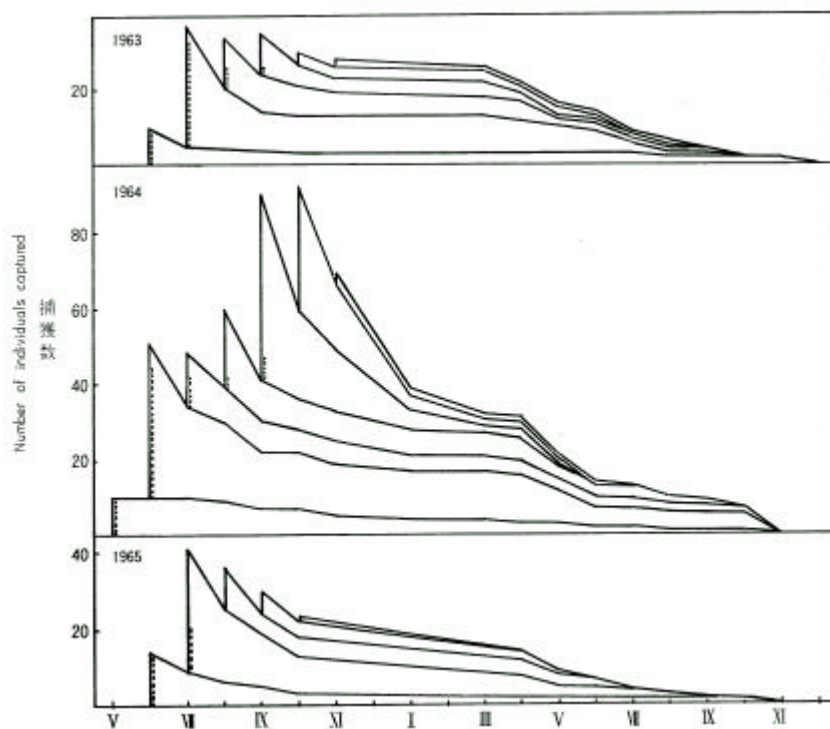


図 5 b ヒメネズミの当年個体の出現・減少状況 凡例は図 5 a と同じ

Fig .5b . Number of current year's individuals recruiting to the population and their decline for *Apodemus argenteus* Interrupted lines indicate the numbers of juveniles and subadults.

ものがあるが、1回目と2回目のネズミとを外形で区別できないので、記号個体であって明らかに2回越冬したもの以外をすべて1回越冬とみなした。したがって調査1年目の1963年には2回越冬個体はいない。

ヒメネズミとエゾヤチネズミの毛がわりは、生後30日目ころから始まり、60日目ころに終わって成体毛となる(藤巻, 1964; 阿部, 1968)。幼体はだいたい生後30日以内、亜成体は生後30~60日目、成体は生後60日以降とすることができる。

このような基準にもとづいて区別した年齢構成を表3に示す。年齢別にそれぞれの生息密度を推定することはむずかしいので、捕獲合計数をそのまま使った。表3から各月のそれぞれの年齢段階の割合(調査が月2回のときはその平均値)を算出し、これを図4に示す。また図5には毎月新しく加わった当年個体の数とそれらの減少状況を示す。ここでは捕れなくなったネズミをすべて死亡したものとみなした。

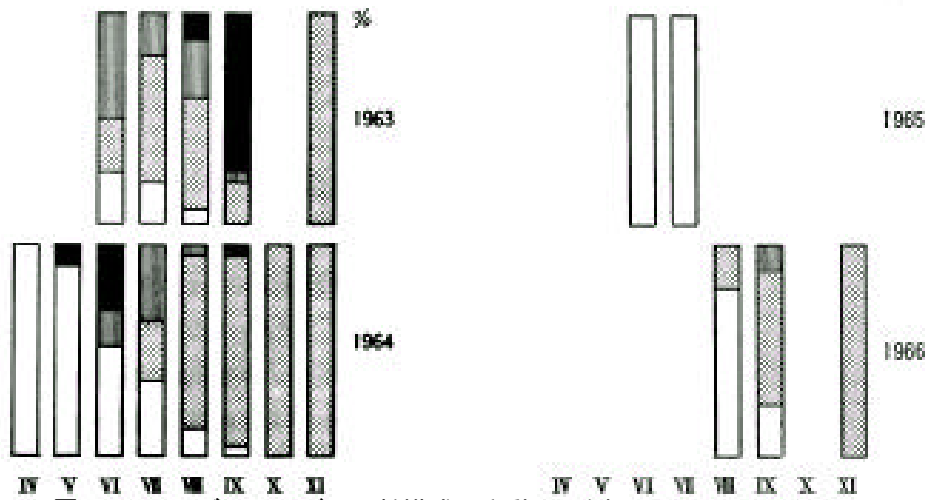


図 4 c エゾアカネズミの年齢構成の変動 凡例は図 4 a と同じ

Fig .4 c . Seasonal change in age structures for *Apodemus speciosus* from May 1963 to November 1966. Symbols are the same as in Fig. 4a.

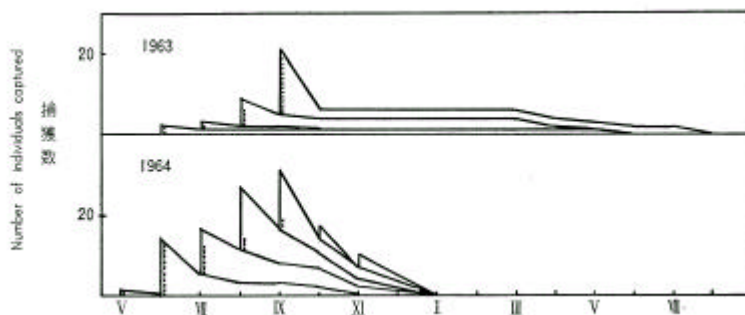


図 5 c エゾアカネズミの当年個体の出現・減少状況 凡例は図 5 a と同じ

Fig .5 c . Number of current year's individuals recruiting to the population and their decline for *Apodemus speciosus*. Interrupted lines indicate the number of juveniles and subadults.

エゾヤチネズミで、密度の変動が年2回のピークをはっきりと示した1963,1965両年についてみると、5月まではすべてが越冬個体で、これらは次第に減り、11月にはほとんどみられなくなった(表3, 図4a)。幼体・亜成体は6月に現われはじめ、これらは8~9月に成体となって個体群の大部分を占めるようになったが、冬までに死亡した(図4a, 5a)。8~9月にも当年のネズミが新しく個体群に加わったが、これらは大部分成体なので(図5a)、春生まれと考えられる。その後10月にはふたたび幼体が現われ、これらが越冬個体群となった。1966年には10月に調査してないが、11月に亜成体が多かったので、前に述べた2年間と同じく10月にも幼体があったとみることができ、個体群構成の変化は同じである。ただ1965,1966両年には、おそくまで越冬個体の割合が高かった。一方高密度になった1964年には他の年と同じように、幼体が6月と10月に現われているが、秋には少なく、越冬個体になったのは主として春生まれのネズミであった(図5a) また幼体がやや早く現われたようである。これは、1964年には当年成体が6月上旬に現われたのに、他の年にはそれが6月下旬以降であったことからうかがえる(表3)。

ヒメネズミは、5月まではすべてが越冬個体でその後次第に減るが、11月になっても全体の10~20%を占めており、2回目の越冬をするものがいた(表3, 図4b)。幼体が現われるのは6月であるが、1964年だけはやや早く5月下旬であった。これらは8~9月に成体となり個体群の大部分を占めるようになって、越冬個体群となった(図4b, 5b)。したがって毎月新しく加わる当年個体は6,7月に多かった。ただ高密度になった1964年には10,11月にも同じように多かったが、これらはほとんど成体で8月以前に生まれたネズミであるから、個体群構成の変化は他の年と同じとみてよいであろう。

エゾアカネズミの生息密度は、1963,1964の両年以外の年では低いいため、春と秋の個体群構成がはっきりしていない。しかし、越冬個体は9~10月までに死亡した(図4c)。また幼体は春と秋に現われたが(1963年には6月に亜成体がいたからその前に幼体がいたと考えてよい)、高密度になった1964年には秋生まれのネズミが少なかった。さらに1963年に生まれたネズミには越冬したものが多かったのに、1964年に生まれたものは大部分冬の間死亡した(図5c)。

## 考 察

まず、表1にあげた推定個体数の評価を行なってみたい。TANAKA(1961)は、わな間隔 $d$ について、 $r/d > 1$ ( $r$ はレンジ長の1/2)の条件を満たせば真の個体数を推定できると述べた。個体数の推定値は、この結論にもとづきわな間隔10mの調査で得た資料から計算したものである。しかし、その後TANAKA(1966)は、エゾヤチネズミでは大発生したときに $r/d > 1$ の条件では過少推定になるため、 $r/d < 2$ の条件が望ましいと述べている。今回はわなを1カ所に1ないし2個おいたが、これらが等間隔におかれたとして、密度の高くなった1964年夏・秋のエゾヤチネズミについて $d$ と $r$ の関係をみると、大部分が $1 < r/d < 2$ となる。ここでTANAKA(1966j)の意見に従うと、エゾヤチネズミについては過少推定しているかもしれない。しかし、エゾヤチネズミの密度は51/ha以下で、ヒメネズミが同時に多くなっているが、TANAKA(1966)が得た260/haよりはるかに低く、過少推定しているとしても、わずかであろう。

ヒメネズミでは1965年4月の密度が、1,3月より高くなっているが、生存胴体の数は4月の力で少ないこと、冬期に繁殖活動がないことからみて、実際には1,3月の密度の方が高かったと考えられる。この原因として、エゾヤチネズミより地上の空間を利用することの多いヒメネズミの行動が、1~3月の積雪によって制限されやすく、捕獲率が下がったことが考えられる。太田ら(1959)も同じことを観察しており、その原因として、

行動が積雪で制限されることのほか、ヒメネズミが特殊な越冬場所をもち集中することをあげている。

また 1963, 1964 の両年にはヒメネズミで、特に死亡があったとは考えられないのに、8月に密度が下がった。この原因として移動が考えられるが、移動があったとしても、調査地はまわりと同じような条件なので、移入・移出は同程度と考えられ、移動による密度の変動は考えられない。また9月に新しく捕れた当年個体の大部分は成体なので、これらは7月以前に生まれており、8月には相当の数のネズミがわなにかかりうる大きさに生長していたはずである。これらのことから考えて、8月に密度が下がったのは、捕獲率が下がったためと思われる。この原因については明らかではない。TANTON (1965) は *Apodermus sylvaticus* について同様のことを報告しており、その原因として、夏の豊富な食物源をあげている。

エゾアカネズミでも、1964年10月に、死亡が他の月より特に多くなかったのに、密度が11月より低かった。これは、11月のネズミがすべて成体であったことからみて、前に述べたヒメネズミの場合のように捕獲率が下がったためであろう。

以上のように今回の調査では、一部分捕獲率が下がったと考えられるときもあったが、これを除くと表1と図1に示した生息密度は実際の状況をよく示していると思われる。

ネズミ類の個体群の季節変動は、これまでエゾヤチネズミについてはよく研究され、明らかにされているが(上田ら, 1966), それ以外のネズミについては、まだ明らかにされていない点が多い。そこで、いままで述べてきた生息密度と個体群構成から、それぞれの種について季節変動の型を模式的にまとめてみた(図6)。

エゾヤチネズミの個体群は、春から夏にかけて越冬個体群に当年個体が新しく加わって大きくなり、夏から秋にかけてやや小さくなる。秋にはそれまでの間に少なくなった越冬個体にかわって、春生まれのネズミが個体群の大部分を占めるようになり、これに秋生まれ個体が加わって数はさらに増える。その後は秋生まれが春生まれと入れかわって越冬個体群となる。このようにエゾヤチネズミの個体群では夏と秋にピークのある季節変動を示す。これまでの研究(上田ら, 1966)によって、エゾヤチネズミでは、夏や冬に繁殖活動がみられることもあるが、一般には春と秋に幼体が現われて、前記のような季節変動がみられることが明らかにされている。この型は北海道で一般的にみられるもので、いわゆる「平年型」ともいうべきものであろう。

これに対し高密度になった1964年の季節変動は、幼体が春と秋に2回現われているので、基本的には他の年と同じであったが、秋生まれのネズミが少なかったため、年1回のピークを示す型であった。桑畑(1962)も、

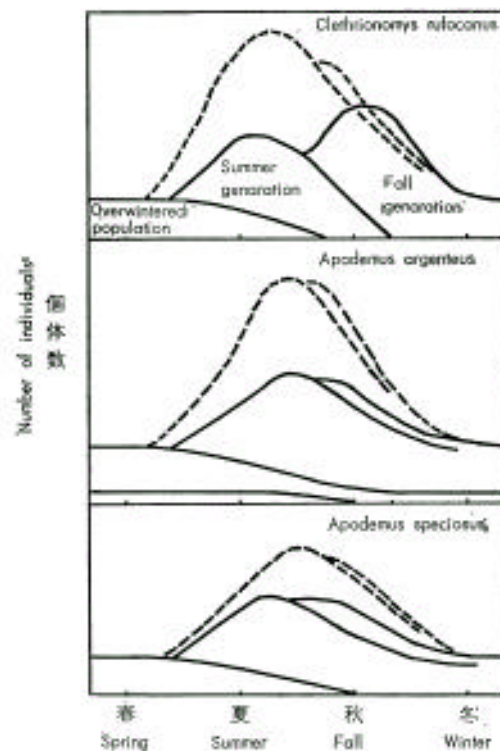


図-6 藻岩山天然林におけるネズミ類個体群の季節変動の模式図

Fig. 6. 実線：平年 破線：高密度年

A diagram summarizing the seasonal trends of populations of three species of small rodents. Solid lines indicate the usual patterns and interrupted lines the patterns in the peak year.

大発生した 1959 年に、秋生まれが少なく、越冬個体は大部分春生まれのネズミであったと述べており、この型は高密度のときにみられるものと考えてよいであろう。エゾヤチネズミと同属のヨーロッパヤチネズミ *Clethrionomys glareolus* では、春に生まれた個体の加入によって数が増えるが、秋生まれは少なく数の増加にあまり影響しないので、エゾヤチネズミのように秋のピークはみられない (GLIWICZ *et al*, 1968)。

ヒメネズミの個体群も、春から夏にかけて越冬個体群に当年個体加わって大きくなる。そして当年個体は秋までに個体群の大部分を占めるようになって、越冬個体群となる。ただ夏に密度が下がることがあったが、前に述べたような理由と個体群構成の変動からみて、季節変動は年 1 回のピークを示すと考えるのが妥当であろう。

いままで、ヒメネズミ個体群の季節変動については、生態分布と関連して簡単にふれられている (桑畑, 1955 など) ほか、太田ら (1959) と木下・前田 (1961) の報告があるだけである。これらの研究では、体長または体重にもとづいた齡区分法により、幼体が 6~9 月に現われること、9~10 月には老齡の成体がほとんどいなくなり、若い成体が多くなることが明らかにされている。また藤巻 (1969) によると、春早く生まれたヒメネズミの一部分は繁殖期の後半に繁殖するが、これから生まれるネズミは越冬個体から生まれるネズミに続いて現われ、その数も少ないので、エゾヤチネズミのように秋のピークはみられない。したがってヒメネズミでは、当年個体が春から夏にかけて現われ、密度が高くなる年 1 回のピークを示す変動が一般的な型であると考えられる。ヒメネズミでは越冬個体の大部分が秋までに死亡するが、2 回目の越冬をするものがあることは注目すべきである。このうちもっとも長く生きたものは、生後 27 ヶ月である。ヒメネズミの寿命について、宮尾ら (1963) は体重組成の変化から長くとも 12 ヶ月、また藤巻 (1966) は臼歯の磨滅状態を基準とした齡構成の解析により 18 ヶ月以内としているが、これらは訂正されなければならない。

エゾアカネズミは 3 種のネズミのうちでもっとも少なく、季節変動が明らかではない年もあった。4 年間のうち比較的多く捕れた 1963, 1964 の両年についてみると、幼体は夏と秋に現われている。しかしその間隔がせまく、秋に数がそれほど多くならないので、密度の変動は夏から秋にかけて増える年 1 回のピークを示している。

エゾアカネズミの季節変動にふれたものは少なく、桑畑 (1955) と太田ら (1959) が秋から冬にかけて捕れること、を報告しているだけである。

結局、個体群の季節変動の型は、当年個体の加入の時期とその量とによって決まり、それぞれの種に特徴的である。このようにしてみると、エゾアカネズミの季節変動の型は、ヒメネズミとエゾヤチネズミの中間の型と考えられる。

一般に、北海道の広葉樹林ではヒメネズミとエゾヤチネズミが多く、エゾアカネズミやミカドネズミは少ない。藻岩山の天然林でも同じで、ここに述べたネズミ類の個体群変動は、北海道の広葉樹林のネズミの変動を代表するものと考えてよいであろう。

藻岩山の天然林では 1956 年以来ネズミ類の調査が行なわれているが、エゾヤチネズミは 1959 年に、ヒメネズミは 1959, 1961 年に高密度になり、この 2 種では明らかな年変動がみられた。一般に、温帯以北では *Microtinae* に属するネズミ類がしばしば大発生することはよく知られている。わが国でもエゾヤチネズミ (太田, 1959), ハタネズミ *Microtus montebelli* (渡辺, 1962), スミスネズミ *Eothenomys amithi* (田中, 1967) の例がある。さらに田中 (1967) は *Murinae* のネズミでもドブネズミ、また局地的にはアカネズミが大発生すると述べている。今回の調査では、ヒメネズミもこれらに劣らず激しい変動をすることがわかった。同属のネズミとしては、前記のアカネズミのほか、ヨーロッパのセスジネズミ *Apodemus agrarius* が大発生することが知られている (ANDRZEJEWSKI and WROCLAWEK, 1961)。

これらの年変動が漸進的におこるといふ考がある。すなわち、太田(1960)によると、ネズミ類の個体群変動も SCHWERDTFEGER のいう漸進大発生(Gradation)の型をとり、大発生はある一つの繁殖期に突然おこるものではなく、その 2~3 回前の繁殖期からその兆候がみられるという。桑畑(1962)は、雄の生殖器の分析により 1959 年の大発生をはさむ 1958~1961 年のエゾヤチネズミ個体群が、この型で変動したとしている。

藻岩山の天然林における 4 年間の観察によると、エゾヤチネズミの変動は、1963 年にいわゆる「平年型」であったが、1964 年に越冬、当年個体とも多く密度は前年より高くなった。1965 年には前年が高密度であったためか越冬個体が多かったが、これらは通常とちがって前年の春生まれで、これらから生まれた当年個体は少なく、翌 1966 年にはさらに少なくなった。これは桑畑(1962)の報告と同じ傾向を示し、漸進大発生の型をとったと考えられる。一方エゾアカネズミは、1964 年のあと急激に減少した。またヒメネズミでは 1964 年につづく 2 年間とも高密度である。したがって、この 2 種については、個体群変動が漸進大発生の型をとったとはいえないであろう。CHITTY and CHITTY(1962) *Microtus agretis* 個体群の 30 年間の観察から、増加期にある個体群のその後の変動は、必ずしも予想できるような一定の傾向をもたないという。このような点から考えると、太田(1960)がすべての動物は漸進大発生の形式で変動するであろうと述べていることをさらに検討すべきである。

この報告では、ネズミ類の個体群変動がそれぞれの種にとって特徴のある型を示すが、いずれも当年個体の増加と減少によっておこることを明らかにした。したがって年変動は、当年個体がどのくらい現われるかによって大きく影響される。しかしその当年個体を生み出す春の越冬個体群の大きさは、年変動にそれほど密接に関連していない。このことと、ヒメネズミとエゾヤチネズミとで、高密度年には当年個体が早く現われることからみると、年変動と密接に関連する個体群の性質として、春の越冬個体群の大きさ以外の性質、たとえば、個体の生長・発育、繁殖活動などが重要であることが示唆される。

## 要 約

ネズミ類の個体群変動の機構を明らかにするため、1963 年 5 月から 1966 年 11 月まで、札幌市藻岩山の広葉樹天然林で記号放逐法によりネズミ類の調査を行なった。ここではそのうち生息密度と個体群構成の季節・年変動についてまとめ、つぎの結果を得た。

1. エゾヤチネズミとヒメネズミの 2 種が多く、エゾアカネズミは少ない。調査地内では、研究の対象としたこれら 3 種のネズミ類のほか、ドブネズミ、オオアシトガリネズミ、エゾトガリネズミ、ジネズミ、シマリスが捕れた。

2. エゾヤチネズミでは、越冬個体が 11 月までに死亡する。夏には春生まれのネズミが現われて数は増えるが、これらは冬までに死亡する。ついで秋生まれが現われ、数はさらに増え、これらが越冬個体となる。したがって季節変動は、密度が夏と秋に高くなる年 2 回のピークを示す。しかし夏までに高密度になった年には、秋生まれが少なく年 1 回のピークであった。

3. ヒメネズミの越冬個体の大部分は、11 月までに死亡するが、少数は 2 回目の越冬をする。当年個体は 5 または 6 月から現われはじめ、これらが増えて密度が高くなるが、秋以後に減り一部分が越冬個体となる。このように季節変動は年 1 回のピークを示す。

4. エゾアカネズミでは、越冬個体が 10 月までに死亡する。夏には当年個体が現われて数が増える。秋にも幼体が現われるが、数はそれほど多にならない。したがって季節変動はエゾヤチネズミとヒメネズミとの中間の型を示す。

これらの年変動が漸進的におこるといふ考えがある。すなわち、太田(1960)によると、ネズミ類の個体群変動も SCHWERDTFEGER のいう漸進大発生(Gradation)の型をとり、大発生はある一つの繁殖期に突然おこるものではなく、その 2~3 回前の繁殖期からその兆候がみられるという。桑畑(1962)は、雄の生殖器の分析により 1959 年の大発生をはさむ 1958~1961 年のエゾヤチネズミ個体群が、この型で変動したとしている。

藻岩山の天然林における 4 年間の観察によると、エゾヤチネズミの変動は、1963 年にいわゆる「平年型」であったが、1964 年に越冬、当年個体とも多く密度は前年より高くなった。1965 年には前年が高密度であったためか越冬個体は多かったが、これらは通常とちがって前年の春生まれで、これらから生まれた当年個体は少なく、翌 1966 年にはさらに少なくなった。これは桑畑(1962)の報告と同じ傾向を示し、漸進大発生の型をとったと考えられる。一方エゾアカネズミは、1964 年のあと急激に減少した。またヒメネズミでは 1964 年につづく 2 年間とも高密度である。したがって、この 2 種については、個体群変動が漸進大発生の型をとったとはいえないであろう。CHITTY and CHITTY(1962) *Microtus agretis* 個体群の 30 年間の観察から、増加期にある個体群のその後の変動は、必ずしも予想できるような一定の傾向をもたないという。このような点から考えると、太田(1960)がすべての動物は漸進大発生形式で変動するであろうと述べていることをさらに検討すべきである。

この報告では、ネズミ類の個体変動がそれぞれの種にとって特徴のある型を示すが、いずれも当年個体の増加と減少によっておこることを明らかにした。したがって年変動は、当年個体がどのくらい現われるかによって大きく影響される。しかしその当年個体を生み出す春の越冬個体群の大きさは、年変動にそれほど密接に関連していない。このことと、ヒメネズミとエゾヤチネズミとで、高密度年には当年個体が早く現われることからみると、年変動と密接に関連する個体群の性質として、春の越冬個体群の大きさ以外の性質、たとえば、個体の生長・発育、繁殖活動であることが示唆される。

## 要 約

ネズミ類の個体群変動の機構を明らかにするため、1963 年 5 月から 1966 年 11 月まで、札幌市藻岩山の広葉樹天然林で記号放逐法によりネズミ類の調査を行なった。ここではそのうち生息密度と個体群構成の季節・年変動についてまとめ、つぎの結果を得た。

1. エゾヤチネズミとヒメネズミの 2 種が多く、エゾアカネズミは少ない。調査地内では、研究の対象としたこれら 3 種のネズミ類のほか、ドブネズミ、オオアシトガリネズミ、エゾトガリネズミ、ジネズミ、シマリスが捕れた。

2. エゾヤチネズミでは、越冬個体が 11 月までに死亡する。夏には春生まれのネズミが現われて数は増えるが、これらは冬までに死亡する。ついで秋生まれが現われ、数はさらに増え、これらが越冬個体となる。したがって季節変動は、密度が夏と秋に高くなる年 2 回のピークを示す。しかし夏までに高密度になった年には、秋生まれが少なく年 1 回のピークであった。

3. ヒメネズミの越冬個体の大部分は、11 月までに死亡するが、少数は 2 回目の越冬をする。当年個体は 5 または 6 月から現われはじめ、これらが増えて密度が高くなるが、秋以後に減り一部分が越冬個体となる。このように季節変動は年 1 回のピークを示す。

4. エゾアカネズミでは、越冬個体が 10 月までに死亡する。夏には当年個体が現われて数が増える。鴛;こも幼体が現われるが、数はそれほど多くなならない。したがって季節変動はエゾヤチネズミとヒメネズミとの中間の型を示す。

5. 3種のネズミ類はいずれも明らかな年変動を示し、このうちエゾヤチネズミは漸進大発生型の型で変動したと考えられる。4年間のうち、1964年には3種とも同様に増えたが、他の年の変動は必ずしも一致しなかった。

6. ヒメネズミとエゾヤチネズミでは、春の越冬個体群の大きさとその年の最高密度との間に一定の関係はみとめられなかった。

## 文 献

- 阿部 永1968 ヤチネズミ2型の生長と发育 1. 外部形質, 体重, 性成熟および行動. 北林試報6: 69 89
- ANDRZEJEWSKI, R. and H. WROCLAEK 1961. Mass occurrence of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) and variations in the number of associated Muridae. *Acta Theriol.* 5: 73 184.
- CHITTY, D. and H. CHITTY 1962. Population trends among the voles at Lake Vyrnwy, 1932-60. *Symposium Theriologicum Brno 1960*, 67-76.
- 藤巻裕蔵 1964 ヒメネズミの生長と发育. 第9回哺乳類研究グループシンポジウム講演要旨 1-3
- 1966 北海道産ヒメネズミの外部形態の年齢変異. 北大農邦文紀要 5: 212-217
- 1969 ヒメネズミの繁殖活動, 哺乳類 4: 74-80
- GILWICZ, J., R. ANDRZEJEWSKI, G. BUJALSKA and K. PETRUSEWICZ 1968. Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). I. Dynamics of cohorts. *Acta Theriol.* 13: 401-413.
- 北海道野鼠研究グループ 1956 北海道における林木鼠害とその防除. 生物科学 生体と環境との相互関係 64-68
- 木下栄次郎 1928 野鼠の森林保護学的研究. 北大農演習林報 5: 1-115
- 木下栄次郎・前田 満 1961 天然林伐採跡の造林地とその周辺における野ネズミの生態に関する研究. 林試研報 127: 61-98
- 桑畑 勤 1955 北海道における野鼠分布に関する研究(8) 野幌トドマツ天然林における生息密度の変動について. 林試研報 79: 71-92.
- 1962 エゾヤチネズミの個体群の変動に関する研究(1) 漸進的大発生の一過程の分析. 林試研報 143: 15-38
- 前田 満 1963 北海道の森林における野ネズミの生態に関する研究 第2報 エゾヤチネズミの出生と死亡について. 林試研報 160: 1-18
- 官尾嶽雄・両角徹郎・両角源美・花村 肇・佐藤信吉・赤羽啓栄・酒井秋男 1963 本州八ヶ岳のネズミおよび食虫類 第2報 亜高山森林帯におけるヒメネズミおよびヤチネズミの性比, 体重組成および繁殖活動. 哺乳類 72: 187-193
- 太田嘉四夫 1959 北海道の鼠害. 応動昆第3回シンポジウム記録 21-23
- 1960 野鼠の発生予察のために. 北方林業 12: 327-330
- 太田嘉四夫・高津昭三・阿部 永 1959 札幌市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. 北大農邦文紀要 3: 49-69
- 田中 亮 1959 捕獲合計が野鼠棲息数推定の目安になりえるか. 野ねずみ 33: 1-3
- TANAKA, R. 1961. A field study of effect of trap spacing upon estimates of ranges and populations in small mammals by means of a latin square arrangement of quadrats. *Bull. Kochi Women's Univ.*, Ser. Nat. Sci. 9: 8-16.
- 1966. A possible discrepancy between the exposed and the whole population depending on range size and trap spacing in vole populations. *Res. Popul. Eco.* 8: 93-101.
- 田中 亮 1967 ネズミの生態. 169p. 古今書院
- TANTON, M. T., 1965. Problems of live trapping and population estimation for the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* (L.). *J. Anim. Ecol.* 34: 1-22.
- 上田明一・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 1966 エゾヤチネズミ研究史. 林試研報 191: 1-100



渡辺菊治 1962 作物保護学的見地より見た鼠の分類および生態に関する研究 . 宮城農試報 31 : 1 106  
ZIPPIN , C . 1956 . An evaluation of the removal method of estimating animal populations . Biometrics  
12 : 163 189 ,

### Summary

Small-mammal populations in the deciduous forest of Moiwayama , Sapporo were studied by capture-recapture methods from May 1963 to November 1966 . In the study area there was a continuous snow cover from late December to late April . Within each trapping period traps were prebaited for one day at the beginning of trapping and set in a 10 m grid on the plot of about one hectare for three days . From trapping data the maximum likelihood estimate of the population size was obtained by using the method described by Zippin (1956).

*Clethrionomys rufocanus bodfordiae* , *Apodemus argenteus* and *Apodemus speciosus ainu* were the principal species . Generalizations concerning seasonal population trends for these small rodents were shown in Fig . 6 . Other species that were trapped occasionally included *Rattus norvegicus* , *Sorex unguiculatus* , *Sorex caecutiens saevus* , *Crocidura disinezumi* and *Tamias sibiricus*

In spring the *Clethrionomys rufocanus* population was low and consisted of overwintered individuals , which disappeared by November . The number increased usually to a low summer peak as a result of juveniles born in spring being recruited to the population , then declined slightly . The second litter was recruited into the population , producing the high peak for the year in November , after which the number declined again . Spring population arose from juveniles of the previous fall . In 1964 , the peak year , the customary fall increase was smaller than usual , so the population had a single summer peak and individuals born in the spring composed the spring population in 1965 .

*Apodemus argenteus* were the most numerous mammal . By April the population was composed entirely of overwintered mice . Their proportion declined to about 10% in November , but a few of them lived more than two years . The young mice born in spring were recruited to the population , making up the large portion of the summer population , therefore the number reached the peak for the year between July and September , then declined . This seasonal pattern of number appeared in each year , although the peak numbers for the year varied from year to year .

The *Apodemus speciosus* population composed of overwintered mice in spring . The number increased from few or none in spring to the low peak between July and November , although the juveniles were recruited to the population in the spring and fall . Seasonal trends of the *A. speciosus* population are considered to be intermediate between seasonal cycles for *A. argenteus* and those for *C. rufocanus*

These seasonal patterns of numbers in the study area would appear to represent the typical population trend for each species in deciduous forests in Hokkaido .

Annual population densities per hectare varied from 21 in 1965 to 51 in 1964 for *C. rufocanus* , 30 in 1963 to 82 in 1964 for *A. argenteus* , and 2 in 1965 to 22 in 1964 for *A. speciosus* . Thus , the population trends were parallel in three species *Apodemus* and *Clethrionomys* during 1963 and 1964 , whereas no parallel fluctuation of the populations occurred in other years .

There was no relation between the number in spring and the peak number for the year in the *A. argenteus* and *C. rufocanus* populations ,