

エゾユキウサギの個体群動態に関する研究 (第1報)

年 齢 組 成 と 生 命 表

柴 田 義 春⁽¹⁾・山 本 時 夫⁽²⁾

Yoshiharu SHIBATA and Tokio YAMAMOTO : A Study on the Population
Dynamics of *Lepus timidus ainu* BARRETT-HAMILTON (I)
—Age distributions and life table—

要 旨：下顎骨膜帯に毎冬形成される年層の数によって、エゾユキウサギの年齢を査定し、年齢組成を検討した。自然個体群 (560 例) の年齢組成は、1 年未満の新生個体に著しく偏っており (68 %), 最高年齢は、年齢中央値で 3.75 年, 平均年齢は 1.14 年であり、雌雄の平均年齢に有意差はみとめられなかった。また、データによる平均残存率は 32%, 平均死亡率は 68% と推定され、生存数は死亡数を大きく下まわっており、自然個体群の動態は、新生個体数の多寡によって大きく左右されることが推察された。

つぎに、自然個体群と実験室個体群 (123 例) の生命表によって両者の生存を比較すると、出生から繁殖年齢 (生後 1 年くらい) に達するまでの死亡率は、両者同率で、それぞれ約 80% の個体を失うことが推察された。しかし、残り 20% のその後の生存では著しい相異がみられ、実験室個体群の後繁殖年齢 (生後 7 年以上) まで生存するのに対し、自然個体群では、繁殖年齢の中期 (生後 4 年以下) までが、生存の限界とみられた。また、生命表による、自然個体群のいわゆる生態的寿命 0.83 年に対し、実験室個体群のいわゆる生理的寿命は、1.11 年であった。

I ま え が き

動物の年齢組成を知ることは、個体群動態を研究する上で極めて重要であり、その基礎となるべき年齢測定は正確であることが望ましい。これについて近年、下顎骨膜帯に形成される年層の検鏡により、年齢を測定する方法が研究され、多くの小型哺乳動物に適用できることが明らかになってきた³⁾。

この年層は、冬期の生長遅滞による緻密な薄板状骨組織の部分で、いわゆる年輪に相当するものである。これを、接合線 (adhesion lines) と称する人もいる⁴⁾。これは、骨断面の脱灰、染色により色素によく反応し、識別しやすいことから、絶対年齢を知る上で、最も有効な方法とされている。

これまでに筆者ら⁵⁾は、飼育によって年齢の確定されたエゾユキウサギ *Lepus timidus ainu* BARRETT-HAMILTON に同法を適用し、年齢の照合を試みているが、これらの実験をもとに、本種の自然個体群*の年齢を調べ、その年齢組成を検討し、生命表の作成を試みた。

II 材 料 と 方 法

1. 材 料

1963~1978 年にわたり、北海道内 9 地域 (札幌営林署野幌および花畔、振内営林署仁世宇、岩見沢営

1979 年 1 月 16 日受理

保 護—23 For. Prot.—23

(1) 北海道支場

(2) 前 北海道支場

* 自然条件の下で生息している野生のノウサギという意味で、この場合、特定のある地域の自然集団ということを示さない。

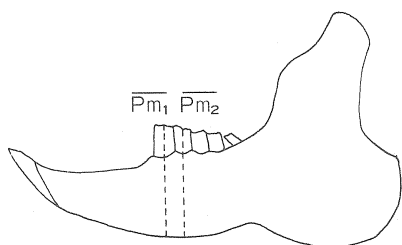


Fig. 1 下顎骨の切断部分

Portion to be cut off in the mandible bone of *Lepus timidus ainu*.

第 1 前臼歯 ($\overline{Pm_1}$) と第 2 前臼歯 ($\overline{Pm_2}$) 部分の骨を切断し、 $\overline{Pm_2}$ 側を検鏡面とする。Portions under premolar 1 ($\overline{Pm_1}$) and 2 ($\overline{Pm_2}$) were cut off along dotted lines, and a section of $\overline{Pm_2}$ was examined with the microscope.

林署馬追山，中標津営林署虹別，清水営林署御影，天塩営林署豊富，札幌市有林西山，俱知安林務署ニセコ）から収集・保存されたエゾユキウサギ 560 個体の下顎骨標本を使用した。

これらの捕獲は，ワナと射殺によっておこなわれ，その大部分は，3 月に捕獲されたものである。

2. 顕微鏡標本の作成

骨の検鏡標本の作成方法として，ここでは，最も簡便と考えられる樹脂包埋による表面研磨法によった。

(1) 前 処 理

解体剥皮された頭骨を，ごくうすい水酸化ナトリウム液で煮沸し，筋肉脂肪をとり，過酸化水素水 4 倍液で漂白した。

標本切片は，骨を乾燥，抜歯した後，Fig. 1 に示すように第 1 前臼歯 ($\overline{Pm_1}$) および第 2 前臼歯 ($\overline{Pm_2}$) 部分の骨を歯科用丸鋸で厚さ 3 mm 程度に切りとり，検鏡面 ($\overline{Pm_2}$ 側) を下に向け，ポリエステル樹脂（リゴラック）で包埋した。

(2) 研 磨

つぎに，回転研磨機により検鏡面の骨が露出する程度に荒研ぎした上（研磨乾紙 No. 320 使用），中研ぎを経て（耐水研磨紙 No. 800～1,000 使用），最後に，研磨布を用い，粒度 0.06μ のアルミナ仕上げによった。

この際，骨切片の裏面を研磨する必要はない。

(3) 染 色

染色の前処理として，骨面を 5% 硝酸液で 8～10 分間脱灰し，15 分間水洗した。さらに 5% 硫酸ナトリウム液で 10 分間中和し，30 分間水洗した。

染色は，MAYER のヘマトキシリン⁹⁾を用い，濃染（10～13 分間）した後，長時間水洗した。

また，標本の保存および検鏡には，エチルアルコールで希釈したグリセリン液（1：2）を使用した。

3. 年 齢 測 定 法

年齢測定は，年層の数を基準としておこない，年層の検鏡には，低倍率（30 倍）の反射光による双眼顕微鏡を使用した。また，検鏡の部位は，舌側（口腔の内側）に面した骨壁の中央部分を対象とした。

ここで，飼育により年齢の確定されているエゾユキウサギの標本によって，年層の形成状態を Fig. 2～5 に示す。

Fig. 2 は，1966 年 6 月 22 日出生，同年 12 月 7 日死亡雄（5.6 か月齢）の若い個体であり，年層は未形成である。これに対して Fig. 3 は，1961 年 6 月 10 日出生，1963 年 2 月 16 日死亡雄（1 年 8 か月齢）で，1 冬を経過し 2 冬目に死亡したものであり，年層，1 をみとめることができる。また Fig. 4 は，1961 年 6 月 15 日出生，1964 年 2 月 7 日死亡雄（2 年 8 か月齢）で，生涯 2 冬を経過し 3 冬目に死亡したものであり，年層，2 がみとめられ，さらに Fig. 5 は，1966 年 6 月 22 日出生，1974 年 4 月 8 日死亡雌（7 年 9 か月齢）で，同様，冬を経過した回数に応じ，年層，7 をよみとめることができる。



Fig. 2 エゾユキウサギ 5.6 か月齢の雄
Section of mandible bone of *Lepus timidus*
ainu. Male, 5.6 months old (1961. 6. 22~
1961. 12. 7).

年層の形成はみられない。
Any annual layer is not yet formed.

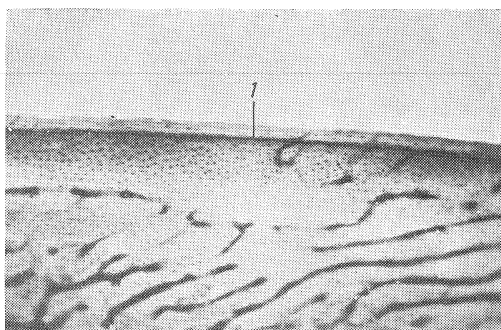


Fig. 3 エゾユキウサギ 1 年 8 か月齢の雄
Section of mandible bone of *Lepus timidus*
ainu. Male, 1 year 8 months old (1961. 6.
10~1963. 2. 16).

年層 1 をみる。
The annual layer is 1.

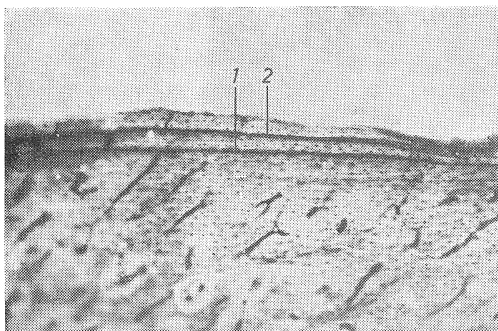


Fig. 4 エゾユキウサギ 2 年 8 か月齢の雄
Section of mandible bone of *Lepus timidus*
ainu. Male, 2 years and 8 months old
(1961. 6. 15~1964. 2. 7).

年層 2 をみる。
The annual layers are 2.

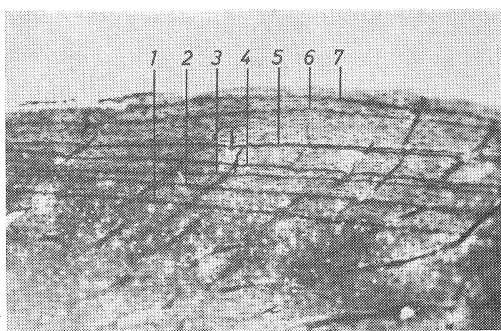


Fig. 5 エゾユキウサギ 7 年 9 か月齢の雌
Section of mandible bone of *Lepus timidus*
ainu. Female, 7 years and 9 months old
(1966. 6. 22~1974. 4. 8).

年層 7 をみる。
The annual layers lines are 7.

以上に示すように、年層は冬を経過するごとに形成されることから、年齢査定は、かなり正確を期することができる。

なお、年齢査定にあたり、ここでは、年層、零の年齢中央値を 0.75 年とした。すなわち、飼育実験による本種の繁殖期は、4~8 月におよぶことから、標本採集時期を 3 月としたとき、その時点での産子の月齢は 7~11 か月齢となり、その平均値は 9 か月齢、つまり 0.75 年となる。これを便宜的に、1 年以下のものの年齢中央値とした。

以下、年齢区分は、経年にしたがって、1 年ずつ加算した。

III 結果と考察

1. 年齢組成と平均年齢

Table 1 は、560 個体による年齢の測定結果を地域別に示したものである。ただし、野幌、西山および

Table 1. エゾユキウサギの年齢組成と平均年齢
Age distribution and the average age of *Lepus timidus ainu*

年 齢 Age (Year)	年 齢 中 央 値 Median of age class					計 (<i>n</i>) Total	平 均 Mean	標準偏差 (σ) Standard deviation	信頼係数 ($\pm 2\sigma/\sqrt{n}$) Confidence coefficient	捕 獲 年 Capture year
	0.75	1.75	2.75	3.75	4.75					
場 所 Locality										
Nopporo	121	57	17	2	0	197	1.24	0.70	± 0.10	1963~1977
Nishiyama	92	22	5	0	0	119	1.02	0.53	± 0.10	1963~1967
Niseu	22	14	3	0	0	39	1.26	0.64	—	1965~1966
Niseko	3	0	2	0	0	5	1.55	—	—	1966
Umaoiyama	4	9	0	0	0	13	1.44	—	—	1976
Bannaguro	27	3	1	0	0	31	0.91	0.45	—	1976
Nijibetsu	21	13	3	0	0	37	1.26	0.65	—	1976
Toyotomi	89	22	3	0	0	114	1.00	0.49	± 0.09	1978
Mikage	3	2	0	0	0	5	1.15	—	—	1978
総 計 Sum total	382	142	34	2	0	560	1.14	0.62	± 0.05	
ar^i 分布による 理論値 Value by the distribution of ar^i	403	113	32	9	3	560	1.14			

Table 2. エゾユキウサギの雌雄の年齢組成と平均年齢
Age distribution and the average age of both sexes of *Lepus timidus ainu*

年 齢 Age (Year)	年 齢 中 央 値 Median of age class				計 (<i>n</i>) Total	平 均 Mean	標準偏差 (σ) Standard deviation	信頼係数 ($\pm 2\sigma/\sqrt{n}$) Confidence coefficient
	0.75	1.75	2.75	3.75				
性 別 Sex								
雄 Male	178	57	12	1	248	1.09	0.59	± 0.07
雌 Female	153	67	18	1	239	1.19	0.65	± 0.08
総 計 Sum total	331	124	30	2	487	1.14	0.62	± 0.06

仁世字については、経年のものを累計して表示した。

これによると、3月における自然個体群の年齢組成は、全体として、1年未満の新生個体に著しく偏っていることがみとめられ、また、加齢につれて、いずれの地域も生存数は急減を示し、生存の最高年齢は、年齢中央値で3.75年であった。しかし、全個体数に対するその割合は0.3%と極めて少なく、したがって、平均年齢も1.14年という低い年齢値を示した。

つぎに、これらの平均生存率を1年ずらしのデータに基づく比推定によって計算してみると $(142+34+2)/(382+142+34) \div 32\%$ 、したがって、平均死亡率は68%となり、生存数は、死亡数を大きく下まわっていることが推察された。

一方、総個体数に対する1年未満の新生個体数の比率は $382/560 = 68\%$ となり、2年以上の個体比率は32%となり、両者を比較して、1年未満の占める割合が高いことから、自然個体群の動態は、これら新生個体数の多寡によって、大きく左右されることが推察された。

こうした、エゾユキウサギ自然個体群にみられる年齢組成の特徴は、筆者らの測定による新潟のトウホクノウサギ *Lepus brachyurus angustidens* HOLLISTER の例にもみられるものであり²⁾、ノウサギの個体数管理の立場に立つとき、十分考慮しなければならない問題²⁾となる。

なお参考のため、560個体中、性別の判明した個体を抽出すると Table 2 に示すようになり、平均年齢では雌は若干高いようにみられたが、危険率 0.05 の有意水準で χ^2 検定をした場合、 $\chi_0^2=3.66 < 5.99 = \chi^2(2, 0.05)$ で、雌雄の平均年齢には、有意の差はみとめられなかった。

2. 生 命 表

自然個体群と実験室個体群の生存のちがいを、生命表によって、大まかに比較した。

Table 3 に生命表を、Fig. 6 に、それらの生存曲線を示す。

自然個体群の生命表は、Table 1 の総計 560 個体の年齢組成にもとづいて作成された¹⁾。この作成にあたっては、前年に死亡した成体にかわり、現在の 1 年未満の若い個体が補充され、均衡を示す、安定人口を仮定し、データの 1 年未満の生存数の基となる最初の出生数は、つぎの推定によって求めた。

いま、ここに得られたデータにもとづいて ar^i 型の分布²⁾をあてはめてみると、Table 1 の最下段のようになる。このあてはめは、分布型による平均値は理論的に $0.75 + \frac{r}{1-r}$ と計算されるので、データによる平均値が 1.14 であることから $r=0.28$ 、つまり残存率が 0.28 と推定される。1 年未満の個体比率 a は

Table 3. エゾユキウサギの生命表

Life table of *Lepus timidus ainu*

年 齢 (X) Age (Year)	標 本 数 (n) Number sample	生 存 数 (lx) Number surviving	死 亡 数 (dx) Number dying	死 亡 率 (qx) Mortality rate	生 存 率 (px) Surviving rate	平 均 余 命 (ex) Mean expectation of life
自 然 個 体 群 Natural population						
0 ~ 1	1,680*	1,000	773	0.773	0.227	0.83
1 ~ 2	382	227	142	0.626	0.374	0.97
2 ~ 3	142	85	65	0.765	0.235	0.75
3 ~ 4	34	20	19	0.950	0.050	0.55
4 ~ 5	2	1	1	1.000	0	0.50
5 ~	0					
実 験 室 個 体 群 Laboratory population						
0 ~ 1	96	1,000	780	0.780	0.220	1.11
1 ~ 2	8	220	65	0.295	0.705	2.27
2 ~ 3	4	155	33	0.213	0.787	2.02
3 ~ 4	8	122	65	0.533	0.467	1.43
4 ~ 5	4	57	33	0.579	0.421	1.48
5 ~ 6	1	24	8	0.333	0.667	1.83
6 ~ 7	0	16	0	0	1.000	1.50
7 ~ 8	2	16	16	1.000	0	0.50
8 ~	0					

* Calculated from the age distribution of the natural population (Table 1), on the basis of condition that a 1:1 sex ratio, 3 litters per year, and 2 youngs per litter.

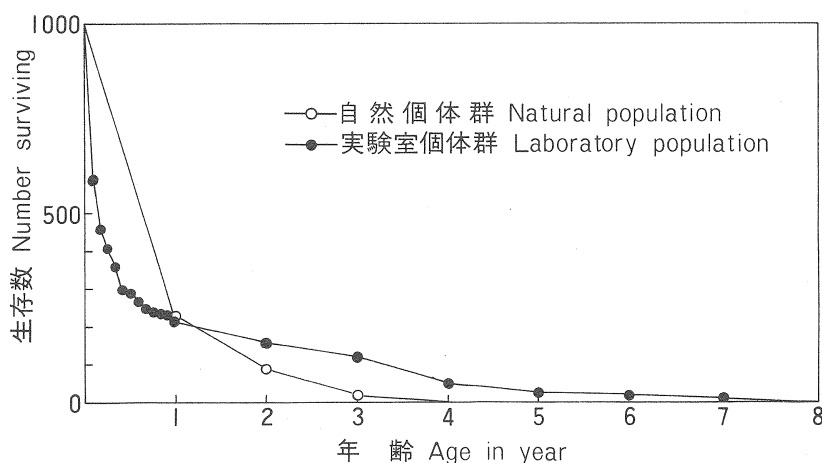


Fig. 6 エゾユキウサギの生存曲線
Survival curves of *Lepus timidus ainu*.

0.72 と推定される。傾向的にはかなりよい一致とみられるが、1.75 年のところと高年齢層における差が大きく、 ar^t 型分布の方が現実のデータよりながく尾を引いていることがわかる (χ^2 検定を行ってみると自由度 3 で $\chi^2=11.06$ 、あてはまりはよいといえないが、1 年未満とそれ以外という 2 分割にして計算してみると、自由度 1 で $\chi^2=1.88$ となり、許容できる範囲となる。この、裾の部分のあてはまりの悪さは、高年齢者の生存率が低年齢者のそれと同じではなく、より一層低いものであることが示唆されるが、これについては、データをふやし、モデルを精密化する必要がある²⁾。

こうして計算された 1 年未満の 403 という個体数とデータの 382 とはかなり近いと見られる。つまり、データにもとづく補充率は $382/560=0.68$ 、理論式によれば $a=0.72$ で近い。

つぎに、安定人口の林の理論式²⁾によれば、

$$\alpha\beta=2(1-r)$$

β は出生された仔が 1 年未満になるまでの生存率

となる。データによれば $r=0.28$ から

$$\alpha\beta=1.44$$

となる。現在の個体総数を n 、性比を 1:1 とし、1 雌の年間平均産仔数を α とすると、出生数は $\frac{n}{2}\alpha$ となる。本種の 1 雌あたり産仔数は、放し飼いによる繁殖実験⁶⁾ から 1 回に平均 2 匹、出産回数 3 回がみとめられることにより、 $\alpha=6$ としたとき、その出生数は $560/2 \times 6=1,680$ となる。

$\alpha=6$ であるから $\beta=1.44/6=0.24$ となる。これは仔が 1 年未満になるまでの生存率である。

一方、データによれば $382/1,680=0.23$ であって、上述の理論的検討のものとはほぼ同じ数字がかえられていることがわかる。

以上の検討により、分布の形として自然である ar^t 型分布による推論とデータとが、パラメータに関して、かなりよい一致がえられていることがわかったので、データにもとづいて生命表を作成することは、さしあたり無理のないことと考えた。

生命表は、推定出生数を 1,000 とし初項の生存数 l_x におき、次項以下の各項 (データにもとづく各

年齢)の生存数は、推定出生数の1,000分率で示した。このとき、死亡数 d_x は各年齢間の生存数の差となる。

これによって計算される出生から1年未満に達するまでの死亡率 q^{x_1} は0.773と見積られ、生存率 p^{x_1} は、 $1-0.773=0.227$ となる。つまり0.227は、産仔数 α の1年未満に達するまでの生存率である。

つぎに、実験室個体群の生命表は、1964~1976年の飼育中に死亡した123個体の死亡時年齢によって作成された⁸⁾。これらの個体の大部分は室内繁殖によってえられ、他の若干についても、出生月の確認された幼体の捕獲個体を飼育したものである。この生命表の計算は、通例の方法によった。

さて、生命表と生存曲線によると、出生から1年未満に達するまでの死亡率は両者ともに極めて高く、この期間に、出生の約80%の個体を失うことが推察された。

ノウサギの生活史のなかで、最も死亡の多いこの期間の死亡原因を、実験個体の観察によって示すと、下痢症状によるもの82%、明らかにToxoplasma病と診断されたもの9%、親の嚙殺によるもの5%、また親の授乳を欠くもの4%となっており、自然個体群では、これに加え、さらに他の動物による捕食などが考えられよう。

しかし、この危機を過ぎてからの、残り20%の生存には、両者で、著しい相異がみられる。

筆者らの飼育実験によると、エゾユキウサギの新生仔が、生後から繁殖に参加するまでの、いわゆる前繁殖年齢は出生から翌春までの期間で、繁殖年齢は、それ以後、最高6年まで定められる。その後は、繁殖能力を失い、いわゆる後繁殖年齢となって余命をおくる生活が、しばしばみられる(柴田、未発表)。

しかし、自然個体群では、後繁殖年齢まで生存するものはこれらのデータからみられなく、せいぜい生きながらえても、繁殖年齢の中期が限界のようである。したがって、それらの示す生涯の死亡割合も、実験室個体群と比べて極めて対照的となる。

また、生命表による平均寿命は、自然個体群の、いわゆる生態的寿命0.83年に対して、実験室個体群の、いわゆる生理的寿命は1.11年であった。

IV お わ り に

個体群動態を予測するには、各年齢の生存率を知ることが必要である。

ここで、現在の個体総数を N とし(N の推定はINTGEP法¹⁰⁾によって可能である)、その中から N' を捕獲したとすると、残りの個体数は $N-N'=n$ となり、 n の年齢組成(0.75年: n_1 , 1.75年: n_2 , ...)は N' からの比例によって知ることができる。また、ここでも性比を1:1としたとき、次年の生存数 n' は

$$n' = \frac{n}{2} \alpha p^{x_1} + n_1 p^{x_2} + n_2 p^{x_3} + n_3 p^{x_4}$$

によって推定されよう。

いま仮に、Table 3の自然個体群の各年齢の生存率 p^x を用い、また、 $\alpha=6$ とすると、

$$n' = \frac{n}{2} 1.362 + 0.374 n_1 + 0.235 n_2 + 0.05 n_3$$

となる。

これにより、 n' の各年齢の生存数も見積られることになるから、その平均年齢も推定がつく。もし、平均年齢が $n > n'$ であれば、 n' の1年未満の個体比率の増加が予想される。

しかし、これらの生存率については、今後のデータの蓄積によって検討されなければならないと、とくに、生息環境を異にする地域間の検討が必要である。

なお、ノウサギの移入、移出をふくむ、個体数動態予測に関しては、別に林 (1976)²⁾ の理論モデルがある。

この小文では、それらの予測過程として、ノウサギの年齢査定法についてふれ、あわせて、収集された材料をもとに、自然個体群の年齢とその組成の特徴について述べた。

本稿を草するにあたり、多大の援助を賜った統計数理研究所 林 知巳夫博士はじめ林試北海道支場 樋口輔三郎博士、標本作成について懇切なる助言をよせられた北大歯学部 大森司紀之氏、八谷 昇氏、科学警察研究所 丹羽羽徹吉氏、瀬田季茂氏に深く感謝の意を表すると共に、標本材料の収集に協力いただいた関係諸氏に謝意を表する。

引用文献

- 1) DEEVEY, E. S. : Life tables for natural populations of animals. Osborn Zoological Laboratory, Yale University. Reproduced with permission from The Quality Review of Biology, 22 : 283~314, 1947 in the following : HAZEN, W. E. : Reading in population and community ecology 47~51, 1964. Saunders Co. Philadelphia and London, (1964)
- 2) 林 知巳夫 : ノウサギの個体数動態と年齢分布, 生理生態, **17**, 203~209, (1976)
- 3) KLEVEZAL, G. E. and KLEINENBERG, S. E. : Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones. Translated from Russian-Israel program for Scientific Translations Jerusalem (1969). (Opredelenie vozrasta mlekopitayushchikh sloistym strukturam zubov i kosti, Izdatel'stve "Nauka", Moskva, (1967)
- 4) G. A. クレウェザール : 哺乳動物の骨の年輪形成と生長速度との関連について, 一般生物学雑誌, **33**, 166~175, 1972 (ソビエト連邦科学アカデミー, 発生生物学研究所, モスコ), 浜田啓吉・小林新二郎 (訳), 硬組織形成機構研究グループ会報, **9**, (1973)
- 5) OHTAISHI, N., HACHIYA, N. and SHIBATA, Y. : Age determination of the hare from annual layers in the mandibula bone. Acta Theriol., **21**, 168~171, (1976)
- 6) 柴田義春・山本時夫 : エゾノウサギの妊娠期間と繁殖回数, 84 回日林講, 317~319, (1973)
- 7) ——— : 野生の動物 ノウサギの年齢, 数理科学, **151**, 56~59, (1976)
- 8) ——— : エゾノウサギの生命表, 第9回野兎研講演, (1976)
- 9) 田中克己・浜 清 : 顕微鏡標本の作り方, 裳華房, p. 143, (1972)
- 10) 野兎研究会 : ノウサギ生息数調査法と被害調査法, 日林協, 5~36, (1974)

A Study on the Population Dynamics of *Lepus timidus ainu*

BARRETT-HAMILTON (I)

—Age distributions and life table—

Yoshiharu SHIBATA⁽¹⁾ and Tokio YAMAMOTO⁽²⁾

Summary

In the studies of a population, as age distribution is one of the most important factors, the estimation of ages should be as accurate as possible.

We estimated the ages of 560 individuals of *Lepus timidus ainu* in Hokkaido, by the method described by KLEVEZAL and KLEINENBERG (1967) of counting the number of annual layers which formed in the periosteal zone of the mandible.

As a result of the present work it was clarified that in the age distribution of a natural population, there was a remarkable bias toward young animals. The maximum age was 3.75 years in terms of the median of the age group, and the average age of the population was 1.14 years. No significant difference between the average ages of both sexes recognized by the χ square test.

Considering the fact that the average survival rate was 32%, while the average mortality was 68%, it may be said in summary that the dynamics of a natural population tend to be remarkably affected by the number of new born offspring.

Next, we compared the survival rate of the natural population (560 hares) against the laboratory population (123 hares) according to the life tables made from both populations respectively, and it was clarified that the two populations equally lost about 80% of their number in the period from birth to reproductive age.

However, a remarkable difference between surviving groups of the natural and laboratory populations was seen, namely, the survivors of the latter remained alive until post-reproductive age, which is more than 7 years old or thereabout, while the survivors of the former lived to the middle of reproductive age, that is, to less than 4 years old, which appeared to be the limit of their life-span.

The ecological life-span of the natural population in the life table (Table 3) was 0.83 years, while the physiological life-span of the laboratory population was 1.11 years.

Received January 16, 1979

(1) Hokkaido Branch Station

(2) Former : Hokkaido Branch Station