

秋吉台におけるテングコウモリとキクガシラコウモリの
生態学的研究

**Ecological Studies of the Hilgendorf's tube-nosed bat, *Murina
hilgendorfi*, and the greater horseshoe bat, *Rhinolophus
ferrumequinum*, in the Akiyoshi-dai Plateau, Yamaguchi
Prefecture, Japan**

石田 麻里
Mari Ishida

山口大学大学院理工学研究科自然科学基盤系専攻

**Natural Sciences and Mathematics, Graduate School of Science
and Engineering, Yamaguchi University**

要旨

秋吉台は国内最大の石灰岩地域であり、多数の洞窟は 6 種の洞窟性コウモリに生息場所を与えている。コウモリの多様性が、本地域の動物相、植物相、および地質学的特徴といった自然環境とどのように密接に関係しているかを解明するためには、まず各種コウモリの生態学的特徴である個体群動態、寿命、食餌嗜好性、採餌行動および音声の特徴の地域変異を明らかにする必要がある。本研究では、テングコウモリの個体群動態、洞窟外のねぐらと夜間活動、キクガシラコウモリのナイトルーストの利用と食餌昆虫、およびこれら 2 種の成長と音声発達に着目し、調査をおこなった。

テングコウモリの個体群動態の調査においては、2002 年から 2011 年までの 9 年を越える調査をおこない、492 頭のテングコウモリを 6 か所の調査洞窟で標識した。その結果、洞窟で確認されるテングコウモリの個体数は、冬期に増加し始め、4 月に最大数に達し、5 月に急減することが判明した。このような個体群動態の年間変動は、ほかの洞窟性コウモリとは異なっており、テングコウモリの春交尾あるいは多回交尾の可能性を示唆している。本種の最長生存期間は、テングコウモリのオスで 5 年以上であるのに対し、メスでは 7 年 11 カ月であった。これらは本種の寿命に関する初めての記録である。さらに、2007 年 2 月から 5 月までの 3 洞窟における 6 回の再捕獲記録にもとづく個体群サイズを Jolly-Seber 法で推定したところ、2 月から 4 月上旬までは 70 頭から 100 頭と推定され、移入個体数はおよそ 2~3 週間ごとに約 22 頭と推定された。秋吉台に生息する 6 種のコウモリのうち、本種の個体数は最少とされていたが、個体数推定の結果は、本種が 2 番目に少ないとされていたノレンコウモリより多い可能性があることを示唆している。

2006 年および 2007 年には、樹木の枝および人家がテングコウモリのねぐらとして利用されていることを発見した。洞窟以外でのテングコウモリのねぐらの確認は本報告が初めてである。また、広葉樹林内を飛翔している 2 頭のテングコウモリが自動撮影の記録画像により確認された。1 頭は、地表近くをホバリング飛翔しており、本種が採餌場所として秋吉台周辺の広葉樹林内を利用している可能性が示唆された。

キクガシラコウモリでは、1 頭が人工建造物と電線をナイトルーストとして利用していることを発見し、2007 年 6 月から 7 月にかけてその周囲の食餌昆虫の

残骸を調査した。その結果、本種が初夏には主に中型から大型のサイズの鱗翅目（75%）を捕食することを明らかになった。また、他の地域とは異なり、食餌昆虫中の甲虫類が少なく（7%）、小型のガ類やセミ類（7%）が含まれていたことも判明した。

音声発達に関しては、2種のコウモリを飼育し、生後約50日間にわたる音声周波数の変化を詳細に調査した。両種とも、音声パルスの周波数分布の変化は、幼獣の飛翔開始期前の数日間に急激に起こった。テングコウモリ幼獣のFM音は、発達とともに広周波数帯域で持続時間の短いパルスへと変化し、成獣とほぼ同レベルの周波数帯に到達した。一方、キクガシラコウモリ幼獣の音声は、低周波数で多倍音のパルスから、成獣のエコーロケーションパルスよりやや低い周波数の純音部を含むCFパルスへと変化した。すなわち、この2種のコウモリのエコーロケーションパルスの発射能力は飛翔開始期前までにほぼ完成するが、キクガシラコウモリではその後もさらに周波数の調整が続くことを本研究結果は示唆している。

以上のように、本研究では、テングコウモリとキクガシラコウモリの生態学的特徴を調査し、テングコウモリの洞窟利用個体数の変動、生活史および生息地利用、キクガシラコウモリの洞窟外の活動と食餌嗜好性を明らかにした。今後は、本地域に生息する他の4種の生活史を明らかにすることによって、本地域におけるコウモリ類の資源分割について解明することができる。さらに2種の音声発達の調査の結果、テングコウモリでは飛翔開始期までに音声型がほぼ完成するのに対し、キクガシラコウモリではその後、地域固有の周波数が形成されることが示唆された。今後は、さらに個体の音声の周波数変化を追跡することによって、地域固有の音声型を形成する要因を解明できる可能性がある。

Abstract

The Akiyoshi-dai karst area is the largest limestone area in Japan, many caves of which provide habitat for six cave-dwelling bat species. To reveal how bat diversity is closely related to the natural environment such as fauna, flora, and geological characteristics, the ecological traits of each bat species must be clarified, including their population dynamics, longevity, diet preference, foraging behavior and local vocal characteristic variation. In this study, I investigated the population dynamics, the roosts and the nocturnal activity outside of caves of *M. hilgendorfi*, the night roost usage and the insect prey of *R. ferrumequinum*, and the growth and vocal development of the two species.

The population dynamics of *M. hilgendorfi* inhabiting caves were investigated by bat-banding from 2002 to 2011. Over the nine years of study, I newly banded 492 *M. hilgendorfi* individuals in the six study caves, and found that the number of individuals observed in the caves began increasing in winter, reaching a maximum in April, and then decreased rapidly in May. These annual population dynamics differed from those of other cave-dwelling bat species. These findings suggest spring or repetitive copulation of *M. hilgendorfi*. The maximum longevity observed for a male *M. hilgendorfi* was more than five years, whereas that of a female was seven years and 11 months. These are the first records of lifespan of this species. The population size was estimated by Jolly-Seber method from 6 times of recapturing data in three caves from February through May 2007. The estimated population size in three caves from February to the beginning of April was estimated about 70 to 100 and immigrants were about 22 per two or three weeks. Although the number of individuals of this species had been considered the minimum among the six bat species which inhabit Akiyoshi-dai karst area, this result suggests that the number of *M. hilgendorfi* may be more than that of *Myotis nattereri*, whose population was thought to be the second smallest.

Two types of roosts, a perch of a tree and a house, used by *M. hilgendorfi* were found outside of caves in the Akiyoshi-dai karst area for the first time in 2006 and 2007. Two individuals of *M. hilgendorfi* flying in the broad-leafed forest were identified by the camera-trapped images. One individual displayed hovering flight near the ground, suggesting that this species use the low area of the broad-leafed forest as their foraging site.

In *R. ferrumequinum*, one individual was found to have used an artificial building and an electric wire as a night roost and the remains of prey were investigated from June to July 2007. The results indicated that *R. ferrumequinum* mainly eat moths (75%) of

medium to large body sizes during the early summer. Additionally, unlike other areas, small-sized moths and cicadas (7%) were included, while beetles were a few (7%).

Concerning the vocal development, the daily changes in frequency distribution of vocal pulses during about 50 postnatal days in the two species were investigated under captive conditions. In both species, the change occurred rapidly in a few days before the infants began to fly. The FM sounds of infant *M. hilgendorfi* were changed into broadband, short-duration pulses with the development, and reached to the same frequency band as adult echolocation sound. On the other hand, the sounds of *R. ferrumequinum* changed from low-frequency, multi-harmonic pulses to CF pulses including the pure tone portion whose frequency were slightly lower than that of the adult echolocation pulse. These findings suggest that these bat species share a common trait that the ability to emit the echolocation pulse is completed before on-set of flight, whereas the pulse frequency of *R. ferrumequinum* will be coordinated more afterwards.

In summary, the ecological traits of *M. hilgendorfi* and *R. ferrumequinum* were investigated in this thesis, and the results revealed the population dynamics, the life cycle and the habitat use of *M. hilgendorfi*, and the activity outside of caves and the diet preference of *R. ferrumequinum*. In future, to clarify the life histories of the other four bat species will indicate the resource partitioning of bats inhabiting here. Moreover, the results of the investigation of vocal development suggest that the characteristics of echolocation pulses are mostly completed before the flapping stage in *M. hilgendorfi*, whereas regional variation in the sound frequency is constructed after the stage in *R. ferrumequinum*. Hereafter, the factors that form the regional phonic type will be ascertained by tracing the changes in sound frequency of individuals.

目 次

諸論.....	1
第1章 冬期から春期にかけて洞窟に生息するテングコウモリの個体群動態	
1.1. はじめに.....	11
1.2. 方法.....	12
1.3. 結果.....	15
1.3.1. 標識調査.....	15
1.3.2. 洞窟で確認された個体数の季節的变化.....	16
1.3.3. 体重変化.....	16
1.3.4. 洞窟への帰還率.....	17
1.3.5. 個体群動態の推定.....	17
1.3.6. 長期生存個体.....	18
1.4. 考察.....	18
第2章 テングコウモリおよびキクガシラコウモリの洞窟外における生態調査	
2.1. 秋吉台におけるテングコウモリの洞窟以外のデイルースト.....	32
2.1.1. はじめに.....	32
2.1.2. 方法.....	32
2.1.3. 結果.....	33
2.1.3.1. 樹木のデイルースト.....	33
2.1.3.2. 人家のデイルースト.....	33

2.1.4.	考察.....	34
2.2.	自動撮影法により記録されたテングコウモリの洞外活動.....	44
2.2.1.	はじめに.....	44
2.2.2.	方法.....	44
2.2.3.	結果.....	45
2.2.4.	考察.....	46
2.3.	キクガシラコウモリのナイトルーストの利用頻度および食餌嗜好性	
2.3.1.	はじめに.....	53
2.3.2.	方法.....	54
2.3.2.1.	調査地.....	54
2.3.2.2.	採集と同定.....	54
2.3.3.	結果.....	54
2.3.3.1.	ナイトルーストの利用頻度.....	54
2.3.3.2.	キクガシラコウモリの食餌昆虫.....	55
2.3.4.	考察.....	55
第3章 テングコウモリとキクガシラコウモリの成長および音声発達		
3.1.	はじめに.....	61
3.2.	方法.....	62
3.2.1.	テングコウモリの採集と飼育, および幼獣の成長の記録方法....	62
3.2.2.	キクガシラコウモリの採集と飼育および幼獣の成長の記録方法	63

3.3. 結果.....	64
3.3.1. テングコウモリの幼獣の成長.....	64
3.3.2. キクガシラコウモリの幼獣の成長.....	65
3.3.3. テングコウモリの幼獣の音声発達.....	66
3.3.4. キクガシラコウモリの幼獣の音声発達.....	67
3.4. 考察.....	67
総合考察.....	83
謝辞.....	91
引用文献.....	92

諸論

コウモリとは、脊椎動物亜門，哺乳綱，翼手目に属する動物の総称である。翼手目は18科1,116種に分類され（Wilson and Reeder 2005），哺乳類のなかでもっとも多様に進化した動物群のひとつである。コウモリは哺乳類のなかで唯一自在な飛翔と，超音波音声による定位法であるエコーロケーションを高度なレベルにまで発達させている。この飛翔とエコーロケーションは，採餌やねぐらの選択，繁殖戦略および社会行動の多様化と深く関係している（Kunz 1982）。

多種に分化し，極地方を除く全世界に分布を広げたコウモリは，さまざまな環境に適応し，その食性も極めて多様である。コウモリは，種によって昆虫や植物，小動物，血液などを食べるが，なかでも昆虫やその他の節足動物を食べる種が多く，全体の70%を占めている（Hill and Smith 1984; オルトリンガム 1998）。食虫性のコウモリは夜行性で，一晩の採餌量が多く，体重の1/4から1/2の量の昆虫を摂食する（Hill and Smith 1984）。そのため，数十万頭の集団を形成する種は昆虫への捕食圧が非常に高く，それらの個体群に及ぼす影響は大きい（オルトリンガム 1998）。このように，食虫性コウモリは食物連鎖上重要な地位を占めている。

コウモリは，日中のほとんどをデイルーストと呼ばれるねぐらで過ごす。デイルーストは日中の休息場所に加えて，交尾や出産哺育，冬眠をおこなう場所で，洞窟，岩の割れ目，樹洞，樹冠の枝，葉の裏，さらに，これらの場所と類似した環境を持つ人家，橋梁，坑道，トンネルなどの人工物も利用される（Kunz 1982）。とくに，暗闇の洞窟は，風雨を防ぐとともに捕食者から身を守る効果的なシェルターとなっている。

コウモリは，夜間にデイルーストとは別のナイトルーストを利用している。このねぐらは，採餌活動後の一時的な食餌・休息場所，フライキャッチング（止

まり場から餌昆虫を探索し、その場から飛翔・追跡して捕獲し、止まり場へ戻って食べる採餌様式)のための待機場所、または繁殖場所(集団求愛場など)として利用される(Kunz 1982; オルトリンガム 1998).

日本には、5科35種のコウモリが生息している。このうち、山口県の秋吉台地域(Fig. 1)には、食虫性コウモリ類7種;キクガシラコウモリ(*Rhinolophus ferrumequinum*), コキクガシラコウモリ(*Rhinolophus cornutus*), モモジロコウモリ(*Myotis macrodactylus*), ノレンコウモリ(*Myotis nattereri*), ユビナガコウモリ(*Miniopterus fuliginosus*), テングコウモリ(*Murina hilgendorfi*) およびアブラコウモリ(*Pipistrellus abramus*)の生息が確認されている。

秋吉台は国内最大級の石灰岩地域であり、現在までに約440の洞窟が確認されている(Fig. 1C)。これらの洞窟は、コウモリにとって良好なねぐらを提供している。秋吉台地域は、厚東川によって東西に二分されている。東の台は国立公園および国指定の特別天然記念物に指定され、中央部の1500haは景観維持のために毎年山焼きがおこなわれている。そのため、東の台は中央部の大半を広大な草原(半自然草地)が占めており(Fig. 2A)、その周辺部を広葉樹林、竹林、植林地などに囲まれている。一方、西の台は一部が石灰岩鉱山や牧場として利用され、母岩が露出した場所や人工草地も点在している(Figs. 2B and 2C)。東西の台地の周辺には河川と集落があり、河川敷や耕作地が広がっている。このように、秋吉台地域の植生は大規模な草原から森林まで変化に富んでおり、コウモリに対して多様な生息環境を提供している。しかし、それらの環境をコウモリ7種がどのように利用しているのかは不明な点が多い。

本研究の目的は、秋吉台に生息するコウモリ各種の生態、とくに個体群動態、行動圏、採餌・繁殖習性、音声の地域変異などを明らかにすることによって、秋吉台地域特有の環境で展開される種間関係を含めたコウモリ類の適応を把握

し、秋吉台地域のコウモリ相の特徴とその成因を明らかにすることである。さらに、本地域と他地域の異なるコウモリ相やそれらの生態を比較することによって、コウモリ類の分布や環境適応など、より高次のコウモリ研究に寄与することである。

本研究の目的を達成するための先行研究から、秋吉台地域に生息する洞窟性コウモリ類について、1966年から1997年までのおよそ30年にわたる標識再捕獲法による調査から、個体群動態や寿命などが明らかにされている（庫本ほか1969, 1998）。また、これら各種の飛翔器官の形態的特徴や採餌習性、繁殖習性ならびに胎児と幼獣の発育と成長に関する研究については庫本（1972）によってまとめられ、秋吉台におけるコウモリの生態研究の先駆的研究として評価されている。

しかし、テングコウモリ（Fig. 3）の捕獲数は著しく少なく、主なねぐらや個体群動態などの詳細な生態は明らかにされていない。本種は、ヒナコウモリ科コウモリで、中国北部、モンゴルのイェニセイ川上流部、ロシアおよび中央アジアのアルタイ山脈、プリモリーエ、サハリン、韓国、日本に分布している（Kawai 2009）。テングコウモリの生息地は多いが、各地で確認される個体数は少ない（Tsytulina 2008）ため、本種の詳しい生態は明らかにされていない。

そこで、本研究では秋吉台に生息するテングコウモリの個体群動態やねぐらの利用、夜間の飛翔・採餌活動などの本格的な調査によって、本種の生態を明らかにすることを目的とする。これらの生態的知見が得られれば、他種のそれらを加えて秋吉台地域のコウモリ相の特徴について論じることが可能となる。

本研究の調査対象種である、もう1種のキクガシラコウモリ（Fig. 4）は、キクガシラコウモリ科コウモリで、ヨーロッパ南部およびアフリカ北部からインド北部、中国、韓国、日本に分布しており（Sano 2009）、冬眠場所や出産哺育場

所として洞窟を利用する典型的な洞窟性コウモリである。秋吉台地域では、本種の個体群動態や繁殖習性、寿命などが明らかにされ（庫本 1972; 庫本ほか 1998; 庫本・内田 2001）、また糞分析や洞窟のねぐらにおける食餌昆虫の残骸の分析によって一部の食性が報告されている（庫本 1972）。

しかし、洞窟外のナイトルースト利用を含めたキクガシラコウモリの採餌習性や、採餌場所での食餌嗜好性は明らかになっていない。そこで、本研究では、本種のナイトルーストの利用と食性について精査した。秋吉台に生息している7種のコウモリは、「夜間飛翔性（一部飛翔しないものも含む）節足動物」という共通の資源を利用しており、夜間の捕食者として節足動物の個体数変動に強い影響を及ぼしていると考えられる。一方、各種のコウモリは、ねぐらの種類、飛翔方法、音声パルス、採餌場所および採餌戦略など、それぞれ異なる生態をもっているため、同一環境下でも利用する資源は種ごとに異なっているはずである。秋吉台に生息するコウモリの生態を調べ、種間比較をおこなうことは、秋吉台において各種が利用している資源や利用方法の違い、同所的に生息するコウモリの種間関係を明らかにすることにつながる。

コウモリ各種の飛翔様式や採餌場所および採餌様式は、エコーロケーション能力と密接に関連している。テングコウモリとキクガシラコウモリのエコーロケーションパルスは、対照的な特徴を持っている。テングコウモリのエコーロケーションパルスは、周波数帯域が広く、パルス長が数ミリ秒の短い音声（Frequency Modulated pulse, FM パルス）である。FM パルスは広帯域の周波数成分を含み、その反響音は対象物によってさまざまに変化するため、このような音声を発するコウモリのエコーロケーションシステムは、林床や藪など込み入った植生でのさまざまな反響音のなかから標的を検出することに優れている（Fenton 1985）。一方、キクガシラコウモリのエコーロケーションパルスは、前

後の短い FM 部を伴った、数十ミリ秒の純音に近い狭帯域の音声 (Constant Frequency pulse, CF パルス) である。この型の音声は飛翔昆虫に対して放射されると、飛翔昆虫のはばたきによって CF 部の振幅変調や反響音の周波数変調がおこるため、CF パルスを発するコウモリのエコーロケーションシステムは、飛翔昆虫の検出に優れている (Neuweiler 1984)。

以上のように、コウモリ類の音声は種ごとに特徴が異なっているが、さらに同種内に地理的変異が存在することが、いくつかの種で知られている (Jones and Parijs 1993; Thabah et al. 2006; Yoshino et al. 2006, 2008)。たとえばキクガシラコウモリの音声の CF 部周波数は、青森県では 64~66 kHz, 秋吉台では 68~70 kHz, 鹿児島県屋久島では 67~69 kHz, 長崎県対馬では 69~70 kHz など、各地域の個体群では 1~3 kHz 内に収まっているが、全国の地域個体群を比較すると、その変異幅は 6 kHz となる (松村 2005)。このような音声の変異は、個体間のコミュニケーションや食餌の選択と関係しており、種の分化を促進すると考えられている (Kingston et al. 2001; Kingston and Rossiter 2004)。したがって、地域個体群の音声の特徴はその生息環境に適応するために獲得された形質とも考えられ、生態的特性と同様、その種が地域に適応するための重要な要件であると推測される。

しかし、コウモリ類がエコーロケーションパルスを発する能力は、出生時にはそなわっておらず、生後成長とともに発達する (Brown 1978; Rübsamen 1987)。また、個体のエコーロケーションパルスの決定には母獣の音声の影響を与えると考えられており (Matsumura 1981; Jones and Ransome 1993; Yoshino et al. 2008)、地域個体群の音声の特徴は、母子間伝搬により次世代へ継承される可能性が高い (Jones and Ransome 1993; Yoshino et al. 2008)。多くのコウモリは、生後 2~3 週間程度で飛翔し始め、生後 4~6 週間程度で離乳する (Kunz 1982)。また、コ

ウモリ類の音声発達は、成長にともなう音声の変遷や聴覚系の変化を含め、いくつかの種で報告されている (Brown 1978; Rübsamen 1987; Sterbing 2002; Vater et al. 2003). Rübsamen は、ルーキクガシラコウモリ (*Rhinolophus rouxi*) の生後成長において、音声は生後 3~5 週間で種特異的な周波数の純音部を持つ音声パルスに整えられ、同様に、中耳、内耳および脳の聴覚野も 3~5 週間で成熟することを明らかにした (Rübsamen 1987). このように、出生後から独立までの短期間に、発声、中耳および内耳、脳の聴覚野などの要素が統合されてエコーロケーション能力が完成されるにも関わらず、音声発達の詳細な過程を日ごとに記録し分析した研究はほとんどおこなわれていない.

そこで、本研究では、飼育下でテングコウモリとキクガシラコウモリの音声発達の過程を詳細に解析した. これは地域個体群特有の音声がどのように完成され、継承されていくのかを明らかにすることである. その成果は、その地域に特有のコウモリ相が形成される過程の解明にも寄与するものである.

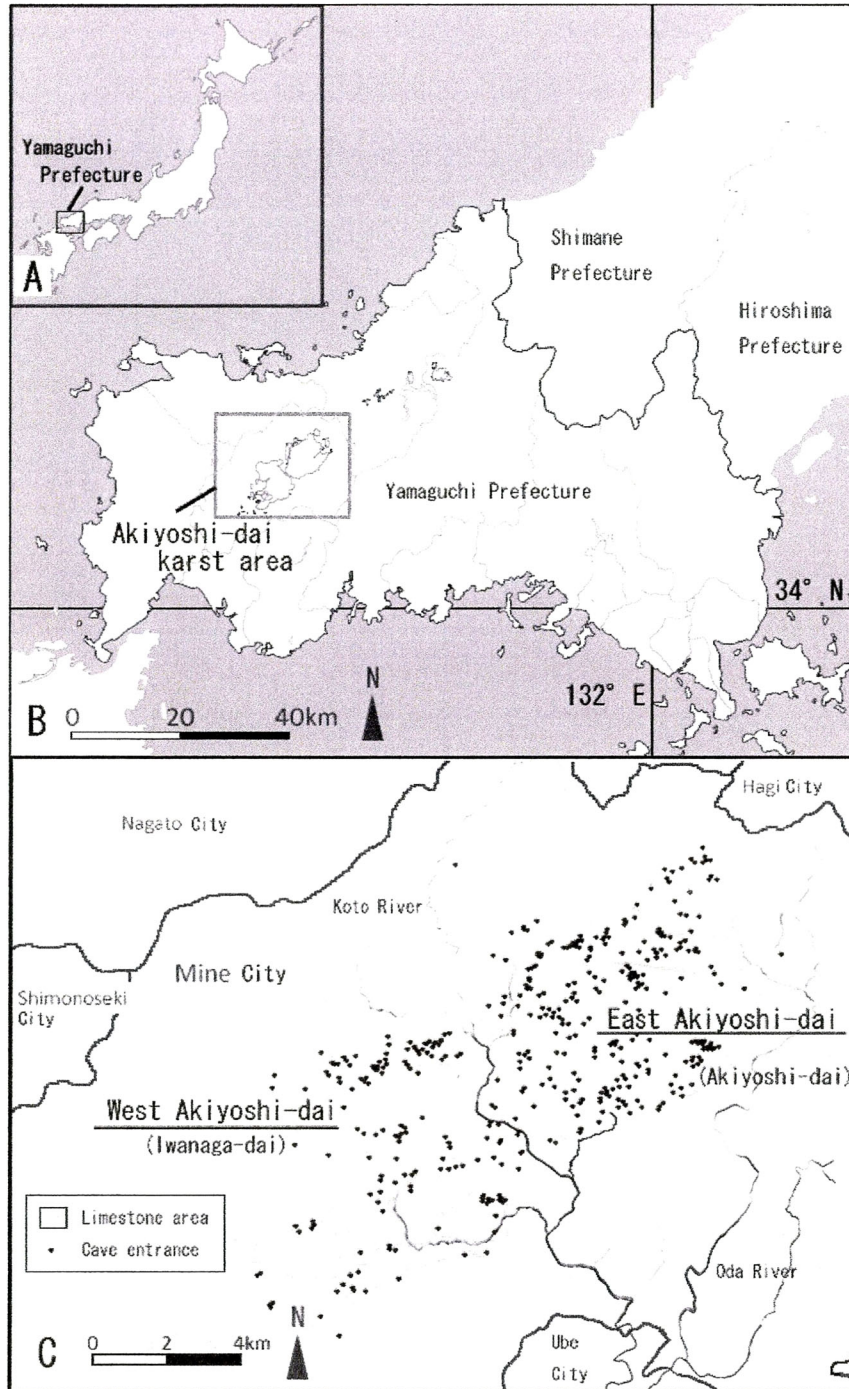


Fig. 1. The study area in the Akiyoshi-dai karst area, Yamaguchi Prefecture, Japan. A, Location of Yamaguchi Prefecture in Japan; B, Location of the Akiyoshi-dai karst area in Yamaguchi Prefecture. C, Map of the Akiyoshi-dai karst area. Grey indicates limestone areas and closed circles show the cave entrances.



Fig. 2. Views of the study area. A, The grassland in East Akiyoshi-dai; B, A quarry in West Akiyoshi-dai; C, A ranch in West Akiyoshi-dai.



Fig. 3. Hilgendorf's tube-nosed bat, *Murina hilgendorfi*.



Fig. 4. The greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*.

第1章 冬期から春期にかけて洞窟に生息するテングコウモリの個体群動態

1.1. はじめに

テングコウモリは、国内では北海道から九州まで広く分布している (Kawai 2009; 石田・河合 2011). 本種の生息状況に関する報告では、単独か、少数の個体が集合した状態で発見されることが多かった (Kawai 2009; 石田・河合 2011) が、近年、10頭から120頭からなる本種の集団が発見され、その個体数は季節的に変動することが報告されている (安部・前田 2004; 原田 2011; 浦野 2011). これらの調査地の洞窟または戦跡壕では、7月から9月にかけては単独の個体しか確認されないが、10月から翌年の6月にかけては複数の個体が確認され、とくに3月から5月にかけて確認される個体数が最大に達する. 同様に、秋吉台地域における本研究の事前調査では、テングコウモリは1月から6月にかけて洞窟で確認され (松村ほか 2005), 個体数は4月から5月に増加することが明らかにされている (橋本・松村 2008; 松村ほか 2005).

秋吉台地域では、1966年から、庫本ほか (1998) によって標識再捕獲法によるコウモリの個体群動態調査がおこなわれ、テングコウモリについても1972年から1997年にかけて標識調査がおこなわれた (庫本ほか 1975, 1998). しかし、25年間で標識されたテングコウモリは57頭であり (庫本ほか 1998), 本種の個体群動態までは明らかにされていない.

本章では、秋吉台の洞窟における本種の個体群動態を明らかにするため、2002年から2011年までの9年間におこなった標識再捕獲調査の結果から得られた知見を報告し、秋吉台の洞窟を利用する個体群の生態について考察する.

1.2. 方法

調査地

本調査は、秋吉台石灰岩地域にある6か所の洞窟A, D, E, F（東の台）および洞窟B, C（西の台）でおこなわれた（Fig. 5）。6か所の調査洞窟のうち、洞窟AおよびDは、事前調査で本種の生息が確認されている洞窟であり、洞窟BおよびEは、これまでに本種が捕獲されたことのある洞窟（庫本 1964；庫本・内田 1981）である。さらに、他種コウモリの生息が確認されている洞窟（庫本ほか 1969）の中から、安全に、かつ継続して調査できる洞窟として、洞窟CおよびFを選定した。

標識再捕獲調査

標識再捕獲調査は、2002年3～5月、2003年2～6月および12月、2004年1月、4～5月および12月、2005年1～5月および12月、2006年3～12月、2007年1～12月、2008年1～12月、2009年1～12月、2010年1～3月および11～12月、2011年1～5月におこなった。ひと月に1～3回、日中に入洞し、洞窟内で休息または冬眠しているテングコウモリを捕獲し、標識作業をおこなった。標識作業では、右前腕に標識（個体別の記号と番号を記したステンレスまたはアルミニウム製の翼帯）を装着（再捕獲個体の場合は標識番号を確認）し、性別の判定、体重および前腕長の計測をおこなった。標識作業が終了した個体は、速やかに捕獲場所で放獣した。

なお、本章では、調査年度を10月から翌年9月の1年間とし、例えば2002年10月から2003年9月の調査年度を2002/2003と表現する。

帰還率

捕獲個体数の多かった3か所の洞窟（洞窟 B, C および F）で標識された個体を対象とし、各洞窟への毎年の帰還率を以下の数式により求めた。

$$r_{xy}(\%)=R_y/B_x \times 100$$

r：帰還率（%）

x：標識をおこなった年

y：標識された年から再捕獲された年までの年数

B：標識された個体数

R：標識された個体のうち、y年後に再捕獲された個体数

これにより、帰還率（ r_{xy} ）は x 年に標識された個体の y 年後における帰還率を表す。なお、標識の脱落はなかったものと仮定した。

個体数の推定

野外の動物個体群は、出生と移入により個体数が増加し、死亡と移出により個体数が減少する。そのため、個体群動態を知るためには、個体数だけでなく、加入率と消失率を知る必要がある。

2007年2月から2007年5月にかけて、およそ2~3週間の間隔で計6回の標識再捕獲調査をおこなった。これらの調査で得られた結果に Jolly-Seber 法 (Jolly 1963; Seber 1973) を適用して、個体数、生存率、移入個体数の推定をおこなった。Jolly-Seber 法は、開放個体群での3回以上の連続的な標識・再捕獲での調査においては、現在までのところ最も合理的な推定法と考えられており、哺乳類や鳥類、昆虫類、魚類などの個体群動態において、個体群のパッチ状構造の解析などにその有用性を発揮している (久野 1986; Nakamura et al. 1979; 関 2002;

米田・間野 2011).

各パラメーターの推定式

N_i : 時点 i での個体数

M_i : 時点 i での標識個体の総数

Φ_i : 時点 i での生存個体が時点 $i+1$ まで生き残る確率

B_i : 時点 i から $i+1$ の間に移入した個体数

このとき,

$$N_i = \frac{M_i n_i}{m_i} \quad M_i = \frac{z_i s_i}{r_i} + m_i$$
$$\Phi_i = \frac{M_{i+1}}{M_i - m_i + s_i} \quad B_i = N_{i+1} - \Phi_i (N_i - n_i + s_i)$$

ただし,

n_i : 時点 i での捕獲個体数

m_i : n_i の中の標識個体数

z_i : 時点 i では捕獲されず, $i+1$ 以降に, 少なくとも 1 回は捕獲された個体数 (時点 i では捕獲されなかったが, その時点で生存していることがわかっている個体数)

s_i : n_i のうち, 再び放された個体数 (標識されていない個体は標識されたのち)

r_i : s_i のうち, $i+1$ 以降に, 少なくとも 1 回は捕獲された個体数

なお前提となる仮定は, 以下のとおりである.

- (i) 個体群内の動物は標識・未標識にかかわらず, i 時点でのサンプリングで捕獲される確率 P_i は同じ.
- (ii) 全動物は時点 i から $(i+1)$ にかけて同じ生存率 Φ を持つ ($i=1, 2, \dots$).

- s-1). ただし, $i \sim (i+1)$ と $(i+1) \sim (i+2)$ 等とは異なってよい.
- (iii) i 時点で放された動物は同じ確率で放逐される.
- (iv) 標識の消失・見落としはしない.
- (v) サンプリングに要する時間は無視しうるほど短い. サンプリングをおこなう時間帯は異なってもよい.

標識再捕獲調査のために捕獲した個体は, 計測および標識後にすべて現地で放獣したため, 仮定(iii)の条件は満たしているといえる. また, コウモリの前腕に装着する標識は, 他どの標識法よりも恒久的であり (Keen 1988), 装着されていれば見落としはしないと考えられるため, 仮定(iv)の条件も満たしている. 捕獲, 標識, 放獣の作業は日中の洞窟内でおこない, 休眠中のテングコウモリが逃げることはないため, 仮定(v)の条件も満たしている. 本調査において, 仮定(i)および(ii)の条件を満たしているかどうかは判別できないが, これは今後標識再捕獲調査を進めることで判別が可能となる (伊藤・村井 1977; Krebs 1989).

1.3. 結果

1.3.1. 標識調査

Figure 6 は, 2002 年 3 月から 2011 年 5 月の約 9 年間に標識・捕獲されたテングコウモリの調査年ごとの個体数を示している. 本調査期間を通して, オス 218 頭, メス 272 頭および性別不明 2 頭を含む計 492 頭のテングコウモリが標識された. 再捕獲を含めた総捕獲数は, オス 325 頭, メス 452 頭および性別不明 2 頭の計 779 頭であった. 標識数および総捕獲数ともに, メス個体がオス個体よりもやや多かった.

また、各調査年における新標識個体数／捕獲個体数の割合は、オスでは 61.3～87.5%、メスでは 47.5～84.8%で、雌雄合計ではどの調査年も 50%を超えていた (Fig. 6)

Table 1 は、調査洞窟別の標識数と捕獲数を示している。テングコウモリが最も多く捕獲されたのは洞窟 F で、標識数はオス 113 頭、メス 109 頭および性別不明 2 頭の計 224 頭、総捕獲数はオス 151 頭、メス 158 頭および性別不明 2 頭の計 311 頭であった。洞窟 C では、標識数および総捕獲数に顕著な性差がみられた。洞窟 C における標識数は、オス 22 頭、メス 85 頭、総捕獲数は、オス 26 頭、メス 128 頭で、メスの標識個体数はオスの約 4 倍、メスの総捕獲数はオスの約 5 倍であった。各洞窟での捕獲個体数の季節変動には、雌雄間に明確な差は見られなかった。

1.3.2. 洞窟で確認された個体数の季節的变化

調査洞窟の中で捕獲個体数が多かった洞窟 B、C および F の 3 洞窟について、毎月調査をおこなった 2006 年 3 月から 2010 年 5 月までの月別確認数を Fig. 7 に示す。これらの洞窟では、テングコウモリは 10 月から翌年 6 月まで観察され、7 月から 9 月には観察されなかった。個体数は 2 月ごろから増加し、4 月に最大数に達し、5 月に急減した。洞窟で観察されたテングコウモリは、洞窟を冬眠場所またはデイルーストとして利用しており、出産哺育集団は観察されなかった。

1.3.3. 体重変化

捕獲月別の体重変化の平均値では、オスの体重は、4 月まで減少し、5 月にかけて停滞した後、6 月から増加し始めたのに対し、メスでは 5 月まで減少しつづけた (Fig. 8)。同じ調査年度の 4 月と 5 月に連続して捕獲された 25 頭 (オス 12

頭, メス 13 頭) のうち, 体重不明のオス 2 頭を除く 23 頭では, 体重が 5 月に増加した個体は 2 頭 (オス 1 頭, メス 1 頭), 体重の変動がなかった個体が 2 頭 (メス 2 頭), 体重が 5 月に減少した個体が 21 頭 (オス 9 頭, メス 10 頭) であった。

体重の最大値は, オスで 16.6 g (1 月), メスで 19.5 g (1 月), 最小値はオスで 9.9 g (4 月), メスで 9.8 g (4 月) であった。体重には性差が認められ, 1 月～5 月はどの月もメスはオスより有意に重かった (t -test, 1 月: $t=-2.183$, $P<0.05$, 2 月: $t=-6.161$, $P<0.05$, 3 月: $t=-8.404$, $P<0.05$, 4 月: $t=-15.934$, $P<0.05$, 5 月: $t=-9.281$, $P<0.05$. ただし, 11 月, 12 月, 6 月は標本数が少なかったため検定しなかった)。

1.3.4. 洞窟への帰還率

調査期間が長く, 再捕獲記録が多かった洞窟 B, C および F における標識個体の帰還率を求めた (Table 2)。各洞窟で標識された個体が, 1 年後に標識された洞窟に帰還した帰還率は, オスでは 9.4%, メスでは 13.0% であった。標識個体の 1 年後の帰還率が最も高かった洞窟は, 洞窟 B であり, その帰還率はオスで 11.9%, メスで 16.4% であった。帰還率は雌雄ともに時間の経過とともに低下し, 9 年後に再捕獲された個体は確認できなかった。

再捕獲された個体のうち, 標識された洞窟とは別の洞窟で再捕獲されたのはオス頭, メス頭の計 3 頭のみであった。

1.3.5. 個体群動態の推定

2007 年 2 月から 2007 年 5 月までの洞窟 B, C および F における計 6 回の再捕獲記録について, Jolly-Seber 法により個体群パラメーターを推定した。Table 3

に示すように、この3か所の洞窟を利用している個体群はおよそ70~100頭規模であると推定された。4月までの生存率は0.4~0.9, 5月には0.15を示した。また2月から4月前半までの移入個体数は毎回およそ22頭でほぼ一定であった。しかし、4月26日の移入個体数268頭は、標識個体の生存数がわずか1頭と極めて少ないことによる影響であり、この時期の動態の解明については、今後とも引き続いておこなう課題として残った。

1.3.6. 長期生存個体

Table 4は再捕獲個体の長期生存記録を示している。標識後から最新の捕獲までの期間が最も長い個体は、オスで5年(標識日:2006年4月4日, 最新捕獲日:2011年4月21日), メスで7年11カ月(標識日:2002年5月9日, 最新捕獲日:2010年3月31日)であった。

1.4. 考察

秋吉台地域でおこなわれたコウモリの個体群動態に関する研究では、1972年から1997年までの25年間で57頭のテングコウモリに標識され、そのうち1頭が再捕獲された(庫本ほか1975, 1998)。このように、テングコウモリの標識数がほかの5種と比較して極端に少なかったことから、テングコウモリは本調査地の洞窟に生息する6種のコウモリのうちでもっとも個体群が小さいと考えられていた(庫本ほか1998)。

本研究による調査では、2002年から2011年の約9年間に、雌雄合計で492頭に標識し、うち170頭を一回以上再捕獲した。これは1997年以前の調査で標識された個体数の約9倍である。洞窟内では、テングコウモリは開けた天井部よりも岩や鍾乳石の隙間で発見される傾向があった。本調査では、この特徴を踏

まえて狭い空間内の探索をおこなったことにより、過去の調査を大幅に上回る捕獲数を達成できたと考えられる。

本調査により、テングコウモリが、事前に本種の生息が確認されていた洞窟 A, B, D および E に加え、新規に調査をおこなった洞窟 C および F も利用していることが確認された。秋吉台には多数の洞窟があり、本研究で調査をおこなった洞窟はそのごく一部であるため、本調査地には調査洞窟以外にも本種の生息場所が存在する可能性がある。

本研究では、新しく標識される個体の割合が毎年全捕獲数の 50%以上であった (Fig. 6)。新標識個体には、二つの可能性が考えられる。一つは、別の場所から調査洞窟への移入の可能性、もう一つは、前年には生まれていなかった個体が調査洞窟へ移入し、新しく標識された可能性である。温帯に生息するコウモリは、生後 1~2 か月で成獣とほとんど同じ大きさに成長し、独立生活に入る。その年に生まれた個体は当歳獣とよばれ、生後 4 カ月程度までであれば、中手骨と指骨の間の関節部の骨化度によって当歳獣かどうかの判定が可能である (コウモリの会 2011)。しかし、本種が 7 月上旬に出生する (庫本・内田 1981; Yamasaki et al. 2006) ことを考慮すると、本種が洞窟で確認される 11 月以降では、骨化度による判定法では当歳獣とそれ以外を区別することはほとんど不可能と考えられる。そのため本調査では、新標識個体に当歳獣が含まれているかどうかの判断をすることはできなかった。

本調査では、洞窟 B, C および F における各洞窟への 1 年後の帰還率は低かった (Table 2) にもかかわらず、複数の調査洞窟を利用したことが確認されたのは、わずか 3 頭であった。帰還率が低い原因には、標識個体の死亡や標識された洞窟外への移出などが考えられる。まず、本調査で対象としている個体は、前述のように当歳獣かどうかの判断が難しく、出生年が不明であり、本種の生

存率および死亡率を算出することはできていない。しかし、多産で寿命が短く、死亡率の高いアブラコウモリは、ねぐらへの高い帰巢性を示す（森井 2001）ことから、ねぐらへの帰還率は、各種のねぐら利用の特性とも深く関係していると考えられる。本調査で標識後に複数回再捕獲された個体では、冬期から春期にかけてほぼ毎月捕獲された個体や、毎年1~2回しか捕獲されないが、ほぼ同じ月に捕獲された個体、また、3年以上にわたって捕獲されている個体でも、捕獲されない年があることなどから、調査洞窟以外にも生息場所があり、それらの間を季節や年によって移動しているのではないかと考えることができる。テングコウモリは、さまざまな環境をねぐらとして利用する習性が知られており（石田・河合 2011）、本地域でも洞窟を含めたさまざまな環境を利用していると推測できる。以上のことから、本地域には調査洞窟以外にも本種の生息場所があり、調査洞窟で新規に標識される個体には、調査洞窟以外の場所から移入する個体が含まれると考えられる。

洞窟 C では、総捕獲数に約 5 倍の性差が認められた（Table 1）。この性差の原因は明らかになっていないが、いくつかの種では、コウモリが好む微気候が性別によって異なることが知られている（McNab 1982）。洞窟 C における総捕獲数の性差が、テングコウモリが好む微気候の性差に起因しているとする、本種のねぐらの選択条件として、その場所の微気候や形態、洞口からの距離、洞床からの高さ等を明らかにすることは、本種の新たな生息場所の発見につながる可能性がある。洞窟内の微気候は、洞窟内の場所によっても大きく異なるため、標識数に性差の見られなかった洞窟 B および F についても、洞窟内でのねぐらの場所の選択に性差がある可能性がある。

本調査では、洞窟で確認されるテングコウモリの個体数に季節変動が明らかになった（Fig. 7）。特筆すべきことは、洞窟で発見される最大の個体数が、冬期

ではなく春期に観察されていることである。これは、洞窟性コウモリとは大きく異なる特徴である。繁殖生態について Mori et al. (1989) は、テングコウモリは「精子貯蔵型」と推測している。本研究の事前調査において、4月に捕獲した4頭のメスを4か月間継続して飼育したが、1頭も出産しなかった（未発表）ことから、テングコウモリにおいて、交尾が秋のみにおこなわれていると仮定すると、本種の繁殖成功率は比較的低い可能性がある。このことから、本種は春季に洞窟に集まることで未交尾雄の交尾あるいは多回交尾の機会を増やし、これにより繁殖の成功率を上げる可能性が考えられる。また、冬期に活動性が高い種では、春期にも交尾がおこなわれる可能性があるという報告がある (Rice 1957)。本調査では、テングコウモリの体重は、雌雄ともに冬期から引き続き5月末まで減少し続けた (Fig. 8)。洞窟を主なねぐらとする種では、冬眠から覚醒し活動し始める4月ころから体重は増加に転じる (佐野 2001 ; Encarnação et al. 2004)。この違いは、テングコウモリが洞窟性コウモリとは異なる活動性を持っていることを示唆している。

Jolly-Seber 法による個体数推定の結果、個体群動態の様相を把握することができた。すなわち、早春の2月には20頭足らずの小集団であったが、2~3週間で22頭程度の割合で、常に外部から個体に移入して、平均70~80頭程度の個体群が維持された。この間の生存率は50~100%の間を振れるものの、比較的高いものであった。しかし、5月になると個体数が急に増加し、生存率も低下した。これは、再捕獲個体数が急に減少したことによるもので、本種の特徴ともいえる。

秋吉台地域の洞窟に生息する6種のコウモリ類のうち、本種以外の5種の長期生存記録は標識再捕獲調査によって明らかにされている (Ishida 2009)。テングコウモリの長期生存記録は、本研究によって初めて明らかにされ、オスでは5年、メスでは7年11カ月であった。野外における記録 (黒子 1958 ; 佐藤・勝田

2007) と、飼育下における記録 (庫本・内田 1981 ; Yamasaki et al. 2006) により、本種の出産時期は 7 月であることが明らかになっているため、今回記録された個体は、雌雄とも少なくとも標識された年の前年の 7 月 (あるいはそれより前) に出生していると考えられる。このことから、本研究で得られた長期生存記録は、少なくともオスでは 5 年 9 カ月、メスでは 8 年 8 カ月となる。過去にテングコウモリ属の寿命に関する記録はなく (Brunet-Rossini and Austad 2004)、この記録は本種の初めての長期生存記録として重要であると考えられる。

本種は国内に広く分布する種のひとつであるが、その出産哺育場所は現在までに樹冠 (黒子 1958) と隧道 (佐藤・勝田 2007) の 2 か所しか明らかになっていない。秋吉台地域におけるテングコウモリの年間の生態 (生活史) を理解するためには、本調査地における夏のねぐら、特に出産哺育場所を発見する必要がある。

秋吉台石灰岩地域には、大きさも形状もさまざまな約 440 の洞窟が確認されている。また、この地域の植生は半自然草地や人工林、自然林など多様であり、6~9 月には多くの昆虫類 (例: チョウ・ガ類, 甲虫類, テントウムシ類など) の発生が半自然草地や林縁部で確認されている (Yamanaka et al. 2007; Ishida-Yamasaki et al. 2010)。テングコウモリは、10 月 (または 11 月) から 5 月 (または 6 月) に日中のねぐらまたは冬眠場所として洞窟を利用しているが、代謝要求が増加する繁殖期には、これらとは環境が異なるねぐらや、採餌場所に近いねぐら (たとえば樹木や別の構造の洞窟) を哺育場所として選択する可能性がある。繁殖場所の確認のためには、テレメトリー調査や洞窟外での捕獲調査をおこなう必要がある。

さらに、テングコウモリの春季の洞窟への集合が交尾のためかどうかを検証するため、3 月から 4 月にかけて洞窟で見つかる個体の繁殖状態と行動について

詳細に調べる必要がある。

また、洞窟内の多様な環境は、本種の生息数の性差に影響を及ぼすことも考えられるため、本種が利用している場所の微気候の計測と、洞窟内における本種の生息場所の詳細な記録が必要である。

以上の課題をふまえて、今後の研究では、標識再捕獲法による動態調査やテレメトリー法による行動圏調査を組み合わせ、テングコウモリの繁殖と採餌に関する生態をさらに明らかにする必要がある。また、標識調査を継続することによって、長期生存記録の更新が期待される。

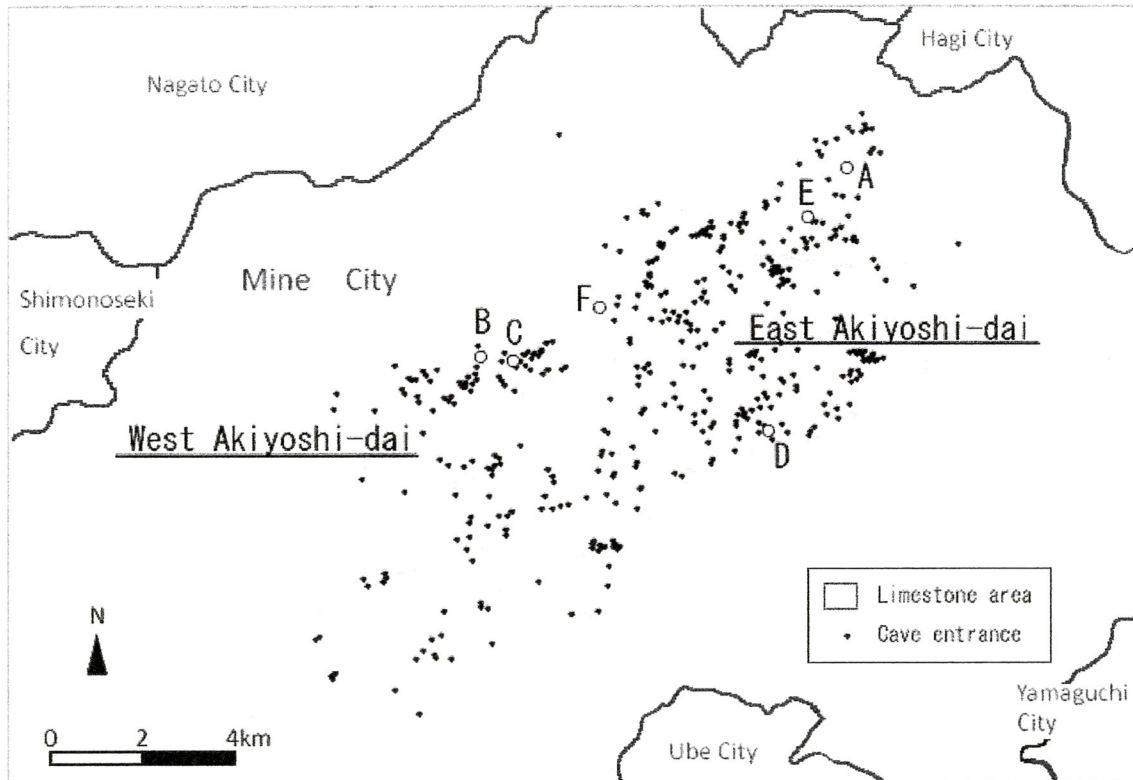


Fig. 5. Study area in Mine City, Yamaguchi Prefecture, western Japan. Grey indicates the limestone areas and closed circles show the cave entrances. The six open circles are the caves surveyed in this study. Caves A, D, E, and F are in East Akiyoshi-dai; caves B and C are in West Akiyoshi-dai.

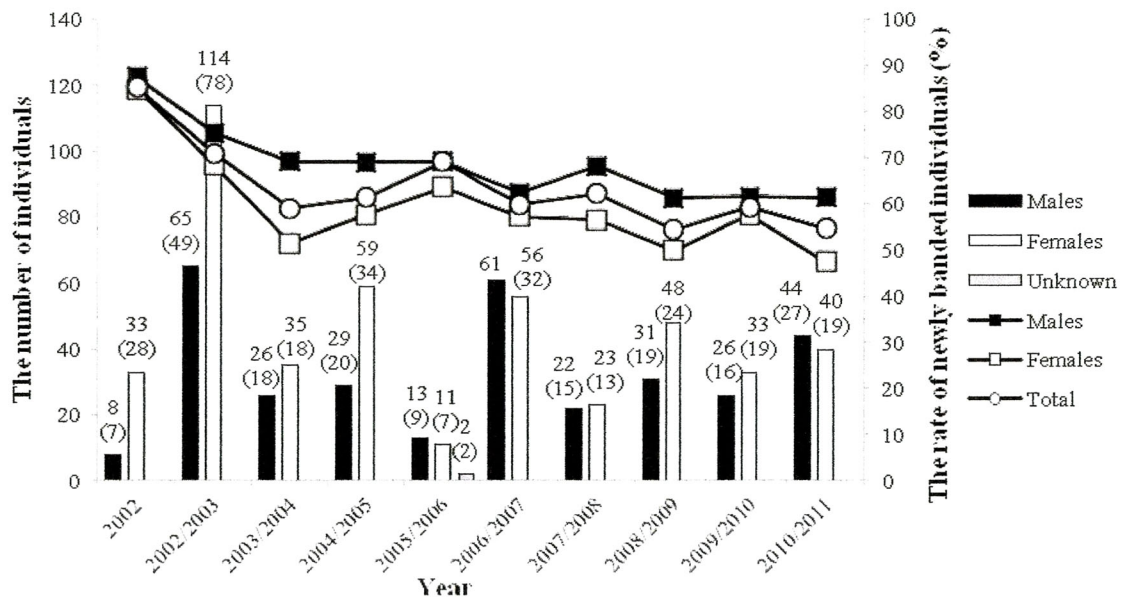


Fig. 6. Yearly changes in the number of captured *Murina hilgendorfi* and the rate of newly banded individuals observed in the caves surveyed in the Akiyoshi-dai area from 2002 to 2011. Numbers in parentheses are the numbers of newly banded bats. Solid squares indicate the rate of newly banded males, open squares indicate the rate of newly banded females, and open circles indicate the rate of newly banded individuals including both sexes.

Table 1. The number of *Murina hilgendorfi* banded and captured in the six caves studied in the Akiyoshi-dai karst area from March 2002 to May 2011.

Cave	2002				2002/2003				2003/2004				2002-2011					
	Male		Female		Male		Female		Male		Female		Male		Female		Sex unknown	
	Newly Banded	Captured	Newly Banded	Captured	Newly Banded	Captured	Newly Banded	Captured	Newly Banded	Captured	Newly Banded	Captured	Newly Banded	Captured	Newly Banded	Captured	Newly Banded	Captured
A	2	2	1	2	9	10	8	8	17	18	8	13	3	10	11	23	0	0
B	3	4	14	19	6	8	6	15	12	23	6	8	3	10	10	18	0	0
C	2	2	13	13	0	3	23	37	23	40	7	8	3	10	10	18	0	0
D			1	1	4	4	1	1	1	1	4	4	1	1	1	1	0	0
E					30	40	39	52	69	92	3	5	12	15	15	20	0	0
F					49	65	78	114	127	179	18	26	18	35	36	61	2	2
Total	7	8	28	33	35	41												
2004/2005																		
A	10	19	5	11	0	2	0	3	0	5	1	2	0	0	1	1	1	1
B	2	2	12	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C					8	10	7	8	17*	20*	8	10	7	8	17*	20*	0	0
D					9	13	7	11	18*	26*	9	13	7	11	18*	26*	0	0
E					8	8	17	29	25	37	8	8	17	29	25	37	0	0
F					20	29	34	59	54	88	20	28	33	56	70	117	0	0
Total	20	29	34	59	54	88					38	61	32	56	70	117	0	0
2006/2007																		
A	3	8	2	4	9	18	18	36	27	54	6	11	5	15	11	26	0	0
B	3	3	9	15	1	1	3	6	4	7	1	1	8	10	9	11	0	0
C					9	12	3	6	12	18	9	14	6	8	15	22	0	0
D					19	31	24	48	43	79	16	26	19	33	35	59	0	0
E					9	9	6	12	18	26	9	14	6	8	15	22	0	0
F					19	31	24	48	43	79	16	26	19	33	35	59	0	0
Total	15	22	13	23	28	45												
2007/2008																		
A	8	18	5	19	12	13	8	19	13	37	9	18	18	36	27	54	0	0
B	3	8	2	4	1	1	3	6	4	7	1	1	8	10	9	11	0	0
C					9	9	6	12	18	26	9	14	6	8	15	22	0	0
D					19	31	24	48	43	79	16	26	19	33	35	59	0	0
E					9	9	6	12	18	26	9	14	6	8	15	22	0	0
F					19	31	24	48	43	79	16	26	19	33	35	59	0	0
Total	15	22	13	23	28	45												
2009/2010																		
A	8	18	5	19	12	13	8	19	13	37	9	18	18	36	27	54	0	0
B	3	8	2	4	1	1	3	6	4	7	1	1	8	10	9	11	0	0
C					9	9	6	12	18	26	9	14	6	8	15	22	0	0
D					19	31	24	48	43	79	16	26	19	33	35	59	0	0
E					9	9	6	12	18	26	9	14	6	8	15	22	0	0
F					19	31	24	48	43	79	16	26	19	33	35	59	0	0
Total	15	22	13	23	28	45												
2010/2011																		
A	8	18	5	19	13	13	8	19	13	37	9	18	18	36	27	54	0	0
B	2	2	4	5	6	7	4	9	6	15	3	4	6	8	10	11	0	0
C					9	9	6	12	18	26	9	14	6	8	15	22	0	0
D					19	31	24	48	43	79	16	26	19	33	35	59	0	0
E					9	9	6	12	18	26	9	14	6	8	15	22	0	0
F					19	31	24	48	43	79	16	26	19	33	35	59	0	0
Total	27	43	19	41	46	84												

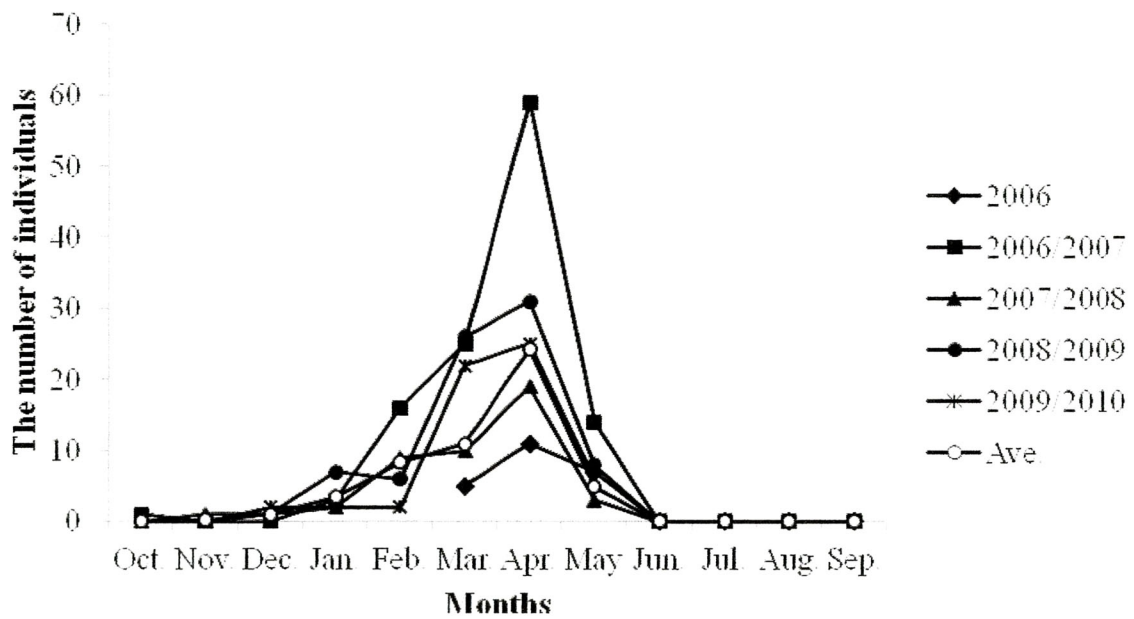


Fig. 7. Monthly fluctuations in the numbers of *Murina hilgendorfi* observed at the time of bat banding in three caves in the Akiyoshi-dai area from March 2006 to May 2010. The surveys were carried out twice a month in March and May 2006, March-May 2007, March 2008, and May 2010, and once a month in the other months. 'Ave.' is the average number of captures per survey during the survey periods. The average was calculated as the sum of the total number of individuals captured each month/the total number of surveys undertaken each month.

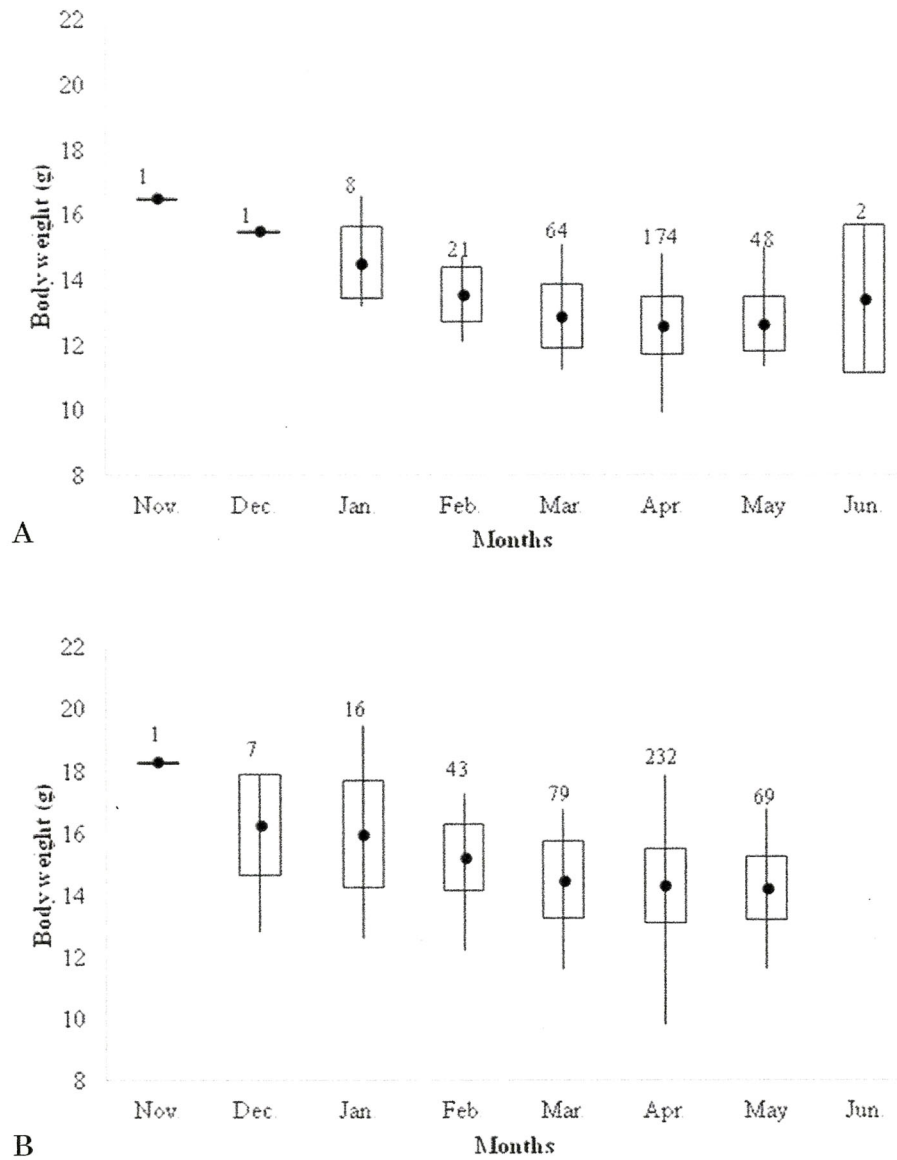


Fig. 8. Monthly changes in the body weight for male (A) and female (B) of *Murina hilgendorfi*. The vertical lines represent the range; solid circles the mean, and rectangles the standard error. The numbers are the sample sizes.

Table 3. Recapture data for banded *Murina hilgendorfi* in Caves B, C and F.

	z_i	s_i	n_i	r_i	m_i	M_i	$N_i(95\%CI)$	Φ_i	B_i
2007/2/26	4	15	15	13	0	4.62	—	—	—
2007/3/12	11	12	12	3	6	50	100±53.1	0.45	22.1
2007/3/26	11	8	8	4	3	25	66.7±56	0.98	22.8
2007/4/12	8	24	24	9	8	29.33	87.9±42.5	0.67	23.2
2007/4/26	7	26	26	9	10	30.22	78.6±31.3	3.74	268
2007/5/18	13	13	13	1	4	173	562.3±453.1	0.15	—

N_i : Total number at time i . M_i : Marked number at time i . n_i : Captured number at time i . m_i :

Marked number in n_i . z_i : Number of bats that were not caught at time i . s_i : Number of bats that

were caught and released at time i . r_i : Number of bats released at time i then subsequently

captured. Φ_i : Probability of an individual surviving until time $i + 1$. B_i : Number of bats that

moved in between time i to the time $i + 1$. —: Uncalculated.

Table 4. The numbers of banded *Murina hilgendorfi* recaptured in subsequent years.

Years after banding	Males	Females	Total
less than 1	48	56	104
1	15	17	32
2	6	13	19
3	2	3	5
4	0	4	4
5	1	3	4
6	0	1	1
7	0	1	1
Total	72	98	170

第2章 テングコウモリおよびキクガシラコウモリの洞窟外における生態調査

2.1. 秋吉台におけるテングコウモリの洞窟以外のデイルースト

2.1.1. はじめに

秋吉台石灰岩地域において、1961年に初めてテングコウモリの生息が確認された(庫本 1964)。その後、1972年から1995年の標識再捕獲調査で確認された生息場所(デイルースト)はすべて洞窟であり、洞窟以外の場所でテングコウモリの生息は確認されていない(庫本 1964; 庫本・上田 1981; 庫本ほか 1998)。また、庫本ほか(1998)は、テングコウモリが秋吉台の洞窟で確認される時期は初春から晩夏であると報告した。同様に、第1章で述べたように、テングコウモリは7月から9月にかけて洞窟では確認されず、出産哺育集団も確認されなかった。さらに、秋吉台の洞窟で確認されたテングコウモリの個体数には、季節的变化が見られ、また、標識個体の洞窟への帰還率が低いことから、本種が秋吉台石灰岩地域の洞窟以外にもデイルーストとして利用する場所をもち、季節や年によってデイルーストの場所を変えることが示唆されている(第1章)。

したがって、秋吉台に生息するテングコウモリの一年の生活史を解明するためには、本種の洞窟外での生態を把握することが必要である。

本項では、2006年および2007年に得られた洞窟外でのテングコウモリの生息情報について報告し、本種の洞窟以外のデイルーストについて考察する。

2.1.2. 方法

2006年12月および2007年9月に、住民からテングコウモリの生息に関する情報の提供を受け、現地に赴いて種を確認し、発見された状況の聞き取り調査

をおこなった。また、捕獲された個体の前腕長および体重の計測と性別の確認をおこない、発見された場所で放逐した。

2.1.3. 結果

2.1.3.1. 樹木のデイルースト

2006年12月10日15時ごろ、十南台（秋吉台北西部に位置する標高260mの石灰岩台地）西山麓の林縁部にあるマキ（*Podocarpus macrophyllus*）の枝にとまっている1頭のコウモリが捕獲された（Figs. 9 and 10）。捕獲個体の右前腕には標識用翼帯が装着されており（Fig. 11）、その番号の記録から、本個体は2005年4月17日に、今回捕獲された場所に近い洞窟Fで標識されたメスのテングコウモリであることが再確認された（Fig. 10B）。

Table 5は、本個体の採集記録ならびに身体各部の計測値を示す。

さらに、本個体には、頭部を中心にマダニの一種と思われる外部寄生虫が25匹以上付着していた（Fig. 11）。

2.1.3.2. 人家のデイルースト

2007年9月12日16時ごろ、秋吉台石灰岩地域の北約5kmにある集落内の人家の外壁A（Figs. 12 and 13A, B）にとまっていた1頭のコウモリが住民により捕獲された。屋内に留置されていたが、同日17時ごろ行方不明となり、同日19時ごろ、同建物の別の外壁B（Figs. 12 and 13A, C）で再び1頭のコウモリが発見され、捕獲された。

この捕獲個体を同定したところ、メスのテングコウモリであることが判明した（Fig. 14）。住民によると、これらのコウモリは、捕獲の際、ただちに飛び立って逃げるような様子はなかったとのことである。また、外壁Aで捕獲された個

体が留置されていた建物では、屋内から屋外へ通じる空間は限られており、2時間後に再び同建物の外壁で見つかったことから、これらは同一個体である可能性が高いと考えられた。

本個体の採集記録と各部の計測値を Table 6 に示す。本個体は、出産哺育経験の有無を判断する目安となる乳頭の肥大や伸長は認められなかった。

2.1.4. 考察

テングコウモリは、洞窟や樹木の枝、枯れて丸まった木の葉、人家、橋梁など、さまざまな場所をデイルーストとして利用することが知られている(石田・河合 2011)。今回発見されたデイルーストは、東の秋吉台山麓の林縁部の樹木と、非石灰岩地域の林縁部の人家であった。これらは、秋吉台地域では初めて発見された、テングコウモリの洞窟以外のデイルーストである。

今回、樹木のデイルーストは、12月に確認され、人家のデイルーストは、9月に確認された。秋吉台石灰岩地域の洞窟では、10月から6月にかけて、テングコウモリの生息が確認されているが、12月には単独の個体しか確認されておらず、また、7月から9月にかけては本種の生息は確認されていない(第1章)。これらのことから、秋吉台石灰岩地域に生息しているテングコウモリの生活史の一部として、本種が洞窟で確認され始める12月に樹木もデイルーストとして利用すること、および本種が洞窟で見られない9月に人家を利用することが明らかとなった。

樹木をデイルーストとして利用していた個体の標識用翼帯から、2005年4月に洞窟を利用した個体が、1年8カ月後の2006年12月に樹木の枝を利用したことが判明した。秋吉台石灰岩地域の洞窟で発見されるテングコウモリへの標識再捕獲調査から、洞窟以外のデイルーストの存在と、本種がデイルーストとし

て利用する場所を季節や年によって変えることが示唆されており（第1章）、今回の発見は、これらの可能性を支持するものである。秋吉台以外の地域では、テングコウモリに対する標識再捕獲調査に関する報告はなく、洞窟を利用して個体と洞窟以外の場所を利用している個体の関係は明らかにされていない。今回の結果は、テングコウモリの個体を追跡し、生息実態を把握する手段として、標識再捕獲調査が重要であることを示している。

テングコウモリがデイルーストとして確認された人家は、秋吉台石灰岩地域から約5 km離れた地域にあった。テングコウモリと近縁で、同様に広短型の翼をもつコテングコウモリで、北海道において9月におこなわれた行動圏とデイルーストに関する調査では、コウモリは一日から数日でデイルーストを変更し、それらのデイルースト間の距離は1 km以内であったと報告されている（Hirakawa and Kawai 2006）。テングコウモリの行動圏は明らかにされていないが、本種は広短型の翼型をもち、藪などの込み入った環境での採餌に適したエコーロケーションパルスを発するため、活動域は林内と考えられる。そのため、デイルーストと採餌場所を含む行動圏は、コテングコウモリと同様に狭い可能性がある。このことはすなわち、秋吉台石灰岩地域周辺の洞窟が分布していない地域にも、テングコウモリが生息していることを示唆している。しかし、春期に洞窟で確認される個体数が増加する（第1章）ことから、洞窟が分布している地域とそうでない地域の間で季節的な移動をおこなう可能性も考えられる。洞窟以外の場所もデイルーストとして利用するテングコウモリの生態を把握するためには、洞窟の分布の有無にかかわらず、森林内での捕獲による生息調査や、テレメトリー法による行動圏の調査、また森林内で捕獲される個体に対する標識調査などをおこなう必要がある。

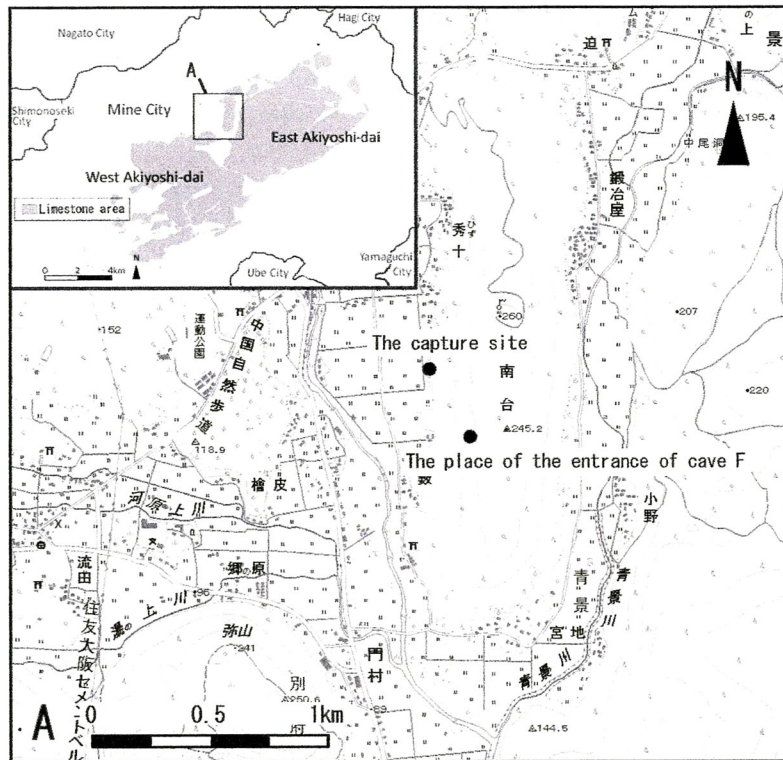


Fig. 9. Maps showing where the female *Murina hilgendorfi* was captured and the location of Himeyamano-ana Cave. The map is based on the 1/25,000 map of “Akiyoshi-dai northern part” published by the Geospatial Information Authority of Japan.

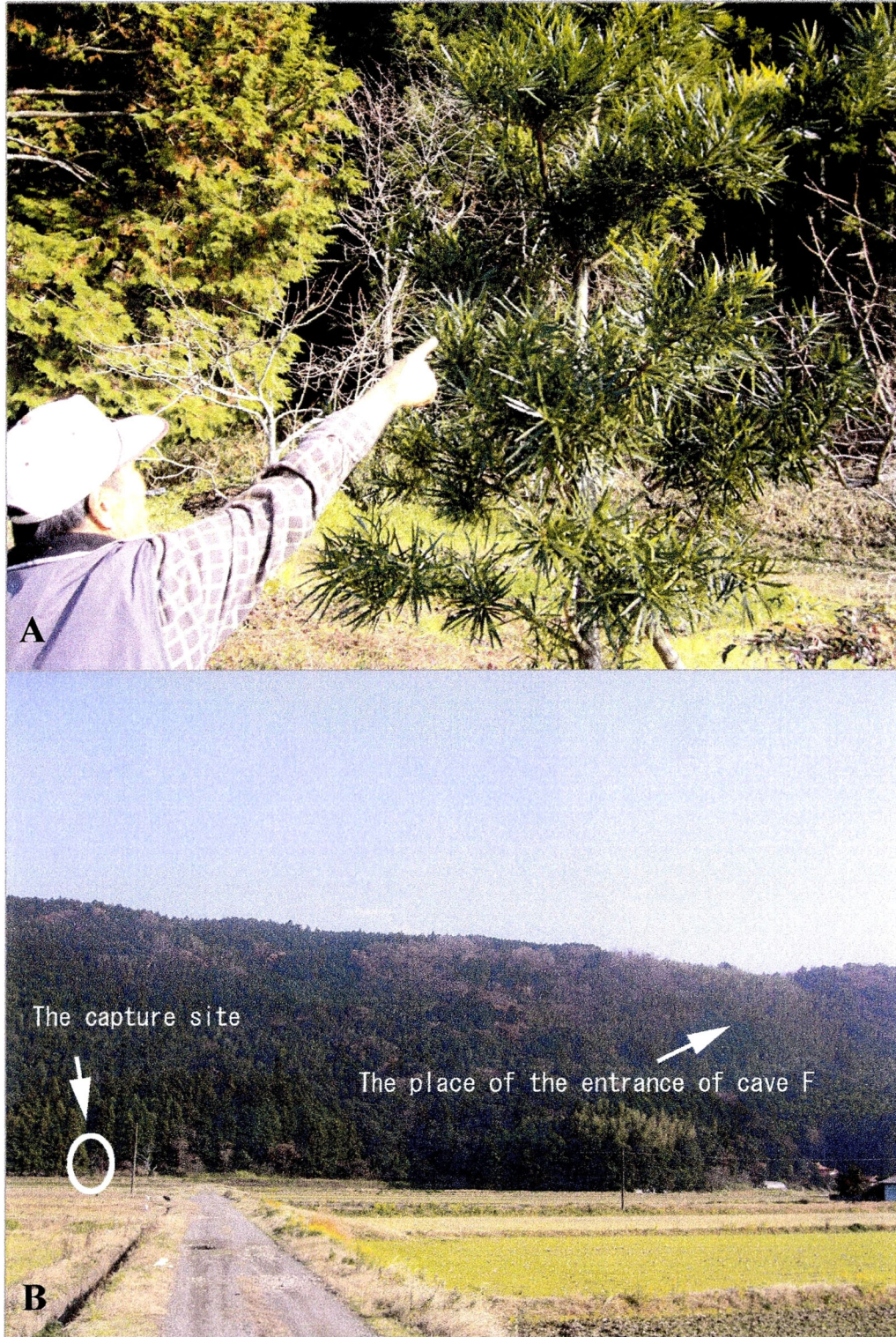


Fig. 10. A, the perch (*Podocarpus macrophyllus*) where the bat was found. B, the location where the female *Murina hilgendorfi* was captured and the location of cave F. White circle in B indicates the capture site.

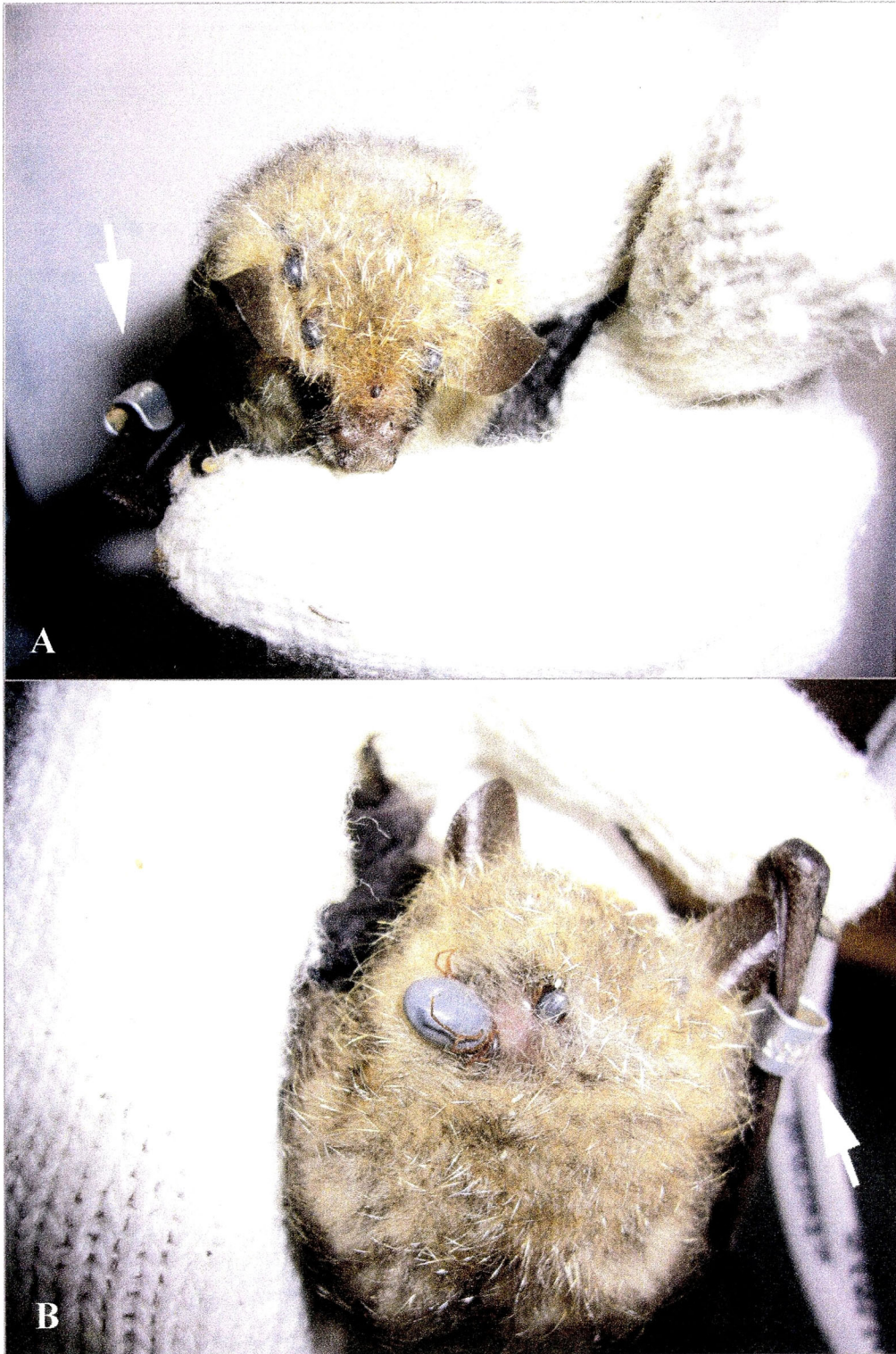


Fig. 11. A, front and B, dorsal views of a captured female *Murina hilgendorfi* infested with ticks around both ears and the occiput. Arrows indicate the band which was installed in the right forearm..

Table 5. The records of the banding date and physical traits of the captured *Murina hilgendorfi*.

Date	Band no.	Sex	Body weight	Forearm length	The first capture	
					Date	Place
10/12/2006	NCA0233	♀	14.5 g	45.59 mm	17/4/2005	cave F

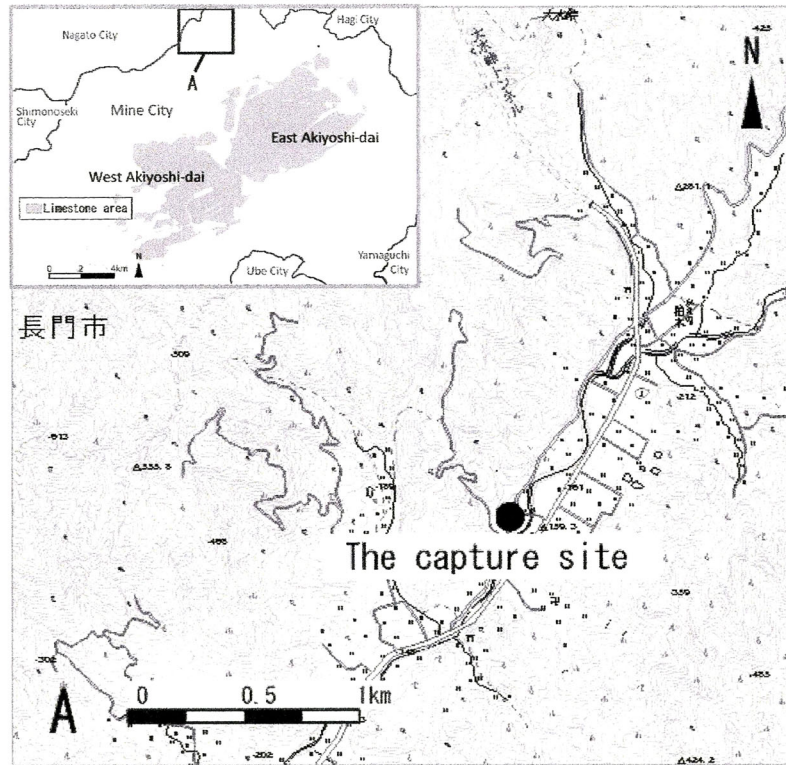


Fig. 12. A, Location of Yamaguchi prefecture in western Japan. B, Location of the Akiyoshi-dai karst area and the area shown in C. C, Map showing where the female *Murina hilgendorfi* was captured. Figure C is based on the 1/25,000 map of “Akiyoshi-dai northern part” published by the Geospatial Information Authority of Japan.

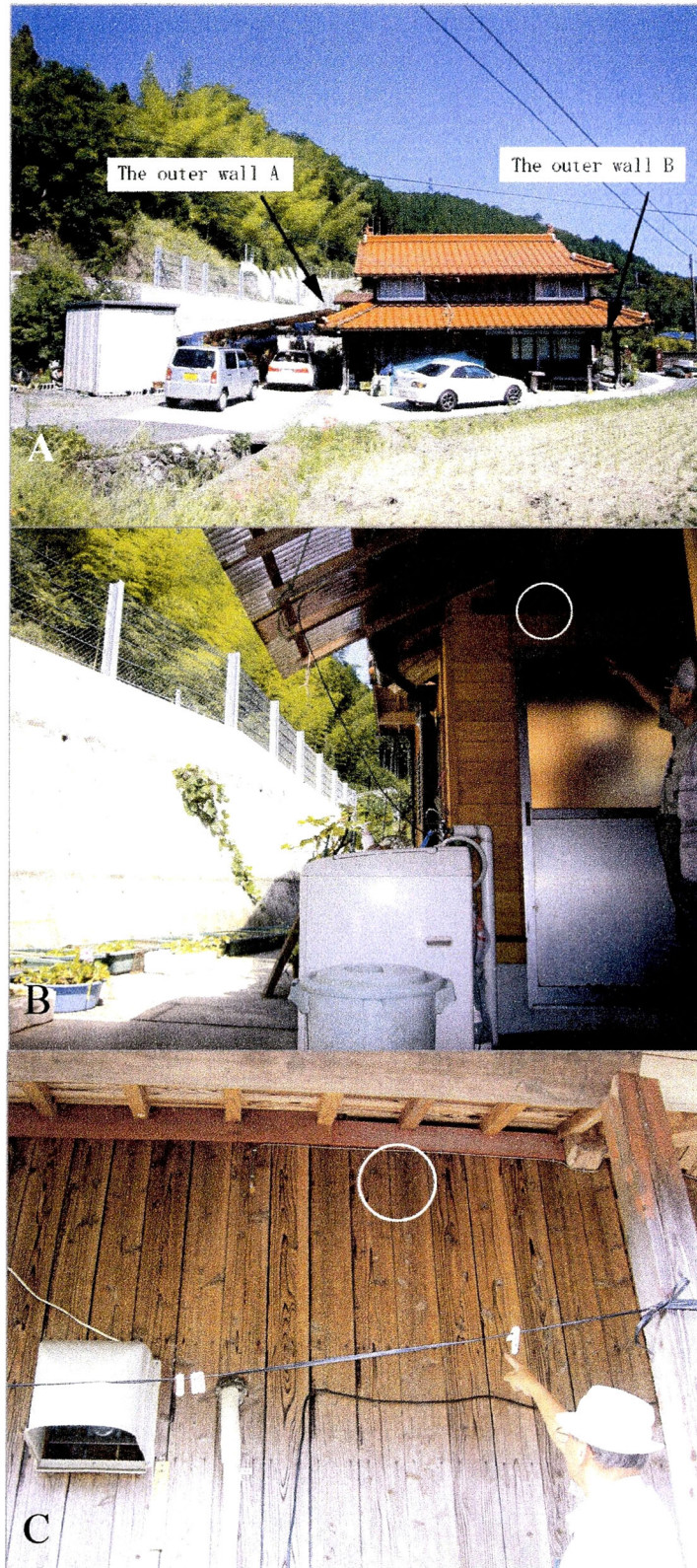


Fig. 13. A, The house where the female *Murina hilgendorfi* was captured. B, View of outer wall A where the bat was captured first. C, View of outer wall B where the bat was recaptured. White circles in B and C indicate the capture sites.

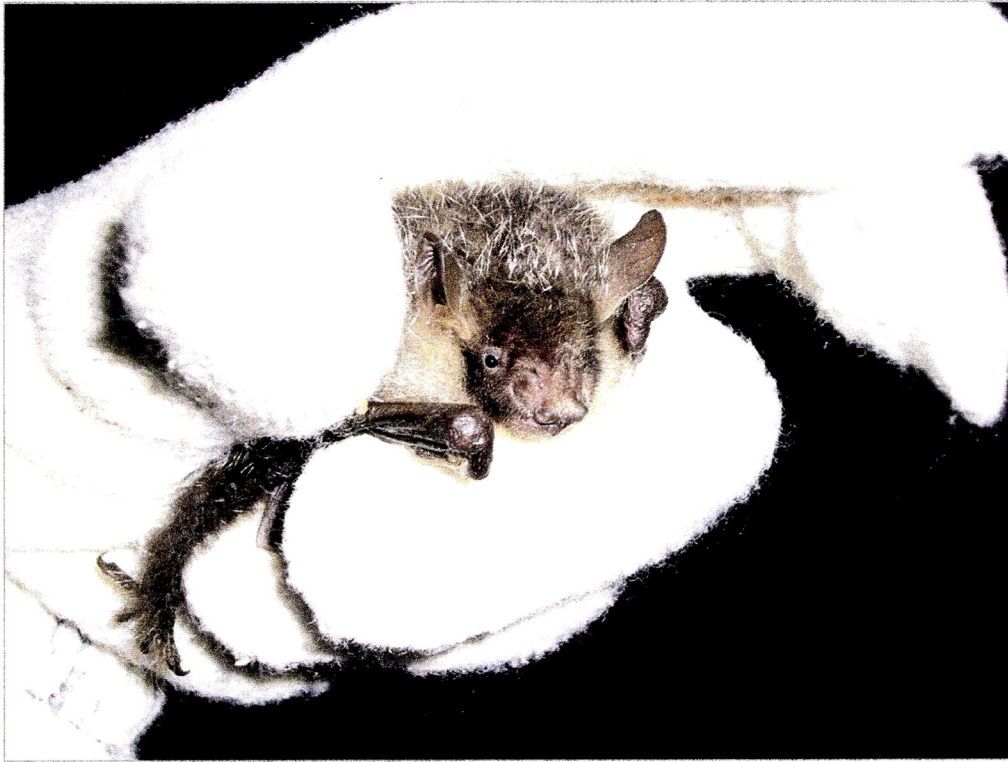


Fig. 14. The captured female *Murina hilgendorfi*.

Table 6. The records of the banding date and physical traits of the captured *Murina hilgendorfi*.

Date	Sex	Body weight	Forearm length	Band no.
12/09/2007	♀	12.1 g	44.63 mm	NCA1335

2.2. 自動撮影法により記録されたテングコウモリの洞外活動

2.2.1. はじめに

秋吉台地域では、テングコウモリが洞窟(庫本 1964; 松村ほか 2005; 第1章)、人家および樹木(第2章2.1.)をデイルーストとして利用することが確認されている。また、本種のデイルーストは、洞窟の分布していない地域でも確認されたことから、本種の生息域は秋吉台地域より広範囲であることが示唆されている(第2章2.1.)。一方、これまでに本種の採餌場所や行動圏に関する報告はなく、ねぐら以外の生息場所は不明であった。

コウモリの生息確認のためにおこなわれる捕獲調査では、本種は、森林内や林道、川原等に設置されたカスミ網やハーブトラップで捕獲される(小柳ほか 2005, 2011; 出羽 2005; 福井ほか 2005, 2007; 山本ほか 2005)。秋吉台地域では、森林内での生息調査はほとんどおこなわれていないが、テングコウモリの行動圏を明らかにすることは、本種の生活史および秋吉台地域の生態系における本種の地位を解明する上で必要不可欠である。

本項では、テングコウモリの森林内での生息や活動場所を明らかにすることを目的として、自動撮影法による生息調査をおこなった結果を報告し、本種の森林内における夜間活動について考察する。

2.2.2. 方法

調査場所

自動撮影カメラを用いた調査は、東の台と西の台で行われた(Fig. 15A)。2005年5月から2005年12月の期間に東の台の6か所(Fig. 15B, site a-f)、2009年3月から2010年1月と2010年3月から2010年12月の期間に東の台の4か所(Fig. 15B, site c-f)および西の台の4か所(Fig. 15C, site g-j)に自動撮影カメラを設置

した。

自動撮影

コウモリは暗闇を高速で飛翔する動物であり、夜間の活動を直接観察することは困難である。そのため、一般的にコウモリの生息確認調査では、種の同定のためにカスミ網やハープトラップによる捕獲調査がおこなわれるが、このような捕獲はコウモリにとって大きな負担となる。このような調査者によるコウモリへの負担を避けるため、本研究では、限られた地域ではあるが、無人状態で継続的に観察できる、自動撮影カメラを用いた方法で調査をおこなった。本研究におけるコウモリ類の撮影成功率は極めて低く、この方法だけを用いてコウモリの生息や活動場所を明らかにすることは難しい。しかし、近年、音声によるコウモリの生息や活動性の調査方法が開発されつつあり (Vaughan et al. 1997)、このような手法を自動撮影法と組み合わせることによって、捕獲等でコウモリに負担をかけずに新たな生息場所や夜間の行動を確認することが可能になると考えられる。

本調査では、赤外線センサーカメラ (Fieldnote II: 有限会社 麻里府商事, 山口) を使用した。調査地の広葉樹林内で、けもの道に接している樹木を任意に選定し、それらの樹木の幹の地上約 50 cm の高さに 1 台ずつカメラを設置した (Fig. 16)。フィルムは富士フィルム株式会社製スペリアヴィーナス 800 (ISO 800/30 °C, 36 枚撮りカラーネガフィルム) を使用し、約 1 週間に 1 度、カメラの点検とフィルムの交換をおこなった。

2.2.3. 結果

Table 7 は、各調査期間にセンサーカメラで撮影された野生哺乳類の画像数を

示す。全調査期間を通して、5日17種の野生哺乳類が確認された。

コウモリ類は、すべての調査期間で撮影された。しかし、2005年10月に撮影された1枚と、2010年5月および10月に撮影された2枚には種を判定できる形態的な特徴が写っておらず、種の特定には至らなかった。

2009年10月5日0:59に西の台 (Fig. 15C, site i) で撮影された画像 (Fig. 17) と、同年同日20:50に東の台 (Fig. 15B, site b) で撮影された画像 (Fig. 18) には、種を判定できる特徴が写っていた。

Figure 17に示すように、西の台で撮影された個体は、地表に近い高さでホバリング飛翔していた。また、この画像の個体の背面と腿間膜は、金または銀色の差し毛を含む体毛でおおわれているのを確認することができた。一方、東の台で撮影された個体は、同様にホバリング飛翔していることと、卵型の耳介と右前腕から突出した第1指が確認できた (Fig. 18)。以上の飛翔行動と形態的特徴から、これらの画像に撮影されたコウモリはテングコウモリと同定された。

2.2.4. 考察

本研究では、自動撮影法によって撮影された画像のうち、2枚がテングコウモリと同定された。これは、秋吉台地域の森林で10月上旬にテングコウモリの夜間の活動が記録された最初の報告である。

テングコウモリは、ホバリング飛翔が可能なこと (庫本 1972) や、食虫類調査用の墜落缶で捕獲された例が報告されている (山本・嶋沢 1992; みちのく野生動物調査会 1999) ことから、地表近くまたは地表面から採餌をおこなう可能性が示唆されている。オーストラリアに生息するフローレステングコウモリ (*Murina florium*) では、糞分析の結果、クモ類を捕食していることが判明し、フローレステングコウモリがグリーンング (地表や葉の上に止まっている獲物

を捕える採餌の様式)をおこなうことが示唆されている (Schulz and Hannah 1998). 本研究で, 西の台で撮影された画像 (Fig. 17) には, 1 頭のテングコウモリが地表近くでホバリング飛翔の姿勢をとっている様子が写っていたことから, 本種が調査地である広葉樹林内の低層を飛翔して, 餌となる昆虫を探索するか, 採餌していた可能性が高い.

また, テングコウモリは, 広葉樹林内だけでなく, 植林地でも採餌をおこなう可能性がある. 高知県では, ヒノキを中心とした植林地において, 地上高約 1.5 m の高さに吊り下げられた昆虫用の粘着トラップに本種 2 頭が混獲された例があり, 植林地でも活動および採餌する可能性が示唆されている (佐藤・谷地森 2007). 秋吉台地域の植生は, 国定公園である東の台では, 面積の多い順に植林地 (32.1%), 半自然草地 (25.7%) 広葉樹高木林 (25.1%) となっており (太田 2011), 秋吉台地域に生息しているテングコウモリも, 広葉樹林および植林地を採餌環境として利用する可能性がある.

今後の研究では, テングコウモリの糞分析と, 各植生における本種の生息調査および昆虫相調査を実施することによって, 本種の食性の把握と採餌環境の特定をおこなう必要がある.

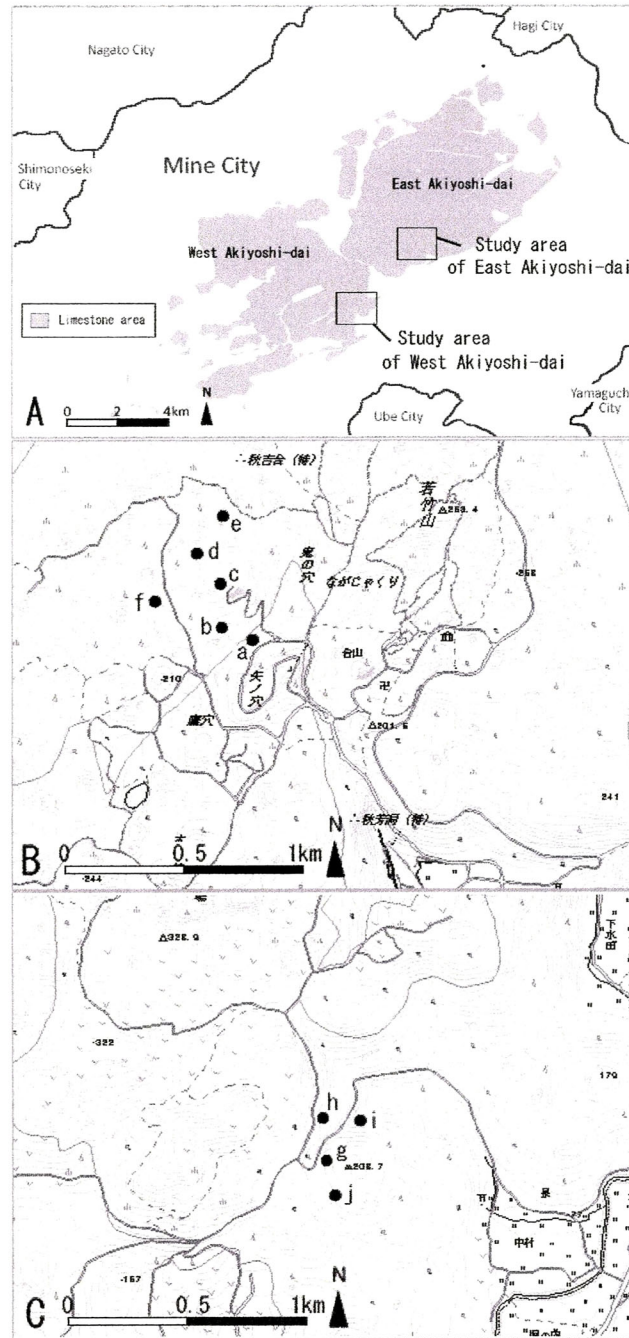


Fig. 15. Maps showing the study areas and survey sites in the Akiyoshi-dai area. **A**, The locations of the study areas in East and West Akiyoshi-dai. Grey zones show the distributions of limestone. **B**, The locations of the survey sites in East Akiyoshi-dai. Closed circles (a-f) are the forest survey sites with camera traps. **C**, The location of the survey sites in West Akiyoshi-dai. Closed circles (g-j) are the forest survey sites with camera traps. Figures B and C were produced using a map released by Digital Japan Web System (<http://portal.cyberjapan.jp/denshi/index.html>) developed by Geospatial Information Authority of Japan.



Fig. 16. A camera trap fixed on the trunk of a tree in a forest on the Akiyoshi-dai area.

Table 7. The number of wild mammal species identified and the total number of wild mammals camera-trapped in the forests of the East and West Akiyoshi-dai area, Yamaguchi, in each survey period.

Order of the camera-trapped species	May–Dec. 2005	May 2009–Jan. 2010	Mar.–Dec. 2010
	<i>N</i>	<i>N</i>	<i>N</i>
Chiroptera	– (1)	1 (2)	– (2)
Rodentia	1 (28)	2 (147)	2 (85)
Lagomorpha	1 (100)	1 (53)	1 (196)
Carnivora	8 (884)	7 (420)	9 (385)
Artiodactyla	2 (61)	2 (253)	2 (183)
Total number of species	12 (1074)	13 (875)	14 (851)

N, The number of identified wild mammal species camera-trapped in each order. The number in parentheses is the number of the wild mammals photographed in each order.

– Not identified.



Fig. 17. *Murina hilgendorfi* photographed by a camera trap (survey site **i**, see Fig. 1C) in the forest of the West Akiyoshi-dai, at 0:59 a.m. on October 5, 2009.



Fig. 18. *Murina hilgendorfi* photographed by a camera trap (survey site **b**, see Fig. 1B) in the forest of the East Akiyoshi-dai, at 20:50 a.m. on October 5, 2009.

2.3. キクガシラコウモリのナイトルーストの利用頻度および食餌嗜好性

2.3.1. はじめに

秋吉台に生息するキクガシラコウモリについては、個体群動態や寿命、採餌環境、繁殖生態などが明らかにされている（庫本 1972；庫本ほか 1985, 1995）。加えて、庫本（1972）は洞内の休眠場所に落とされた食餌昆虫の残骸を分析することで本種の採餌習性を調べ、本種が、主にコガネムシ科のクリイロコガネ（*Milidoba castanea*）などの甲虫類、セミ科のニイニイゼミ（*Platypleura kaempferi*）、およびスズメガ科のモモスズメ（*Marumba gaschkewitschii*）のような大型の昆虫を好むことを報告している。

Jones（1990）は、イギリス南西部に生息するキクガシラコウモリの食性を調査し、本種が繁殖期には主にガ類や甲虫類を好んで食べることを、さらに本種は夏期には飛翔中のガ類を捕えて食べる傾向があることを報告した。近年、Longru et al.（2005）は、中国において野外の大型ケージを用いて、ガ類に着目した本種の食餌選択性に関する調査をおこなった。彼らは、食餌昆虫は主に、ヤガ科（36.6%）、スズメガ科（24.1%）、シャクガ科（13.4%）、イラガ科（9.5%）で構成されており、97.7%のガ類は翼長が 10–40 mm であったと報告している（Longru et al. 2005）。

一般に、キクガシラコウモリ等の数種のコウモリ類は、採餌戦略として、またはデイルースト（日中のねぐら）から離れた場所の一時的なねぐらとして、夏期にナイトルースト（夜間のねぐら）を使用する（Anthony et al. 1981; Knight and Jones 2009）。これらのナイトルーストを利用する個体は、その直下に食餌昆虫の翅など残骸を落とす習性があるため、これらの残骸は夜間の採餌など生態的な側面や食餌選択性を明らかにする上で非常に重要な資料である（Funakoshi and Yamamoto 1996; Funakoshi and Takeda 1998; Adam and Hayes 2000）。

本項では、新規に発見された本種のナイトルーストの夏期の利用頻度、およびこのナイトルースト周辺で採餌された食餌昆虫について報告し、本種の採餌習性と食餌嗜好性について考察する。

2.3.2. 方法

2.3.2.1. 調査地

キクガシラコウモリの観察と食餌昆虫の残骸の採集は、2007年6月9日から7月27日にかけて、秋吉台南部にある秋吉台バス停（34°14'5"N, 131°18'23"E）の建物内およびその周辺でおこなわれた。

2.3.2.2. 採集と同定

食餌昆虫の残骸の採取は、2007年6月9日から7月27日の日没から日の出までの深夜か早朝に2~3回、駐車場やバス停の建物内（1階、2階、階段の踊り場など）でおこなった。餌昆虫の残骸は、地面や床などの人工物表面からピンセットで慎重に採集し、その場でただちに小型のビニール袋に回収し、同定するまで-15℃で保存した。食餌昆虫は、採集された翅によって同定された。同定には、「日本産蛾類大図鑑 I, II」（井上ほか 1982）、「日本産コガネムシ上科図説」（酒井・藤岡 2007）、「昆虫」（小池ほか 2002）を用いた。

2.3.3. 結果

2.3.3.1. ナイトルーストの利用頻度

本調査により、秋吉台南部において、1個体のキクガシラコウモリによって利用されている2か所のナイトルーストが発見された。一つは秋吉台バス停建物の2階の天井であり、もう一つはバス停前にある街灯に近接している電線であ

った。この個体は、2007年6月9日から7月27日までの48調査日のうち15日、天井または電線をナイトルーストとして使用していた (Table 8)。この個体による2か所のナイトルーストの利用頻度は、合計で少なくとも調査日の約1/3であった。

2.3.3.2. キクガシラコウモリの食餌昆虫

Table 9は、調査期間中に2か所のナイトルースト周辺でキクガシラコウモリに採餌された餌昆虫の種のリストと個体数を示す。調査地からは47サンプルの食餌昆虫の残骸が採集された。そのうち25種が同定され、3種は不明であった。これらのサンプルは、ガ類 (75%)、ガガンボ類 (8%)、セミ類 (7%)、甲虫類 (7%) で構成されていた。これらの結果は、秋吉台に生息するキクガシラコウモリは、初夏に主にガ類を食べていることを示している。

2.3.4. 考察

本研究では今回、秋吉台において1個体のキクガシラコウモリによって使用されている2か所のナイトルーストの存在と、これらのナイトルーストの使用頻度について初めて報告した。本調査地の近くにある小型の橋梁に形成される別のナイトルーストは多くの個体によって使用されている (片山 2006; 豊田 2008; 永田 2008) ため、本調査で確認されたナイトルーストは1個体のコウモリに利用されるナイトルーストとして非常に興味深い。

本調査では、1個体に利用されているこれらのナイトルーストの使用頻度は、6月から7月にかけての調査期間中の48調査日のうち約1/3であった。庫本 (1972) は、秋吉台に生息するキクガシラコウモリの個体群においては晴天、曇天、あるいは雨などの天候条件はキクガシラコウモリの採餌には影響しない

が、台風などの強風は唯一抑制の要因となると報告している。しかしながら、気象庁のデータによると、この個体が確認されなかった14日は終日晴天であった。それゆえ本調査での観察は、このコウモリが少なくとも調査日のうち2/3は、夜行性昆虫の相対的な存在量に依存して別のナイトルーストを使用した可能性を示唆している。近年、Knight and Jones (2009) は、採餌場所間の距離の最小化がナイトルーストの第一の機能であると主張した。本調査で確認された2か所のナイトルーストが、多くの夜行性昆虫が駐車場の街灯に引き寄せられる場所であり、採餌場所として好適であったことから、本研究の結果もこの主張を支持するものである。

本調査により、秋吉台に生息するキクガシラコウモリのナイトルーストにおける食餌嗜好性の詳細が明らかにされた。本種の食餌昆虫として、23種の昆虫が本調査で初めて同定された。また、過去に報告されたように、キクガシラコウモリはガ類、セミ類、および甲虫類を餌とする(庫本 1972) ことが再確認された (Table 9)。本種の食性が調査されたヨーロッパ北部 (Ransome and Hutson 2000) や鹿児島県 (Funakoshi and Takeda 1998) では、セミ類の捕食は確認されておらず、これは秋吉台地域における本種の食性の特徴の一つである可能性がある。本調査結果は、キクガシラコウモリが主にガ類 (75%) を食べており、また初夏にはスズメガ、シヤクガおよびヤガなど中型から大型のガ類を食べる傾向があることを明らかにした。さらに、本種がガガンボも食べるということが明らかになったが、これは本調査で初めて確認された事実である。

秋吉台では、草地と森林の境界地域や草地における夜行性昆虫類のうち、ガ類の多様性が著しく高い (787 種以上) (庫本・上田 1998; Yamanaka et al. 2007, 2008)。ライトトラップ法によって捕獲されたガ類の個体数変動は二峰性を示し、個体数のピークは草地では最初は6月下旬、2回目は8月下旬であった (Yamanaka

et al. 2007; 豊田 2008). ナイトルーストの使用の開始は6月中旬以降であり、多数のガ類が出現する季節と一致していた。キクガシラコウモリがナイトルーストを効率的な採餌戦略として使用し、本種が複数のナイトルーストを持っているとすると、この一致はナイトルーストの使用頻度が食餌昆虫の出現する時期または場所に依存している可能性があることを示唆している。

また、秋吉台にはキクガシラコウモリと近縁であるコキクガシラコウモリも生息しており、両種は森林域における採餌戦略（捕獲場所や捕獲空間など）も類似しているとの報告がある（庫本 1972）。しかしながら、各デイルーストにおける昆虫の残骸の調査によると、コキクガシラコウモリがユスリカ類やガ類など主に比較的小型から中型の昆虫を食べるのに対し、キクガシラコウモリはガ類やセミ類、甲虫類など比較的大型の昆虫を餌として好むことが知られている（庫本 1972 ; Funakoshi and Takeda 1998）。このことは、キクガシラコウモリとコキクガシラコウモリの間には、秋吉台の森林域における食餌昆虫をめぐる競合はないことを示唆している（庫本 1972 ; 豊田 2008）。しかしながら実際には、キクガシラコウモリも、コキクガシラコウモリが好むような小型から中型の昆虫を採餌していることが明らかとなった（Table 9）。

ウオクイコウモリ (*Noctilio leporinus*) が、機会があれば飛翔昆虫を採餌し、ホオヒゲコウモリ (*Myotis myotis*) が、林床と同様に開けた空間でも採餌をおこなうことから、餌となる昆虫が豊富にいない季節には、コウモリは普段とは異なる生活圏で、異なる採餌戦略で採餌をおこなうと考えられている（Neuweiler 2000）。これらのことから、キクガシラコウモリは、採餌場所に出現した昆虫は大きさに関わらず捕食対象としていると考えられる。

本調査に先立っておこなわれた事前調査では、これらのナイトルーストではキクガシラコウモリ以外の種は確認されなかったため、ナイトルーストの使用

が1種に限られている可能性がある。よって、本観察結果は、ナイトルーストが繁殖期における食餌昆虫をめぐる種間競合を避ける機能を持つことを示唆している。このように、ナイトルーストに近く、日中のねぐら（洞窟）から離れた種特異的な採餌場所が、コウモリの採餌戦略と食餌昆虫の嗜好性により選択されることで、秋吉台におけるコウモリの種の多様性を支えていると推察される。

したがって、今後の研究では、秋吉台に生息するコウモリの生態的地位と多様性を理解するため、採餌戦略と食餌嗜好性が明らかになっていない種については、早急に調査をおこなう必要があると考えられる。

Table 8. Date observed a *Rhinolophus ferrumequinum* at night roosts in the central Akiyoshi-dai Plateau from June to July, 2007.

Month	Date observed at night roosts					
June	9-10,	14-15,	16-17,	25-26		
July	7-8,	8-9,	11-12,	13-14,	14-15,	15-16,
	16-17,	18-19,	23-24,	25-26,	26-27	

Table 9. The insects preyed upon by *Rhinolophus ferrumequinum* around two night roosts in the central Akiyoshi-dai Plateau from June to July, 2007.

Orders	Families	Species	Collection date (Number of individuals)	
Hemiptera	Cicadidae	<i>Platypleura kaempferi</i>	8 July (1), 13 July (1), 16 July (1), 23 July (1), 25 July (1)	
		<i>Meimuna opalifera</i> *	27 July (1)	
Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Anomala albopilosa</i> *	7 July (1)	
		<i>Anomala testaceipes</i> *	7 July (1)	
Lepidoptera	Limacodidae	<i>Parasa consocia</i> *	12 July (1)	
		<i>Phlossa conjuncta</i> *	7 July (1), 8 July (1), 12 July (1), 13 July (1), 25 July (1), 27 July (1)	
	Pyrilidae	<i>Locastra muscosalis</i> *	23 July (1)	
		Unknown	25 July (1)	
	Geometridae	<i>Phthonosema tendinosarium</i> *	23 July (2), 27 July (1)	
		<i>Hirasa paupera</i> *	7 July (1)	
		<i>Amblychia angeronaria</i> *	10 June (1), 25 June (1)	
		<i>Amraica superans</i> *	18 July (1)	
		Unknown	7 July (1)	
	Lasiocampidae	<i>Dendrolimus spectabilis</i> *	7 July (1)	
	Sphingidae	<i>Marumba gaschkewitschii</i>	12 July (1), 13 July (1), 14 July (1), 18 July (1)	
		<i>Marumba sperchius</i> *	12 July (2)	
		<i>Acosmeryx naga</i> *	16 June (1)	
		<i>Macroglossum pyrrhosticta</i> *	13 July (1)	
		<i>Theretra nessus</i> *	12 July (1)	
		Notodontidae	<i>Phalera minor</i> *	16 July (1)
			<i>Torigea straminea</i> *	10 June (1), 14 June (1), 14 July (1)
		Noctuidae	<i>Bastilla maturata</i> *	7 July (1)
			<i>Calyptra thalictri</i> *	25 July (1)
			<i>Sypnoides picta</i> *	10 June (1), 16 June (1)
<i>Chrysorithrum amatum</i> *	10 June (1)			
Diptera	Tipulidae	<i>Tipula (Yamatotipula) aino</i> *	12 July (1)	
		<i>Tipula (Yamatotipula) nova</i> *	18 July (1)	
		Unknown	14 June (1)	

Asterisks (*) show insect species newly identified in this survey as preyed upon by *R. ferrumequinum* inhabiting the Akiyoshi-dai Plateau.

第3章 テングコウモリとキクガシラコウモリの成長および音声発達

3.1. はじめに

エコーロケーション能力とは、定位に関する能力である。コウモリにとって、この能力は種の生存戦略、すなわち、飛翔、採餌および繁殖行動において必須の能力である (Kunz and Hood 2000)。エコーロケーション能力は、出生直後のコウモリの幼獣には備わっておらず、出生後から独立するまでの数週間に完成される (Brown 1978; Brown et al. 1983)。コウモリの音声発達に関する報告では、FM パルスでは始部周波数の上昇と持続時間の減少、CF パルスでは CF 部周波数の上昇と持続時間の増加によって音声が発達し、エコーロケーションパルスが完成されることが明らかにされている (Matsumura 1979; Brown et al. 1983; Moss et al. 1997; Liu et al. 2007; Funakoshi et al. 2010; Hiryu and Riquimaroux 2011)。

コウモリの音声発達に関する研究では、哺育期間中の個体への負担を軽減するため、音声のサンプリングは数日から1週間ごとにおこなわれる (Moss et al. 1997; Sterbing 2002; Vater et al. 2003; Liu et al. 2007; Monroy et al. 2011)。また、野外個体群を対象とした研究では、幼獣の出生日の特定が困難なため、コウモリの成長の指標である前腕長や中手骨間長によって日齢が推定される (Moss et al. 1997; Vater et al. 2003)。前腕長の成長は、母獣による哺育行動や温度などの哺育環境の影響を受けるため、個体差が大きい (Kunz and Hood 2000)。そのため、幼獣の成長段階は、前腕長や中手骨間長を指標として推定された日齢を、さらに週単位にまとめられる。さらに、飼育個体を用いた研究でも、サンプリングの結果が週単位でまとめられる例 (Liu et al. 2007; Monroy et al. 2011) もある。しかし、数日から週単位のサンプリングでは、それより短い期間内に急激におこる変化が見落とされてしまう可能性が高い。

山崎・松村 (2004) は、ヒナコウモリ科で FM パルスを発するノレンコウモリについて、幼獣の音声を 1~6 日ごとに記録し、音声パルスの始部周波数が、生後 2 週目までは緩やかに増加するが、3 週目から急激に増加し、5 週目以降安定すると報告している。前述のように、音声発達に関する研究では前腕長からの日齢の推定や、週齢に基づくサンプリングがおこなわれることが多く、ノレンコウモリのような周波数成分の急激な変化は報告されていない。周波数成分の変化の特性について十分な議論がおこなうためには、音声タイプの異なる複数種のコウモリにおいて、幼獣の日齢に基づく詳細なサンプリングをおこない、比較する必要がある。

秋吉台地域に生息しているテングコウモリは、短い FM パルスでエコーロケーションをおこなう。一方、キクガシラコウモリは、前後に短い FM 部を伴う CF パルスでエコーロケーションをおこなう。本章では、音声タイプが大きく異なる 2 種のコウモリについて、日齢に基づいて詳細にサンプリングをおこなうことで明らかとなった幼獣の成長および音声発達の過程を報告し、音声発達の特性について考察する。

3.2. 方法

3.2.1. テングコウモリの採集と飼育、および幼獣の成長の記録

テングコウモリの採集は、2003 年および 2004 年 5 月下旬、秋吉台石灰岩地域の洞窟 D (Fig. 19) の洞口にカスミ網 (高さ 5 m×幅 8 m) を設置しておこない、妊娠したメスのテングコウモリを各年 1 頭ずつ捕獲した。2003 年に捕獲された個体は屋内に設置された金属製ケージ (0.7 m×0.4 m×1.4 m) で、一方 2004 年に捕獲された個体は屋外の小屋に設置された木製ケージで (1 m×1 m×1 m) 飼育した。捕獲された母獣には、餌として水、市販のミールワームあるいは野外

で捕獲したガ類や甲虫類などを毎日与えた。

飼育下で出生したテングコウモリの幼獣の前腕長と体重は、ノギス (Dejimatic Caliper CD-20PS, Mitsutoyo Co., Tokyo, Japan) と体重計 (DC-6V, TANITA, Tokyo, Japan) を用いて毎日計測した。なお、出生日を生後 0 日とした。

幼獣の成長に伴う音声の変化を計測するため、母獣から分離した幼獣が自発的に発した音声を録音した。録音には、バットディテクター (model D980, Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Sweden) と DAT (TCD-D100, Sony, Tokyo, Japan) を用いた。録音した音声は、音声解析ソフト Bat Sound (Bat Sound Professional 3.1, Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Sweden) によってソナグラム解析し、各録音資料につき 10 パルスが無作為に抽出した。音声要素として、各パルスの始部周波数 (Start frequency)、終部周波数 (End frequency) および持続時間 (Duration) を測定した。

なお、テングコウモリの幼獣の成長期は、飛翔行動を指標に以下の 3 期に分類した。

新生獣期 (newborn) : 誕生から幼獣が飛翔を始めるまでの時期

飛翔開始期 (flapping) : 未熟で不安定な飛翔をおこなう時期

飛翔可能期 (flying) : 持続飛行が可能な時期。

3.2.2. キクガシラコウモリの採集と飼育および幼獣の成長の記録

キクガシラコウモリの採集は、2007 年 5 月、秋吉台石灰岩地域の洞窟 G (Fig. 19) の洞内で捕虫網を用いておこない、妊娠したメスのキクガシラコウモリを捕獲した。捕獲したコウモリは蚊帳製のケージ (1.6 m × 1.6 m × 1.8 m) で飼育し、新鮮な水と市販のミールワームを毎日与えた。

飼育下で出生したキクガシラコウモリの幼獣の前腕長と体重は、ノギスと体

重計を用いて毎日計測した。なお、出生日を生後 0 日とした。

幼獣の成長に伴う音声の変化を計測するため、母獣から分離した幼獣が自発的に発した音声を録音した。録音には、バットディテクター (model D1000X, Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Sweden) を用いた。録音した音声は、音声解析ソフト Bat Sound によってソナグラム解析し、各録音資料につき 10 パルスを無作為に抽出して、音声要素として、各パルスの CF 部の周波数を測定した。

テングコウモリと同様、キクガシラコウモリの幼獣の成長期は、飛翔行動を指標に以下の 3 期に分類した。

新生獣期 (newborn) : 誕生から幼獣が飛翔を始めるまでの時期

飛翔開始期 (flapping) : 未熟で不安定な飛翔をおこなう時期

および飛翔可能期 (flying) : 持続飛行が可能な時期。

3.3. 結果

3.3.1. テングコウモリの幼獣の成長

2003 年および 2004 年に捕獲したメス個体は、それぞれ各年の 7 月上旬に幼獣を出産した。2003 年の母獣は 2 頭の幼獣 (以下、幼獣 1 および幼獣 2) を出産したが、そのうちの幼獣 2 は母獣の育児放棄により生後 1 週間以内で死亡した。一方、2004 年の母獣は 1 頭の幼獣 (以下、幼獣 3) を出産した。

幼獣 1 および幼獣 3 は、ともに出生時において閉眼し、かつ両方の耳介は後頭部に付着していた。体色は暗褐色で、体毛は頭部、腹部、後肢に少量みられた。幼獣 1 では生後 10 日目に、幼獣 3 では生後 4 日目に完全に開眼した。耳介が後頭部から離れたのは幼獣 1 では生後 1 日目、幼獣 3 では生後 0 日目、体全体を体毛で覆われたのは幼獣 1 では 12 日目、幼獣 3 では生後 9 日目であった。幼獣の体毛は、生後 1 ヶ月のうちに母獣と同じ長さまで成長したが、母獣より

暗い色調であった。

Figures 20 および 21 は、それぞれ幼獣 1 および幼獣 3 の成長過程（日齢）に伴う前腕長と体重の変化を示している。前腕長は、幼獣 1 では生後 28 日間、幼獣 3 では生後 17 日間で伸長した (Fig. 20)。体重は、幼獣 1 では生後 35 日間、幼獣 3 では生後 32 日間で増加した (Fig. 21)。

飛翔行動を指標にした幼獣の各成長期を Fig. 20 に示す。新生獣期は、幼獣 1 では生後 28 日間、幼獣 3 では生後 17 日間を要した。また、飛翔開始期は、幼獣 1 では生後 29～40 日目の 12 日間、幼獣 3 では生後 18～24 日目の 7 日間を要した。さらに、飛翔可能期に達するまでに要した日数は、幼獣 1 では生後 41 日、幼獣 3 では生後 25 日であった。加えて、前腕長の成長は、幼獣 1 および幼獣 3 ともに飛翔可能期より前に停止した (Fig. 20)。

3.3.2. キクガシラコウモリの幼獣の成長

2007 年に捕獲したキクガシラコウモリのメス個体は、6 月下旬に 1 頭の幼獣を出産した。

キクガシラコウモリの幼獣は、出生時において閉眼し、かつ両方の耳介は後頭部に付着していた。体色は暗褐色で、体毛は頭部、腹部および背面にみられた。キクガシラコウモリの幼獣は生後 20 日目に完全に開眼し、耳介が後頭部から離れたのは生後 6 日目であった。幼獣の体毛は、生後 1 ヶ月のうちに母獣と同じ長さまで成長したが、母獣より暗い色調であった。

Figure 22 および 23 は、キクガシラコウモリの幼獣の成長過程（日齢）に伴う前腕長と体重の変化を示している。前腕長は、生後 30 日間伸長し (Fig. 22)、体重は、生後 34 日間増加した (Fig. 23)。

Figure 22 は、飛翔行動を指標にした幼獣の各成長期を示している。キクガシ

ラコウモリの幼獣は、新生獣期としては出生後から 20 日間を、また飛翔開始期には生後 21～29 日目までの 9 日間を要した。さらに、飛翔可能期に達するまでに要した日数は、出生後から 30 日であった。加えて、前腕長の成長は、飛翔可能期より前に停止した (Fig. 22)。

3.3.3. テングコウモリの幼獣の音声発達

Figure 24 および 25 は、それぞれテングコウモリの幼獣 1 および幼獣 3 が自発的に発した音声のソナグラムを示す。また、Figure 26 および 27 は、それぞれ幼獣 1 および幼獣 3 の音声の周波数成分 (始部周波数および終部周波数)、および持続時間の成長に伴う変化を示す。テングコウモリの幼獣の成長に伴って、音声の始部周波数および終部周波数が上昇し、持続時間が減少した。幼獣の音声は、生後 2 週間ごろまで複数の倍音を伴っていた (Fig. 24A-D, Fig. 25A-D) が、音声の始部周波数の上昇に伴って倍音が消失し、次第に成獣の発するエコーロケーションパルスのような FM 音に変化した (Fig. 24E-H, Fig. 25E-H)。

テングコウモリの幼獣の音声の周波数成分は、幼獣 1 では生後 15～23 日目の 8 日間に、幼獣 3 では生後 11～16 日目の 5 日間に急激に変化した。幼獣 1 の音声の周波数成分の日ごとの成長率 (\pm SD) は、始部周波数では、生後 15 日間で 1.58 ± 3.32 kHz、生後 15～23 日目で 12.97 ± 32.99 kHz、生後 23～50 日目で 1.15 ± 2.31 kHz、終部周波数では、生後 15 日間で 0.63 ± 2.04 kHz、生後 15～23 日目で 6.32 ± 13.54 kHz、生後 23～50 日目で 0.40 ± 2.82 kHz であった。一方、幼獣 3 の音声の周波数成分の日ごとの成長率 (\pm SD) は、始部周波数では、生後 10 日間で 1.28 ± 2.35 kHz、生後 10～16 日目で 15.60 ± 6.56 kHz、生後 16～50 日目で 0.74 ± 0.98 kHz であり、終部周波数では、生後 11 日間で 1.29 ± 2.58 kHz、生後 11～12 日目で 22.99 kHz、生後 12～50 日目で -0.37 ± 3.10 kHz であった。2 頭の幼獣

の音声の変化は、飛翔開始期より前に終了した。

3.3.4. キクガシラコウモリの幼獣の音声発達

Figure 28 は、キクガシラコウモリの幼獣が自発的に発した音声のソナグラムを示し、一方、Figure 29 は、これらの音声の CF 部の周波数の成長に伴う変化を示す。

キクガシラコウモリの幼獣の音声の特徴は、生後 5 日までの間と生後 6 日目以降とで大きく異なっており、生後 6～15 日目にあたる 9 日間に急激に変化した。生後 5 日間の幼獣の音声は、基本周波数は 11～16 kHz で、第 4～5 倍音またはそれ以上の倍音を伴い、パルスの最高音圧は基本周波数にあった (Fig. 28A)。音声の基本周波数は、生後 6 日目に急激に上昇して 25 kHz 以上に達し、その後、生後 15 日目にかけて急激に上昇した。生後 6 日目以降の音声では、第 4 倍音以上の倍音はほとんど観察されなくなり、多くのパルスで第 2 倍音が最高音圧を示した。生後 11 日以降の音声から、成獣と同じように、すべてのパルスで第 2 倍音が最高音圧を示すようになった。このような経過で、幼獣の音声はこのような過程を経て成獣型のエコーロケーションパルスに変化した。

幼獣の音声の CF 部周波数の日ごとの成長率 (\pm SD) は、基本周波数では生後 5 日間は 1.81 ± 0.3 kHz、生後 5～6 日で 9.91 kHz、生後 7～15 日で 0.73 ± 1.1 kHz、生後 18～43 日で 0.09 ± 0.11 kHz であり、第 2 倍音では生後 5 日間は 3.72 ± 0.75 kHz、生後 5～6 日で 19.82 kHz、生後 7～15 日で 1.47 ± 2.2 kHz、生後 18～43 日で 0.17 ± 0.23 kHz であった。幼獣の音声の変化は、飛翔開始期より前に終了した。

3.4. 考察

本研究で用いた 2 頭のテングコウモリの幼獣は、出生時の前腕長および体重

に顕著な差がみられ、この差は成長過程でも縮小しなかった (Figs. 20 and 21). 幼獣 1 は、生後 1 週間以内に死亡した幼獣 2 とともに 2 頭で出生したのに対し、幼獣 3 は 1 頭で出生したことから、出生時の差については産仔数による差と考えられる。多くのコウモリは、1 回の繁殖で 1 頭を出産するが、一部の種では 2 頭から 5 頭を出産する (Tuttle and Stevenson 1982). 複数出産する種では、1 頭で出生した幼獣は、複数で出生した幼獣よりも体重が重い (Kurta and Kunz 1987). 一方で、飼育下で成長した幼獣には、成長遅滞が生じることが知られている (Kunz et al. 2009) ことから、出生時の差が成長過程で縮小しなかったことは、飼育による影響と考えられる。しかし、幼獣 1 の飛翔行動と音声は成長に伴って発達し、飛翔可能な状態まで到達したため、音声と飛翔能力の発達には問題がなかったと判断される。

また、本研究で用いたキクガシラコウモリの幼獣は、本種の野外集団における研究 (Sano 2000; 船越・福江 2001) と比較して前腕長の成長に遅れがあり、平均よりやや小さいまま成長が終了した。しかし、飛翔行動の発達の様相は野外集団と同様であったことから、本研究で用いた個体は、音声と飛翔能力の発達には問題がなかったと判断した。加えて、本研究で用いたキクガシラコウモリの幼獣が生後 47 日目に達した周波数は、成獣のエコーロケーションパルスよりもやや低い値であった (Fig. 28D, E). 飛翔可能となった幼獣と成獣とのエコーロケーションパルスにおける周波数の差は、キクガシラコウモリ (Jones and Ransome 1993), ルーキクガシラコウモリ (*Rhinolophus rouxi*) (Jones et al. 1992) および、ブラシウスキクガシラコウモリ (*Rhinolophus blasii*) (Siemers et al. 2005) でも報告されていることから、音声発達には問題がなかったといえる。

本研究では、コウモリの幼獣の日齢に基づく詳細なサンプリングによって、テングコウモリとキクガシラコウモリの幼獣の成長過程の特定の時期に、周波

数成分の急激な変化が起こることが明らかになった。テングコウモリでは、幼獣1では8日間に、幼獣3では5日間に、音声パルスの始部周波数および終部周波数が急激に増加した (Figs. 26 and 27)。また、キクガシラコウモリでは、生後5日目と6日目で音声の特徴が大きく変化した後、9日間に音声パルスのCF部周波数が急激に増加した (Fig. 29)。このような短期間の変化は、これまでにおこなわれてきた週齢に基づくサンプリングでは明らかにすることができなかったと考えられる。

幼獣の生後成長において、短い期間内に急激におこる変化は、日齢に基づくサンプリングによれば追跡が可能であるが、頻繁なサンプリングを野外個体群でおこなうことは困難であるため、このような調査手法は飼育下に限定される。コウモリの飼育では、野外と同等の無機のおよび有機的環境の再現は容易ではなく、飼育環境が母獣の哺育行動や幼獣の成長に対して影響を及ぼす可能性は否定できない。しかし、本研究で得られた周波数成分の高周波帯域への急激な変化 (第3章) は、日齢に基づくサンプリングによって、初めて明らかになった。このように、日齢に基づくサンプリングは、音声発達における短期間に起こる変化を明らかにできるという点で重要である。

今回得られた知見は、コウモリの生後成長におけるエコーロケーション能力の発達過程を明らかにする上で、重要な成果であると考えられる。幼獣の音声は、喉頭や声帯の形態の変化や、声帯の張力を調整する筋肉 (輪状甲状筋) の発達に伴って変化し、さらに聴覚系からのフィードバックによって調節される (Rübsamen 1987)。このことから、本研究で観察された、幼獣の音声の周波数成分が急激に変化する時期には、輪状甲状筋の発達によって周波数成分が上昇し、その後聴覚系の調整がおこると考えられる。今後、音声発達に加え、発声器官および聴覚系の詳細な発達過程と、それぞれの関係を明らかにすることで、

エコーロケーション能力の完成の過程を詳細が把握できると期待される。

発声器官の発達が生周波数の変化の要因であるとする、本研究で明らかになった音声の周波数成分の変化は、エコーロケーションをおこなうコウモリ類に共通の発達過程である可能性を示唆している。しかし、コウモリの成長過程には気温や気候、母獣の哺育行動および採餌能率など、直接的間接的な哺育環境も大きく影響を及ぼす (Tuttle and Stevenon 1982)。そのため、音声の発達過程のものにも地域差がある可能性もあり、今後は音声の周波数や持続時間などの発達に伴う変化の様相に地域差があるかどうか、調べる必要がある。

コウモリのエコーロケーション音には、地域差があることが知られているが、地域変異が見られる音声成分は、音声タイプによって異なっている。FM音では、周波数帯やパルス長 (Simers et al. 2001)、最大振幅時周波数 (ピーク周波数) (Jones and Parijs 1993; 船越 2010) および終部周波数 (船越 2010) であり、CF音ではCF部の周波数 (Guillén et al. 2000; 松村 2005; Yoshino et al. 2006, 2008; Jiang et al. 2010) である。

テングコウモリのエコーロケーション音では、北海道と南九州で終部周波数とピーク周波数の各平均値に地域差があることが報告されている (船越 2010)。終部周波数とピーク周波数は、北海道産個体ではそれぞれ平均 43.6 kHz および 51.2 kHz (Fukui et al. 2004)、南九州産個体ではそれぞれ 27.4 kHz および 49.6 kHz であり、北海道産個体のエコーロケーション音のほうが高域にある (船越 2010)。本研究では、本種において地域差が表れる音声成分のうち、終部周波数の発達過程が明らかになった (Figs. 26 and 27)。終部周波数は、始部周波数とともに飛翔開始前の数日間で急激に変化し、その後安定した。このことから、テングコウモリの地域変異が現れる音声成分のひとつである終部周波数は、飛翔開始前に完成するといえる。

一方、キクガシラコウモリでは、テングコウモリと同様に飛翔開始期前に周波数成分が急激に増加したが、増加後の CF 部周波数は、成獣の周波数よりもやや低い値を示した。これは、この後にさらに変化が起こる可能性を示している。キクガシラコウモリでは、一生にわたって 2~3 kHz 内で CF 部周波数が変化することが報告されている (Jones and Ransome 1993)。さらに、母獣の影響を受けて CF 部周波数が決定されることが示唆されている (Jones and Ransome 1993; Yoshino et al. 2006, 2008; Jiang et al. 2010) ことから、キクガシラコウモリでは、エコーロケーション音の型がほとんど整った後、さらに CF 部周波数が変化し、地域特有の周波数を獲得すると考えられる。

本研究では、テングコウモリの地域変異を表すもう一つの特徴と考えられる FM 音のピーク周波数は解析できておらず、またキクガシラコウモリの飛翔可能期後の長期にわたる周波数変化は追跡できていない。今後の研究では、解析項目を増やすとともに、個体の追跡調査をおこなうことによって、地域変異の特徴が完成される時期を明らかにする必要がある。

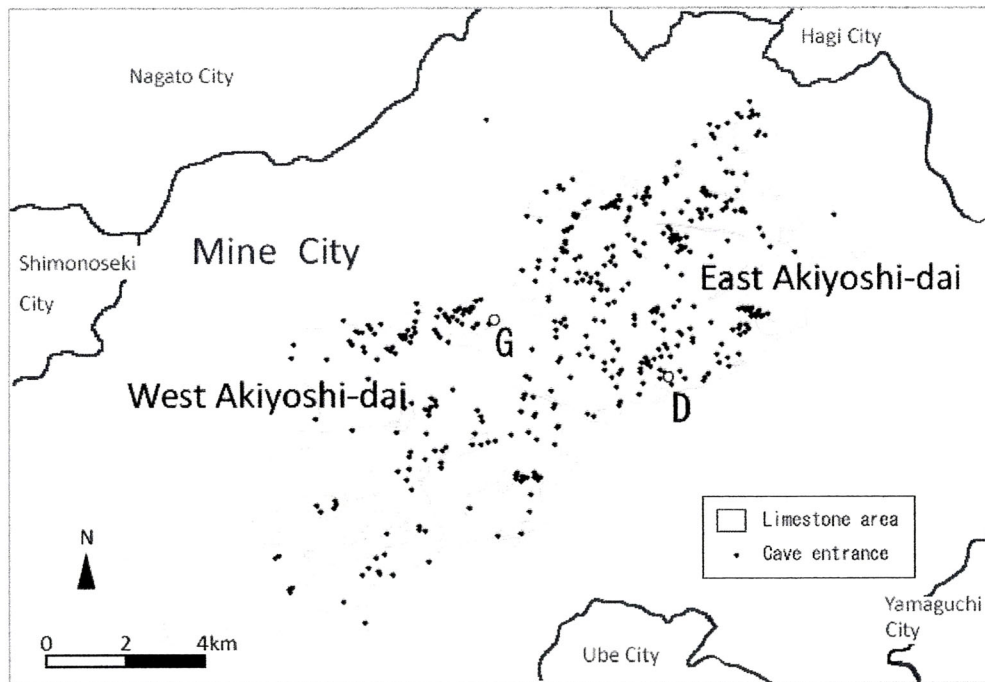


Fig. 19. Study area in Mine City, Yamaguchi Prefecture, western Japan. Grey indicates the limestone areas and closed circles show the cave entrances. The two open circles are the caves surveyed in this study. Cave D in East Akiyoshi-dai is the location where the two female *Murina hilgendorfi* were captured. Cave G in West Akiyoshi-dai is the location where the female *Rhinolophus ferrumequinum* was captured.

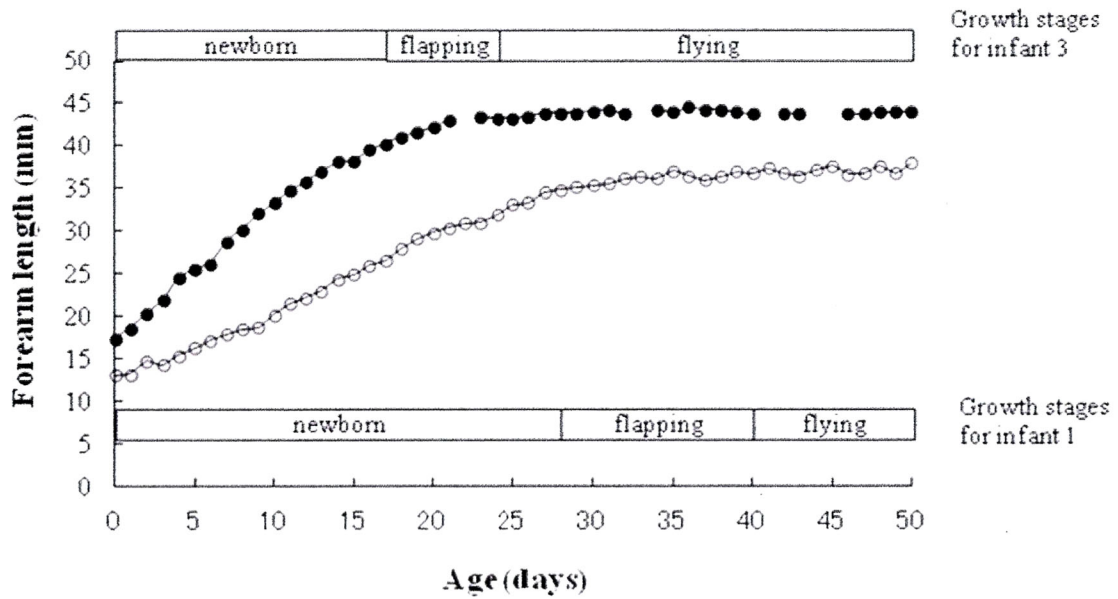


Fig. 20. Growth curves of the forearm length of infant *Murina hilgendorfi*. Open and closed circles are the forearm lengths of infants 1 and 3, respectively. The bar at the bottom shows the growth stages of infant 1 and the bar at the top shows the growth stages of infant 3. These states were distinguished based on locomotion ability.

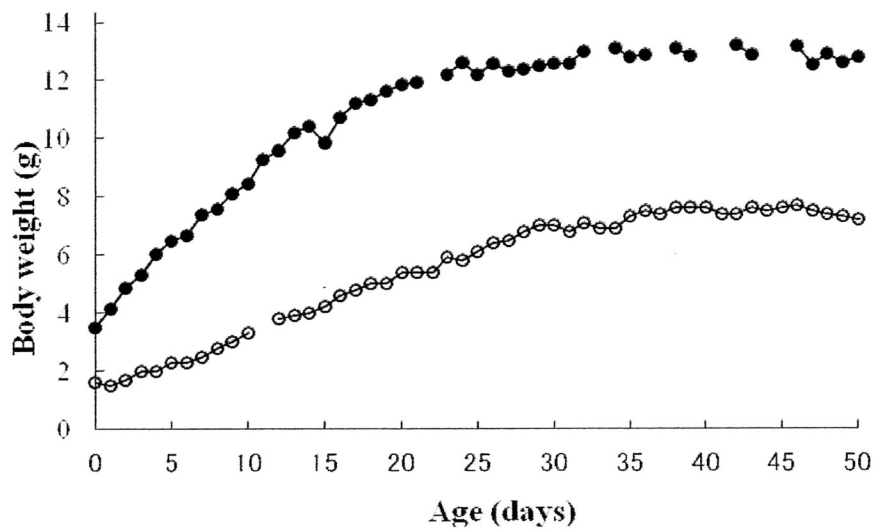


Fig. 21. Growth curves for the body weight of the *Murina hilgendorfi* infants. Open and closed circles are the body weights of infants 1 and 3, respectively.

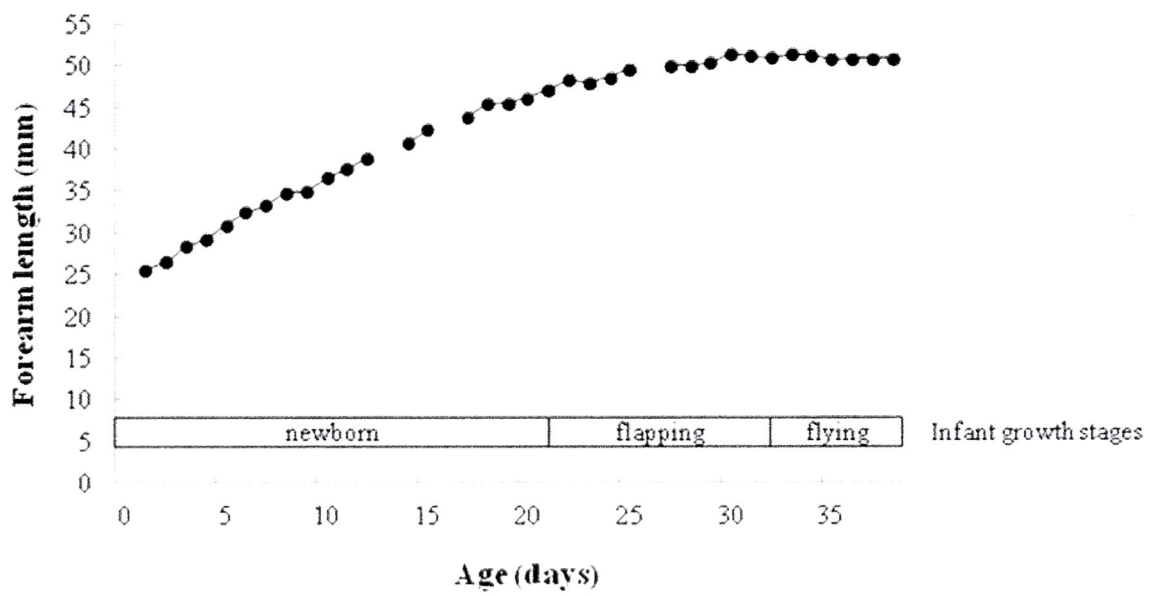


Fig. 22. Growth curve of forearm length of an infant *Rhinolophus ferrumequinum*. Growth is classified into three stages based on locomotion ability at the bottom of the graph: newborn, flapping, and flying.

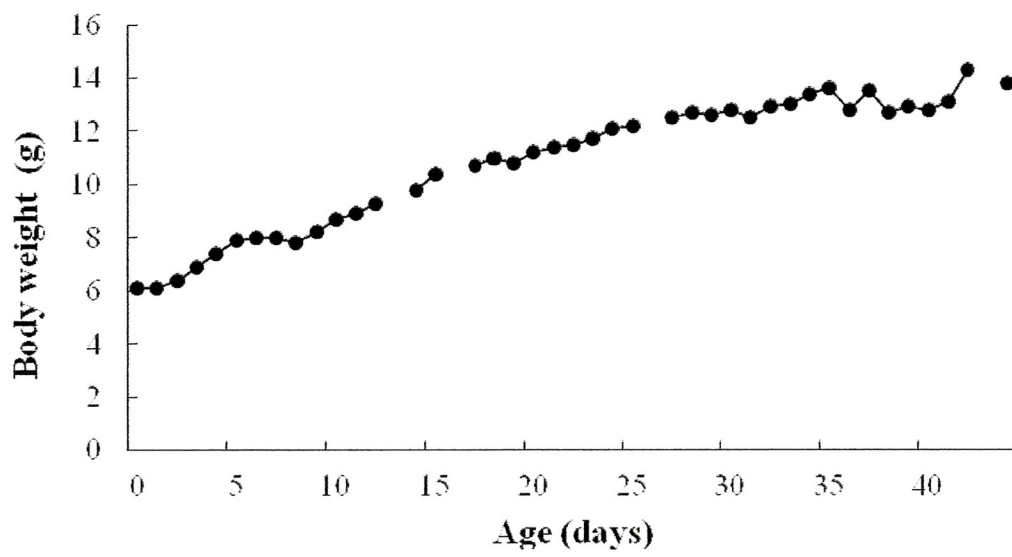


Fig. 23. Growth curve for the body weight of the infant *Rhinolophus ferrumequinum*.

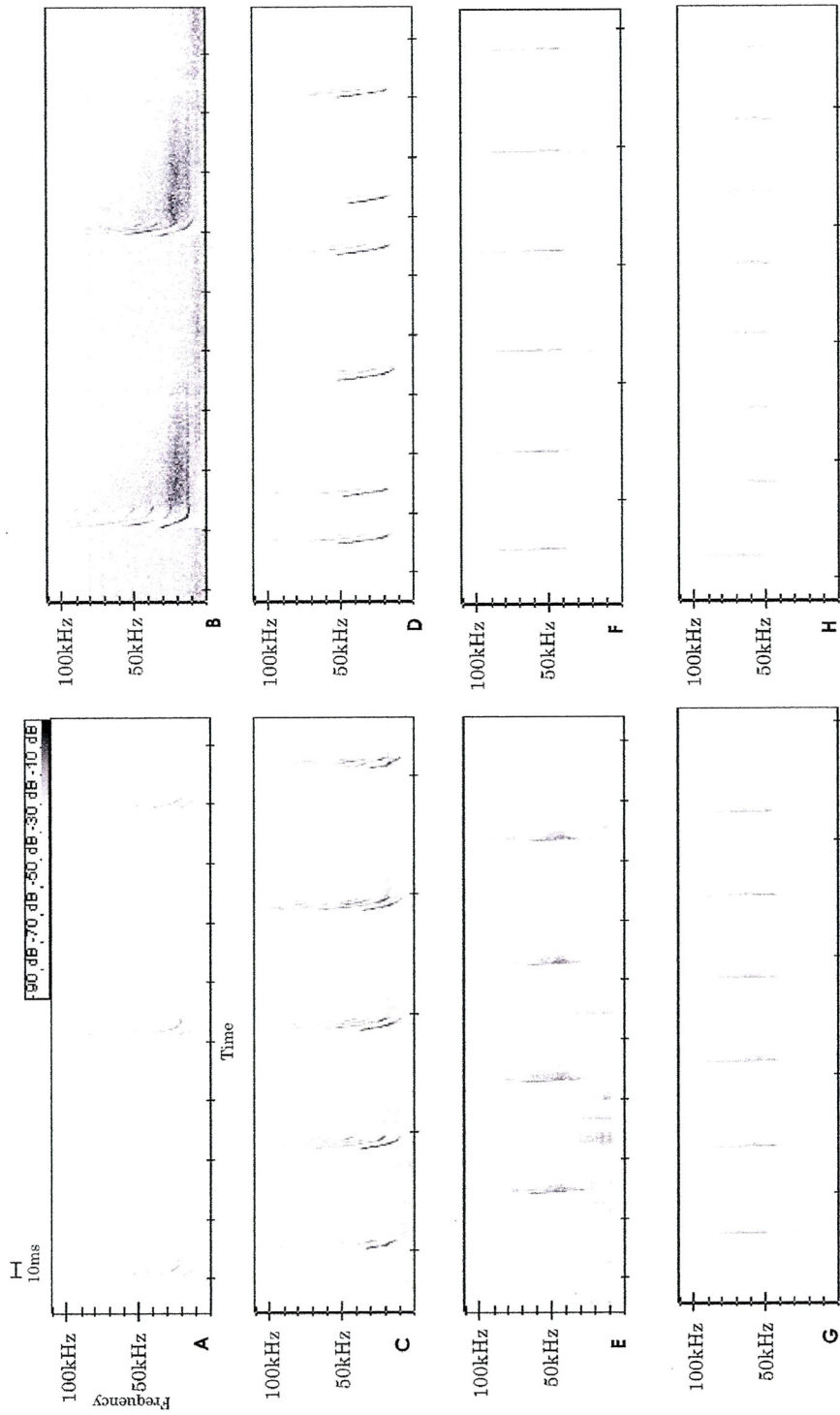


Fig. 24. Sonograms of the FM signals emitted by infant 1 on days 0 (A), 3 (B), 7 (C), 12 (D), 16 (E), 23 (F), 30 (G), and 43 (H).

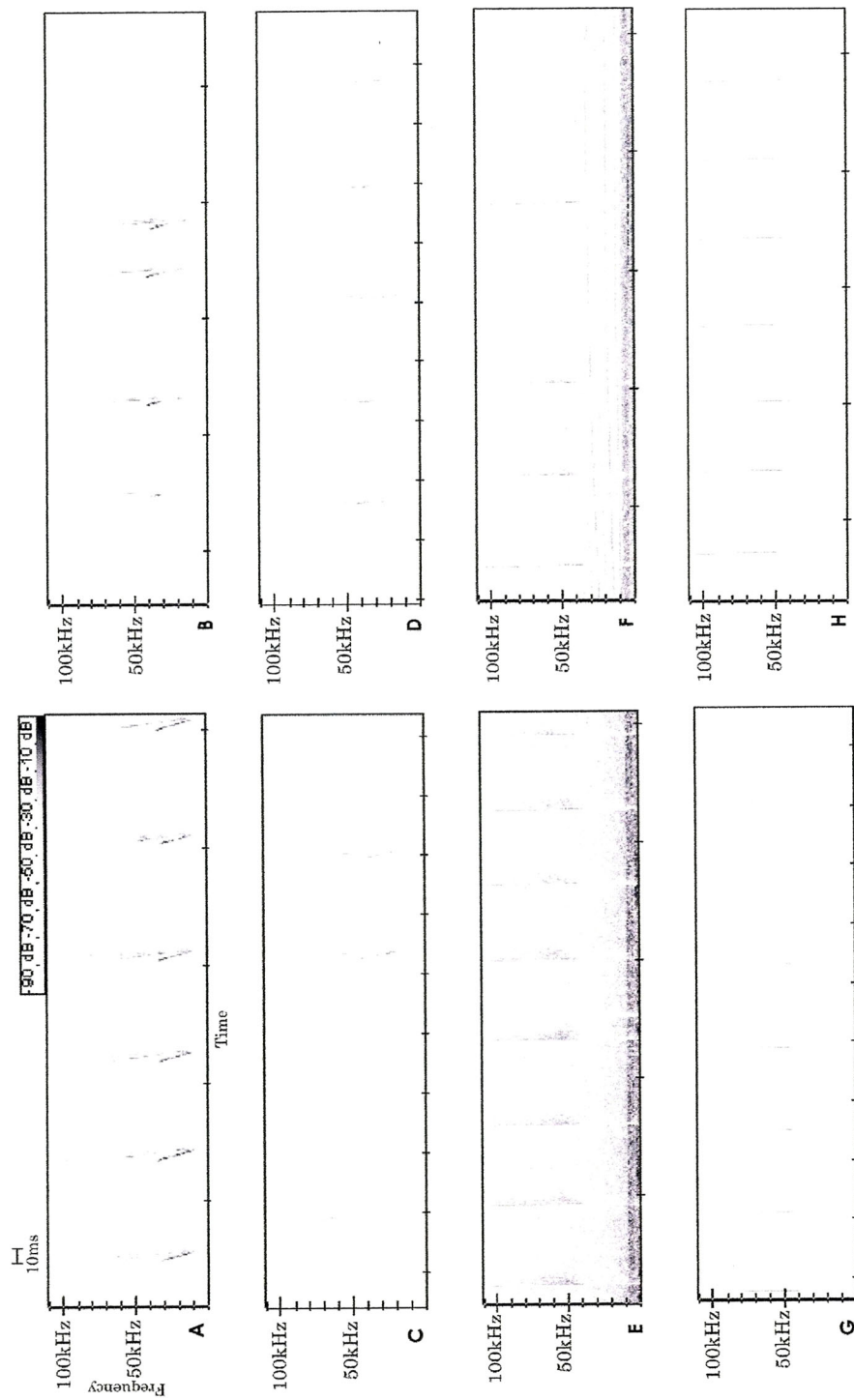


Fig. 25. Sonograms of the FM signals emitted by infant 3 on days 0 (A), 4 (B), 6 (C), 10 (D), 16 (E), 19 (F), 42 (G), and 50 (H).

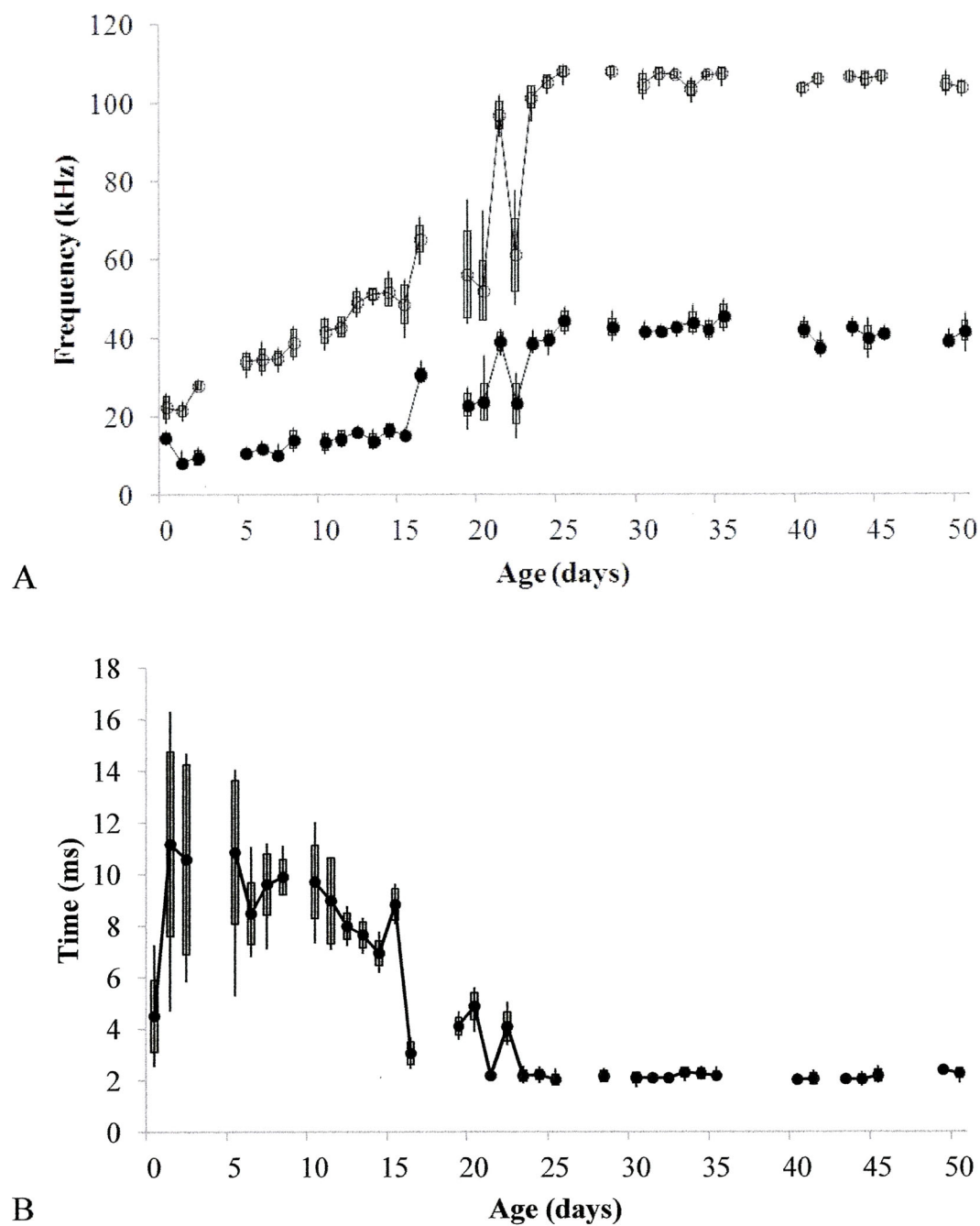
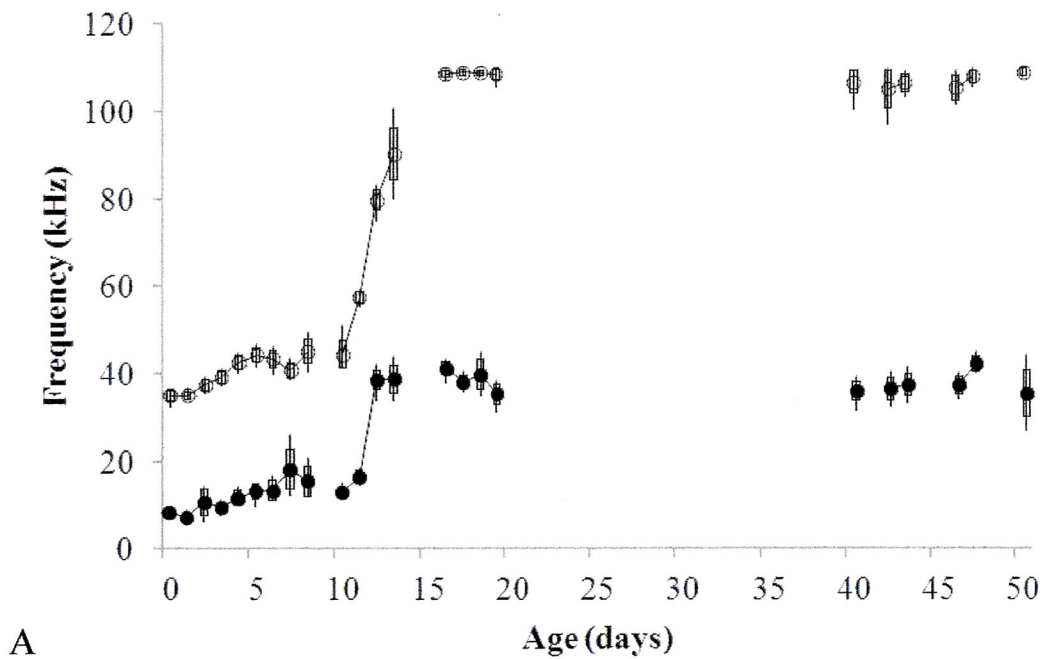
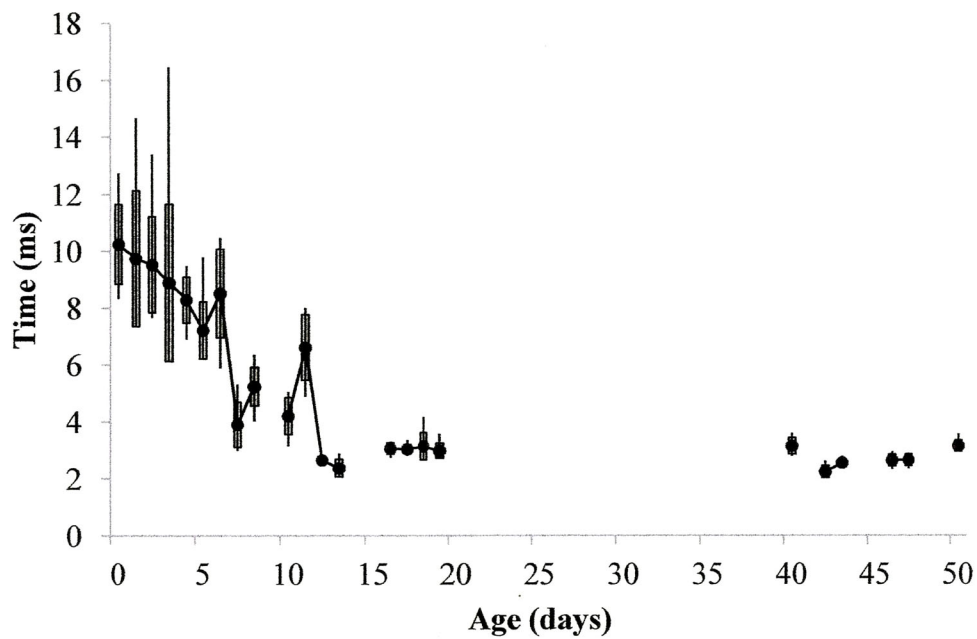


Fig. 26. Developmental changes in the sound parameters of infant 1. (A) The change in the frequency parameters; open and closed circles are the starting and end frequencies, respectively. (B) The change in the time parameter. The vertical lines represent the range; solid circles the mean, and rectangles the standard error.



A



B

Fig. 27. Developmental changes in the sound parameters of infant 3 (A) The change in the frequency parameters; open and closed circles are the starting and end frequencies, respectively. (B) The change in the time parameter. The vertical lines represent the range; solid circles the mean, and rectangles the standard error.

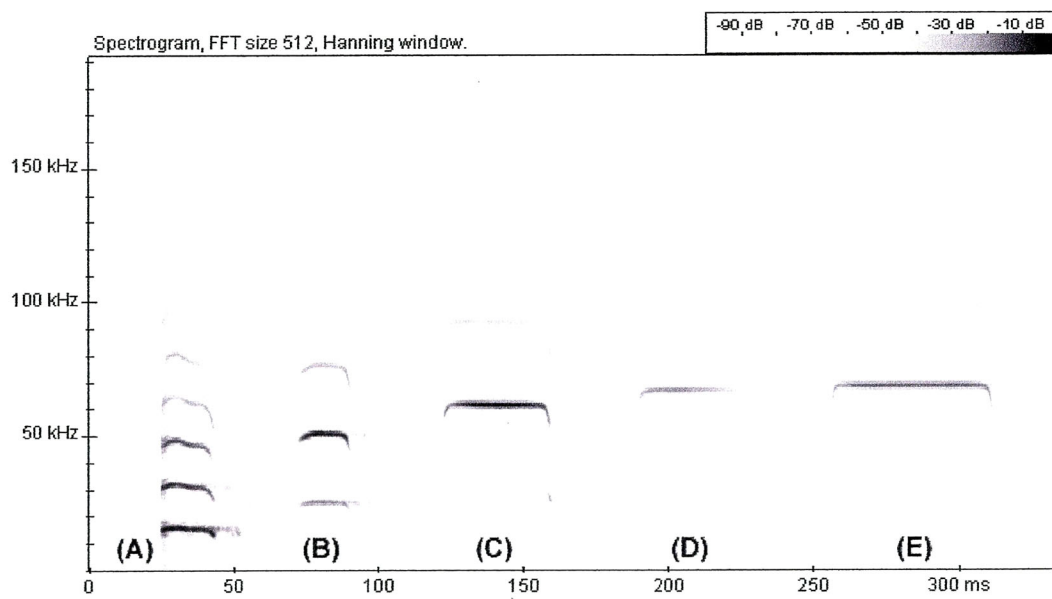


Fig. 28. Sonograms of the infant *Rhinolophus ferrumequinum* on days 5 (A), 6 (B), 15 (C), and 27 (D). (E) Sonogram of the echolocation pulse of an adult *R. ferrumequinum*.

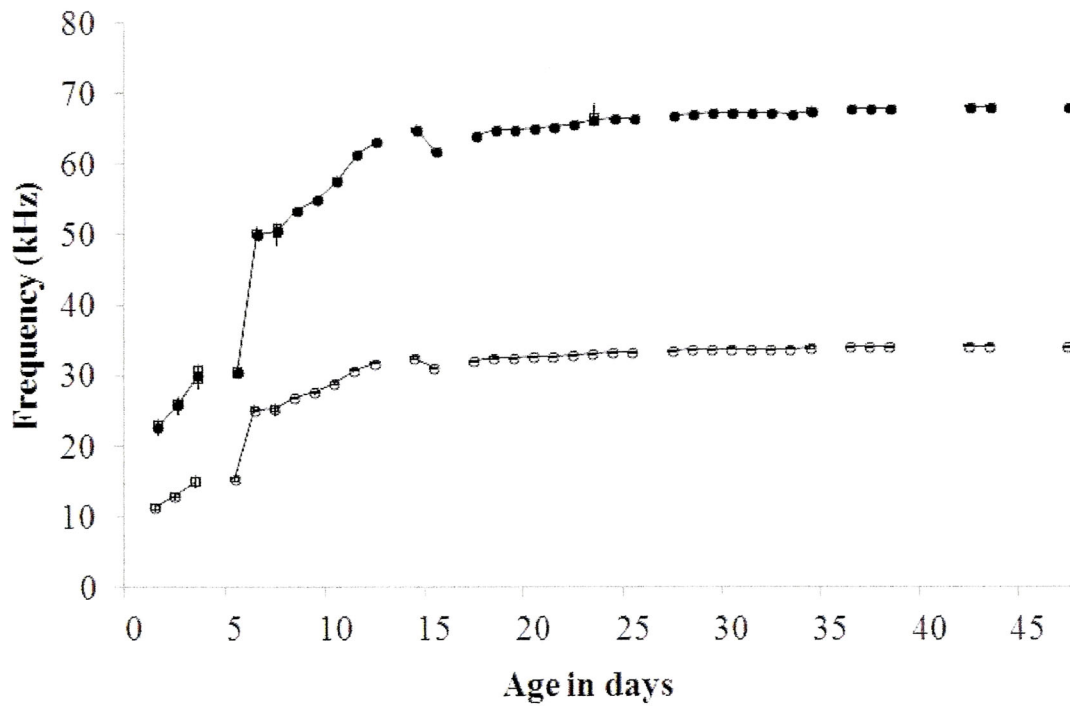


Fig. 29. Developmental change in the constant frequency component of the infant *Rhinolophus ferrumequinum*. Open circles are the average of the fundamental frequency; closed circles are the average of the second harmonic; vertical lines are the range; rectangles are the standard error.

総合考察

秋吉台地域には、多数の洞窟が存在するほか、広大な草原とその周囲を囲む森林が分布し、多様な環境を創出している。そのため、秋吉台地域の自然環境は、コウモリにとって重要な生息場所を提供していると考えられる。本研究は、コウモリ類の生態解明によって秋吉台地域のコウモリ相の特徴とその成因を明らかにすることを目標としており、本論文では、秋吉台の洞窟に生息する 6 種のコウモリのうち、テングコウモリとキクガシラコウモリ 2 種の生態的特性について検討した。テングコウモリの生態については、個体群動態を解明するため、冬期から春期にかけて洞窟をデイルーストとして利用しているテングコウモリの標識調査をおこなった。また、2 種のコウモリの洞窟外における生息および活動を明らかにするため、テングコウモリの洞窟以外のデイルーストの調査および自動撮影法によるテングコウモリの夜間活動調査、ならびにキクガシラコウモリのナイトルーストと食餌昆虫に関する調査をおこなった。さらに、テングコウモリおよびキクガシラコウモリの音声発達の過程を明らかにするための調査をおこなった。

秋吉台地域にどのようなコウモリがどれくらい生息しているか、その個体群の構造や密度を明らかにすることは、秋吉台地域のコウモリ相の特徴を把握する上で重要である。コウモリの個体群の構造や密度を明らかにするためには、種ごとの個体数や年齢構成、死亡率および寿命などの知見が必要である。秋吉台地域の洞窟に生息する 6 種のコウモリでは、長期にわたる標識再捕獲調査の結果に基づいて、リンカーン法による個体数推定がおこなわれている（庫本ほか 1985）。これによると、各種の推定個体数の平均値は、キクガシラコウモリでは 1975 年から 1982 年の間 3,630 頭、モモジロコウモリでは 1975 年から 1982 年の

間で2,301頭、ユビナガコウモリでは1975年と1976年で6,409頭と報告されている(庫本ほか1985)。コキクガシラコウモリは、1967年から1969年の間で8,655.8頭と推定されている(庫本1972)が、標識装着に伴う捕獲作業による悪影響が大きく、標識調査が中止されたため、その後個体数推定はおこなわれていない。ノレンコウモリおよびテングコウモリは、生息数が少なく、標識数と再捕獲数が少なかったため、個体数推定はおこなわれていないが、ノレンコウモリは200頭未満、テングコウモリは数十頭程度と予想されていた(庫本1972)。このうち、とくにテングコウモリは個体数以外の情報も他の5種と比較して極端に乏しく、秋吉台地域のコウモリ相の中ではほとんど注目されていなかった。しかし本研究では、9年間の標識再捕獲調査によって、本種で初めてとなる長期生存記録を得ることができ、また2007年春期に3つの調査洞窟を利用した本種の個体数を70~100頭と推定することができた(第1章)。この推定値は、秋吉台地域に生息するテングコウモリの一部の個体から得られた結果であるため、秋吉台地域全体に生息するテングコウモリの推定個体数は、ノレンコウモリと同等か、それ以上である可能性もある。以上のことから、秋吉台地域のコウモリ相の特徴として、洞窟性コウモリに加え、洞窟以外の場所もねぐらとするテングコウモリが、これまで予想されていたより多い可能性が示唆された。

本研究では、秋吉台地域に生息するテングコウモリのおおまかな生活史が明らかになった。本種は、秋吉台の洞窟を冬期から春期のねぐらとして利用しつつ、それ以外の季節には、秋吉台石灰岩地域より広範囲を含む森林や林縁部をおもな生息場所としている可能性が高い(第1章、第2章)。

テングコウモリは、天候や捕食者の影響を受けやすい不安定な環境をねぐらとして利用することが報告されている。本研究では、秋吉台で初めて洞窟以外のねぐらとして樹木と人家を利用したことが明らかになった(第2章)。他の生

息地では、枯れて丸まった木の葉（山本 2006）、木製のモモンガ用巣箱（柳川 1993）、樹冠部の枝（黒子 1958）などで発見されているため、秋吉台地域に生息するテングコウモリも、ねぐらとしてさまざまな環境を利用すると考えられる。秋吉台の石灰岩分布地域では、地表面に石灰岩の露頭が多く、岩の隙間や岩陰など、テングコウモリがねぐらとして利用可能と思われる場所が、石灰岩の分布していない周辺地域よりも多数存在すると考えられる。このような場所を本種が利用しているかどうか、また本種の生息密度に森林内の露頭の存在が関与しているかどうか明らかになれば、秋吉台の地形的な特徴と本種の分布域の関係が解明されると考えられる。

一方で、秋吉台地域をはじめ、いくつかの地域では、テングコウモリが洞窟や隧道、坑道など、比較的安定した環境のある場所に春期に集合することが確認されており（安部・前田 2004; 原田 2011; 浦野 2011; 第 1 章）、これは春期の交尾行動と関係している可能性がある（第 1 章）。テングコウモリは、ねぐらを頻繁に移動する習性を持っている可能性があり（第 1 章）、洞窟以外のねぐら選択とともに、森林性コウモリと類似した生態的特徴をもっているが、ある季節には、洞窟のような場所も必要としている可能性があることから、秋吉台地域において、洞窟は本種の重要な生息場所の一つであるといえる。

本研究で対象とした 2 種のコウモリのうち、キクガシラコウモリが秋吉台の草原に近い林縁部を採餌場所として利用していることが明らかになった（第 2 章）。キクガシラコウモリは中型から大型のガ類や甲虫類を好み、選択的に捕食するという報告がある（Jones 1990; Funakoshi and Takeda 1998; Ransome and Hutson 2000; Franders and Jones 2009）が、本研究の調査地のナイトルーストを利用する個体が甲虫を捕食していた割合は低く、小型のガ類も捕食しているのが確認された（第 2 章）。ヨーロッパ北部に生息しているキクガシラコウモリは、

採餌用のナイトルーストとして、牛の放牧場周辺の林縁部を好む (Ransome and Hutson 2000). これは、やや開けた空間では飛翔が容易であり、また林縁部の枝は捕食者や悪天候を避ける避難所としての役割をもち、さらに牛の糞の周辺に大量の糞虫が発生することが理由であると考えられている (Ransome and Hutson 2000). 秋吉台地域では、とくに東の台の中心部に広大な草原があり、周囲を森林に囲まれているため、ヨーロッパ北部のキクガシラコウモリが好む、草原周辺の林縁部という環境は類似している。東の台の草原は半自然草地では牛の放牧はおこなわれていないため、糞虫の発生は多くないが、夜行性ガ類の多様性が高い (Yamanaka et al. 2007) ことから、飛翔や避難所としての役割および食餌昆虫の存在量という点で両者は類似しているといえる。このことから、本研究の結果は、秋吉台地域のキクガシラコウモリが本地域の大きな特徴ともいえる草原から林縁部までを採餌環境として利用していることを示唆している。

音声発達に関する研究では、日齢に基づくサンプリングによって、テングコウモリおよびキクガシラコウモリの幼獣の生後成長における音声発達の詳細な過程が明らかになった (第3章)。これは、すでにノレンコウモリでも明らかになっており (山崎・松村 2004)、秋吉台地域の洞窟に生息する6種コウモリのうち3種の音声発達過程が解明されたことになる。

音声発達過程の解明は、秋吉台地域のコウモリ相の特徴を考察する上で重要である。コウモリの音声は種ごとに異なっているが、採餌環境に応じて適応的に変化することが知られている。マレーシアの多雨林に同所的に生息する2亜科3属9種のコウモリは、すべての種が地表面から昆虫を採餌するのに適した、周波数帯が広く持続時間の短いFMパルスを発する (Kingston et al. 1999)。一方で、パナマに生息するクマホオヒゲコウモリ (*Myotis nigricans*) は、パナマでは開けた空間での採餌に適応しており、温帯に生息する同種が発するFMパルス

と比較すると、周波数帯が狭く持続時間の長い音声パルスを発する (Simers et al. 2001). 音声の変異は、採餌習性の変異だけでなく、生殖隔離も引き起こす. ヨーロッパに広く生息するヨーロッパアブラコウモリ (*Pipistrellus pipistrellus*) は、FM パルスの終部周波数によって2つのグループに分けられ、ねぐらは音声タイプごとの集団に分かれていることが判明した (Jones and Parisi 1993). この2つの音声グループは、雌雄間のコミュニケーションコールも異なっていたため、生殖隔離がおこり、採餌習性にも違いが生じたといわれている (Barlow and Jones 2007). また、CF パルスでエコーロケーションをおこなうキクガシラコウモリやオキナワコキクガシラコウモリ (*Rhinolophus pumilus*), ホースフィールドカグラコウモリ (*Hipposideros larvatus*) の CF 部周波数には、地域個体群固有の周波数帯が存在し、地域で継承されている (松村 2005; Yoshino et al. 2006, 2008; Jiang et al. 2010). この CF 部周波数は、母子間で伝搬されると考えられている (Jones and Rasnorne 1993; Yoshino et al. 2008). 以上のことから、現在、ある集団に固有の音声の特徴は、環境への適応と母子伝搬により形成されると考えられる. 本研究では、音声タイプが異なる2種のコウモリの音声発達過程において、その周波数変化の特徴が類似していることが判明した (第3章). 音声を含め、幼獣の成長は母獣と哺育環境の両方から影響を受けることから、音声発達過程にも地域個体群固有の特徴が含まれる可能性がある. また、テングコウモリでは、音声の地域変異の特徴のひとつである終部周波数は、幼獣の飛翔開始期より前に完成するのに対し、キクガシラコウモリの音声の周波数の調整が続く可能性があることが示唆された (第3章). 今後は、このような音声発達の特徴が、個体または種ごとの哺育環境からどのような影響を受けて形成され、また獲得した音声の特徴が各種の生息環境とどのような関係にあるかを明らかにし、秋吉台に生息するコウモリと秋吉台の自然環境との関わりを解明したい.

このように、本研究は秋吉台地域に生息しているテングコウモリの生活史、生息域、生活圏、推定個体数および寿命と、キクガシラコウモリによる草原周辺の林縁部の利用と食餌嗜好性、およびこれらの2種の音声発達の詳細な過程を明らかにした。これらは、秋吉台地域でこれまで明らかになっていなかったコウモリの生態に関する新しい知見であり、コウモリ各種の行動や習性に着目したことによって初めて得られた成果である。

しかし、本研究で得られたテングコウモリの個体数の推定値は、一部の調査地の限られた期間に捕獲された個体数から得られた結果であるため、より確からしい個体数推定をおこなうためには、基となる標識再捕獲個体数の増加が必要である。今後は、現在の調査の継続と、広範囲の洞窟ですべての種を対象とした標識再捕獲調査および個体数推定をおこない、現在の秋吉台地域に生息するコウモリ相の構成を明らかにしたい。

また、本研究では、テングコウモリのねぐらと生息場所、および活動域については新しい知見を得ることができたが、秋吉台地域に生息するテングコウモリの生活史の全容を解明するには、テングコウモリの出産哺育場所や、集団の性質、哺育行動などを明らかにする必要がある。また、テングコウモリの具体的な生態的地位や、他種との種間関係を知るために、本種の採餌昆虫を特定する必要がある。さらに、春期に洞窟に集合する理由を解明できれば、秋吉台地域に生息するテングコウモリが一年を通してどのような生活をしているかを把握することができる。今後は、洞窟での標識再捕獲調査の継続とともに、調査洞窟内での行動観察、森林内での捕獲調査、テレメトリー法による行動圏調査、糞分析による食性調査などをおこなう必要がある。

キクガシラコウモリの採餌習性、草原～林縁部への適応を明らかにするためには、人工的な光源の影響を受けない場所の利用状況についても調査しなけれ

ばならない。また、東の台と西の台の一部には牛の放牧場があるため、その周辺の林縁部も同様に採餌場所として利用されている可能性があり、このような場所では食餌昆虫の内容が半自然草地とは異なっていると考えられる。今後の研究では、半自然草地周辺の林縁部で人工的な光源の影響を受けない場所、および放牧場周辺における採餌用ナイトルーストの確認および食餌昆虫の同定をおこない、本研究の結果と比較することで、秋吉台地域の各環境の採餌場所としての価値およびキクガシラコウモリの採餌場所の選択性と食餌嗜好性を検証が必要である。

さらに、本研究で対象にした種以外のコウモリについても、同様に野外での生態的知見や音声発達に関する知見を集積することが必要である。秋吉台地域の森林では、複数種の採餌圏が重なっていることが推察される。しかし、コウモリは、種によって異なる音声の特徴や飛翔様式をもち、それぞれの種の採餌戦略が異なっているため、草原を含む多様な環境の2次元・3次元的な使い分けや、食餌昆虫の食べ分けを行って、資源を有効に利用している可能性が高い。このような採餌行動の詳細は、バットディテクターを使ったルートセンサスやテレメトリー法による調査をおこなうことで明らかにできる。

そして、音声発達過程に関わる調査では、幼獣の成長過程で母子がどのような音声コミュニケーションをおこなっているかを解明するため、母子の音声レパートリーおよび音声を伴う行動を調べる必要がある。また、音声の特徴がどの程度母子間伝搬されるのかを明らかにするため、母子の音声の類似性と母子ペア間の差異、およびこれらの他地域との差異を調べる必要がある。

さらに、幼獣の哺育環境や哺育様式はコウモリの種ごとに異なっている。たとえば、コキクガシラコウモリやキクガシラコウモリの出産哺育集団は、数十から数千頭のコロニーである (Funakoshi and Takeda 1998; Sano 2000; Funakoshi et

al. 2010) が, ユビナガコウモリの出産哺育集団は時に一万頭にも及ぶ大きな集団となる (Funakoshi 1986). これら 3 種の出産哺育集団はほとんどメスで占められているが, ノレンコウモリやモモジロコウモリの出産哺育集団は雌雄混合で形成され (庫本ほか 1978; 船越 1988; Funakoshi 1991), さらにモモジロコウモリの出産哺育集団は, キクガシラコウモリ, コキクガシラコウモリ, ユビナガコウモリ, ノレンコウモリなどと混成することがある (庫本ほか 1969). テングコウモリの出産哺育集団は数頭程度で最も少数である上に, 幼獣を伴ってねぐらを移動している可能性がある (佐藤・勝田 2007). このように, 各種の出産哺育集団は性質が異なっており, 幼獣がどのような音声環境で哺育されるかということも, 幼獣の音声発達に影響を与えていると考えられるため, 各種の哺育場所や哺育様式を明らかにすることによって, 哺育場所における音声環境を明らかにする必要があると考えられる.

今後の研究では, 秋吉台地域に生息する他の 4 種についても生態学的な研究を進め, 秋吉台地域のもつ多様な環境をコウモリがどのように利用しているのか, 種ごとに異なる生活史や社会形態, 群れの大きさや個体群動態が, 秋吉台の自然環境とどのようにかかわっているか, また, これらの生態とコウモリの音声とがどのように関係しているのかを明らかにすることで, 秋吉台地域におけるコウモリの生態とコウモリ相の特徴の解明につなげたい.

謝辞

本研究の遂行にあたり，野外調査から論文作成にいたるまで終始ご指導，ご助力いただいた山口大学大学院理工学研究科准教授松村澄子先生に，深謝の意を表し，厚くお礼申し上げます。

本論文の審査にあたり，山口大学大学院理工学研究科教授西井淳先生，同研究科教授田中和広先生，同研究科教授内野英治先生，同研究科准教授山中明先生，ならびに鹿児島国際大学国際文化学部教授舩越公威先生には，貴重なご助言をいただくとともに，本論文の細部にわたり丁寧にご指導をいただいた。ここに深謝の意を表し，厚くお礼申し上げます。

郷菜人博士には，資料解析に際し，適切なお助言と解析手法のご指導をいただいた。また，秋吉台科学博物館学芸員藤川将之博士，同博物館学芸委員太田陽子博士には，本論文に関して，貴重なご意見とご批評をいただいた。ここに深謝の意を表し，厚くお礼申し上げます。

山口大学理学部音響行動学研究室の歴代の学生・院生諸氏には，野外調査にご協力いただくとともに，議論を通じて多くの示唆を与えられた。美祢市秋芳町福田邦義氏ご一家，松原毅氏，中村久氏には，現地調査に際して多大な便宜を図っていただいた。秋吉台科学博物館の歴代の職員の皆さまには，本研究の遂行に際し，有形無形のご援助をいただいた。ここに厚く感謝の意を表し，お礼申し上げます。

最後に，本研究の遂行にあたり，物心両面から支えてくれた山崎家および石田家の皆さま，夫 悠にも感謝の言葉を捧げたい。

引用文献

- 安部勇治・前田喜四雄. 2004. 滋賀県多賀町の鍾乳洞「河内風穴」におけるテングコウモリ, *Murina leucogaster* Milne-Edwards, 1872 の個体数の年間変動. 奈良教育大学附属自然環境教育センター紀要 6: 19-23.
- Adam, M. D. and Hayes, J. P. 2000. Use of bridges as night roosts by bats in the Oregon Coast Range. *Journal of Mammalogy* 81: 402-407.
- Anthony, E. L. P., M. H. Stack and Kunz, T. H. 1981. Night roosting and nocturnal time budget of the little brown bat, *Myotis lucifugus*: effects of reproductive status, prey density, and environmental conditions. *Oecologia*, 51: 151-156.
- Barlow, K. E. and Jones, G. 1997. Differences in songflight calls and social calls between two phonic types of the vespertilionid bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Journal of Zoological Society of London* 241: 315-324.
- Brown, P. 1978. The development of hearing in the Pallid bat, *Antrozous pallidus*. *Journal of Comparative Physiology* 126:169-182.
- Brown, P., Brown, T. W. and Grinnel, A. D. 1983. Echolocation, development, and vocal communication in the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 287-298.
- Brunet-Rossini, A. K. and Austad, S. N. 2004. Ageing studies on bats: a review. *Biogerontology* 5: 211-222.
- 出羽寛. 2005. 旭川地方のコウモリ類 III. 旭川大学紀要 59: 23-44.
- Encarnação, J. A., Dietz, M, Kierdorf, U. and Wolters, V. 2004. Body mass changes in male Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) during the seasonal activity period. *Mammalia* 68: 291-297.

- Fenton, M. B. 1985. *Communication in Chiroptera*. 161 pp. Indiana University Press, Bloomington.
- Flanders, J. and Jones, G. 2009. Roost use, ranging behavior, and diet of greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*) using a transitional roost. *Journal of Mammalogy*, 90: 888-896.
- Fukui, D., Agetsuma, N. and Hill, D. A. 2004. Acoustic identification of eight species of bats (Mammalia: Chiroptera) inhabiting forests of southern Hokkaido, Japan: Potential for conservation monitoring. *Zoological Science* 21: 947-955.
- 福井大・揚妻直樹・Hill, D. A.・原田正史. 2007. 北海道大学中川研究林のコウモリ類. 北海道大学演習林研究報告 64:29-36.
- 福井大・河合久仁子・佐藤雅彦・前田喜四雄・青井俊樹・揚妻直樹. 2005. 北海道南西部のコウモリ類. 哺乳類科学 45: 181-191.
- Funakoshi, K. 1986. Maternal care and postnatal development in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersi fuliginosus*. *The Journal of the Mammalogical Society of Japan* 11: 15-26.
- 船越公威. 1988. ノレンコウモリの活動期における生息場所と個体群動態. 地域総合研究 16: 137-147.
- 船越公威. 2010. 九州産食虫性コウモリ類の超音波音声による種判別の試み. 哺乳類科学 50: 165-175.
- Funakoshi, K. 1991. Reproductive ecology and social dynamics in nursery colonies of the Natterer's bat, *Myotis nattereri bombinus*. *Mammal Study* 15: 61-71.
- 船越公威・福江佑子. 2001. 九州産キクガシラコウモリ *Rhinolophus ferrumequinum* の成長と発育パターン. 哺乳類科学 41:171-186.
- Funakoshi, K., Nomura, E., Matsukubo, M. and Wakita, Y. 2010. Postnatal growth and

- vocalization development of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus cornutus*, in Kyushu District, Japan. *Mammal Study* 35: 65-78.
- Funakoshi, K. and Takeda, Y. 1998. Food habits of sympatric insectivorous bats in southern Kyusyu, Japan. *Mammal Study* 23: 49-62.
- Funakoshi, S. and Yamamoto, T. 1996. Moths, containing several species of *Amphipyra*, eaten by different bats at two sites. *Transaction of the Lepidopterological Society of Japan* 47: 201-208.
- Guillén, A. Juste, B., J. and Ibáñez, C. 2000. Variation in the frequency of the echolocation calls of *Hipposideros ruber* in the Gulf of Guinea: an exploration of the adaptive meaning of the constant frequency value in rhinolophid CF bats. *Journal of Evolutional Biology* 13: 70-80.
- 原田正史. 2011. 奈良県香芝市の戦跡壕におけるテングコウモリの生息動態. *コウモリ通信* 18: 10-12.
- 橋本明日香・松村澄子. 2008. 秋吉台におけるテングコウモリ (*Murina leucogaster*) のバンディング法による個体数調査. *山口生物* 30: 67-74.
- Hill, J. H. and Smith, J.D. 1984. *Bats A Natural History*, pp. 141-143. University of Texas Press, Austin.
- Hirakawa, F. and Kawai, K. 2006. Hiding low in the thicket: roost use by Ussurian tube-nosed bats (*Murina ussuriensis*). *Acta Chiropterologica* 8: 263-269.
- Hiryu, S. and Riquimaroux, H. 2011. Developmental changes in ultrasonic vocalizations by infant Japanese echolocating bats, *Pipistrellus abramus*. *Journal of Acoustical Society of America* 130: 147-153.
- 久野英二. 1986. 個体群生態学研究法 1. 個体数調査法. 114 pp. 共立出版, 東京.

- 井上寛・杉繁郎・黒子浩・森内茂・川辺湛・大和田守. 1982. 日本産蛾類大図鑑, 1, 1-968 2, 1-556, pls1-392. 講談社, 東京.
- Ishida, M. 2009. Life history traits and roosting ecology of the Japanese large-footed bat revealed by long-term banding studies at Akiyoshi-dai Plateau. In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa and T. Saitoh, eds.) The Wild Mammals of Japan, pp. 102-103. Shoukadoh Book Sellers, Kyoto.
- Ishida-Yamasaki, M., Matsumura, S., Kinugasa, M. and Yamanaka, A. 2010. Usage frequency of night roosts and diet preference of the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* in the Akiyoshi-dai Plateau, Yamaguchi, Japan. Journal of the Speleological society of Japan 35: 11-17.
- 石田麻里・河合久仁子. 2011. テングコウモリ. コウモリ識別ハンドブック 改訂版 (コウモリの会, 編), pp. 58-59. 文一総合出版, 東京.
- 伊藤嘉昭・村井実. 1977. 動物生態学研究法 上巻 (268 pp.)・下巻 (558 pp.). 古今書院, 東京.
- Jiang, T., Liu, R., Metzner, W., You, Y., Li, S., Liu, S. and Feng, J. 2010. Geographical and individual variation in echolocation calls of the intermediate leaf-nosed bat, *Hipposideros larvatus*. Ethology 116: 691-703.
- Jolly, G. M. 1963. Estimates of population parameters from multiple recapture data with both death and dilutions – deterministic model. Biometrika 50: 113-128.
- Jones, G. 1990. Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*): optimal foraging by echolocation? Journal of Animal Ecology 59: 587-602.
- Jones, G., Gordon, T. and Nightingale, J. 1992. Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros*.

Mammalia 56: 189-193.

Jones, G. and Parijs, S. M. 1993. Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species present? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* 251: 119-125.

Jones, G. and Ransome, R. D. 1993. Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 252: 125-128.

片山佳宙. 2006. 洞窟性コウモリ類の roosting ecology. 山口大学大学院理工学研究科修士論文. pp. 1-74.

Kawai, K. 2009. *Murina hilgendorfi* (Peters, 1880). In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa and T. Saitoh, eds.) *The Wild Mammals of Japan*, pp. 115-117. Shoukadoh Book Sellers, Kyoto.

Keen, R. 1988. Mark-recapture estimates of bat survival. In (T. H. Kunz, ed.) *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*, pp. 157-170. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Kingston, T., Jones, G., Akber, Z. and Kunz, T. H. 1999. Echolocation signal design in Kerivoulinae and Murinae (Chiroptera: Vespertilionidae) from Malaysia. *Journal of Zoological Society of London* 249: 359-374.

Kingston, T., Marcia, C. L., Jones, G., Akber, Z., Kunz, T. H. and Schneider, C. J. 2001. Acoustic divergence in two cryptic *Hipposideros* species: a role for social selection? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268: 1381-1386.

Kingston, T. and Rossiter S. J. 2004. Harmonic-hopping in Wallacea's bats. *Nature* 429: 654-657.

- Knight, T. and Jones, G. 2009. Importance of night roosts for bat conservation: roosting behaviour of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros*. *Endangered Species Research* 8: 79-86.
- 小池啓一・小野展嗣・町田龍一郎. 2002. 昆虫. 208 pp. 小学館, 東京.
- コウモリの会, 編. 2011. コウモリ識別ハンドブック 改訂版. 88 pp. 文一総合出版, 東京.
- 小柳恭二・辻明子・安井さち子・小金澤正昭. 2005. 栃木県塩谷郡栗山村におけるコウモリ類の分布. *東洋蝙蝠研究所紀要* 4: 7-14.
- 小柳恭二・安井さち子・小金澤正昭・神達和明. 2011. 栃木県日光市湯西川地域のコウモリ相. *栃木県立博物館研究紀要* 28: 35-43.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. 654 pp. Harper and Row, New York.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting Ecology. pp. 1-46, In (T. H. Kunz, ed.) *Ecology of bats*. Plenum Press, New York and London.
- Kunz, T. H. and Hood, W. R. 2000. Parental care and postnatal growth in the Chiroptera. In (G. F. McCracken and G. S. Wilkinson eds.) *Reproductive Biology of Bats*. pp. 452-453. Academic Press.
- Kunz, T. H. Adams, R. A. and Hood, W. R. 2009. Methods for assessing size at birth and postnatal growth and development in bats. pp. 273- 314, In (T. H. Kunz and S. Parsons ed.) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. 2nd edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- 庫本正. 1964. 秋吉台洞窟で採集されたニホンテングコウモリについて. *秋吉台科学博物館報告* 3: 35-37.
- 庫本正. 1972. 秋吉台産コウモリ類の生態および系統動物学的研究. *秋吉台科学博物館報告* 8: 7-119.

- 庫本正. 1978. モモジロコウモリの生息場所・社会・個体群動態. 秋吉台科学博物館報告 13: 35-54.
- 庫本正・中村久・内田照章. 1985. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査 IV 1975年4月から1983年3月までの調査結果. 秋吉台科学博物館報告 20: 25-44.
- 庫本正・中村久・内田照章. 1995. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査 VI 1987年4月から1993年3月までの調査結果. 秋吉台科学博物館報告 30: 37-49.
- 庫本正・中村久・内田照章. 1998. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査 VII 1993年4月から1997年3月までの調査結果. 秋吉台科学博物館報告 33: 31-43.
- 庫本正・中村久・内田照章・下泉重吉. 1975. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査 III 1972年4月から1975年3月までの調査結果. 秋吉台科学博物館報告 11: 29-47.
- 庫本正・上田丞. 1998. 秋吉台の蛾類相. 1. 棲息域としての秋吉台の概要及びライトトラップに誘引された蛾類の目録. 秋吉台科学博物館報告 33: 45-64.
- 庫本正・内田照章. 1981. テングコウモリの新成獣の成長. 秋吉台科学博物館報告 16: 55-69.
- 庫本正・内田照章. 2001. キクガシラコウモリ雌の生命表. 秋吉台科学博物館報告 36: 17-28.
- 庫本正・内田照章・下泉重吉・中村久. 1969. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査 I 1966年の調査結果. 秋吉台科学博物館報告 6: 1-26.

- 黒子浩. 1958 彦山の動物. 英彦山 (田川郷土研究会, 編), pp. 668-671. 葦書房, 福岡.
- Kurta, A. and Kunz, T. H. 1987. Size of bats at birth and maternal investment during pregnancy. *Symposia of the Zoological Society of London* 57: 79-106.
- Liu, Y., Feng, J., Jiang, Y. L., Wu, L. and Sun, K. P. 2007. Vocalization development of greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* (Rhinolophidae, Chiroptera). *Folia Zoolodica* 56: 126-136.
- Longru, J., Jiang, F., Keping, S., Ying, L., Lei, W., Zhenxin, L. and Xichen, Z., 2005. Foraging strategies in the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) on Lepidoptera in summer. *Chinese Science Bulletin* 50: 1477-1482.
- Matsumura, S. 1979. Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): Development of vocalization. *Journal of Mammalogy* 60: 76-84.
- Matsumura, S. 1981. Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): vocal communication in the three-week-old infants. *Journal of Mammalogy* 62: 20-28.
- 松村澄子. 2005. コウモリ類超音波音声の地理的変異. 動物地理の自然史—分布と多様性の進化学— (増田隆一・阿部久, 編著), pp. 225-241. 北海道大学図書刊行会, 北海道.
- 松村澄子・阪本嘉信・片山佳宙・山崎麻里. 2005. 山口県内におけるテングコウモリの生息状況. *山口ケイビングクラブ会報* 40: 5-6.
- McNab, B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In (T. H. Kunz ed.) *The ecology of bats*, pp. 151-200. Plenum Press, New York.
- みちのく野生生物調査会. 1999. 小型哺乳類 (食虫類・ネズミ類). 鱒ヶ沢スキ

一場拡張等計画に係る自然環境影響調査（生物関係）（みちのく野生生物調査会，編）， pp. 37-42.

Monroy, J., Carter, M. E., Miller, K. E. and Covey, E. 2011. Development of echolocation and communication vocalizations in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of Comparative Physiology A* 197: 459-467.

Mori, T., Son, S. W., Yoon, M. H. and Uchida, T. A. 1989. Prolonged survival of the Graafian follicle accompanied with sperm storage and subsequent early development in the female Greater tube-nosed bat, *Murina leucogaster*. *Journal of Faculty of Agriculture, Kyushu University* 34: 1-22.

森井隆三. 2001. アブラコウモリ *Pipistrellus Abrams* 同一集団の出巢個体数，性比および年齢構成の季節変化. *香川生物* 28: 37-44.

Moss, C. F., Redish, D., Gounden, C. and Kunz, T. H. 1997. Ontogeny of vocal signals in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Animal Behaviour* 54: 131-141.

Nakamura, K. and Ohgushi, T. 1979. Studies on the population dynamics of a thistle-feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (KONO) in a cool temperate climax forest I. The estimation of adult population parameters by the marking, release and recapture methods. *Researches on Population Ecology* 20: 297-314.

永田尚祥. 2008. 秋吉台産キクガシラコウモリ (*Rhinolophus ferrumequinum*) における night roost の特性と行動. 山口大学理学部卒業論文. pp. 1-15.

Neuweiler, G. 1984. Foraging, echolocation and audition in bats. *Naturwissenschaften* 71: 446-455

Neuweiler, G. 1990. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiological Review* 70: 615-641.

- Neuweiler, G. 2000. *6 Echolocation*. In *The Biology of Bats*, pp. 140-209. Oxford University Press, New York.
- オルトリンガム, J. D. 1998. コウモリー進化・生態・行動. コウモリの会翻訳グループ訳. 松村澄子監修. 402 pp. 八坂書房, 東京.
- 太田陽子. 2011. 秋吉台地域の相関植生図. 秋吉台科学博物館報告 46: 37-44.
- Ransome, R. D. and Hutson, A. M. 2000. Action plan for the conservation of the greater horseshoe bat in Europe (*Rhinolophus ferrumequinum*). 56 pp. Council of Europe Publishing.
- Rice, D. W. 1957. Life history and ecology of *Myotis austroriparius* in Florida. *Journal of Mammalogy* 38: 15-32.
- Rübsamen, R. 1987. Ontogenesis of the echolocation system in the rufus horseshoe bat, *Rhinolophus rouxi* (Audition and vocalization in early postnatal development). *Journal of Comparative Physiology* 161: 899-913.
- 酒井香・藤岡昌介. 2007. 日本産コガネムシ上科図説. 第2巻 食葉群1. 173 pp. 昆虫文献六本脚, 東京.
- Sano, A. 2000. Postnatal growth and development of thermoregulative ability in the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum nippon*, related to maternal care. *Mammal Study* 25: 1-15.
- 佐野明. 2001. 石川県出雲廃坑群におけるキクガシラコウモリ個体群の研究. 三重県林業技術センター研究報告 13: 1-68.
- Sano, A. 2009. *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774). In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa and T. Saitoh, eds.) *The Wild Mammals of Japan*, pp. 58-59. Shoukadoh Book Sellers, Kyoto.
- Schulz, M. and Hannah, D. 1998. Relative abundance, diet and roost selection of the

- tube-nosed insect bat, *Murina florium*, on the Atherton Tablelands, Australia. *Wildlife Research* 25: 261-271.
- 佐藤顕義・勝田節子. 2007. 天竜川水系で確認したテングコウモリ *Murina leucogaster* の繁殖と周年動態. *コウモリ通信* 15: 2-5.
- 佐藤重穂・谷地森秀二. 2007. 高知県吾川郡いの町におけるテングコウモリ *Murina hilgendorfi* の捕獲記録. *四国自然史科学研究* 4: 30-33.
- Seber, G. A. F. 1973. The estimation of animal abundance and related parameters. 506 pp. Hafner Press, New York.
- 関伸一. 2002. アカヒゲの生存率と移動・分散距離. *九州森林研究* 55: 171-172.
- Siemers, B. M., Beedholm, K., Dietz, C., Dietz, I. and Ivanova, T. 2005. Is species identity, sex, age or individual quality conveyed by echolocation call frequency in European horseshoe bats? *Acta Chiropterologica* 7: 259-274.
- Simers, B. M., Kalko, E. K. and Schnitzler, H. U. 2001. Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 317-328.
- Sterbing, S. J. 2002. Postnatal development of vocalizations and hearing in the phyllostomid bat, *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy* 83: 516-525.
- Thabah, A., Rossiter, S. J., Kingston, T., Zhang, S., Parsons, S., Mya, K. M., Akbar, Z. and Jones, G. 2006. Genetic divergence and echolocation call frequency in cryptic species of *Hipposideros larvatus* s. l. (Chiroptera: Hipposideridae) from the Indo-Malayan region. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 119-130.
- 豊田加奈子. 2008. 秋吉台産キクガシラコウモリ (*Rhinolophus ferrumequinum*)

- におけるナイトルースト利用度と餌昆虫の季節変化. 山口大学理学部
卒業論文. pp. 1-25.
- Tsytsulina, K. 2008. *Murina hilgendorfi*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened
Species. Version 2011. 2. <www.iucnredlist.org>.
- Tuttle, M. D. and Stevenson, D. 1982. Growth and survival of bats pp. 105-150, In (T. H.
Kunz, ed.) Ecology of bats. Plenum Press, New York and London.
- 浦野信孝. 2011. テングコウモリ *Murina hilgendorfi* の季節による洞穴利用の変
化について. コウモリ通信 18: 5-7.
- Vater, M., Kössl, M., Foeller, E., Coro, F., Mora, E. and Russell, J. 2003. Development
of echolocation calls in the Mustached bat, *Pteronotus parnellii*. Journal of
Neurophysiology 90: 2274-2290.
- Vaughan, N., Jones, G. and Harris, S. 1997. Identification of British bat species by
multivariate analysis of echolocation call parameters. Bioacoustics 7:
189-207.
- Wilson, D. E. and Reeder, D. M. 2005. Mammal Species of the World. 1-2, 3rd edition.
pp. 2142. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- 山本輝正. 2006. テングコウモリとコテングコウモリの秋期のねぐら. コウモ
リ通信 14: 13-14.
- 山本輝正・上馬康生・野崎英吉. 2005. 石川県内白山地域のコウモリ相調査—
1998年～2005年の調査結果より—. 石川県白山自然保護センター研究
報告 32: 25-30.
- 山本五男・嶋沢匡寿. 1992. 一戸町西岳のコウモリ類とカワネズミ調査. Paulownia
24: 36.
- Yamanaka, A., Kometani, M., Tsujimura, Y., Yamamoto, K., Yamasaki, M. and

- Matsumura, S. 2008. Notes on moths light-trapped around a doline farm on the Akiyoshi-dai Plateau, Mito-cho, Yamaguchi Prefecture, Japan. *Bulletin of the Akiyoshi-dai Museum of Natural History* 43: 43-49.
- Yamanaka, A., Yamasaki, M., Watanabe, M. and Matsumura, S. 2007. Lepidopteran moths light-trapped in the Akiyoshi-dai Plateau of Yamaguchi Prefecture, Japan. *Bulletin of the Akiyoshi-dai Museum of Natural History* 42: 35-49.
- 山崎麻里・松村澄子. 2004. ノレンコウモリの音声の発達と母一子のコミュニケーション. *秋吉台科学博物館報告* 39: 23-36.
- Yamasaki, M., Sakamoto, Y. and Matsumura, M. 2006. Postnatal growth and development of sounds in the greater tube-nosed bat, *Murina leucogaster*. *Bulletin of the Akiyoshi-dai Museum of Natural History* 41: 33-44.
- 柳川久. 1993. 帯広における巣箱の利用状況. *コウモリ通信* 1: 1.
- 米田政明, 間野勉. 2011. クマ類の個体数推定および動向把握方法の現状と課題. *哺乳類科学* 51: 79-95.
- Yoshino, H., Armstrong, K. N., Izawa, M., Yokoyama, J. and Kawata, M. 2008. Genetic and acoustic population structuring in the Okinawa least horseshoe bat: are intercolony acoustic differences maintained by vertical maternal transmission? *Molecular Ecology* 17: 4978-4991.
- Yoshino, H., Matsumura, S., Kinjo, K., Tamura, H., Ota, H. and Izawa, M. 2006. Geographical variation in echolocation call and body size of the Okinawan least horseshoe bat, *Rhinolophus pumilus* (Mammalia: Rhinolophidae), on Okinawa-jima Island, Ryukyu Archipelago, Japan. *Zoological Science* 23: 661-667.