

ニホンアナグマの生態と社会システム

Ecology and Social System of the Japanese Badger, *Meles meles anakuma* (Carnivora; Mustelidae) in Yamaguchi, Japan.

田中 浩

Hiroshi Tanaka

山口大学大学院理工学研究科自然共生科学専攻
Natural Symbiosis Science, Graduate School of Science
and Technology, Yamaguchi University

学位論文内容の要旨

学位論文題目 ニホンアナグマの生態と社会システム
[Ecology and Social System of the Japanese Badger, *Meles meles anakuma* (Carnivora; Mustelidae) in Yamaguchi, Japan.]

申請者名 田中 浩

食肉目 (Carnivora) イタチ科 (Mustelidae) に属する中型獣であるニホンアナグマ (*Meles meles anakuma* Temminck, 1844) は、本州、四国、九州、小豆島に分布し、亜種であるユーラシアアナグマ (*Meles meles meles* Linnaeus, 1758) はイギリスからユーラシア大陸に広く分布し、ヨーロッパを中心に、詳細な生態や社会システムが研究されている。しかしながらニホンアナグマについては、いまだ西日本地域に生息する個体群の生態と社会システムに関する調査研究はない。本研究は、本州西端の山口市に生息するニホンアナグマの基本的生態、社会システムと繁殖システム、生息環境利用、日周活動パターンの季節的变化と冬眠機構について解析し、考察を試みた。

1995年から2000年に7例の繁殖が確認され、平均産仔数は2.3頭 (range=1-3) で、メス成獣は3月上旬から4月中旬出産し、その後すぐに発情した。3月上旬から4月中旬に交尾が行われ、交尾から出産までの期間が長いことから、ユーラシアアナグマで知られているように、遅延着床現象があると考えられ、妊娠期間は約1年におよぶと考えられた。成熟オスおよび母親獣と供に生活する若いオス獣は子育てに関与しなかった。

ニホンアナグマの行動圏は、ラジオトラッキング法を用いて個体の位置推定を行い、最外郭法により推定した。成獣の体重・頭胴長の平均値 (mean±SD) は、オス成獣 (N=7) で 5.7 ± 0.4 kg・ 66.8 ± 2.7 cm、メス成獣 (N=7) で 4.4 ± 0.6 kg・ 60.4 ± 2.4 cmとオス成獣の方が有意に大きかった。年間を通じた成獣の行動圏の平均面積 (mean±SD) はオス成獣 (N=5) で 158 ± 98.8 ha、メス成獣 (N=6) で 44 ± 25.4 ha とオス成獣の方が有意に大きく、4歳以上の成熟オス行動圏は広く、その中に2~3頭のメス成獣の行動圏が含まれていた。成熟オスおよびメス成獣において同性間の行動圏の重複は認められなかった。ニホンアナグマは性的な二型がみられ、同性間に排他的ななわばりを形成し、基本的に単独性で一夫多妻型の繁殖システムをもつと考えられた。グループテリトリーを形成するユーラシアアナグマ

とは、なわばりや繁殖システムにおいて、大きく異なると推察された。

調査地内に、巣穴は160箇所あり、メスは99.6%、オスは95.6%休息に巣穴を利用した。各個体の行動圏内には8-71箇所の巣穴があり、年間平均13.5箇所の巣穴を利用した。成熟オスと成獣メスが同一の巣穴を使うことはほとんどなく、メスの仔は生後14ヶ月まで、オスの仔は26ヶ月まで母親の行動圏内に留まり、同一の巣穴で越冬した。ニホンアナグマには、ユーラシアアナグマで報告されている、年間を通して常に使われる main sett (メイン巣穴) はないと考えられた。

食性は、ミミズを主要食物とし、同時に土壌棲昆虫・ムカデ・カタツムリなどを採食する。加えて各季節に得られる植物の液果も採食することから、ニホンアナグマは、様々な食物を採食する opportunist feeder (日和見採食者) であると考えられた。また、生息環境の利用様式は一様ではなく、アカマツ林とシイ・カシ林を選択的に利用しており、メス成獣の行動圏内のアカマツ林とシイ・カシ林のしめる割合が高いほど行動圏が小さくなる相関があった。他地域のユーラシアアナグマと同様に、それぞれの生息環境でキーとなる食物の分布する植生により行動圏が大きく規定されると考えられた。

山口市に生息するニホンアナグマは、オス・メス成獣で、ともに体重の季節変動があった。5月～6月に体重は最低となり、11月に最大となった。オス成獣では6月5.8 kg、11月11.0 kg と約1.9倍に、また、1歳オス獣は5月4.4 kg、11月8.6 kg と約2.0倍になった。また、日周活動には季節的な変化があり、基本的に夜行性で、7月から10月は日の入り近くに出巢し、日の出近くに帰巢するが、秋11月より出巢時刻と帰巢時刻の間隔が短くなり始め、1月から2月には巢内にほとんど留まり、活動が極端に減少した。

1999年11月に、オス幼獣(JM2)の腹腔内に温度計測ロガーを埋め込んだ。計測は30分間隔で行い、2000年4月に計測器を回収した。冬眠は母親(AF3)と同一の巣穴で行い、体重は5.3 kg から3.6 kg に減少し、減少率は32.1%であった。最低体温は32.0℃、最高体温は39.8℃で、温度差は7.8℃であった。月別平均体温は12月35.1℃、1月34.8℃、2月35.9℃、3月37.1℃、4月は37.4℃で大きな低下ではなかったが、ニホンアナグマも体温の低下により、基礎代謝量を抑制し、脂肪の消費を抑えて、冬眠するものと推察された。

The syllabus of doctoral thesis

The title of doctoral thesis: Ecology and Social System of the Japanese Badger, *Meles meles anakuma* (Carnivora; Mustelidae) in Yamaguchi, Japan.

(ニホンアナグマの生態と社会システム)

Offer: Hiroshi Tanaka

Eurasian badgers (*Meles meles* Linnaeus, 1758) are distributed throughout Europe and Asia, and a number of researchers have investigated their ecology and social system. The Japanese badger (*Meles meles anakuma*; Temminck 1844), a subspecies of the Eurasian badger, inhabits Honshu, Kyushu, Shikoku, and Shodoshima, Japan. However, few ecological and social studies of the Japanese badger in western Japan have been conducted. In this study, I investigated some ecological aspects of this subspecies in Yamaguchi City, Japan, including the social and reproductive systems, habitat use, activity patterns, and mechanisms of hibernation.

Parturition occurred between early March and mid-April, and the mean litter size was 2.3 ($N=7$) between 1995 and 2000. Estrus occurred immediately after parturition. Badgers copulate during the mating season from early-March through mid-April after a period of delayed implantation, similar to Eurasian badgers; true gestation lasts for one year. Mature adult males seldom stay in the same setts with adult females, and yearlings and 2-year-olds probably do not act as helpers.

Body weight and total length of observed adults averaged 5.7 ± 0.4 kg and 66.8 ± 2.7 cm for males ($N=7$) and 4.4 ± 0.6 kg and 60.4 ± 2.4 cm for females ($N=7$). The mean home range size of six adult females was 44 ± 25.4 ha, which was much smaller than that of five adult males (two fully mature and three young), at 158 ± 98.8 ha. A badger family consisted of a mother and her offspring. Mature adult males seldom visited the family except in early spring; they were found to have large home ranges that encompassed the home ranges of two to three adult females. Individual home ranges of mature adult males and females did not overlap with those of other mature adults of the same sex, suggesting intra-sexual territoriality. Japanese badgers are solitary and polygynous. Many populations of Eurasian badgers form large social groups of mixed age and sex that share a territory; thus, the territorial and reproductive system of Japanese badgers may differ from those of Eurasian badgers.

I found 160 setts in the study area. Males and females were almost always (95.6 and 99.6% of the time, respectively) found in setts during their inactive periods. Badgers

were found to use 8-71 setts within their home ranges; on average, they occupied 13.5 setts in a year, and mature adult males and adult females seldom stayed in the same sett together. Male offspring shared a sett with their mother for up to 26 months, whereas female offspring remained with the mother for only 14 months. Unlike Eurasian badgers, Japanese badgers may not have any setts that are used more often than others throughout the year.

The main food source of badgers in Yamaguchi City was earthworms. Other food items included insects, centipedes, and snails; seasonal foods included fruits and berries. Japanese badgers can be characterized as opportunistic feeders, and they preferred red pine and shii-oak forests for foraging. I found a significant negative correlation between the home range sizes of females and the proportion of pine and shii-oak forests within these ranges. This suggests that home range sizes are adjusted based on the configuration of key food-rich patches within the habitat, as has been reported for many Eurasian badger populations.

Adult badgers in Yamaguchi City showed seasonal changes in body weight, which was lowest between May and June and highest in November. Adult males increased from 5.8 kg in June to 11.0 kg in November (i.e., ca. 1.9-fold increase). Yearling males increased from 4.4 kg in May to 8.6 kg in November (ca. 2-fold increase). I also investigated the daily and seasonal activity patterns of Japanese badgers. The animals showed seasonal changes in their activity, and were mostly nocturnal. Between July and October, they usually emerged from their setts around sunset and returned before sunrise. The time between emergence and return was shorter after November. From January to February, activity almost ceased, and the badgers remained in their setts most of the time.

In November of 1999, I equipped a male cub (JM2) with an intraperitoneally implanted data logger that was set to record at 30-minute intervals. I recovered the logger from the animal in April of 2000. The cub shared a sett with his mother (AF3) during hibernation. His body weight decreased from 5.3 kg to 3.6 kg, a weight loss of 32.1%. The minimum body temperature of the cub was 32.0°C, and the maximum body temperature was 39.8°C. The mean monthly body temperature of all observed badgers was 35.1°C in December, 34.8°C in January, 35.9°C in February, 37.1°C in March, and 37.4°C in April; thus, the decrease recorded in the cub was not extensive. It is likely that hibernation, during which the body temperature is lowered, confers considerable energy economy and reduces the demand on adipose reserves.

目次

はじめに	-----	3
調査エリア	-----	6
第1章 繁殖と繁殖巣穴の特性		8
はじめに	-----	9
方法	-----	10
結果	-----	11
(1) 出産と産仔数	-----	11
(2) 交尾行動	-----	11
(3) 繁殖周期	-----	14
(4) 繁殖巣穴と巣穴の特性	-----	18
考察	-----	18
第2章 行動圏の空間配置と巣穴の利用		31
はじめに	-----	31
方法	-----	32
結果	-----	34
(1) 体重・体長	-----	34
(2) 行動圏の空間配置	-----	34
(3) 巣穴利用	-----	40
考察	-----	45
第3章 行動圏の利用と生息環境の選択		52
はじめに	-----	52
方法	-----	53
結果	-----	53
(1) 行動圏の季節変化	-----	53
(2) 食性	-----	54
(3) 生息環境利用	-----	59

(4) メスの行動圏と生息環境	-----	71
考察	-----	71
第4章 冬眠期における体温の変化		78
はじめに	-----	78
方法	-----	79
結果	-----	80
(1) 体重の季節変化	-----	80
(2) 日周活動パターン	-----	80
(3) 越冬巣穴	-----	83
(4) 体温	-----	88
考察	-----	94
摘要	-----	106
謝辞	-----	109
引用文献	-----	110

はじめに

ニホンアナグマ (*Meles meles anakuma* Temminck, 1844) は、食肉目 (Carnivora) イタチ科 (Mustelidae) アナグマ亜科 (Melinae) アナグマ属 (*Meles*) に属する動物で、イタチ科には 26 属 67 種が知られ (King, 1984)、アナグマ類にはアナグマの他、ラーテル (*Mellivora capensis*)、ブタバナアナグマ (*Arctonyx collaris*)、スカンクアナグマ (*Mydaus javanensis*)、パラワンアナグマ (*Suillotaxus marchei*)、アメリカアナグマ (*Taxidea taxus*)、インドイタチアナグマ (*Melogale personata*)、シナイタチアナグマ (*Melogale moschata*)、ジャワイタチアナグマ (*Melogale orientalis*) 6 属 8 種が含まれる (Neal and Cheeseman, 1996)。アナグマ類の特徴は、頑丈なくさび形の体、小さな頭部と長い鼻づら、太く短い首、脚は短く胴長で、比較的長いかぎ爪をもち、巣穴を掘ることにある (Harris, 1984)。

ニホンアナグマは、イギリスを含むヨーロッパからアジアにかけてのユーラシア大陸に広く生息するユーラシアアナグマ (*Meles meles meles* Linnaeus, 1758) の 1 亜種であり (Neal and Cheeseman, 1996)、本州、四国、九州、小豆島などに生息している (金子, 1996)。

ユーラシアアナグマの生態的研究は、イギリスを中心に主としてヨーロッパで研究がなされている (Harris, 1982; Cheeseman et al., 1987; Kruuk, 1989; Woodroffe and Macdonald, 1993; Feore and Montgomery, 1999; Tuytens et al., 2000)。これらの地域ではアナグマは、ミミズを主要食物 (main food) とし、土壌棲昆虫、果実、穀物、両生類などを採食し、2~25 頭のオスとメスがクラン (clan) と呼ばれるグループを形成して生活している。また、各グループのメンバーは、日中には main sett と呼ばれる大きな巣穴の中で休息し、互いの行動圏が重なり合うグループテリトリー (group territory) をもち、その広さは 14-206ha であるが、地域により差異が認められる (reviewed in Woodroffe and Macdonald, 1993)。しかし、採食は主に単独で行い、オスは育児に協力せず (Kruuk, 1978)、グループ内の協力関係は比較的希薄である。Macdonald (1983) はこのようなグループを spatial group とし、食物資源が十分に存在する状況の下で成立したと推定した。また、降雨量が少ないスペインの地中海地方ではアナグマの主要食物は

ウサギや果実であり (Rodriguez and Delibes, 1992; Fedriani et al., 1998)、その行動圏は 35–983ha でグループごとに大きな差異が見られる (Rodriguez et al., 1996)。また、寒冷なノルウェーでは、アナグマは肥沃な落葉樹林に生息し、ミミズを主要食物としているが、その行動圏にはやはり 203–910ha とグループごとに大きな差異がある (Broseth et al., 1997)。

生息環境により、食性や行動圏は大きく変化するが、ユーラシアアナグマは多くの地域でグループテリトリーを形成し、特異な社会システムをもつ種として注目され、そのグループ形成の意味、餌条件とグループの個体数等に関する調査研究がなされている (Kruuk and Macdonald, 1985; Woodroffe and Macdonald, 1993)。

しかしながら、イタチ科の多くの種、例えばアメリカテン (*Martes americana*)、オコジョ (*Mustela erminea*)、アメリカミンク (*Mustela vison*)、ユーラシアカワウソ (*Lutra lutra*)、クズリ (*Gulo gulo*)、アメリカアナグマ (*Taxidea taxus*)、シマスカンク (*Mephitis mephitis*) などは、単独性で、同性間に排他的な行動圏をもつ、intra-sexual territorial system が報告されている (Powell, 1979; Sandell, 1989)。

これまで、亜高山帯の長野県入笠山において、巣穴の分布、形態、痕跡調査を中心とした巣穴利用、巣穴とためふん場との距離や巣穴の使用頻度等に関する考察 (山本, 1989)、ふん分析による食性と食物の現存量の解析 (山本, 1991)、同所的に生息するテン・キツネ・タヌキとの食性比較 (山本, 1994)、さらには、ラジオテレメトリー法によるメス成獣 2 頭と 1 歳オス獣の行動圏や環境の選択と活動パターンについての研究報告がある (山本, 1995)。また、東京都日の出町で餌付けされた個体群を中心にラジオテレメトリー法による行動圏と環境利用 (伊藤 1992)、体重などの身体的特徴の季節的変動 (Kaneko et al., 1996)、行動圏と環境利用等の調査をもとにしたニホンアナグマの総説 (金子, 1996)、また、1990 年から 1997 年の長期にわたる日の出町個体群の体長と体重変化、精巣体積、交尾痕、授乳状況などの生活環に関する研究報告がある (金子, 2001)。また、中国地方では島根県仁摩町におけるニホンアナグマの繁殖巣穴の構造に

関する短報（岩瀬, 1975a）や、幼獣の保護飼育記録の報告（岩瀬, 1975b）に加えて、広島県安佐動物園で飼育されていたニホンアナグマのにおいづけ行動や交尾から出産に至るまでの観察記録の報告などがある（茶村, 1983）。また、ニホンアナグマとホンドタヌキとの骨格的違いを比較検討した報告がある（Hidaka et al., 1998）。

しかし、これまでに西日本地域に生息するニホンアナグマで個体群の生態と社会システムに関する調査研究はなく、繁殖、交尾、子育て、雌雄の関係、活動パターン、冬眠機構などについてはほとんど明らかにされていない。

本論文は、本州西端の山口盆地に生息するニホンアナグマの基本的生態、社会システムと繁殖システム、生息環境利用、日周活動パターンの季節的变化と冬眠機構に関する研究報告であり、第1章 繁殖と繁殖巣穴の特性、第2章 行動圏の空間配置と巣穴の利用 第3章 行動圏の利用と生息環境の選択、第4章 冬眠期における体温の変化 の4章から構成されている。

調査地

調査地は、1993年5月から山口県山口市(34° 12' N, 131° 30' E)の市街地に隣接する里山で、その広さは約915haあり、その約71.5%が森林でおおわれている。標高は37mから496mの間にあり、起伏に富んだ低山地で、南側と東側は国道9号線に、西側は山口-萩道路(県道)に隣接している(Fig. 1-0)。

気候は穏やかな春と秋をはさんで、暑く湿度の高い夏、冷たく乾燥した冬の明確な四季がある。年平均気温は14.8°C、夏季の平均最高気温は29.1°C、平均最低気温は21.3°Cである。また、冬季の平均最高気温は11.0°Cで、平均最低気温は0.6°Cである。1999年の年間降水量は1947mm、積雪日数は7日であった(山口測候所観測)。

調査地を植生等により、9つのタイプに分類した。1) アカマツ林 (Japanese red pine forest) (43.3%)、2) シイ・カシ林 (Shii-Oak forest) (13.7%)、3) スギ・ヒノキ植林 (Japanese cedar-Japanese cypress plantation) (13.6%)、4) 竹林 (Bamboo forest) (1.0%)、5) 田畑 (Paddy-field weed communities fields) (8.8%)、6) 草地 (Cultivated meadows) (0.8%)、7) 住宅地 (Residential districts) (16.4%)、8) 造成地 (Land constructed for residences) (2.0%)、9) 開放水系 (Open water) (0.4%) である。

アカマツ林を構成する主な樹種はアカマツ (*Pinus densiflora*)、コナラ (*Quercus serrata*)、リョウブ (*Clethra barbinervis*)、ヤマザクラ (*Prunus jamasakura*)、クロキ (*Symplocos lucida*)、コバノミツバツツジ (*Rhododendron reticulatum*) などであり、シイ・カシ林を構成する主な樹種はコジイ (*Castanopsis cuspidata*)、アラカシ (*Quercus glauca*)、シラカシ (*Quercus myrsinaefolia*)、タブノキ (*Persea thunbergii*)、ヤマモモ (*Myrica rubra*)、ヤブツバキ (*Camellia japonica*) などである。またスギ・ヒノキ林はスギ (*Cryptomeria japonica*)、または、ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) 植生林で純林である。竹林は主にモウソウチク (*Phyllostachys heterocycla*) またはマダケ (*Phyllostachys bambusoides*) である。

谷あい広がる水田では、4月~10月に稲作が行われ、畑では野菜が通年

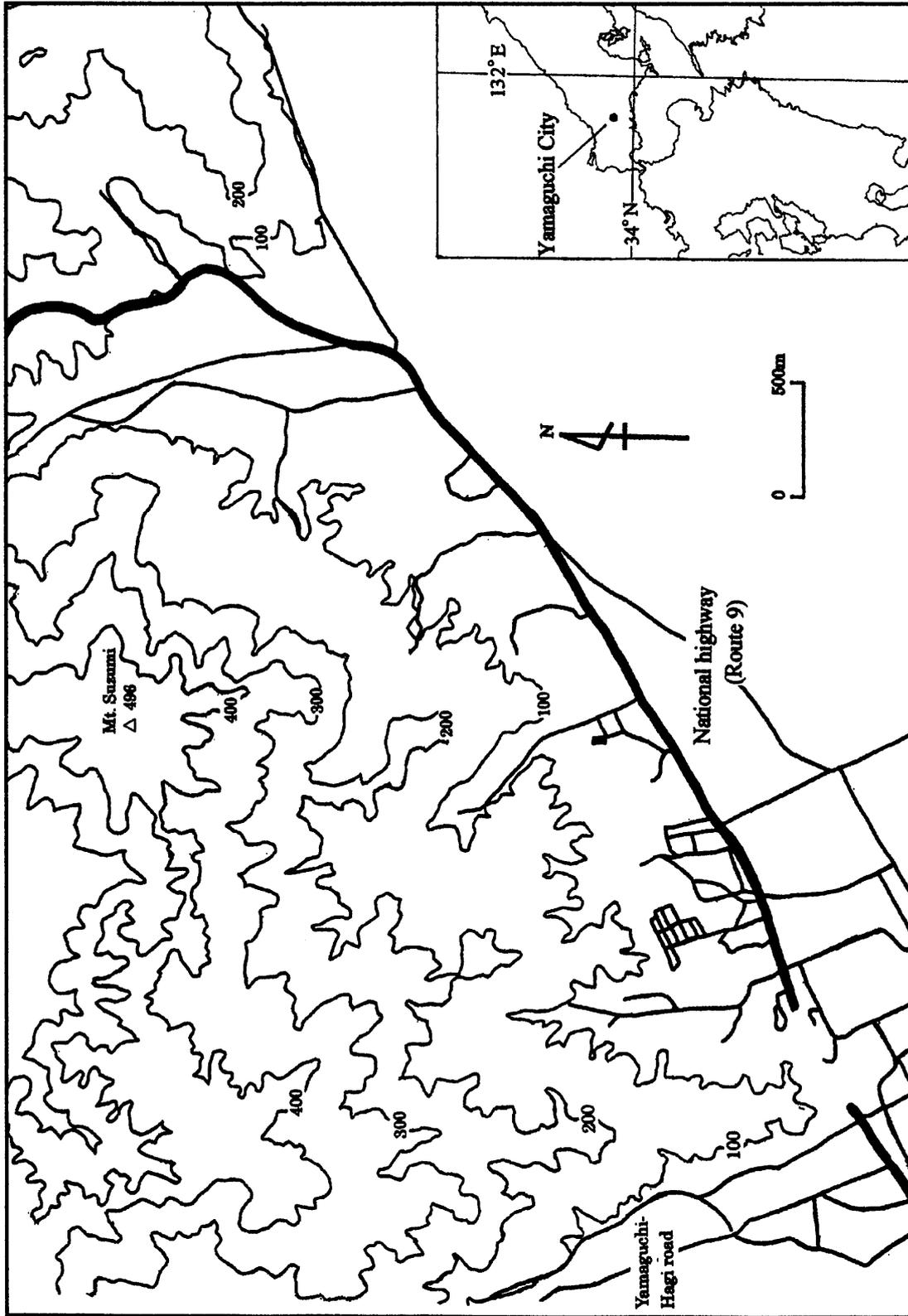


Fig. 1-0. Location map of the study area in Yamaguchi City. Thick and thin lines show major and secondary roads, respectively. Contour line depicts at 100m interval.

栽培されている。調査地は市街地近郊にあるため、近年多数の住宅が建設され、森林の面積が急速に減少している。

第1章 繁殖と繁殖巣穴の特性

はじめに

アナグマは日中の大半を巣穴の中で過ごし、体形は穴を掘るのに適した体形（ガッチリした体つき、小さい頭、ずんぐりした短い首、長いくさび形の胴体、短い尻尾、非常に力強く、長く頑丈な爪を持つ四肢）をしている（Roper, 1992; Neal and Cheeseman, 1996）。巣穴はアナグマ社会の中心に位置し、繁殖、休息、睡眠、越冬の場であると同時に、外敵や厳しい気象条件に対する避難場所の役割を果たしている（Neal and Roper, 1991; Macdonald et al., 1996）。イギリスに生息する個体群では、平均5～6頭の成獣がグループを形成し（Cresswell et al., 1990）、そのテリトリー内には平均12個所ないし、それ以上のサイズの異なる巣穴を保持している（Neal and Roper, 1991; Roper et al., 1992）。繁殖はおもに main sett と呼ばれる巣穴で行われ、グループのメンバーはその main sett を通年利用し、出入り口が5ヶ所以上 main sett もある（Thornton, 1988; Neal and Cheeseman, 1996）。また、Main sett の中には、巣穴の総延長が数100m、出入り口を数10ヶ所備えた巨大な巣穴もある（Neal and Cheeseman, 1996）。

ニホンアナグマの繁殖については、保護幼獣の飼育記録（岩瀬, 1975b）、動物園内での飼育個体の交尾から出産までの観察記録（茶村, 1983）、東京都日の出町に生息する個体群の体長と体重変化、精巢体積、交尾痕、授乳状況等の調査報告がある（金子, 2001）。巣穴に関しては、島根県における繁殖巣穴の構造（岩瀬, 1975a）、亜高山帯の長野県入笠山における巣穴の分布、形態、および痕跡調査を中心とした巣穴利用、巣穴とため糞場との距離、使用頻度などの考察（山本, 1989）、さらには東京都日の出町個体群の巣穴の分布、形態（伊藤, 1992）などの報告がある。しかし、自然環境下で、出産・交尾・子育てに関する長期的の調査の報告はなく、基本的な繁殖生態はほとんど明らかにされていない。また、行動圏内に存在する巣穴と繁殖巣穴の比較検討も行われていない。

本章では山口盆地（山口市）に生息する、ニホンアナグマの繁殖生態と繁殖巣穴および巣穴の特性について報告する。

方法

調査地内を踏査して、ニホンアナグマの痕跡を調査し、特定された巣穴の位置を 1 : 2500 の地形図に記録した。調査地内で発見されたすべての巣穴は次の 6 項目の基準に従って分類した。

- 1) 出入り口から半径 20m 以内の植生 (habitat type)
- 2) 出入り口の数 (number of entrance)
- 3) 出入り口構造 (substratum) : a) 地面そのまま (earth)、b) 樹の根の下 (root)、c) 岩の下や岩の割れ目 (rock)、d) 土管や床下などの人工物 (man-made)、a) ~d) のうちの複合項目に合致する巣穴については、その旨を記録した。
- 4) 出入り口付近の傾斜角 (angle of slope)
- 5) 近くの道路までの距離 (nearest road)
- 6) 近くの水場までの距離 (nearest water) である。

アナグマが特定の植生環境を選択し、巣穴を保持しているかどうかを知るために、調査地内にランダムに選んだ標準地点 (N=191) を設定し、それらの中で、森林内に位置した標準地点 (N=137) と、発見されたすべての巣穴の間で分類項目別に比較検討した。

1995 年から 2001 年までの 7 年間、2 月から 6 月まで、繁殖および交尾行動を確認するために、1 週間ごとに巣穴の利用状況を痕跡調査により調べた。定着が確認された巣穴前には、1995 年から 1997 年までの 2 年間、8mm ビデオカメラ (ソニー) を設置し、日の出から日の入りまでインターバル録画し、テープを持ち帰り定着個体の行動解析を行った。加えてブラインドおよび樹上から双眼鏡 (ニコン 8 倍) と暗視スコープによる直接観察も合わせて行い繁殖・交尾行動を解析した。1998 年以降は暗視機能つき 8mm ビデオカメラ (ソニー) および暗視機能つきビデオカメラシステム [カメラ (ペンタックス) ; 赤外線ライト (ペンタックス) ; タイムラプスビデオ (ナショナル) ; システムの組み立て (ホガ)]、および暗視機能なしの 8mm ビデオカメラを使用し、巣穴に定着した個体の行動を観察した。暗視機能がない 8mm ビデオカメラを使用する際には赤色灯を設置し、24 時間の連続記録を行い、翌日テープを持ち帰って巣穴周辺の

行動を解析した。8mm ビデオカメラは1日に2回テープとバッテリーの交換を行い、ビデオカメラシステムは1日1回テープおよびバッテリーの交換を行った。

捕獲(捕獲及び麻酔: 第2章方法 参照)したオスの左の精巣の長さ(length)と幅(width)をノギスを用い0.1mm単位で計測し、精巣を楕円体とみたとて、以下の式により、体積(volume)を求めた(Woodroffe et al., 1995)。

$$\text{体積} = [(\text{長さ})^2 \times \text{幅} \times \pi] / 6$$

アナグマの年齢区分については、幼獣(cub, 生後0から11ヶ月)、1歳獣(yearling, 生後12ヶ月~20ヶ月)、成獣(adult, 生後21ヶ月以上)(Page, et. al., 1994; Stewart et al., 1999)とし、オス成獣については4歳以上を成熟オス(mature adult)、2~3歳獣を若い(young adult)オス成獣とした。

結果

(1) 出産と産仔数

1995年から2000年までの6年間に、4頭のメス成獣による7例の繁殖が確認され、1995年の1例を除いて繁殖は、すべて同一の巣穴で行われた。出産のための繁殖巣穴への定住が確認されたのは3月14日から4月9日の間であった。産仔数は1~3頭で、平均 2.3 ± 0.8 (SD) 頭であった。幼獣に対する巣穴外での哺乳は一度も観察されなかった。幼獣が初めて巣穴外で確認できたのは、5月5日から6月13日の間であった(Table 1-1)。幼獣が初めて巣外で観察できた日から平均 15 ± 2.8 (SD) ($N=5$) 日後に別の巣へ移動した。メス成獣が出産のために繁殖巣穴に定着した日を出産日とすると、出産から幼獣と共に他の巣穴に移動するまでの日数は 71.3 ± 2.3 (SD) 日 ($N=3$) であった。成熟オスの仔育てへの関与は一度も観察されなかった。

1995年から2001年までの7年間に観察された7頭のメス成獣の繁殖データをTable 1-2に示した。長期間の継続調査に成功した4頭のメス成獣(AF1, AF2, AF3, AF4)の観察から、メス成獣は毎年繁殖していないと推察された。

Table 1-1. Breeding females, breeding setts, litter size, of Japanese badgers in Yamaguchi City during 1995-2000. First emergence represents the date of new-born cubs first emerged from setts. Leaving natal sett represents the date of breeding females and cubs moved other setts.

Year	Female	Natal sett	Litter size(n)	First emergence	Leaving natal sett
1995	AF0	s5, s8	2	8-May	21-May
1996	AF0	s10	3	unknown	28-May
1997	AF2	es1	2	unknown	24-May
1997	AF1	s47	1	13-Jun.	22-Jun.
1998	AF2	es1	2	5-May	19-May
1999	AF3	ks5	3	22-May	7-Jun.
2000	AF2	ms1	3	12-May	29-May
Mean (\pm SD)			2.3 (\pm 0.8)	18-May (\pm 15)	3-Jun (\pm 13)

Table 1-2. Breeding pattern of adult female badgers from 1995 to 2001 in Yamaguchi City.

Female badger	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
AF0	breeding	breeding	dead				
AF1			breeding	no breeding	—	—	breeding
AF2		breeding	breeding	breeding	no breeding	breeding	—
AF3			breeding	no breeding	breeding	—	—
AF4				breeding	breeding	no breeding	—
AF5				no breeding	—	—	—
AF6					no breeding	no breeding	—

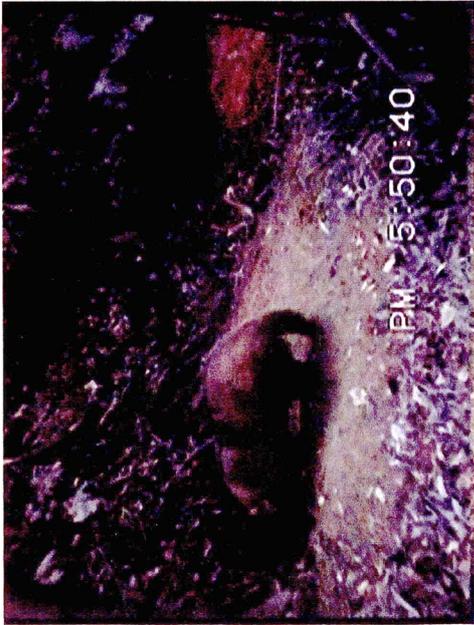
—: unknown

(2) 交尾行動

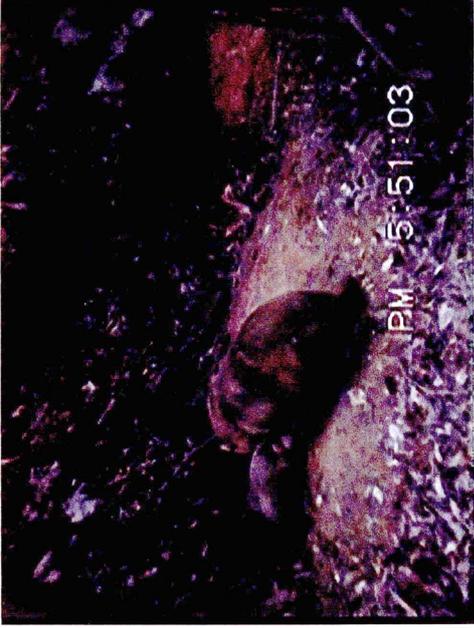
1995年3月15日から3月16日の2日間にメス成獣の巣穴近くで、交尾行動が目視観察された。3月14日にはメス成獣巣穴の出入り口附近が打ち固められたようにつつるつるになっており、その近くに落ち葉でつくられた円形の nest (巣) が作られ、外で休息していた個体が存在していたと考えられる痕跡があった。3月15日には巣穴前の樹上に登り、15:30から巣穴入口附近の直接観察を開始した。17:45成熟オスが来て、‘ビルビル’ (churr call) という声で巣の入口から中に向けて呼びかた (Fig. 1-1)。17:48には成熟オスは巣穴の中に入ったが、1分後に後ろ向きで出てきた。成熟オスは盛んに‘ビルビル’ と声をあげ、17:51にメス成獣 (AF0) が巣穴から出てきた。成熟オスはすぐにメス成獣の首の後ろに噛み付き、腹の部分を前足ではさみ交尾姿勢を取った。17:53に成熟オスはメス成獣を押さえつけ交尾を行った (Fig. 1-1)。18:13にはメス成獣は交尾姿勢のまま立ち上がり、成熟オスを引きずって巣穴の入口に近づき、メス成獣は体を反転させ、巣穴の中に逃げ込んだ。その間、約20分間の交尾時間であった。3月15日には19:52~20:00の8分間、3月16日には20:20~21:30の70分間と、22:15~22:40までの25分間の4回の交尾が目視観察され、3月17日以降成熟オスが巣穴を訪れることはなかった。

また、1999年4月3日から4月6日の3日間に、成熟オス (AM2) とメス成獣 (AF3) の配偶行動がビデオに記録された。3月31日よりメス成獣 (AF3) は出産のために繁殖巣穴 (breeding sett) に定住し、4月3日よりなわばり成熟オス (AM2) が、メス成獣に対して40回以上配偶行動を示し、その際の交尾成功率は15.0%であった (Table 1-3)。また、4月4日~5日の2日間に計6回の交尾が観察され、その交尾時間の平均は113分、最長の交尾時間は165分であった (Table 1-4)。1999年4月4日から4月7日間にメス成獣 (AF2) が交尾した痕跡が確認された。観察された3例の交尾はいずれも巣穴の出入り口の近くであった。

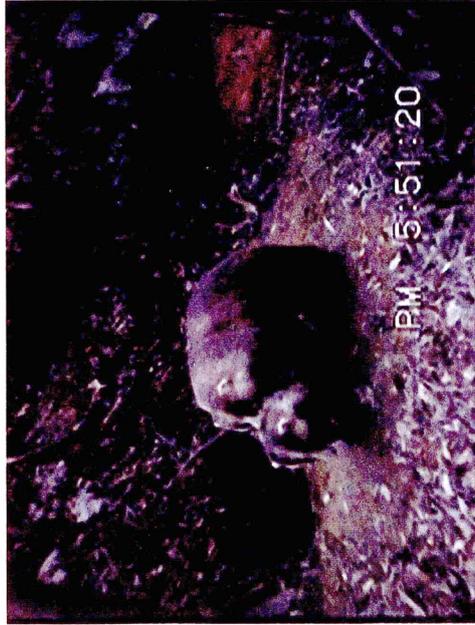
(3) 繁殖周期



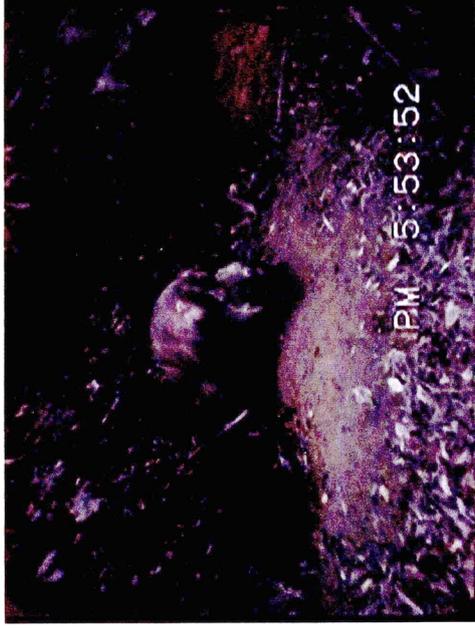
A.



B.



C.



D.

Fig. 1-1. Schematic representation of the observed mating behavior in Yamaguchi City, 1995. A: Mature male badger put into the sett entrance and rumbled “churr”. B: Adult female emerged. C: The male mounted the female, gripping her neck in his jaws and clasping her body. D: Mating continued.

Table 1-3. Mating success rate of mature adult male badger in Yamaguchi City. Success of mating represents the frequency of mating per day. Challenge of mating represents the frequency of male badger putting his head into the sett entrance and rumbling, adult female emerging from the sett.

Date	Success of Mating	Challenge of Mating	Rate of Success (%)
3-Apr.99	0	9	0.0
4-Apr.99	5	17	29.4
5-Apr.99	1	12	8.3
6-Apr.99	0	2	0.0
Total	6	40	15.0

Table 1-4. The duration of copulating of Japanese badger in Yamaguchi City. Mating start time represents the time of mature male mounted female adult. Mating end time represents the time of the female disengaged from the male.

Date	Mating start time	Mating end time	Mating time (min)
4-Apr.99	0:36	2:33	117
4-Apr.99	3:26	4:43	77
4-Apr.99	6:37	unknown	unknown
4-Apr.99	12:46	14:13	87
4-Apr.99	20:29	22:26	117
5-Apr.99	19:03	21:48	165
Mean			113
<i>SD</i>			30.7

オス成獣で精巢の肥大が4月から6月に確認され、1歳オス獣の精巢の肥大はオス成獣と比較して有意に小さく、精巢が未発達であると推定される個体もみられた (Fig. 1-2)。また、5月に交通事故で死亡した2歳オス獣 (YM2-AM4) の精巢では精子の存在が確認されたが、11月に捕獲された成熟オス (AM1) では精巢の肥大は認められなかった。

(4) 繁殖巣穴と巣穴の特性

すべて発見された巣穴は森林内に存在し、草地、田畑、住宅地、住宅造成地、溜池周辺河川敷などの開けた場所ではなかった (Fig. 1-3)。

繁殖に使用された7個所の巣穴のうち、6個所はアカマツ林内に、1個所はシイ・カシ林内にあった。また、153個所の非繁殖巣穴のうち、67個所はアカマツ林内で、67個所がシイ・カシ林内に、21個所がスギ・ヒノキ林内に、2個所が竹林内にあり、シイ・カシ林に多く、住宅地では有意に少ない傾向が認められた (χ^2 -test, $P<0.01$; Table 1-5)。

巣穴の出入り口の構造は、調査地内で確認された繁殖巣穴すべて root/earth であった。また、非繁殖巣穴の出入り口の構造は earth が72個所 (47.0%) あり、root が31個所 (20.3%)、root/earth が41個所 (26.8%) であり、繁殖巣穴と非繁殖巣穴で、出入り口の構造に有意な違いがある (U -test, $P<0.005$; Table 1-6) と判断された。

繁殖巣穴の出入り口はすべて3ヶ所以上であったが、非繁殖巣穴では、出入り口が2ヶ所以下しかない巣穴が78%に達し、繁殖巣穴と非繁殖巣穴の出入り口数は有意な差が認められた (U -test, $P<0.001$; Table 1-7)。また、繁殖巣穴は非繁殖巣穴に比べ、巣穴入口附近の斜面の傾斜角 (U test, $P=0.056$) と道路からの距離 (U -test, $P=0.038$) について、両者の間で差が認められるが、その差は顕著でないと判断された (Table 1-8)。

調査地内の巣穴と任意に設定したコントロール地点とで、傾斜角、道路との距離、住宅との距離、水場との距離で比較した結果、道路との距離、住宅との距離、水場との距離の3項目について、両者の間で有意な差があると推定さ

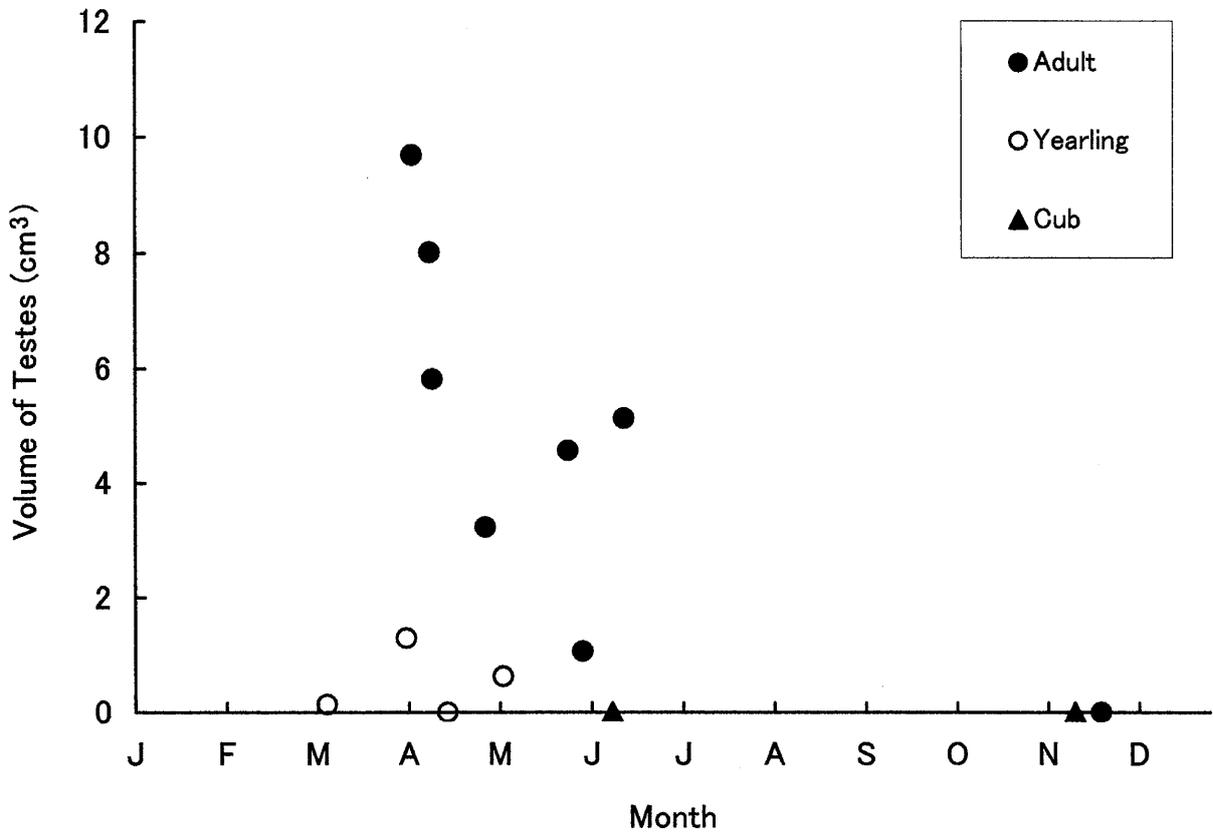


Fig. 1-2. Seasonal changes of testicle volume of the Japanese badger in Yamaguchi City. The testicular size were measured from the captured male badgers during 1997-2000. Volume zero represents the difficult of measuring testicular size.

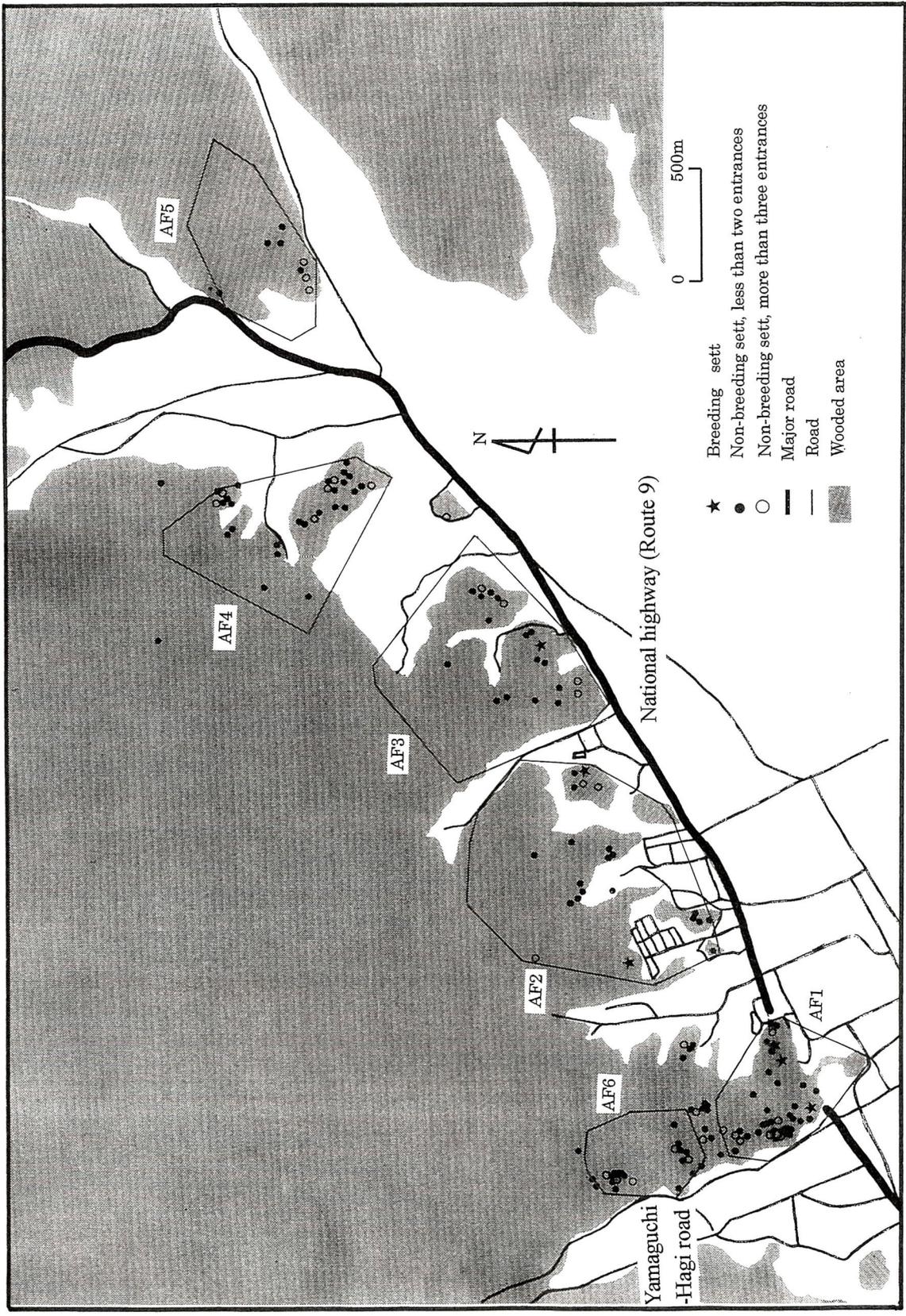


Fig. 1-3. Location of the breeding and non-breeding setts in the study area of Yamaguchi City. Polygons of thin line show the home ranges of adult female badgers.

Table 1-5. Comparison of observed breeding and non-breeding sett locations with expected sett locations in the study area of Yamaguchi City.

Habitat and proportion (%) of study area	Breeding setts (N=7)			Non-breeding setts (N=153)		
	obs.	exp.	P	obs.	exp.	P
Red pine forests (43.3%)	6	3	n.s.	67	66	n.s.
Shii-oak forests (13.7%)	1	1	n.s.	67	21	<0.001
Cedar, cypress plantations (13.6%)	0	1	n.s.	17	21	n.s.
Bamboo forests (1.0%)	0	0	n.s.	2	2	n.s.
Grass land (0.8%)	0	0	n.s.	0	1	n.s.
Farm Fields (8.8%)	0	1	n.s.	0	13	n.s.
Residential districts (16.4%)	0	0	n.s.	0	25	<0.01
Housing sites (2.0%)	0	0	n.s.	0	3	n.s.
Open water (0.4%)	0	0	n.s.	0	1	n.s.

obs.= observed, exp = expected

Table 1-6. Comparison of the substratum of breeding and non-breeding setts in Yamaguchi City.

Substratum	Breeding setts		Non-breeding setts		<i>P</i>
Earth	0	(0%)	72	(47.0%)	
Root	0	(0%)	31	(20.3%)	
Rocks	0	(0%)	5	(3.3%)	
Man-made	0	(0%)	4	(2.6%)	
Root/earth	7	(100%)	41	(26.8%)	
Total	7		153		<0.005

Table 1-7. Comparison of the number of entrances of breeding and non-breeding setts in Yamaguchi City.

	Breeding setts (N = 7)	Non-breeding setts (N = 153)	<i>P</i>
1	0 (0%)	88 (57.5%)	
2	0 (0%)	32 (20.9%)	
3	3 (42.9%)	18 (11.8%)	
4	3 (42.9%)	5 (3.3%)	
5	1 (14.2%)	5 (3.3%)	
6	0 (0%)	1 (0.6%)	
7	0 (0%)	2 (1.3%)	
8	0 (0%)	2 (1.3%)	
mean(\pm SD)	3.7(\pm 0.8)	1.9(\pm 1.4)	<0.001

Table 1-8. Physical variables of breeding sett sites and non-breeding sett sites in Yamaguchi City.

Variable	Breeding setts (N=7)	Non-breeding setts (N=153)	P
Angle of slope (°)	21.3 (±3.3)	29.0 (±13.4)	0.056
Nearest road (m)	89.6 (±43.0)	145.3 (±86.0)	0.038
Nearest house (m)	68.3 (±27.6)	109.7 (±70.2)	0.052
Nearest stream (m)	117.7 (±65.9)	109.5 (±71.7)	0.626

Table 1-9. Physical variables of badger sett sites and control sites within woodlands in Yamguchi City

Variable	Setts site (N=160)	Control site (N=137)	<i>P</i>
Angle of slope (°)	28.6 (±13.2)	29.3 (±14.0)	0.775
Nearest road (m)	142.8 (±85.3)	294.8 (±207.4)	<0.001
Nearest house (m)	107.9 (±69.4)	279.5 (±212.1)	<0.001
Nearest stream (m)	109.9 (±71.3)	160.2 (±101.9)	<0.001

れた (U -test, $P < 0.001$; Table 1-9)。

考察

山口市のニホンアナグマの産仔数は平均 2.3 頭 (range=1-3) であった。ユーラシアアナグマにおいては、110 例の観察報告 (1 頭が 11%、2 頭が 52%、3 頭が 29%、4 頭が 6%、5 頭が 2%) があり、その平均値は 2.36 頭であり (Neal and Cheeseman, 1996)、ニホンアナグマと産仔数に差がないものと推定された。

山口市において、巣穴から出てくる幼獣が初めての観察された日は、5 月 5 日から 6 月 13 日のあいだにあった。ユーラシアアナグマでは、幼獣が初めて巣外に出てくるまでに、生後 8~10 週間要するとされている (Neal & Cheeseman, 1996)。幼獣が巣外に地上に出てくるまでの所要日数を、8 週間として、ニホンアナグマに当てはめると、山口市におけるメス成獣の出産日は、3 月上旬から 4 月中旬にあると考えられ、出産の中央日 (mean \pm SD) は 3 月 14 日 \pm 15 日であると推定できる。この時期は、メス成獣が繁殖巣穴に定着した時期とほぼ重なることから、メス成獣は繁殖巣穴に定着した後に、すぐ出産するものと推察される。

ユーラシアアナグマの、出産中央日はイギリス南西部のヨークシャー地方で 2 月 7 日 (Page et al, 1994)、ドイツでは 2 月下旬にある (Paget and Middleton, 1974) とされている。また、スウェーデンでは 3 月上旬 (Ahnlund, 1980)、スペインの地中海地方では 1 月の初旬にあり (Revilia et al., 1999)、ロシアのコーカサス地方では 3 月下旬から 4 月であるとされ、地方や標高によって大きな差異が認められる (reviewed in Neal and Cheeseman, 1996)。

東京都日の出町では、ニホンアナグマの出産中央日は 4 月 15 日 (金子 2001) と推定されたおり、山口市の方がそれより約 1 ヶ月早いと推定された。なぜ、緯度がほぼ同じ (山口市 34° 12' N、日の出町 35° 45' N) で、標高 (山口市 37-496m、日の出町 200-450m)、気象条件 (山口市平均気温 14.8°C、日の出町平均気温 13.2°C) も比較的似ている山口市と日の出町の間で、1 ヶ月の違いがあるのかを説明するには、餌となる動植物の発生状況や環境要因等の

解析が必要であると考えられる。

山口市におけるメス成獣の繁殖周期は Fig. 1-4 に示した。メス成獣の繁殖周期は、巣穴に定着した直後（3月上旬から4月中旬）の出産に始まり（Fig. 1-4）、その後、すぐに発情し（Fig. 1-4）、3月上旬から4月下旬に交尾が行われると考えられる（Fig. 1-4）。これは、ニホンアナグマの交尾から出産までの期間が、ユーラシアアナグマ（Ahnlund, 1980）と同様に1年に及ぶこと示し、ニホンアナグマもユーラシアアナグマと同様な遅延着床（delayed implantation）があると推定される（金子, 2001）。交尾後受精卵は、多細胞に分割した胚盤胞（blastocyst）を形成した後に、胚は着床することなく、子宮内で浮遊しており（Mead, 1989）、出産の7から8週間前（1月上旬から2月上旬）に着床すると推定される（Neal, 1986）。また、幼獣に対する授乳は、親子が離れることなく、繁殖巣穴を移動した期間まで継続していたと推定される。

自然環境下で、初めてニホンアナグマの交尾を観察することができた。交尾はすべて巣穴の出入り口の近くで行われ、平均時間は112分で、中には2時間以上にもおよぶ交尾も観察された。イタチ科のミンクやフェレットのように、交尾が長時間におよぶ種では、交尾の刺激により黄体形成ホルモンの分泌が始まり、排卵と黄体の形成が起こるとされている（三浦, 1997; 毛利・内田, 1991）。一般に交尾刺激による黄体形成ホルモンの分泌開始は、雌雄が別々に生活している動物種にみられ、メスの発情期間を長くし、オスとの交尾機会を増やす役割をになうと考えられている（毛利・内田, 1991）。ニホンアナグマでもミンクやフェレットのように交尾刺激による黄体形成ホルモンの分泌開始調節機構があると推定される。

ユーラシアアナグマにおいては1月から12月に成獣オスの精巣が肥大（10g以上）と、それに伴う精子の生産が報告されている（Page et al., 1994）。山口市で捕獲されたオス成獣では精巣は4月から6月に肥大し、その期間は交尾が可能であると推定された。イギリスに生息するユーラシアアナグマでは、116例の交尾の観察され、そのピークは2月と5月にある。しかし、それ以外の時期（例えば、11月）にも交尾が観察されている（Neal and Cheeseman, 1996）。山口

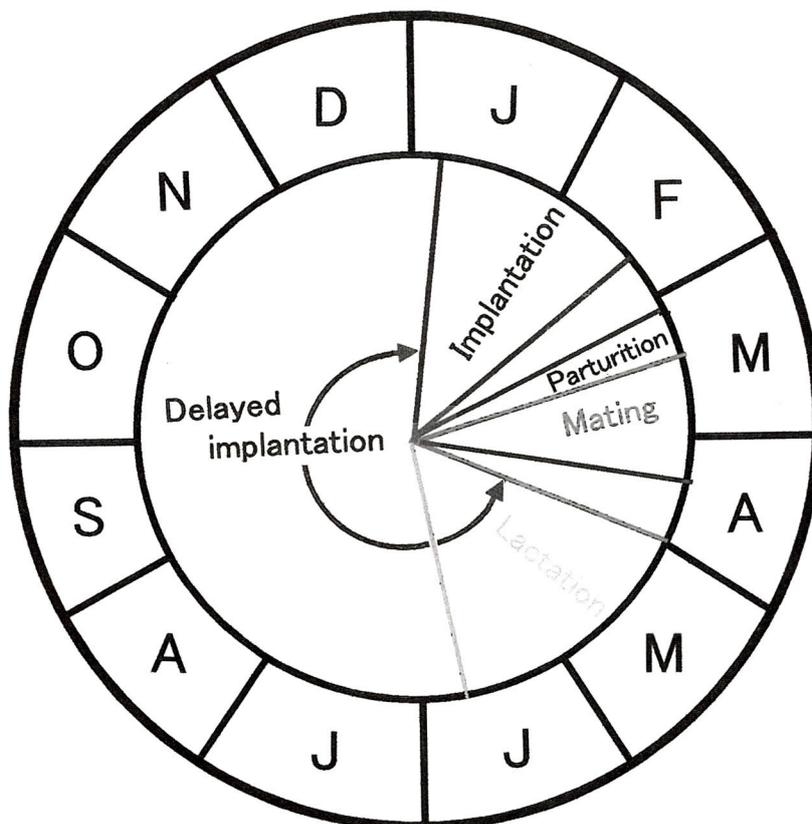


Fig. 1-4. Reproductive cycle of the Japanese badger in Yamaguchi City. The yearly cycle for female badgers is diagrammed. Capital letters indicate months.

市に生息するニホンアナグマにおいても3月・4月以外に交尾が行われる可能性はあるが、11月に捕獲されたオス成獣では精巣は肥大しておらず、この時期には交尾は可能性でないと推定される。また、オスの1年以下のオス幼獣および1歳オス獣では、精巣は未発達であり、精巣の肥大と精子の生産が確認された2歳の春までは、交尾は可能でないと考えられる。

山口市に生息するニホンアナグマは、毎年出産しているわけではない。アナグマに見られる着床の遅延は、餌資源の量的変動により繁殖が大きな影響を受ける際に、妊娠のスイッチング機構としての役割がある (Mead, 1989; 三浦, 1997) とされており、ユーラシアアナグマで報告 (Page et al., 1994) されているように、前年の出産時にメス成獣の栄養状態が不十分であった場合に、遅延着床を介した妊娠の調節がなされている可能性がある。

調査地内のニホンアナグマの巣穴はすべて森林内にあり、それ以外の場所 (例えば、田畑や住宅地など) では発見されていない (Fig. 1-3)。ユーラシアアナグマでも、巣穴はニホンアナグマと同様に、すべて森林内にあるとされている (Kruuk, 1978; Feore and Montgomery, 1999)。恐らく、樹林により上部が遮蔽された環境は、幼獣の出入りや巣外での行動が、捕食者に目立ちにくい利点があると考えられている (Neal and Cheeseaman, 1996)。

山口において繁殖巣穴はすべて、アカマツ林ないしシイ・カシ林で発見されている。また、メス成獣は繁殖の際に、周囲の落ち葉・小枝・下草等を巣材として集め、巣穴内にもち込む行動が観察される。メス成獣が繁殖のための巣穴を選択する際に、それら巣材が少ないスギ・ヒノキ林ではなく、アカマツ林ないしシイ・カシ林を選んでいる可能性が考えられる。

繁殖巣穴は非繁殖巣穴に比べて、出入り口の数が有意に多い傾向が見られるが、巣穴の出入り口の数と巣穴の大きさとの間には相関がないとされている (Roper, 1992)。しかし、出入り口の数が多き巣穴を選択することによって、巣穴近くで行動する幼獣が、素早く巣内に逃げこむことを可能とする利点がある (Meia and Weber, 1992)。

山口市に生息するニホンアナグマの巣穴の多くは、住宅地の近くにあり、

人間との接点も考えられるが、人に巣穴を崩されたりなどの報告はない。恐らく、彼等は、人家周辺ではほとんど行動することなく生活していると考えられる。また、近年、調査地ないでも、山の周囲を削る、宅地の造成工事等が盛んに行われており、人との接点が増加する傾向にあるが、人とニホンアナグマが共存していく方策を考えていきたい。

第2章 行動圏の空間配置と巣穴の利用

はじめに

三浦 (1998) は、個体が 1 年を通して別々に生活する社会システムを単独性、個体が集団で共同で生活する社会システムを群れ性とし、哺乳類の社会システムを分析している。また、池田 (1991) は、社会を採食様式、繁殖様式および育児様式の 3 点を基準として、社会システムが比較的良く調べられている 80 種の食肉類を分類し、単独性の種が全体の 5 分の 4 以上に達し、群れ性を示す種が少ないことを明らかにした。しかし、単独性の種より、個体間の関係が把握しやすい群れ性の種について、より多くの研究がなされてきた (reviewed in Gittleman, 1989)。近年、テレメトリー法などの調査技術の発達に伴い、単独性の種についても、その社会構造が急速に明らかにされてきつつある (reviewed in Sandell, 1989)。

多くの動物種の世界システムの比較研究により、社会システムは動物種により固定されたものではなく、同一種でも、生息環境の違いによって、社会システムが変化することが示唆されている (三浦 1998; 伊澤 1999)。社会システムについて、最も顕著な変化を示している食肉類は、アカギツネ (*Vulpes vulpes*) である。食肉類の中で世界に最も広く分布しているアカギツネは、北半球のほぼ全域に生息し、移入によってオーストラリアにも進出している (Macdonald, 1987)。アラスカでは海鳥をおもに捕食し、一夫多妻型であるが、イギリスでは主に残飯やノネズミを捕食し、一夫一妻型でヘルパーが存在する。また、カナダではノネズミやウッドチャクを捕食し一夫一妻型であり、日本の九州では残飯やノネズミを捕食し、一夫一妻型でヘルパーが存在すると報告されている (reviewed in Nakazono, 1995)。アカギツネに見られるこのような採餌食物や繁殖システム等の地域的变化は、主に生息環境の違いによると考えられている。

詳細な遺伝子の差異はまだ検討はされていないが、形態学的な知見から、ニホンアナグマはユーラシアアナグマの亜種とされている。本種は北極圏以南のスカンジナビア半島からイギリスを含むヨーロッパ全土、中東ではヨルダン

やイスラエル、アジアでは中国や朝鮮半島に至る広い地域に生息している (Neal and Cheeseman, 1996)。その分布域は亜寒帯地域から半乾燥地域にまで及び、その社会システムの環境に依存した変化を比較研究するために適した動物であると考えられる。

金子 (1996) は総説の中で、ニホンアナグマの社会システムについて一般的な紹介をしているが、その社会システムの詳細はほとんど明らかにされていない。動物社会を構成する基本は個体 (個性) であり (伊澤, 1999)、ニホンアナグマの社会システムを明らかにするためには、個体識別と、個体の特性を知ることが必要である。各個体が持つ行動圏の空間配置を特定し、オスとメス個体間の関係・母子関係・父子関係など個体間の様々な関係と、なわばりの有無を知ることが大切である。さらに、ニホンアナグマの社会においては、繁殖、休息、睡眠、越冬の場であり、外敵や厳しい気象条件からの、逃避場所である巣穴の利用形態を知ることが、より詳細な個体間の関係を知る上で非常に重要である。また、繁殖は種を維持するためのもっとも重要な事項であり、個体にとっては遺伝子を次の世代に残すための不可欠な事項である。

本章では、山口市に生息するニホンアナグマ個体群の、行動圏の空間的配置や繁殖行動から、本種の社会システムを考察した。また、巣穴利用に関する種々の解析を行い、母子関係や個体分散についても考察した。

方法

ニホンアナグマは巣穴の近くや獣道沿いに箱わな Tomahawk live traps (model 108.5, 101×30×30cm; Tomahawk, Wisconsin, USA) または Aichi live traps (Carnivore trap, 60×50×45cm; Aichi Ltd. Nagoya, Japan) を設置し捕獲した。餌にはリンゴを用い、箱わなの設置時には、毎日早朝に捕獲の有無を確認した。個体が捕獲された場合には、捕獲地でケタラール®50 (三共株式会社) 10mg/kg を筋肉注射して麻酔後、体重・体長・尾長・前肢長・後肢長・手長・手幅・足長・足幅・頭囲・首囲・胸囲・胴囲・腰囲・耳長・精巣・乳頭数を計測し、授乳の有無、歯の磨耗状況を調べた。また、個体を識別するために Transponders

(ID-100, Trovan, USA)を皮下に挿入した。首輪式の発信機 (TW-3, Biotrack, 144MHz~147MHz) を装着後、麻酔から覚醒を確認した後に捕獲地点近くの巣穴付近で放獣した。首輪式発信機の重さは 95g で、発信機を装着した個体の最小体重は 3.2kg であり、装着したすべての個体で発信機の重さは体重の 3%以下であった。

個体の位置確認は原則として毎日、昼と夜に 1 回または 2 回以上行い、2~3 地点から八木アンテナ (3 エレメント) を用いて発信源の方向を特定し、発信源の位置は triangulation 法で確認した。携帯用受信機 (FT-290mk II, Yaesu, Japan) と、無指向性アンテナを掲載した車で、できる限り発信源に近づき、徒歩で八木アンテナを使い、5 分以内に発信源を見込む角度が 90° 以上離れた 2 から 3 地点より、電波の受信方向を確認し、発信源の位置を推定した。発信源の位置は 2500 分の 1 の地図上にプロットし、同時に受信電波の強弱、受信感度、個体の移動状況により、行動を採食・移動・グルーミング・休息などに分類した。個体と測定地点の地理的状況から、不十分な情報しか得られなかった際には、得られた情報を記録から除外した。また、首輪式発信機を装着した各個体について、15 分間隔の 24 時間追跡調査を 2 ヶ月に 1 回以上行った。

各個体の行動圏は、個体の位置が確認できたすべての地点を 2500 分の 1 地図上に記入し、1 番外側にある地点を結ぶ最外郭法 (Minimum Convex Polygon) をよって推定した (Harris, 1982; Kruuk, 1989; Harris et al., 1990; Balharry, 1993; Macdonald et al., 1999)。

行動圏の解析は、性別の他に、幼獣、1 歳獣、成獣ごとに行い (第 1 章 方法を参照)、オス成獣については 4 歳以上を成熟オス (mature adult)、2~3 歳獣を若い (young adult) オス成獣とした。1 歳未満の幼獣ないし 1 歳獣は、性的に成熟していないと判断した。

巣穴の利用については、日中、発信機装着個体がどの巣穴で休息しているかを巣穴近くで確認し、2500 分の 1 の地図にプロットした。各個体の巣穴の利用は、春 (3 月~5 月)・夏 (6 月~8 月)・秋 (9 月~11 月)・冬 (12 月~2 月) の季節別に分け、年間のデータおよび季節別データはその年および季節に最低 1

週間に1回以上、全体の期間の50%以上データがとれた個体のデータのみを用いて解析した。巣穴近くの行動は、暗視機能つきビデオカメラを設置して、目的とする個体および巣穴を訪れた他個体の行動を記録し、各個体間行動を解析した。

1歳獣については、母親と同一の巣穴を使った頻度を月別に記録し、その季節的な変化を解析した。

成熟オスが行動圏内のメス成獣との交尾に成功したかどうかを確認するため、メス成獣が最もよく利用する巣穴附近に暗視機能つきビデオカメラシステムを設置し、その行動を24時間記録した。

結果

(1) 体重・体長

ニホンアナグマの体重は季節によって、大きく変動する。そのため、3月から6月に捕獲された個体（オス成獣7頭、メス成獣7頭、1歳オス獣3頭、1歳メス獣3頭）について、体重・頭胴長の解析を試みた（Fig. 2-1）。オス成獣（ $N=7$ ）の体重・頭胴長の平均値（ $\text{mean} \pm \text{SD}$ ）は、 $5.7 \pm 0.4 \text{ kg} \cdot 66.8 \pm 2.7 \text{ cm}$ 、メス成獣（ $N=7$ ）では $4.4 \pm 0.6 \text{ kg} \cdot 60.4 \pm 2.4 \text{ cm}$ となり、オス成獣の体はメス成獣と比較して有意に大きいことがわかった（ $U\text{-test}, P < 0.002$ ）。

1歳オス獣（ $N=3$ ）では、体重・頭胴長の平均値（ $\text{mean} \pm \text{SD}$ ）は、 $4.3 \pm 0.7 \text{ kg} \cdot 63.9 \pm 1.5 \text{ cm}$ 、1歳メス獣（ $N=3$ ）では、 $3.6 \pm 0.5 \text{ kg} \cdot 56.9 \pm 1.2 \text{ cm}$ となり、両者の体のサイズに有意な差はないと推定された（ $U\text{-test}, P > 0.1$ ）。成獣と1歳獣のサイズを比べると、体重においてのみオス成獣は1歳オス獣より有意に大きいことがわかった（ $U\text{-test}, P < 0.02$ ）。しかし、メス成獣と1歳メス獣の間では体重・体長とも有意な差は認められなかった（ $U\text{-test}, P > 0.07$ ）。

(2) 行動圏の空間配置

1996年5月から2000年10月までの4年6ヶ月間に、9頭のオス獣と10頭メス獣の計19個体のニホンアナグマを捕獲し、のべ捕獲個体数は31回に達し

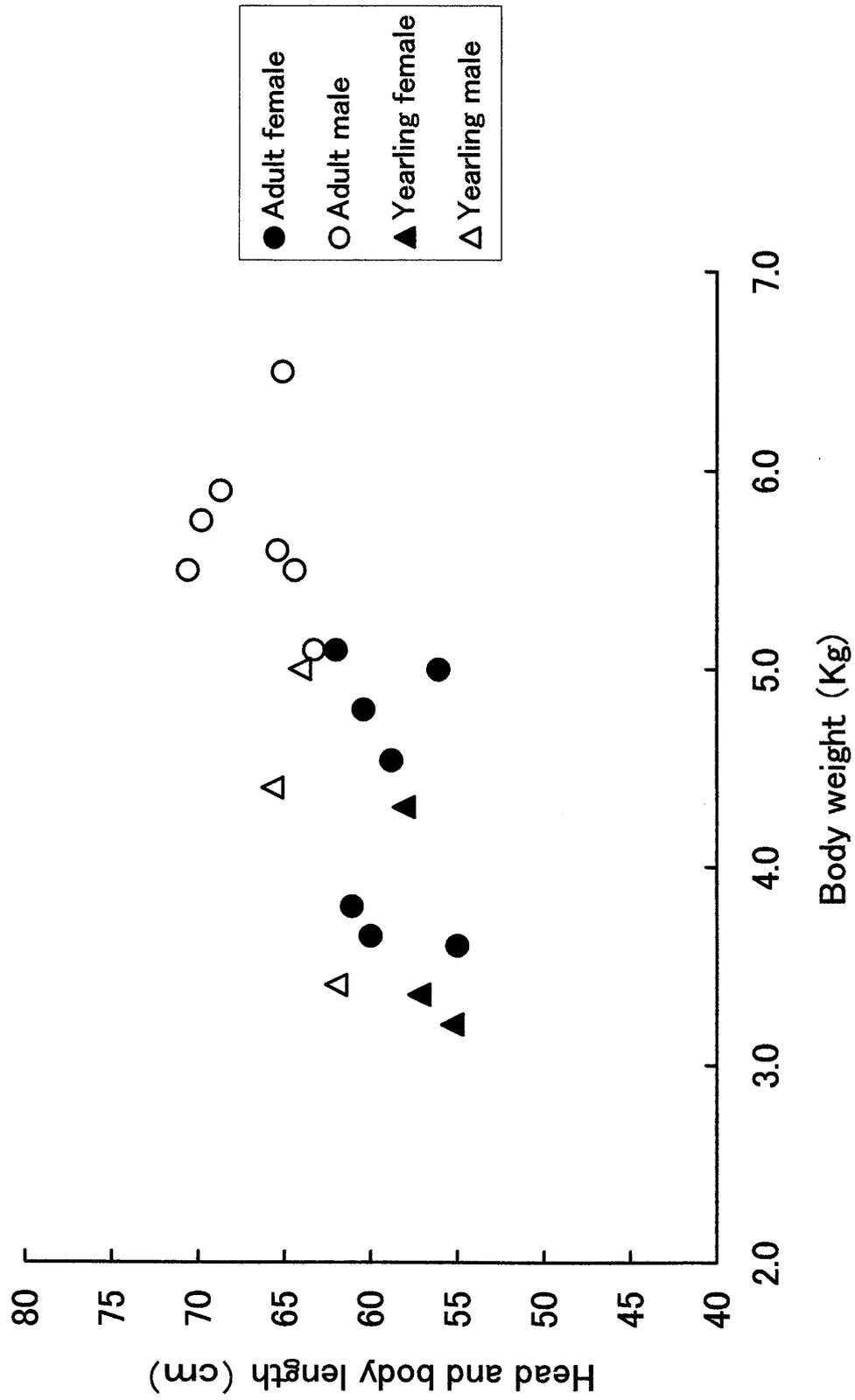


Fig. 2-1. Head and body length, and body weight of the Japanese badger in Yamaguchi City during 1997-2000. Data is represented by the badgers captured from March to June.

た。捕獲した 19 個体のうちの成獣 11 個体について、その行動圏を推定することができた。6 頭のメス成獣は平均面積 (mean±SD) が、 $44\pm 25.4\text{ha}$ の行動圏を保持し、5 頭のオス成獣 (2 mature および 3 young) は平均面積 (mean±SD) が、 $158\pm 98.8\text{ha}$ の行動圏を保持し、オス成獣の行動圏の方が、メス成獣より有意に大きいことがわかった (*t*-test, $P<0.05$; Table 2-1)。

成熟オス (AM1) の行動圏は広く、その中に 3 頭のメス成獣 (AF1, AF2 and AF6) の行動圏が含まれていた (Fig. 2-2)。別のオス成熟 (AM2) の行動圏はさらに広く、その中に 2 頭のメス成獣 (AF3, AF4) の行動圏が含まれていることが確認できた (Fig. 2-2)。しかし、この成熟オス (AM2) の行動圏内には、未確認のメスの行動圏が含まれている可能性が残されている。成熟オスとメス成獣の両者において、同性個体間で行動圏が重複している例は見られなかった。

しかし、1 歳オス獣 (YM1, YM2) の行動圏は母親の行動圏とほぼ重複しており (Fig. 2-3)、2~3 歳の若いオス成獣 (AM3, AM4, AM5) の行動圏も、母親 (AF2, AF3, AF1) (Fig. 2-3) および成熟オス (AM1, AM2) との行動圏と重複していた。

1997 年から 2000 年までの 4 年間の追跡調査の期間中、6 頭のオスとメスの成獣 (AM1, AM2, AF1, AF2, AF3, AF4) は安定した行動圏を保持していた。

AF3 と AF4 の子供である 1 歳メス獣 (YF1, YF2) は、それぞれで生後 14 ヶ月後に母親の行動圏内では確認できなくなり、その後も調査地内で再発見されることはなかった。

調査期間中にオス個体同士の aggressive 行動が 2 回観察された。1 度目は 1997 年 5 月、発信機を装着していないオス成獣同士が激しい追っかけあいしているのが観察され、2 度目 (1998 年 4 月 25 日) はビデオカメラを設置していた AF2 の繁殖巣穴付近で、2 頭のオス個体 (AM1, YM1) が 2 時間近くにわたって激しい追っかけあいをしているのが観察された。ラジオトラッキングにおいても、若いオス成獣 (AM4) が、成熟オス (AM2) の行動圏内を動き回り、その後を、AM2 が追跡移動しているのが観察された。

Table 2-1. Home range sizes of Japanese badgers (*Meles meles anakuma*) in Yamaguchi City, Japan, obtained by the minimum convex polygon method, and the numbers of setts included in each range.

Badgers	Age	Size of home range (ha)	No. of setts	Tracking period	Total no. of fixes
AM1	mature adult	189	71	16 Jun.-3 Aug.1997, 25 Nov.1997-10 Mar.1998	352
AM2	mature adult	294	52	29 May 1998-17 Oct.1999	1472
AM3 (YM1)	yearling-young adult	153 (85) ^a	46 (22) ^b	3 Apr.1998-7 Aug.1999, 11 Apr.-16 May 2000	1671
AM4 (YM2)	yearling-young adult	130 (60) ^a	32 (20) ^b	7 Mar.1998-29 May 1999	2043
AM5	young adult	21	44	2 Jun.-3 Aug.1999	248
Mean±SD (male)		158±98.8	49±14.3		
AF1	adult	26	41	27 Apr.1997-19 Apr.1999	4947
AF2	adult	83	22	31 Mar.1998-3 Sep.1999, 10-31 May 2000	2291
AF3	adult	64	20	6 May 1998-22 Feb. 2000, 25 Mar.-31 May 2000	3430
AF4	adult	46	30	26 Jun.-12 Sep.1999, 27Apr.-31 May 2000	363
AF5	adult	30	8	20 Apr.-22 Jun.1999	504
AF6	adult	17	21	13 Apr.-6 May 2000	259
YF1	yearling	17	17	7 Mar.-30 Apr.1998	491
YF2 ^c	yearling			22 Apr.-27 Apr. 2000	27
Mean±SD (female)		44±25.4	24±11.0		

The mothers of AM3, AM4, and AM5 are AF2, AF3, and AF1, respectively.

^a Numbers in parentheses represent the home range sizes of yearlings.

^b Numbers in parentheses represent the number of setts in the home ranges of yearling.

^c Home range could not be estimated due to insufficient number of fixes.

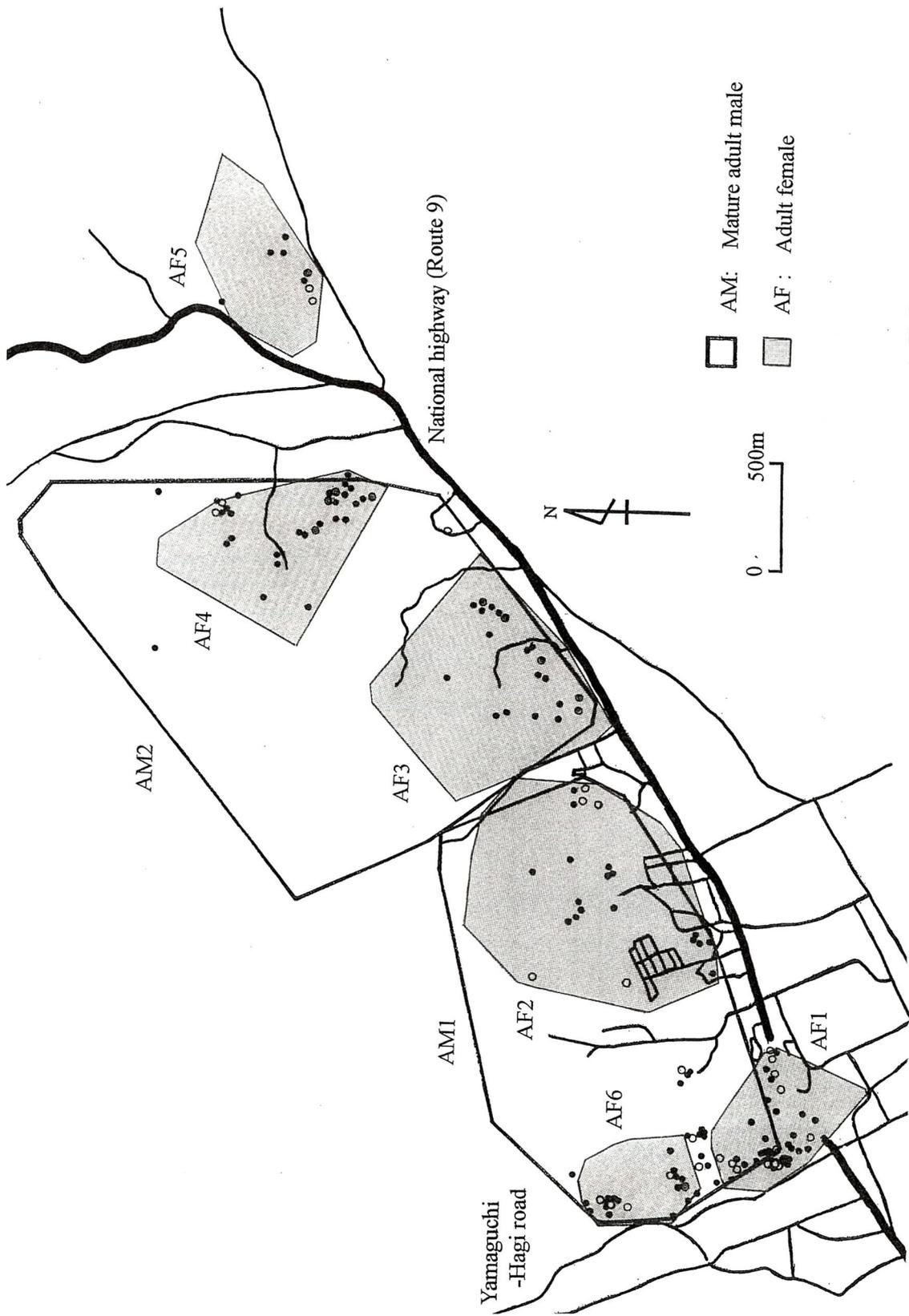


Fig. 2-2. Home range distributions of mature adult male and female Japanese badgers (*Meles meles anakuma*) in Yamaguchi City, Japan, 1997-2000. Solid and open circles represent sets that had one to two and three to four entrances, respectively. Double open circles denote sets that had five or more entrances. Thick and thin lines show major and secondary roads, respectively.

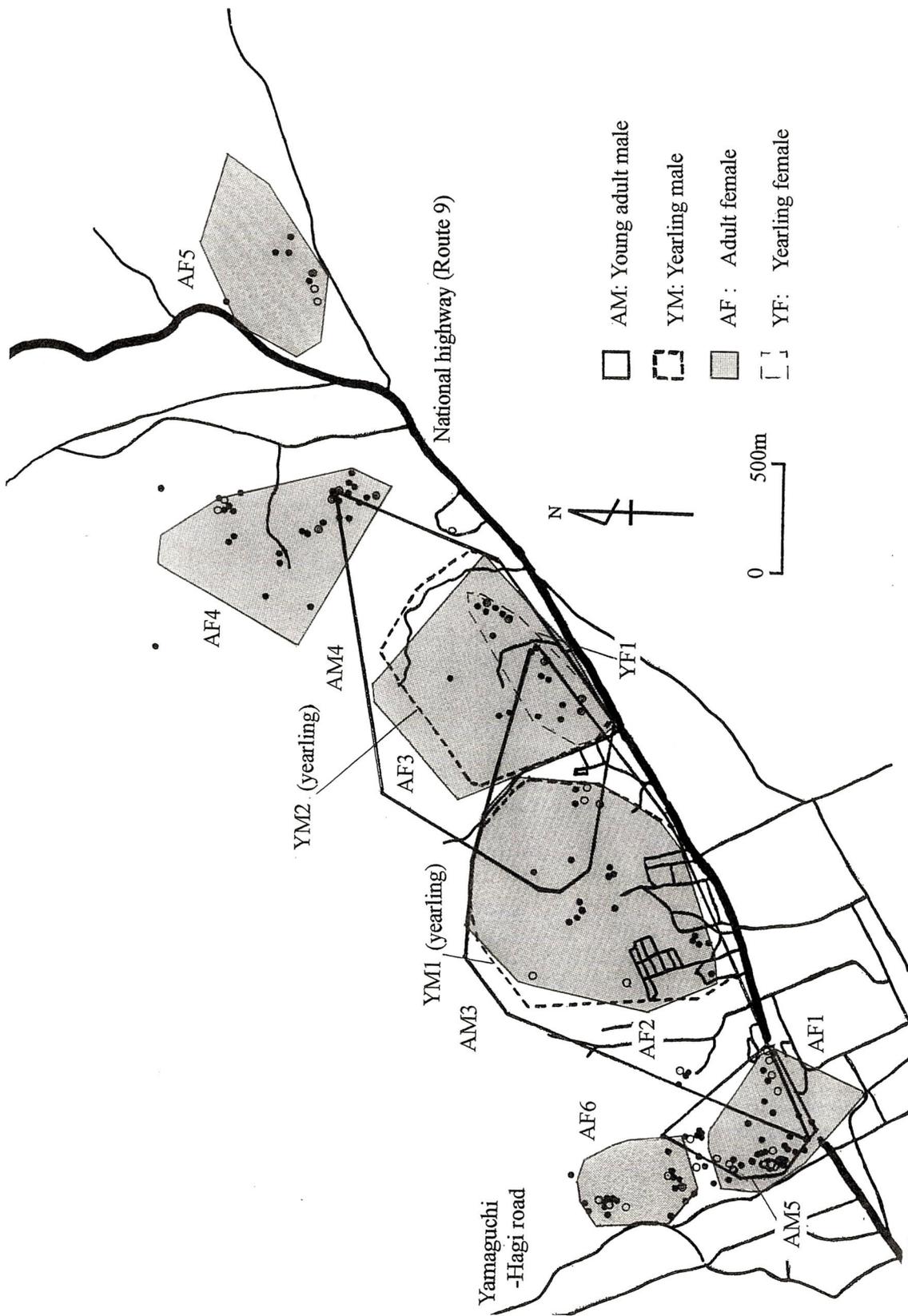


Fig. 2-3. Home range distributions of young adult (yearling) male and female Japanese badgers, superimposed on the home ranges of adult females, 1997-2000. Solid and open circles represent setts that had one to two and three to four entrances, respectively. Double open circles denote setts that had five or more entrances. Thick and thin lines show major and secondary roads, respectively. AM3, AM4, and AM5 are offspring of AF2, AF3, and AF1, respectively. YF1 is the offspring of AF3.

(3) 繁殖期の行動

1999年3月よりなわばり成熟オス(AM2)および、個体識別されていないオス成獣が、メス成獣(AF3)の巣穴の出入り口附近に、においづけ(scent marking)行動を示した。成熟オス(AM2)はなわばり内を広く動き回り、1999年4月3日から4月6日の間に、メス成獣(AF3)との間で交尾行動が観察された(第1章)。性的に成熟した2歳から3歳の若いオス成獣(AM3, AM4)は、3月から5月にその行動圏を広げ、隣接するメス成獣の行動圏に進入するのが確認された(Fig. 2-3)。

(4) 巣穴利用

1997年4月から2000年5月までの約3年間に、19個体の巣穴利用について調査し、そのうち26日/年以上(range=26-247 days)追跡できた12個体について巣穴利用状況を解析した。調査地内に、160個の巣穴があり、休息時にメス獣は99.6%が、オス獣は95.6%が巣穴を利用していた(Fig. 2-4)。各個体の行動圏内には巣穴が8-71個あり、年間に利用する平均巣穴数(mean±SD)は13.5±2.8(range=9-18)であった(Table 2-2)。また、巣穴の利用数はオスとメス個体で、ともに季節的変動が認められた(ANOVA, $P<0.01$)。繁殖メス個体と非繁殖メス個体の間で、巣穴利用の季節的な差はなかった(t -test, $P>0.07$)。春にはオス成獣の方が、より多くの巣穴を利用する傾向があった(t -test, $P<0.04$; Fig. 2-5)。

メス成獣の行動圏内には8-41個所の巣穴があり、その中から2-3個所の巣穴を選んで使用していると考えられる(Fig. 2-6)。また、メス成獣が、年間を通して好むと考えられる巣穴を使用する割合の平均(mean±SD)は、40.0±6.3%(range=32.3-50.6%, $N=6$)に達する。特に春にはメス成獣は同一の巣穴ですごす傾向があり、その割合の平均(mean±SD)は70.5±21.3%(range=35.7-100.0%, $N=8$)である。メス成獣AF1(1997)、AF2(1998)およびAF3(1999)は、3月から6月に出産、子育てをするのが観察され、その際には10週以上にわたって同じ巣穴に留まった。しかし、7月から10月にかけては、子育て中の

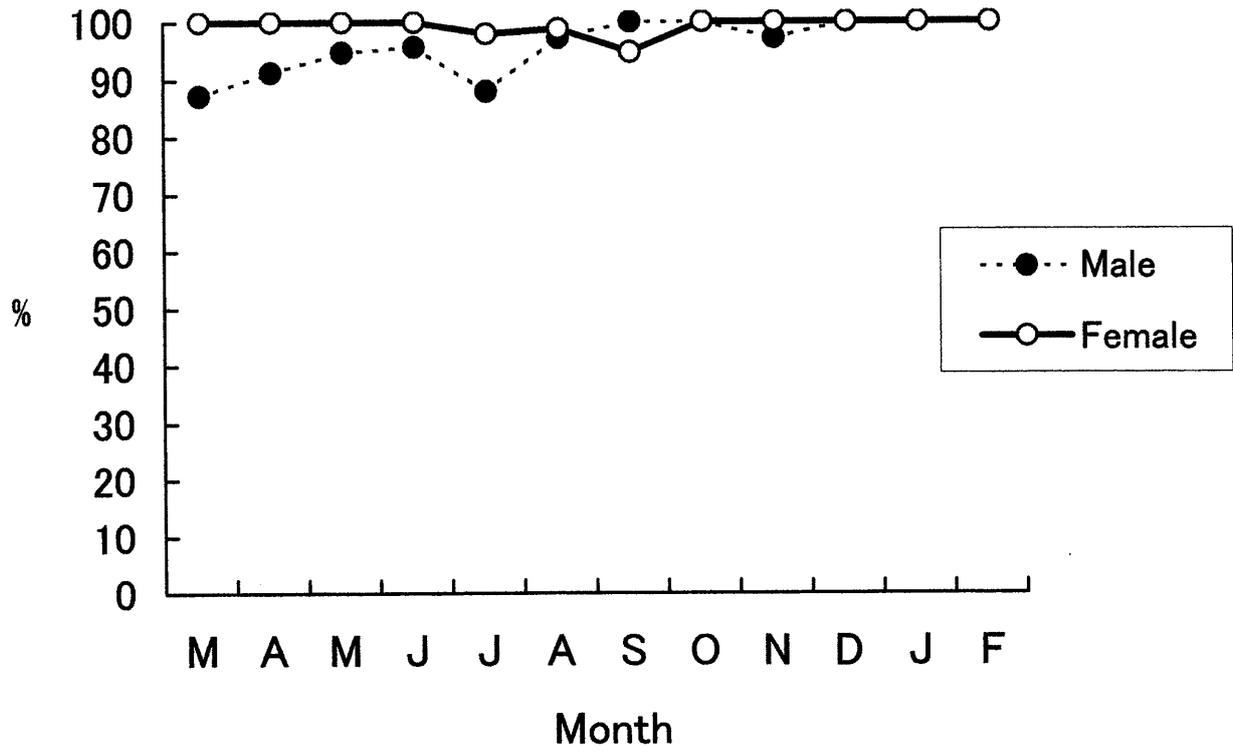


Fig. 2-4. Seasonal changes in the utilization of the setts during inactive period in Yamaguchi City from 1997-2000.

Table 2-2. The number of setts used by Japanese badger in each sesason and in a year, Yamaguchi City during 1997-2000.

Badgers	Age and sex	Total no.of fixes	Annual	Spring	Summer	Autumn	Winter
AM1 (1997)	mature adult male	26			12		
AM2 (1998)	mature adult male	190	13		8	9	2
AM2 (1999)	mature adult male	43		6	5	3	
YM1 (1998)	yearling male	150	10	3	8	5	6
AM3 (1999)	young adult male	67		12	10		
YM2 (1998)	yearling male	231	18	6	14	8	2
AM4 (1999)	young adult male	61		6			
AM5 (1999)	young adult male	44			8		
AF1 (1997)*	adult female	250	14	1	8	11	5
AF1 (1998)	adult female	252	16	7	8	9	5
AF1 (1999)	adult female	42		3			
AF2 (1998)*	adult female	193	9	2	7	4	3
AF2 (1999)	adult female	97		6	6		
AF3 (1998)	adult female	211	15	3	14	5	2
AF3 (1999)*	adult female	235	13	4	10	6	2
AF4 (1999)	adult female	36			6		
AF5 (1999)	adult female	42		5			
YF1 (1998)	yearling female	57		4			
Mean±SD			13.5±2.8	4.9±2.7	8.9±2.8	6.7±2.7	3.4±1.7

*AF1 (1997), AF2 (1998) and AF3 (1999) were breeding females. Other females were non-breeding females.

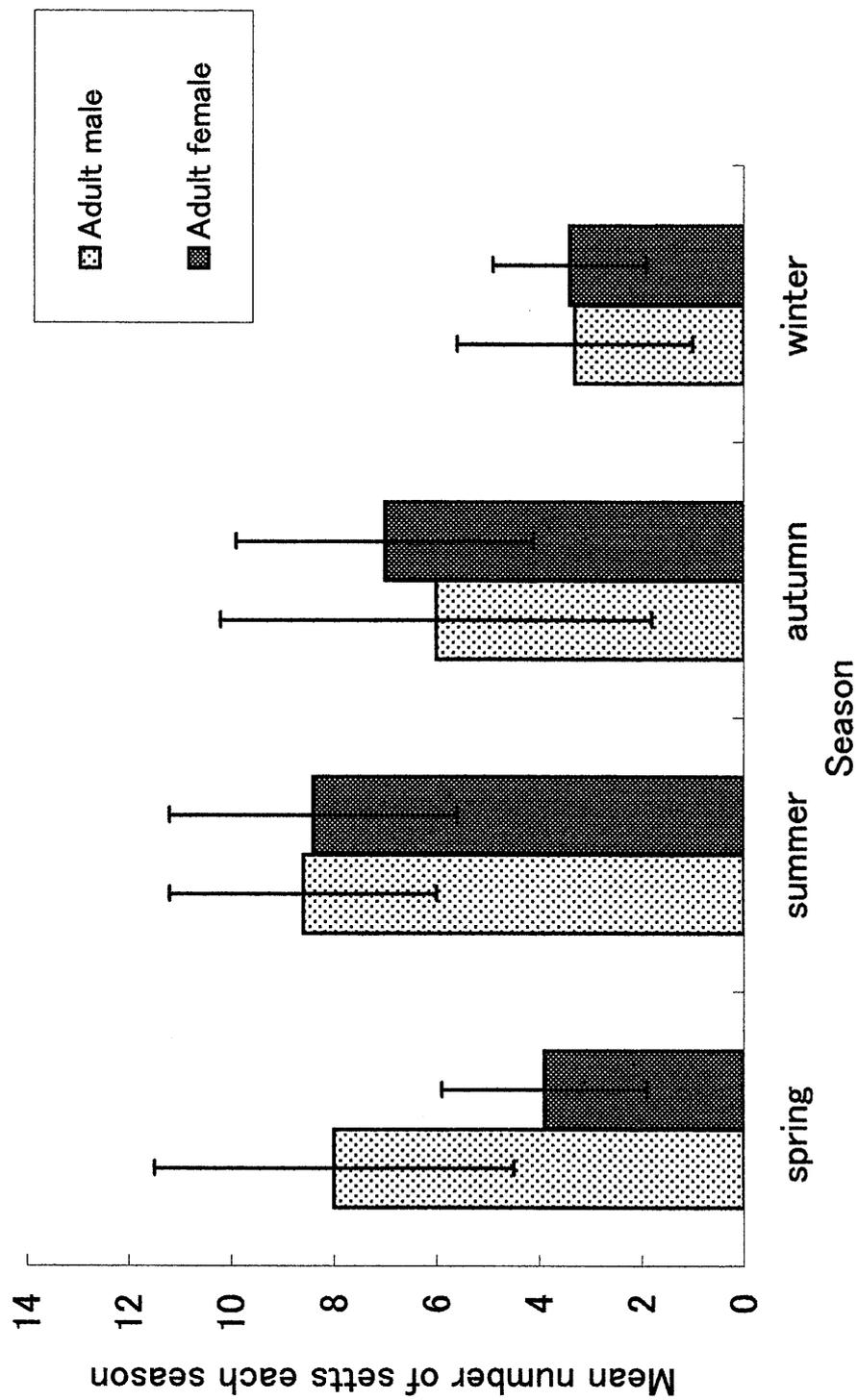


Fig. 2-5. The mean number of setts used by male and female adults of the Japanese badgers in each season. Straight lines show the standard deviations.

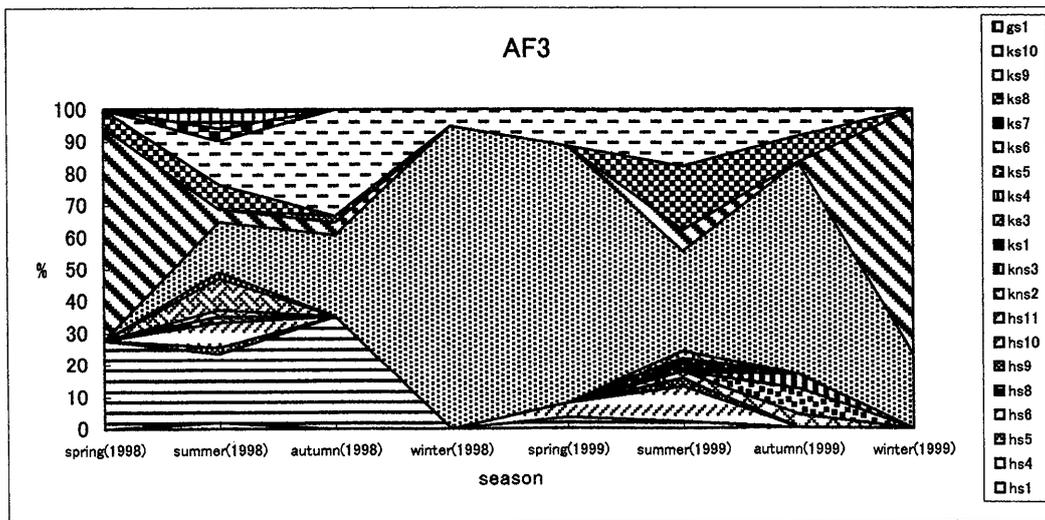
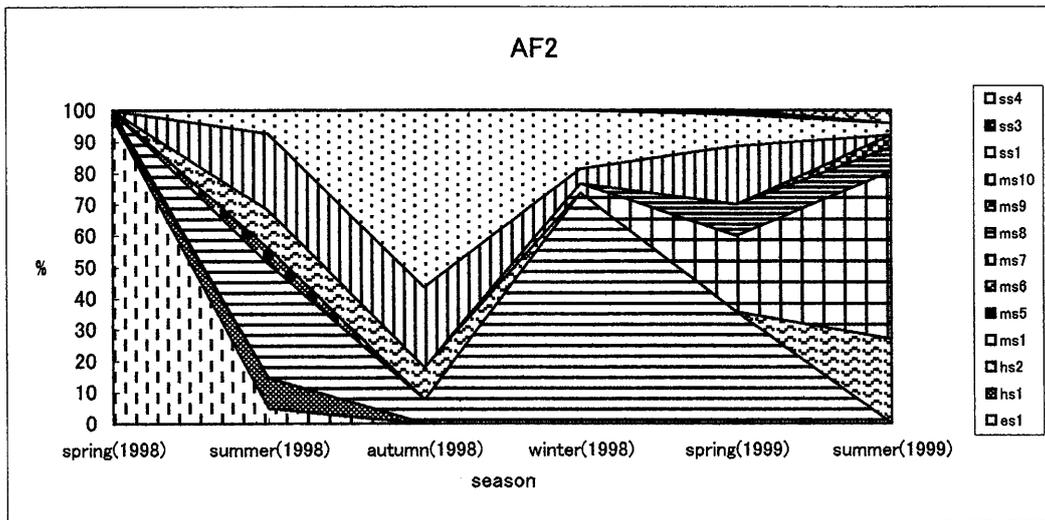
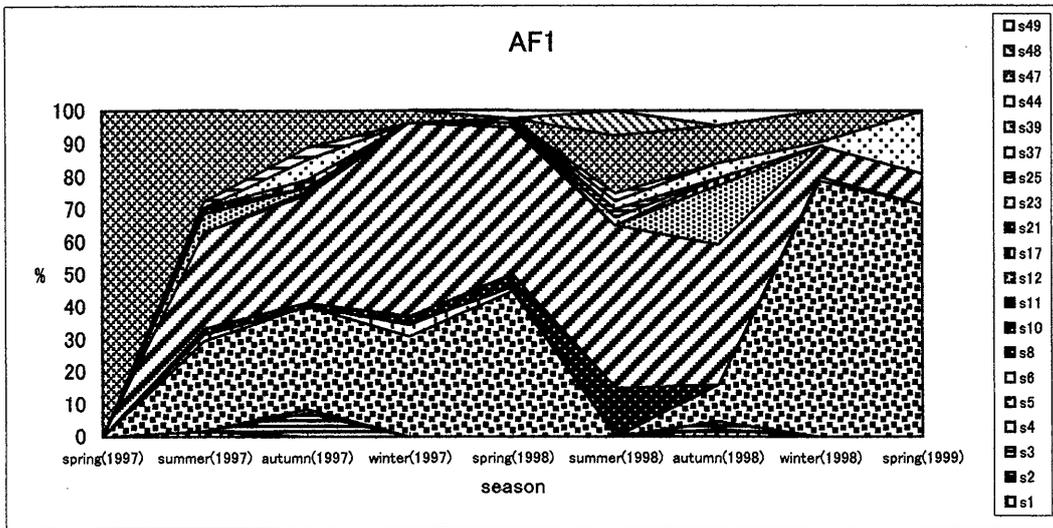


Fig. 2-6. Examples of the proportion of use individual setts in the home ranges by adult female badgers (AF1, AF2, AF3) from 1997-2000.

メス成獣でも同じ巣穴を連続して6日以上使用することはなかった。また、越冬期にあたる12月から2月にかけては、同じ巣穴に留まる日が多く、同じ巣穴を使用する割合平均 (mean±SD) は、 52.8 ± 15.4 (range=29–69, N=5) であった。成熟オスとメス成獣を合わせた年間利用率の高い巣穴の平均利用率は $42.0 \pm 13.5\%$ で、それら利用率の高い巣穴の出入り口数は、3–8個であった。

成熟オスとメス成獣が同一の巣穴を使用することはほとんどなく、メスの仔は生後約14ヶ月まで、オスの仔は生後約26ヶ月まで母親の行動圏内に留まり、同一の巣穴内で越冬した (Fig. 2–7)。

考察

(1) 空間配置

東京都日の出町に生息するニホンアナグマの個体群で示されている (金子, 2001) ように、山口市に生息するニホンアナグマのオス成獣の頭胴長および体重は、メス成獣より有意に大きく、性的な二型が存在すると考えられる。イギリスに生息するユーラシアアナグマにおいても、オス成獣の頭胴長と体重は、メス成獣より大きく、メス成獣の頭胴長はオス成獣の約96%であると報告されている (Neal, 1977)。山口市と東京都日の出町に生息するニホンアナグマでは、メス成獣の頭胴長サイズは、オス成獣のそれぞれ約89%、約90% (金子, 2001) であり、ニホンアナグマの方が、イギリスに生息するユーラシアアナグマより雌雄差が大きいと考えられる。

山口市内の調査地内には2ないし3頭の成熟オス個体の行動圏が含まれていると推察されるが、確認された2頭の成熟オス個体の行動圏の広さは、それぞれ189haと294haであった。各成熟オス個体の行動圏内には、2から3頭のメス成獣の行動圏が含まれており、その行動圏の広さの平均 (mean±SD) は、オス成獣の行動圏より小さく、 44 ± 25.4 haであった。また、1歳オス獣の行動圏は成熟オス個体の行動圏よりはるかに小さく、その大部分が成熟オス個体内に形成された母親の行動圏と重複していた。

山口市のニホンアナグマ個体群の成熟オス個体は大きな行動圏を維持し、

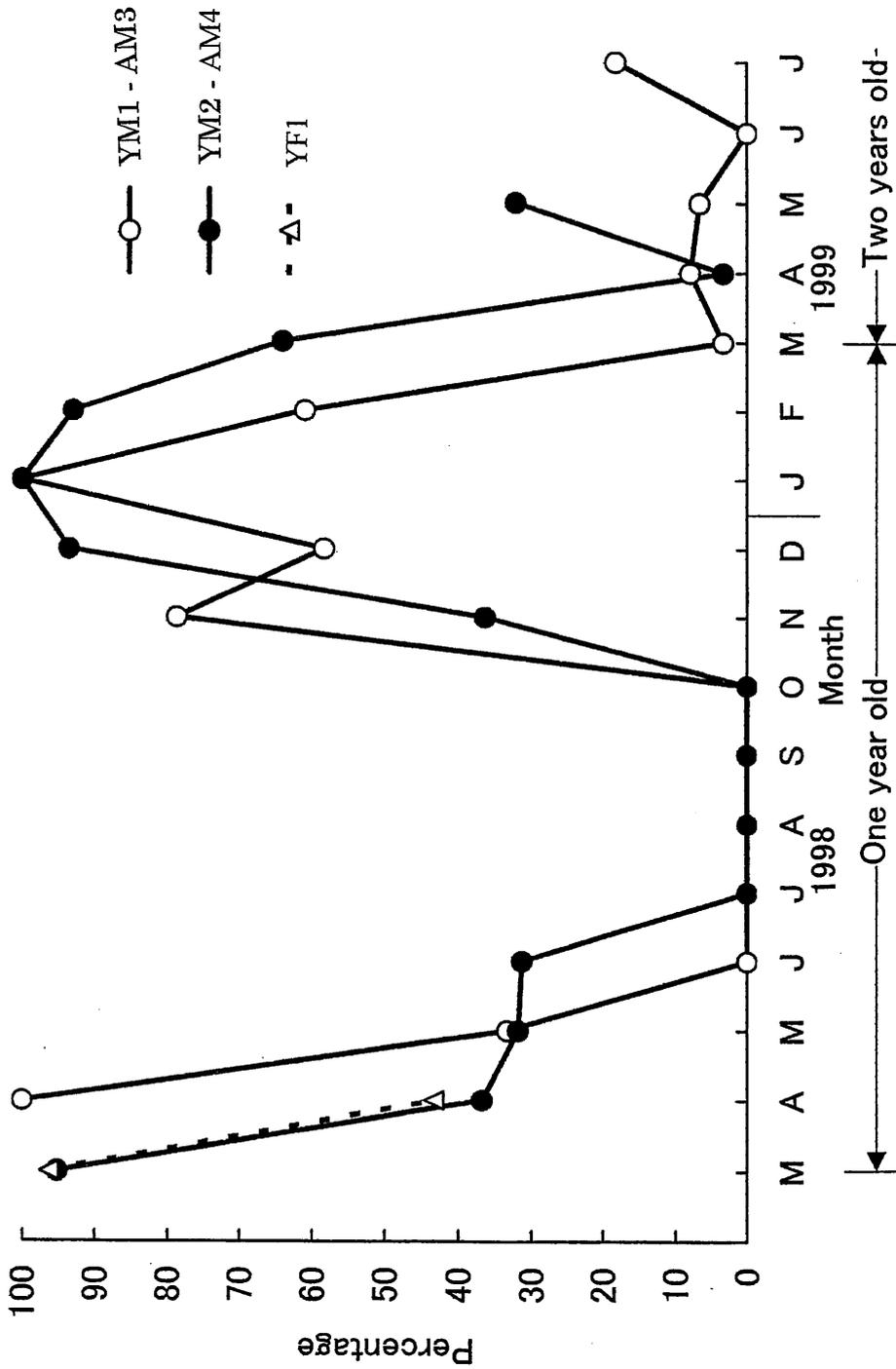


Fig. 2-7. Percentage of days on which one- to two-year-old males and one-year-old females were located in the same setts with their mothers.

単独で生活していると推察される。一方、メス成獣は小さな行動圏を維持し幼獣・一歳獣とともに生活していると考えられる。また、オス成獣はその行動圏から4歳以上の成熟オス個体と2-3歳の若いオス個体とに区別でき、成熟オス個体の行動圏は、数年にわたって維持されることから、安定なテリトリーであると考えられる。一方、若いオスの行動圏は、母親の行動圏から新しいエリアに移行する過程で形成される、過渡的なものであると考えられる。4歳以上の成熟オスおよびメス成獣が保持する行動圏には同性間の重複がない。これは、ニホンアナグマの行動圏が、同性間に排他的ななわばり (intra-sexual territory) であることを示唆している。これはニホンアナグマの生活形態が、これまで知られているユーラシアアナグマと異なり、他の多くのイタチ科の動物で知られている (Powell, 1979; Sandell, 1989) ように、単独性で、オス成獣はメス成獣より広い行動圏を持ち、同性に対して排他的な行動圏を保持していることを示唆している。

ニホンアナグマにおいて、成熟オス (AM1) の行動圏内で、初めてメス成獣 (AF3) との交尾が確認された (第1章)。成熟オスは交尾の1ヶ月前からメス成獣の行動圏内で、ユーラシアアナグマでは、なわばりや個体間関係の維持に重要であるとされている、においづけ等の mate guard 行動をしているのが観察された (Kruuk, 1989; 三浦, 1998)。交尾に際して、成熟オスは40回以上メス成獣を交尾に誘っており、その期間、成熟オスはメス成獣の巣穴周辺に滞在していたと考えられる。また、4月から5月にかけて、2歳から3歳の若いオス獣 (AM3, AM4) が、母親の行動圏と隣接するメス成獣の行動圏内に入出入りするのが観察されたことから、成熟オス個体の滞在は、他のオス成獣からメス成獣をガードするための行動であると考えられることができる。

以上のような観察から山口市に生息するニホンアナグマ個体群には性的な二型が存在し、その生活形態は、基本的に単独性で、同性間に排他的ななわばりを保持し、一夫多妻型の繁殖システムをもつと結論された。イギリスに生息する亜種のユーラシアアナグマはグループを形成し、イタチ科でありながらグループテリトリーを保持しており、同性間に排他的ななわばりを持たないとさ

れている (Kruuk, 1989; Woodroffe, 1993)。おそらく、ニホンアナグマとユーラシアアナグマの亜種間において、生活形態や社会システム、例えば、なわばりや繁殖システムなどに明確な違いがあると考えられる。しかし、同じユーラシアアナグマでも、イタリアに生息する個体群では、生活形態は単独性であり、また、生息密度が低い地域ではペアー単位でグループが形成されることがある (reviewed in Woodroffe and Macdonald, 1993) とされ、オス成獣の行動圏が2頭のメスと重複する場合があることも報告されている (Kruuk, 1978)。

同一種でありながら環境の変化に伴って社会システムが変わる現象はライオン、イエネコで報告されている (伊澤, 1998)。森林環境に生息するニホンアナグマは、同一のニッチにテン、イタチ、タヌキ、キツネ、イノシシなどがおり、その競合はかなり激しいと推定される。他方、イギリスではユーラシアアナグマは牧草地と森林がミックスした環境に生息しており (Kruuk, 1989)、そこにはテンやキツネなども生息しているが、競合種が比較的少なく、また、餌となるミミズも豊富であり、ニホンアナグマとは異なる社会システムが発達したものと推察される。

1歳に達したニホンアナグマのメス獣 (YF1, YF2) が、調査範囲で突然発見できなくなった。これはメス成獣が重複した行動圏を形成できない。そのため、1歳に達したメス獣が、調査地外のエリアに、新たな行動圏を求めて、母親 (AF3, AF4) の行動圏内から分散して、出て行った可能性が考えられる。また、オス獣は2歳 (AM4, AM5) から3歳 (AM3) まで、メス母親 (AF3, AF1, AF2) の行動圏の周囲に留まると考えられる。これは、オス獣とメス獣で、母親の行動圏からの分散時期に違いがあることを示唆している。

ニホンアナグマではユーラシアアナグマと同様に遅延着床があると推察され、メス獣は早くとも2歳に達しないと、出産しないと考えられる。しかし、出産と仔育てためには、安定した行動圏が必要であり、その行動圏を2歳に達するまでに形成する必要があるため、オス獣より早く母親の行動圏から離れると推察される。一方、1999年3月より2個体のオス成獣 (なわばりオスおよび未知なるオス) が、メス成獣の巣穴のまわりで、においづけ (scent marking) を

するのが観察された。また、性的に成熟した2歳（AM4）から3歳（AM5）の若いオス獣が、3月から5月にかけてその行動圏を広げ、隣接するメス成獣の行動圏内へ侵入するのが観察されており、時には交尾に成功する可能性さえあると推察される。オス成獣の基本的な繁殖行動は交尾であり、オスの仔は2歳に達するまでは母親と同一の行動圏に留まり、その行動圏を徐々に広げた後に、分散するのではないかと考えられる。

イギリスに生息するユーラシアアナグマでは、オス獣の分散は1歳から2歳までに起り、2歳で分散する個体が多いとされている。また、メス獣の分散は、主として0歳から2歳までに起り、中には4歳以上に達して後に、分散する個体もあるとされている（Woodroffe et al., 1995）。

ニホンアナグマには、グループテリトリーを形成するユーラシアアナグマとは異なる分散過程があると考えられ、調査エリアを拡大と、継続的な研究によって、その分散と新たな行動圏の形成過程を明らかにしていきたい。

（2）巣穴利用

年間を通して、休息時に巣穴を利用していたオス獣とメス獣の割合はそれぞれ95.2%と99.6%に達し、彼らは1年間に平均して12.8個の巣穴を利用していた。メス成獣は繁殖、非繁殖に関係なく冬と春には同一の巣穴に留まる傾向があり、オス獣は冬のみ同一の巣穴に留まる傾向が認められた。冬眠あけにオス成獣は交尾のために行動圏内を放浪し、繁殖メス成獣はいくつかの巣穴を移動した後に、同一の巣穴に長期間留まり幼獣を育てた。春には、非繁殖メス成獣も繁殖メス成獣と同様に長期同一の巣穴を利用する傾向が認められたが、それが交尾のために必要であるのかどうかを推定する十分なデータは得られなかった。また、ユーラシアアナグマで報告されている（Woodroffe and Macdonald, 1995）ように、胚の着床後に胎児が発育しなかった可能性も考えられる。夏から秋にかけてはオス成獣・メス成獣ともに特定の巣穴に留まることなく、行動圏内の複数の巣穴を利用している。これは、行動圏内を広く採食し、近くの巣穴を休息に利用するために巣穴の利用数が増加しているためとも考えられるが、

イギリスに生息するユーラシアアナグマで報告されている (Butler and Roper, 1996) ように、main sett 内で寝室を移動することにより、ニホンアナグマでは巣穴移動することによって、外部寄生虫の発生を抑制している可能性も考えられる。

本研究では、ニホンアナグマのオス成獣は行動圏内に 32–71 個所、メス成獣は 8–41 個所の巣穴を持つが、それらの巣穴のすべてを利用するわけではない。長野県入笠山に生息するニホンアナグマも行動圏内に複数の巣穴を持ち、2ヶ月間で 1–12 個所の巣穴を利用しているが、行動圏内のすべての巣穴を利用するわけではない (山本, 1995)。このように行動圏内に多数の巣穴を持つことは、潜在的捕食者や大雨などの緊急時の避難に対する備えとも考えることもできる (Butler and Roper, 1995)。また、山口市の調査地点ではホンダタヌキ・ホンダキツネなどがニホンアナグマと同じ巣穴を利用することが観察されており、これらとの競合により、巣穴の数が増えたとも考えられる。

ユーラシアアナグマにとっては、巣穴は捕食者に対する防御や厳しい気象条件に対処するために必要不可欠な存在とされ (Roper, 1992; Butler and Roper, 1996)、巣穴の出入り口数の違いによって、あるいは巣穴の周辺の獣道の利用状況などによって、巣穴は main、annexe、subsidiary、outlier の 4 カテゴリーに分けられている (Thornton, 1988)。Main sett は使われている出入り口が 5ヶ所以上あり、出入り口には掻きだした土の山があり、附近によく利用される道があるなどの基準がある。イギリスに生息するユーラシアアナグマは、グループ単位である clan に 1 個の main sett をもち (Doncaster and Woodroffe, 1993)、それを社会関係の維持、繁殖、越冬に利用している (Neal and Roper, 1991; Macdonald et al., 1996)。イギリスでは優位な成獣個体は通年同一の main sett を利用し (Neal and Cheeseman, 1996; Butler and Roper, 1996)、スペインでは成獣個体によりその頻度が増減し、50–100%の間にあった (Rodriguez et al., 1996)。このように成獣個体の main sett の利用については地域で差がある。

山口市の調査地では 5 個所以上の出入り口を持つ巣穴は、11 個あり、その割合は、全体の 7%である (第 1 章)。しかし、それらの出入り口の多い巣穴が、

常に繁殖や越冬などに使われているわけではない。使用頻度の多い巣穴は、3個所以上の出入り口があるが、それらも年間を通して使われるわけではないことから、それらの巣穴は *subsidiary* の機能をもつと考えることができる。出入り口を3個所以上のもつ *subsidiary* の巣穴は40個あり、その割合は全体の25%にあたる（第1章）。

山口市に生息するニホンアナグマは、ユーラシアアナグマとは異なり、*main sett* を持たず、単独または母仔群（幼獣と2歳以下の仔）で生活しており、イギリスで報告されているように（Woodroffe and Macdonald, 2000）、1歳から2歳獣が育児ヘルパーとして行動することは観察されなかった。

山口市に生息するニホンアナグマの社会システムは単独のオス成獣、単独のメス成獣または母仔群により構成される単独性社会であると推察できる。

これは、山口市の気候は温暖であり、外部寄生虫、捕食者なども少ない地域であることから、イギリスに生息するユーラシアアナグマとは異なる社会システムが形成されるに至った可能性もある。

第3章 行動圏の利用と生息環境の選択

はじめに

生息地はその生物の生活場所であり、動物は其中で食物、水、隠れ家、巣づくりの場所などを確保しなければならない。それらいくつかの生息地としての必要条件のなかで、食物は日常的で、最も基本的な要素であり、それが満たされるかどうか重要である（高槻, 1998）。また、動物がどれだけの広さの行動圏を必要とするかは、動物の餌要求量とその地域の餌供給量によって決まると考えられる（伊澤, 1999）。

ユーラシアアナグマは、森林域だけでなく、農耕地、牧草地、さらに市街地にも生活圏を広げており（Harris, 1982; Kruuk and Parish, 1985; Broseth et al., 1997）、ミミズ、土壌棲昆虫、果実、穀物、小哺乳類、両生類などを主要および2次的な食物として利用している（Kruuk and Parish, 1982; Pigozzi, 1991; Broseth et al., 1997; Goszyczynski, 2000）。また、ミミズなどの主要食物の分布や生体量により行動圏の広さやグループ内の個体数が規定されると考えられている（Hofer, 1988; Rodriguez et al., 1996; Broseth et al., 1997）。

これまでに、ニホンアナグマの食性と生息環境の利用については、亜高山帯の長野県入笠山におけるフン分析による食性と食物の現存量の解析（山本, 1991）、同所的に生息するテン・キツネ・タヌキとの食性比較（山本, 1994）、環境選択と活動パターン等についての報告がある（山本, 1995）。また、金子（1996）は総説の中でニホンアナグマの一般的食性について論じている。これらいずれの報告も、ニホンアナグマの主要食物がミミズであることを示唆してはいるが、年間を通して、ニホンアナグマの生息環境の利用、行動圏および主要食物の分布や生体量についての解析はなされていない。

本章では、山口市に生息するニホンアナグマが何を食べ、生息地をどのように利用しているのかを知るために、生息地の構成要素の分析を行い、行動圏の季節変化、食性変化、ミミズの生体量の季節変化、生息環境利用に関する解析を行った。

方法

発信機を装着した個体について、春（3月～5月）・夏（6月～8月）・秋（9月～11月）・冬（12月～2月）の季節別に、また、性別、齢別に行動圏の解析をおこなった（第2章 方法を参照）。

定期的のためフン場をまわり、フンを採集し、冷凍保存した。資料が揃った段階で解凍し、内容物の分析を行った。フンは1mmメッシュのふるいで水洗し、水洗液は500mlのビーカーにため、底部沈殿物を1.5ml程ピペットで採取し、1cmメッシュに区切ったシャーレにいれ、実体顕微鏡でミミズの剛毛の数を確認した。また、ふるいの残査物はバットに移し、種類別に分類し、出現頻度を記録した。季節別食性の変化を調べた。

調査地内のアカマツ林、シイ・カシ林およびスギ・ヒノキ林の植生別に、ミミズの生息状況の月別変化を調べた。調査地には50cm×50cmのコドラッドを10ヶ所設置し、5%のホルマリンを1ヶ所に500ml散布し、出てきたミミズをすべて採集し、10ヶ所のミミズの総量より、1平方メートルあたりのミミズの生体量を推定し、その季節的变化を求めた。

生息環境の利用は50mメッシュで区分した植生図をもとに、植生別の採食・移動などの活動ポイント数を基準に解析した。休息や巣穴周辺での活動を除外し、調査地の植生面積比を用いた期待度数と、観察できたポイント数をもとに χ^2 検定により各植生別の利用状況を解析、考察した(White and Garrott, 1990)。

結果

(1) 行動圏の季節変化

1年以上継続してテレメトリー調査ができた4歳以上の成熟オス（AM2）1頭、1歳から2歳にかけてのオス獣（YM2-AM4）1頭、1歳から3歳にかけてのオス獣（YM1-AM3）1頭、メス成獣（AF1, AF2, AF3）3頭について行動圏を求めた（Fig. 3-1, Fig. 3-2）。AM4は2歳の春期に、AM3は3歳の春期にそれぞれの母親メス成獣（AF3, AF2）より大きな行動圏を形成した。また、オス・

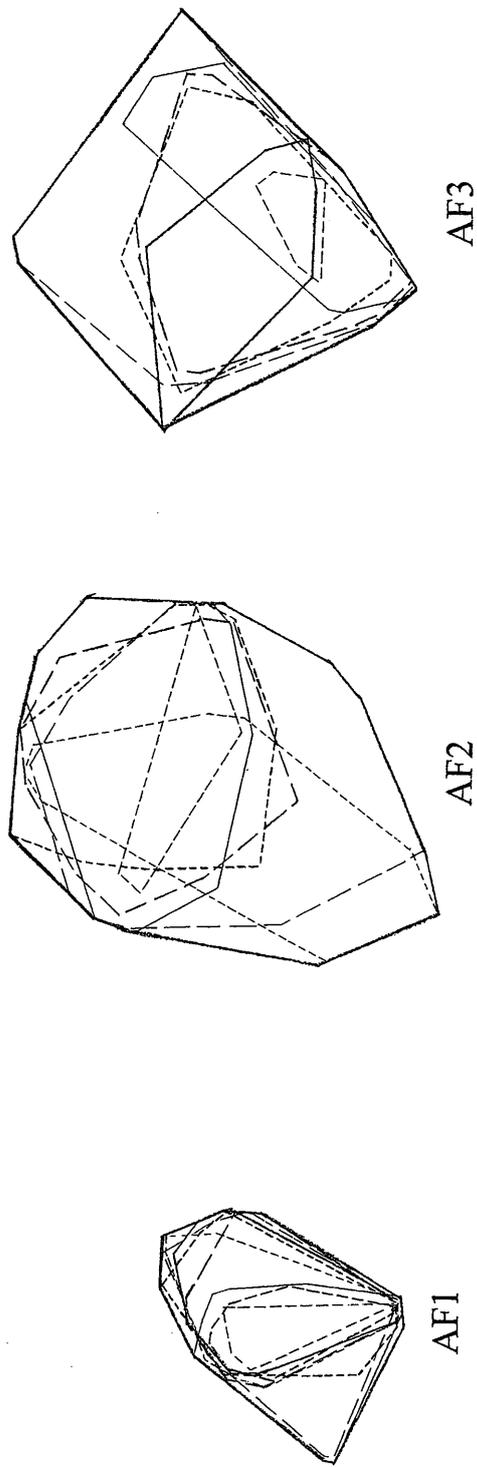
メス獣ともに、各シーズンごと求めた各個体の行動圏の広さは大きく変動していたが、それらは重複しており (Fig. 3-1, Fig. 3-2)、若いオス獣 (AM3, AM4) を除いて、成熟オス (AM2) およびメス成獣 (AF1, AF2, AF3) は安定した行動圏を保持していた (Fig. 3-1, Fig. 3-2)。

成熟オス (AM2) の行動圏の広さは、春期には 181.4 ha、夏期には 252.7 ha、秋期には 153.8 ha、冬期には 108.7 ha であった。3 頭のメス成獣 (AF1, AF2, AF3) の行動圏の平均の広さ (mean \pm SD) は、春期に 29.1 \pm 11.1ha、夏期には 39.6 \pm 17.7 ha、秋期には 22.9 \pm 9.3 ha、冬期には 6.3 \pm 2.9 ha であった。2 頭の 1 歳オス獣 (YM1, YM2) の行動圏の平均の広さ (mean \pm SD) は、春期には 44.3 \pm 1.9ha、夏期には 63.9 \pm 15.9 ha、秋期には 46.4 \pm 11.3 ha、冬期には 17.1 \pm 11.7 ha であった。成熟オス・1 歳オス獣・メス成獣ともに冬期には行動圏が有意に縮小する傾向が認められた (*U*-test, $P < 0.02$; Fig. 3-3)。また、成熟オスはどのシーズンを通して、メス成獣や 1 歳獣より大きな行動圏を保持していたが、秋期には春期や夏期より行動圏が縮小する傾向があると考えられた (Fig. 3-3)。

1996 年 5 月から 2000 年 10 月の間に、オス 9 頭とメス 10 頭の計 19 頭捕獲したが、そのうち 6 頭のメス成獣と、5 頭のオス成獣 (2 mature および 3 young) の計 11 頭が、保持していると推定される行動圏の平均面積を季節別に示した (Fig. 3-4)。オス成獣の行動圏の平均面積 (mean \pm SD) は春期には 139.5 \pm 30.0 ha ($N=3$)、夏期には 150.6 \pm 83.6ha ($N=5$)、秋期には 153.8 ha ($N=1$)、冬期には 108.7 ha ($N=1$) であった。メス成獣の行動圏の平均面積 (mean \pm SD) は春期には 27.4 \pm 10.4 ha ($N=7$)、夏期には 30.4 \pm 16.5 ha ($N=7$)、秋期には 22.9 \pm 9.3 ha ($N=5$)、冬期には 6.3 \pm 2.9 ha ($N=4$) であり、オス成獣が保持していた行動圏の面積は、季節を通じてメス成獣の行動圏より、有意に広いと判断された (*t*-test, $P < 0.02$)。

(2) 食性

冬期を除く春期・夏期・秋期に 146 個のフンを採集・フン分析し、食性の季節変化を調べた (Table 3-1)。春期・夏期・秋期の 3 シーズンを通じて、



- Spring -98
- Summer-98
- _____ Autumn-98
- Winter-98
- Spring -99
- Summer-99
- _____ Autumn-99
- Winter-99
- Spring -00
- _____ Total

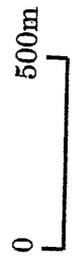


Fig. 3-1. Seasonal changes of three adult females (AF1, AF2, AF3) home ranges in Yamaguchi City from 1997-2000.

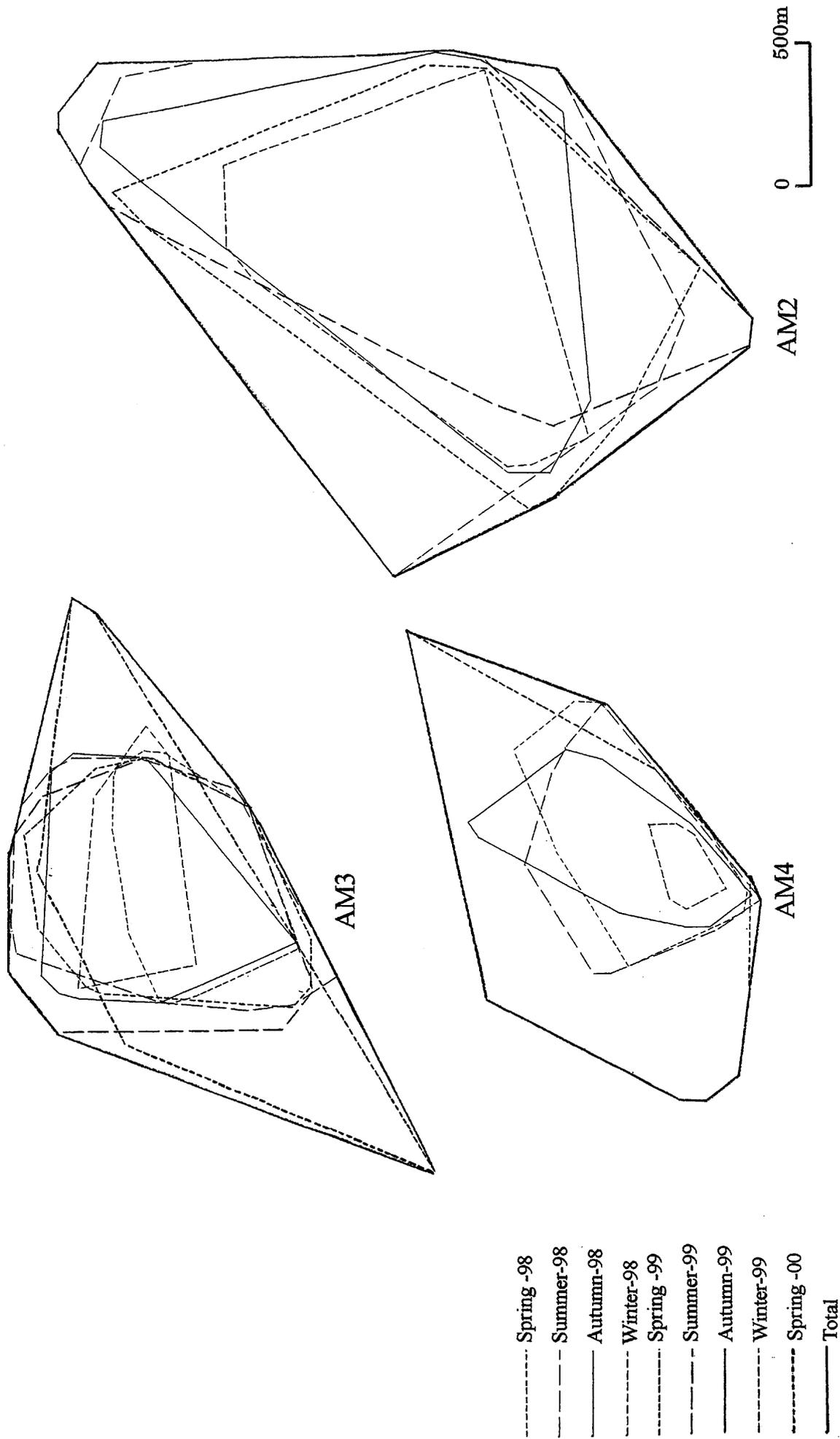


Fig. 3-2. Seasonal changes of mature adult male (AM2) and two young males (AM3, AM4) home ranges in Yamaguchi City from 1997-2000.

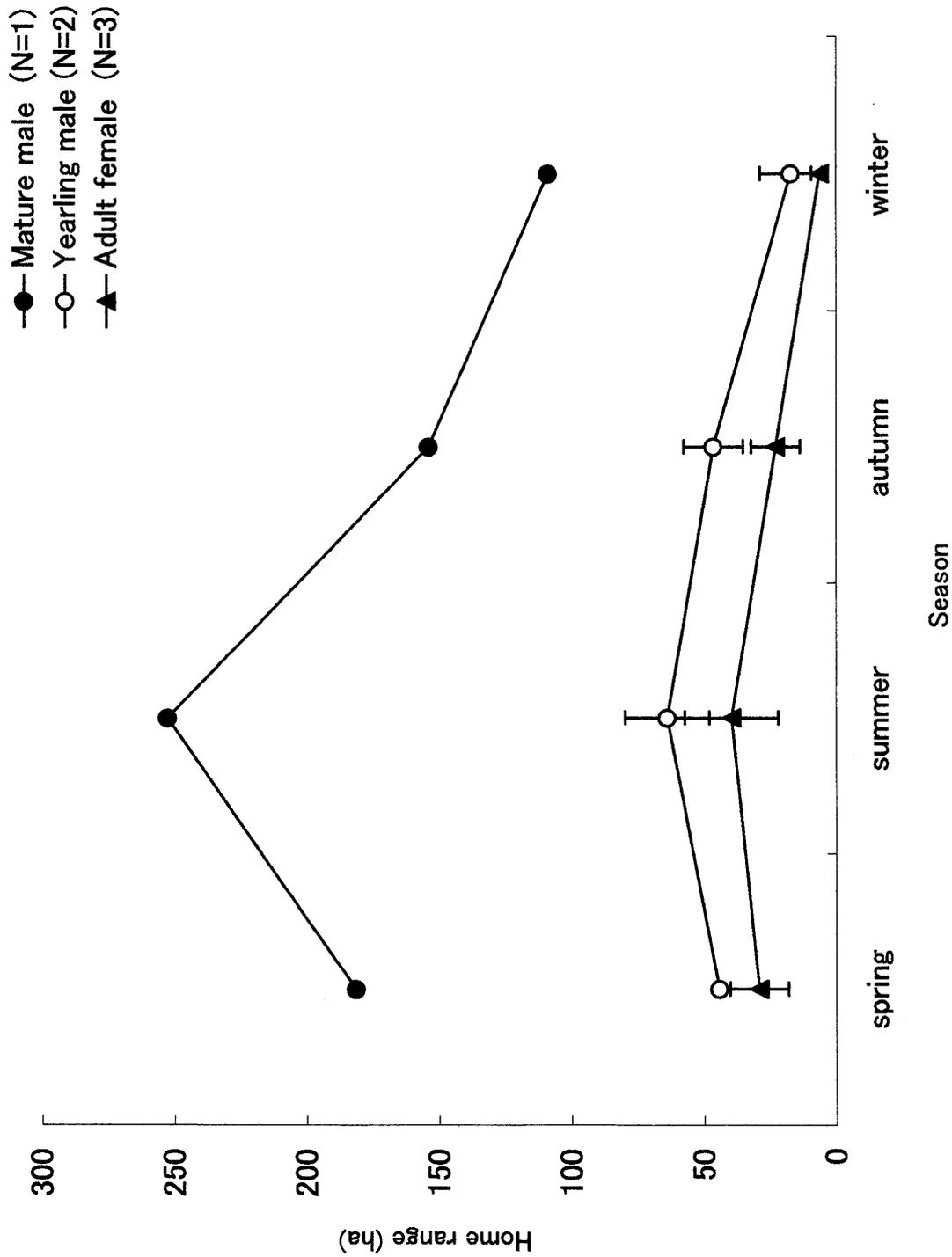


Fig. 3-3. Year-round fluctuation in seasonal averaged home range size for mature adult and yearling male, adult female badgers in Yamaguchi City during 1997-2000. Numbers in parentheses represent the number of badgers that radio-tracked successively. Straight lines show the standard deviations.

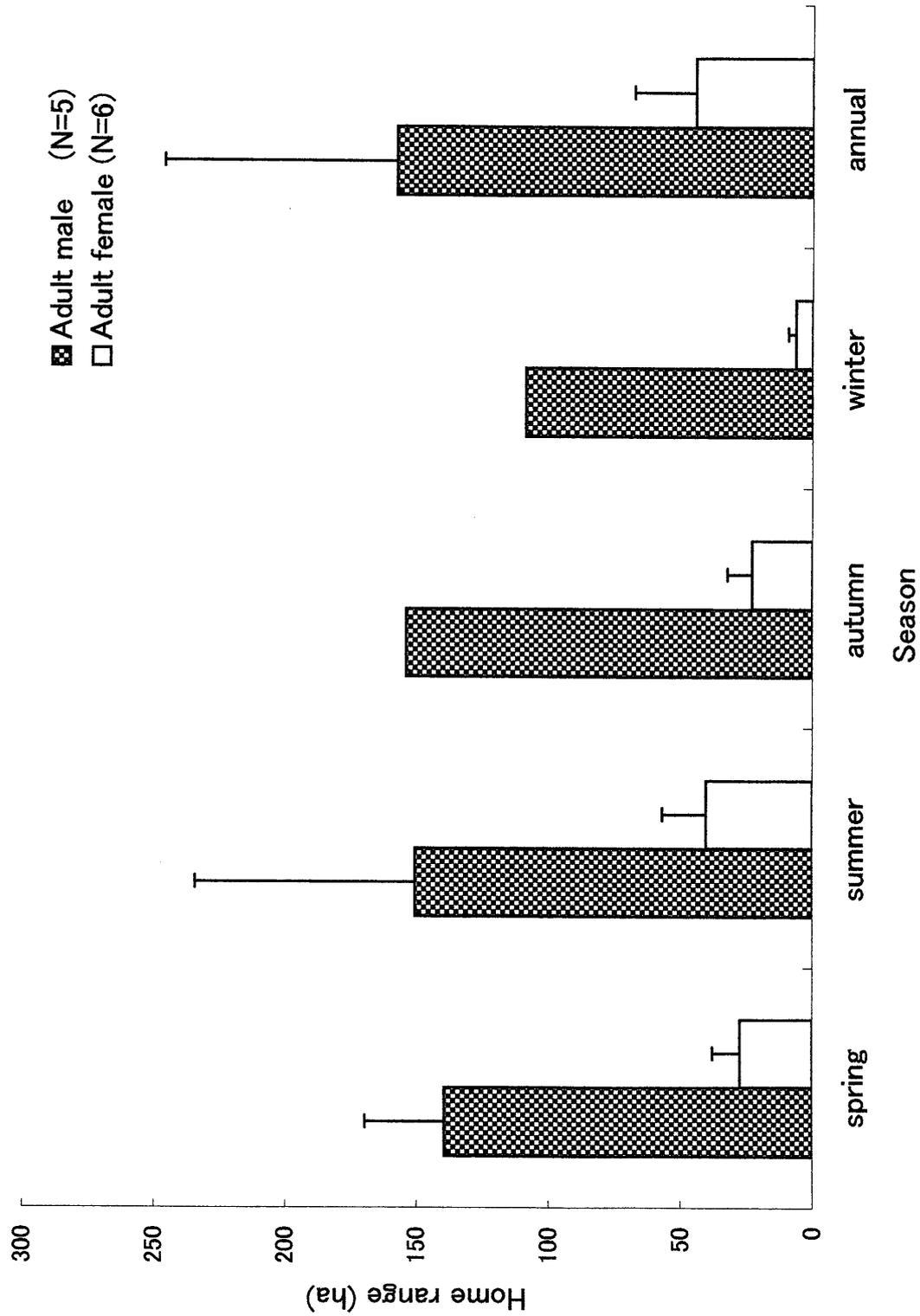


Fig. 3-4. Averaged home range size of adult male and female badgers in each seasonal division in Yamaguchi City during 1997-2000. Numbers in parentheses represent the total number of radio tracked badger. Straight lines show the standard deviations.

分析したフンの中に、ミミズ (97.3%)、甲虫類 (84.9%)、甲虫類の幼虫 (43.2%) の痕跡が発見され、他にもカタツムリ (7.5%)、ムカデ (6.8%) などの摂食が確認された。植物ではノイチゴ (23.3%) が最も多くのフンで発見され、次いでヤマザクラ (4.8%)、イヌビワ (3.4%) の順であった。人工物は4.1%のフンで確認された。この結果から、山口市に生息するニホンアナグマは、ミミズ、甲虫類等の動物性食物とノイチゴを好んで食べていると推察された。

アカマツ林、シイ・カシ林、スギ・ヒノキ植林別にミミズの調査を行い、1 m²あたりのミミズの生体量の月別変化を推定した (Fig. 3-5)。アカマツ林内のミミズの生体量は、冬期 (12月と1月) には確認できないほど少ないが、2月 (0.8 g/m²) から7月にかけて増加し、7月から8月に (7.6 g/m²と7.8 g/m²) とピークに達する。その後9月 (4.4 g/m²) から12月 (0.0 g/m²) にかけて急速に減少すると推定される。また、シイ・カシ林内でもミミズの生体量は、アカマツ林と同様な季節的変化を示すが、ピークの時期がアカマツ林より1ヶ月早く (6月と7月)、その生体量も約2倍である (12.4 g/m²と14.0 g/m²) と推定された。それに反してスギ・ヒノキ林内では、採取されるミミズの生体量は非常に少なく、2月から7月にかけてわずかに捕獲 (0.0~3.2 g/m²) されたに過ぎなかった。

この調査結果は、ニホンアナグマが好むミミズは1年生であり、その生体量は季節的に大きく変動し、森林の植生によって著しく異なることを示すと考えられた。

(3) 生息環境利用

調査地を植生によって9タイプに分けて、それぞれの面積割合を調べた結果、アカマツ林が43.3%、シイ・カシ林が13.7%、スギ・ヒノキ林が13.6%、竹林が1.0%、草地が0.8%、農耕地が8.9%、居住地为16.4%、住宅造成地为2.0%、溜池・河川が0.4%であった。そのうち、アカマツ林、シイ・カシ林、スギ・ヒノキ林、竹林を含めた森林面積の割合は調査地全体の71.5%であった。

1997年から2000年に行ったテレメトリー調査により推定した2頭の成熟オ

Table 3-1. Frequency of occurrence of food items in feces of Japanese badgers of Yamaguchi City. Frequencies were expressed as percentage of occurrence from feces each season and year-round. Winter could not be collected feces of badgers.

Prey species	Spring	Summer	Autumn	Total
ANIMAL				
Earthworms	94.3	100.0	100.0	97.3
Snails	11.4	4.6		7.5
Centipedes	4.3	10.8		6.8
Beetle larvae	68.6	18.5	27.3	43.2
Beetles	94.2	83.1	81.8	84.9
Wasps	1.4	1.5		1.4
Crickets	1.4			0.7
Others	1.4	1.5		1.4
PLANT				
Berry	31.4	18.5		23.2
Citrus	7.1			2.7
<i>Symplocos lucida</i>			27.3	2.1
<i>Ficus erecta</i>		4.6	18.2	3.4
<i>Myrica rubra</i>		4.6		2.1
<i>Prunus jamasakura</i>		10.8		4.8
Others	18.5			8.9
MAN-MADE	5.7	3.1		4.1
No. of feces	70	65	11	146

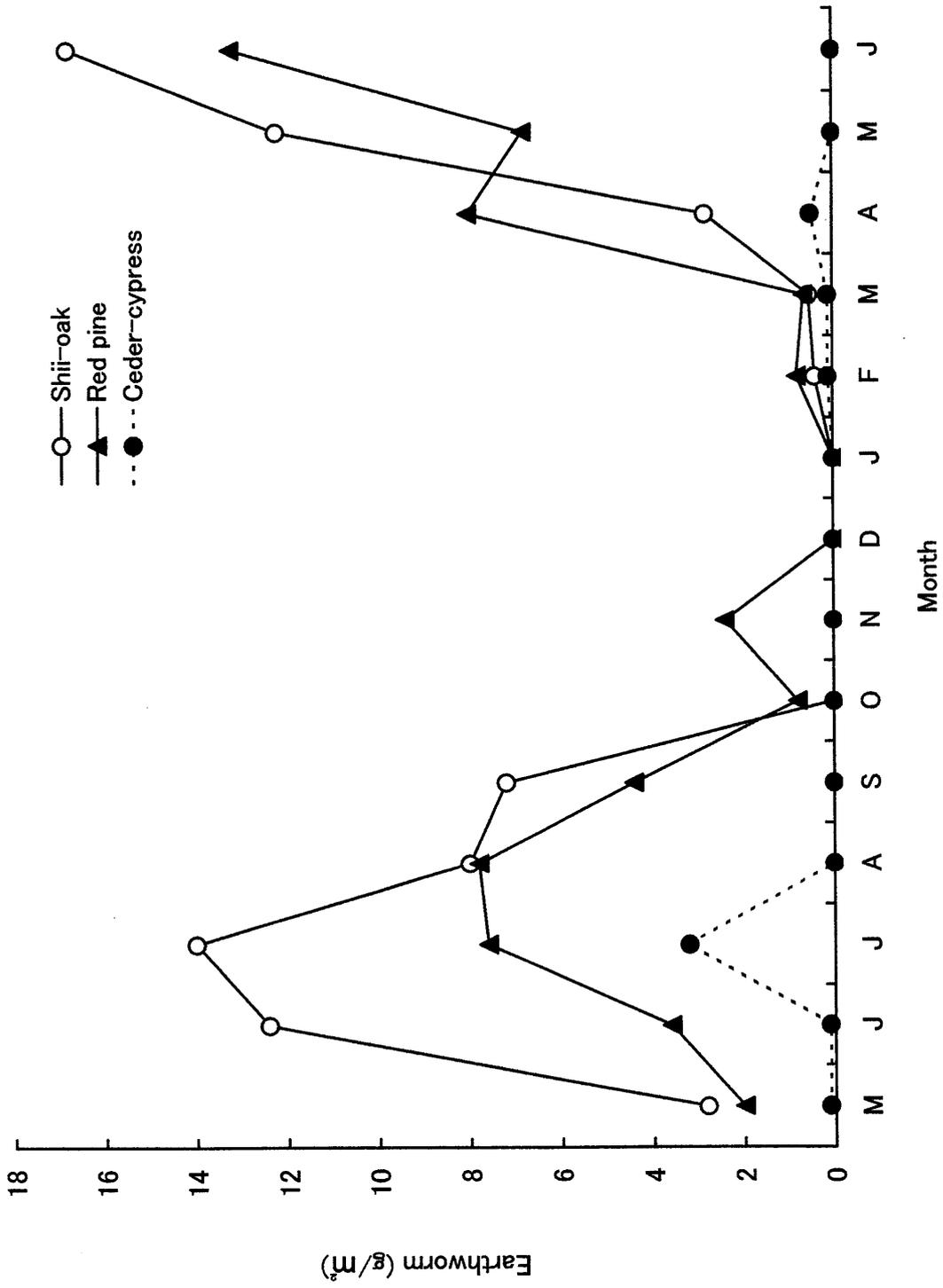
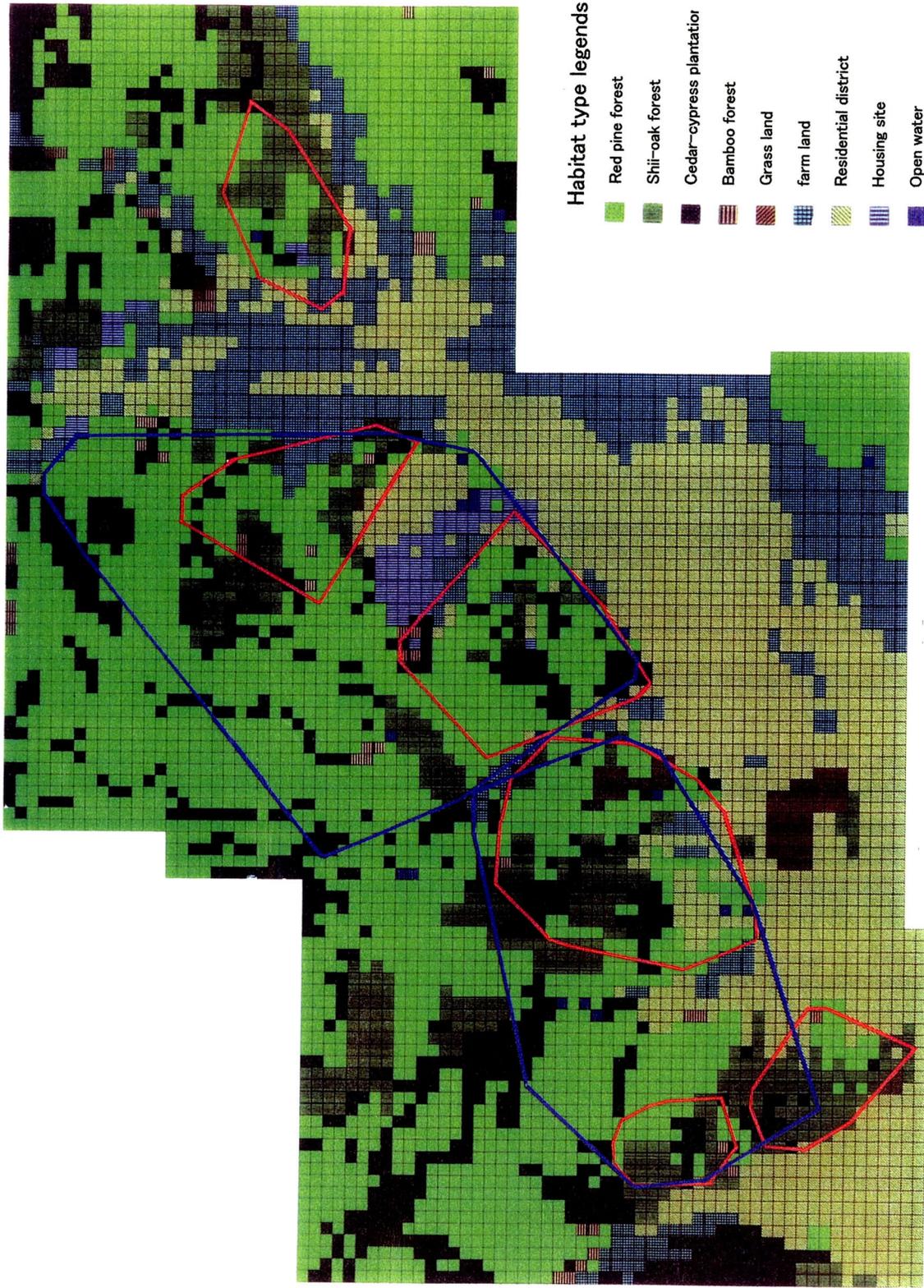


Fig. 3-5. Seasonal changes in biomass of earthworm in three different habitats (red pine forest, shii-oak forest, cedar-cypress plantation) in Yamaguchi City during 1997-1998.

スと 6 頭のメス成獣の行動圏を 50m×50m のセルを基準としたの植生図上に示した (Fig. 3-6)。5 頭のオス成獣 (2 mature および 3 young) と 6 頭のがメス成獣に占める行動圏の植生別の面積と割合を求め、Table 3-2 に示した。成熟オス (AM1, AM2) の行動圏は 80.8% が、アカマツ林、シイ・カシ林、スギ・ヒノキ林、竹林等の森林で、残りが農耕地、居住地、住宅造成地等の人工的な地域であった (Fig. 3-7)。また、メス成獣 (AF1, AF2, AF3, AF4, AF5, AF6) の行動圏は 84.4 ± 7.1 (mean \pm SD) % が、アカマツ林、シイ・カシ林、スギ・ヒノキ林、竹林等の森林であった (Fig. 3-7)。メス成獣の行動圏は成熟オスの行動圏と比較してシイ・カシ林が多い傾向があると推定された (*U*-test, $P < 0.05$)。

2 頭の成熟オス (AM1, AM2) と 6 頭のメス成獣 (AF1, AF2, AF3, AF4, AF5, AF6) の行動圏内に存在する巣穴について、植生別の割合を調べた (Fig. 3-8)。成熟オスは行動圏内に平均 62 個の巣穴を持ち、それらはアカマツ林 ($48.3 \pm 7.5\%$)、シイ・カシ林 ($36.4 \pm 11.4\%$)、スギ・ヒノキ林 ($14.6 \pm 4.7\%$)、竹林 ($0.7 \pm 0.7\%$) に位置していた。また、メス成獣は行動圏内に平均 24 個の巣穴を持ち、それらはアカマツ林 ($54.3 \pm 17.1\%$)、シイ・カシ林 ($36.0 \pm 19.4\%$)、スギ・ヒノキ林 ($8.5 \pm 9.2\%$)、竹林 ($1.2 \pm 0.8\%$) に位置しており、成熟オスとメス成獣の行動圏内で発見された巣穴はすべて森林内に位置しており、メス成獣は、シイ・カシ林内に多くの巣穴を保持している傾向が認められた (*U*-test, $P < 0.03$)。

5 頭のオス成獣 (AM1, AM2, AM3, AM4, AM5) と、6 頭のメス成獣 (AF1, AF2, AF3, AF4, AF5, AF6) のラジオテレメトリー調査により、特定されたポイントの植生別の位置から、休息および巣穴周辺での活動の際に特定されたポイントを除き、生息地内の環境の利用状況を解析した。オスおよびメス成獣の各植生別位置特定ポイント数および、調査地内の植生別面積割合よりもとめたそれぞれの特定期待値を示した (Table 3-3, Table 3-4)。観察値をもとに、オス成獣とメス成獣の植生別の嗜好性を、 χ^2 検定法で検定し表に示した (Table 3-5, Table 3-6)。生息地域内の利用は一樣ではなく、オスとメス成獣はともに個体間で違いが認められた。オス成獣はアカマツ林、シイ・カシ林、スギ・ヒノキ林に嗜好性を示し (χ^2 -test, $P < 0.0001$)、農耕地および居住地は避ける傾向がみられた



Habitat type legends

- Red pine forest
- Shil-oak forest
- Cedar-cypress plantation
- Bamboo forest
- Grass land
- farm land
- Residential district
- Housing site
- Open water

Fig. 3-6. Examples of home range of mature adult males and adult female badgers on each habitat type in Yamaguchi City. The badgers were radio-tracked during 1997-2000. Polygons of blue and red line show the home ranges of mature adult male and adult female badgers respectively. The grid lines denote 50 m squares.

Table 3-2. Distribution of habitat types within the home ranges of the Japanese badgers in Yamaguchi City during 1997-2000.

Badgers	Red pine	Shii-oak	Cedar-cypress	Bamboo	Grass land	Farm land	Residential	Housing site	Open water	Home range
AM1	81.8	39.3	26.4	1.4	4.2	7.4	27.2	0.3	1.3	189.2
	%	20.8	14.0	0.7	2.2	3.9	14.4	0.1	0.7	—
AM2	166.8	32.1	40.8	4.1	0.8	14.1	19.8	14.3	1.6	294.3
	%	56.7	10.9	13.8	0.3	4.8	6.7	4.9	0.5	—
AM3	56.2	23.4	18.0	1.0	4.4	9.3	39.5	0.3	1.0	153.0
	%	36.7	15.3	11.8	0.6	6.1	25.8	0.2	0.6	—
AM4	58.8	10.9	15.5	1.1	2.6	8.6	18.7	12.4	1.4	130.0
	%	45.3	8.4	11.9	0.8	6.6	14.4	9.5	1.1	—
AM5	4.0	12.7	1.6	0.3	—	—	2.6	—	—	21.1
	%	19.0	59.9	7.7	—	—	12.2	—	—	—
AF1	6.1	13.3	1.7	0.3	0.1	—	4.6	—	—	26.0
	%	23.5	51.1	6.4	0.3	—	17.7	—	—	—
AF2	35.6	15.5	10.6	0.2	4.2	3.4	12.7	0.3	0.7	83.1
	%	42.9	18.7	12.7	5.0	4.0	15.2	0.3	0.9	—
AF3	35.8	3.7	13.6	0.5	0.3	3.2	6.2	1.3	0.4	64.9
	%	55.1	5.7	20.9	0.7	4.9	9.6	2.1	0.6	—
AF4	22.1	10.7	3.6	1.2	0.5	4.5	2.9	—	—	45.5
	%	48.5	23.6	7.9	1.1	9.8	6.4	—	—	—
AF5	12.3	11.7	2.1	—	—	1.8	1.1	0.8	0.3	30.1
	%	40.9	38.9	7.0	—	6.0	3.8	2.6	0.8	—
AF6	5.4	7.1	3.3	0.5	—	—	0.4	—	—	16.6
	%	32.4	42.8	20.0	—	—	2.1	—	—	—

AM and AF show adult male and adult female, respectively.

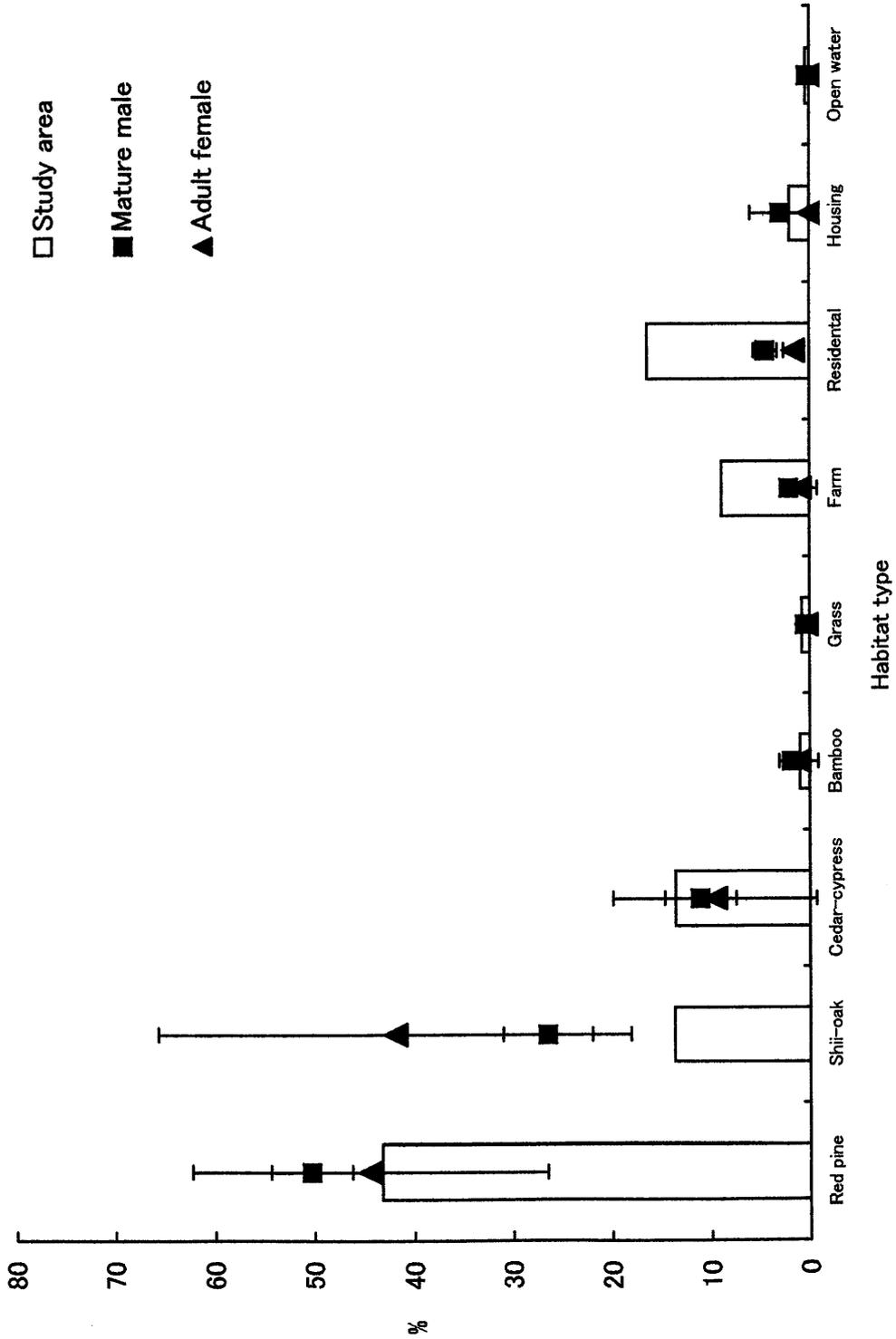


Fig. 3-7. Proportion of each habitat in home ranges of mature adult male and adult female badgers. Available proportions of study area are indicated by histogram. Straight lines show the standard deviations.

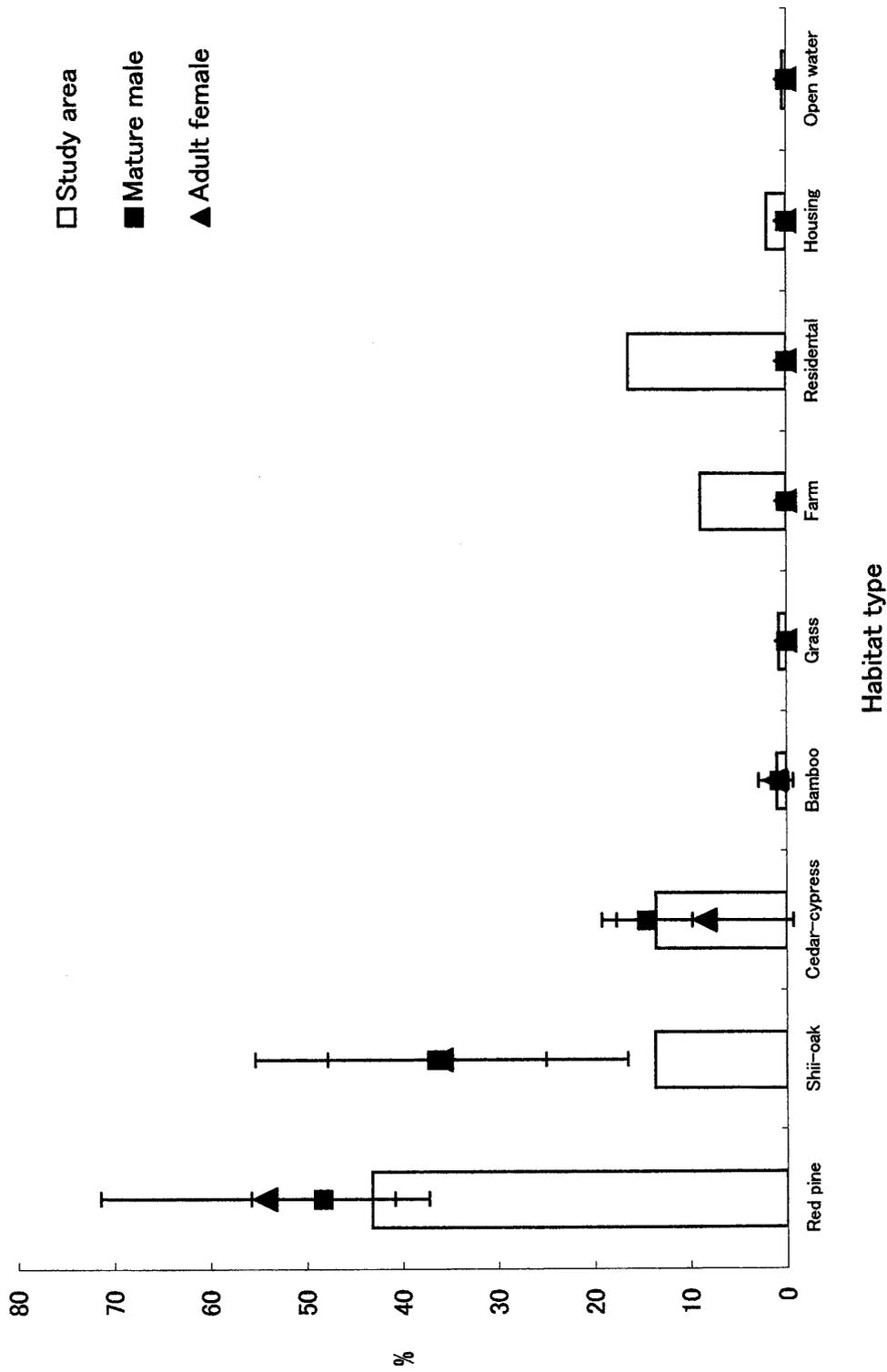


Fig. 3-8. Proportion of each habitat of setts distribution in home ranges of mature adult male and adult female badger home ranges. Available proportions of study area are indicated by histogram. Straight lines show the standard deviations.

Table 3-3. Habitat selection of the adult male Japanese badger in Yamaguchi during 1997-2000. Number of radio-tracking locations, with expected value calculated in each habitat type.

Habitat type	AM1		AM2		AM3		AM4		AM5	
	Observed	Expected								
Red pine	116	92.1	332	311.0	594	413.9	563	400.5	11	50.2
Shii-oak	66	29.2	158	98.6	206	131.3	79	127.0	88	15.9
Cedar-cypress	16	28.9	106	97.6	63	129.9	267	125.7	14	15.8
Bamboo	2	2.0	19	6.9	10	9.2	0	8.9	1	1.1
Grass	2	1.8	0	5.9	23	7.8	0	7.6	0	0.9
Farm	4	18.9	16	63.7	23	84.7	5	82.0	0	10.3
Residential	7	34.9	41	117.9	38	156.9	7	151.8	2	19.0
Hausing site	0	4.3	43	14.3	0	19.1	5	18.5	0	2.3
Open water	0	0.9	4	3.1	0	4.2	0	4.0	0	0.5
Total	213	213.0	719	719.0	957	957.0	926	926.0	116	116.0

Table 3-4. Habitat selection of the adult female Japanese badger in Yamaguchi during 1997-2000. Number of radio-tracking locations, with expected value calculated from each habitat type.

Habitat type	AF1		AF2		AF3		AF4		AF5		AF6	
	Observed	Expected	Observed	Expected	Observed	Expected	Observed	Expected	Observed	Expected	Observed	Expected
Red pine	787	1033.3	499	369.4	607	437.2	143	108.6	87	78.3	8	34.2
Shii-oak	1431	327.7	260	117.1	53	138.7	83	34.4	76	24.8	64	10.8
Cedar-cypress	82	324.4	67	116.0	324	137.3	7	34.1	5	24.6	7	10.7
Bamboo	10	22.8	3	8.2	0	9.7	14	2.4	0	1.7	0	0.8
Grass	0	19.6	14	7.0	0	8.3	0	2.1	0	1.5	0	0.6
Farm	0	211.5	1	75.6	5	89.5	1	22.2	9	16	0	7.0
Residential	79	391.6	10	140.0	20	165.7	3	41.1	4	29.7	0	13.0
Hausing site	0	47.7	0	17.0	2	20.2	0	5.0	0	3.6	0	1.6
Open water	0	10.4	0	3.7	0	4.4	0	1.1	0	0.8	0	0.3
Total	2389	2389.0	854	854.0	1011	1011.0	251	251.0	181	181.0	79	79.0

Table 3-5. Conclusions on Preference and /or Avoidance of the male Japanese badgers in Yamaguchi for the nine habitat types.

Badgers	χ^2 Statistic	d.f.	Probability	Habitat type									
				Red pine	Shii-oak	Cedar-cypress	Bamboo	Grass	Farm	Residential	Hausing site	Open water	
AM1	97.61	8	<0.0001	n.s.	Prefer	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	Avoid	n.s.	n.s.
AM2	208.78	8	<0.0001	n.s.	Prefer	n.s.	Prefer	n.s.	n.s.	Avoid	Avoid	Prefer	n.s.
AM3	343.36	8	<0.0001	Prefer	Prefer	Avoid	n.s.	Prefer	Avoid	Avoid	Avoid	n.s.	n.s.
AM4	483.69	8	<0.0001	Prefer	Avoid	Prefer	n.s.	n.s.	Avoid	Avoid	Avoid	n.s.	n.s.
AM5	386.98	8	<0.0001	Avoid	Prefer	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Combined	1520.42	40	<0.0001	Prefer	Prefer	Prefer	n.s.	n.s.	n.s.	Avoid	Avoid	n.s.	n.s.

Table 3-6. Conclusions on Preference and /or Avoidance of the female Japanese badgers in Yamaguchi for the nine habitat types.

Badgers	χ^2 Statistic	d.f.	Probability	Habitat type									
				Red pine	Shii-oak	Cedar-cypress	Bamboo	Grass	Farm	Residential	Hausing site	Open water	
AF1	4500.35	8	<0.0001	Avoid	Prefer	Avoid	n.s.	n.s.	Avoid	Avoid	Avoid	Avoid	n.s.
AF2	465.88	8	<0.0001	Prefer	Prefer	Avoid	n.s.	n.s.	Avoid	Avoid	Avoid	Avoid	n.s.
AF3	619.46	8	<0.0001	Prefer	Avoid	Prefer	n.s.	n.s.	Prefer	Avoid	Avoid	n.s.	n.s.
AF4	220.93	8	<0.0001	n.s.	Prefer	Avoid	Prefer	n.s.	Avoid	Avoid	Avoid	n.s.	n.s.
AF5	155.19	8	<0.0001	n.s.	Prefer	Avoid	n.s.	n.s.	Avoid	n.s.	Avoid	n.s.	n.s.
AF6	306.71	8	<0.0001	Avoid	Prefer	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Combined	6268.51	48	<0.0001	n.s.	Prefer	n.s.	n.s.	n.s.	Avoid	Avoid	Avoid	Avoid	n.s.

(χ^2 -test, $P<0.0001$)。また、メス成獣は、シイ・カシ林を好み(χ^2 -test, $P<0.0001$)、農耕地・居住地・住宅造成地を避ける傾向がみられた(χ^2 -test, $P<0.0001$)。

(4) メスの行動圏と生息環境

メス成獣の行動圏の面積は、アカマツ林およびシイ・カシ林がしめる割合が高いほど小さい傾向があった($R^2=0.8$, $P<0.02$; Fig. 3-9)。また、メス成獣の行動圏では、アカマツ林とシイ・カシ林が $70.7\pm 7.1\%$ を占めていた。これは、調査地の植生別面積割合より有意に多いと判断された(U -test, $P<0.003$)。同時に、メス成獣の行動圏内のアカマツ林とシイ・カシ林で発見された巣穴の数は全体の $90.3\pm 8.9\%$ に達しており(U -test, $P<0.003$)、ニホンアナグマのメス成獣は、アカマツ林およびシイ・カシ林の両者、あるいはそのいずれかを生息地としての嗜好性を持つ(χ^2 -test, $P<0.0001$; Table 3-6) と判断された。

考察

(1) 行動圏の季節変化

山口市内に生息するのニホンアナグマの行動圏には季節的な変化がみられた。オス・メス成獣ともに冬期には行動圏の著しい縮小がみられた。これは冬期に活動が極端に減少したためであると考えられた。1年間以上追跡できたオス成獣(AM2)は、春から夏にかけてメス成獣の行動圏の約6倍に相当する行動圏を維持していた。交尾のシーズンである春には、オス成獣は複数のメス成獣の行動圏を移動するために、大きな範囲を行動していると推定されるが、夏に春と同様に大きな行動圏を保持しているのは、分散の過程で放浪する2~3歳の若いオス成獣の侵入を防ぐためである可能性も考えられる。また、夏(6月)にもオス成獣の精巣が肥大しているのが確認されており(第1章)、これは1歳メス成獣が新しい行動圏を確立し、交尾が可能になる時期と一致すると推定される。そのため、オス成獣が新しいメスを探して、広い範囲を動き回る可能性も考えられる。秋には春から夏と比べて行動圏が縮小しているが、その時期には既に精巣が縮小しており、行動圏が生殖のための行動圏から、採食のための行動圏

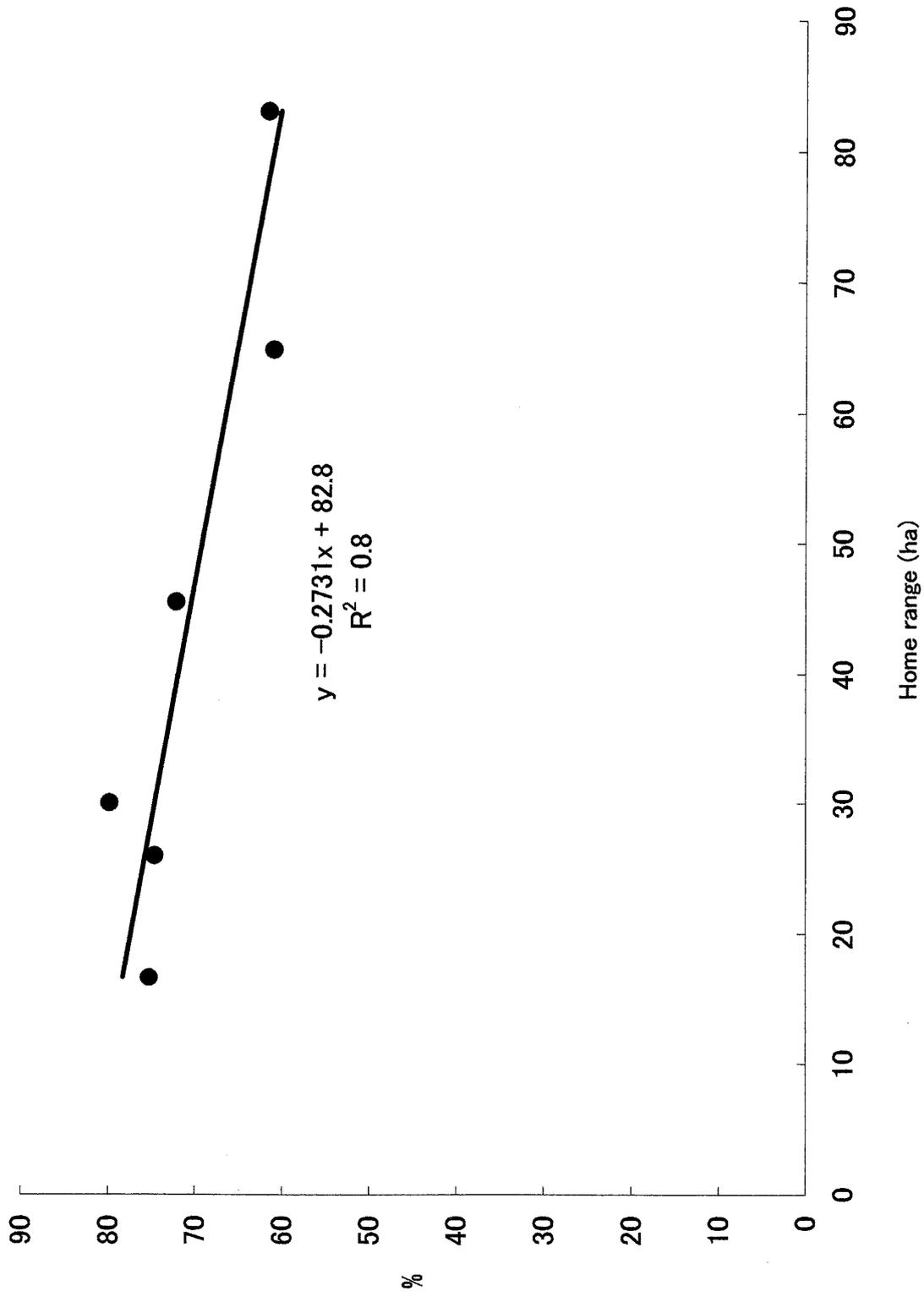


Fig. 3-9. The relationship between home range size of adult female badgers and the proportion of red pine and shii-oak forests contained in their ranges.

に移行したと考えられる。

メス成獣の行動圏は、秋から春と比較して夏にやや大きくなる傾向が見られるが、その差は有意でない。単独性のメス成獣では、行動圏の面積は、主にそこから採取できる、餌の量によって決ると考えられる (Sandell, 1989)。メス成獣が保持する行動圏の平均面積は、春には 27 ha、夏には 40 ha、秋には 23 ha であり、その広さは繁殖、子育て、個体の維持に必要な十分量の食物を確保できる面積であると考えられる。

テレメトリー法による調査では、東京都日の出町に生息するニホンアナグマ個体群のオス成獣の行動圏は 10–200 ha であり、メス成獣の行動圏は 10–50ha であると推定されている (金子, 1996)。また、長野県入笠山に生息するニホンアナグマでは、2頭のメス成獣の夏の行動圏が 115 ha と 264 ha で、1歳から2歳夏までのオス獣の行動圏が、495 ha であるとされている (山本, 1995)。日の出町と入笠山の両地で、オス成獣はメス成獣より大きい行動圏を維持していると考えられる。また、入笠山において、メス成獣が大きな行動圏を保持しているのは、地域的な餌条件の違いなどによるのではないかと推測される。

ユーラシアアナグマにおいても、ノルウェーの北方森林地帯に生息する個体群では行動圏に 203ha–910 ha (Broseth et al., 1997) と大きな幅があり、スペインの地中海地域に生息するユーラシアアナグマでも同様な行動圏の広さに大きな幅がある 35 ha–983 ha と報告 (Rodriguez et al., 1996) されている。イギリスにおいて、標高の低い parkland 地域、森林と農地の混成地域および、牧草地の多い moorland 地域で、ユーラシアアナグマの個体群の巣穴密度、グループ内の個体数、グループ行動圏を比較検討している。それら個体群の行動圏は平均 50–350 ha と生息環境によって大きな幅があり、行動圏が小さいグループほど個体数が多く、巣穴の密度も高いことが明らかにされている (Fore and Montgomery, 1999)。恐らく、ユーラシアアナグマで報告 (reviewed in Woodroffe and Macdonald, 1993) されているように、ニホンアナグマでも行動圏の大きさの違いは、餌条件などの生息環境の地域的な違いによって、生ずるものと推定される。

(2) 食性

フン分析の結果、春・夏・秋の3シーズンを通して、ミミズの出現頻度が非常に高く(97.3%)、次いで甲虫類が84.9%、甲虫類の幼虫が43.2%であった。植物の出現頻度は季節な変動が大きく、春にはノイチゴ、夏にはノイチゴとヤマザクラが、秋にはクロキとイヌビワなど多く発見された。恐らくこれはニホンアナグマの採食植物が季節的に変化することを示すと考えられる。これまでのニホンアナグマの行動の直接的観察や痕跡などから、彼等は主に鼻や前肢を使って、ミミズを採食し、同時に土壌昆虫やムカデ・カタツムリなども採食し、加えて、各季節に得られる植物の液果も採食しているものと推定される。人工的な食物の痕跡もあるが、割合が4.1%と少ないことから、人為環境への依存は少ないと推定される。同時に、ニホンアナグマは様々な食物を採食する *opportunistic feeder* であると考えられる。

長野県入笠山個体群においてもフン分析がなされており、ミミズが最も重要な食物であり、昆虫類、地上性のハタネズミ類、種子・果実類、人為的食物等を採食していると報告(山本, 1989)されている。これらフン分析の結果は、日本各地に生息するニホンアナグマにとって、ミミズは重要な食物の1つであることを示唆している。

多くの国でユーラシアアナグマのフン分析や胃内容の分析により、食性が調べられている。ノルウェー、ポーランドの個体群ではミミズが最も重要な食物とされているが、他にノネズミやカエルなどの脊椎動物を捕食し、昆虫類や植物の採食は少ないとされている(Broseth et al., 1997; Goszczynski et al., 2000)。また、イギリスのスコットランドやイングランド地方の個体群では、ミミズが最も重要な食物であり、植物類も多く採食しているが、昆虫類の割合は両地方とも6%以下であった。また、スコットランドとスペインの例外を除いて、脊椎動物はほとんど捕食されていないとされている(Kruuk and Parish, 1981; Hofer, 1988; Shepherdson, 1990)。他方、スイスの個体群では植物類が最も重要な食物であり、ミミズや昆虫類も多く採食しているが、脊椎動物を捕食する割合は小さいとされている(Lups, 1987; Roper and Lups, 1995)。スペインの地中海沿岸の

Donana の個体群では、ミミズに代わってウサギが最も重要な食物であり、植物類や昆虫類も多く採食するとされている (Martin et al., 1995; Fedriani et al., 1998)。半乾燥地域の Sorbos では植物の果実類が最も重要な食物であり、植物類や昆虫類も多く採食していると報告されている (Rodriguez and Delibes, 1992)。スペインを除く広い地域でユーラシアアナグマの主要な食物はミミズであり、植物類、昆虫類、脊椎動物等が採食または捕食される割合は、地域により著しく変動している。これは、ユーラシアアナグマの食性が、生息地域の環境特性やその季節的变化によって、著しく変化する opportunist feeder (reviewed in Goszczynski et al., 2000) とする考えを支持するものである。

ニホンアナグマが重要な餌とするミミズの生体量は、アカマツ林、シイ・カシ林、スギ・ヒノキ林のいずれの植生においても季節的に大きく変動する。4月から9月にかけてアカマツ林とシイ・カシ林では、ミミズの生体量が比較的安定している (range=2.0 g/m²–16.8 g/m²) が、10月にはその生体量が極端に減少していた。この10月における急激なミミズの減少は、主に渇水によるものと推定され、冬期のミミズの減少は、この地域に生息するミミズが1年生であるためと推定される。また、スギ・ヒノキ林におけるミミズの生体量が極端に少ないのは、スギ・ヒノキ林がミミズの生息に適さない環境であるためと考えられた。ミミズは渇水などの気象的な影響を大きく受けるために、決して安定した食物ではないが、4月のミミズの生体量 (2.0 g/m²) を1 ha 当たりに換算するとその値は20 kg/ha となる。生体量の最も多い7月の値 (14.0 g/m²) をもとに1 ha 当たりの値を求めると140 kg/ha となり、ミミズはニホンアナグマにとって重要な食物であると考えられる。山口市に生息するニホンアナグマ個体群にとっては、春から夏にかけミミズを安定して供給してくれる、アカマツ林やシイ・カシ林は、重要な生息環境であると考えられる。

イギリスに生息するミミズ (*Lumbricus terrestris*) は多年生で、その生体量はブナ林では123 kg/ha、針葉樹植林では175 kg/ha、草地では230 kg/ha、混合林では278 kg/ha、穀物畑では482 kg/ha、落葉樹林では837 kg/ha、牧草地では971 kg/ha と見積もられ、その量は植生により大きく変化することが明らかにされて

いる。落葉樹林と牧草地をミミズが多い worm-rich area と考えられ、グループテリトリー内の落葉樹林と牧草地の面積割合が高いほど、グループテリトリーの面積が小さくなることが示唆されている (Hofer, 1988)。ニホンアナグマを含むユーラシアアナグマにとって重要な食物の 1 つは、ミミズであり、生息地域で採取可能なミミズの生体量によって、食性や社会システムが大きな影響を受けるものと推定される。

(3) 生息環境利用

山口市に生息する 4 歳以上のニホンアナグマの成熟オス (AM1, AM2) は、アカマツ林とシイ・カシ林の割合が多い、安定した行動圏を保持している。他方、メス成獣 (AF1, AF2, AF3, AF4, AF5, AF6) の行動圏内は、シイ・カシ林の割合がさらに大きく、アカマツ林とシイ・カシ林を合わせた面積の割合は、平均 70.7% に達する。成熟オスの行動圏内で発見された巣穴の平均 84.7% が、アカマツ林とシイ・カシ林内にあり、メス成獣の行動圏内の巣穴では、その値の平均は 90.3% であった。この結果は成熟オスがアカマツ林とシイ・カシ林とスギ・ヒノキ林を広く利用しているのに対し、メス成獣はシイ・カシ林を好む傾向があることを示している。しかし、親子である AM4 および AF3 のみがスギ・ヒノキ林を好み、シイ・カシ林を好まないとする結果も得られている。これは AM4 および AF3 の良く利用する巣穴がスギ・ヒノキ林内にあり、移動および採食時により、スギ・ヒノキ林内かその林縁部で発見される機会が多かったためと考えられる。

山口市の調査地では、アカマツ林とシイ・カシ林が占める面積の割合は 56.9% である。ニホンアナグマは、行動圏、巣穴および採食等において、選択的にアカマツ林とシイ・カシ林を利用していると考えられる。

メス成獣の行動圏内は、アカマツ林とシイ・カシ林のしめる割合が高いほど行動圏の面積が小さくなる傾向がある。これは、アナグマがミミズを主要な餌とし、アカマツ林やシイ・カシ林では主要な餌となるミミズの他、その不足を補う土壌棲昆虫類や果実などの供給が比較的安定していることと関係があ

ると推定される。また、これらの食物は、少量ずつのかたまりとなって林内に均一に分布する傾向があると推定される。メス成獣が維持する安定した行動圏は、採食のためのなわばりとも考えられ、それに対してオス成獣の行動圏は、採食と繁殖のために機能する複合なわばりであると考えられることができる。

恐らく、ユーラシアアナグマでは、各地域に生息する亜種で食性や社会システムが変わっても、それらが生息する地域で、主要な餌となる動植物が分布する状況の変化に伴って、その行動圏の広さが規定されるものと推定される。

第4章 冬眠における体温変化

はじめに

自然環境下で哺乳類の繁殖や冬眠は、ほぼ1年のサイクルで起こり（坪田, 1998）、冬眠の生理学的研究により、その発現に年周時計が重要な役割を果たしているとしている（近藤, 2000）。それぞれの種は、形態・生理・行動等を通して、その種に特異的な季節的な変化を示すと考えられている。

ニホンアナグマの体重が、夏から秋にかけて増加する季節的な体重変化については、東京都日の出町個体群での報告がある（Kaneko et al., 1996; 金子, 2001）。また、他地域に生息するユーラシアアナグマについても、同様な体重の季節的変動が報告されている（Maurel and Boissin, 1983; Cresswell et al., 1992; Page et al., 1994; Neal and Cheeseman, 1996）。この体重の増加は、体脂肪の増加と連動していると推定されている（Page et al., 1994）。

これまでニホンアナグマについては、季節的な日周活動パターンの変化に関する報告はない。イギリスに生息するユーラシアアナグマでは、4月から10月にかけて、活動は日の入り時刻にされ、日の出の前後に終了するが、その行動パターンには、季節的な変動があることが報告されている（Maurel and Boissin, 1983）。

冬眠（hibernation）に入る哺乳類として、コウモリやヤマネなどがよく知られているが、ニホンアナグマも短いながら冬ごもりすると考えられている（金子, 1996）。しかし、ニホンアナグマの冬眠が、どのような生理・生態的な状況のもとで起こるのかは、まったく調べられていない。一般的に哺乳類は恒温性動物であるが、冬眠時には体温を下げ、活動ができない状況で越冬すると考えられている。クマ類などは冬眠中は摂食をしないため、秋に蓄えた体脂肪を利用し、基礎的代謝量を極端に抑えて、冬期をのりきるとされている。そのために秋期には過食によって、体脂肪を大量に蓄積している（Nelson, 1980）。このような冬眠に伴う体温の低下は、ユーラシアアナグマやアメリカアナグマでも報告がある（Harlow, 1981; Fowler and Racey, 1988）。

本章では、ニホンアナグマの体重の季節的変動から、体脂肪の蓄積状況を推定し、出巢時刻と帰巢時刻を調べることにより、活動状況を推定し、ニホンアナグマの冬眠と体温の変動との関係を解析した。

方法

発信機を装着したオス・メス成獣について（第2章方法参照）、出巢と帰巢の時刻、巣穴周辺での活動や繁殖の状況を調べた。暗視機能つきビデオカメラシステムを巣穴の周辺に設置し、アナグマの行動を24時間連続記録した。また、受信電波の強弱により出巢と帰巢を確認した。各個体についてポータブルレコーダ（東亜工業社）を使用し、出巢時刻・帰巢時刻を特定した。

出巢・帰巢時刻の季節変動は、山口市における日の出・日の入り時刻（日本気象協会福岡本部）を基準として、出巢と日の入りおよび帰巢と日の出の時間差により解析を試みた。巣外での活動時間は、出巢と入巢が確認できた個体のデータのみを使用し、季節的な活動時間の変化を解析した。

活動パターンは、発信機を装着した全個体について1時間ごとのロケーションを行い、その際の行動を活動・休息に分類し、各月の時間ごとに1日の活動時間の割合を求めた。また、それぞれのオス・メス成獣について、各季節の活動の割合も求めた。

冬眠期間の特定は、冬眠の開始日を終日巣穴から出なくなった日とし、その終了を毎日巣から外に出るようになった日として求めた。越冬巣穴は冬眠期間に利用した巣穴とした。

巣内の温度変化を計測するため、温度計測ロガー（Tidbit Onset Comp. Corp. MA., USA）を設置した。計測は1時間ごとに行い、日内平均温度、季節ごとの平均温度、年間の平均温度を求めた。また、1時間ごとの気温（山口測候所計測）、季節ごとの平均気温、年間の平均気温との比較を行った。

秋期に捕獲したオス幼獣の腹腔内に温度計測ロガー（Tidbit Onset Comp. Corp. MA., USA）を埋め込み、体温の計測を行った。計測は30分間隔で行った。各部計測の後、手術は病院内で獣医師が行い、手術後入院させ、傷の完治を確

認した後に、捕獲地点より一番近い巣穴に放獣した。計測ロガーの回収は手術個体を再捕獲し、各部計測の後、手術によって取り出した。再び、傷の完治を確認した後に、捕獲地点より一番近い巣穴附近に放獣した。データは計測ロガーをコンピューターに接続して、温度計測データをコンピューターに転送し、後に解析した。

最高体温・最低体温は全計測データから求めた。日ごとの体温の平均値を全計測データより求め、日内平均体温とし、日内の最高体温と最低体温も求めた。月ごとの日内平均体温の平均を月別平均体温とし解析した。各月の日周的な体温変化は、月ごとに30分ごとの体温の平均値により求めた。行動と体温の関係については、出巢時刻を特定できた日時の体温変化をもとに解析した。

結果

(1) 体重の季節変化

体重の季節的変動はオス・メス個体とも認められた (Fig. 4-1)。体重は5月～6月に最低となり、11月に最大となった。オス成獣 (AM1) の体重の最低値は5.8 kg (6月) で、最大値は11.0 kg (11月) であり、最低値と最高値の比は約1.9倍であった。また、メス成獣 (AF3) の体重の最低値は5.1 kg (5月) で、最高値は6.9 kg (9月) であり、その比はと1.3倍であった。1歳オス獣 (YM2) の体重は5月の最低値 (4.4 kg) と比較して、11月の最高値 (8.6 kg) は2.0倍であった。当歳のオス幼獣 (JM2) の体重は11月には5.3 kg となり、当歳のメス幼獣 (JF1) の体重は10月には5.5 kg であった。

(2) 日周活動パターン

1997年から2000年までの調査で確認できた5個体のオス (AM1, AM2, AM3, AM4, AM5) と6個体のメス (AF1, AF2, AF3, AF4, AF5, YF1) について、出巢と帰巢時刻および日の入りと日の出の時刻を Fig. 4-2 に示した。年間を通して確認された出巢時刻はのべ462個体であり、帰巢時刻はのべ308個体であった。

月別の出巢時刻と日の入り時刻の時間差との平均値 ($\text{min} \pm \text{SD}$) と、帰巢時

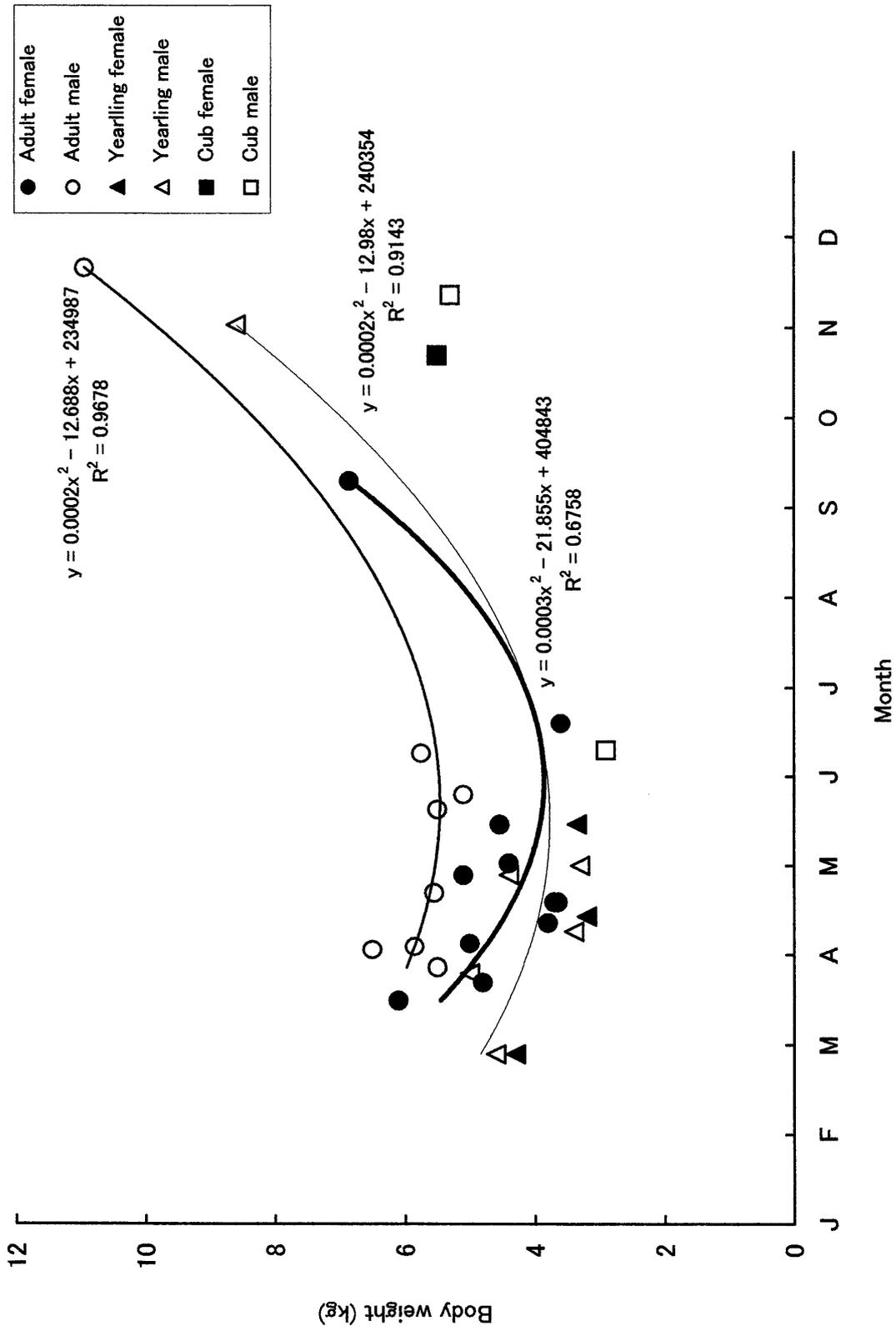


Fig. 4-1. Seasonal changes of the body weight in the Japanese badger in Yamaguchi City during 1996-2001.

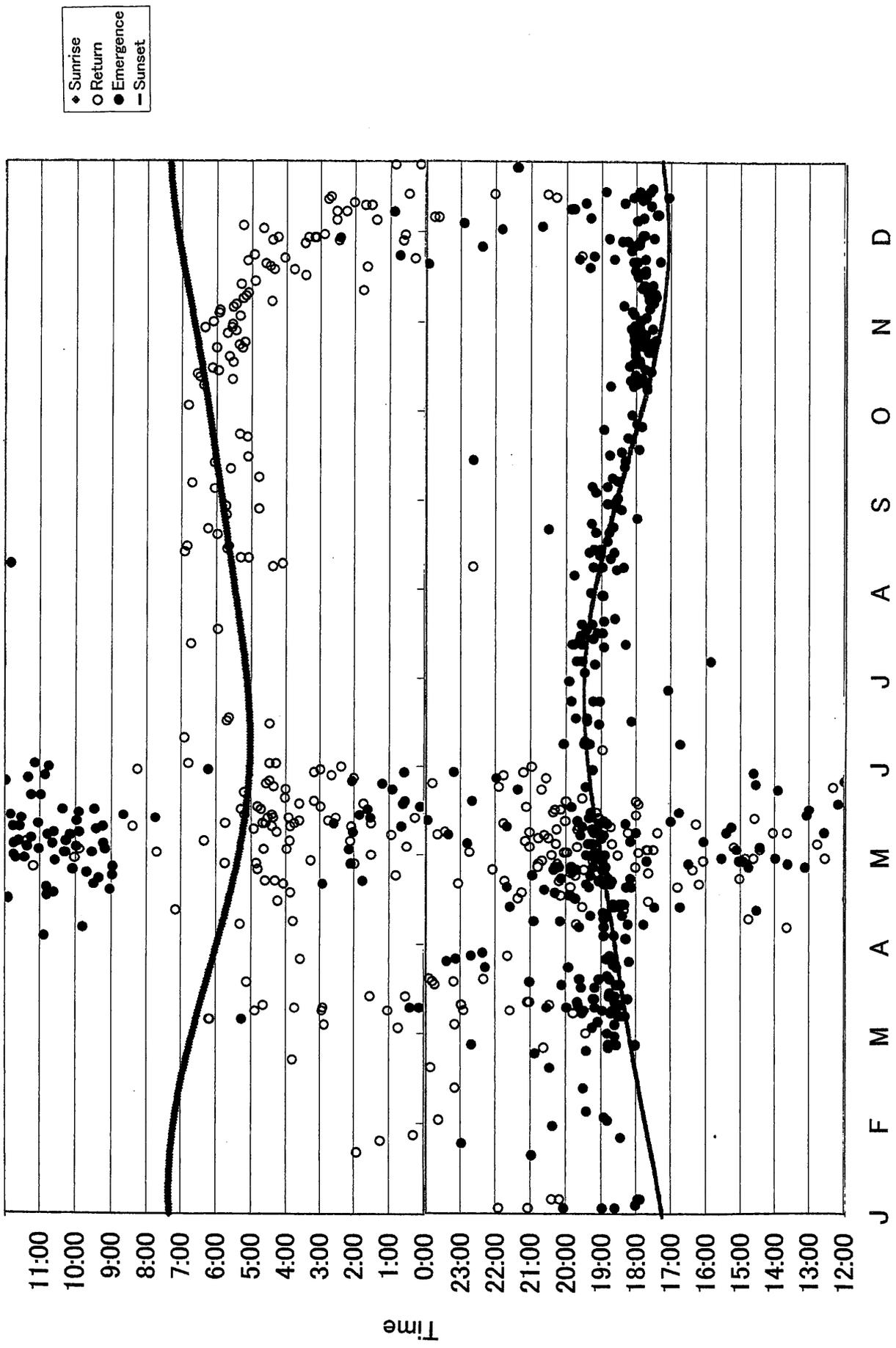


Fig. 4-2. Time of emergence from, and final return to, the sets by radio-tracked badgers in Yamaguchi City during 1997-2001. Data for 15 badgers are pooled and shown.

刻と日の出時刻との時間差の平均値 (min±SD) は Table 4-1 に示した。出巢と日の入り時刻の時間差の平均値 (min±SD) と帰巢と日の出時刻との時間差の平均値 (min±SD) は季節と月によって有意に変化していた (ANOVA, $P<0.001$)。3月には日の入時刻から 58 ± 7 min 後に出巢し、日の出時刻より 372 ± 178 min 前に帰巢した。4月から6月にかけて大きく変化し、昼間に出巢・帰巢する個体も観察され、また、7月から10月にかけては、出巢・帰巢時刻は比較的安定し、日の入前後に出巢し (range= -26 ± 91 min– 26 ± 61 min)、日の出前後に帰巢する個体が多く観察された (range= -39 ± 129 min– 64 ± 25 min)。11月には出巢時刻 (61 ± 85 min) が遅く、帰巢時刻 (-141 ± 127 min) がはやくなった。また、12月には出巢時刻 (110 ± 122 min) がさらに遅くなり、逆に、帰巢時刻 (-325 ± 132 min) がさらにはやくなり、12月には1日中巣穴から出入りしない個体もあった。冬眠期の1月から2月にかけてはほとんどの個体が一日中巣穴から出入りしなかった。

出巢から帰巢までを巣外での活動時間 (h:min) とみなし、冬期を除く季節別の巣外での活動時間の平均を Table 4-2 に示した。巣外での活動時間が確認できたのは、のべ146個体であった。春期に確認できたのはのべ88個体で、その活動時間の平均は $6:31\pm 3:28$ (mean±SD) であり、夏期と秋期に、巣外での活動時間確認できたのはのべ15個体とのべ45個体で、巣外での活動時間の平均は $11:09\pm 1:14$ と $10:47\pm 2:13$ であった。夏期と秋期には、ニホンアナグマの巣外での活動時間は、春より有意に長いことが明らかになった (U -test, $P<0.01$)。

月別の日周活動パターンを季節別に分け、Fig. 4-3 に示した。また、オス個体とメス個体の季節的な変化を Fig. 4-4 に示した。ニホンアナグマは、基本的に夜行性であり、その日周活動パターンは季節的に変化することが明らかになった (ANOVA, $P<0.001$)。すなわち、3月より活動量は増え始め、4月から5月にかけては、19:00~23:00の時間帯に最も活動性が高く、昼間にも活動する個体が見られた。6月から8月にかけては、活動時間帯が遅くなり、20:00~3:00の時間帯に多くの個体 (90%以上) が高い活動性を示し、昼間にも活動する個体があった。9月から10月にかけては、活動時間帯が広がる傾向が見られ、19:00

Table 4-1. Daily emergence from and return to the setts in relation to sunset and sunrise for Japanese badgers in Yamaguchi City. Positive and negative values indicate times (min) following and preceding sunset or sunrise, respectively.

Month	Emergence from sett			Return to the sett		
	mean	SD	n	mean	SD	n
Mar	58	76	63	-372	178	31
Apr	-82	241	60	-205	438	29
May	-170	317	111	-227	359	114
Jun	-54	269	23	-142	238	19
Jul	-21	56	22	64	25	2
Aug	-26	91	23	-39	129	11
Sep	26	61	17	-27	36	10
Oct	22	17	30	-29	36	22
Nov	61	85	46	-141	127	29
Dec	110	122	44	-325	132	29
Jan	120	89	10	-511	130	7
Feb	87	71	13	-423	135	5

Table 4-2. Seasonal change of mean time spent out of sett, Japanese badgers emerged from setts and returned to setts in Yamaguchi City during 1997-2000.

Season	Monitored days (n)	Emergence to return length (h:min)	
		Mean	SD
Spring	88	6:31	3:28
Summer	15	11:09	1:14
Autumn	43	10:47	2:13

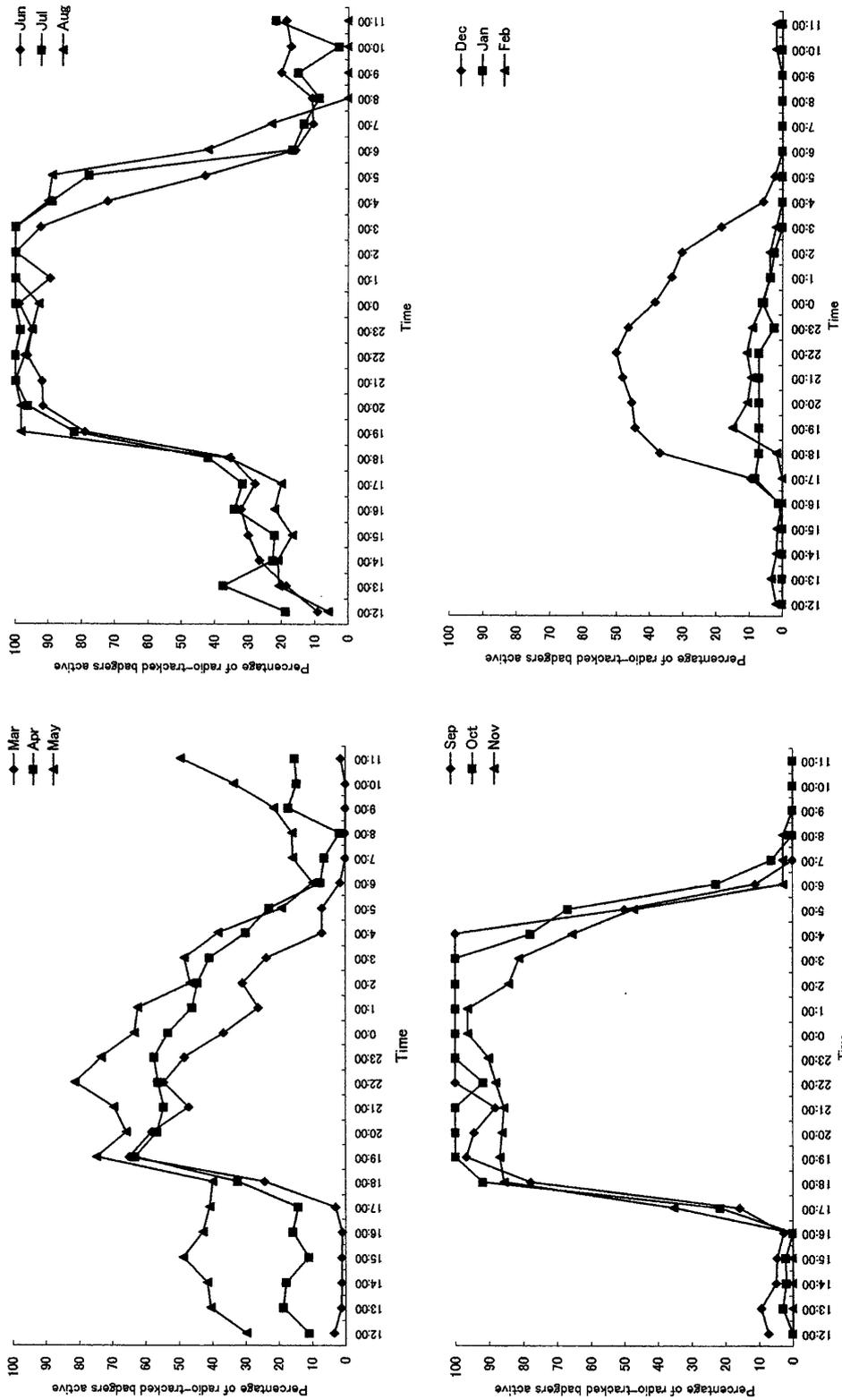


Fig. 4-3. Daily activity pattern of the Japanese badger radio-tracked in Yamaguchi City in each monthly division during 1997-2001. Data for 15 badgers are pooled and shown in one-hour period.

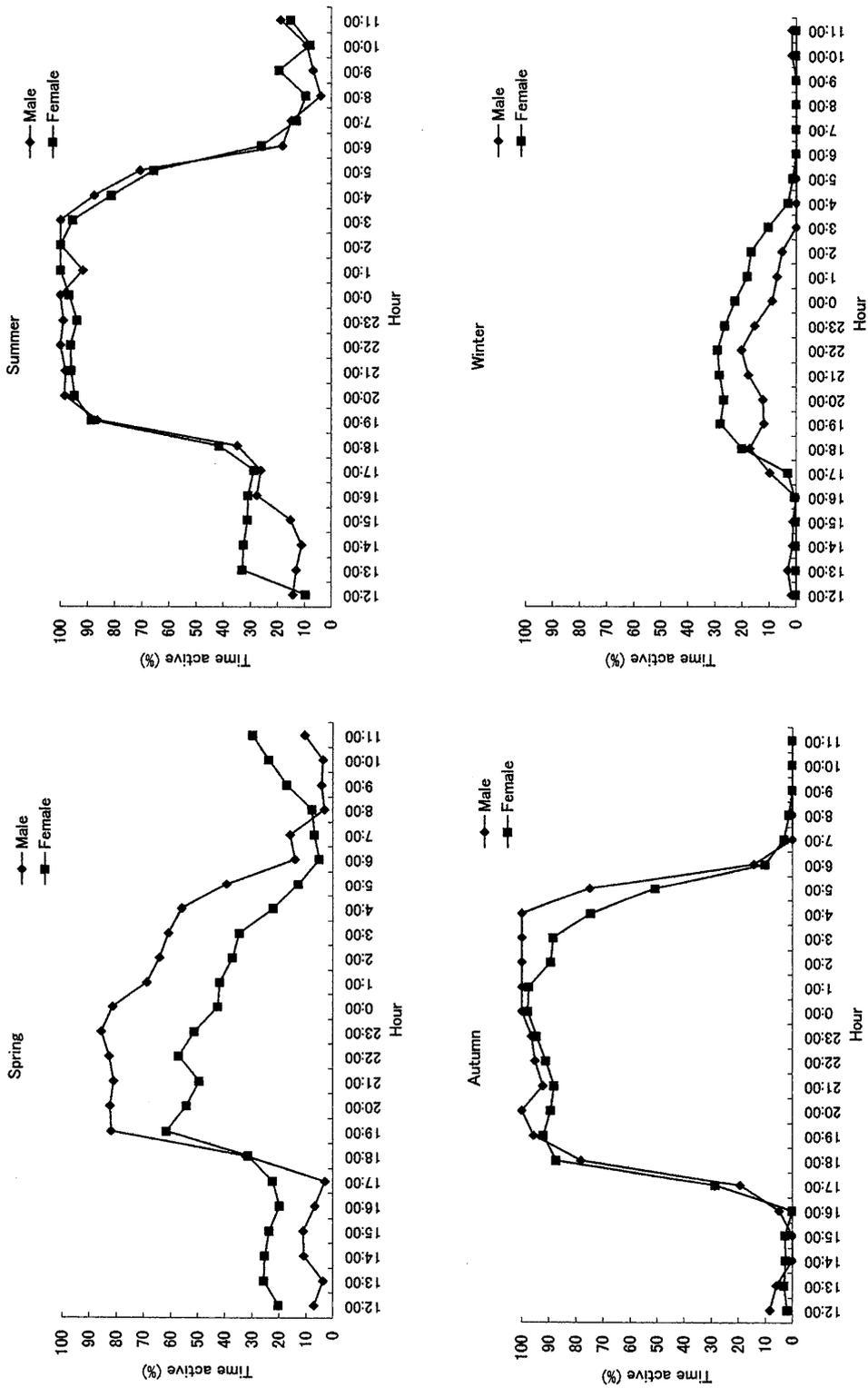


Fig. 4-4. Daily activity pattern of male and female badgers radio-tracked in Yamaguchi City in each seasonal division during 1997-2001. Data for seven male and eight female badgers are pooled and shown in one-hour period.

～3:00の時間帯に88.5%以上の個体が活動を示したが、冬眠期前の11月から12月にかけて活動性は減少し、活動ピーク時に活動を示す個体が50%以下になった。冬眠期の1月から2月には、活動を示す個体が10.7%以下となり、巢外での活動は大幅に減少した。

(3) 越冬巣穴

1月から2月には、オス成獣は単独で、メス成獣は単独か、または0歳から1歳獣の仔と同一の巣穴で冬眠に入った。冬眠の開始日を終日巣穴から出なくなった日とし、その終了を毎日巣から外に出るようになった日として求め、冬眠期間と巣穴をTable 4-3に示した。また、冬眠の際に、毎年同一の越冬巣穴を使うことはなかった。冬眠に入って後途中で巣穴を移動する個体も見られた

(Table 4-3)。早い個体は12月4日から、遅い個体は1月4日から冬眠に入った。冬眠期間の平均の長さは 60.1 ± 10.6 日 (day \pm SD) で、最長が80日、最短が42日であった。

出入口から3mの地点での巣穴内の温度変化を測定し、得られた温度と気温変化をFig. 4-5に示した。また、メス成獣(AF2)とメス幼獣(YF3)が冬眠した地下の排水施設の土管内は、入り口から2m地点での温度と気温の変化を測定し、Fig. 4-6に示した。巣穴内では日内平均温度の最高値は 17.7°C (9月)で、温度の最低値は 3.7°C (1月)で、年間の平均温度は $11.2 \pm 4.2^{\circ}\text{C}$ (mean \pm SD)であった (Table 4-4)。また、土管内では日内平均温度の最高値は 25.0°C (8月)で、平均温度の最低値は 7.2°C (1月)であり、年間を通じての平均温度は $16.1 \pm 5.5^{\circ}\text{C}$ (mean \pm SD)であった (Table 4-4)。

(4) 体温

1999年11月に1999年生まれのオス幼獣(JM2)の腹腔内に自動記録用の体温計測器を埋め込んだ。30分間隔で自動計測を続けた後に、2000年4月に計測器を回収した。体温計測器で測定した体温と、その期間の気温と日照時間をFig. 4-7に示した。体温記録計を埋め込んだ際に5.3kgであった体重は、回収時

Table 4-3. Winter denning setts and hibernation period of Japanese badgers in Yamaguchi City during 1997-2000.

Badger	1997	1998	1999	2000
AF1	Sett number s5, s10	s5	—	—
	Hibernation period (bout)	27 Dec. - 5 Mar. (69)	—	—
AF2	Sett number	ms1	—	ms15
	Hibernation period (bout)	4 Jan. - 14 Feb. (42)	—	25 Dec. - 19 Feb. (57)
AF3	Sett number	ks5	ks5, ks6	ks8
	Hibernation period (bout)	29 Dec. - 25 Feb. (59)	4 Dec. - 21 Feb. (80)	—
AM2	Sett number	rs14	—	—
	Hibernation period (bout)	12 Dec. - 14 Feb. (65)	—	—
AM3	Sett number	ms1	—	—
	Hibernation period (bout)	4 Jan. - 14 Feb. (42)	—	—
AM4	Sett number	ks5	—	—
	Hibernation period (bout)	29 Dec. - 25 Feb. (59)	—	—
JM1	Sett number	—	ks5, ks6	—
	Hibernation period (bout)	—	4 Dec. - 21 Feb. (80)	—
JF1	Sett number	—	—	ms15
	Hibernation period (bout)	—	—	25 Dec. - 19 Feb. (57)

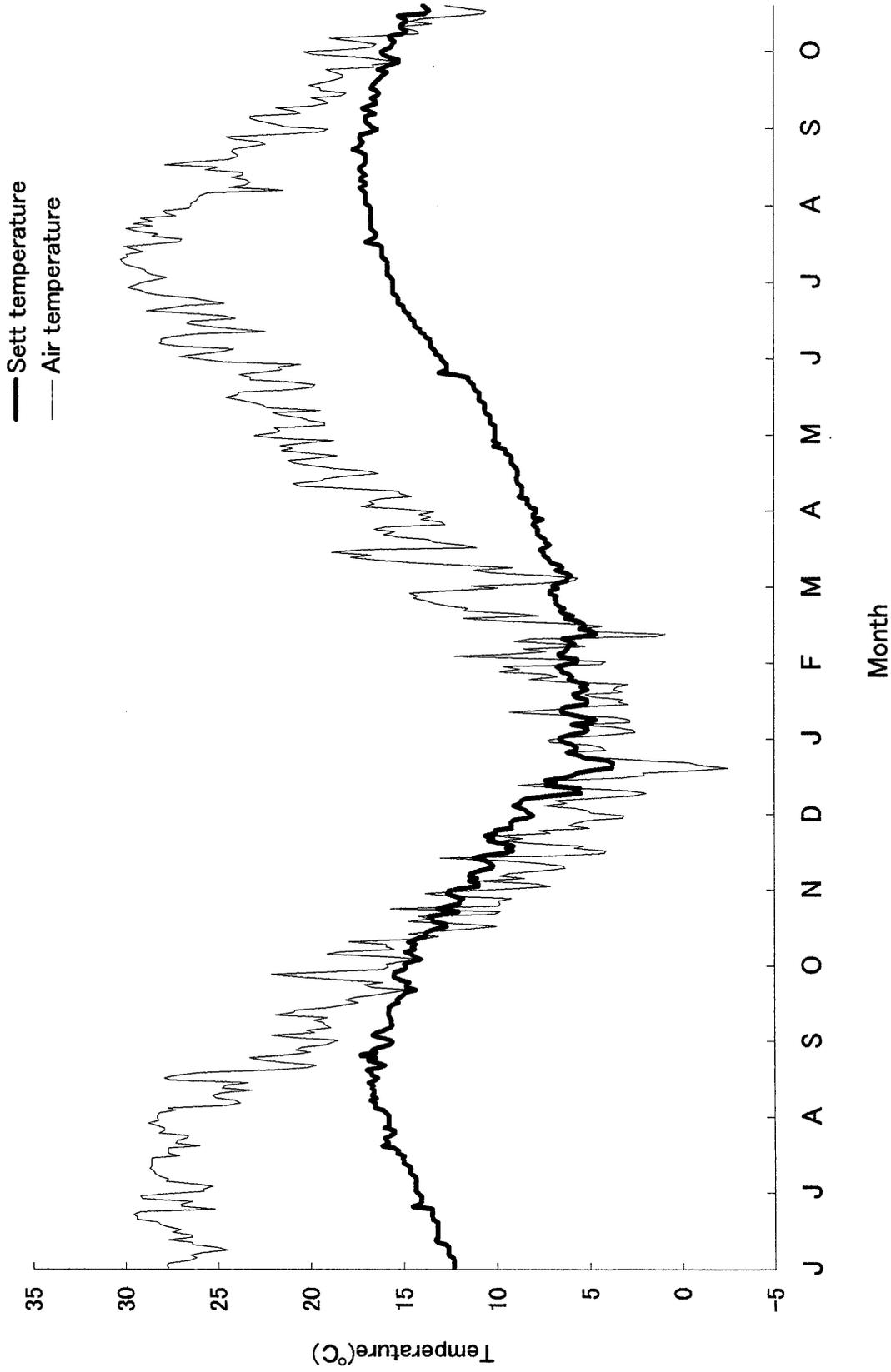


Fig. 4-5. Sett temperature and air temperature recorded from 2000-2001. Sett temperature measured 3.0 m within.

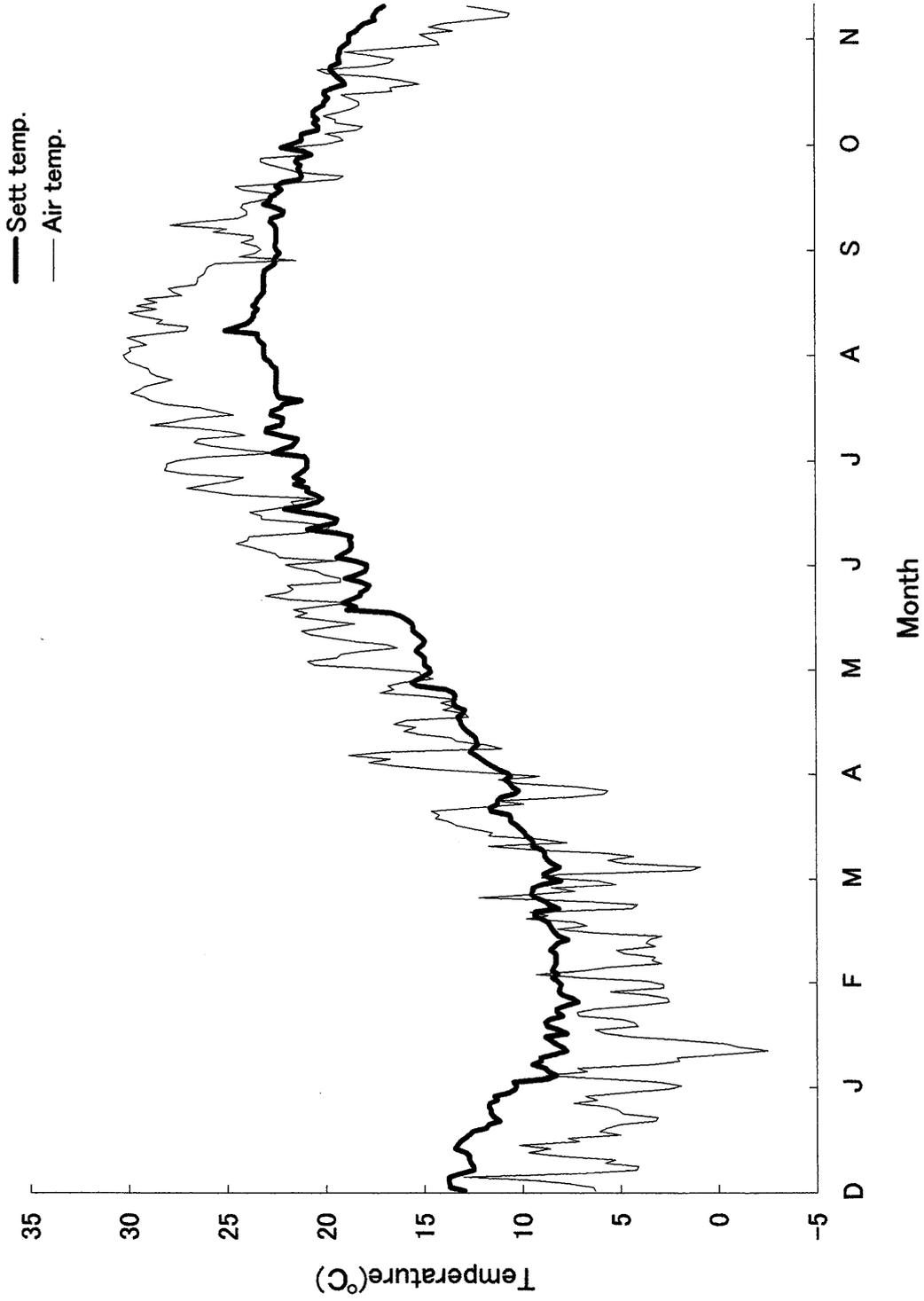


Fig. 4-6. Underground tile temperature and air temperature from 2000-2001. Underground tile temperature measured 1.5 m within.

Table 4-4. Sett temperature (°C, mean and range), air temperature (°C, mean and range) of Japanese badger in Yamaguchi City during 2000-2001.

Sett number	Year round	Hibernation season			Breeding season			Active season		
		Winter	Spring	Summer	Autumn	Winter	Spring	Summer	Autumn	
ss3	mean±SD	11.2±4.2	7.2±2.1	7.6±1.4	14.4±2.2	15.6±1.6				
	range	3.7 to 17.7	3.7 to 11.4	4.6 to 10.3	10.3 to 17.3	11.0 to 17.3				
ms15	mean±SD	16.1±5.5	9.9±2.0	12.8±3.0	21.7±1.7	—				
	range	7.2 to 25.0	7.2 to 13.8	8.0 to 19.1	17.9 to 25.0	—				
Air	mean±SD	15.9±8.4	5.6±2.8	14.1±5.2	26.0±3.0	18.1±5.0				
	range	-2.5 to 30.2	-2.5 to 13.0	0.9 to 23.0	19.4 to 30.2	7.1 to 27.9				

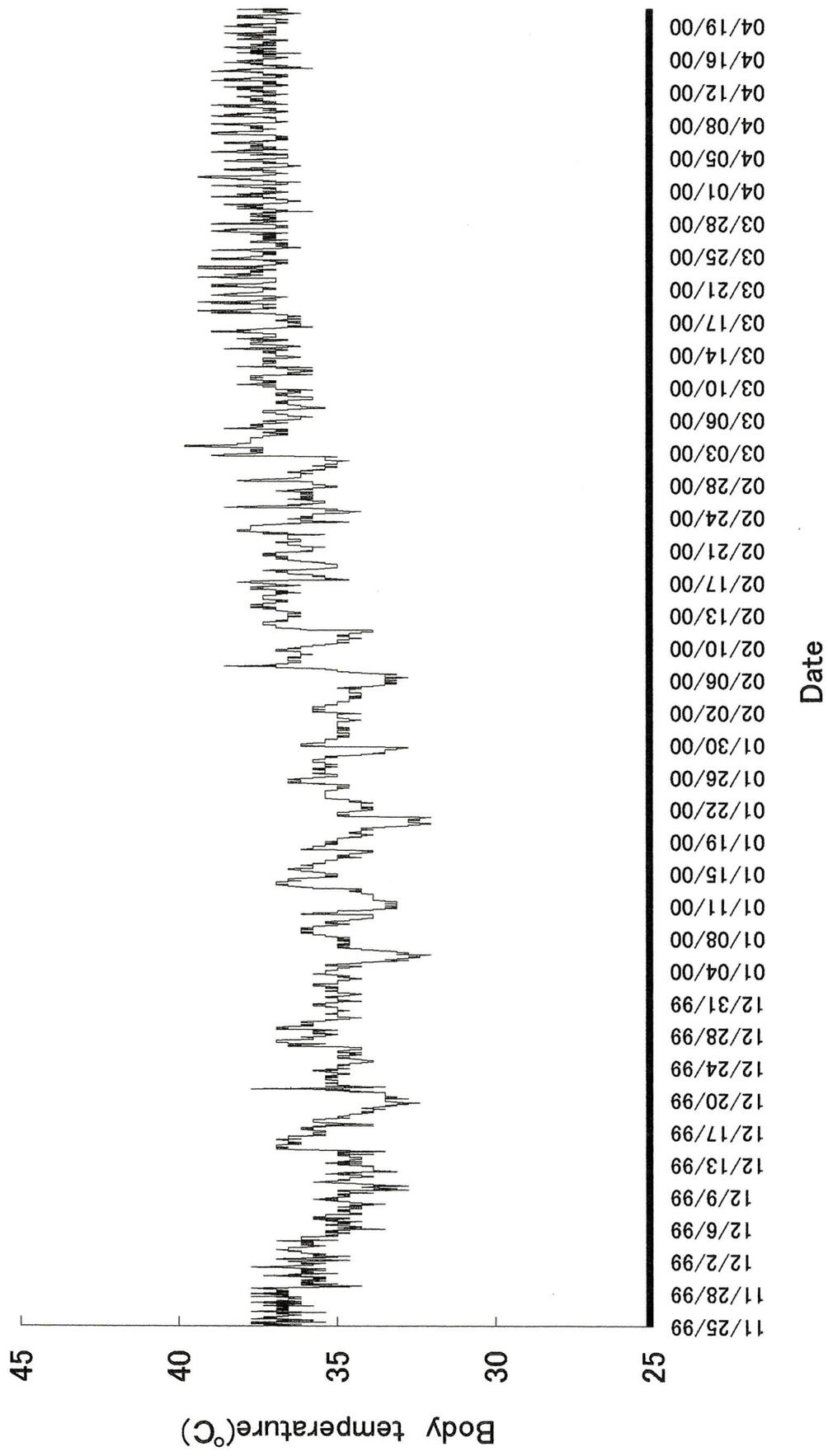


Fig. 4-7. Body temperature of the male Japanese badger (JM2) recorded at 30 minutes interval during 1999-2000.

には3.6kgに減少し、その期間の体重の減少率は32.1%であった。記録された体温の最低値は32.0°C（1月21日）で、最高値は39.8°C（3月3日）であり、その体温差は7.8°Cであった（Table 4-5）。体温を計測したオス個体は、12月4日に母親（AF3）と同一の巣穴で冬眠に入り、12月17日巣穴を移動するまで巣外での活動はほとんど示さなかった。また、2000年2月22日に再び巣穴を移動するまで、同一の巣穴に留まり、その間の巣外での活動性は極端に低下していた（Table 4-3）。月別の体温の平均値は冬眠期の1月に最も低く（34.8°C）、2月から3月に上昇した（37.1°C）。また、4月の体温は37.4°Cであった。体温が最も高かった4月と最低であった1月の違いは、2.6°Cであった（*t*-test, $P < 0.001$, Table 4-6, Fig. 4-8）。日内体温の最高値と最低値の平均差は、冬眠期の1月から2月に大きく（4.1°Cと4.3°C）なり、その後3月から4月にかけて、小さくなった（Fig. 4-9）。

各月の日周期的な体温の変化はFig. 4-10に示した。12月～2月には日周期的な体温の変化はほとんどみられなかったが、個体が冬眠から覚醒する3月には、19:00～0:00までに1°Cから1.5°Cの体温の上昇があった（*t*-test, $P < 0.001$ ）。また、活動期の4月にも19:00から3:00までの時間帯に1.5°C以上の体温の上昇がみられた。

3月以降に出巣する時刻が確認された3日間について、出巣時刻と体温変化の関係をFig. 4-11に示した。体温は出巣後、100分～140分の間に、1.5°Cから2.3°C上昇していた（Fig. 4-12）。この結果は、巣外での活動が体温の上昇と密接な関係にあることを示している。

考察

（1）体重の季節変動

ニホンアナグマの体重の季節的な変動は、東京都日の出町個体群についての報告がある（Kaneko et al., 1996; 金子, 2001）。山口市の個体群でも日の出町個体群と同様に5月～7月に体重が最低となり、越冬前の11月に最大となった。イギリスに生息するユーラシアアナグマでも同様な体重の季節的な変動があり、

Table 4-5. The body weight loss and daily body temperature difference of Japanese badger in Yamaguchi City

Badger	Body weight		Daily body temperature			
	Loss (%)	24 Nov. (kg)	21.Apr. (kg)	Maximum (3-Mar.)	Minimum (21-Jan.)	Difference
JM2	32.1	5.3	3.6	39.8	32.0	7.8

Table 4-6. Mean monthly body temperature difference of Japanese badger.

Badger	Mean monthly body temperature \pm SD		
	Maximum (April)	Minimum (January)	Difference
JM2	37.43 \pm 0.63	34.78 \pm 0.98	2.65

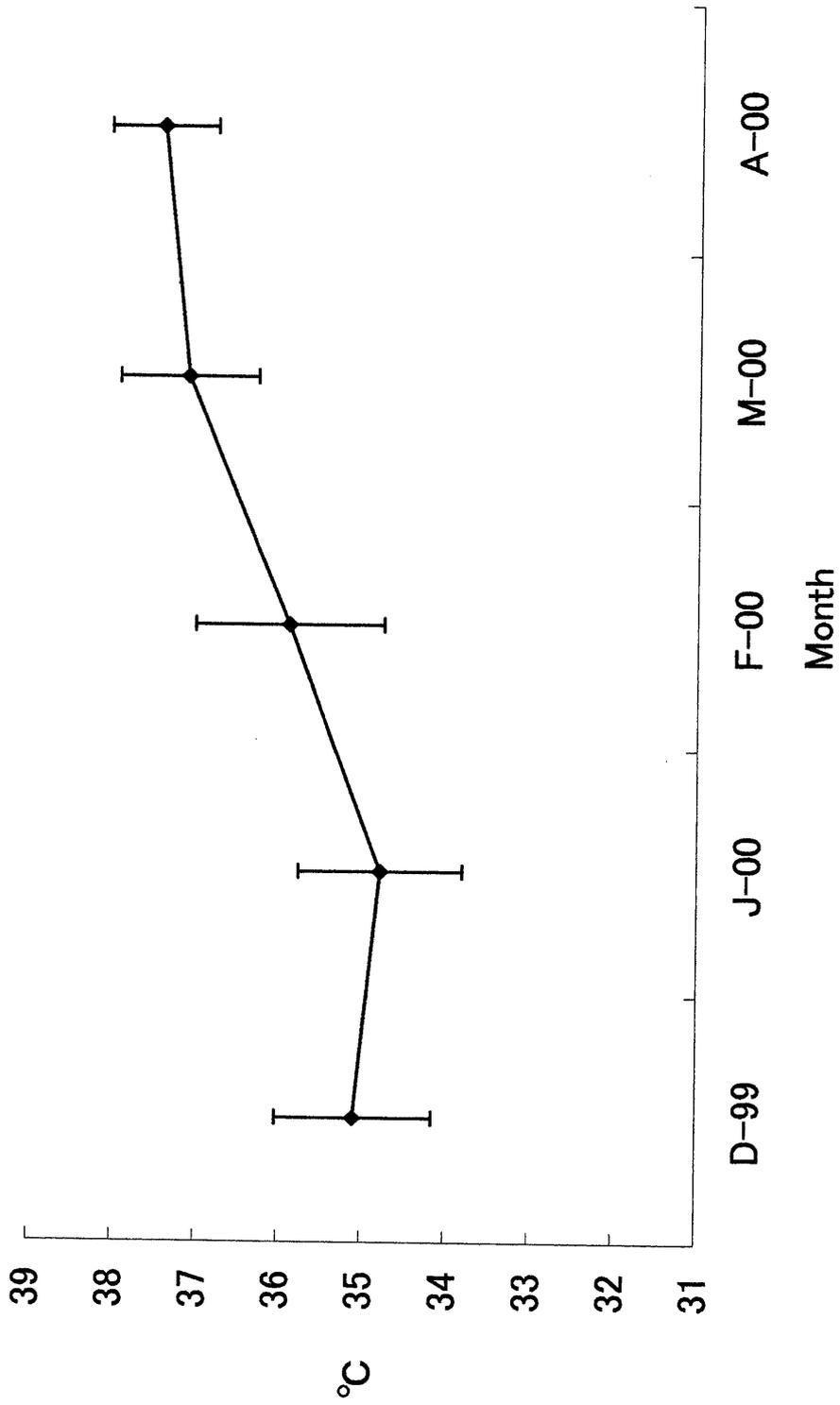


Fig. 4-8. Mean monthly body temperature of the male Japanese badger (JM2) during 1999-2000. Straight lines show the standard deviations.

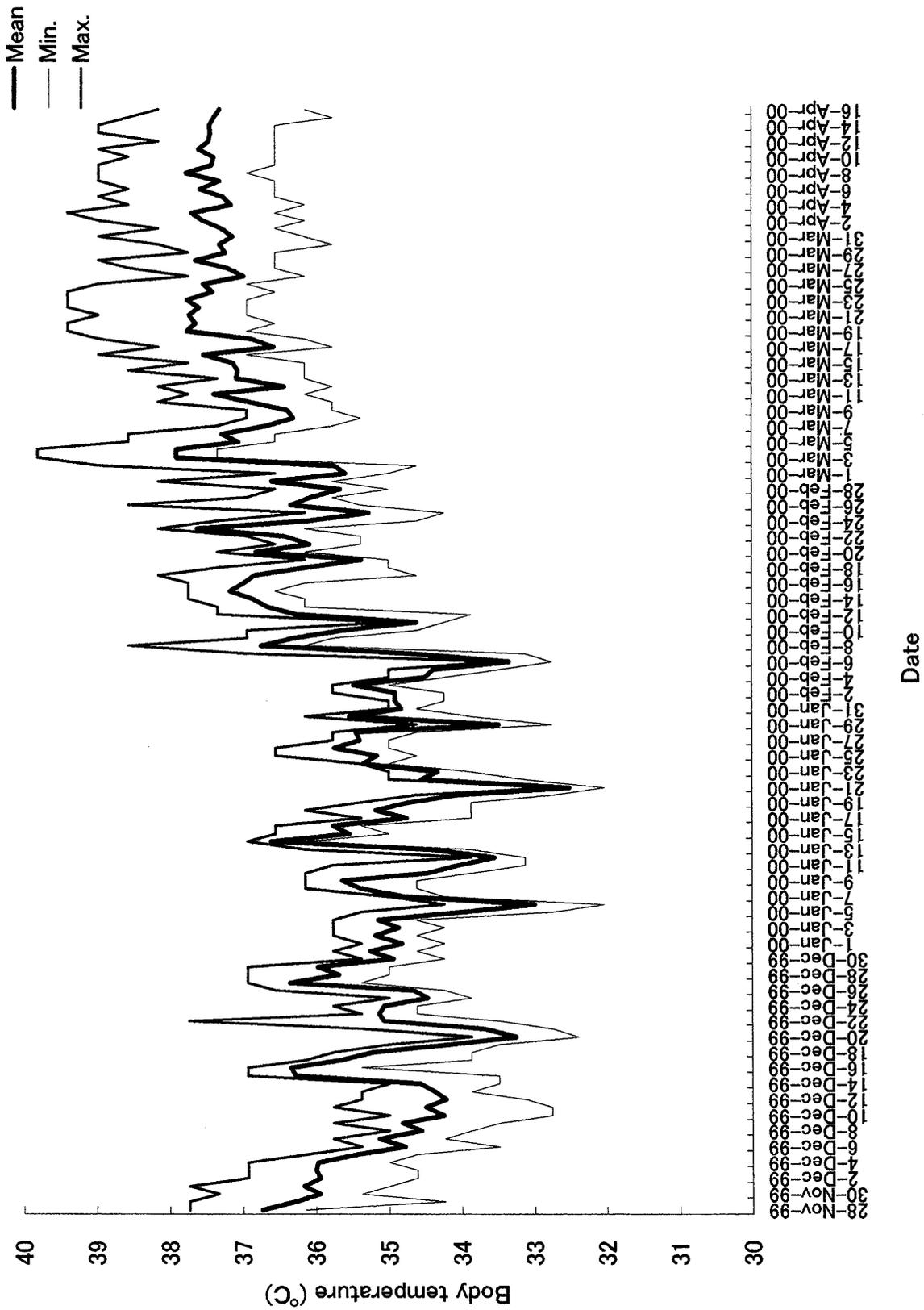


Fig. 4-9. Mean daily body temperature, and maximum and minimum daily body temperature of the male Japanese badger (JM2) during 1999-2000.

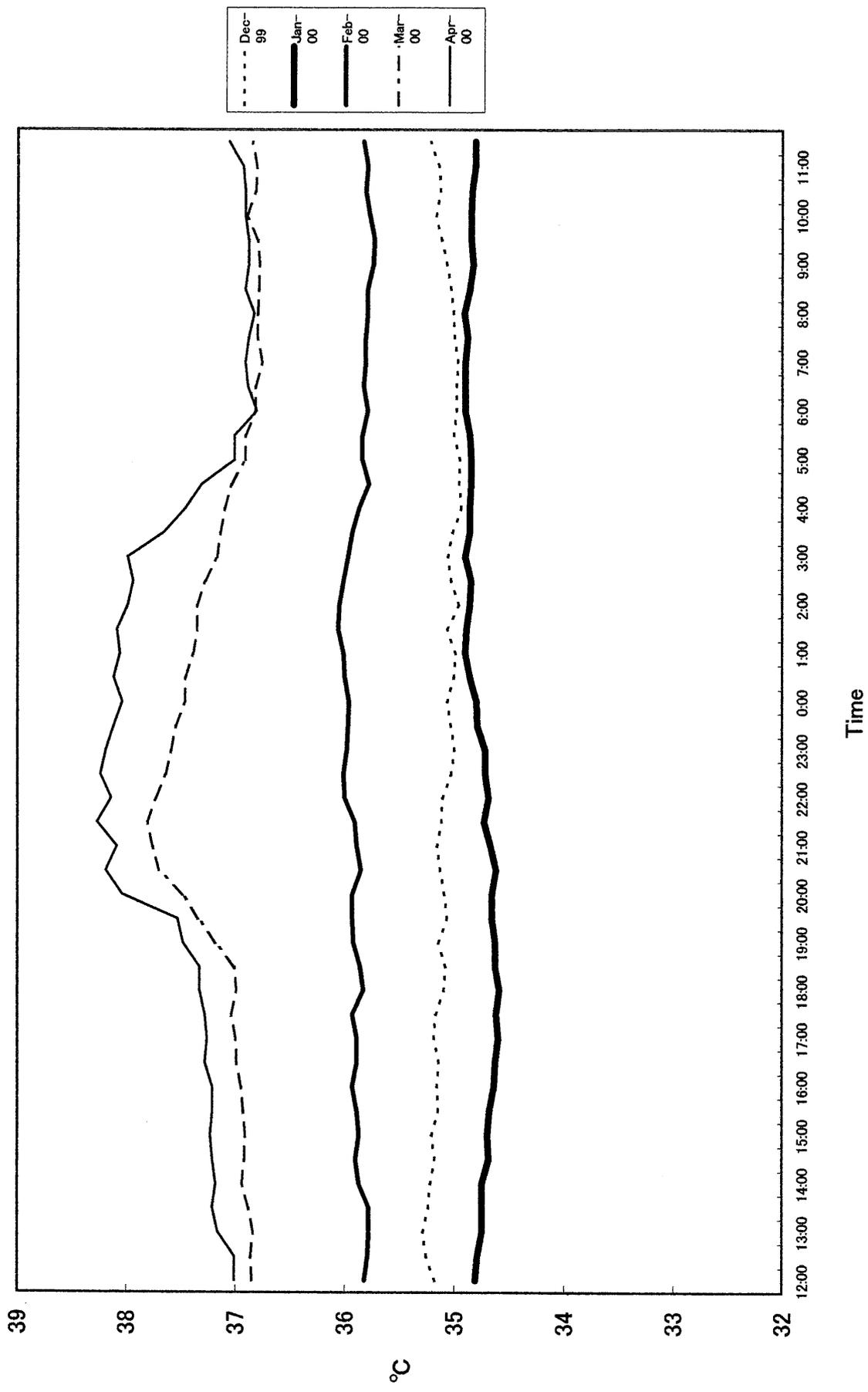


Fig. 4-10. Daily body temperature of the male Japanese badger (JM2) in each monthly division during 1999-2000.

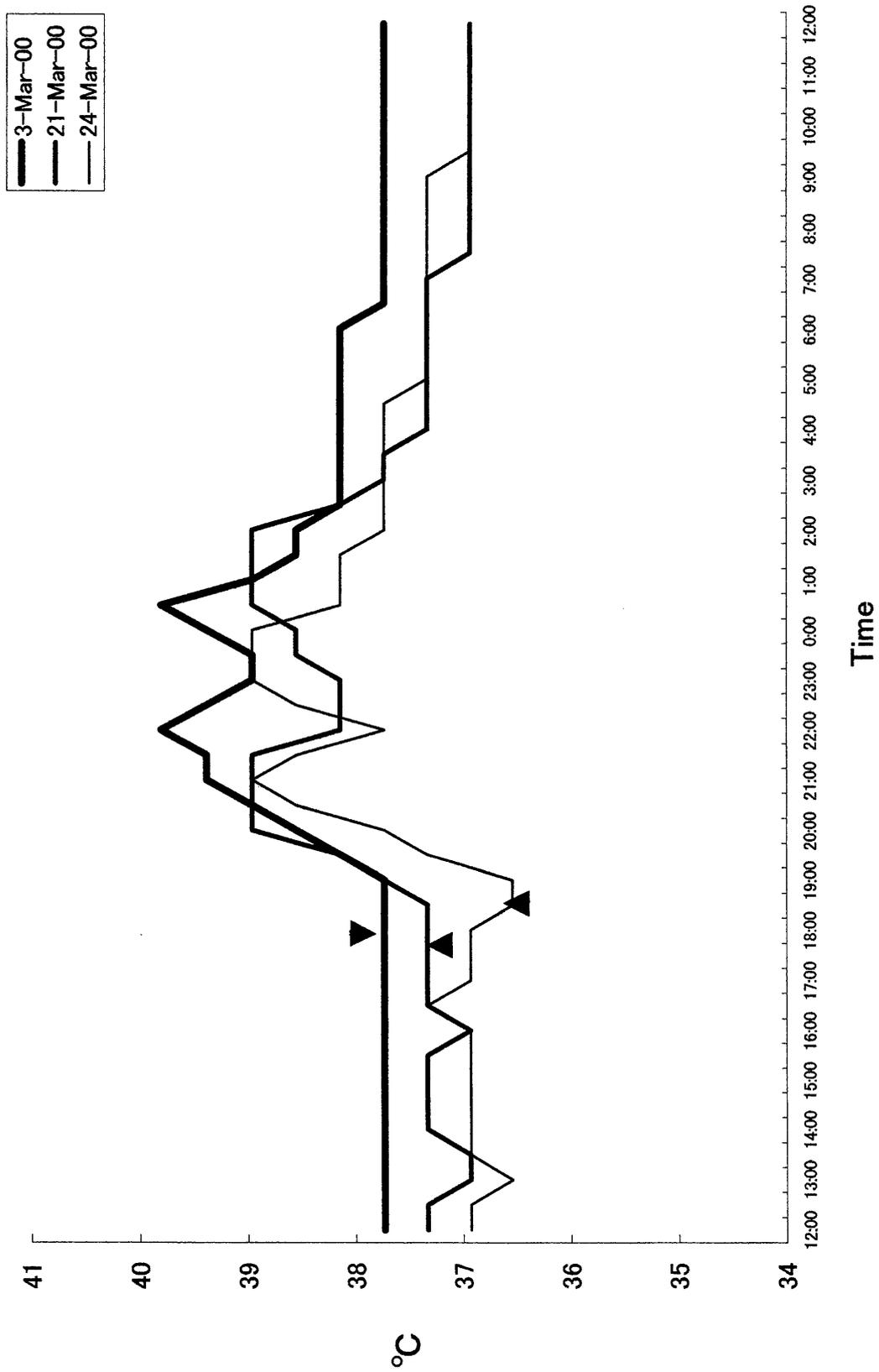


Fig. 4-11. Body temperature and emergence time from sett of the male Japanese badger (JM2) in March 2000. Black triangles indicate the time of emerged from sett.

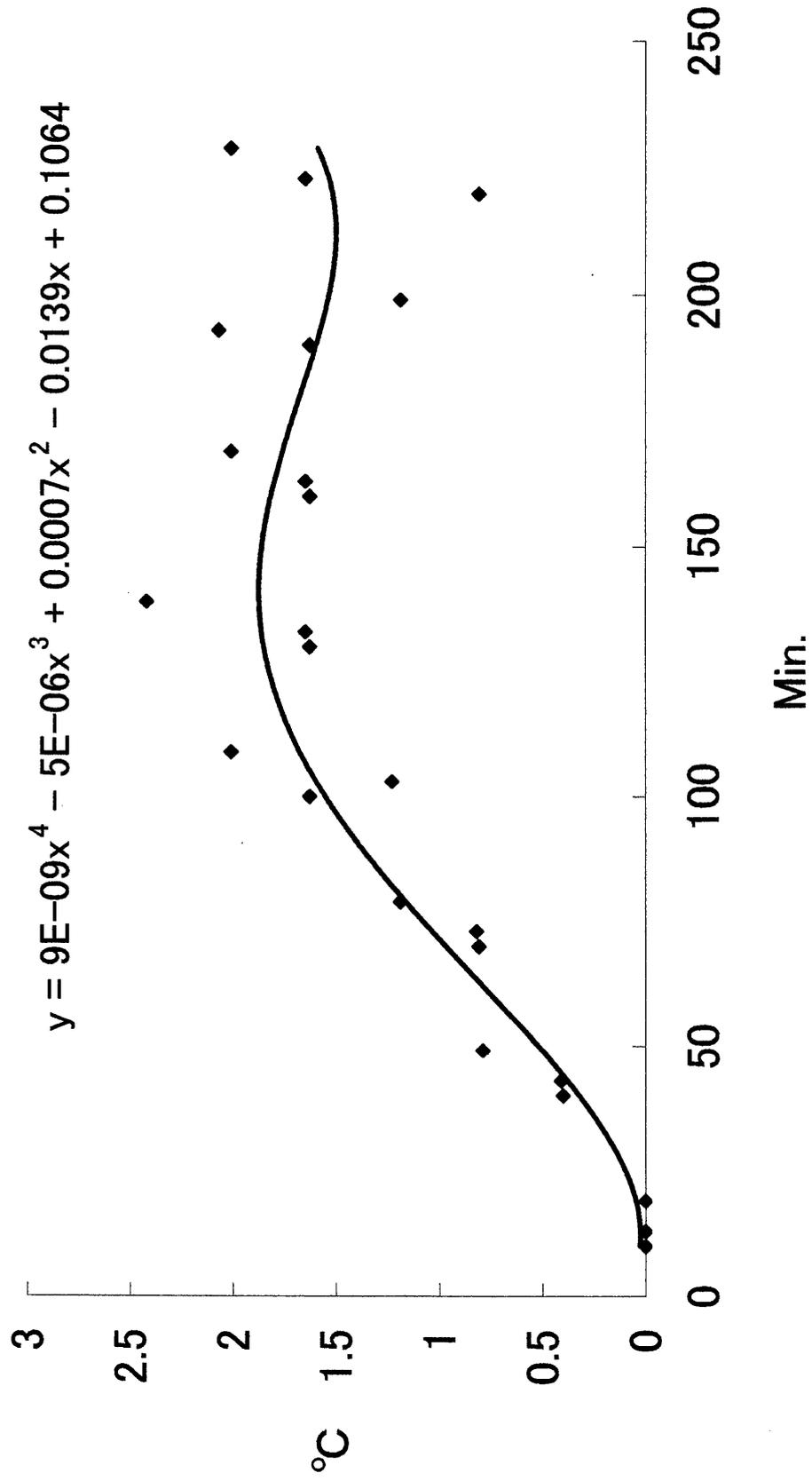


Fig. 4-12. Body temperature changes of the male Japanese badger (JM2), after emerged from sett in March 2000.

6 月から 7 月に最低となり、11 月に最大となるとされている (Maurel and Boissin, 1983; Cresswell et al., 1992; Page et al., 1994; Neal and Cheeseman, 1996)。また、イギリス個体群では、体脂肪は越冬明けに最低となり、7 月から 10 月にかけて増加し、12 月にピークに達する (Page et al., 1994) とされている。ニホンアナグマの体重が、イギリス個体群とよく似た季節的変動を示すことから、体重の増加は体脂肪の増加と密接な関係があると考えられる。

(2) 日周活動パターン

年間を通して、ニホンアナグマの日周活動パターンに関する報告はない。ニホンアナグマは、基本的に夜行性であり、日周活動パターンに季節的変化が認められた。7 月から 10 月は日の入り近くで出巢し、日の出近くに帰巢した。3 月から徐々に出巢時刻から帰巢時刻までの間隔が長くなり、活動時間は増加した。4 月から 6 月にかけては、通常的生活活動に交尾や子育てなどの繁殖活動が加わり、昼間の活動時間が増加したと考えられる。昼間に活動する個体は夏期にもいたが、基本的には夜行性であると考えられた。11 月より、出巢時刻から帰巢時刻までの間隔が徐々に短くなり、1 月と 2 月にかけては、巢外に出ることは稀で、活動性が極端に減少したと考えられる。

巢外での活動時間は、授乳期が終わる 6 月中旬から秋にかけては平均 11 時間で、夜が短い夏には日の出後に活動する個体も認められた。山口市のニホンアナグマは、休息時には巢穴内に留まり、活動の途中で巢穴で休息することはほとんどない。巢外活動量の季節的な増減は出巢時刻と帰巢時刻を特定することにより推定できるものと考えられた。

フランスやイギリスに生息するユーラシアアナグマでは、活動時間に多少の変動はあるが、4 月から 10 月の期間には、活動は日の入り前後に始まり、日の出の前後に終わるとされている (Maurel and Boissin, 1983)。11 月より出巢時刻が徐々に遅くなり、帰巢時刻が逆に早くなって、巢外での活動時間は急速に減少する。巢外での活動は 1 月に最も少なくなり、2 月から 3 月にかけて徐々に活動時間帯が長くなることが知られている (Harris, 1982; Maurel and Boissin,

1983)。また、スペインの個体群では、活動の72%が夜間で、基本的には夜行性であると判断されるが、昼間にも活動する個体があることが報告されている。また、冬期には活動時間の減少がみられる (Rodriguez et al., 1996)。

山口市のニホンアナグマの個体群では、6月から11月中旬まで巢外での活動時間帯は安定しており、その大部分が採食に費やされていると推定される。6月から9月の夏期にはミミズの生体量は多く (第3章)、また、10月以降は採餌植物であるイヌビワ、クロキ、カキなどの果実が豊富であり (第3章)、それらを採食することにより、体重を増加させていると考えられる。

(3) 冬眠と体温

ニホンアナグマで、初めて冬期に冬眠または活動の低下に伴う体温の低下を明確に把握することができた。活動性の低下を伴う冬眠期に体重は5.3kgから3.6kgに32.1%減少し、最高体温(39.8℃)と最低体温(32.0℃)の差は7.8℃であった。月別の平均体温が最も高かったのは、4月で37.4℃あり、平均体温が最も低かったのは、1月で34.8℃であり、その体温差は2.6℃であった。また、日内の平均体温の変動幅は12月が3.1℃、1月は4.1℃、2月は4.3℃、3月は2.3℃、4月は0.4℃と、活動の低下を伴う冬眠期に大きく、活動期の4月には極端に減少した。活動性の減少と冬眠に伴う体温の低下はみられたが、その範囲は32-35℃の間にあり、コウモリやヤマネで見られるほど、大幅な体温の低下ではなかった。

イギリスのスコットランド(57°N)では、自然環境下で飼育されているユーラシアアナグマの腹腔内に、温度感知式の発信機を埋め込んで体温を計測し、冬期の体温の低下が報告 (Fowler and Racey, 1988) されている。37℃である通常体温が、妊娠メス獣では、11月から4月に体温が28℃まで低下し、オス獣および非妊娠メス獣では34℃まで低下した (Fowler and Racey, 1988)。自然環境下で飼育している2頭のアメリカアナグマも、冬期には70日間地下の穴にこもるとされ、その期間に通常38℃である体温が29℃まで低下し、心拍数も55回/分から25回/分にまで低下すと報告されている (Harlow, 1981)。

ニホンアナグマでもユーラシアアナグマやアメリカアナグマ同様に冬期における体温の低下が確認され、これは冬眠に伴う活動性の減少と密接な関連があると考えられる。また、1月から2月には、ニホンアナグマはほとんど採食せず、体重も大幅に減少していることから、ユーラシアアナグマと同様 (Harlow, 1981) に、脂肪蓄積型の冬眠をしているものと考えられる。

同じ食肉目に属するクマは冬眠期間を通して眠りつづけ、平常 37–39℃の体温が、31–35℃まで低下し、冬眠中は摂食・飲水・排泄・排尿を一切せず、妊娠メス獣は冬眠中に出産することが知られている (坪田, 2000)。冬眠中の体温の低下が比較的小さい点でニホンアナグマと似ているが、ニホンアナグマは冬眠期間中も巣外での活動を示すが、出産することはない。その意味で両者の冬眠は生理的に異なると考えられる。

山口市に生息するニホンアナグマにおいて、冬眠期間 (12月～2月) 中は、体温の日周的な変化はほとんどみられなかったが、3月から4月の活動期には、19:00 より 5 時間から 8 時間にわたって、体温が 1℃から 1.5℃上昇する日周的な体温の変動が見られた。しかし、体温の上昇時間帯が巣外での活動時間帯と一致していること、および活動性が著しく低下する冬眠期 (12月～2月) には、その変化が消失することから、この体温の日周的な変動は、巣外での日周的な活動性に依存したものであると推察され、ニホンアナグマにも、ノルウェーのユーラシアアナグマで報告 (Bevanger and Broseth, 1998) されているように、内在的な時計によって体温の日周的な調節がなされている可能性も考えられるが、今回の観察から、その内在的な時計の存在を確認することはできなかった。

ニホンアナグマが冬眠を開始する日には、個体差があると推定される。気温の低下や食物の減少等の環境要因がその引き金となり、その開始日が決まる可能性が考えられる (森田, 2000)。恐らく、彼らが冬眠に入るためには、摂食量の増加や体内脂肪の蓄積等の準備を必要としていると推定される (近藤, 2000)。冬眠に入るための準備や胚の着床は、ユーラシアアナグマを含むイタチ科の数種の動物で知られているように (Fowler and Racey, 1988; Mead, 1989; Harlow and Nelson, 1990)、光周的な調節系によって、調節されている可能性が考

えられる。

イギリスに生息するユーラシアアナグマでは、出産の 76%が、1 月中旬から 3 月上旬に行われ (Neal and Cheeseman, 1996)、胚盤胞の着床前に妊娠メス個体の体温が 28°C 近くに低下し、着床後に体温が 34.6°C 付近まで上昇することが示唆されている (Fowler and Racey, 1988)。今回のニホンアナグマの観察では、妊娠メス個体の体温計測を行ってはいないので、体温の変化による着床時期の特定はできないが、冬眠中の妊娠、非妊娠メス成獣で体温を計測する必要があると考えられる。

山口市では、ニホンアナグマのメス成獣が毎年繁殖しているわけではない (第 1 章)。ツキノワグマでは、冬眠前の栄養状態と翌年メスグマがつれていた幼獣の数の間に、有意な関係があることが知られている (坪田, 2000)。アメリカクロクマでも秋の堅果の豊凶と翌年の幼獣の数をに、有意な関係があることが知られている。豊作の翌年は仔の数が増し、凶作の翌年は仔の数が減少する (Rogers, 1976)。今後、生息地の餌条件の定量的な解析によって、各年のニホンアナグマの餌量と繁殖の関係を明らかにしたい。

メス成獣は、0 歳の幼獣や 1 歳獣の仔と同じ巣穴で冬眠し、オス成獣は単独で冬眠した (第 2 章)。複数の個体が集合して冬眠をすれば、表面積/体積比をへらして、熱放散を抑える効果があるとされており (森田, 2000)、幼獣は特に、母親獣と同じ巣穴で冬眠することによってエネルギー消費を抑え、生存率を高めている可能性が考えられる。

摘要

1. 1993年から2001年まで、山口市近郊に生息するニホンアナグマ (*Meles meles anakuma* Temminck, 1844) 個体群の基本的生態、社会システムと繁殖システム、生息環境利用、日周活動パターンの季節的变化と冬眠機構についての研究を行った。
2. 平均産仔数は2.3頭 (range=1-3) で、メス成獣は3月上旬から4月中旬出産し、その後すぐに発情する。3月上旬から4月中旬に交尾が行われ、交尾から出産までの期間が長いことから、ユーラシアアナグマで知られているように、遅延着床現象があると考えられた。オス成獣および母親獣と共に生活する若いオス獣は子育てに関与しなかった。
3. 巣穴はすべて森林内で発見されたが、道路、住宅、水場の近くに位置する傾向があった。繁殖巣穴はすべて出入り口の数3ヶ所以上であったが、非繁殖巣穴では、出入り口の数2ヶ所以下の巣穴が78%であった。繁殖巣穴の出入り口の構造はすべて root/earth であった。
4. オス成獣 ($N=7$) の体重・頭胴長の平均 (mean±SD) は 5.7 ± 0.4 kg・ 66.8 ± 2.7 cmで、メス成獣 ($N=7$) の体重・頭胴長の平均値 (mean±SD) 4.4 ± 0.6 kg・ 60.4 ± 2.4 cmより有意に大きかった (U -test, $P<0.002$)。これはニホンアナグマに性的な二型 (sexual dimorphism) が存在していることを示唆している。
5. 6頭のメス成獣の行動圏は平均 44 ± 25.4 ha (mean±SD) で、5頭のオス成獣 (2 mature および 3 young) の行動圏の平均は 158 ± 98.8 ha (mean±SD) で、オス成獣の行動圏が大きかった (t -test, $P<0.05$)。4歳以上の成熟オス行動圏は広く、その中に2~3頭のメス成獣の行動圏が含まれていた。成熟オスおよびメス成獣において同性間の行動圏の重複は認められなかった。この行動圏は同性間に排他的ななわばり (intra-sexual territory) であり、基本的に単独性 (solitary) で一

夫多妻型 (polygyny) の繁殖システムをもつと考えられた。このニホンアナグマの社会システムは、グループテリトリーを形成するユーラシアアナグマとは、なわばりや繁殖システムにおいて、大きく異なると推定された。

6. ニホンアナグマは年平均 13.5 個所の行動圏内の巣穴を利用していた。メス成獣が年間を通してもっとも好んで使用した巣穴の利用率は $40.0 \pm 6.3\%$ (range = 32.3-50.6%, n=6) であった。成熟オスとメス成獣が同一の巣穴を使うことはほとんどなく、メス幼獣は生後 14 ヶ月まで、オス幼獣は 26 ヶ月まで母親の行動圏内に留まり、同一の巣穴で越冬した。ニホンアナグマには、ユーラシアアナグマで報告されている、年間を通して常に使われる main sett (メイン巣穴) はないと考えられた。

7. 山口市に生息するニホンアナグマの行動圏の面積は、季節的に変化した、安定した行動圏を保持している。成熟オスの行動圏は常にメス成獣より大きく、特にオス・メスともに、活動が極端に減少する冬期には、行動圏の縮小がみられた。

8. 食性は、ミミズを主要食物とし、同時に土壌棲昆虫・ムカデ・カタツムリなどを採食する。加えて各季節に得られる植物の液果も採食することから、ニホンアナグマは、様々な食物を採食する opportunist feeder (日和見採食者) であると考えられた。

9. 山口市では、ニホンアナグマはアカマツ林とシイ・カシ林を選択的に利用しており、メス成獣の行動圏内のアカマツ林とシイ・カシ林のしめる割合が高いほど行動圏が小さくなる相関があった。他地域のユーラシアアナグマと同様に、それぞれの生息環境で key となる食物の分布する植生 (habitat) により行動圏が大きく規定されると考えられた。

10. オス・メス成獣で、ともに体重の季節変動があった。5月～6月に体重は最低となり、11月に最大となった。オス成獣では6月 5.8 kg、11月 11.0kg と約 1.9 倍に、また、1歳オス獣は5月 4.4 kg、11月 8.6 kg と約 2.0 倍になった。

11. 山口市に生息するニホンアナグマは、基本的に夜行性であり、その日周活動には季節的な変化があった。7月から10月は日の入り近くに出巢し、日の出近くに帰巢するが、秋11月より出巢時刻と帰巢時刻の間隔が短くなり始め、1月から2月には巣内にほとんど留まり、活動が極端に減少した。

12. オス成獣は単独で、メス成獣は0歳から1歳の仔と同一の巣穴で冬眠した。毎年同一の巣穴で冬眠せず、はやい個体では12月4日から、遅い個体で1月4日から冬眠を開始した。平均の冬眠期間 (day±SD) は 60.1±10.6 日で、最大 80 日、最小が 42 日であった。巣穴内の年間平均温度 (mean±SD) は 11.2±4.2℃ であった。

13. 1999年11月に、オス幼獣 (JM2) の腹腔内に温度計測ロガーを埋め込んだ。計測は30分間隔で行い、2000年4月に計測器を回収した。冬眠は母親 (AF3) と同一の巣穴で行い、体重は 5.3 kg から 3.6 kg に減少し、減少率は 32.1% であった。最低体温は 32.0℃、最高体温は 39.8℃で、温度差は 7.8℃であった。月別平均体温は12月 35.1℃、1月 34.8℃、2月 35.9℃、3月 37.1℃、4月は 37.4℃で大きな低下ではなかったが、ニホンアナグマも体温の低下により、基礎代謝量を抑制し、脂肪の消費を抑えて、冬眠するものと推察された。

謝辞

本研究全般にわたり貴重なご指導をいただいた山口大学理学部環境生物学教室教授 遠藤克彦 博士と助手 山中明 博士には心よりお礼申し上げます。また、秋吉台科学博物館名誉館長 庫本正 博士、山口大学理学部助教授 松村澄子 博士、山本祐治氏、元国土交通省 金子弥生 博士、オックスフォード大学 佐伯緑 博士、東京農工大 福江佑子氏には様々な有益な助言をいただいた。ここに厚くお礼を申し上げます。動物を扱う様々な面で終始お世話になっている獣医師の笹野聡美氏、池辺祐介氏にお礼申し上げます。

研究の機会を与えて下さった山口県教育委員会、山口県立山口高等学校長をはじめとする教職員の皆様にお礼申し上げます。

社寺林への出入りや機材の設置を許可して下さった。今八幡宮・野田神社・俊龍寺・神福寺・妙喜寺・常栄寺・法明院・瑞陽寺の関係者の皆様にお礼申し上げます。

最後に研究活動を支えてくれた妻 絹子、長男 遊、長女 ともみ、父 故堯、母 孝子に深く感謝の意を表す。

引用文献

- Ahnlund, H. 1980. Sexual maturity and breeding season of the badger, *Meles meles* in Sweden. *Journal of Zoology* 190: 77-95.
- Balharry, D. 1993. Social organization in martens: an inflexible system? *Symposia of Zoological Society of London* 65: 321-345.
- Bevanger, K. and Broseth, H. 1998. Body temperature changes in wild-living badgers *Meles meles* through the winter. *Wildlife Biology* 4: 97-101.
- Broseth, H., Knutsen, B. and Bevanger, K. 1997. Spatial organization and habitat utilization of badgers *Meles meles*: effects of food patch dispersion in the boreal forest of central Norway. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 12-22.
- Butler, J. M. and Roper, T. J. 1995. Escape tactics and alarm responses in badgers *Meles meles*: a field experiment. *Ethology* 99: 313-322.
- Butler, J. M. and Roper, T. J. 1996. Ectoparasites and sett use in European badgers. *Animal Behaviour* 52: 621-629.
- 茶村真一郎. 1983. ニホンアナグマの行動観察 においづけ行動と、交尾から出産までの一例について. *安佐動物公園飼育記録集* 12: 28-33.
- Cheeseman, C.L., Jones, G.W., Gallagher, J. and Mallinson, P.J. 1981. The population structure, density and prevalence of tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) in badgers (*Meles meles*) from four areas in south-west England. *Journal of Applied Ecology* 18: 795-804.
- Cheeseman, C. L., Wilesmith, J. W., Ryan, J. and Mallinson, P. J. 1987. Badger population dynamics in a high-density area. *Symposia of Zoological Society of London* 58: 279-294.
- Cresswell, W. J., Harris, S., Cheeseman, C. L. and Mallinson, P. J. 1992. To breed or not to breed: an analysis of the social and density-dependent constraints on the fecundity of female badgers (*Meles meles*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 338: 393-407.
- Doncaster, C. P. and Woodroffe, R. 1993. Den site can determine shape and size of

- badger territories: implications for group-living. *Oikos* 66: 88-93.
- Fedriani, J. M., Ferreras, P. and Delibes, M. 1998. Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Donana National Park. *Journal of Zoology* 245: 214-218
- Feore, S. and Montgomery, W. I. 1999. Habitat effects on the spatial ecology of the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology* 247: 537-549.
- Fowler, P. A. and Racey, P. A. 1988. Overwintering strategies of the badger, *Meles meles*, at 57° N. *Journal of Zoology* 214: 635-651.
- Gittleman, J. L. 1989. Canivore group living: comparative trends. In (Gittleman, J. L. ed.) *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Pp183-207. Cornell University Press, New York.
- Goszczynski, J., Jedrzejewska, B. and Jedrzejewski, W. 2000. Diet composition of badgers (*Meles meles*) in a pristine forest and rural habitats of Poland compared to other European populations. *Journal of Zoology* 250: 495-505.
- Hancox, M. 1988. Field age determination in the European badger. *Revue Ecologie* 43: 399-404.
- Harlow, H. 1981. Torpor and other physiological adaptations of badger (*Taxidea taxus*) to cold environments. *Physiological Zoology* 54: 267-275.
- Harris, S. 1982. Activity patterns and Habitat utilization of badgers (*Meles meles*) in suburban Bristol: a radio tracking study. *Symposia of Zoological Society of London* 49: 301-323.
- Harris, S. 1984. Badger. In (Macdonald ed.) *The Encyclopaedia of Animals*. Equinox Ltd. Oxford, England.
- Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P. G., Trehwella, W. J., Woollard, T. and Wray, S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* 20: 97-123.
- Harris, S., Cresswell, W. J. and Cheeseman, C. L. 1992. Age determination of badgers

- (*Meles meles*) from tooth wear: the need for a pragmatic approach. *Journal of Zoology* 228: 679-684.
- Hidaka, S., Matsumoto, M., Hiji, H., Ohsako, S. and Nishinakagawa, H. 1998. Morphology and Morphometry of skulls of Raccoon dogs, *Nyctereutes procyonoides* and badgers, *Meles meles*. *Journal of Vertebrate Medicine Science* 60: 161-167.
- Hofer, H. 1988. Variation in resource presence, utilization and reproductive success within a population of European Badgers (*Meles meles*). *Mammal Review* 18: 25-36.
- 池田啓. 1991. 食肉類の社会生態. (朝日稔・川道武男, 編) 現代の哺乳類学. Pp. 218-243. 朝倉書店, 東京.
- 伊藤弥生. 1992. 東京都日の出町におけるアナグマの社会構造と環境選択. 東京農工大学大学院修士論文
- 岩瀬純二. 1975a. ニホンアナグマの巣穴について. *哺乳動物学雑誌* 6: 137-138.
- 岩瀬純二. 1975b. 飼育下におけるニホンアナグマの発育. *哺乳動物学雑誌* 6: 181-184.
- 伊澤雅子. 1999. 群れる・離れるの動物学. 122 pp. 日本放送協会, 東京.
- Kaneko, Y., Maruyama, N. and Kanzaki, N. 1996. Growth and seasonal changes in body weight and size of Japanese badger in Hinodecho, suburb of Tokyo. *Journal of Wildlife Research* 1: 42-46.
- 金子弥生. 1996. ニホンアナグマ. *日本動物大百科 哺乳類 I*: 142-143. 平凡社
- 金子弥生. 2001. 東京都日の出町におけるニホンアナグマ (*Meles meles anakuma*) の生活環. *哺乳類科学* 41: 53-64.
- King, C. M. 1984. Mustelidae. In (Macdonald ed.) *The Encyclopaedia of Animals*. Equinox Ltd. Oxford, England.
- 近藤宣昭. 2000. 冬眠制御. (川道武男・近藤宣昭・森田哲夫 編) 冬眠する哺乳類. Pp. 264-294. 東京大学出版会, 東京.

- Kruuk, H. 1978. Spatial organization and territorial behaviour of European badger *Meles meles*. *Journal of Zoology* 184: 1-19.
- Kruuk, H. 1989. The social badger. Oxford University Press, Oxford, 155pp.
- Kruuk, H. and Macdonald, D. W. 1985. Group territories of carnivores: empires and enclaves. *Symposia of Zoological Society of London* 25: 521-536.
- Kruuk, H. and Parish, T. 1981. Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland. *Journal of Animal Ecology* 50: 773-788.
- Kruuk, H. and Parish, T. 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology* 196: 31-39.
- Kruuk, H. and Parish, T. 1985. Food availability and weight of badgers (*Meles meles*) in relation to agricultural changes. *Journal of Applied Ecology* 22: 705-715.
- Lups, P., Roper, T. J. and Stocker, G. 1987. Stomach contents of badgers (*Meles meles* L.) in central Switzerland. *Mammalia* 51: 559-569.
- Macdonald, D. W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, London 301: 379-384.
- Macdonald, D. W. 1987. *Running with Fox*. Unwin Hyman, London.
- Macdonald, D. W., Mitchelmore, F. and Bacon, P. J. 1996. Predicting badger sett numbers: evaluating methods in East Sussex. *Journal of Biogeography* 23: 649-655.
- Macdonald, D. W., Mace, C. M. and Barretto, G. R. 1999. The effects of predators on fragmented prey populations: a case study for the conservation of endangered prey. *Journal of Zoology* 247: 487-506.
- Martin, R., Rodriguez, A. and Delibes, M. 1995. Local feeding specialization by badgers (*Meles meles*) in Mediterranean environment. *Oecologia* 101: 45-50.
- Maurel, D. and Boissin, J. 1983. Seasonal rhythms of locomotor activity and thyroid function in male badgers (*Meles meles* L.). *Journal of Interdiscipl Cycle*

Research 14: 285-303

- Mead, R. A. 1989. The physiology and evolution of delayed implantation in Canivores. In (Gittleman, J. H., ed) *Canivore, Ecology, and Evolution*. pp.437-464. Cornell University Press, New York.
- Meia, J. S. and Weber, J. M. 1992 Characteristics and distribution of breeding dens of the Red fox (*Vulpes vulpes*) in a mountainous habitat. *Zeitschrift fur Säugetierkunde* 57: 137-143.
- 三浦慎吾. 1997. 繁殖. (土肥昭夫・岩本俊孝・三浦慎吾・池田啓, 著), 哺乳類の生態学. Pp.12-45.
- 三浦慎吾. 1998. 社会. (高槻成規・粕谷俊雄, 編), 哺乳類の生物学4. 156pp.
- 毛利孝之・内田照章. 1991. 繁殖生理. (朝日稔・川道武男, 編), 現代の哺乳類学. Pp. 65-86.
- 森田哲夫. 2000. 冬眠現象. (川道武男・近藤宣昭・森田哲夫 編) 冬眠する哺乳類. Pp. 3-23. 東京大学出版会, 東京.
- Nakazono, T. 1995. A study on the social system and habitat utilization of the Japanese red fox, *Vulpes vulpes japonica*. Ph. D. thesis, 67pp. Kyushu University.
- Neal, E.G. 1986. *The Natural History of Badgers*. Beckenham, Kent: Croom Helm.
- Neal, E.G and Cheeseman, C. L. 1996. *Badgers*. T & A D Poyser Natural History, London, 271pp.
- Neal, E. G. and Roper, T. J. 1991. The environmental impact of badgers (*Meles meles*) and their setts. *Symposia of Zoological Society of London* 63: 89-106.
- Nelson, R. A. 1980. Protein and fat metabolism in hibernating bears. *Fed. Proc.* 39: 2955-2958.
- Page, R.J.C., Ross, J. and Langton, S.D. 1994. Seasonality of reproduction in the European badger *Meles meles* in south-west England. *Journal of Zoology* 233: 69-91.

- Paget, R. J. and Middleton, A. L. F. 1974. Badgers of Yorkshire and Humberside. York: Ebor.
- Powell, R. A. 1979. Mustelid spacing patterns: variations on a theme by *Mustela*. Zeitschrift für Tierpsychol 50: 153-165.
- Revilla, E. Delibes, M., Travaini, A. and Palomares, F. 1999. Physical and population parameters of Eurasian badgers (*Meles meles* L.) from Mediterranean Spain. Zeitschrift für Säugetierkunde 64: 269-276.
- Pigozzi, G. 1991. The diet of the European badger in a Mediterranean coastal area. Acta Theriologica 36: 293-306.
- Rodriguez, A. and Delibes, M. 1992. Food habits of badgers (*Meles meles*) in an arid Habitat. Journal of Zoology 227: 347-350.
- Rodríguez, A., Martín, R. and Delibes, M. 1996. Space use and activity in a mediterranean population of badgers *Meles meles*. Acta Theriologica 41: 59-72.
- Rogers, L. L. 1976. Effects of mast and berry crop failures on survival, growth, and reproductive success of black bears. Forty-First North American Wildlife Conference: 431-438.
- Roper, T. J. 1992. Badger *Meles meles* setts - architecture, internal environment and function. Mammal Review 22: 43-53.
- Roper, T. J., Christian, S. F., Fee, D. and Tait, A. I. 1992. Structure and contents of four badger (*Meles meles* L.) setts. Mammalia 56: 65-70.
- Roper, T. J. and Lups, P. 1995. Diet of badgers (*Meles meles*) in central Switzerland: an analysis of stomach contents. Zeitschrift für Säugetierkunde 60: 9-19.
- Sandell, M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In (J. L. Gittleman ed.) Carnivore behavior, ecology, and evolution. Vol.1. Pp. 164-182. Cornell University Press; New York.
- Shepherdson, D. J., Roper, T. J. and Lups, P. 1990. Diet, food availability and foraging behaviour of badgers (*Meles meles* L.) in southern England.

- Zeitschrift für Säugetierkunde 55: 81-93.
- Stewart, P.D., Bonese, L. and Macdonald, D.W. 1999. Individual differences in den maintenance effort in a communally dwelling mammal: the Eurasian badger. *Animal Behaviour* 57: 153-161.
- Stewart, P.D., Ellwood, S.A. and Macdonald, D.W. 1997. Remote video-surveillance of wildlife - an introduction from experience with the European badger *Meles meles*. *Mammal Review* 27: 185-204
- 高槻成規. 1998. 生態. (高槻成規・粕谷俊雄, 編), 哺乳類の生物学 5. 144pp.
- Tanaka, H. 1999. Ecological study of the Japanese badger, *Meles meles anakuma*, in Yamaguchi. Ms. Thesis, University of Yamaguchi, 41pp. (in Japanese)
- Thornton, P. S. 1988. Density and distribution of Badgers in south-west England - a predictive model. *Mammal Review* 18: 11-23.
- 坪田敏男. 2000. クマ. (川道武男・近藤宣昭・森田哲夫 編) 冬眠する哺乳類. Pp. 213-233. 東京大学出版会, 東京.
- Tuytens, F.A.M., Macdonald, D.W., Rogers, L.M., Cheeseman, C.L. and Roddam, A.W. 2000. Comparative study on the consequences of culling badgers (*Meles meles*) on biometrics, population dynamics and movement. *Journal of Animal Ecology* 69: 567-580.
- White, G. C. and Garrott, R. A. 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press, San Diego, Ca. 383pp.
- Woodroffe, R. and Macdonald, D. W. 1993. Badger sociality - models of spatial grouping. *Symposia of Zoological Society of London* 65: 145-169.
- Woodroffe, R., Macdonald, D. W. and da Silva, J. 1995. Dispersal and philopatry in the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology* 237: 227-239.
- Woodroffe, R. and Macdonald, D. W. 1995. Female/female competition in European badgers *Meles meles*: effects on breeding success. *Journal of Animal Ecology* 64: 12-20.
- Woodroffe, R. and Macdonald, D. W. 2000. Helpers provide no detectable benefits

in European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology* 250: 113-119.

山本佑治. 1989. 長野県入笠山におけるニホンアナグマの巣穴について. 平岡環境科学研究所報告 2:131-139

山本佑治. 1991. 長野県入笠山におけるニホンアナグマの食性. 平岡環境科学研究所報告 4: 73-83

山本佑治. 1994. 長野県入笠山におけるテン,キツネ,アナグマ,タヌキの食性の比較分析. 平岡環境科学研究所報告 7: 45-52

山本佑治. 1995. 長野県入笠山におけるニホンアナグマ *Meles meles anakuma* の行動圏と環境選択. 平岡環境科学研究所報告 8: 51-65