博士論文

ウシの放牧がハタネズミの行動に及ぼす影響
ならびにハタネズミが草地に与える影響

The effect of cattle grazing on behavior of Japanese field voles (*Microtus montebelli*) and the effect of voles on pasture

（平成 26 年度）

東北大学大学院農学研究科

応用生命科学専攻

岡田　美耶

指導教員　佐藤　衆介　教授

目次

第 1 章　諸論 1

第 2 章　ウシの放牧がハタネズミの生息環境と行動に及ぼす影響.....8

　第 1 節　ウシの放牧がハタネズミの生息域の植生に及ぼす影響.....10

　第 2 節　ウシの放牧がハタネズミの活動性と草地利用性に及ぼす影響.....16

第 3 章　ハタネズミの草地利用性と行動に及ぼす要因の検証.....26

　第 1 節　ハタネズミの利用空間と行動に及ぼす要因.....29

　　第 1 項　放牧草地の植生がハタネズミの利用空間に及ぼす影響.....29

　　第 2 項　捕食者がハタネズミの行動に及ぼす影響.....38

　第 2 節　ハタネズミの採餌選択と採餌行動に及ぼす要因.....46

　　第 1 項　餌の特性がハタネズミの採餌選択に及ぼす影響.....46

　　第 2 項　捕食者がハタネズミの採餌行動に及ぼす影響.....56

第 4 章　ハタネズミの生息が放牧草地の植生と土壌に与える影響.....67

第 5 章　総合考察 75

謝辞 79

参考文献 80

要約 93

第 1 章　諸論

１．はじめに

日本において、ハタネズミ（*Microtus montebelli*）は、農林業やヒトの健康に被害を及ぼす害獣とみなされている。一方、近年、海外では、草地生態系における穴居性小型哺乳類のエコシステムエンジニア機能が注目されており、放牧草地に生息するハタネズミにも同様な機能が期待される。しかしながら、日本の放牧草地において、ハタネズミがどのように放牧草地を利用し、放牧草地に影響を与えているのかは良くわかっていない。したがって、ハタネズミの生息がもたらす持続的な放牧畜産への寄与を検討するため、放牧草地におけるハタネズミの草地利用性と行動およびエコシステムエンジニア機能に着目した。そこで、本章では、小型哺乳類の生態、放牧が植生に及ぼす影響、および放牧草地における小型哺乳類の生態を総説した。なお、ここでは、動物の食べ物と食べる行動を、野生動物では「餌と採餌」、人間に管理されている動物では「飼料と採食」として使用した。

２．小型哺乳類の生態

<u>病害獣としての小型哺乳類</u>

小型哺乳類とは、一般に体サイズの小さい哺乳類の総称であり、全哺乳類（5416 種：Wilson & Reeder 2005）の約 73%を占める（本川 2008）。中でも、げっ歯目は、全世界に約 1700 種生息し、その 5～10%が、農林業の害獣であることに加え、ツツガムシ病やペストなどの保菌宿主であることから、ヒトへ直接・間接的に危害を与える衛生害獣でもある（白石 1968；Stenseth et al. 2003）。特に、ハタネズミ属（*Microtus*）やレミング属（*Lemmus*）の中には、一定の周期で大発生する種が存在し（荒井&白石 1982b）、農林業に多大な被害を与える（木村ら 1980）。日本に生息するハタネズミ属は、ハタネズミ（*Microtus montebelli*）がおり、本州と九州の草原や畑の優占種となっている（斎藤 2002）。ハタネズミは、時に大発生するこ

とで、生息域の植物に被害を与え枯死させるだけでなく（荒井&白石 1982a）、大発生ではない常時においても農作物への食害（全部を食い尽くさず、食い荒し回る）や食害による黒斑病などの植物の病気を伝播する（三坂 1972）。そのため、ハタネズミの繁殖活動や殺鼠剤による駆除試験を中心とした、防除に関する研究（繁殖活動：阿部 1974；木村ら 1980；白石 1967、殺鼠剤の効果：宇田川 1962、殺鼠剤の散布方法：宇田川 1963）が多く行われている。

エコシステムエンジニア（生態系改変者）としての小型哺乳類

上記で触れたように、小型哺乳類はこれまで病害獣として駆除の対象とされてきたが、一方で近年はその草地生態系における重要な役割が注目されるようになってきた。草地生態系において、小型哺乳類は、多くの捕食者にとって重要な餌であると同時に、植物・地衣類・菌類・無脊椎動物の一次消費者であるため、食物網の中心として見なされる（Hörnfeldt et al. 1990）。また、小型哺乳類による採餌、巣や塚の形成、排泄などの活動は、草地の植物と土壌に影響を与える。例えば、小型哺乳類の生息は、植物の構造・種構成・栄養価などを変化させ（Archer et al. 1987; Coppock et al. 1983a; Howe et al. 2006）、また、土壌中の物質循環、土壌密度、土壌粒子サイズなどの土壌理化学性を変化させる（Litaor et al. 1996; Sherrod & Seastedt 2001）。さらに、Davidson et al. (2012) は、小型哺乳類による巣やトンネルの形成は、多くの動物に巣や隠れ場を提供し、そして、それが捕食者に安定した餌場を提供することになるため、草地生態系の生物多様性を維持すると総説している。このように生息環境を物理的に改変・維持・変化させ、資源量を改変することで、間接的に他の種に影響を与える種は、エコシステムエンジニア（生態系改変者）として保全上重要視されている（Jones et al. 1997）。

３．放牧が植生に及ぼす影響

放牧家畜の採食・踏み付け（以下、踏圧）・排泄などの活動は、草地に植生ギャップ（gap, 草地の地表面を覆っていた葉層がなんらかの原因で欠如したためにできた空間）を形成し、植生の構造と種構成を変える。植生ギャップに加入する植物種は、繁殖形態（栄養繁殖または種子繁殖）に依存するため（Kotanen 1997）、植物種は周囲の植生とギャップ内に加入した植生では異なる割合で発生する（Bullock et al. 1995）。例えば、草高 3 cm で刈り取った処理（集約的放牧）と草高 9 cm で刈り取った処理（粗放的放牧）における植物の繁殖形態を調査すると、集約的放牧では栄養繁殖由来の株密度が有意に多かったが、粗放的放牧では種子繁殖由来の株密度が有意に多かった（Bullock et al. 1995）。また、無放牧と比較して放牧では、総維管束植物と総イネ科植物の被度および現存量は少なく、また、リター被度は約 1/2、低木被度は約 1/5、裸地は約 5 倍多い（Schulz & Leininger 1990）。さらに、放牧による採食は、植物の新芽（特に、葉身）に移行する窒素割合を増加させ（Polley & Detling 1989）、葉身の窒素濃度の増加をもたらす（Green & Detling 2000）。

日本の放牧草地の多くは山間傾斜地に造成されたため、放牧牛による牛道などの裸地が形成されやすい環境にある（井出 2003）。そのため、植生構造や植物の種構成と栄養価が異なる場所が、不均一に形成しやすい草地であると考えられる。

４．放牧草地における小型哺乳類の生態

<u>放牧と小型哺乳類</u>

草地に生息している小型哺乳類は、餌・隠れ場・巣などの生活必需物を草地の植生や土壌に依存している（Keesing 1998）。小型哺乳類が好む生息環境は、構造的に複雑で植生構造や被度が密な場所である（Schmidt & Olsen 2003）。また、植生の高さは、小型哺乳類の捕食リスクの感知に強く関連するため（Rosenzweig 1973）、小型哺乳類の行動圏の大きさと分布だけでなく（Jacob & Hempel 2003）、採餌場の選択や採餌行動に影響する（Jacob & Brown

2000）。一方、ウシの放牧は、草地植物群落の構造や遷移に強く影響する（Olff & Ritchie 1998）。そのため、ウシの放牧による、植生の草高と被度の低下は、小型哺乳類の餌供給の減少（または、家畜との餌競争）と捕食リスクの増加をもたらす（Bakker et al. 2009）。放牧が小型哺乳類に与える影響に関する多くの研究では、放牧は、無放牧と比較して、小型哺乳類の個体数・個体群増殖率・多様性・種数・体重に負に影響する（Chapman & Ribic 2002; Evans et al. 2006; Giuliano & Homyack 2004; Jacob & Hempel 2003; Keesing 1998; Steen et al. 2005; Torre et al. 2007）。それに対して、中程度の家畜放牧密度（粗放牧ではない）では、無放牧と比較して、キタハタネズミ（*Microtus agrestis*）の餌となる植物を増加させるため、キタハタネズミの産子数が多く、個体群増加率が高いと報告される（Schmidt et al. 2005; Steen et al. 2005）。また、Bakker et al. (2009) の研究によると、ユーラシアハタネズミ（*Microtus arvalis*）に採餌された植物種は、ユーラシアハタネズミだけが自由に入れるように処置された植生より、ウシやアナウサギ（*Oryctolagus cuniculus*）が自由に入れるように処置された植生と相関した。また、タイリクヤチネズミ（*Clethrionomys rufocanus*）は、適度な放牧圧下において、主に小さいまたは中くらいのサイズの草本を食べるとの報告もある（Ericson & Oksanen 1987）。一方、頻繁な刈り取りは、正味生産性、植物の成長率および草食家畜に対する植物の嗜好性の増加に影響する（Belsky 1986）。そのため、草食家畜に採食された場所における初期成長段階の植物は、採食されない場所より、高栄養と考えられ、ハタネズミにより選択される。したがって、放牧草地の植生は、草地に生息する小型哺乳類にとって、餌を得る場所として有効であると推察される。

捕食者と小型哺乳類

被食者は、自然界において、捕食者の直接的な採餌対象であると同時に、捕食者による攻撃という非致命的な影響を受け、捕食者と捕食を避ける行動をとる（Lima 1998; Lima & Dill 1990）。一般的に、被食者の緊急の捕食回避行動は、①静止（Desy et al. 1990）、②逃走

（Driver & Humphries 1989）、③攻撃（Fentress 1968）に分類される。そして、高捕食リスク下において、小型哺乳類は、①集団採餌行動（Cassini 1991）、②餌を隠れ場へ運ぶ行動（Lima et al. 1985）、③隠れ場との距離が長くなるにつれて、警戒を増加させる行動（Cassini 1991）、④月夜において活動を減少させる行動（Daly et t al. 1992）、⑤捕食者の存在を察知すると、動きを減少させる行動（Desy et al. 1990）、⑥隠れ場と餌場を含む行動圏の選択（Cassini & Galante 1992）が報告されている。

被食者の捕食回避行動は、採餌戦術の変更（Sih 1980）、生息環境シフト（Milinski & Heller 1978）、活動シフト（Brown 1988）から成り、採餌や繁殖のような基本的な行動は、捕食回避行動と根本的にトレードオフである（Brown 1988; Lima & Bednekoff 1999）。Tchabovsky et al. (2001) は、捕食回避行動の一つである警戒行動と採餌行動のトレードオフが、①被食者の個体の特徴（年齢と性別：Reboreda & Fernandez 1997、繁殖状態：MacWhirter 1991、身体状態：Bachman 1993）、②社会的要因（Elgar 1989）、③環境要因（植生被度：Sharpe & Van 1998、隠れ場との距離：Diaz & Asensio 1991、餌場の環境 foraging substrate：Lima 1992）によって影響されると紹介している。例えば、キガシラユキヒメドリ（*Junco phaeonotus*）は、食糧事情が良いときには、危険を避けて確実な餌場を好み、食糧事情が悪いときには、危険を犯してたくさんの餌を得ようとする傾向がある（Caraco et al. 1980）。

このように、被食者は、捕食者に対する多様な捕食回避行動をもつ。一方、採餌も生存するために最重要な行動の 1 つであるため、採餌中は、常に捕食リスクの危険にさらされることになる。特に、放牧草地では、放牧によって植生の構造や状態（栄養価）が大きく異なる場所が不均一に分布しているため、採餌行動における捕食リスクと餌の栄養摂取のトレードオフが起こりやすい状況にあると考えられる。

５．目的

本研究では、放牧草地におけるハタネズミの草地利用性と行動に及ぼす要因を明らかに

し、ハタネズミの生息に適した放牧管理とハタネズミのエコシステムエンジニア機能を考慮した持続的な放牧畜産を検討した。第 2 章において、ウシの放牧がハタネズミの生息環境と行動に及ぼす影響を調査した。第 3 章において、第 2 章で得られた結果から、ウシの放牧がハタネズミに影響を及ぼす可能性のある要因（植生構造、餌の栄養価・長さ、捕食者）を検証した。第 4 章において、ハタネズミの生息が放牧草地の植生と土壌に与える影響を調査した。最後に、第 5 章において、各章をふまえ、ハタネズミの生息に適した放牧管理と草地生産への寄与を検討した（図 1.1）。

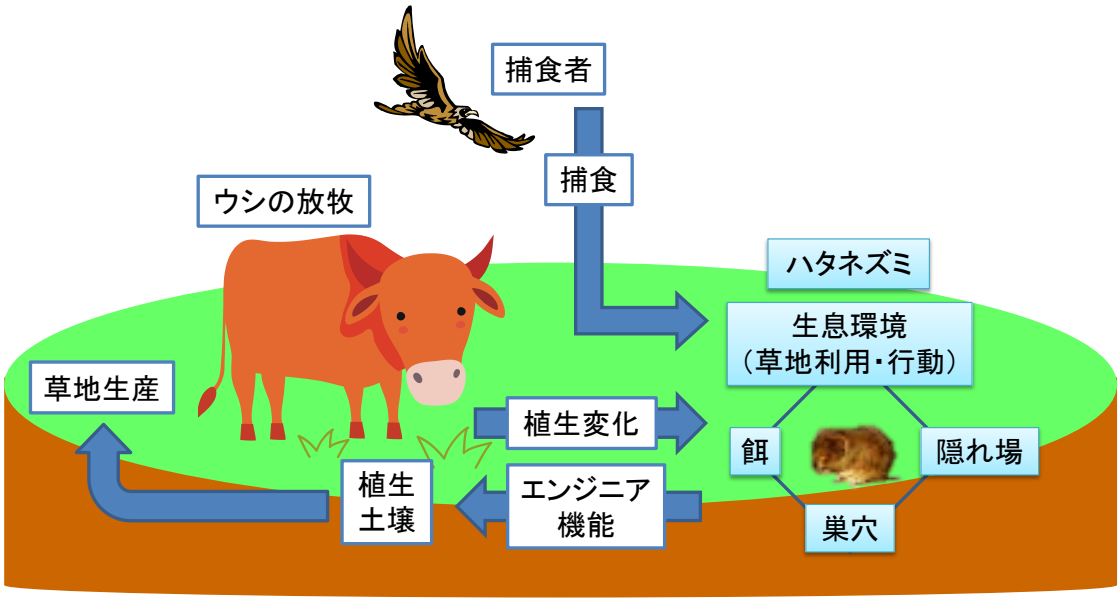
捕食者
捕食
ウシの放牧
ハタネズミ
生息環境
（草地利用・行動）
草地生産
植生変化
餌
隠れ場
植生
土壌
エンジニア
機能
巣穴

図1.1. 博士論文構成図

第 2 章　ウシの放牧がハタネズミの生息環境と行動に及ぼす影響

諸言

放牧家畜は、放牧草地に対して、採食・踏圧・排泄などの活動を行う。特に、放牧家畜の採食と踏圧は、草地植生に物理的に作用し、植生変化を引き起こす。採食は、草地における植生構造と遷移に影響を与える主な生物要因であり（Bokdam & Gleichman 2000）、特に、選択採食は、植物の直接的な採食と光環境を変えることによって、種間の競争上の優位性を変える（Bullock & Marriott 2000）。一方、踏圧は、ギャップの形成（特に、裸地化）を引き起こし、高い再生能力を持つ種の侵入を促進する（Bullock et al. 1995）。そして、採食と踏圧によって、植物の種構成は、ロゼット型やほふく型などの特徴をもつ植物、低い草高をもつ植物、マメ科植物に変化する（Kohler et al. 2004）。また、無放牧と比較して放牧では、総維管束植物被度やリター被度が少なく（Schulz & Leininger 1990）、垂直方向の植生密度が低い（Giuliano & Homyack 2004）。そのため、家畜の放牧は、間接的に放牧草地に生息する小型哺乳類の生息環境に影響を与えると考えられる。

草地に生息している小型哺乳類は、餌・隠れ場・巣などを草地の植生や土壌に依存している（Keesing 1998）。そのため、ウシの放牧による、植生の草高と被度の低下は、小型哺乳類の餌供給の減少（または、家畜との餌競争）と捕食リスクの増加をもたらす（Bakker et al. 2009）。また、放牧と無放牧において小型哺乳類の種数と個体数を比較した研究（Giuliano & Homyack 2004）では、放牧は、無放牧と比較して、リター被度や垂直方向の植生密度が低いため、小型哺乳類の種数と個体数は少ないと報告している。一方、放牧によって引き起こされる植物の空間分布の不均一性は、小型哺乳類の多様性を増加させる（Ojeda & Tabeni 2009）。さらに、無放牧と比較して放牧では、小型哺乳類の捕食リスクが 25%高いとの報告がある（Johnson & Horn 2008）。それに対して、タウンゼンドジリス（*Spermophilus townsendii*）

は、低木の生息環境より、開けた生息環境において、捕食者を発見できる距離が長くなり、走る速さが速くなるとの報告もある（Schooley et al. 1996）。そのため、家畜の放牧は、放牧草地に生息する小型哺乳類の活動性や草地利用性に直接的に影響を与えるとも考えられる。

日本において、ウシの放牧がハタネズミの生息環境の植生、活動性、草地利用性に与える影響はあまり調査されていない。したがって、第 1 節において、ハタネズミの生息域の植生に及ぼす影響を調査するため、ウシの放牧を模した大小様々なパッチを形成し、放牧が植物の構造、種構成および栄養価に与える影響を予測した。第 2 節では、ウシ放牧が、ハタネズミの行動に及ぼす影響を調査するため、放牧前後のハタネズミの活動性と草地利用性を比較した。

第 1 節　ウシの放牧がハタネズミの生息域の植生に及ぼす影響

Miya Okada, Yu Yoshihara and Shusuke Sato (2012) Effects of type and size of gaps created by simulation of cattle activities on the recovery and similarity of vegetation community. Grassland Science 58(2): 112-116. DOI: 10.1111/j.1744-697X.2012.00247.x の一部を含む。

Yu Yoshihara, Miya Okada, Takehiro Sasaki and Shusuke Sato (2014) Plant species diversity and forage quality as affected by pasture management and simulated cattle activities. Population Ecology 56: 633-644. DOI: 10.1007/s10144-014-0443-4 の一部を含む。

１．材料と方法

試験地

本研究を、2009 年に、東北大学大学院農学研究科附属複合生態フィールド教育研究センター複合陸域生産システム部（以下、川渡フィールドセンター）内の草地（六角牧区：60.8 ha）で行った。六角牧区は 4 牧区から成り、植生は主にオーチャードグラス（*Dactylis glomerata*）、ペレニアルライグラス（*Lolium perenne*）、ケンタッキーブルーグラス（*Poa pratensis*）、レッドトップ（*Agrostis alba*）、シロクローバ（*Trifolium repens*）で構成されていた。そして、5 月から 11 月上旬まで肉用繁殖牛とその子牛 91 頭～145 頭を輪換放牧した。

試験設定とサンプリング

六角牧区の最も平坦な 1 牧区に禁牧区（10 m × 10 m）を 4 つ設け、各禁牧区内に無処理区（1 m × 1 m）を 1 つ設置した。また、各禁牧区内に、表層から 5 cm 程度の土壌のはぎ取り（裸地処理区：ウシの踏圧を模倣）と草丈 5 cm 程度の刈り取り（刈り取り処理区：ウシの採食を模倣）を直径 20、40、60、100 cm のサイズ（以下、撹乱サイズ）で 3 時期（5 月中旬・6 月末・8 月上旬）行った。植生調査として、各処理区に出現した植物種の被度と草高を処理時期後 1 ヵ月に記録した。無処理区では、7 月末に記録した。また、8 月末に、各

禁牧区内の無処理区（直径 60 cm）および 6 月末処理における直径 60 cm の裸地処理区と刈り取り処理区に出現した植物を地上部から刈り取った。そして、刈り取ったサンプルを 70℃で 48 時間乾燥した後、乾物重量（DM）を計測し、一般分析（可消化養分総量(TDN)、維持正味エネルギー(NEm)、粗タンパク質(CP)）に供した。

解析

撹乱サイズによる植物種構成の変化を調査するため、4 禁牧区において植物種別に全処理時期（n = 3）後 1 ヵ月に出現した植物の被度と草高を撹乱サイズごとに平均した（各 n = 12）。また、2009 年 7 月末に記録した無処理区の被度と草高を植物種別に平均した（各 n = 4）。さらに、草高に関しては、植物種別に平均した後、全植物種の平均草高を積算した。

処理と撹乱サイズが、処理時期後 1 ヵ月の被度と草高に与える影響を調査するため、一元配置分散分析と二元配置分散分析を行った。被度と草高のデータを正規分布させるため、解析前に対数変換（被度）と平方根変換（草高）を行った。

各撹乱サイズにおける裸地処理区および刈り取り処理区の種構成と無処理区との類似度を計算するため、Bray-Curtis 指数（パーセンテージ類似度 PS2）＝$\sum$ min (a*ij*/A*i*, a*hj*/A*h*) を使用した。min (a*ij*/A*i*, a*hj*/A*h*) とは、サンプル *i* と *h* における種 j の被度をサンプルの全被度（A*i* と A*h*）でそれぞれ割ったときの小さいほうの値である。処理と撹乱サイズが無処理区との種構成の類似度に与える影響を調査するため、一元配置分散分析と二元配置分散分析を行った。

２．結果

各処理時期後 1 ヵ月に出現した植物種を表 2.1 に示した。植物種数は、種数面積曲線があてはまらず、特に裸地処理区では撹乱サイズと種数が反比例した。また、20 cm 撹乱サイズの裸地処理区において、最も被度が高かった種は、ミノボロスゲ（*Carex nubigera*）とシロ

クローバ（*Trifolium repens*）であり、40、60、100 cm 撹乱サイズの裸地処理区では、ヒメスイバ（*Rumex acetosella*）であった。

各処理時期後 1 ヵ月の被度は、裸地処理区では、撹乱サイズによらず同じであったが（F = 0.43, df = 3, P = 0.7, 表 2.1）、刈り取り処理区では、20 cm 撹乱サイズの被度が最も小さく、100 cm 撹乱サイズの被度が最も大きかった（F = 11.19, df = 3, P < 0.001, 表 2.1）。また、各処理区の被度は、撹乱サイズによらず、異なっていた。（F = 133.08, df = 1, P < 0.001, 表 2.1）。

各処理時期後 1 ヵ月の積算草高は、裸地処理区では、撹乱サイズによらず同じであったが（F = 0.80, df = 3, P = 0.5, 表 2.1）、刈り取り処理区では、20 cm 撹乱サイズの草高が最も低く、100 cm 撹乱サイズの草高が最も高かった（F = 5.67, df = 3, P < 0.01, 表 2.1）。また、各処理区の草高は、撹乱サイズによらず、異なっていた。（F = 73.41, df = 1, P < 0.001, 表 2.1）。

裸地処理区と無処理区との種構成の類似度は、撹乱サイズによらず同じであったが（F = 0.34, df = 3, P = 0.8, 表 2.1）、刈り取り処理区では、20 cm 撹乱サイズの類似度が最も小さかった（F = 2.69, df = 3, P < 0.05, 表 2.1）。また、裸地処理区および刈り取り処理区の無処理区との類似度は、撹乱サイズによらず、異なっていた（F = 34.56, df = 1, P < 0.001, 表 2.1）。

各処理区における植物の一般成分分析の結果を表 2.2 に示した。裸地処理区の乾物重量（DM）は、無処理区の約 1/30 であり、刈り取り処理区の約 1/20 であった。また、刈り取り処理区の可消化養分総量（TDN）は、無処理区より 3.6%高く、裸地処理区より 9.1%高かった。維持正味エネルギー（NEm）、粗タンパク質（CP）は、処理間で、同じであった。

３．考察

本研究において、ウシの模擬放牧は、植物の被度と草高を減少させ、植物の種構成を変化させた。そして、ウシの採食と踏圧は、異なる効果を持つことから、植物の被度と草高、さらに植物の栄養価を不均一化させた。放牧草地において、放牧された場所と放牧されなかった場所における植生の被度と草高を比較した試験（Bakker et al. 2009; Schulz & Leininger

1990）では、放牧された場所の植生の被度と草高は、放牧されなかった場所より低いと報告され、本研究と一致した。さらに、ウシの放牧による小規模撹乱やウシの選択採食は、均一な植物種や植生の分布を不均一にするとの報告とも一致する（Adler et al. 2001; Lavorel 1994; Wright et al. 2002; Yoshihara et al. 2010a）。また、放牧家畜の採食によって、植物の新芽（特に、葉身）に移行する窒素割合が増加するとの報告も（Polley & Detling 1989）、本研究の刈り取り処理区での可消化養分総量（TDN）が、他処理区より、高くなった結果と一致する。すなわち、これまで実態調査で指摘されてきた放牧による被度と草高の減少、植生の不均一化、植物の高栄養価が採食と踏圧によるモデル実験により実証され、要因として特定された。草地に生息している小型哺乳類は、餌・隠れ場・巣などを草地植生に依存することから（Keesing 1998）、ウシの放牧による植生変化は、ハタネズミの活動性や草地利用性に好影響を与える可能性が示唆された。

表2.1. 無処理区、および各撹乱サイズの裸地処理区と刈り取り処理区における処理後1ヵ月に出現した各植物種の平均被度（%）、種数、全被度（%）、積算草高（cm）および種構成における無処理区との類似度（%）（n = 12）

処理	無処理区[1]	裸地処理区				刈り取り処理区			
出現植物種（平均被度%）	1 m × 1 m	撹乱サイズ（直径 cm）				撹乱サイズ（直径 cm）			
		20	40	60	100	20	40	60	100
Poa pratensis	17.5		0.4			12.1	20.0	19.9	16.3
Rumex acetosella	16.3	0.8	2.5	2.5	2.8	7.9	6.8	7.9	7.2
Agrostis alba	16.3	0.3	0.8	0.8		1.7	0.8	4.2	7.9
Anthoxanthum odoratum	10.0		1.7	1.3	1.7	5.8	6.3	10.4	9.6
Carex nubigera	8.8	2.5	1.7	1.7	1.7	6.7	8.8	9.2	9.3
Trifolium repens	8.3	2.5	0.8			4.2	7.5	4.6	8.2
Agrostis clavata	7.5			0.1		4.2	4.0	4.0	5.0
Viola verecunda	5.8	0.3			0.3	9.6	7.1	12.6	11.1
Dactylis glomerata	5.0					1.7		3.3	2.1
Lolium perenne	2.5					0.4	1.9	2.3	4.2
Reynoutria japonica	2.5								
Rumex obtusifolius	1.5						1.3		2.5
Plantago asiatica	0.8					1.7	0.3	2.5	1.3
Mazus miquelii									0.8
Hydrocotyle ramiflora		0.8					0.8	3.3	3.2
Carex sp.									1.7
Persicaria thunbergii			1.7						
Paspalum thunbergii						2.5	2.5	0.8	0.4
Pteridium aquilinum						1.7			
種数	13	6	7	5	4	13	13	13	16
全被度（%）	102.5	7.2	9.6	6.3	6.3	60.0	67.9	85.1	90.7
積算草高（cm）[2]	181.3	2.8	5.7	7.7	3.7	47.6	61.8	79.4	100.0
種構成における無処理区との類似度（%）	―	19.9	26.1	24.1	24.1	33.4	36.8	39.7	39.7

[1]：無処理区の植生調査は、1 m × 1 mのコドラート内で行った。

[2]：積算草高は、植物種ごとに草高を平均した後の全植物種の平均草高の積算値。

表2.2. 無処理区、裸地処理区、刈り取り処理区における植物の年間乾物生産量ならびに栄養価の比較

	無処理区	裸地処理区	刈り取り処理区
DM (g/m^2)[1]	369.2[2]	12.4	240.9
TDN (%)	53.4	47.9	57.0
NEm (Mcal/kg)	1.1	0.9	1.2
CP (%)	14.2	14.4	13.7

[1]：乾物重量（DM）、可消化養分総量（TDN）、維持正味エネルギー（Nem）、粗タンパク質（CP）。

[2]：無処理区は、4禁牧区（0.3 m^2/1禁牧区）の合計値。裸地処理区と刈り取り処理区は、6月末処理における4禁牧区（0.3 m^2/1禁牧区）の合計値。全区のサンプリングは、8月末に行った。

第 2 節　ウシの放牧がハタネズミの活動性と草地利用性に及ぼす影響

１．材料と方法

試験動物

本研究では、川渡フィールドセンター内の草地で捕獲したハタネズミを使用した。

2013 年 10 月および 2014 年 5 月、ハタネズミの巣の入口やランウェイ上に、ピーナッツを入れたシャーマン型トラップを設置し、ハタネズミを捕獲した。また、ハタネズミ以外に、アカネズミ（*Apodemus speciosus*）、ヒメネズミ（*Apodemus argenteus*）、ヒミズ（*Urotrichus talpoides*）、ジネズミ（*Crocidura dsinezumi*）が誤捕獲された。捕獲したハタネズミは、できるだけ自然に近い状態で維持するため、土を入れた箱（縦×横×深さ : 0.85 × 1.25 × 0.45 m）に、単管パイプと稲わらを設け、6 匹ずつ群飼した。そして、草種に偏りなく刈り取った生草に水を含ませ、毎日給与した。

試験には、飼育個体から性成熟した活発な個体を 12 匹（2013 年の捕獲時平均体重 ± SD ; ♂(2 匹) : 27.9 ± 5.5 g, ♀(10 匹) : 32.1 ± 7.2 g）および 14 匹（2014 年の捕獲時平均体重 ± SD ; ♂(5 匹) : 29.1 ± 3.6 g, ♀(9 匹) : 23.5 ± 2.7 g）を使用した。なお、ハタネズミの飼育数が、10 匹前後になるよう、随時ハタネズミを捕獲した。

試験地

本研究を、川渡フィールドセンター内の 21-2 号草地で行った。21-2 号草地は、主にオーチャードグラス（*Dactylis glomerata*）、リードカナリーグラス（*Phalaris canariensis*）、レッドトップ（*Agrostis alba*）、シロクローバ（*Trifolium repens*）、野草で構成されていた。

試験設定

2012 年 7 月末、牧草地に試験柵（5 m × 5 m、地上部：高さ 30 cm、地下部：深さ 60 cm、

図 2.1）を 1 つ設置した。試験柵内の中央の植生を幅 25 cm で直線的に除去し（以下、植生除去帯）、植生除去帯を境に放牧無し区（5 m × 2.5 m）と放牧有り区（5 m × 2.5 m）とした（図 2.1）。また、柵から 50 cm 内側に、各区に 2 m × 4 m の調査区を設け、それぞれを 1 m × 1 m の調査セル 8 つに分けた（図 2.1）。試験は、2013 年 11 月～12 月と 2014 年 5 月～6 月に行った。試験手順は、まず、試験地への馴致として、ハタネズミを 4 日間試験柵に入れた。馴致後、連続 3 日間の 10:00～15:00 に、ビデオカメラで植生除去帯におけるハタネズミの通過回数を録画した（放牧前）。また、試験柵内の糞をすべて除去し、連続 3 日の累積糞数を調査セルごとに数えた。そして、放牧有り区に、生体重約 400 kg のホルスタイン 1 頭を 1 時間放牧し、放牧後 1 日、5 日、10 日の 10:00～15:00 に、ビデオカメラで植生除去帯におけるハタネズミの通過回数を録画した（放牧後）。また、調査日ごとに、試験柵内の糞をすべて除去し、翌日の糞数を調査セルごとに数えた。なお、放牧無し区においても、放牧有り区での放牧前後を基準に、放牧前、放牧後 1 日、5 日、10 日と表記する。

観察方法と解析

放牧前後の全植物被度、リター被度、ならびに 1 ヵ所の平均草高を調査セルごとに測定し、放牧無し区と放牧有り区ごとに平均した（それぞれ n = 8）。

植生除去帯でのハタネズミの通過方向を、放牧有り区⇒無し区、放牧無し区⇒有り区に分けて、1 日あたり 5 時間の通過回数を連続観察法により測定した。そして、放牧前後におけるハタネズミの活動性の変化を調査するため、放牧前連続 3 日間の 1 日（5 時間）平均値と放牧後 1 日、5 日、10 日の 1 日平均値を 2 × 2 の χ^2検定に供した。

試験柵内の調査セル外（図 2.1 の水色部分：4.5 m^2/区）にも糞が確認されたため、放牧無し区と放牧有り区に分けて調査セル内外の糞数を積算した。そして、放牧前後におけるハタネズミの試験柵内の利用性を調査するため、放牧前連続 3 日間の 1 日平均値と放牧後 1 日、5 日、10 日の 1 日平均値を 2 × 2 の χ^2検定に供した。また、放牧前後における糞数の推

移を調査するため、放牧前連続 3 日間の 1 日平均値と放牧後 1 日、5 日、10 日それぞれの 1 日平均値を 2 × 4 の χ^2検定に供した。

２．結果

放牧前後の全植物被度、リター被度、草高、植生除去帯の通過方向と回数、糞数および巣穴数を表 2.3a,b に示した。2013 年における放牧後の全植物被度、リター被度および草高は、放牧無し区と放牧有り区で同じであった。また、2014 年における放牧後の全植物被度と草高は、放牧無し区と比較して、放牧有り区の全植物被度が約 2/3、草高が約 1/2 であった。一方、放牧後のリター被度は、放牧無し区と放牧有り区で同じであった。

2013 年での植生除去帯におけるハタネズミの通過回数は、通過方向も、放牧前後でも同じであった（$\chi^2 = 0.99$, df = 1, P = 0.7）。

糞数は、2013 年と 2014 年ともに、放牧後は、放牧前より、放牧無し区では有意に多く、放牧有り区では有意に少なかった（それぞれ、$\chi^2 = 2.86\times10^{-5}$, df = 1, P < 0.01, $\chi^2 = 1.05\times10^{-13}$, df = 1, P < 0.001）。また、放牧前後における糞数の推移を表 2.4a,b に示した。2013 年では、放牧無し区の糞数は、放牧前と比較して、放牧後 1 日と 5 日では約 2 倍に増加し、放牧後 10 日では同じであった。それに対して、放牧有り区の糞数は、放牧前と比較して、放牧後 1 日と 5 日では減少し（それぞれ、約 1/10, 約 1/2）、放牧後 10 日では約 1.5 倍に増加した。また、放牧前における放牧無し区と放牧有り区の糞数は、同じであったが、放牧後における放牧有り区の糞数は、放牧無し区と比較して、放牧後 1 日と 5 日では少なく（それぞれ、約 1/30, 約 1/6）、放牧後 10 日では約 2 倍多かった（$\chi^2 = 1.78\times10^{-29}$, df = 1, P < 0.001）。2014 年では、放牧無し区の糞数は、放牧前と比較して、放牧後 1 日では約 5 倍、放牧後 5 日では約 1/3 であった。それに対して、放牧有り区の糞数は、放牧前と比較して、放牧後 1 日では約 1/3、放牧後 5 日では約 1/20 であった。また、両区とも、放牧後 10 日では、糞を確認できなかった。放牧前における放牧無し区と放牧有り区の糞数は、同じであったが、放牧

後における放牧有り区の糞数は、放牧無し区と比較して、放牧後 1 日では約 1/12、放牧後 5 日では約 1/7 であった。

2013 年における巣穴数は、放牧前後で同じであった（$\chi^2 = 2.54$, df = 1, P = 0.9）。2014 年では、放牧後の巣穴数は、放牧前と比較して、放牧無し区では増加し、放牧有り区では減少する傾向であった（$\chi^2 = 0.02$, df = 1, P = 0.1）。

３．考察

本研究において、2013 年と 2014 年ともに、放牧後の全植物被度、リター被度および草高は、放牧無し区と放牧有り区で同じであったが、放牧後における放牧無し区の糞数（2013 年と 2014 年）と巣穴数（2014 年）が増加し、放牧有り区の糞数と巣穴数が減少した。これより、ハタネズミは、植生変化ではなく、ウシ自体の存在に反応したと考えられた。同時に、これまでの報告は、ウシの放牧は、植生変化を通じて、小型哺乳類の捕食リスクを増加させるとしている。植生の草高と被度は、小型哺乳類の餌と捕食者から身を守られる場所（隠れ場）の面で重要である（Jacob 2008）。そのため、植生の草高と被度の低下は、小型哺乳類の餌資源量の減少と捕食リスクの増加をもたらす（Bakker et al. 2009）。例えば、ユーラシアハタネズミ（*Microtus arvalis*）の個体数は、ウシの放牧がない場所と比較して、ウシの放牧がある場所では少ない（Bakker et al. 2009）。また、南米に生息する pampean grassland rodent (*Akodon azarae*) は、穀物収穫後、耕作地から隠れ場のある耕作地の縁に移動する（Cavia et al. 2005）。本研究では、放牧時間が 1 時間と限定的であったことから、植生項目の平均値は変化しなかったが、ウシは採食行動と移動行動も行っており、草地への不均一な効果は明らかである。したがって、ウシの放牧による一部の植生変化が、捕食リスクの増加を介して、ハタネズミの行動を変化させた可能性は否定できない。

2013 年において放牧有り区での放牧後 10 日の糞数が、増加した。採食された植物は、2 日または 7 日後に再成長が始まるので（White 1973）、放牧後 10 日には、柔らかく高栄養な

再成草が成長したと考えられ、放牧有り区への誘因になったと考えられる。それに対して、2014 年では、ウシの行動、ハタネズミの糞の回収作業ならびにハタネズミが巣穴を形成する位置は、2013 年と同じであったにも関わらず、放牧後 10 日では、放牧無し区と放牧有り区ともに、糞を確認できなかった。牧草地において、ハタネズミの個体群構成比を調査した研究では（阿部 1974）、5 月の捕獲個体は、97.2%が越冬個体であったが、6 月の捕獲個体では、42.4%が越冬個体で、57.6%が当年個体であった。これより、本研究において、2014 年に使用したハタネズミは、5 月に捕獲したため、越冬個体であると考えられる。そして、個体群構成の変化は、出生・死亡などによって生じると報告される（阿部 1974）。さらに、2014 年の試験は、5 月～6 月に行ったことから、シマヘビ（*Elaphe quadrivirgata*）が活動的であったと考えられる。それに対して、本研究の試験柵は、ハタネズミを捕食する哺乳類と猛禽類の侵入は防げたが、ヘビの侵入を防ぐことはできない構造であった。これらのことから、2014 年での放牧後 10 日において、糞が確認できなかった要因として、試験期間中の越冬個体の死亡やヘビによる捕食、または、ハタネズミの脱柵などによる試験個体数の減少が推測されたが、判然としなかった。

以上より、ウシの放牧は、ハタネズミの活動性を変えることなく、ハタネズミの草地利用性を適宜変更させることが明らかとなった。そして、ハタネズミの草地利用は、ウシ自体の存在や植生の変化を通した捕食リスクの増加によって、放牧直後に放牧有り区から放牧無し区へシフトし、一方、植物の栄養価の変化によって、放牧後 10 日に放牧無し区から放牧有り区へシフトしたと推測される。

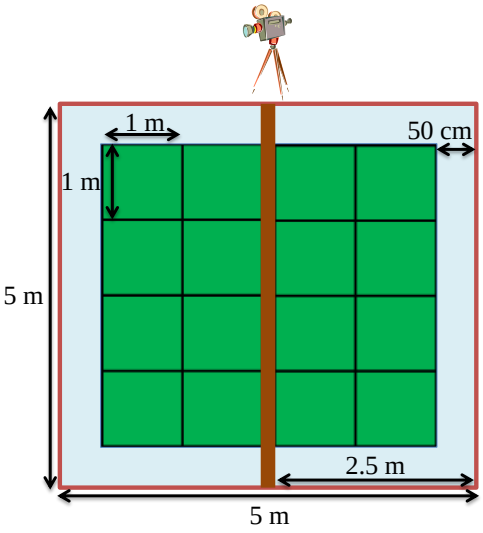

図2.1. ウシの放牧がハタネズミの行動に及ぼす影響調査用試験柵（5 m × 5 m, 地上部：高さ30 cm, 地下部：深さ60 cm）.

（上）：試験柵の外見.
　試験柵内に渡してある梁は、試験前に除去した。試験時は、野生動物やネコなどによってハタネズミが捕食されないよう防鳥ネットで覆った。

（下）：試験柵内の調査セル.
茶色部分：幅25 cmの植生除去帯。
緑色部分：調査セル（1 m × 1 m）。柵から50 cm内側に設置した。
水色部分：糞数の計算に使用した。糞数は、試験柵を植生除去帯で2つに分け、5 m × 2.5 m内の調査セル（8 m²）と水色部分（4.5 m²）の平均値である。
ビデオカメラ：植生除去帯の全体が写るように設置した。

試験柵の半分（放牧有り区）に、生体重約400 kgのホルスタイン1頭を1時間放牧した。

表2.3a. ウシの放牧前後における植生とハタネズミの活動性・草地利用性の違い（2013年）

	放牧前		放牧後		χ^2検定
	平均	標準偏差	平均	標準偏差	
全植物被度（%）					
放牧無し区	59.9	14.1	43.1	9.0	―
放牧有り区	66.6	14.5	41.3	10.6	
リター被度（%）					
放牧無し区	33.8	18.1	32.5	9.3	―
放牧有り区	33.8	14.1	38.1	11.0	
草高（cm）					
放牧無し区	44.4	12.7	30.6	9.4	―
放牧有り区	46.3	12.2	26.3	9.9	
通過方向と回数（回/日）(1)					
放牧有り区⇒無し区	12.8	4.5	23.7	6.4	NS
放牧無し区⇒有り区	15.0	7.1	24.0	12.1	
糞数（個/日/m²）(1)					
放牧無し区	24.7	27.0	49.4	22.0	P < 0.01
放牧有り区	27.1	31.2	18.0	20.0	
巣穴数（個）(1)					
放牧無し区	3		3.7	1.2	NS
放牧有り区	5		7.0	1.7	

(1)：放牧前は連続3日間の平均値、放牧後は放牧後1日、5日、10日の平均値。

表2.3b. ウシの放牧前後における植生とハタネズミの活動性・草地利用性の違い（2014年）

	放牧前		放牧後		χ^2検定
	平均	標準偏差	平均	標準偏差	
全植物被度（%）					
放牧無し区	78.0	15.0	95.9	18.7	―
放牧有り区	79.4	4.7	62.9	22.6	
リター被度（%）					
放牧無し区	35.0	4.6	27.5	7.6	―
放牧有り区	24.4	8.2	20.6	13.2	
草高（cm）					
放牧無し区	38.8	14.6	78.1	27.0	―
放牧有り区	41.0	13.0	43.8	11.9	
通過方向と回数（回/日）(1)					
放牧有り区⇒無し区	1.3	1.2	0	0	測定不可
放牧無し区⇒有り区	1.0	1.7	0	0	
糞数（個/日/m²）(1)					
放牧無し区	28.7	20.8	48.0	73.6	$P < 0.001$
放牧有り区	32.9	37.6	4.2	5.8	
巣穴数（個）(1)					
放牧無し区	6		9.7	1.5	$P = 0.1$
放牧有り区	9		4.0	0	

(1)：放牧前は連続3日間の平均値、放牧後は放牧後1日、5日、10日の平均値。

表2.4a. ウシの放牧前後におけるハタネズミの草地利用性（糞数（個/日/m²））の変化（2013年）

	放牧前(1)		放牧後1日		放牧後5日		放牧後10日		χ^2検定
	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	
放牧無し区	24.7	27.0	58.8	71.7	65.3	101.0	24.3	38.2	$P < 0.001$
放牧有り区	27.1	31.2	2.8	4.9	10.6	12.4	40.7	70.9	

(1): 放牧前は連続3日間の平均値。

表2.4b. ウシの放牧前後におけるハタネズミの草地利用性（糞数（個/日/m²））の変化（2014年）

	放牧前(1)		放牧後1日		放牧後5日		放牧後10日		χ^2検定
	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	平均	標準偏差	
放牧無し区	28.7	20.8	132.8	66.8	11.3	13.2	0	0	測定不可
放牧有り区	32.9	37.6	10.8	9.6	1.7	2.4	0	0	

(1): 放牧前は連続3日間の平均値。

第 3 章　ハタネズミの草地利用性と行動に及ぼす要因の検証

諸言

草地に生息している小型哺乳類は、餌・隠れ場・巣などを草地の植生や土壌に依存しているため（Keesing 1998）、構造的に複雑な植生構造や被度が密な場所を好む（Schmidt & Olsen 2003）。それに対して、現存量の増加と共に、枯死植物が増加するので、餌を探す時間と餌のハンドリングタイム（handling time, 餌を消費するのにかかる時間）は増加する（Van der Wal et al. 1998）。そのため、採餌行動中に、捕食者と遭遇することが多くなり、捕食リスクが増加すると考えられる。一方、植生の高さは、小型哺乳類の捕食リスクの感知に強く関連する（Rosenzweig 1973）。例えば、キタハタネズミ（*Microtus agrestis*）に草高が異なる 2 つの植生を提示した試験において、イイズナ（*Mustela nivalis*）存在下では、低草高の植生を選択し、チョウゲンボウ（*Falco tinnunculus*）存在下では、高草高の植生を選択した（Korpimäki et al. 1996）。また、小型哺乳類は、ニオイによって哺乳類の捕食者を知覚し（Jedrzejewski et al. 1993）、植生の構造または草高に影響される視覚刺激（Johnson & Horn 2008）や鳴き声（Eilam et al. 1999）などによって猛禽類の捕食者を知覚する。さらに、捕食者は、森林エッジ（コリドー）を移動や餌探しに利用するため、アメリカハタネズミ（*Mirotus pennsylvanicus*）は、森林エッジより草地内部に多く生息する（Nickel et al. 2003）。

プレーリーハタネズミ（*Mirotus ochrogaster*）は、多様な植物を採餌し、生息地の植生、植物の現存量、季節に依存して餌の種類を変える（Cole & Batzli 1979; Pascarella & Gaines 1991）。また、アメリカハタネズミ（*Mirotus pennsylvanicus*）は、夏季の餌に、窒素が多く、繊維とタンパク結合フェノールが少ない植物を好む（Bergeron & Jodain 1987; Marquis & Batzli 1989）。特に、相対的に体の小さい反芻草食動物は、餌の量よりむしろ餌の質に基づき、採餌場を選択すると言われている（Wilmshurst et al. 2000）。一方、植物現存量の増加は、

植物の低栄養価をもたらす（Crawley 1983）。それに対して、放牧家畜による採食や排泄は、若葉、植物の消化率、植物体中の粗タンパク質とナトリウムを増加させるため（Gibson 2009; Green & Detling 2000）、小型哺乳類に良質な餌を提供する可能性がある。

自然界において、餌と捕食リスクは、時空間的に不均一であり（Stephens & Krebs 1986）、多くの動物は、採餌中に起こる捕食リスク（コスト）に対して、栄養摂取（ベネフィット）とのバランスを重視しなければならない（Holmes 1991）。そのため、Lima & Valone (1986) は、捕食リスクが、餌をいつ（Kotler 1984）、どこで（Kotler 1984; Lima et al. 1985）、何を（Dill & Fraser 1984）、どのように（Lima 1985; Lima et al. 1985）採餌するかの決定（採餌決定 foraging decision）に影響すると紹介している。また、植生が密で高い所の巣穴と植生が疎で低い所の巣穴において、デブスナネズミ（*Psammomys obesus*）の採餌行動を比較した Tchabovsky et al. (2001) の試験では、前者では主に地上で採餌し、後者では主に巣穴への餌の運搬や頬袋への詰め込みという貯蔵を行った。さらに、後者では、地上で採餌に費やす時間が短く、採餌量が少なかった。そして、警戒行動に費やす時間は、前者では地上での活動時間の 1.1% に対し、後者では 24.4%であった。また、大きい餌と小さい餌を隠れ場から離してハイイロリス（*Sciurus carolinensis*）に提示した試験では、ハイイロリスは、小さい餌より、大きい餌を隠れ場に運び、そして、大きい餌のハンドリングタイムは、隠れ場の外（つまり、捕食リスクがある場所）より、隠れ場の中において長かった（Lima et al. 1985; Lima & Valone 1986）。さらに、高栄養（施肥と刈り取り）と低栄養（無処理）の植生をアナウサギ（*Oryctolagus cuniculus*）に提示した試験では、低栄養植生の利用は、巣穴からの距離の増加と共に減少したが、高栄養植生の利用は、距離に関係なく一定であった（Bakker et al. 2005）。

第 2 章において、ウシの放牧は、採食と踏圧を介して、ハタネズミの生息環境の植物の被度と草高を減少・不均一化し、植物の種構成と栄養価を変化させることを明らかにした。また、ウシの放牧は、ハタネズミの活動性に影響を与えないが、草地利用性を適宜変更させることを明らかにした。しかしながら、ウシの放牧は植生の様々な側面を同時に変える

ため、どのような植生変化が要因となってハタネズミの草地利用性に影響するかは、明確ではない。また、小型哺乳類は、多くの捕食者にとって重要な餌資源であるため（Hörnfeldt et al. 1990）、ハタネズミは、常に捕食者による直接的な採餌行動にさらされている。さらに、捕食リスクと餌の栄養価は、時空間的に不均一であることから（Stephens & Krebs 1986）、放牧草地において、ハタネズミがどのような採餌行動をとっているかは、明らかとなっていない。

第 1 節では、ハタネズミの利用空間と行動に及ぼす要因を検証するため、第 1 項において、植生構造が異なる環境に対するハタネズミの選好性を調査し、第 2 項において、捕食者の有無によるハタネズミの行動を比較した。第 2 節では、ハタネズミの採餌選択と採餌行動に及ぼす要因を検証するため、第 1 項において、植物の栄養価と長さが異なる餌に対するハタネズミの採餌選択を調査し、第 2 項では、捕食者がハタネズミの採餌行動に及ぼす影響を調査した。なお、小型哺乳類は、哺乳類や爬虫類の地上性の捕食者を知覚する際、嗅覚刺激を用いるが（Jedrzejewski et al. 1993; Phillips & Waterman 2013）、空中性の猛禽類を知覚する際、植生の構造や草高に影響される視覚刺激（Johnson & Horn 2008）や鳴き声（Eilam et al. 1999）の聴覚刺激を用いると言われている。これより、ウシの放牧による植生変化は、ハタネズミに対する猛禽類からの視覚刺激に影響すると考えられるため、本研究では、捕食者を猛禽類と設定した。

第 1 節　ハタネズミの利用空間と行動に及ぼす要因

第 1 項　放牧草地の植生がハタネズミの利用空間に及ぼす影響

１．材料と方法

試験動物

2012 年 6 月 28 日～7 月 1 日、第 2 章第 2 節と同じ場所と方法で、ハタネズミを捕獲し、飼育した。

試験には、飼育個体 12 匹（捕獲時平均体重 ± SD ; ♂(5 匹) : 35.0 ± 3.8 g, ♀(7 匹) : 32.4 ± 9.4 g）から性成熟した活発な個体を無作為に 6 匹選び、使用した。

試験設定

本研究を、2012 年 9 月～10 月、川渡フィールドセンターの屋内（綿羊試験舎）で行った。

試験箱（縦×横×高さ : 1 × 1 × 0.45 m, 図 3.1）に待機場と 2～3 つの小部屋を作り、小部屋には植生構造（草高・被度）が異なる処理を行った。草高処理では、リードカナリーグラスの株を用いて、①均一草高 25 cm 区と 10 cm 区、②均一草高 10 cm 区と 5 cm 区、③均一草高 25 cm 区と不均一草高 25 cm と 5 cm の混合区を設定した。被度処理では、リードカナリーグラスの株を用いて、④草高 25 cm の均一被度 85%区、50%区および 15%区、稲わらを用いて、⑤リター有り区とリター無し区を設定した。なお、稲わらは、厚さ 2 cm になるようリター有り区に敷き詰めた。

全ての処理において、ハタネズミを 1 匹ずつ試験箱の待機場に入れ、ゲートの開放と同時に、ビデオカメラで行動を 3 時間録画した。また、全ての処理において、前試験個体の影響がでないように、試験ごとに試験状態をリセットした。

観察方法と解析

植生構造の選好性を調査するため、試験開始 30 分までを馴致とし、それ以降の 2 時間 30 分あたりの各区の滞在時間とアクセス回数、ならびに移動の時間と回数を連続観察法により測定した。なお、移動に関しては、小部屋に入っていない時間と小部屋から出た回数を測定した。そして、滞在時間に関しては、滞在場所を因子とした一元配置分散分析を行い、アクセス回数は Wilcoxon 符号付順位検定に供した。

２．結果

各草高処理における滞在時間とアクセス回数は、①草高 25 cm 区では 2 時間 14 分 17 秒と 5.7 回、草高 10 cm 区では 14 分 23 秒と 3.7 回、移動等は 1 分 20 秒と 8.5 回であった（表 3.1）。②草高 10 cm 区では 2 時間 19 分 23 秒と 3 回、草高 5 cm 区では 9 分 39 秒と 2 回、移動等は 58 秒と 4 回であった（表 3.2）。①および②ともに、高い草高（①では草高 25 cm 区、②では草高 10 cm 区）の滞在時間は、低い草高より、有意に長かった（それぞれ、$F = 337.42$, $df = 2$, $P < 0.001$; $F = 458.43$, $df = 2$, $P < 0.001$）。また、②において、草高 10 cm 区へのアクセス回数は、草高 5 cm 区より、有意に多かった（$P < 0.05$）。③均一草高区では 1 時間 57 分 57 秒と 5.2 回、不均一草高区では 31 分 1 秒と 5.3 回、移動等は 1 分 2 秒と 9.5 回であり、均一草高区の滞在時間は不均一草高区より、有意に長かった（$F = 10.60$, $df = 2$, $P < 0.01$, 表 3.3）。また、試験個体番号 1 (F)は、他個体と異なり、不均一草高に長く滞在した。

各被度処理における滞在時間とアクセス回数は、④被度 85%区では 1 時間 30 分 39 秒と 4.7 回、被度 50%区では 54 分 44 秒と 3 回、被度 15%区では 2 分 52 秒と 3.7 回、移動等は 1 分 44 秒と 11.3 回であった。被度 85%区の滞在時間は、被度 15%区より、有意に長かった（$F = 4.68$, $df = 3$, $P < 0.05$, 表 3.4）。また、試験個体番号 50 (F)と 1 (F)は、他個体と異なり、被度 50%に長く滞在した。⑤リター有り区では 2 時間 18 分 1 秒と 8.7 回、リター無し区では 6 分 55 秒と 7.8 回、移動等は 5 分 3 秒と 16.2 回であり、リター有り区の滞在時間は、リター

無し区より、有意に長かった（$F = 282.84$, $df = 2$, $P < 0.001$, 表 3.5）。

３．考察

スペイン中部に生息する多種の小型哺乳類の個体数は、植生の高さと量に正に相関した（Torre et al. 2007）。モザイク状に森林と農地が散在する地形に生息するキタハタネズミ（*Mictorus agrestis*）の個体数は、植生の複雑性に正に関係し、樹木の草高、樹木の本数、遷移後期の特徴である低木の量、枯死した樹木の幹などの木くずの量に負に関係した（Panzacchi et al. 2010）。また、サンガクハタネズミ（*Microtus montanus*）は、裸地割合が高い場所を有意に避けた（Pearson et al. 2001）。そして、本研究では、草高がより高く均一で、被度が密で、リターがある植生において、ハタネズミの滞在時間が長かったことを明らかにし、それらは、前述した実態調査報告と一致した。すなわち、本研究は、実態調査で示唆されたハタネズミのこれらの植生に対する選好を実験的に証明したと言える。ウシの放牧による植物高の低下や不均一化、ならびに被度やリターの減少によるハタネズミの生息抑制は、ハタネズミの捕食リスクの増加に由来すると示唆される。

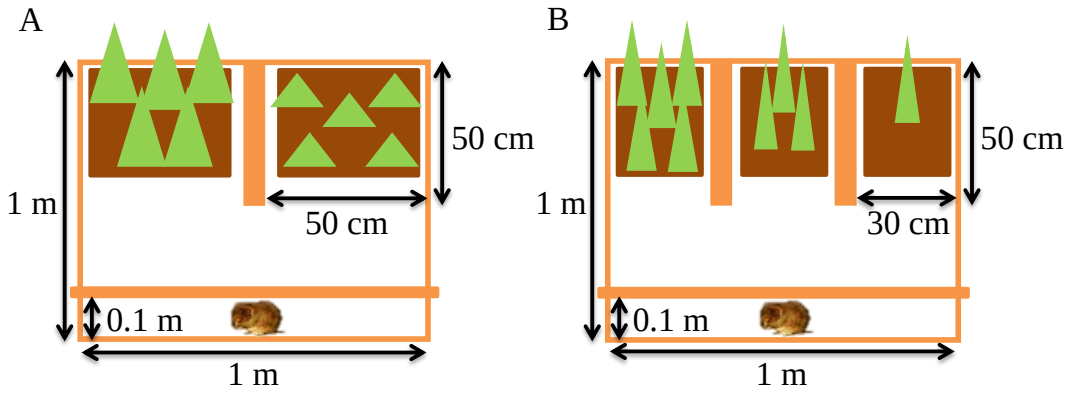

図3.1. ハタネズミによる植生選択用試験箱（縦×横×高さ:1 × 1 × 0.45 m）.

A:草高の違いならびにリターの有無の選択用試験箱.
試験箱内上部に小部屋（50 cm × 50 cm）を2つ設置した。

B:被度の違いの選択用試験箱.
試験箱内上部に小部屋（50 cm × 30 cm）を3つ設置した。

小部屋には、土を箱の上部から約40 cmまで、厚さ3 cm程度で敷き、リードカナリーグラスの株を植栽した。小部屋の植生は、処理によって変えた。試験箱内に、0.1 m × 1 mの待機場を設け、取り外しができる板（ゲート）で区切った。ビデオカメラは、試験箱外から、試験箱全体が写るように設置した。

表3.1. ①均一草高25 cm区と10 cm区の同時提示におけるハタネズミの各区での滞在時間（時間：分：秒）とアクセス回数（回）（n = 6）

	滞在時間(1)			アクセス回数(1)		
	25 cm区	10 cm区	移動(2)	25 cm区	10 cm区	移動(2)
平均	2:14:17***	0:14:23***	0:01:20	5.7	3.7	8.5
標準偏差	0:12:10	0:11:42	0:01:11	3.1	1.8	4.4

*** ： 時間：分：秒；同記号間に有意差あり, Bonferroni検定, P < 0.001

(1)：試験開始30分までを馴致とし、試験時間を2時間30分とした。
(2)：移動は、待機場にも区にも入っていない状態を示す。

表3.2. ②均一草高10 cm区と5 cm区の同時提示におけるハタネズミの各区での滞在時間（時間：分：秒）とアクセス回数（回）（n = 6）

	滞在時間[1]			アクセス回数[1]		
	10 cm区	5 cm区	移動[2]	10 cm区	5 cm区	移動[2]
平均	2:19:23***	0:09:39***	0:00:58	3.0*	2.0*	4.0
標準偏差	0:11:19	0:10:18	0:01:20	1.8	1.5	3.3

*** ： 時間：分：秒；同記号間に有意差あり, Bonferroni検定, $P < 0.001$

* ： 同記号間に有意差あり, Wilcoxon符号付順位検定, $P < 0.05$

[1]：試験開始30分までを馴致とし、試験時間を2時間30分とした。

[2]：移動は、待機場にも区にも入っていない状態を示す。

表3.3. ③均一草高25 cm区と不均一草高25 cmと5 cmの混合区の同時提示におけるハタネズミの各区での滞在時間（時間：分：秒）とアクセス回数（回）（n = 6）

試験個体	滞在時間[1]			アクセス回数[1]		
（性別）	均一区	不均一区	移動[2]	均一区	不均一区	移動[2]
200 (M)	2:20:16	0:08:51	0:00:53	6	7	12
1 (F)	0:04:14	2:24:59	0:00:47	5	7	11
2000 (F)	2:26:00	0:02:31	0:01:29	3	3	5
50 (F)	2:12:14	0:16:20	0:01:26	6	6	11
4000 (M)	2:21:53	0:07:40	0:00:27	5	4	8
2010 (M)	2:23:02	0:05:47	0:01:11	6	5	10
平均	1:57:57*	0:31:01*	0:01:02	5.2	5.3	9.5
標準偏差	0:55:54	0:56:01	0:00:24	1.2	1.6	2.6

* ： 時間：分：秒；同記号間に有意差あり， Bonferroni検定, $P < 0.05$

[1]：試験開始30分までを馴致とし、試験時間を2時間30分とした。
[2]：移動は、待機場にも区にも入っていない状態を示す。

表3.4. ④草高25 cmの被度85%区、50%区および15%区の同時提示におけるハタネズミの各区での滞在時間（時間：分：秒）とアクセス回数（回）（n = 6）

試験個体	滞在時間[1]				アクセス回数[1]			
（性別）	85%区	50%区	15%区	移動[2]	85%区	50%区	15%区	移動[2]
4000 (M)	2:25:56	0:02:08	0:01:06	0:00:50	4	3	5	12
50 (F)	0:06:45	2:22:09	0:00:19	0:00:47	3	3	2	8
2000 (F)	2:25:55	0:02:28	0:01:18	0:00:19	3	1	2	6
1 (F)	0:06:30	2:22:57	0:00:01	0:00:32	2	3	1	6
2010 (M)	2:27:58	0	0:01:16	0:00:46	2	0	1	3
200 (M)	1:30:52	0:38:43	0:13:14	0:07:11	14	8	11	33
平均	1:30:39*	0:54:44	0:02:52*	0:01:44	4.7	3.0	3.7	11.3
標準偏差	1:08:35	1:09:32	0:05:06	0:02:41	4.6	2.8	3.9	11.0

*：時間：分：秒；同記号間に有意差あり, Bonferroni検定, $P < 0.05$

[1]：試験開始30分までを馴致とし、試験時間を2時間30分とした。
[2]：移動は、待機場にも区にも入っていない状態を示す。

表3.5. ⑤リター有り区と無し区の同時提示におけるハタネズミの各区での滞在時間（時間：分：秒）とアクセス回数（回）（n = 6）

	滞在時間[1]			アクセス回数[1]		
	有り区	無し区	移動[2]	有り区	無し区	移動[2]
平均	2:18:01***	0:06:55***	0:05:03	8.7	7.8	16.2
標準偏差	0:15:02	0:11:09	0:04:26	9.0	10.3	19.3

*** ： 時間：分：秒；同記号間に有意差あり, Bonferroni検定, P < 0.001

[1]：試験開始30分までを馴致とし、試験時間を2時間30分とした。
[2]：移動は、待機場にも区にも入っていない状態を示す。

第 2 項　捕食者がハタネズミの行動に及ぼす影響

１．材料と方法

試験動物

2013 年 10 月、第 2 章第 2 節と同じ場所と方法で、ハタネズミを捕獲し、飼育した。なお、ハタネズミを捕獲した草地には、ハタネズミの捕食者として、ホンドギツネ（*Vulpes vulpes japonica*）、ニホンイタチ（*Mustela itatsi*）、テン（*Martes melampus*)、アオダイショウ（*Elaphe climacophora*）、シマヘビ（*Elaphe quadrivirgata*）、トビ（*Milvus migrans*）、ノスリ（*Buteo japonicus*）、チョウゲンボウ（*Falco tinnunculus*)）などが生息する。

試験には、飼育個体から性成熟した活発な個体を無作為に 6 匹（捕獲時平均体重 ± SD；♂(3 匹) : 45.6 ± 10.1 g, ♀(3 匹) : 36.7 ± 6.8 g）選び、使用した。なお、ハタネズミの飼育数が、10 匹前後になるよう、随時ハタネズミを捕獲した。

試験設定

本研究を、2013 年 10 月、川渡フィールドセンターの屋内（綿羊試験舎）で行った。

試験箱（縦×横×高さ：1.8 × 0.45 × 0.45 m, 図 3.2）に待機場を設置し、以下の試験手順で行った。まず、試験箱の馴致として、待機場付近に餌（マウス普通飼料）と水を設置し、ハタネズミを 1 匹ずつ 3 時間入れた。馴致後、餌と水を除去し、ハタネズミを待機場に戻し、ゲートの開放と同時に、ビデオカメラで行動を 15 分間録画した（捕食者無し区)。捕食者無し区の試験後、ハタネズミを待機場に戻し、猛禽類の模型を試験箱の端（図 3.2 の場所 d）に、地上 1 m の高さで設置した。そして、ゲートの開放と同時に、模型を 30 秒間揺らし、ビデオカメラで行動を 15 分間録画した（捕食者有り区)。

観察方法と解析

各区における各行動の時間配分の違いを調査するため、15 秒間隔の 1-0 サンプリング法を用いて、移動行動 moving、座位休息行動 staying、毛繕い行動 grooming、探査行動 exploration、警戒行動 vigilance の 15 分間の行動度数（最大 60）を求め、各行動を試験個体で平均し（n = 6）、2 × 5 の χ^2検定を行った。各行動の定義を表 3.6 に示した。

各区における各場所の利用回数の違いを調査するため、試験箱（図 3.2）をスタート地点（ゲート、場所 a）から猛禽類の模型を設置した地点（場所 d）まで等間隔に 4 つ（場所 a, b, c, d）に区切った。そして、15 秒間隔の 1-0 サンプリング法を用いて、各場所での移動行動 moving、座位休息行動 staying、毛繕い行動 grooming、探査行動 exploration、警戒行動 vigilance の 15 分間の行動度数（最大 60）を求め、各場所での行動度数を合計し、試験個体で平均し（n = 6）、Wilcoxon 符号付順位検定を行った。

２．結果

15 分間の各行動の平均時間配分は、捕食者無し区と捕食者有り区で異なり（$\chi^2 = 0.53$, df = 4, $P < 0.05$, 図 3.3）、捕食者有り区では、警戒行動と座位休息行動が増加し、移動・探査・毛繕いの行動が減少した。また、捕食者有り区において、模型の方へ頭を向け 2 秒以上凝視する行動、ニオイを嗅ぐ行動および逃走行動が確認された。さらに、各行動の発現個体数の推移を図 3.4 に示した。捕食者無し区において、試験開始 10 分 15 秒～15 分では、警戒行動の発現個体数は、0 匹であった。また、捕食者有り区において、試験開始 3 分～5 分での移動行動と試験開始 1～5 分での探査行動の発現個体数は、0 匹であり、試験開始 3 分 15 秒～6 分 30 秒での座位休息行動の発現個体数は、全 6 匹であった。

15 分間の各場所の平均利用回数では、捕食者有り区における場所 a の利用回数は、捕食者無し区より、有意に少なかった（$P < 0.05$, 図 3.5）。

３．考察

本研究において、捕食者の存在下において、ハタネズミは、移動・毛繕い・探査などの動く行動を減少させ、警戒行動と座位休息行動を増加させたことから、捕食者の存在は、「留まり、警戒する」という行動変化をもたらすことが示された。同様に、経過時間に伴う各行動の発現個体数の推移では、捕食者の存在下において、移動行動と探査行動が全く消失し、同時に、座位休息行動が全匹で発現した時間帯が当初の 5〜6 分まであったことからも、捕食者の存在は、短時間の「留まる」行動を誘発させたと言える。social vole (*Microtus socialis guntherei*) の茶色の毛皮は、生息地の重粘土色に溶け込むため、一度動かなくなると、区別するのが困難になると報告される（Edut & Eliam 2003）。そのため、ハタネズミにとって、「留まる」行動は、効果的な捕食回避行動であると言える。一方、捕食者無し区では、試験開始後 10〜15 分で警戒行動は消失した。これらのことから、捕食回避行動は、直近の短時間発現するが、持続性は極めて低く、10 分程度で警戒行動すら消失することが明らかとなった。

アナウサギ（*Oryctolagus cuniculus*）にオオタカの模型を提示する試験（Pongrácz & Altbäcker 2000）において、アナウサギが不動化と模型の凝視を発現した点では、本研究と一致したが、アナウサギの滞在時間がオオタカの模型から最も遠い場所において長いという点では、本研究と異なった。草地を主に餌場としている猛禽類（チョウゲンボウ）は、ハタネズミの糞尿が発する紫外線によって、ハタネズミの密度を検出できる（Viltala et al. 1995）。そして、本研究では、馴致時に餌と水を待機場付近に設置したため、待機場付近には糞尿が多く確認された。これらのことから、試験前までいた場所（待機場）を避けたため（本研究では、待機場から離れるためには捕食者を設置した図 3.2 の場所 d の方向しかない）、模型から最も遠い場所 a の利用回数が少なかったと考えられた。

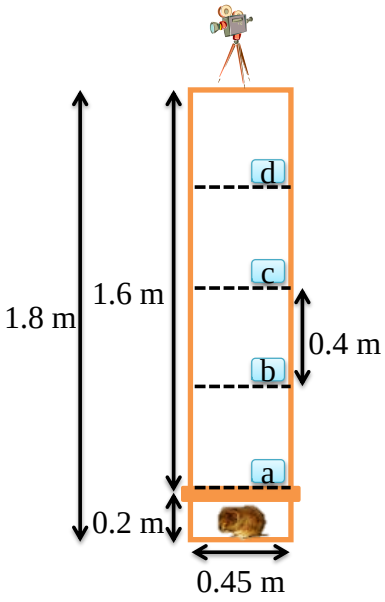

図3.2. ハタネズミの行動に及ぼす捕食者の影響調査用試験箱（縦×横×高さ：1.8 × 0.45 × 0.45 m）. 試験箱内に、0.2 m × 0.45 mの待機場を設け、取り外しができる板（ゲート）で区切り、スタート地点（ゲート、場所a）から等間隔（0.4 m）に場所a, b, c, dとした。試験箱の端（場所d）の0.45 mの側面は、透明なアクリル板を設置した。ビデオカメラは、試験箱の端（場所d）の外側から、試験箱全体が写るように設置した。捕食者有り区では、猛禽類の模型を試験箱の端（場所d）に、地上1 mの高さで設置した。

表3.6. ハタネズミの 行動の定義（エソグラム）（Pongrácz & Altbäcker 2000から一部参照）

行動型	行動単位	行動の定義
移動moving	移動moving	4足歩行で移動する。
座位休息staying	座位休息staying	後足とおしりを床につけて静止する。不動化freezing（床に身をかがめ動かなくなるが、横たわらない。）も含む。
毛繕いgrooming	毛繕いgrooming	自分自身を毛繕う。
探査exploration	直立rearing	後足だけで立ち上がる。
	臭いを嗅ぐsniffing	床の臭いをかぐ。
	掘るdigging	前足で床を掻く。
	齧るgnawing	試験箱を齧る。
採餌eating	採餌eating	餌を食べる。餌提示トレイに触れる。餌提示トレイに近づく。
警戒vigilance	行動の一時停止pause	移動中、立ち止まる。
	凝視staring	模型の方へ頭を向け、2秒以上凝視する。
	臭いを嗅ぐsniffing	模型の方へ頭を向け、臭いを嗅ぐ。
	逃走fleeing	模型から離れる方向へ（速く）走る。突然移動を開始し、短距離走る。

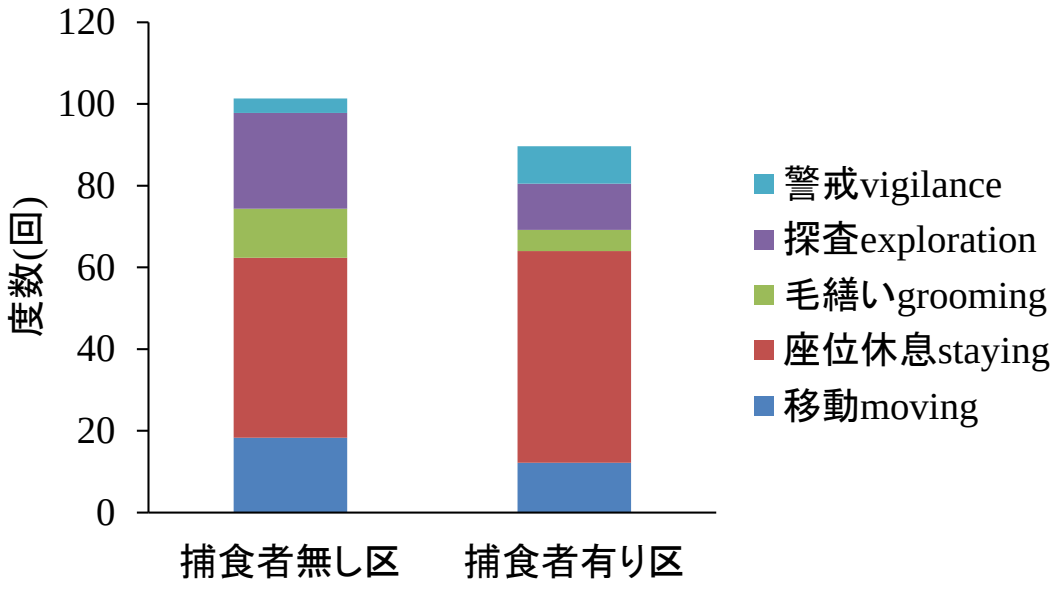

図3.3. 試験箱滞在15分間の捕食者無し区と捕食者有り区におけるハタネズミの各行動平均時間配分（n = 6）.

χ^2検定, $P < 0.05$

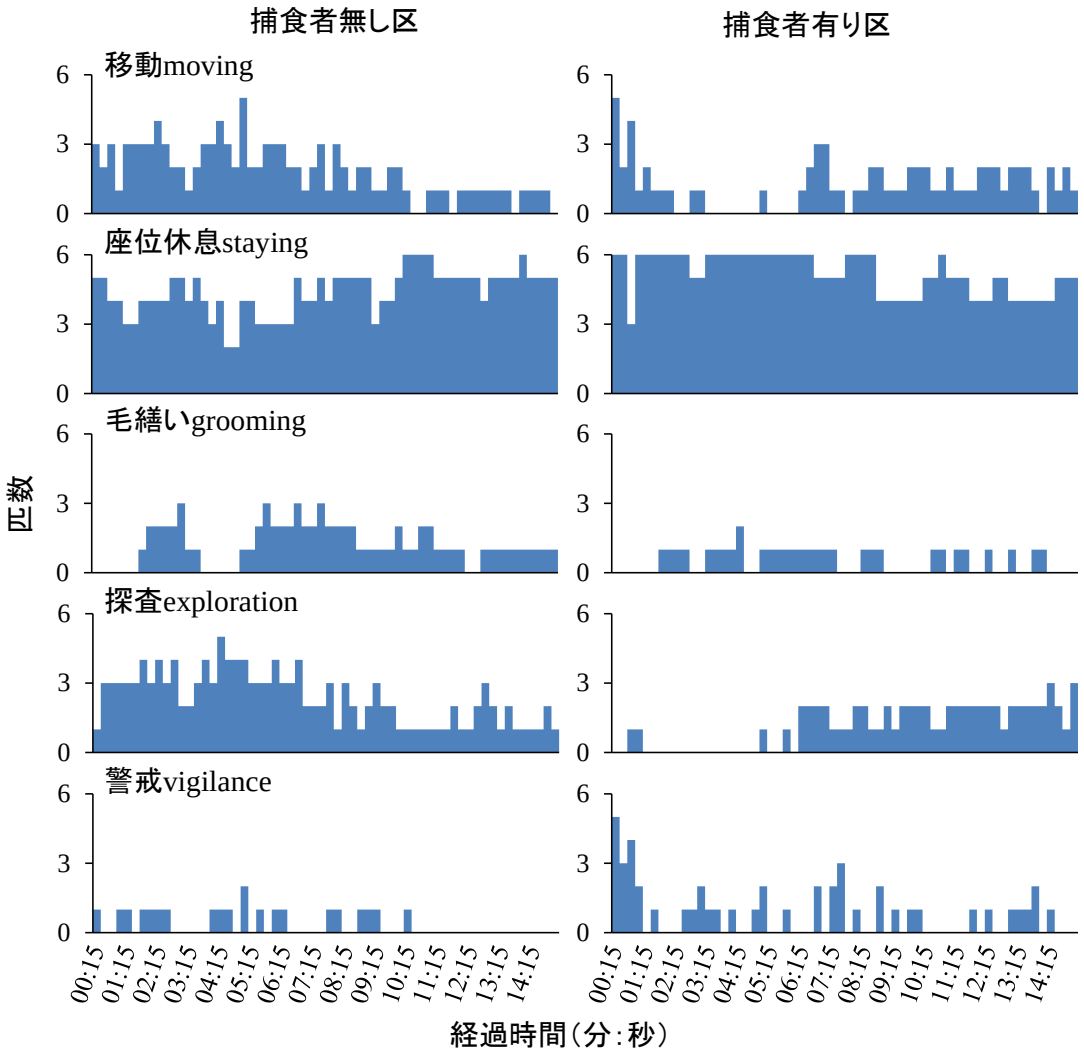

図3.4. 試験箱滞在15分間の捕食者無し区と捕食者有り区における
ハタネズミの各行動の発現個体数の推移.

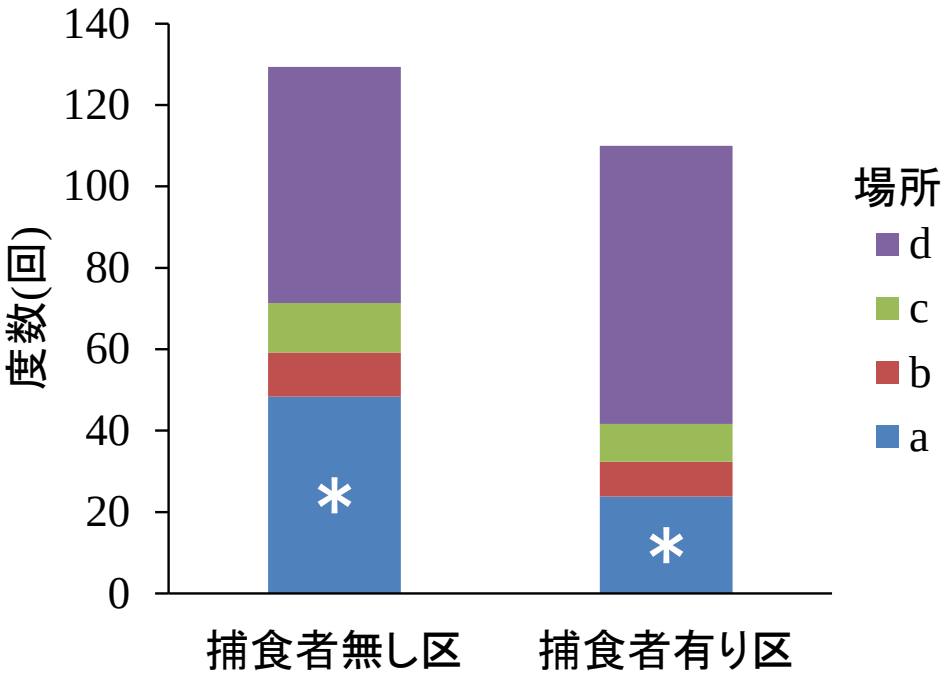

図3.5. 試験箱滞在15分間の捕食者無し区と捕食者有り区におけるハタネズミの各場所平均利用回数（n = 6）.

＊：同記号間に有意差あり,
Wilcoxon符号付順位検定, $P < 0.05$

第 2 節　ハタネズミの採餌選択と採餌行動に及ぼす要因

第 1 項　餌の特性がハタネズミの採餌選択に及ぼす影響

１．材料と方法

試験動物

2013 年 6 月～10 月、第 2 章第 2 節と同じ場所と方法で、ハタネズミを捕獲し、飼育した。

試験には、飼育個体 10 匹（捕獲時平均体重 ± SD ; ♂(5 匹) : 28.8 ± 4.3 g, ♀(5 匹) : 28.4 ± 3.3 g）から性成熟した活発な個体を無作為に 6 匹選び、使用した。なお、ハタネズミの飼育数が、10 匹前後になるよう、随時ハタネズミを捕獲した。

試験設定

本研究を、2013 年 7 月～10 月、川渡フィールドセンターの屋内（綿羊試験舎）で行った。

試験箱（縦×横×高さ：0.5 × 0.3 × 0.45 m, 図 3.6A）にダンボールで作成した隠れ場（縦×横×高さ：0.1 × 0.15 × 0.1 m）と餌提示トレイ（縦×横×高さ：0.15 × 0.12 × 0.03 m）を設置し、そこに栄養価および長さが異なる餌を提示した。餌の栄養価処理では、①マウス普通飼料区（TDN：92.7%）とマウス繁殖用飼料区（TDN：96.1%）（オリエンタル酵母工業株式会社の標準飼料成分より計算）、②結実期オーチャードグラス（以下、OG）区（TDN：45.4%）と刈り取り後 10 cm 再成長した OG 区（TDN：67.6%）を設定した（日本標準飼料成分表 2009 年版）。提示量は、①ではペレット 2 個（約 7 g）、②では 5 g とした。また、②の OG は、葉身（葉身の先端は除く）を使用し、5 cm に切りそろえて提示した。餌の長さ処理では、③10 cm 長区と 5 cm 長区、④25 cm 長区と 10 cm 長区を設定した。各区の提示植物は、OG あるいはシロクローバ（以下、WC）で、各区 5 g ずつ提示した。植物の提示部位は、OG では葉身（葉身の先端は除く）で、WC は、葉身と葉柄（図 3.7）で、葉身の付け根から葉柄に向かって長さをそろえた。また、④の WC 25 cm 長区では、茎が含まれるこ

とがあった。全ての処理において、ハタネズミを 1 匹ずつ試験箱に入れ、3 時間採餌させ、また、ビデオカメラで行動を 3 時間録画した。

試験箱（縦×横×高さ：0.5 × 0.3 × 0.45 m, 図 3.6B）に、ダンボールで作成した隠れ場（縦×横×高さ：0.1 × 0.15 × 0.1 m）を設置し、ハタネズミを 1 匹ずつ試験箱に入れ、WC を 25 cm 長区､10 cm 長区および 5 cm 長区として､隠れ場の出入口付近で各区 1 本ずつ提示した。それを、各個体 3〜5 回繰り返した。そして、ハタネズミが WC に触れてから、5 分間の行動を録画した。

観察方法と解析

餌の選好性を調査するため、処理ごとに各区の 3 時間の採餌量を求め、t 検定を行った。

また、ハタネズミが WC に触れてから WC を食べきるまでの時間をハンドリングタイムとした。ハンドリングタイムは個体ごとに平均し、提示長を説明変数、ハンドリングタイムを目的変数とした一元配置分散分析に供した。また、WC 25 cm 長区に関して、ハタネズミが WC に触れてから 5 分で食べきらなかった場合、ハンドリングタイムを 5 分とした。

④WC の 25 cm 長区と 10 cm 長区の比較試験では、さらに、餌提示トレイへの全アクセス回数と餌を隠れ場に持ち帰る回数を連続観察により測定し、それぞれ Wilcoxon 符号付順位検定を行った。

２．結果

餌の栄養価処理における 3 時間あたりの採餌量（平均値 ± SD）（図 3.8）は、①マウス普通飼料区では 0.7 ± 0.6 g、マウス繁殖用飼料区では 0.6 ± 0.5 g （$P = 0.7$）、②結実期 OG 区では 0.8 ± 0.6 g、刈り取り後 10 cm 再成長した OG 区では 2.5 ± 1.0 g（$P < 0.01$）であった。

餌の長さ処理おける 3 時間あたりの採餌量（平均値 ± SD）（図 3.9）は、③OG において、10 cm 長区では 1.8 ± 0.9 g、5 cm 長区では 1.9 ± 0.9 g（$P = 0.7$）、WC において、10 cm 長区で

は 3.2 ± 1.6 g、5 cm 長区では 2.6 ± 1.3 g（P = 0.5）であった。④OG において、25 cm 長区では 1.9 ± 0.8 g、10 cm 長区では 1.0 ± 0.8 g（P = 0.07）、WC において、25 cm 長区では 2.8 ± 0.8 g、10 cm 長区では 2.5 ± 1.1 g（P = 0.5）であった。

ハンドリングタイムは、WC 25 cm 長区では 3 分 59 秒 ± 58 秒、WC 10 cm 長区では 54 秒 ± 12 秒、WC 5 cm 長区では 27 秒 ± 7 秒であり、WC 25 cm 長区のハンドリングタイムは、WC 10 cm 長区と WC 5 cm 長区より、有意に長かった（F = 67.66, df = 2, P < 0.001, 図 3.10）。

WC 25 cm 長区でのアクセス回数は、WC 10 cm 長区より、有意に少なかった（P < 0.05, 表 3.7）。また、WC 25 cm 長区での餌を隠れ場に持ち帰る回数は、WC 10 cm 長区より、少ない傾向であった（P = 0.1）。

３．考察

本研究において、再成長した高栄養の OG の採餌量が多かった。草食動物による植物の採餌は、葉身の窒素濃度の増加をもたらす（Coppock et al. 1983a; Green & Detling 2000）。そのため、ウシに採食され再成長した植物は、採食されない植物より、ハタネズミにとって、より嗜好性に富み、栄養的と考えられる。アメリカハタネズミ（*Mirotus pennsylvanicus*）は、夏季の餌に、窒素が多く、繊維とタンパク結合フェノールが少ない植物を好んだとの報告がある（Bergeron & Jodain 1987）。このため、ハタネズミは、高栄養な餌を選好することが、本研究で実験的に確認された。

また、ハタネズミは、3 つの胃（食道嚢・腺胃・幽門胃）を有しており（梶ヶ谷&後藤 1980）、反芻動物の第一胃と同様に、食道嚢では、VFA の生産と吸収が行われている（工藤 1980；小原&後藤 1980）。また、ハタネズミの食道嚢では、繊維含量の少ない飼料の多給により、異常発酵（食道嚢の酸性化）が起こり、病的な状態が誘発されやすいと言われている（工藤&大木 1981）。本研究において、提示したマウス飼料の粗繊維（普通飼料では 2.8%、繁殖用飼料では 3.1%）は、ハタネズミが選好する植物の粗繊維（28.5% , Bergeron & Jodoin 1987）

より少なく、病的な状態を誘発する可能性が示唆される。この粗繊維の少なさならびに比較飼料間の栄養価の差の少なさが、普通飼料と繁殖用飼料の採餌量が、同じであった 1 因と推測された。

本研究において、長さが異なる餌の採餌量が同じであったことから、餌の長さは、選好性に影響しないことが明らかとなった。また、WC 25 cm 長区のハンドリングタイムは、WC 10 cm 長区より長かったが、WC 25 cm 長区のアクセス回数は、WC 10 cm 長区より少なかった。これより、長い餌（25 cm）の選択は、ハンドリング（消費）に時間がかかるが、少ないアクセス回数で、短い餌と同じ採餌量を得ることができると推測された。したがって、高栄養で長い餌の採餌選択は、捕食者への暴露回数の減少、すなわち捕食リスクの低下につながると推測された。

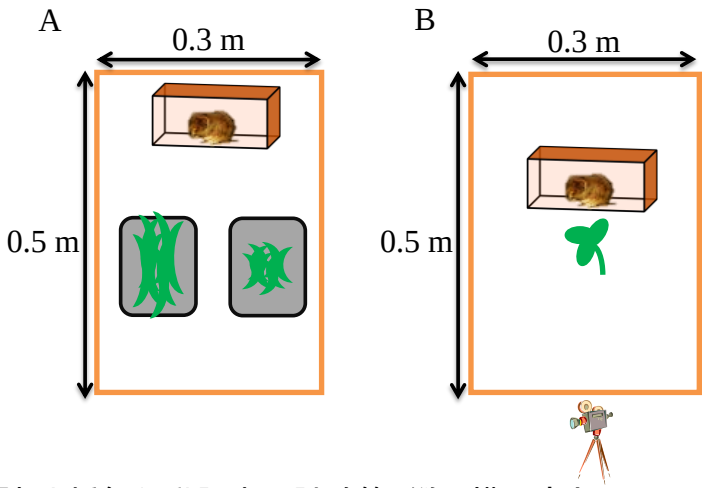

図3.6. 採餌選択と採餌行動調査用試験箱（縦×横×高さ：0.5 × 0.3 × 0.45 m）.

A：栄養価と長さが異なる餌に対する選好性調査用試験箱.
試験箱内に、ダンボールで作成した隠れ場（縦×横×高さ：0.1 × 0.15 × 0.1 m）と餌提示トレイ（縦×横×高さ：0.15 × 0.12 × 0.03 m）を2つ設置した。ビデオカメラは、試験箱外から、試験箱全体が写るように設置した。

B：餌のハンドリングタイム測定用試験箱.
試験箱内に、ダンボールで作成した隠れ場（縦×横×高さ：0.1 × 0.15 × 0.1 m）を設置した。餌は、隠れ場の出入口付近に提示した。下側面には、透明なアクリル板を設置した。ビデオカメラは、透明なアクリル板越しに設置した。

図3.7. 25 cm長区と10 cm長区のWCの提示写真.

WCは、葉身の付け根からの葉柄端までを提示長とし、葉身と葉柄を提示した。また、WC 25 cm長区では、茎が含まれることがあった。

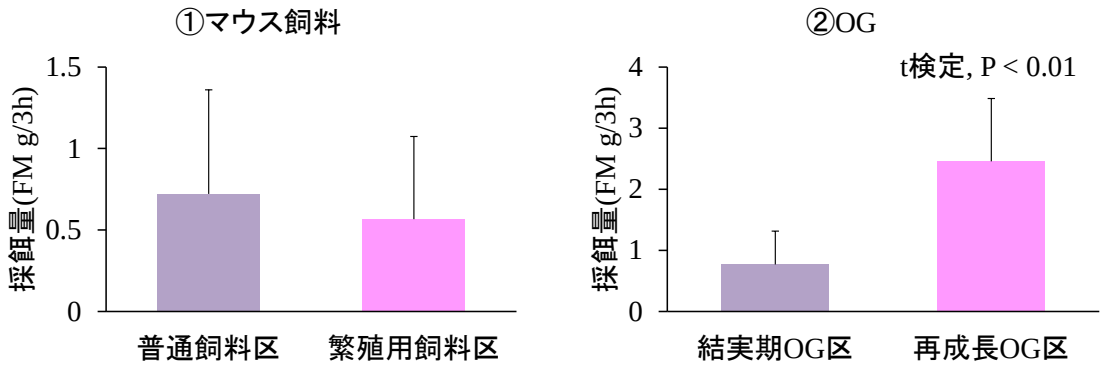

図3.8. 栄養価が異なるマウス飼料あるいはオーチャードグラス（OG）を同時提示したときのハタネズミの3時間の採餌量（n = 6）.

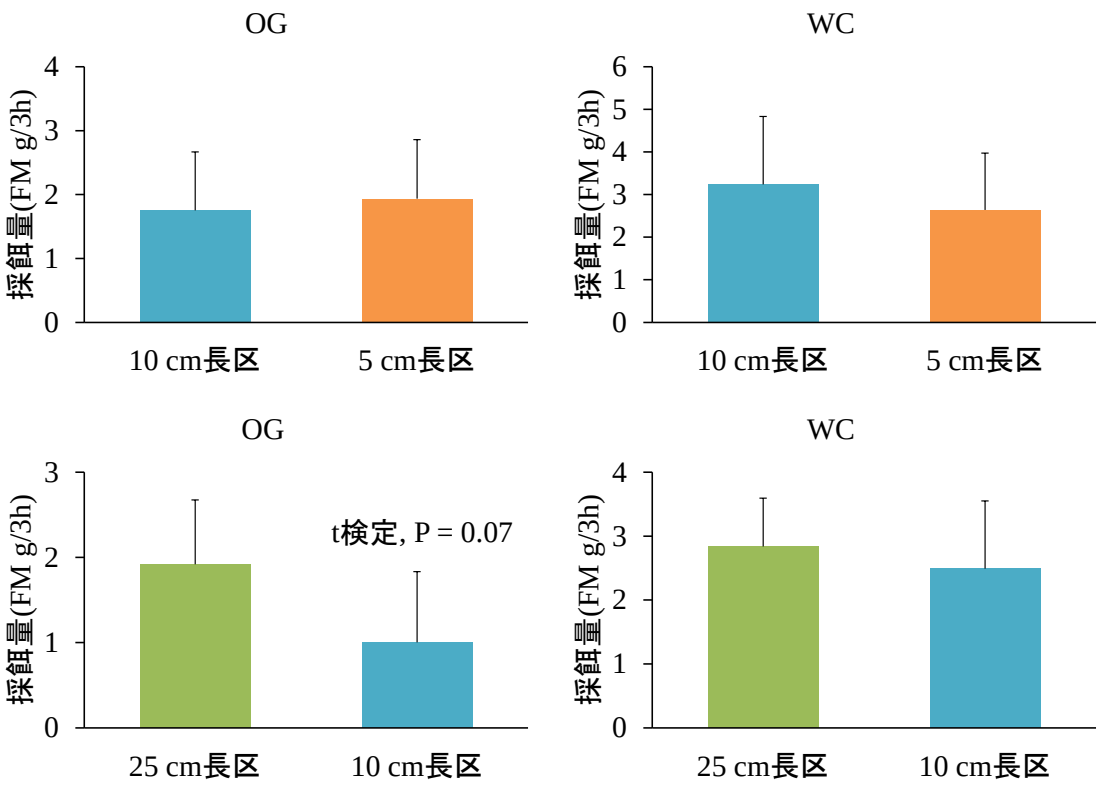

図3.9. 長さが異なるオーチャードグラス（OG）あるいはシロクローバ（WC）を同時提示したときのハタネズミの3時間の採餌量（n = 6）.

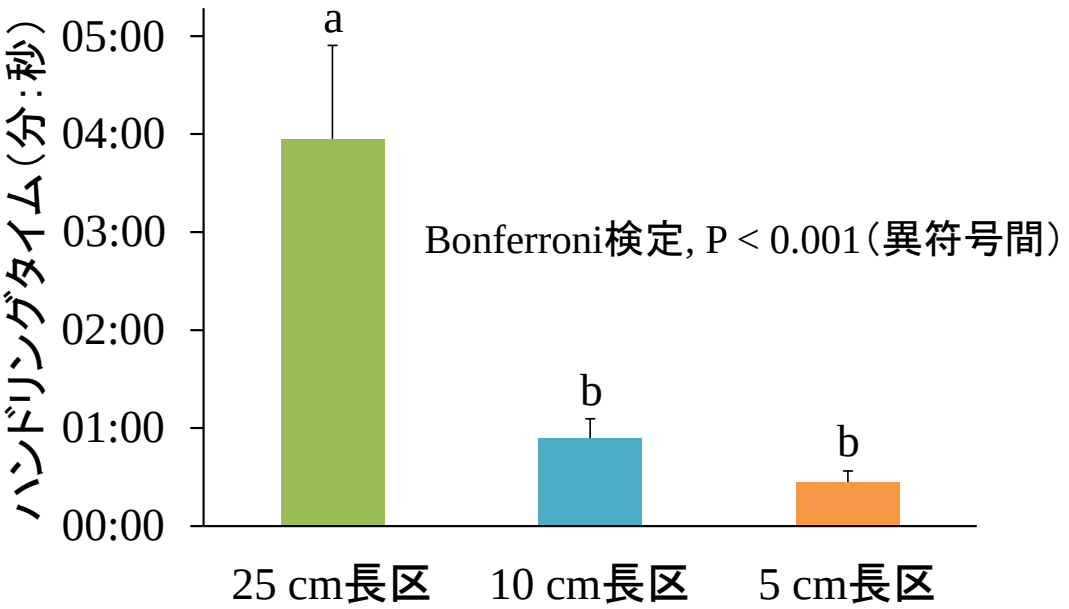

図3.10. 長さが異なるシロクローバ（WC）におけるハタネズミのハンドリングタイム（n = 6）.

5分間で食べきれなかった場合、05:00とした。
WCは、各区の1本ずつ提示し、各個体3〜5回繰り返した。
そして、その平均を各個体の値とした。

表3.7. 25 cm長区と10 cm長区のシロクローバの同時提示におけるハタネズミの各餌へのアクセス回数と隠れ場への持ち帰り回数（回）（n = 6）

	25 cm長区		10 cm長区	
	アクセス回数	隠れ場への持ち帰り回数	アクセス回数	隠れ場への持ち帰り回数
平均	4.5*	1.5†	9.5*	4.8†
標準偏差	1.9	1.4	2.1	4.6

*: 同記号間に有意差あり, Wilcoxon符号付順位検定, $P < 0.05$
†: 同記号間に有意差あり, Wilcoxon符号付順位検定, $P = 0.1$

第 2 項　捕食者がハタネズミの採餌行動に及ぼす影響

１．材料と方法

試験動物

2013 年 6 月～9 月、第 2 章第 2 節と同じ場所と方法で、ハタネズミを捕獲し、飼育した。

試験には、飼育個体から性成熟した活発な個体を無作為に 6 匹（捕獲時平均体重 ± SD；♂(2 匹) : 28.4 ± 4.7 g, ♀(4 匹) : 27.7 ± 3.4 g）選び、使用した。なお、ハタネズミの飼育数が、10 匹前後になるよう、随時ハタネズミを捕獲した。

試験設定

本研究を、2013 年 9 月～10 月、川渡フィールドセンターの屋内（綿羊試験舎）で行った。

試験箱（縦×横×高さ：1.8 × 0.45 × 0.45 m, 図 3.11）に、待機場、餌提示トレイ（縦×横×高さ：0.15 × 0.12 × 0.03 m, 餌場, 図 3.11 の場所 d）を設置した。また、板（0.15 m × 0.45 m）を高さ 0.25 m に 3 か所（図 3.11 の場所 a, b, c の中央）設置した。試験手順は、まず、提示餌と試験箱に対する馴致として、後述する餌（1 g）を置いた試験箱にハタネズミを 1 匹ずつ 3 時間入れた。馴致後、ハタネズミを試験箱から出し、2 時間絶食させた。絶食後、新しい餌（1 g）を置き、ハタネズミを待機場に入れ、ゲートの開放と同時に、ビデオカメラで行動を 15 分間録画した（捕食者無し区）。捕食者無し区の試験後、ハタネズミを試験箱から出し、再び 2 時間絶食させた。絶食後、新しい餌（1 g）を置き、ハタネズミを待機場に入れ、猛禽類の模型を試験箱の中央（図 3.11 の場所 b と c の境）に、地上 1 m の高さで設置した。そして、ゲートの開放と同時に、模型を 30 秒間揺らし、ビデオカメラで行動を 15 分間録画した（捕食者有り区）。提示した餌は、低栄養餌として WC（TDN : 71.9%）、高栄養餌として粉砂糖（TDN : 99.0%）を用いた（日本標準飼料成分表 2009 年版）。また、WC は、葉身と葉柄（葉身の付け根から 5 cm, 図 3.7）とし、約 5 mm × 5 mm 以下に細か

く刻んで給与した。なお、冬季における、pine vole (*Microtus pinetorum*) による樹皮や樹根の食害は、樹皮や樹根の糖含量の増加とハタネズミが選好する餌の減少によって発生すると言われている（Servello et al. 1984; Sullivan & Sullivan 1988）。また、キタハタネズミ（*Microtus agrestis*）は、砂糖に選好性を示すとの報告もある（Hansson 1973）。これより、ハタネズミの糖に対する選好性は高いと考えられるめ、本研究では、高栄養餌として粉砂糖を使用した。

観察方法と解析

各区における各行動の時間配分の違いを調査するため、15 秒間隔の 1-0 サンプリング法を用いて、移動行動 moving、座位休息行動 staying、毛繕い行動 grooming、探査行動 exploration、採餌行動 eating、警戒行動 vigilance の 15 分間の行動度数（最大 60）を求め、各行動を試験個体で平均し（n = 6）、2 × 6 の χ^2検定を行った。各行動の定義を表 3.6 に示した。

各区における各場所の利用回数の違いを調査するため、試験箱（図 3.11）をスタート地点（ゲート、場所 a）から餌を置いた地点（餌場、場所 d）まで等間隔に 4 つ（場所 a, b, c, d）に区切った。そして、15 秒間隔の 1-0 サンプリング法を用いて、各場所での移動行動 moving、座位休息行動 staying、毛繕い行動 grooming、探査行動 exploration、採餌行動 eating、警戒行動 vigilance の 15 分間の行動度数（最大 60）を求め、各場所での行動度数を合計し、試験個体で平均し（n = 6）、Wilcoxon 符号付順位検定を行った。

２．結果

低栄養餌（WC）

15 分間の各行動の平均時間配分は、捕食者無し区と捕食者有り区で同じであったが（χ^2 = 2.02, df = 5, P = 0.2, 図 3.12）、捕食者有り区において、模型の方へ頭を向け 2 秒以上凝視する行動、ニオイを嗅ぐ行動および逃走行動が確認された。また、各行動の発現個体数の推

移を図 3.13 に示した。捕食者有り区において、試験開始 45 秒～4 分 30 秒での移動行動、試験開始 0～5 分での毛繕い行動、試験開始 0～5 分での探査行動、試験開始 45 秒～4 分 15 秒での警戒行動を発現した個体は、皆無であった。

15 分間の各場所の平均利用回数において、捕食者有り区における場所 b, c, d の利用回数は、捕食者無し区より、有意に少なかった（それぞれ、$P < 0.05$, 図 3.14）。

高栄養餌（粉砂糖）

15 分間の各行動の平均時間配分は、捕食者無し区と捕食者有り区で異なる傾向であり（$\chi^2 = 1.43$, $df = 5$, $P = 0.08$, 図 3.15）、捕食者有り区では、警戒行動が増加し、探査行動が減少した。また、捕食者有り区において、模型の方へ頭を向け 2 秒以上凝視する行動、ニオイを嗅ぐ行動および逃走行動が確認された。さらに、各行動の発現個体数の推移を図 3.16 に示した。捕食者無し区と捕食者有り区間の発現個体数に、時間的な変化は見られなかった。

15 分間の各場所の平均利用回数は、捕食者無し区と捕食者有り区で同じであった（図 3.17）。

３．考察

低栄養餌（WC）試験での各行動の発現個体数の経過時間に伴う推移では、捕食者の存在下において、当初の 5 分程度、移動・探査・毛繕いの行動が全く消失した時間帯があった。高栄養餌（粉砂糖）に対しては、そのような現象は見られなかった。さらに、高栄養餌（粉砂糖）試験では、捕食者の存在下において、探査行動の減少と警戒行動の増加傾向があった。このように、高栄養餌に対しては、捕食者に対する警戒行動を増加しつつも、捕食リスクに対して餌の獲得を優先した採餌行動を行うことが明らかとなった。

また、捕食者の存在下における場所の利用回数に関しても、低栄養餌（WC）の場合、場所 d（餌場）の利用回数が少なかったのに対し、高栄養餌（粉砂糖）の場合、場所の利用回

数に差がなかった。捕食リスクと餌の栄養価のトレードオフが実験的に検証できたと言える。同様に、クビワナキウサギ（*Ochotona collaris*）に異なる窒素含有率の植生を巣穴から等距離で提示した試験では、高窒素含有植生へは、低窒素含有植生と比較して、巣穴から遠くまで採餌しに行ったとの報告もある（Holmes 1991）。したがって、ハタネズミは、栄養価の違いによって、採餌戦略を変化させる可能性が示唆された。

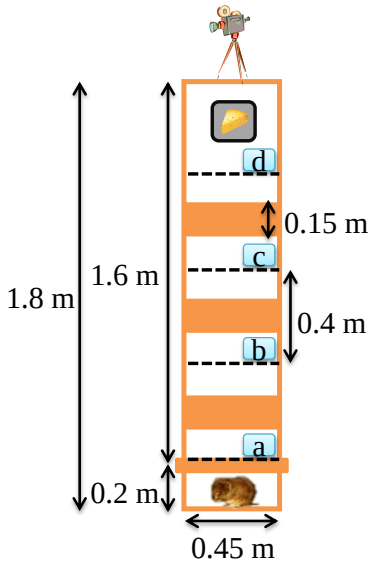

図3.11. ハタネズミの採餌行動に及ぼす捕食者の影響調査用試験箱（縦×横×高さ: 1.8 × 0.45 × 0.45 m）. 試験箱内に、0.2 m × 0.45 mの待機場を設け、取り外しができる板（ゲート）で区切り、スタート地点（ゲート、場所a）から等間隔（0.4 m）に場所a, b, c, dとした。また、場所a, b, cの中央に縦0.15 m×横0.45 mの板を0.25 mの高さで3か所設置した。餌提示トレイ（縦×横×高さ: 0.15 × 0.12 × 0.03 m, 餌場）を待機場から最も遠い場所（場所d）に設け、その中に餌を提示した。試験箱の端（場所d）の0.45 mの側面は、透明なアクリル板とした。ビデオカメラは、試験箱の端（場所d）の外側から、試験箱全体が写るように設置した。捕食者有り区では、猛禽類の模型を試験箱の中央（場所bとcの境）に、地上1 mの高さで設置した。

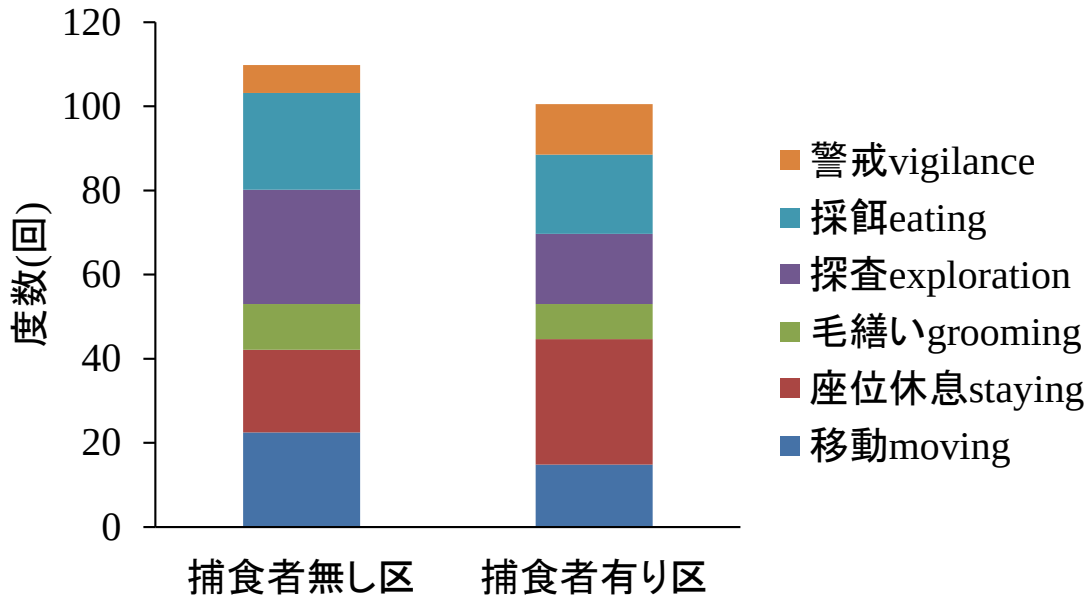

図3.12. 試験箱滞在15分間の低栄養餌（シロクローバ）提示時の捕食者無し区と捕食者有り区におけるハタネズミの各行動平均時間配分（n = 6）.

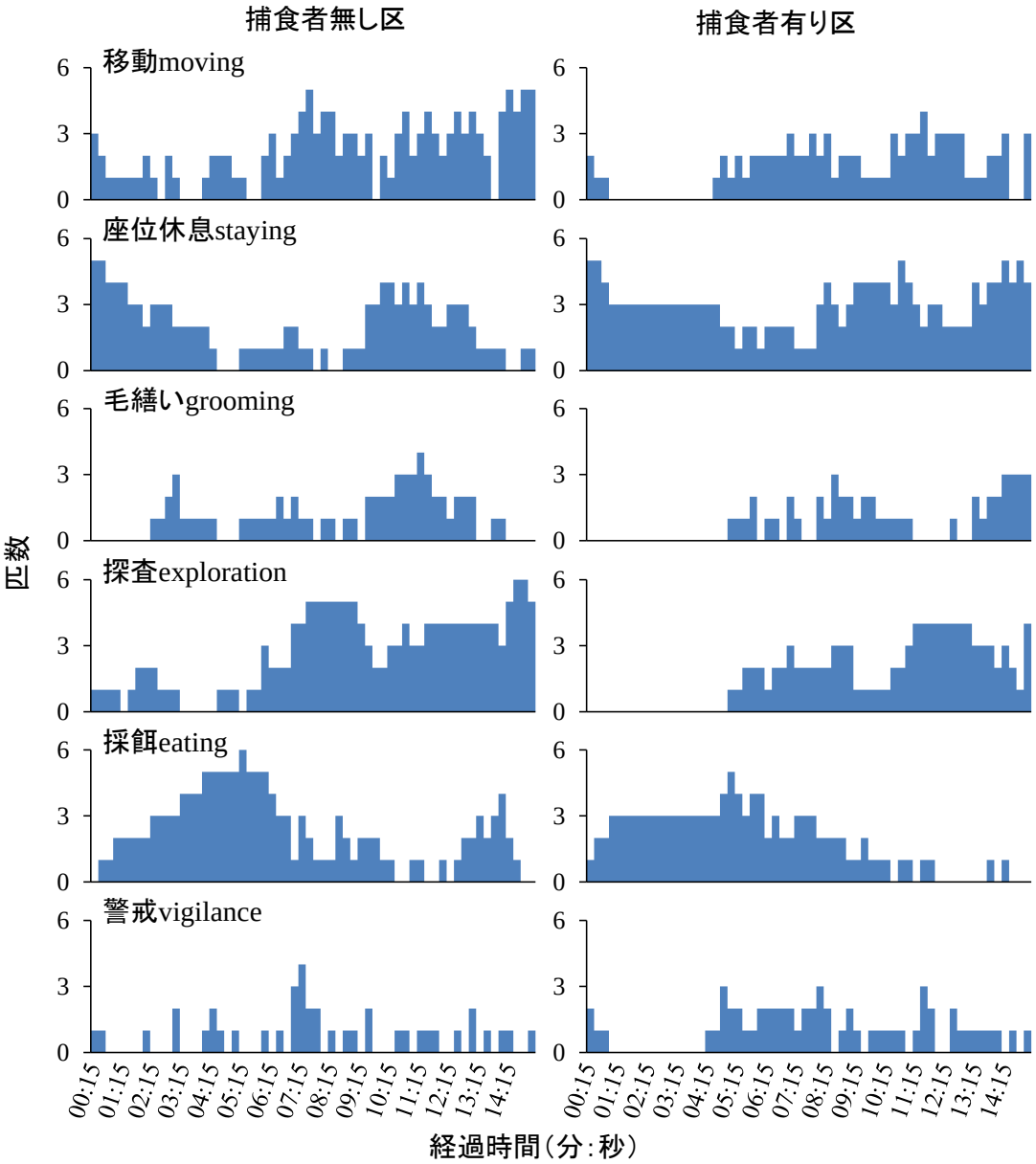

図3.13. 試験箱滞在15分間の低栄養餌（シロクローバ）提示時の捕食者無し区と捕食者有り区におけるハタネズミの各行動の発現個体数の推移.

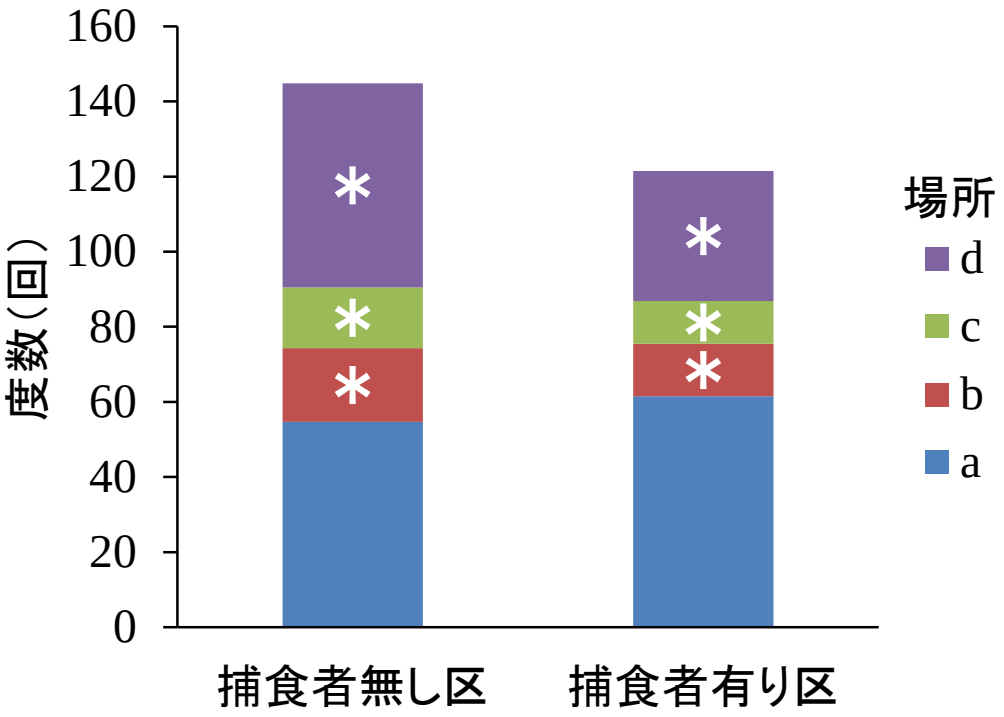

図3.14. 試験箱滞在15分間の低栄養餌（シロクローバ）提示時の捕食者無し区と捕食者有り区におけるハタネズミの各場所平均利用回数（n = 6）.

＊：各場所の同記号間で有意差あり,
Wilcoxon符号付順位検定, $P < 0.05$

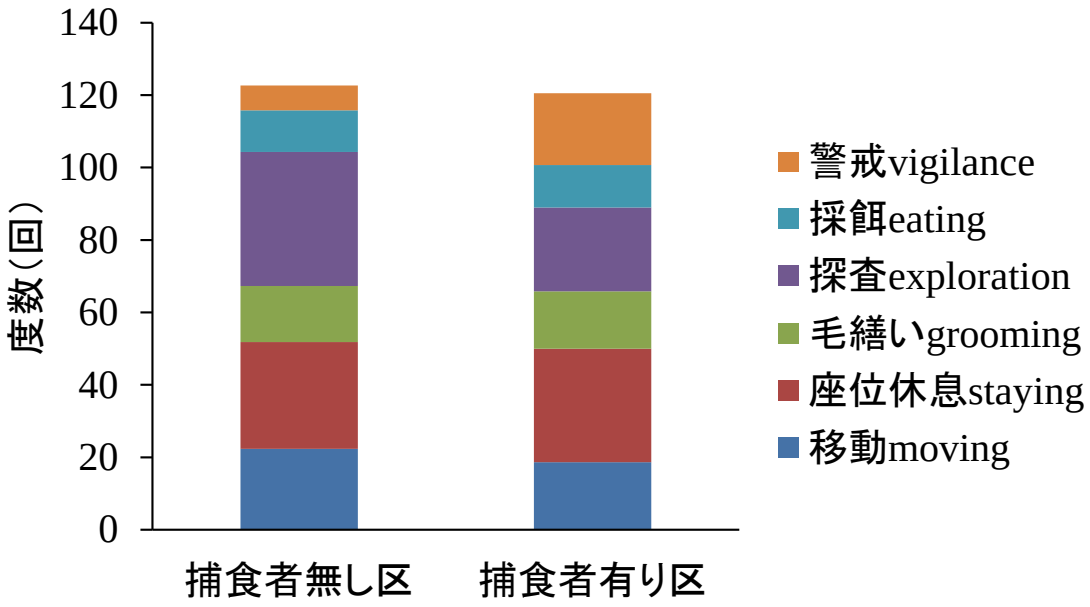

図3.15. 試験箱滞在15分間の高栄養餌（粉砂糖）提示時の捕食者無し区と捕食者有り区におけるハタネズミの各行動平均時間配分（n = 6）.

χ^2検定, P = 0.08

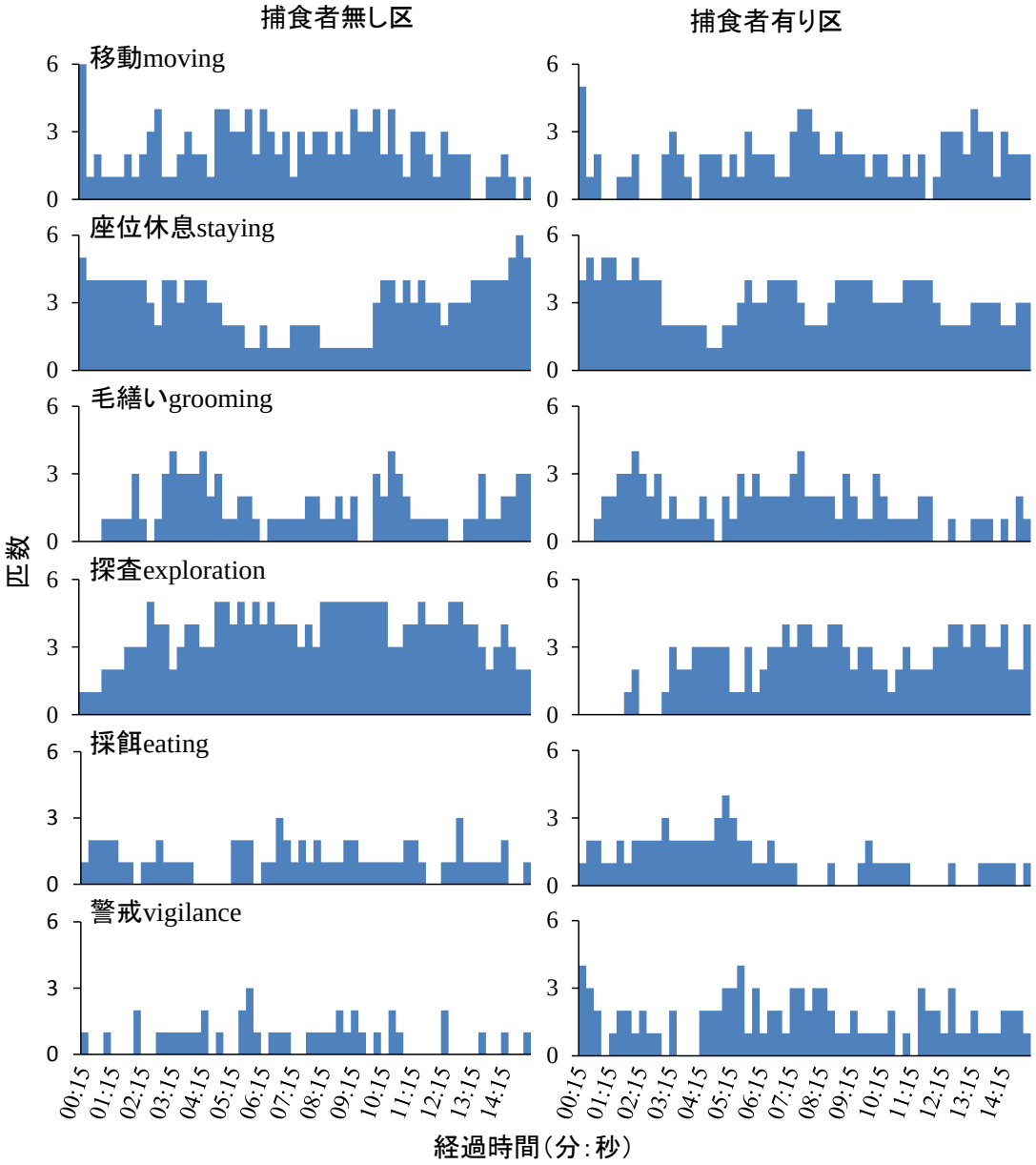

図3.16. 試験箱滞在15分間の高栄養餌（粉砂糖）提示時の捕食者無し区と捕食者有り区におけるハタネズミの各行動の発現個体数の推移.

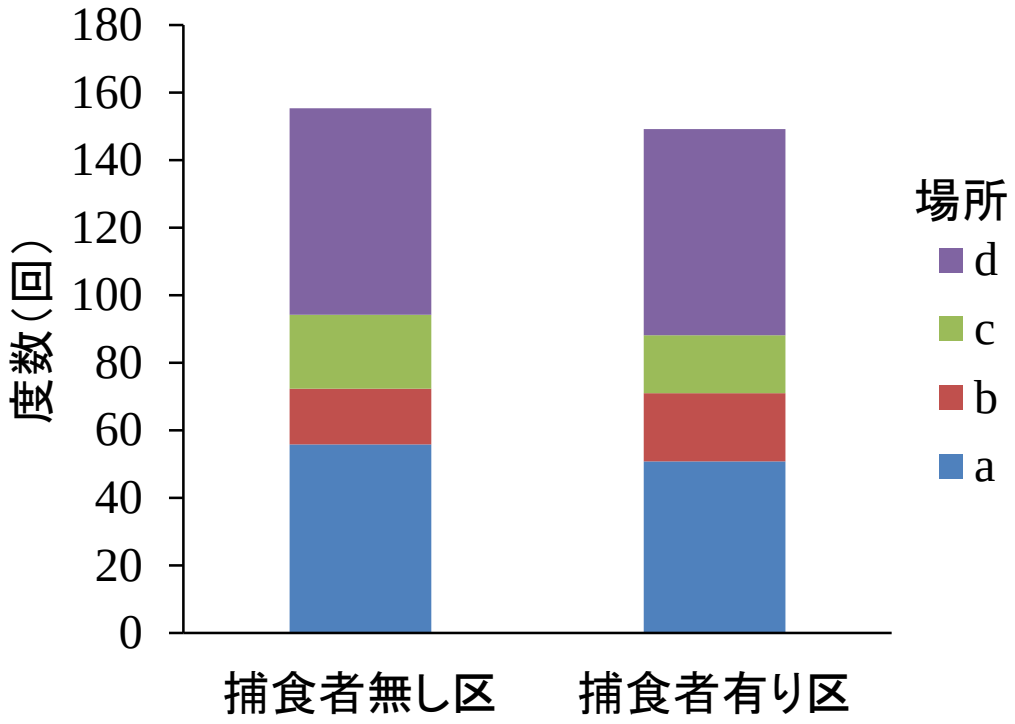

図3.17. 試験箱滞在15分間の高栄養餌（粉砂糖）提示時の捕食者無し区と捕食者有り区におけるハタネズミの各場所平均利用回数（n = 6）.

第 4 章　ハタネズミの生息が放牧草地の植生と土壌に与える影響

諸言

穴居性の小型哺乳類は、巣や塚の形成、採餌、排泄によって、土壌の物理性と養分循環の改変や植物の種構成を変化させ、資源量を改変することで、間接的に他の種に影響を与えることから、エコシステムエンジニア（生態系改変者）として見なされる（Davidson et al. 2012; Jones et al. 1997; Yoshihara et al. 2010b）。小型哺乳類は、巣を形成するとき、大量の土壌を動かして土壌を混合するので、土壌密度の低下（Questad & Foster 2007）、土壌断面の粒径分布や養分の均一化（Canals et al. 2003; Litaor et al. 1996）、水浸透の促進（Hogan 2010）をもたらす。また、ホリネズミ（*Thomomys talpoides*）が形成した塚の土壌は、塚がない場所より、全窒素・全炭素・交換性 Ca・交換性 K・全 P・不安定 labile P（土壌に吸着されていない P）の含有量が低く、可給態 NO_3^-・窒素流動・植物可給態 P が高い（Litaor et al. 1996; Sherrod & Seastedt 2001）。さらに、サンガクハタネズミ（*Microtus montanus*）の糞中窒素は、大型草食動物であるムースの糞中窒素より、速く無機化することから、小型草食哺乳類は、大型草食動物より、糞を通して多くの窒素を還元する（Bakker et al. 2004; Pastor et al. 1996）。

小型哺乳類の採餌や巣・塚の形成は、植物の種構成・構造（被度・草高）・生産性・栄養価を変化させる（Coppock et al. 1983ab; Howe et al. 2006）。例えば、アメリカハタネズミ（*Microtus pennsylvanicus*）の採餌行動によって、アメリカハタネズミが食べない植物種が優占した植物群集を形成する（Howe et al. 2006）。また、プレーリーハタネズミ（*Microtus duodecimcostatus*）による塚の形成は、植生被度とリターを減少させ、裸地を増加させる（Rebollo et al. 2003）。さらに、オグロプレーリードック（*Cynomys ludovicianus*）がコロニー内の植物を繰り返し採餌するため、コロニー内の草高（5-10 cm）は、コロニーがない場所（20-30 cm）の半分以下である（Archer et al. 1987）。そして、オグロプレーリードックの

コロニーがある場所は、コロニーがない場所と比較して、バイオマスが少ないが、植物の枯死割合が少なく、植物体中の粗タンパク質含有率や消化性が高いため、大型草食動物をコロニーに引き付ける（Coppock et al.1983ab）。

以上のように、ハタネズミの生息は、放牧草地の植生と土壌の理化学性を改変し、草地生産性の増加をもたらすと期待され、食糧生産（家畜生産）に貢献する可能性がある。しかしながら、日本において、ハタネズミは、ヒトの健康に被害を及ぼす衛生害獣や農林業に被害を及ぼす害獣として駆除の対象とみなされ、繁殖性や殺鼠剤の効果を中心に研究されているが、エコシステムエンジニア機能に関する研究は、ほとんど行われてない。

そこで、本章では、放牧草地におけるハタネズミの生息が草地生産に与える影響を評価するため、ハタネズミの巣穴がある場所と巣穴がない場所における植生と土壌の理化学性を比較した。

１．材料と方法

調査地

本研究を、川渡フィールドセンター内の草地（大尺人工草地）で行った。大尺人工草地（草地部 : 3.1 ha）は、主にハルガヤ（*Anthoxanthum odoratum*）、ワラビ（*Pteridium aquilinum*）、ヒメスイバ（*Rumex acetosella*）、シバ（*Zoysia japonica*）で構成され、5 月から 11 月上旬まで 5 頭の肉用繁殖牛が連続放牧された。

試験設定

2012 年 5 月、草地内でハタネズミの巣穴が有る場所（巣穴有区）と巣穴が無い場所（巣穴無区）の各 5 ヵ所に、プロテクトケージを設置した。2012 年 5 月から 10 月まで、プロテクトゲージ内 1 m × 1 m の植物を 1 ヵ月ごとに刈り取り、また、各区内に出現した植物種の被度と草高を 2 ヵ月ごとに記録した。刈り取ったサンプルは、70℃で 48 時間乾燥した後、乾物重量（DM）を計測した。

巣穴有区と巣穴無区の各 5 ヵ所で、以下をサンプリングした。2013 年 6 月、前年と同じ場所において、TDR 式土壌水分計を用いてプロテクトケージ内 1 m × 1 m における地表面から約 10 cm までの平均土壌水分率、電気伝導度、平均土壌温度をそれぞれ 5 ヵ所測定した。また、山中式土壌硬度計を用いて土壌硬度を 5 ヵ所測定した。さらに、表層から 3 cm までの土壌を 5 ヵ所採取し、その合計サンプルを風乾後、約 10 g のサンプルを 2 つ磁製乳鉢で微粉砕し、それぞれの試料を 70℃で 48 時間乾燥（絶乾）した後、CNS アナライザー（全自動元素分析装置 VarioMAX CNS, エレメンタール社）により全窒素と全炭素の濃度を測定した。また、20 cm × 20 cm の植物を 4 ヵ所刈り取り、その合計サンプルを 70℃で 48 時間乾燥した後、粗粉砕（ウィレー粉砕機、2 mm メッシュ）し、さらに、約 10 g のサンプルを 2 つ微粉砕（vibrating sample mill, Ti-100）し、それぞれの微粉砕試料を 70℃で 48 時間乾燥（絶乾）した後 CNS アナライザーを用いて、植物体中の全窒素と全炭素の濃度を測定した。微

粉砕試料 1 サンプルあたり 2 回測定（植物体＋土壌で計 40 回）し、1 測定に用いた試料の量は、植物体では約 50 mg、土壌では約 100 mg であった。

解析

巣穴の有無による植物の種構成の違いを調査するため、各植物種の被度を調査回次（4 回）と各プロテクトゲージ（5 ヵ所）を繰り返しとみなし、種別に平均した（n = 20）。また、巣穴の有無による植物の年生産量を調査するため、1 ヵ月ごとに刈り取った植物の乾物重量を合計し t 検定を行った。また、巣穴の有無による植物体中と土壌中の成分の違いを調査するため、各成分値について t 検定を行った。

２．結果

巣穴有区の植物種数は、巣穴無区より多く、巣穴無区に出現しなかった広葉草本が 5 種あった（表 4.1）。

植物体中と土壌中における各成分の結果を表 4.2 に示した。巣穴有区での植物の年生産乾物重量は、巣穴無区より多い傾向であった（P = 0.08）。巣穴有区での植物体中の全炭素は、巣穴無区より高かった（P < 0.05）。また、植物体中の全窒素（P = 0.4）と C/N（P = 0.4）比は、巣穴有区と巣穴無区で同じであった。

巣穴有区での土壌水分と土壌硬度は、巣穴無区より低かった（それぞれ、P < 0.05）。また、電気伝導度（P = 0.2）、土壌温度（P = 0.3）、全窒素（P = 0.3）、全炭素（P = 0.4）、C/N 比（P = 0.2）は、巣穴有区と巣穴無区で同じであった。

３．考察

ドイツ中部の休耕地において、ユーラシアハタネズミ（*Microtus arvalis*）の巣穴が有る場所は、無い場所と比較して、植物の総種数と広葉草本種数が多いと報告されており（Milton

et al. 1997)、本研究と一致した。また、小型哺乳類による塚の形成は、植生ギャップの主な供給源となり、ギャップ環境に適した植物種の加入機会や競争力の弱い植物種の定着機会となる（Bagchi et al. 2006; Gómez-García et al. 1999)。さらに、小型哺乳類の塚には、生育可能な種子を多く含むとの報告もある（Gómez-García et al. 1999)。これらより、本研究においても、巣穴有区の植物種は、巣穴無区より、多かったと考えられる。一方、クチグロナキウサギ（*Ochotona curzoniae*）と stoliczka's vole (*Alticola stoliczkanus*) の巣穴が有る場所は、無い場所と比較して、植物種数が少ないとの報告もある（Bagchi et al. 2006)。小型哺乳類の巣穴が有る場所は、巣穴が無い場所と比較して、コロニースケール（局所スケール）では、植物の種数を増加させる報告と減少させる報告があるが、ランドスケープ（広域スケール）では、植物種構成の空間的不均一性と植物の種多様性を増加させると総説されている（Davidson et al. 2012)。

本研究において、ハタネズミの生息は、放牧草地の植物と土壌の化学成分には影響しなかった。Villarreal et al. (2008) は、ビスカッチャ（*Lagostomus Maximus*）の巣穴上のリターには糞が含まれ、その糞中窒素含有量は、1.8 %/g であったと報告している。リターは、分解される前の糞が一時蓄積される場所であり、リターの蓄積（厚さ）によっては、糞の分解や土壌への窒素供給に影響する可能性が考えられる。本研究では、リターを除去した土壌成分の調査を行ったことから、植物中と土壌中の化学成分に影響がなかった可能性が考えられる。また、Bakker et al. (2004) は、ユーラシアハタネズミ（*Microtus arvalis*）の個体数が最大時における糞による窒素供給は、13.0 mg/m²/日（個体数 1,042 匹/ha）であり、ウシの糞による窒素供給は、1.9 mg/m²/日（放牧密度 0.4 cows/ha）であったと報告している。それに対して、本大学の草地を利用した先行研究では、6 月（本研究の植物と土壌サンプルの採取日と同じ月）におけるハタネズミ（*Microtus montebelli*）のトンネル開口部は 150 個/ha であった（丸山 2009)。ハタネズミの巣の開口部は、2〜3 個/巣であること（金子 1975)、また、ハタネズミ（*Microtus montebelli*）の婚姻制は、単雄単雌型と単雄複雌型であること

が確認されている（本川ら 1996）。これらのことから計算すると、本大学の草地には、ハタネズミの巣は、約 50 個/ha と推定され、繁殖形態を単雄単雌型した場合、個体数は、約 100 匹/ha と推測される。小型哺乳類の糞と尿による窒素供給は、小型哺乳類の個体群密度に一致することから（Clark et al. 2003）、本研究では、諸外国の報告に比べて、ハタネズミの個体数が極めて少なく、植物中と土壌中の化学成分に影響がなかった可能性も考えられる。一方、本研究において、巣穴有区は、巣穴無区と比較して、植物体中の全炭素が高かった。巣穴が有る場所では、ハタネズミの採餌により、地表面への光透過性が良くなり、植物の光合成量が高くなった可能性がある。

土壌硬度は、粒径組成、孔隙量、容積重、含水状態などが総合されたものを測定していると考えられているが（久馬 1984）、本研究では、土壌硬度は巣穴有区で低下した。一般的に、土壌水分が高まれば、土壌が軟らかくなるが（土壌物理研究会編 1979）、本研究では、巣穴有区は、巣穴無区と比較して、土壌水分が少ないにも関わらず、土壌硬度は低かった。プレーリーハタネズミ（*Mirotus ochrogaster*）の巣穴が有る場所の土壌は、巣穴が無い場所と比較して、低容積重という報告があり（Questad & Foster 2007）、本研究では、土壌水分による土壌硬度の低下ではなく、低容積重化による低下と考えられた。土壌の圧縮は、土壌強度の増加、酸素供給の減少、水分貯蔵と水分供給の減少を通して、植物（特に、根）の成長を阻害する（Bassett et al. 2005; Passioura 2002）。また、Passioura (2002) は、表土層における土壌硬度の減少とともに、葉の面積が増加する（Masle & Passioura 1987）と報告している。そのため、本研究において、土壌硬度の減少を介して、根の伸長や根への水分や栄養の供給が改善されたことが、巣穴有区において、植物の年生産量が多い傾向となった 1 因と考えられる。

以上より、ハタネズミの生息は、植物の種多様性に寄与し、また、土壌を柔らかくすることによって、草地生産性の増加をもたらす可能性がある。

表4.1. 巣穴無区と巣穴有区における各植物種の平均被度（%）、全被度（%）、ならびに種数（n = 20）

種	巣穴無区		巣穴有区	
	被度（%）	標準偏差	被度（%）	標準偏差
Anthoxanthum odoratum	43.5[1]	8.9	43.8	5.1
Rumex acetosella	19.4	6.8	21.9	12.8
Pteridium aquilinum	3.0	4.1	4.0	4.2
Viola grypoceras	4.5	1.4	3.7	0.7
Hydrocotyle ramiflora	7.8	3.0	3.4	2.0
Rumex obtusifolius	1.7	1.4	2.0	1.6
Geranium nepalense	0.1	0.1	1.8	0.7
Trifolium repens	0	0	1.3	1.1
Carex nubigera	2.5	1.3	1.1	1.4
Artemisia indica	0.6	0.4	0.8	0.3
Cirsium japonicum	0	0	0.6	0.4
Aster ageratoides	0	0	0.4	0.5
Ixeris dentata	0	0	0.3	0.4
不明	0	0	0.1	0.1
全被度（%）	82.9		84.8	
種数	9		14	

[1]：調査日（2012年5/25, 7/25, 9/26, 11/16）の平均。

表4.2. 巣穴無区と巣穴有区における植物体中と土壌中の各成分の違い（n = 5）

	巣穴無区		巣穴有区		t検定P値
	平均	標準偏差	平均	標準偏差	（片側）
植物					
年生産乾物重量（DM g/m²）(1)	263.5	67.3	328.6	62.0	P = 0.08
N （%）(2)	1.6	0.2	1.5	0.1	NS
C （%）(2)	46.0	0.3	46.4	0.3	P < 0.05
C/N比(2)	29.8	2.8	30.3	2.5	NS
土壌					
水分（%, Vol）(1)	49.1	1.7	40.3	9.1	P < 0.05
電気伝導度（mS/m）(1)	24.0	1.0	26.6	5.2	NS
温度（℃）(1)	22.5	1.2	22.7	0.6	NS
硬度（mm）(2)	16.3	1.8	12.9	2.9	P < 0.05
N （%）(2)	1.6	0.2	1.5	0.2	NS
C （%）(2)	18.6	2.5	18.3	1.6	NS
C/N比(2)	11.9	0.5	12.2	0.4	NS

(1)：乾物重量、水分、電気伝導度、地温は、2012年に調査した。
(2)：硬度、植物および土壌のN, C, C/N比は、2013年に調査した。

第 5 章　総合考察

ハタネズミの個体差

本研究の第 3 章第 1 節第 2 項において、各行動の発現個体数の経時的変化では、捕食者の模型を提示した直後、警戒行動（特に、逃走行動）を発現する個体と座位休息行動を発現する個体の 2 極化が確認された。Edut & Eliam (2003) による social vole (*Microtus socialis guntherei*) をメンフクロウ（*Tyto alba*）の攻撃下にさらした試験においても、逃走する個体と不動化する個体が確認され、捕食回避行動の二極化は、生得的な個体差であって、捕食の刺激に依存しない可能性があると考察している（Eilam et al. 1999）。また、本研究の第 3 章第 1 節第 1 項において、均一な草高と不均一な草高を提示した試験では、不均一な草高の滞在時間が長い個体を 6 匹中 1 匹確認し、また、3 種類の異なる被度を提示した試験では、被度 80%の滞在時間が長い個体を 6 匹中 4 匹、被度 50%の滞在時間が長い個体を 6 匹中 2 匹確認した。このことから、植生構造の変化に対する認知や反応に個体差があると推測された。そして、例えば、不均一な草高と被度 50%の滞在時間が長い個体は、放牧による植生の不均一化や被度の低下に、すばやく適応し、摂餌を有利にする可能性がある。すなわち、ウシに採食された植物は、植物体中の粗タンパク質が増加し（Gibson 2009）、植生構造が周囲の植物より草高が低くなることから、放牧による植生変化に適応できる個体は、良質な餌の採餌に有利になり、適応度が高まる可能性がある。そのため、植生の構造・状態（栄養価）と捕食者による捕食が時空間的に変化する放牧草地において、植生構造に対する認知や捕食者に対する反応に個体差があることは、進化的に安定した戦略なのかもしれない。

小型哺乳類群集の多様性と個体数は、草食動物が草地をどのように利用するかに依存するかもしれないとの報告もある（Grant et al. 1982）。例えば、小型哺乳類の密度は、放牧圧の増加と共に、減少する（Schmidt et al. 2005）。また、ウシの輪換放牧では、連続的放牧よ

り、小型哺乳類の個体数が多い（Nyako-Laetey & Baxter 1995）。そのため、放牧管理によって、ハタネズミの生息場所の確保や維持、また、植生構造の変化に対して認知や反応に違いをもつ様々な個体が生息できるかもしれない。

放牧草地におけるハタネズミの生息と放牧管理

本研究の第 2 章第 1 節において、ウシの放牧は、植物の草高と被度を減少・不均一化し、植物の種構成を変化させること、また、植物の栄養価を増加させることを実験的に明らかにし、ハタネズミの生息環境の改善に通じる可能性を示唆した。一方、ウシの放牧は、ハタネズミの活動性を変化させることなく、草地利用性を一時的に変化させることを明らかにした。これより、ハタネズミは、ウシの放牧そのものや、結果としての生息環境の植生変化に適宜対応できる可能性も示唆された。

そして、本研究の第 3 章第 1 節第 1 項において、ハタネズミは、草高がより高く均一で、被度が密で、リターがある植生を選好したことから、これらの植生構造を減少・不均一化させるウシの放牧は、ハタネズミが捕食者から身を守られる場所を減少させる。そのため、ウシの放牧は、ハタネズミの捕食リスクを増加させ、ハタネズミの生息を抑制する可能性を示唆する。一方、捕食者の存在は、ハタネズミの行動を待機・警戒行動に変化させたが、その影響は極めて短時間であり、しかも高栄養な餌の場合、ハタネズミに警戒行動を高めさせながら、捕食リスクより採餌行動を優先させることを明らかにした。ウシの放牧は、再生草という高栄養な餌を提供することで、ハタネズミの生息に貢献する可能性がある。同様に、アメリカハタネズミ（*Microtus pennsylvanicus*）は、放牧草地のマメ科やイネ科が、自然草地（プレーリー草地）の植物より良質であるため、捕食リスクが高いにも関わらず、飼料作物畑や放牧草地において高密度となる（Lindroth & Batzli 1984）。これらのことから、ハタネズミの生息には、捕食者から身を守られる場所（捕食リスクを減少させる場所、隠れ場）と良質な餌が提供される場所が共存する中庸な放牧草地が有効であると考えられる。

草地植物群落の構造や遷移は、放牧圧によって強く影響される（Hobbs & Huenneke 1992; Olff & Ritchie 1998）。例えば、強放牧では、植生の草高と被度が均一に低いため、捕食者から身を守られる場所は少ないが、再生草が多く、ハタネズミに良質な餌を提供する。それに対して、軽放牧では、植生の草高と被度が均一に高いため、捕食者から身を守られる場所は多いが、植生の現存量の増加により、枯死植物が増加し、栄養価が低下するため（Crawley 1983; Van der Wal et al. 1998）、良質な餌は少ない。一方、中程度の放牧は、放牧家畜の選択採食や中庸な放牧圧によって、撹乱がない場所（捕食者から身を守られる場所）と撹乱がある場所（良質な餌が提供される場所）が共存することから（Adler et al. 2001; 大黒ら 2014）、ハタネズミに適した生息環境を形成する可能性がある。そして、中程度の放牧圧では、ハタネズミの餌となる植物が増加したため、無放牧と比較して、ハタネズミの産子数が多く、個体群増加率が高くなるという報告もある（Schmidt et al. 2005; Steen et al. 2005）。以上より、ハタネズミが生息するためには、中程度の放牧が必要であり、ハタネズミの生息に適した中程度の放牧圧を具現化する研究が待たれるところである。

ハタネズミのエコシステムエンジニア機能と個体数管理

本研究の第 4 章において、ハタネズミの生息は、植物の種多様性の上昇に寄与し、また、土壌硬度を柔らかくすることで、草地生産性の増加をもたらす可能性を示した。クチグロナキウサギ（*Ochotona curzoniae*）の巣穴数が土壌の理化学性に与える影響の研究では（Guo et al. 2012）、巣穴数が低密度（48 個/ha）と中程度の密度（224 個/ha）の場合、土壌密度を低下させ、土壌物理性を改良させた。それに対して、高密度（864 個/ha）では、土壌中のシルト含有量を減少させ、また、土壌中の砂含有量を増加させたことで、土壌の風食と土壌養分の消失が高まり（Xu et al. 2009）、土壌物理性を悪化させたと報告している。また、巣穴数が中程度の密度では、全窒素・全 P・土壌有機物の含有量が、最も高かったと報告している。そのため、ハタネズミにおいても、効果的なエンジニア機能を発揮させるためには、

中程度の個体数（生息密度）および巣穴数が適しているかもしれない。

日本では、ハタネズミの個体数が 20〜30 匹/ha に達すると農林業での被害が発生し（田中&宇田川 1954）、また、カリフォルニアハタネズミ（*Microtus californicus aestuarinus*）では、個体数が約 247 匹/ha に達すると牧草地での被害が発生すると報告される（Jameson 1958）。一方、本研究では、第 4 章の結果より、巣穴有区での年生産乾物重量（調査日：5 月〜10 月、5 ヵ月間の合計）は、巣穴無区より、65.1g DM/m^2 多く、ha あたり 651 kg DM/ha となる。そして、本研究の第 3 章第 2 節第 1 項の結果より、ハタネズミの採餌量を約 5 g/3h、生草水分を約 80%、本研究の第 4 章の考察よりハタネズミの個体数を約 100 匹/ha として計算すると、年生産乾物重量の調査と同じ 5 ヵ月間では、ハタネズミの採餌量は約 120 kg DM/ha と推測される。これらより、巣穴有区での年生産乾物重量の増加量は、ハタネズミの採餌量を上回り、本研究では、ハタネズミによる放牧畜産への被害はなく、ハタネズミのエコシステムエンジニア機能による草地生産性の増加が期待された。このように、ハタネズミによる被害は、農林業や畜産といった場所の利用目的によって異なる。農村の過疎化に伴う放牧草地利用の粗放化、そして、生物多様性の重要性が増している中で、放牧草地において、ハタネズミの個体数と放牧草地への被害とエコシステムエンジニア機能の関係を今後明らかにすることは極めて重要である。

結論

本研究では、ハタネズミの生息には、捕食者から身を守られる場所と良質な餌が提供される場所が共存する必要があることが明らかとなった。そのため、放牧家畜の撹乱がない場所（捕食者から身を守られる場所）と撹乱がある場所（良質な餌が提供される場所）が共存する中程度の放牧は、ハタネズミに適した生息環境を提供する可能性がある。そのような放牧生態系では、ハタネズミの生息によって、草地生産性の増加が期待でき、放牧畜産に安定した資源循環が形成される可能性が示唆される。

謝辞

本研究を取りまとめるにあたり、終始ご指導していただいた東北大学大学院農学研究科応用生命科学専攻環境生命科学講座陸圏生態学分野の佐藤衆介教授および吉原佑助教に感謝いたします。また、有益なご指導を頂きました同分野の小倉振一郎准教授に深謝いたします。

本研究を遂行するにあたって、フィールド調査および屋内での試験・分析の際にさまざまなご助言とご助力を頂きました東北大学大学院農学研究科附属複合生態フィールド教育研究センター陸域生態システム部元技術部職員の田中繁史氏（現：新潟大学農学部附属フィールド教育研究センター村松ステーション技術職員）、東北大学大学院農学研究科附属複合生態フィールド教育研究センター陸域生態システム部技術部職員の宍戸哲郎氏、宇野亨氏、畜産課の皆様に感謝いたします。また、フィールド調査のご協力ならびに貴重なご助言を頂きました陸圏生態学分野の皆様に深謝いたします。

また、本研究をまとめるに当たり、有益なご指導を頂きました、東北大学大学院農学研究科生物産業創成科学専攻微生物機能開発科学講座動物微生物学分野の磯貝恵美子教授および同大学院資源生物科学専攻植物生産科学講座生物共生科学分野の清和研二教授に深謝いたします。

本学位論文は、学術雑誌ですでに出版した論文を一部含めた構成となっている。そのため、共著者には、学位論文に組み込むこと、ならびに東北大学機関リポジトリ上で公開することについて、事前に了解を得た。

参考文献

阿部　禎（1974）年間の捕獲個体からみたハタネズミの個体群構成と繁殖活動．日本応用動物昆虫学会誌 18: 21-27.

Adler PB, Raff DA, Lauenroth WK (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. Oecologia 128: 465-479.

荒井秋晴・白石　哲（1982a）九州におけるハタネズミの個体群生態（1）：個体数および行動圏の変動．九州大學農學部學藝雑誌 36: 89-99.

荒井秋晴・白石　哲（1982b）九州におけるハタネズミの個体群生態（2）：個体群変動と外的要因との関係．九州大學農學部學藝雑誌 36: 183-189.

Archer S, Garrett MG, Detling JK (1987) Rates of vegetation change associated with prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) grazing in North American mixed-grass prairie. Vegetatio 72: 159-166.

Bachman GC (1993) The effect of body condition on the trade-off between vigilance and foraging in Belding's ground squirrels. Animal Behavior 46: 233-244.

Bagchi S, Namgail T, Ritchie ME (2006) Small mammalian herbivores as mediators of plant community dynamics in the high-altitude arid rangelands of Trans-Himalaya. Biological conservation 127: 438-442.

Bakker ES, Olff H, Boekhoff M, Gleichman JM, Berendse F (2004) Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. Oecologia 138: 91-101.

Bakker ES, Olff H, Gleichman JM (2009) Contrasting effects of large herbivore grazing on smaller herbivores. Basic and Applied Ecology 10: 141-150.

Bakker ES, Reiffers RC, Olff H, Gleichman JM (2005) Experimental manipulation of predation risk and food quality: effect on grazing behaviour in a central-place foraging herbivore. Oecologia 146: 157-167.

Bassett IE, Simcock RC, Mitchell ND (2005) Consequences of soil compaction for seedling establishment: Implications for natural regeneration and restoration. Austral Ecology 30: 827-833.

Belsky AJ (1986) Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. The American naturalist (USA) 127: 870-892.

Bergeron JM, Jodoin L (1987) Defining "high quality" food resources of herbivores: the case for meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). Oecologia 71: 510-517.

Bokdam J, Gleichman M (2000) Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. Journal of Applied Ecology 37: 415-431.

Brown JS (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. Behavioral Ecology and Sociobiology 22: 37-47.

Bullock JM, Hill BC, Silvertown J, Sutton M (1995) Gap colonization as a source of grassland community change: Effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. Oikos 72: 273-282.

Bullock JM, Marriott CA (2000) Plant responses to grazing, and opportunities for manipulation. In: Rook AJ, Penning PD (Eds.), *Grazing management: the principles and practice of grazing, for profit and environmental gain, within temperate grassland systems.* British Grassland Society. pp. 17-26.

Canals RM, Herman DJ, Firestone MK (2003) How disturbance by fossorial mammals alters N cycling in a California annual grassland. Ecology 84: 875-881.

Caraco T, Martindale S, Whittam TS (1980) An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. Animal Behaviour 28: 820-830.

Cassini MH (1991) Foraging under predation risk in the wild guinea pig *Cavia aperea*. Oikos 62: 20-24.

Cassini MH, Galante ML (1992) Foraging under predation risk in the wild guinea pig: the effect of

vegetation height on habitat utilization. Annales Zoologici Fennici 29: 285-290.

Cavia R, Villafañe IEG, Cittadino EA, Bilenca DN, Miño MH, Busch M (2005) Effects of cereal harvest on abundance and spatial distribution of the rodent *Akodon azarae* in central Argentina. Agriculture, Ecosystems & Environment 107: 95-99.

Chapman EW, Ribic CA (2002) The impact of buffer strips and stream-side grazing on small mammals in southwestern Wisconsin. Agriculture, Ecosystems & Environment 88: 49-59.

Clark JE, Hellgren EC, Jorgensen EE, Tunnell SJ, Engle DM, Leslie DM Jr (2003) Population dynamics of hispid cotton rats (*Sigmodon hispidus*) across a nitrogen-amended landscape. Canadian Journal of Zoology 81: 994-1003.

Cole FR, Batzli GO (1979) Nutrition and population dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in central Illinois. The Journal of Animal Ecology 48: 455-470.

Coppock DL, Detling JK, Ellis JE, Dyer MI (1983a) Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. I. Effects of black-tailed prairie dogs on intraseasonal aboveground plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity. Oecologia 56: 1-9.

Coppock DL, Ellis JE, Detling JK, Dyer MI (1983b) Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. II. Responses of bison to modification of vegetation by prairie dogs. Oecologia 56: 10-15.

Crawley MJ (1983) *Herbivory.* The dynamics of animal-plant interactions. University of California Press, Berkeley, California, USA.

Daly M, Behrends PR, Wilson MI, Jacobs LF (1992) Behavioural modulation of predation risk: moonlight avoidance and crepuscular compensation in a nocturnal desert rodent, *Dipodomys merriami*. Animal Behaviour 44: 1-9.

Davidson AD, Detling JK, Brown JH (2012) Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands. Frontiers in Ecology and the

Environment 10: 477-486.

Desy EA, Batzli GO, Liu J (1990) Effects of food and predation on behaviour of prairie voles: a field experiment. Oikos 58: 159-168.

Diaz JA, Asensio B (1991) Effects of group size and distance to protective cover on the vigilance behavior of black-billed magpies *Pica pica*. Bird Study 38: 38-41.

Dill LM, Fraser AHG (1984) Risk of predation and the feeding behavior of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Behavioral Ecology and Sociobiology 16: 65-71.

土壌物理研究会編（1979）土壌の物理性と作物生育．養賢堂、東京、pp. 7-15.

Driver PM, Humphries DA (1989) Protean behavior. Ethology and Sociobiology 10: 393-394.

Edut S, Eilam D (2003) Rodents in open space adjust their behavioral response to the different risk levels during barn-owl attack. BMC ecology 3: 10.

Eilam D, Dayan T, Ben-Eliyahu S, Schulman I, Shefer G, Hendrie CA (1999) Differential behavioural and hormonal responses of voles and spiny mice to owl calls. Animal Behaviour 58: 1085-1093.

Elgar MA (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society 64: 13-33.

Ericson L, Oksanen L (1987) The impact of controlled grazing by *Clethrionomys rufocanus* on experimental guilds of boreal forest floor herbs. Oikos 50: 403-416.

Evans DM, Redpath SM, Elston DA, Evans SA, Mitchell RJ, Dennis P (2006) To graze or not to graze? Sheep, voles, forestry and nature conservation in the British uplands. Journal of Applied Ecology 43: 499-505.

Fentress JC (1968) Interrupted ongoing behaviour in two species of vole (*Microtus agrestis* and *Clethrionomys britannicus*). II. Extended analysis of motivational variables underlying fleeing and grooming behavior. Animal Behaviour 16: 135-153.

Gibson DJ (2009) *Grasses and grassland ecology.* Oxford University Press, New York.

Giuliano WM, Homyack JD (2004) Short-term grazing exclusion effects on riparian small mammal communities. Rangeland Ecology & Management 57: 346-350.

Gómez-García D, Giannoni SM, Reiné R, Borghi CE (1999) Movement of seeds by the burrowing activity of mole-voles on disturbed soil mounds in the Spanish Pyrenees. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 31: 407-411.

Grant WE, Birney EC, French NR, Swift DM (1982) Structure and productivity of grassland small mammal communities related to grazing-induced changes in vegetative cover. Journal of Mammalogy 63: 248-260.

Green RA, Detling JK (2000) Defoliation‐induced enhancement of total aboveground nitrogen yield of grasses. Oikos 91: 280-284.

Guo ZG, Zhou XR, Hou Y (2012) Effect of available burrow densities of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on soil physicochemical property of the bare land and vegetation land in the Qinghai-Tibetan Plateau. Acta Ecologica Sinica 32: 104-110.

Hansson L (1973) Fatty substances as attractants for *Microtus agrestis* and other small rodents. Oikos 24: 417-421.

Hobbs RJ, Huenneke LF (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. Conservation biology 6: 324-337.

Hogan BW (2010) *The plateau pika: a keystone engineer on the Tibetan Plateau (doctoral thesis).* Tempe, AZ: Arizona State University.

Holmes WG (1991) Predator risk affects foraging behaviour of pikas: observational and experimental evidence. Animal behavior 42: 111-119.

本川雅治（2008）日本の小型哺乳類－動物地理学の視点から．本川雅治（編），日本の哺乳類①－小型哺乳類．東京大学出版会，東京，pp. 1-29.

本川雅治・恩地　実・村上興正（1996）ニホンハタネズミ *Microtus montebelli* の坑道系利用. 哺乳類科学 35: 135-141.

Hörnfeldt B, Carlsson BG, Löfgren O, Eklund U (1990) Effects of cyclic food supply on breeding performance in Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*). Canadian Journal of Zoology 68: 522-530.

Howe HF, Zorn-Arnold B, Sullivan A, Brown JS (2006) Massive and distinctive effects of meadow voles on grassland vegetation. Ecology 87: 3007-3013.

井出保行（2003）山地傾斜地における放牧草地植生の時間的・空間的変化. 日本草地学会誌 49: 286-292.

Jacob J (2008) Response of small rodents to manipulations of vegetation height in agro-ecosystems. Integrative Zoology 3: 3-10.

Jacob J, Brown JS (2000) Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short and long term anti-predator behaviors in common voles. Oikos 91: 131-8.

Jacob J, Hempel N (2003) Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles. Journal of Ethology 21: 45-50.

Jameson EW Jr (1958) Consumption of alfalfa and wild oats by *Microtus californicus*. The Journal of Wildlife Management 22: 433-435.

Jędrzejewski W, Rychlik L, Jędrzejewska B (1993) Responses of bank voles to odours of seven species of predators: experimental data and their relevance to natural predator-vole relationships. Oikos 68: 251-257.

Johnson MD, Horn CM (2008) Effects of rotational grazing on rodents and raptors in a coastal grassland. Western North American Naturalist 68: 444-452.

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology 78: 1946-1957.

金子之史（1975）日本の哺乳類（12）げっ歯目ハタネズミ属. 哺乳類科学 30: 3-26.

梶ヶ谷　博・後藤信男（1980）ハタネズミ（*Microtus montebelli*）の胃の構造．哺乳動物学雑誌 8: 171-180.

Keesing F (1998) Impacts of ungulates on the demography and diversity of small mammals in central Kenya. Oecologia 116: 381-389.

木村吉幸・斎藤　健・蜂谷　剛（1980）福島市水原におけるハタネズミ（*Microtus montebelli*）の繁殖活動について．福島大学理科報告 30: 33-40.

Kohler F, Gillet F, Gobat JM, Buttler A (2004) Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. Journal of Vegetation Science 15: 143-150.

Korpimäki E, Koivunen V, Hakkarainen H (1996) Microhabitat use and behavior of voles under weasel and raptor predation risk: predator facilitation? Behavioral Ecology 7: 30-34.

Kotanen PM (1997) Effects of gap area and shape on recolonization by grassland plants with differing reproductive strategies. Canadian Journal of Botany 75: 352-361.

Kotler BP (1984) Risk of predation and the structure of desert rodent communities. Ecology 65: 698-701.

工藤　博（1980）草食性ハタネズミにおける発酵生産物の産生，利用および実験的糖尿病ーケトン尿症に関する研究．栄養生理研究会報 24: 17-34.

工藤　博・大木与志雄（1981）実験動物としてのハタネズミ III: ハタネズミにおける実験的食餌性糖尿病の誘発．日本獣医畜産大学研究報告 30: 56-60.

久馬一剛（1984）土壌の物理性．新土壌学．朝倉書店，東京，pp. 126.

Lavorel S, Lepart J, Debussche M, Lebreton JD, Beffy JL (1994) Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. Oikos 70: 455-473.

Lima SL (1985) Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. Oecologia 66: 60-67.

Lima SL (1992) Vigilance and foraging substrate: anti-predatory considerations in a non-standard

environment. Behavioral Ecology and Sociobiology 30: 283-289.

Lima SL (1998) Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. Bioscience 48: 25-34.

Lima SL, Bednekoff PA (1999) Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. The American Naturalist 153: 649-659.

Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology 68: 619-640.

Lima SL, Valone TJ (1986) Influence of predation risk on diet selection: a simple example in the grey squirrel. Animal Behaviour 34: 536-544.

Lima SL, Valone TJ, Caraco T (1985) Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. Animal Behaviour 33: 155-165.

Lindroth RL, Batzli GO (1984) Food habits of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in bluegrass and prairie habitats. Journal of Mammalogy 65: 600-606.

Litaor MI, Mancinelli R, Halfpenny JC (1996) The influence of pocket gophers on the status of nutrients in alpine soils. Geoderma 70: 37-48.

MacWhirter RB (1991) Effects of reproduction on activity and foraging behavior of adult female Columbian ground squirrels. Canadian Journal of Zoology 69: 2209-2216.

Marquis RJ, Batzli GO (1989) Influence of chemical factors on palatability of forage to voles. Journal of Mammalogy 70: 503-511.

丸山紗知（2009）ススキ草地における小型哺乳類の生態に及ぼす放牧牛の影響．東北大学大学院農学研究科修士論文.

Masle J, Passioura JB (1987) The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. Australian Journal of Plant Physiology 14: 643-656.

Milinski M, Heller R (1978) Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). Nature 275: 642-644.

Milton SJ, Dean WRJ, Klotz S (1997) Effects of small‐scale animal disturbances on plant assemblages of set‐aside land in Central Germany. Journal of Vegetation Science 8: 45-54.

三坂和英（1972）ネズミの発生予察の問題点．関東東山病害虫研究会年報 19: 1-3.

Nickel AM, Danielson BJ, Moloney KA (2003) Wooded habitat edges as refugia from microtine herbivory in tallgrass prairies. Oikos 100: 525-533.

日本標準飼料成分表（2009 年版）飼料成分表（１）牛．農業・食品産業技術総合研究機構（編），中央畜産会，東京，pp. 26-27, 34-34, 98-99.

Nyako-Lartey Q, Baxter RM (1995) The effects of different grazing regimes on the population dynamics of small mammals in the Eastern Cape. Transactions of the Royal Society of South Africa 50: 143-151.

小原嘉昭・後藤信男（1980）ハタネズミ Japanese Field vole (*Microtus montebelli*) 消化管における揮発性脂肪酸産生と消化管および肝組織におけるその消費．日本畜産学会報 51: 393-396.

Ojeda RA, Tabeni S (2009) The mammals of the Monte Desert revisited. Journal of Arid Environments 73: 173-181.

Olff H, Ritchie ME (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology & Evolution 13: 261-265.

大黒俊哉・吉原　佑・佐々木雄大（2014）草原の生態学－生物多様性と生態系機能．東京大学出版会，東京.

Panzacchi M, Linnell JDC, Melis C, Odden M, Odden J, Gorini L, Andersen R (2010) Effect of land-use on small mammal abundance and diversity in a forest–farmland mosaic landscape in south-eastern Norway. Forest Ecology and Management 259: 1536-1545.

Pascarella JB, Gaines MS (1991) Feeding preferences of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) for seeds and plants from an old-field successional community. Transactions of the Kansas Academy

of Science 94: 3-11.

Passioura JB (2002) Soil conditions and plant growth. Plant, Cell and Environment 25: 311-318.

Pastor J, Dewey B, Christian DP (1996) Carbon and nutrient mineralization and fungal spore composition of fecal pellets from voles in Minnesota. Ecography 19: 52-61.

Pearson DE, Ortega YK, McKelvey KS, Ruggiero LF (2001) Small mammal communities and habitat selection in Northern Rocky Mountain bunchgrass: implications for exotic plant invasions. Northwest Science 75: 107-117.

Phillips MA, Waterman JM (2013) Olfactory Snake‐Predator Discrimination in the Cape Ground Squirrel. Ethology 119: 278-285.

Polley HW, Detling JK (1989) Defoliation, nitrogen, and competition: effects on plant growth and nitrogen nutrition. Ecology 70: 721-727.

Pongrácz P, Altbäcker V (2000) Ontogeny of the responses of European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) to aerial and ground predators. Canadian Journal of Zoology 78: 655-665.

Questad EJ, Foster BL (2007) Vole disturbances and plant diversity in a grassland metacommunity. Oecologia 153: 341-351.

Rebollo S, Perez-Camacho L, Valencia J, Gomez-Sal A (2003) Vole mound effects and disturbance rate in a Mediterranean plant community under different grazing and irrigation regimes. Plant ecology 169: 227-243.

Reboreda JC, Fernandez GJ (1997) Sexual, seasonal and group size differences in the allocation of time between vigilance and feeding in the greater rhea, *Rhea americana*. Ethology 103: 198-207.

Rosenzweig ML (1973) Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. Ecology 62: 327-35.

斎藤　隆（2002）森のねずみの生態学－個体群変動の謎を探る．京都大学学術出版会，京都，pp. 51.

Schmidt NM, Olsen H (2003) The response of small mammal communities to cattle grazing on a coastal meadow. Polish Journal of Ecology 51: 79-84.

Schmidt NM, Olsen H, Bildsøe M, Sluydts V, Leirs H (2005) Effects of grazing intensity on small mammal population ecology in wet meadows. Basic and Applied Ecology 6: 57-66.

Schooley RL, Sharpe PB, Horne BV (1996) Can shrub cover increase predation risk for a desert rodent? Canadian Journal of Zoology 74: 157-163.

Schulz TT, Leininger WC (1990) Differences in riparian vegetation structure between grazed areas and exclosures. Journal of Range Management 43: 295-299.

Servello FA, Kirkpatrick RL, Webb KE, Jr. Tipton AR (1984) Pine vole diet quality in relation to apple tree root damage. Journal of Wildlife Management 48: 450-455.

Sharpe PB, Van HB (1998) Influence of habitat of behavior of Townsend's ground squirrels (*Spermophilus townsendii*). Journal of Mammalogy 79: 906-918.

Sherrod SK, Seastedt TR (2001) Effects of the northern pocket gopher (*Thomomys talpoides*) on alpine soil characteristics, Niwot Ridge, CO. Biogeochemistry 55: 195-218.

Sih A (1980) Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? Science 210: 1041-1043.

白石　哲（1967）筑後川河原 (久留米市) に生息するハタネズミの生態　第 1 報性比, 娠妊期, 胎児数. 哺乳動物学雑誌 3: 57-63.

白石　哲（1968）日本住血吸虫症と野ネズミ. 哺乳類科学 8: 27-36.

Steen H, Mysterud A, Austrheim G (2005) Sheep grazing and rodent populations: evidence of negative interactions from a landscape scale experiment. Oecologia 143: 357-364.

Stenseth NC, Leirs H, Skonhoft A, Davis SA, Pech RP, Andreassen HP, Singleton GR, Lima M, Machang'u RS, Makundi RH, Zhang Z, Brown PR, Shi D, Wan X (2003) Mice, rats, and people: the bio-economics of agricultural rodent pests. Frontiers in Ecology and the Environment 1:

367-375.

Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging theory.* Princeton University Press, Princeton.

Sullivan TP, Sullivan DS (1988) Influence of alternative foods on vole populations and damage in apple orchards. Wildlife Society Bulletin 16: 170-175.

田中　亮・宇田川竜男（1954）毒餌散布によるハタネズミ自然個体群減少率の研究．林業試験場研究報告 67: 81-82.

Tchabovsky AV, Krasnov B, Khokhlova IS, Shenbrot GI (2001) The effect of vegetation cover on vigilance and foraging tactics in the fat sand rat *Psammomys obesus*. Journal of Ethology 19: 105-113.

Torre I, Díaz M, Martínez-Padilla J, Bonal R, Viñuelae J, Fargallo JA (2007) Cattle grazing, raptor abundance and small mammal communities in Mediterranean grasslands. Basic and Applied Ecology 8: 565-575.

宇田川竜男（1962）タリウム剤の野ネズミ駆除試験．日本林学会誌 44: 144-146.

宇田川竜男（1963）テロドリンの点状散布による野ネズミ駆除試験．日本林学会誌 45: 39-42.

Van der Wal R, van de Koppel J, Sagel M (1998) On the relation between herbivore foraging efficiency and plant standing crop: an experiment with barnacle geese. Oikos 82: 123-130.

Villarreal D, Clark KL, Branch LC, Hierro JL, Machicote M (2008) Alteration of ecosystem structure by a burrowing herbivore, the plains vizcacha (Lagostomus maximus). Journal of Mammalogy 89: 700-711.

Viltala J, Korpimaki E, Palokangas P, Koivula M (1995) Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. Nature 373: 425-427.

White LM (1973) Carbohydrate reserves of grasses: a review. Journal of Range Management 26: 13-18.

Wilmshurst JF, Fryxell JM, Bergman CM (2000) The allometry of patch selection in ruminants.

Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 267: 345-349.

Wilson DE, Reeder DM (eds.) (2005) Mammal Species of the World 3rd ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142pp.

Wright JP, Jones CG, Flecker AS (2002) An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. Oecogogia 132: 96-101.

Xu DM, Liu CF, Xie YZ, Wang K (2009) Changes of soil properties during sandy desertification for grassland in Yanchi county. Research of Soil and Water Conservation 16: 85-88.

Yoshihara Y, Ohkuro T, Buuveibaatar B, Undarmaa J, Takeuchi K (2010a) Spatial pattern of grazing affects influence of herbivores on spatial heterogeneity of plants and soils. Oecogogia 162: 427-434.

Yoshihara Y, Okuro T, Buuveibaatar B, Undarmaa J, Takeuchi K (2010b) Complementary effects of disturbance by livestock and marmots on the spatial heterogeneity of vegetation and soil in a Mongolian steppe ecosystem. Agriculture, Ecosystems and Environment 135: 155-59.

要約

第 1 章　諸論

日本において、ハタネズミ（*Microtus montebelli*）は、農林業やヒトの健康に被害を及ぼす害獣とみなされている。一方、近年、海外では、草地生態系における穴居性小型哺乳類のエコシステムエンジニア機能が注目されており、放牧草地に生息するハタネズミにも同様な機能が期待される。しかしながら、日本の放牧草地において、ハタネズミがどのように放牧草地を利用し、放牧草地に影響を与えているのかは良くわかっていない。そこで、本研究では、放牧草地におけるハタネズミの草地利用性と行動に及ぼす要因を明らかにし、ハタネズミの生息に適した放牧管理とハタネズミのエコシステムエンジニア機能を考慮した持続的な放牧畜産を検討した。第 2 章において、ウシの放牧がハタネズミの生息環境と行動に及ぼす影響を調査した。第 3 章において、第 2 章で得られた結果から、ウシの放牧がハタネズミに影響を及ぼす可能性のある要因（植生構造、餌の栄養価・長さ、捕食者）を検証した。第 4 章において、ハタネズミの生息が放牧草地の植生と土壌に与える影響を調査した。最後に、第 5 章において、各章をふまえ、ハタネズミの生息に適した放牧管理と草地生産への寄与を検討した。

第 2 章　ウシの放牧がハタネズミの生息環境と行動に及ぼす影響

第 1 節　ウシの放牧がハタネズミの生息域の植生に及ぼす影響

放牧地に禁牧区（10 m × 10 m）を 4 つ設け、各禁牧区内に無処理区（1 m × 1 m）を 1 つ設置した。また、各禁牧区内に、表層から 5 cm 程度の土壌のはぎ取り（裸地処理区：ウシの踏圧を模倣）と草丈 5 cm 程度の刈り取り（刈り取り処理区：ウシの採食を模倣）を直径 20、40、60、100 cm のサイズ（以下、撹乱サイズ）で 3 時期（5 月中旬・6 月末・8 月上旬）行った。そして、各処理時期後 1 ヵ月に、ウシの模倣放牧が植物の被度、草高および種構

成の無処理区との類似度に与える影響を調査した。

被度と草高は、裸地処理区では、撹乱サイズ間で同じであったが、刈り取り処理区では、撹乱サイズによって異なった（被度：$P < 0.001$, 草高：$P < 0.01$）。また、処理区間での被度と草高は、撹乱サイズによらず、異なっていた（それぞれ、$P < 0.001$）。裸地処理区では、いずれの撹乱サイズでも無処理区との種構成の類似度は同じであったが、刈り取り処理区では、20 cm 撹乱サイズにおいて、無処理区との種構成の類似度は最も小さかった（$P < 0.05$）。また、裸地処理区および刈り取り処理区の無処理区との種構成の類似度は、撹乱サイズによらず、異なっていた（$P < 0.001$）。以上より、ウシの放牧は、ハタネズミの生息域の植生の被度と草高を減少・不均一化し、種構成を大きく変えることが示唆された。

第 2 節　ウシの放牧がハタネズミの活動性と草地利用性に及ぼす影響

牧草地に試験柵（5 m × 5 m、地上部：高さ 30 cm、地下部：深さ 60 cm）を 1 つ設置した。試験柵内の中央の植生を幅 25 cm で直線的に除去し（以下、除去帯）、柵から 50 cm 内側に、2 m × 4 m の調査区を 2 つ設け、以下の手順で試験した。①ハタネズミを 4 日間試験柵に入れた（馴致）。②除去帯の通過回数と調査区内の糞数を 3 日間調査した（放牧前）。③試験柵内の半分（縦 5 m × 横 2.5 m、放牧有り区）に、生体重約 400 kg のホルスタイン 1 頭を 1 時間放牧し、放牧後 1 日、5 日、10 日の除去帯におけるハタネズミの通過回数と調査区内の糞数を計測した（放牧後）。

放牧後のハタネズミによる除去帯の通過回数は、通過方向に関係なく、放牧前と同じであった。放牧後は、放牧前より、放牧無し区の糞数が有意に多く、放牧有り区の糞数が有意に少なかった（$P < 0.01$）。また、放牧後における放牧有り区の糞数は、放牧無し区と比較して、放牧後 1 日では約 1/30 であったが、放牧後 10 日では約 2 倍であった（$P < 0.001$）。以上より、ウシの放牧は、ハタネズミの活動性を変えることなく、草地利用性を適宜変更させることが明らかとなった。そして、ハタネズミの草地利用は、ウシ自体の存在や植生

の変化を通した捕食リスクの増加や植物の栄養価の変化によって、変更したと推測される。

第 3 章　ハタネズミの草地利用性と行動に及ぼす要因の検証

第 1 節　ハタネズミの利用空間と行動に及ぼす要因

第 1 項　放牧草地の植生がハタネズミの利用空間に及ぼす影響

屋内の試験箱（縦×横×高さ：1 × 1 × 0.45 m）に 2〜3 つの小部屋を作り、ここに草高と被度が異なる処理を施し、ハタネズミ 6 匹に選択試験を行った。草高処理では、①均一草高 25 cm 区と 10 cm 区、②均一草高 10 cm 区と 5 cm 区、③均一草高 25 cm 区と不均一草高 25 cm と 5 cm の混合区を設定した。被度処理では、④草高 25 cm の被度 85%区、50%区および 15%区、⑤リター有り区とリター無し区を設定した。そして、全ての処理において、ハタネズミを 1 匹ずつ試験箱に入れ、行動を 3 時間録画し、連続観察法により記録した。

各草高処理に対する滞在時間は、①草高 25 cm 区では 10 cm 区より長かった（$P < 0.001$）。②草高 10 cm 区では 5 cm 区より長かった（$P < 0.001$）。③均一草高区では不均一草高区より長かった（$P < 0.01$）。各被度処理に対する滞在時間は、④被度 85%区では 15%区より長かった（$P < 0.05$）。⑤リター有り区ではリター無し区より長かった（$P < 0.001$）。以上より、ハタネズミは、草高がより高く均一な植生・被度が密な植生・リターがある植生を選好することが明らかになった。

第 2 項　捕食者がハタネズミの行動に及ぼす影響

屋内に等間隔に 4 つの場所に分けた試験箱（縦×横×高さ：1.8 × 0.45 × 0.45 m）を設置し、以下の手順でハタネズミ 6 匹の行動を調査した。①餌と水を置いた試験箱にハタネズミを 3 時間入れた（馴致）。②餌と水を除去し、行動を 15 分間録画した（捕食者無し区）。③試験箱の端に設置した猛禽類の模型を 30 秒間揺らし、行動を 15 分間録画した（捕食者有り区）。

後に、15 秒間隔の 1-0 サンプリング法により行動を記録した。

各行動平均時間配分は、捕食者無し区と捕食者有り区で異なり（$P < 0.05$）、後者で警戒行動と座位休息行動が増加し、移動行動や探査行動は減少した。各場所平均利用回数では、捕食者有り区における場所 a の利用回数は、捕食者無し区より、有意に少なかった（$P < 0.05$）。以上より、捕食者の存在は、ハタネズミに「留まり、警戒する」という行動変化をもたらすことを実験的に明らかにした。

第 2 節　ハタネズミの採餌選択と採餌行動に及ぼす要因

第 1 項　餌の特性がハタネズミの採餌選択に及ぼす影響

屋内の試験箱（縦×横×高さ：0.5 × 0.3 × 0.45 m）に隠れ場を設置し、栄養価および長さが異なる餌をハタネズミ 6 匹に提示し、行動を調査した。餌の栄養価処理では、結実期のオーチャードグラス（以下、OG）（TDN : 45.4%）区と刈り取り後 10cm 再成長した OG（TDN : 67.6%）区を設定した。餌の長さ処理では、①10 cm 長区と 5 cm 長区、②25 cm 長区と 10 cm 長区を設定した。なお、餌として、OG あるいはシロクローバ（以下、WC）を用いた。そして、全ての処理において、ハタネズミを 1 匹ずつ試験箱に入れ、採餌行動を 3 時間録画し、連続観察法により記録した。

餌の栄養価処理に対する採餌量は、再成長した OG 区では結実期 OG 区より多かった（$P < 0.01$）。餌の長さ処理に対する採餌量は、①OG と WC ともに、10 cm 長区と 5 cm 長区で同じであった。②OG では、25 cm 長区は 10 cm 長区より多い傾向であった（$P = 0.07$）。WC では、25 cm 長区と 10 cm 長区で同じであったが、25 cm 長区 WC へのアクセス回数は、10 cm 長区 WC より少なかった（$P < 0.05$）。以上より、高栄養で長い（25 cm）餌の採餌選択を実験的に確認し、それは、捕食者への暴露回数の減少、すなわち捕食リスクの低下につながると推測した。

第 2 項　捕食者がハタネズミの採餌行動に及ぼす影響

屋内に設置した等間隔に 4 つの場所に分けた試験箱（縦×横×高さ：1.8 × 0.45 × 0.45 m）に、縦 0.15 m × 横 0.45 m の板を高さ 0.25 m に 3 か所および餌場を設置し、以下の手順でハタネズミ 6 匹の行動を調査した。①餌を置いた試験箱にハタネズミを 3 時間入れた(馴致)。②ハタネズミを試験箱から出し、2 時間絶食させた。③新しい餌を置き、行動を 15 分間録画した（捕食者無し区)。④ハタネズミを試験箱から出し、2 時間絶食させた。⑤新しい餌を置き、試験箱の中央に設置した猛禽類の模型を 30 秒間揺らし、行動を 15 分間録画した（捕食者有り区)。後に、15 秒間隔の 1-0 サンプリング法により行動を記録した。なお、餌として、低栄養餌（WC）と高栄養餌（粉砂糖）を用いた。

低栄養餌 (WC) では、捕食者無し区と捕食者有り区の各行動平均時間配分は同じであり、捕食者有り区では、場所 b, c, d の利用回数は、捕食者無し区より少なかった（それぞれ、$P < 0.05$)。高栄養餌（粉砂糖）では、各行動平均時間配分は、捕食者無し区と捕食者有り区で異なる傾向であり（$P = 0.08$)、後者で警戒行動が増加し、探査行動が減少した。捕食者無し区と捕食者有り区での各場所平均利用回数は、同じであった。以上より、捕食者の存在下において、低栄養餌 (WC) の場合、捕食リスクの回避を優先した採餌行動を行った。一方、高栄養餌（粉砂糖）の場合、捕食者に対する警戒行動を増加しつつも餌の獲得を優先した採餌行動を行った。

第 4 章　ハタネズミの生息が放牧草地の植生と土壌に与える影響

放牧地内でハタネズミの巣穴が有る場所（巣穴有区）と巣穴が無い場所（巣穴無区）の各 5 ヵ所において、植物の乾物重量、土壌水分率、電気伝導度、平均土壌温度、土壌硬度、さらに、表層から 3 cm までの土壌と地上部植生の全窒素と全炭素を測定した。

巣穴有区での植物の年生産乾物重量は、巣穴無区より多い傾向であった（$P = 0.08$)。巣穴有区での植物体中の全炭素は巣穴無区より高かった（$P < 0.05$)。また、巣穴有区と巣穴無区

での植物体中の全窒素と C/N 比は同じであった。巣穴有区での土壌水分と土壌硬度は巣穴無区より低く（それぞれ、$P < 0.05$）、また、巣穴有区と巣穴無区での電気伝導度、土壌温度、土壌中の全窒素と全炭素および C/N 比は同じであった。以上より、ハタネズミの生息は、土壌硬度を柔らかくし、水分量を適度に保つことによって、草地生産性の増加をもたらす可能性が示唆された。

第 5 章　総合考察

1. ウシの放牧は、植物の草高と被度を減少・不均一化し、種構成を大きく変化させるが、ハタネズミの活動性に影響はなく、ハタネズミは草地利用性を適宜変更させることで対応できることを明らかにした。
2. ハタネズミは、草高がより高く均一で、被度が密で、リターがある植生を選好したことから、これらの植生構造を減少・不均一化させるウシの放牧は、ハタネズミの生息を抑制する可能性が示唆された。一方、捕食者の存在は、ハタネズミの行動を待機・警戒行動にシフトさせたが、高栄養な餌の場合には、警戒行動を高めさせながら、捕食リスクより採餌行動を優先させた。ウシの放牧は、再生草という高栄養な餌を提供することで、ハタネズミの生息に貢献する可能性が示唆された。
3. 以上より、ハタネズミの生息には、捕食者から身を守られる場所と良質な餌が提供される場所が共存する必要があることが明らかとなった。そのため、放牧家畜の撹乱がない場所（捕食者から身を守られる場所）と撹乱がある場所（良質な餌が提供される場所）が共存する中程度の放牧は、ハタネズミに適した生息環境を提供する可能性がある。そのような放牧生態系では、ハタネズミの生息によって、草地生産性の増加が期待でき、放牧畜産に安定した資源循環が形成される可能性が示唆される。