

石川県出雲廃坑群におけるキクガシラコウモリ個体群の研究

A population study of the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, in the Izumo mines, Ishikawa Prefecture, Japan

佐野 明

Akira SANŌ

目次

第1章 緒論		4.3.2. 越冬個体群のねぐら選択	
1.1. はじめに	2	4.3.3. 越冬地に対する帰還性	
1.2. コウモリ目の生活様式	2	第5章 出産哺育個体群のコロニーへの分割とコロニーの相互関係	
1.3. キクガシラコウモリの形態, 分布および生活史	4	5.1. 方法	35
1.4. 本研究の目的	7	5.2. 結果	37
第2章 調査地と材料		5.2.1. コロニーの形成過程	
2.1. 調査地の概要	9	5.2.2. クレイシの形成過程	
2.2. コウモリ類の生息状況	9	5.2.3. 母子ペアのコロニー間移動	
2.3. 廃坑の構造と微気候	10	5.2.4. 母獣の自子回収に要する時間	
第3章 出産哺育個体群の構造と繁殖特性		5.3. 考察	41
3.1. 方法	12	5.3.1. 小群・分住型コロニーの相互関係	
3.2. 結果	13	5.3.2. 母子ペアの移動によるクレイシサイズの調節	
3.2.1. 出雲廃坑群における個体の分布		5.3.3. 母子ペアの移動が小群・分住型コロニーの成立に果たす役割	
3.2.2. 出産哺育個体群の集結から消失までの過程		第6章 幼獣の成長、生存率および母獣の哺育行動	
3.2.3. 出産哺育個体群のサイズ		6.1. 方法	43
3.2.4. 新生子の性比		6.2. 結果	46
3.2.5. 性成熟齢と齢別妊娠率		6.2.1. 幼獣の成長と行動の発達	
3.2.6. 標識個体の出生地への帰還率		6.2.2. 幼獣の死亡率	
3.2.7. 出産哺育個体群の齢構成		6.2.3. 幼獣の体温調節	
3.3. 考察	19	6.2.4. 母獣の哺育行動	
3.3.1. キクガシラコウモリの繁殖特性		6.3. 考察	49
3.3.2. 出産哺育個体群の齢構成と構成の安定性		6.3.1. キクガシラコウモリの成長の特性	
第4章 越冬個体群の構造		6.3.2. 幼獣の成長および生存にかかる温度要因の影響	
4.1. 方法	22	6.3.3. 好適な温度環境を維持するための母獣の哺育行動	
4.2. 結果	24	第7章 総合考察	
4.2.1. 越冬個体群の集結から消失までの過程		7.1. キクガシラコウモリの繁殖特性とその適応的意義	52
4.2.2. 冬季における体重の変化		7.2. キクガシラコウモリの個体群構造	52
4.2.3. 越冬個体の分布と環境選択		7.3. キクガシラコウモリ保護への提言	53
4.2.4. 越冬個体群のサイズ		謝辞	55
4.2.5. 標識個体の帰還率		摘要	55
4.2.6. 出産哺育期に標識された個体の越冬期における回収		Summary	58
4.2.7. 越冬期に標識された個体の出産哺育期における回収		引用文献	60
4.3. 考察	34		
4.3.1. 越冬個体群の構造特性			

第1章 緒 論

1.1. はじめに

キクガシラコウモリ *Rhinolophus ferrumequinum* はコウモリ目 (Chiroptera) キクガシラコウモリ科 (Rhinolophidae) に属する大型の洞穴性コウモリで、イギリスから日本にかけての旧世界の温帯に広く分布する (庫本 1972, 1977a; Ransome 1990; 前田 1996)。日本では北海道, 本州, 四国, 九州, 佐渡, 対馬, 五島列島および屋久島から知られ (阿部ら 1994; 前田 1996), 洞穴性コウモリ類の中で最も普通に見られる種である (澤田 1994)。

石川県出雲廃坑群には, 出産哺育期 (6~9月: 本論ではこの時期に集結する個体群を「出産哺育個体群」と呼ぶ) と越冬期 (11~4月: この時期に集結する個体群を「越冬個体群」と呼ぶ) に多数のキクガシラコウモリが集結する。本研究では1979年から1998年にかけて, 両個体群を対象に, 個体群サイズ, 標識個体の移動と帰還率, 幼獣の成長・生存率, メスの繁殖スケジュールおよび母獣の哺育様式などを詳細に調査した。

コウモリ目は飛翔, エコロケーション, 異温性という哺乳類として独自のあるいは稀有な特性を有するため, 生息場所, 社会構造, 個体群動態および生活史特性において際立った特徴を見せる。これらの興味深い特性についての知識を前提としなければ, 本研究の理解は困難であるので, 本論に入る前に, コウモリ目, 特に温帯に生息する洞穴性コウモリの生活様式とキクガシラコウモリの生活史に関する従来の知見を整理しておきたい。

1.2. コウモリ目の生活様式

コウモリ目は前肢の変化した翼を持ち, 持続性のある羽ばたき飛行を行う唯一の哺乳類である (Altringham 1996)。本目は熱帯において樹上性の原始食虫類から進化し, 現世哺乳類の中ではネズミ目 (Rodentia) に次ぐ大きなグループをなし, オオコウモリ亜目 (Megachiroptera) とコウモリ亜目 (Microchiroptera) に大別される (Hill and Smith 1984; 船越 1991; Findley 1993)。前者はオオコウモリ科 (Pteropodidae) 約150種からなり旧世界の熱帯および亜熱帯に分布し, 後者はキクガシラコウモリ科を含む17科約800種からなり, ほぼ汎世界的に分布する (Hill and Smith 1984; 船越 1991; Findley 1993)。オオコウモリ亜目は, 有視界飛行して, 果実, 花, 花粉および花蜜を食べるのに対し, コウモリ亜目は昆虫食, 果実食, 花粉・花蜜食, 肉食および血液食に至るまで多様で, エコロケーション (echolocation, 自分の発する音声のこだまを聞いて, 物体の位置や動きを把握すること) によって飛行・採食している (Altringham 1996)。低温や餌不足に適応するため, 異温性 (heterothermy, 食物の代謝エネルギーによって体温を上昇させる能力を持ちながら, エネルギー消費を抑えるため, 体温を積極的に調整する能力) を発達させている (McNab 1982; Ransome 1990; Altringham 1996)。

コウモリ目は恒久的な「ねぐら」 (day roost, 日中の休息場) として洞穴を利用する唯一の哺乳類であり (Kunz 1982; Altringham 1996), これはエコロケーションによって光条件の制約から解放されたことによる。また, 目 (Order) レベルで見ると, 哺乳類の中で最も集団性が強く, 洞穴性コウモリではしばしば哺乳類最大規模の集団を見る [例えばメキシコオヒキコウモリ *Tadarida brasiliensis* で2000万頭 (Davis *et al.* 1962), ユビナガコウモリ *Miniopterus fuliginosus* (= *schreibersii*) で20万頭 (Dwyer and Hamilton-Smith 1965)]。このような巨大な集団の形成は, 安全で収容力のある洞穴を確保したことに加え (庫本ら

1978), 飛翔によって採食空間を拡大し, エサをめぐる競合が避けられることで可能になったと考えられている (船越 1991)。多くのコウモリは出産哺育期に「出産哺育コロニー」(nursery colony, 以下コロニーと略す) と呼ばれる群塊状の集団を形成し, 群れ (ハドリング huddling) 効果によって, 幼獣 (infant, 離乳前のコウモリを本論では一括してこう呼ぶ) の体温維持を助け, 保温にかかる母獣の哺育コストを軽減する (例えば, Humphrey 1975; Tuttle 1976a; Funakoshi 1986; Kunz 1987; McWilliam 1987; Kunz and Robson 1995; Kunz and Hood 2000)。群れ効果が群れ社会を進化させた例は, 哺乳類ではコウモリ目だけに見られる特徴である (三浦 1998)。

温帯性コウモリは, 冬季に低温と餌不足に直面するため, 冬眠する (毛利・内田 1991; Ransome 1990)。性サイクルは単発情性 (monoestry) で, 秋に交尾し, 夏季に出産する (Hill and Smith 1984; Altringham

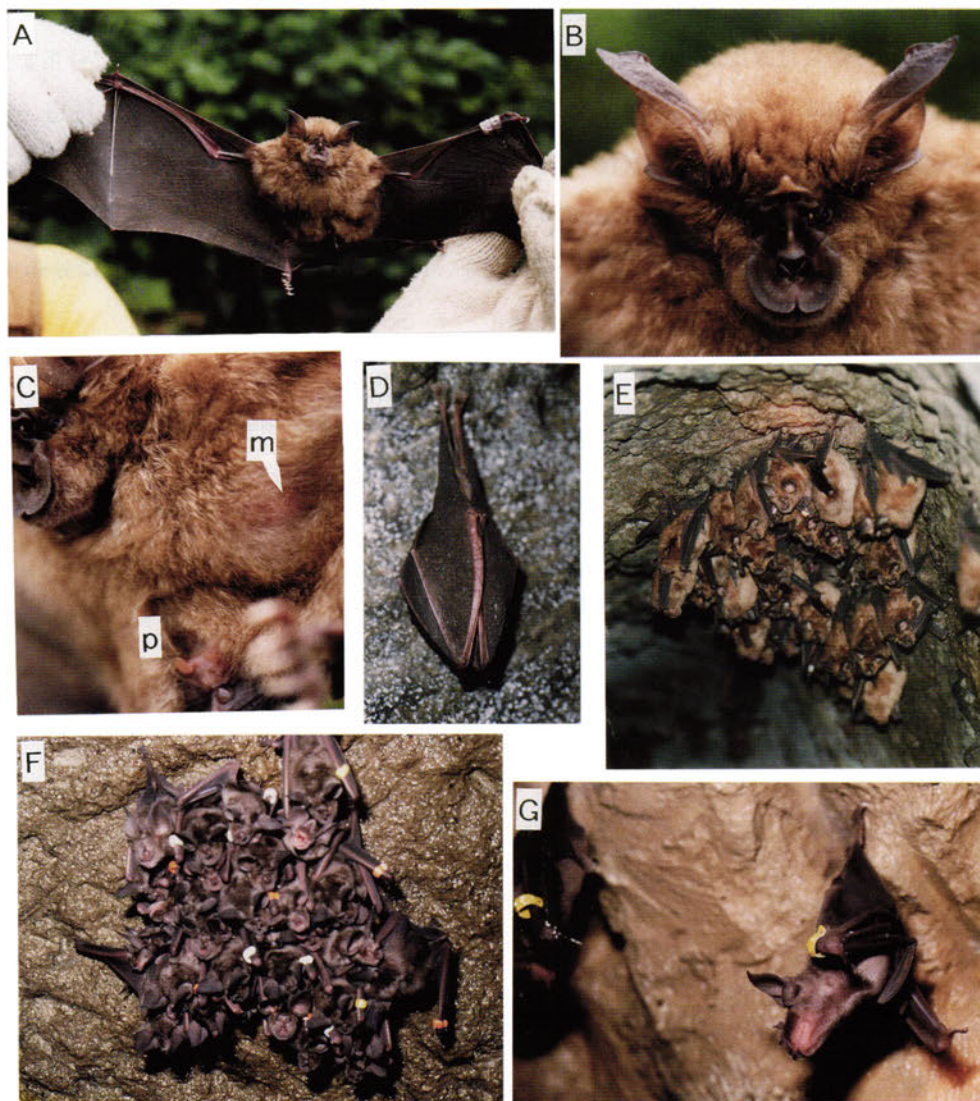


Fig. 1. The Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. A, ventral view of the whole body (wing span, about 380mm); B, close-up of the face; C, view of the postpartum female to show a mammilla (m) and pseudomammillae (p); D, a hibernating bat completely wrapped in the wing membranes; E, a nursery colony formed on the mine ceiling (Photo by K. Minowa); F, an infant cluster called 'creche' in this study; G, a female infant calling her mother which returned from out-feeding.

1996)。空中生活への適応として、晩成的な子を少数(大多数の種で1子)産む(Tuttle and Stevenson 1982; Kurta and Kunz 1987; Derrickson 1992)。冬眠, すなわち長期間にわたる低代謝状態によって, 年間の総代謝量は大幅に削減され, 小型哺乳類として例外的に長命で(McNab 1982; Tuttle and Stevenson 1982; 船越 1991), 成熟前期間は長い(Racey 1982; Tuttle and Stevenson 1982; Gaillard *et al.* 1989)。

1.3. キクガシラコウモリの形態、分布および生活史

形態: キクガシラコウモリは頭部前面に鼻葉と呼ばれる肉質の突起を持ち, 耳介は大きい (Fig. 1, 2)。翼は広短型で第2指は中手骨のみからなる (Fig. 2)。メスは1対の乳頭のほか, 経産個体では生殖門の上方にある1対の擬乳頭 (Fig. 1) が肥大する (庫本 1977a; 松村 1988; Ransome 1991)。本種は本邦産キクガシラコウモリ科の中の最大種で, 体重17.0~35.0 g, 頭胴長58.4~80.0mm, 前腕長52.0~65.0mmに達する (今泉 1970; 庫本 1972, 1977a; 阿部ら 1994)。

分布: 本種はイギリスから日本にかけての旧世界の温帯に広く分布し, 同科の中で最北に分布する種のひとつである (庫本 1972, 1977a; Ransome 1990; 前田 1996)。自然洞窟, 廃坑, 防空壕, 隧道, 導水路, 家屋などをねぐらとし (Fig. 3), 本邦産洞穴性コウモリの中で最も普通に見られる (澤田 1994)。石川県では平野部 (標高約10m) から山地 (標高約850m) にかけて広く分布し, 7か所の出産哺育場所と8か所の越冬場所を含む23か所のねぐらが確認されている (Table 1, Fig. 4)。本種は, 石川県内に分布する洞穴性

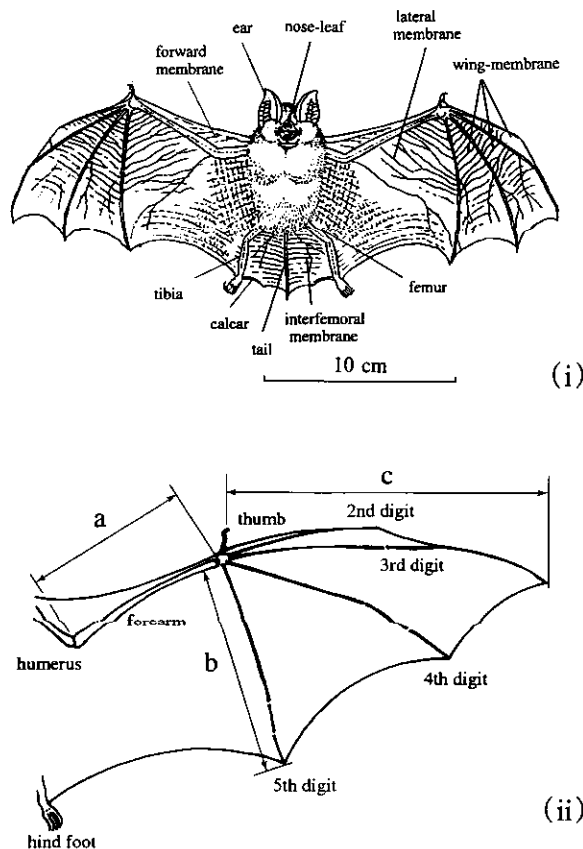


Fig. 2. External structure of the Japanese greater horseshoe bat, *R. ferrumequinum*. (i) ventral view of the whole body (modified from Kuramoto, 1974); (ii) close-up of the wing showing the wing measurement. a, forearm length (FAL); b, fifth digit length (FDL); c, third digit length (TDL).

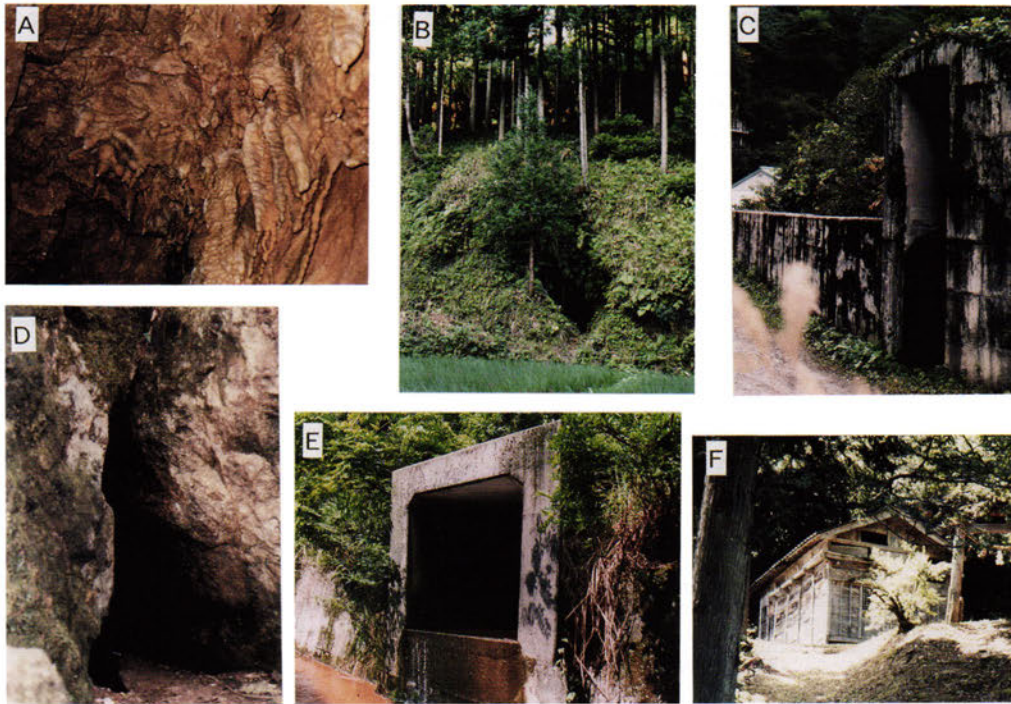


Fig. 3. Day roosts used by *R. ferrumequinum*. A, limestone cave; B, abandoned mine; C, unused tunnel; D, crevice in a huge rock; E, channel; F, abandoned house.

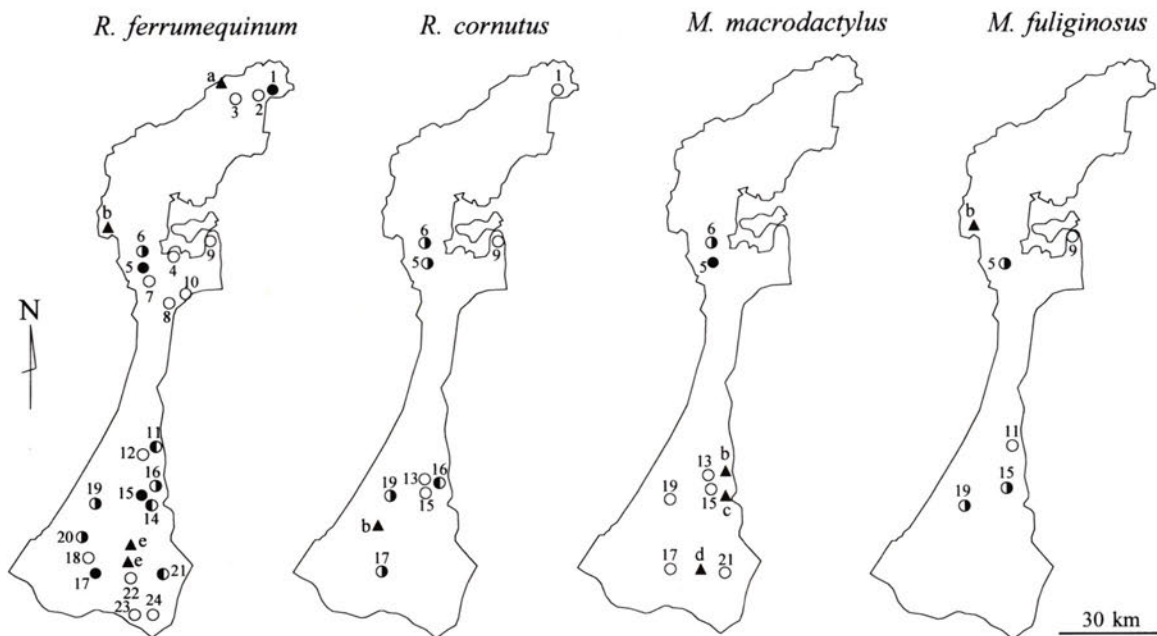


Fig. 4. Map showing locations of day roosts used by four cave-dwelling bat species *R. ferrumequinum*, *R. cornutus*, *M. macrodactylus* and *M. fuliginosus*, in Ishikawa Prefecture (Sano 2000). ●, day roosts used as the nursery and hibernaculum; ○, day roosts used as the nursery; ◐, day roosts used as the hibernaculum; ○, temporary or uncertain roosts; ▲, day roosts quoted from references or personal communications (a, Fukui *et al.* 1976; b, Yamamoto 1990; c, Yamamoto 1994; d, Yamamoto 1995; e, T. Mano pers. comm.). For the locality number, see Table 1.

Table 1. Location of day roosts and population sizes in four cave-dwelling bat species in Ishikawa Prefecture (Sano 2000).

No.	Locality	Roost	Altitude (m)	Gallery length (m)	Date	No. of bats			
						<i>Rf</i>	<i>Rc</i>	<i>Mm</i>	<i>Mf</i>
1	Okada, Shoin-cho, Suzu 珠洲市正院町岡田	mine group	20-30	>200	1981. 4.19	10			
					1984. 3.21	44			
					1985. 8.10	<i>ca.100</i>			
					1986. 8.13	3	ca. 60		
2	Uedo-cho, Suzu 珠洲市上戸町	bomb shelter	10	ca. 20	1981. 4.19	3			
3	Sirotaki-cho, Suzu 珠洲市白滝町	building (shrine)	240	-	1981. 4.19	1			
					1985. 8.10	1			
					1986. 8.13	1			
4	Mihiki, Tatsurugahama 鹿島郡田鶴浜町三引	bomb shelter	20	ca. 30	1998. 8. 2	1			
5	Izumo, Sika 羽咋郡志賀町出雲	mine group	20-60	>200	1978. 5.31	21		ca.400	ca. 40
					1984. 3.20	651	197	9	ca. 2000
					1985. 3.10	586	112	11	ca. 1700
					1986.10.27	105	79	81	ca. 400
					1987. 8. 4	<i>506</i>	ca. 90	<i>12</i>	ca. 1000
					1992. 3.14	1724	122	27	ca. 3800
					1997. 3. 7	1269	89	1	ca. 3500
					1997. 8. 9	<i>404</i>	20	<i>40</i>	ca. 400
					1998. 8. 2	<i>382</i>	ca. 30	2	ca. 800
					1999. 3.21	645	110	3	483
6	Kon-machi, Sika 羽咋郡志賀町米町	mine group	25-30	>200	1981. 5.23	3	1	1	
					1982. 6. 2	1		1	
					1984. 3.20	43	4	1	
					1985. 3.11	21	1	1	
7	Kuragaki, Sika 羽咋郡志賀町倉垣	building (house)	20	-	1985. 9. 7	1			
8	Sakai-cho, Hakui 羽咋市酒井町	building (temple)	120	-	1985.11. 6	1			
9	Unoura-cho, Nanao 七尾市鶴ノ浦町	cave	20	100-200	1981. 5.25	3			4
					1985. 8. 9	2			
					1985. 8.30		1		3
10	Sekidohzan, Kashima 鹿島郡鹿島町石動山	abandoned house	480	-	1986. 8.16	1			
					1986.10.20	1			
11	Futamata-cho, Kanazawa 金沢市二俣町	channel	80	100-200	1985. 8.20	<i>16</i>			ca. 750
					1986.10.20	10			ca. 3500
12	Kakuma-cho, Kanazawa 金沢市角間町	mine group	70	<100	1995. 9.23	12			
					1996. 6. 1	7			
13	Kamitatsumi-cho, Kanazawa 金沢市上辰巳町	channel	70	>1000	1981. 3.29		1	4	
14	Saikawa Dam, Kanazawa 金沢市犀川ダム	unused tunnel	380	ca. 20	1981. 5.30	1			
					1989. 8.19	<i>12</i>			
15	Shimooshihara-cho, Kanazawa 金沢市下鷲原町	mine	160	>200	1999. 3.13	7			1
					1999. 7.25	<i>ca. 20</i>	ca. 20	1	
16	Seryo-cho, kanazawa 金沢市瀬嶺町	mine	160	>200	1999. 3.13	43			
					1999. 7.25	1	ca. 300		
17	Oosugi-cho, Komatsu 小松市大杉町	cave	350	<100	1978.11. 6	21	13		
					1979. 3.16	4	158		
					1981. 8.31	<i>ca. 50</i>			
					1982. 6. 5	<i>ca. 30</i>		3	
					1986.10.21	24			
18	Ogoya-cho, Komatsu 小松市尾小屋町	mine group	160-200	100-200	1982. 6. 5	11			
					1984. 6.15	3			
19	Satokawa-cho, Komatsu 小松市里川町	mine group	70	>200	1999. 2.14	8	16		2
					1999. 7.25	ca. 40	ca. 40	1	
20	Higashiyama-cho, Komatsu 小松市東山町	mine group	60	<100	1999. 3.14	4			
					1999. 7.25	5			
21	Ozo, Oguchi 石川郡尾口村尾添	unused tunnel	380	ca. 80	1979. 5.26	1			
					1979. 8. 3	45			
					1980. 5.20	2		1	
					1980. 9. 9	42			
					1981. 8.31	29			
					1981. 9.21	56			
					1982. 5.25	3			
					1982. 7.24	<i>52</i>			
					1984. 7.11	<i>ca. 30</i>			
					1986.10.21	1		1	
22	Fukase, Oguchi 石川郡尾口村深瀬	unused tunnel	420	>100	1995. 9.21	2			
23	Nekuradani, Shiramine 石川郡白峰村根倉谷	unused tunnel	740	ca. 30	1979. 7.14	1			
					1995. 9.24	2			
24	Ichinose, Shiramine 石川郡白峰村市ノ瀬	building (house)	850	-	1979. 7.13	10			
					1979. 8.24	3			
					1980. 9. 2	2			
					1995. 9.24	10			

Rf, *Rhinolophus ferrumequinum*; *Rc*, *Rhinolophus cornutus*; *Mm*, *Myotis macrodactylus*; *Mf*, *Miniopterus fuliginosus*. Italic numeral, a maternity population which included females rearing infants; bold numeral, a hibernating bat or a hibernating population. For the maternity population, the number of bats was counted exclusive of infants.

コウモリ 4 種 (キクガシラコウモリ, コキクガシラコウモリ *Rhinolophus cornutus*, モモジロコウモリ *Myotis macrodactylus* およびユビナガコウモリ) の中の最優占種である (Table 1, Fig. 4)。

生活史: 本種の繁殖サイクルは単発情性で, 秋に発情, 交尾する; 精子は尾側卵管峽部で越冬し, 春に排卵, 受精がおこる (Saint-Girons *et al.* 1969; Mōri *et al.* 1982; Oh *et al.* 1985; Uchida and Mōri 1987)。交尾期を除いて雌雄の分住傾向が強く, 夏季には妊娠獣を中心にメスが特定の洞穴等に集結してコロニーを形成する (庫本 1977a, 1979, 1986; Ransome 1989, 1991; Sano 2000a)。コロニーは「小群・分住」型を特徴とし, 地域個体群の中で比較的小規模 (数十頭から200頭程度) なコロニーが複数形成される傾向がある (庫本 1979, 1986; Sano 2000b)。本種は単胎性 (monotocous, 1産1子) で (庫本ら 1973; 庫本 1977a), 母獣は音声コミュニケーションによって自子を識別し (Matsumura 1979, 1981; 松村 1988), 40~45日間にわたって哺育する (Ransome 1973; 庫本 1977a; Jones *et al.* 1995)。性成熟には多くの個体が2年4か月を要し (Dinale 1964; 庫本ら 1988; Stebbings and Arnold 1987; Ransome 1991), 確認されている最長寿命は30年で (Caubere *et al.* 1984), 25才獣の出産も確認されている (Ransome 1990)。冬季には, 単独あるいは粗群 (個体同士の接触を持たない散在した状態) で見られることが多い (Ransome 1968; 丸茂ら 1971; 庫本 1977a; 船越 1978, 1988)。西日本では11月中旬頃から4月上旬頃まで, 約4~5か月の長期にわたって冬眠するが (庫本 1977a), 活動期には夜間, 出洞し, 主として夜行性の飛翔昆虫類を捕食する (Ransome 1978; 庫本 1977a; Stebbings 1989; Jones 1990; Funakoshi and Takeda 1998)。通常の移動範囲は30~64km以内であるが (Hooper and Hooper 1956; 庫本ら 1975; 庫本 1977a; Ransome 1991), 130kmの移動例も記録されている (入江 1982)。

1.4. 本研究の目的

温帯性コウモリは小型哺乳類でありながら, 少子出産, 晩熟, 長い繁殖関与期間 (pubertal period) という特性を有し, 個体群の増加率は著しく低い。このことは, ネズミ目やモグラ目 (Insectivora) が概して, 多子出産, 早熟, 短命で個体群増加率が高い (例えばIshii 1982; Kaneko *et al.* 1998) のと対照的である。このような研究対象としての興味深い特性を持ちながら, 温帯性コウモリの個体群について, 長期間にわたる標識再捕調査によって, 定量的な解析をした研究はきわめて少ない。本研究の対象であるキクガシラコウモリを除くと, ウサギコウモリ *Plecotus auritus* とグレーウサギコウモリ *Plecotus austriacus* (Stebbing 1966), ハイイロホオヒゲコウモリ *Myotis grisescens* (Tuttle 1976b), モモジロコウモリ (庫本ら 1978; 庫本・内田 1989) およびノレンコウモリ *Myotis nattereri* (Funakoshi 1991) の出産哺育個体群に関する研究, アメリカトウブアブラコウモリ *Pipistrellus subflavus* (Davis 1966), ヨーロッパチチブコウモリ *Barbastella barbastellus*, オオホオヒゲコウモリ *Myotis myotis*, ノレンコウモリ, ドーバントンホオヒゲコウモリ *Myotis daubentoni* およびウサギコウモリ (Bogdanowicz and Urbanczyk 1983) の越冬個体群についての研究を見る程度である。

キクガシラコウモリは旧世界の温帯に広く分布することから, イギリス, フランス, イタリアおよび日本で研究が行われ, 前項 (1.3.) で整理した知見のほか, 地域個体群のサイズの年次変化, 齢構成および生存率 (Stebbing and Arnold 1987; Ransome 1990), 越冬個体群のサイズの年次変化と標識個体の再捕率 (Brosset and Poillet 1985; Ransome 1989), コロニーの齢構成とメスの帰還率 (庫本 1979, 1986) およ

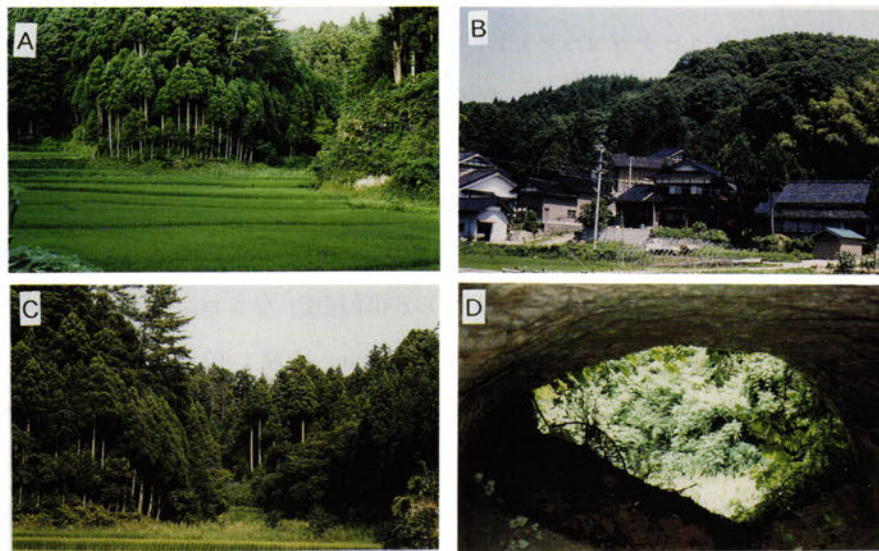


Fig. 5. Views of the study area, the Izumo mines. Shallow valleys run into the hill (altitude of about 60 m at its peak), and rural settlement and paddy fields reach the valley (A, B). Hilly areas are covered with the artificial forests of the Japanese cedar, *Cryptomeria japonica* and the hiba arborvitae, *Thujopsis dolabrata* (C). Mine shafts run almost horizontally under a gentle hill (D).

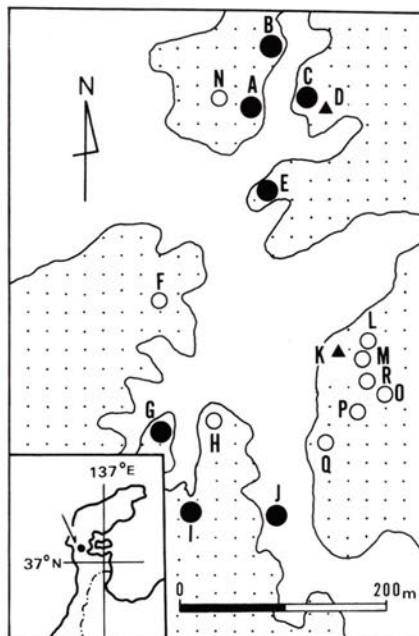


Fig. 6. Sketch map of the study area (the Izumo mines) showing location of the mines. A-R, names of the mines; ●, mines used by *R. ferrumequinum* as the nursery and hibernaculum; ▲, mines used by *R. ferrumequinum* as the hibernaculum; ○: mines where no bats were found. Stippled areas indicate hilly areas.

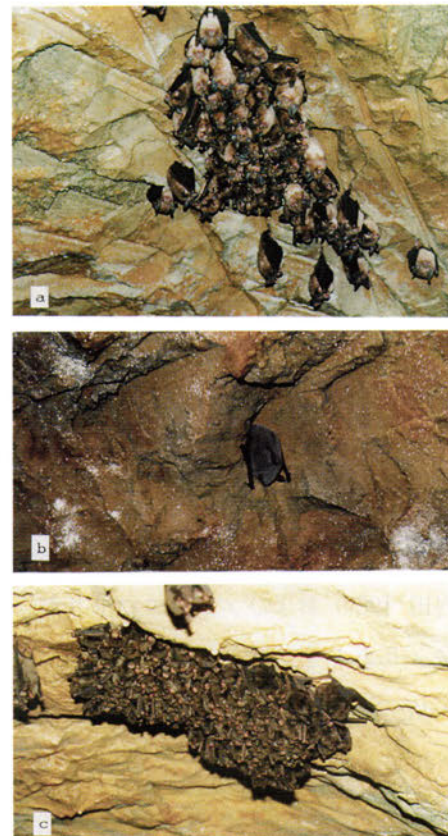


Fig. 7. Cave-dwelling bats roosting on the mine ceiling. a, the Japanese lesser horseshoe bat, *Rhinolophus cornutus*; b, the Japanese large-footed bat, *Myotis macrodactylus*; c, the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus fuliginosus*.

びメスの生存率 (庫本ら 1988, 1995) が明らかにされている。しかし、特定の個体群について、出産哺育期と越冬期の両時期を含み、長期間にわたる標識再捕調査によって、個体群の構造を詳細に解析した研究はない。また、本種個体群の大きな特徴であるコロニーの「小群・分住」の実態を、標識個体のコロニー間移動から明らかにした研究もない。

そこで、本研究では、廃坑群内のすべての廃坑を対象として標識再捕調査を実施し、1) キクガシラコウモリの出産哺育個体群と越冬個体群のサイズ (性、年齢クラス、繁殖ステージ別の個体数)、2) 個体の分布様式、3) 標識個体の移動と帰還率、4) 幼獣の成長、生存率、性成熟年齢、年齢別妊娠率および母獣の哺育行動という繁殖にかかる基本特性を明らかにした。これらの結果と過去の知見を合わせ、本種の小群・分住型コロニーの適応的意義を検討し、温帯性コウモリ類の中でのキクガシラコウモリの繁殖戦略の位置づけを行った。

第2章 調査地と材料

2.1. 調査地の概要

本研究は石川県羽咋郡志賀町出雲の出雲廃坑群 (標高20~60m, 北緯37°02', 東経136°48') で行われた。出雲廃坑群一帯はなだらかな丘陵に浅い谷が入り組み、丘陵部はスギ *Cryptomeria japonica* およびアスナロ *Thujaopsis dolabrata* の人工林、谷部は水田になっている (Fig. 5)。出雲廃坑群は半径300mの範囲に分布する18個の廃坑からなる (Fig. 6)。

2.2. コウモリ類の生息状況

出雲廃坑群には、キクガシラコウモリ、コキクガシラコウモリ (Fig. 7 a), モモジロコウモリ (Fig. 7 b) およびユビナガコウモリ (Fig. 7 c) の4種が周年生息しており、キクガシラコウモリはA, B, C, D, E, G, I, J洞およびK洞に (Fig. 6), コキクガシラコウモリはA, D, G洞およびJ洞に、モモジロコウモ

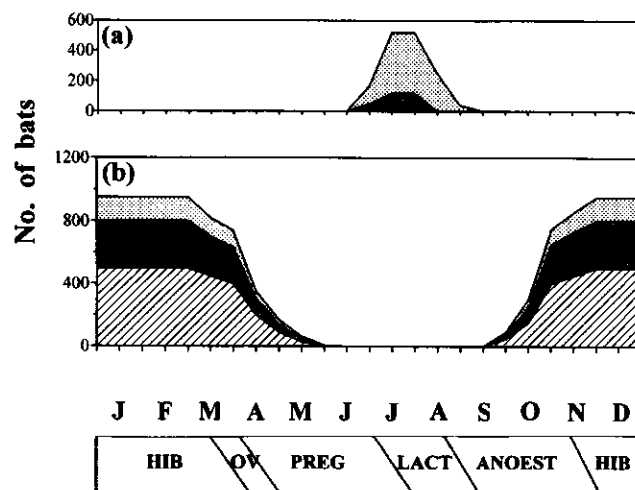


Fig. 8. Reproductive pattern in female *R. ferrumequinum* (box below the graphs) and diagrams showing annual changes in the number of *R. ferrumequinum* which congregated in the Izumo mines (a, b). (a), the maternity population; (b) the hibernating population. ■, adult females; ■, subadult females; ▨, adult and subadult males; HIB, hibernation; OV, ovulation; PREG, pregnancy; LACT, lactation; ANOEST, anoestrus. Infants are excluded from the maternity population in this figure.

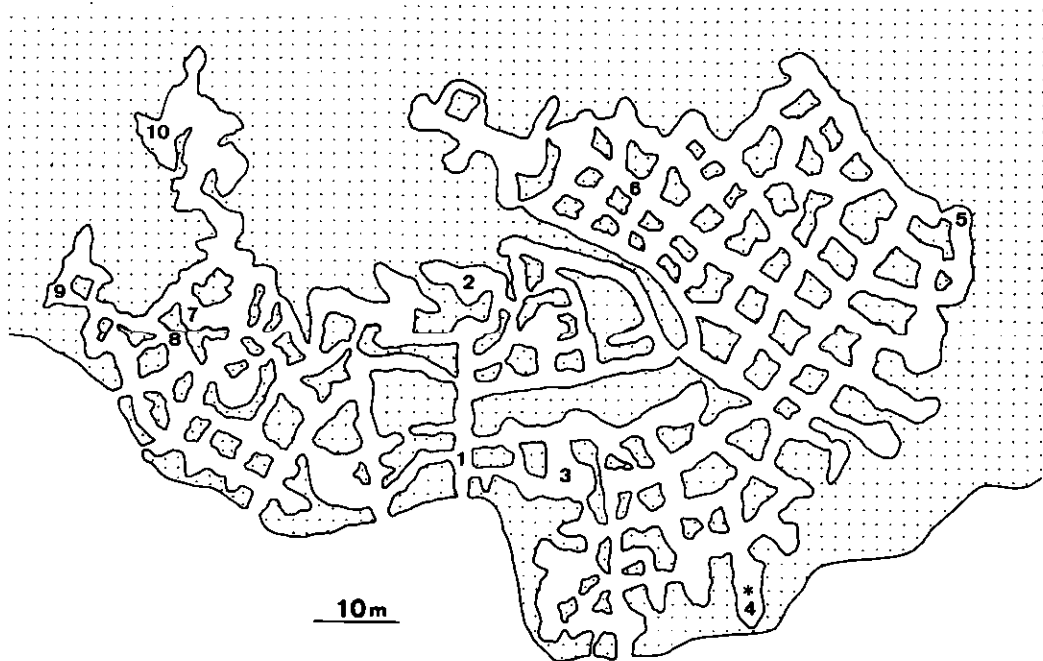


Fig. 9. Plan of mine A. Asterisk indicates location of the nursery roost of *R. ferrumequinum*. Numerical numbers indicate the sites where ambient temperature and relative humidity were measured.

りはA, C, D, G, I洞およびK洞に, ユビナガコウモリにA洞およびD洞に見られる。

キクガシラコウモリは, 出産哺育個体群と越冬個体群が見られ (Fig. 8), 両個体群のメンバーは春・秋季に入れ替わる (第4章参照)。本論では第3章, 第5章および第6章で出産哺育個体群を, 第4章で越冬個体群を扱う。

2.3. 廃坑の構造と微気候

出雲廃坑群の18個の廃坑は, いずれも丘陵の斜面にほぼ水平に掘り込まれており, 複雑な迷路状の構造を持っている (例としてA洞の平面図をFig. 9に示す)。床面や天井に凹凸は少なく, 自然洞窟で見られる裂孔 (クレバス) はない。A洞内の最高・最低気温および相対湿度の周年変化をFig. 10に示す。洞口付近の気温は外気の影響を受けて, 大きく変動するが (St. 1では0.1~22.2°C, St. 8では3.0~22.2°C), 洞奥部では周年安定している (St. 6では8.7~12.8°C, St. 10では11.3~14.8°C)。夏季には洞口部から奥部にかけて, 気温が低下し, 冬季には逆の温度勾配が見られる。洞内のいたるところで水滴が落ち, 年中, きわめて湿潤で, 洞奥部の湿度はほぼ飽和状態である。しかし, 洞口付近は外気の影響を受け, St. 1では80.0~100%, St. 8では82.0~100%の間で変動する。なお, 出産哺育個体群および越冬個体群によって選択される温・湿度環境の詳細は関連各章において述べる。

第3章 出産哺育個体群の構造と繁殖特性

キクガシラコウモリは出産哺育に際して, コロニーを形成する (庫本 1977a, 1979, 1986; Ransome 1989, 1991; Sano 2000a)。本種のコロニーは比較的小型で, 通常, 数十ないし百数十頭からなる (庫本 1979;

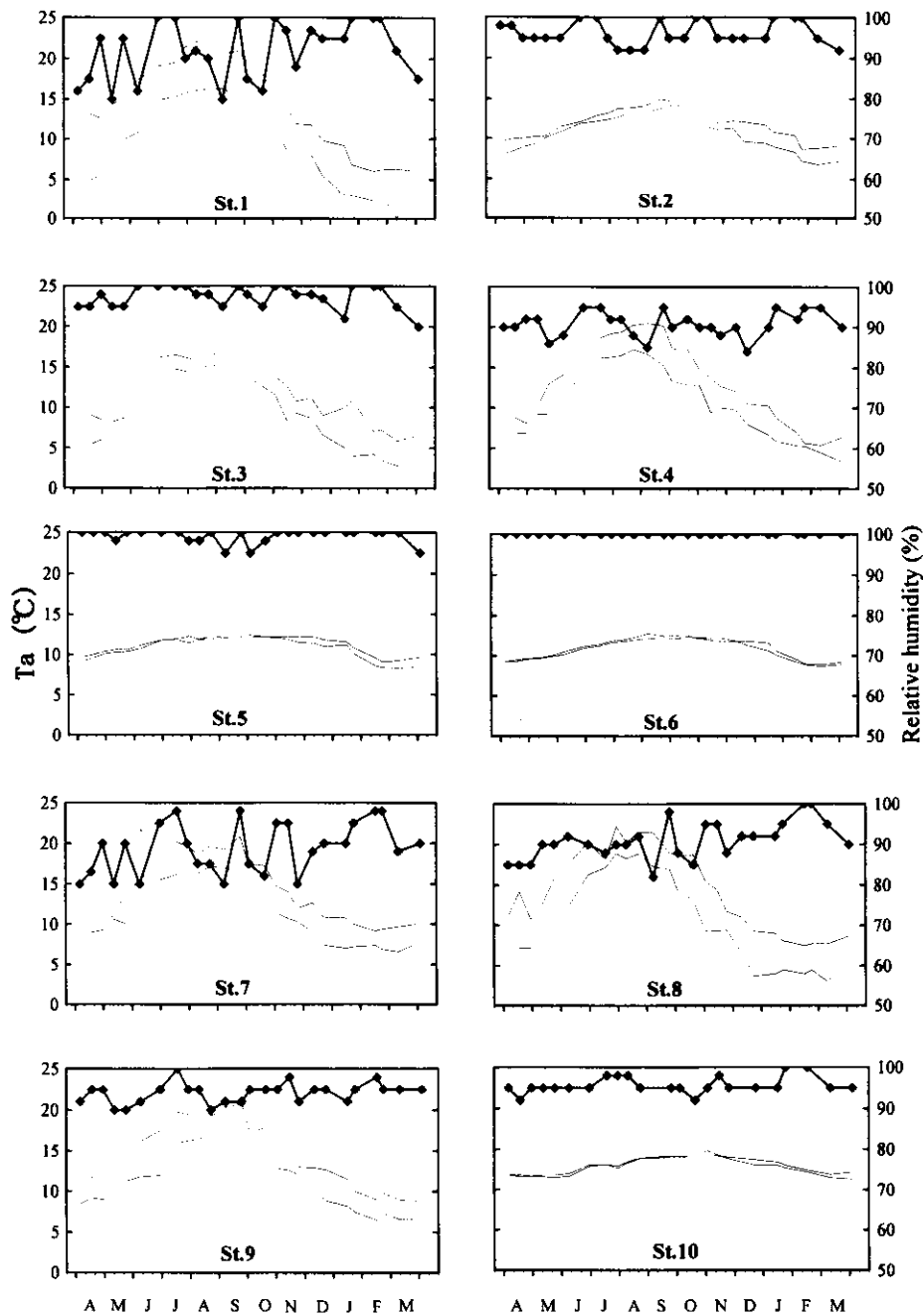


Fig. 10. Seasonal changes in the maximum and minimum values of ambient temperature (T_a : —) and relative humidity (◆) at 10 sites in mine A (1979-1980). The locations of sites where ambient temperature and relative humidity were measured are shown in Fig. 9. Relative humidity was measured at 15:00-16:00 hr.

Ransome 1989 ; Jones *et al.* 1995)。また、狭い地域にしばしば複数のコロニーが形成され (庫本 1979, 1986), コロニー間でメンバー交流が頻繁に起こることが報告されている (庫本 1979, 1986 ; 松村 1988)。そこで、本章では、まず出雲廃坑群に形成されるすべてのコロニーを一括してひとつの出産哺育個体群として扱い、8年間の標識再捕調査の結果をもとに、個体群の集結から消失にいたる過程、個体群サイズ、メスの性成熟齢、齢別の妊娠率および標識獣の帰還率を明らかにしたい。さらに、資料は不完全であるが個体群の齢構成と組成の安定性についても論議する。

3.1. 方法

個体数のカウント

1981, 1982, 1984, 1985年の6月中旬から9月中旬にかけて、原則として1日おきに、キクガシラコウモリが見られたすべての廃坑に昼間入り、コロニーを形成しているコウモリ(母獣, 非妊メスおよびオス)の総数を数えた。センサスには双眼鏡と赤色フィルターを付けたサーチライトを使用した。原則として1晩おきに、母獣が採食に出かけている間に入洞し、洞内に残された幼獣の個体数をカウントした。1983年7月28~29日, 1986年8月5~7日, 1987年8月4~5日にも、同様のセンサスを行った。なお、本種は1産1子であることから(庫本ら 1973; 庫本 1977a), 分娩期が終了してから離乳が始まるまでの期間の母獣数は幼獣数と一致するものと見なし、昼間に数えたコウモリの総数と夜間に数えた幼獣数の差から非妊メスとオスの個体数を求めた。なお、その際に非妊メスとオスの区別はできなかったため、本章では両者を一括してノンブリーダー(nonbreeder)として扱う。

バンディング

調査地内で発見した全幼獣をナンバーリングされたアルミ製翼帯で標識した。標識作業は1980年から1986年にかけて、1983年を除く毎年、6月下旬から8月上旬にかけての毎夜、母獣が採食に出かけている間に洞内で行われた。全標識獣の誕生日、出生洞および性別を記録した。

標識獣の再捕獲

1981年7月28日から29日, 1982年8月6日から7日, 1984年8月4日から5日, 1985年7月26日から27日にかけての夜、コウモリが利用していたすべての廃坑の入口にカスミ網を張り、採食から戻ったコウモリ(母獣およびノンブリーダー)を捕獲した。また、1986年8月7日および1987年8月4日には昼間洞内に入り、直径60cmの捕虫網を使って、ねぐらで休息中のコウモリを捕獲した。捕獲個体については性別、繁殖ステージを記録した。その際、庫本(1977a), 松村(1988)およびRansome(1991)に従い、肥大した擬乳頭のないメスを未成熟獣とみなした。標識個体については標識番号を記録した。

標識獣の帰還率の推定

出雲廃坑群で生まれ、幼獣期に標識されたメスのうち、母獣あるいは非妊メスとして、出雲廃坑群内に帰還した個体の比率を「帰還率 r 」として、次式により求めた。

$$x\text{才メス獣の帰還率 } r_x (\%) = (R_x \times \frac{N}{C}) / B_x \times 100$$

B: x 年前に出雲廃坑群で生まれ、幼獣期に標識されたメス個体数

R: 再捕された x 才メスの個体数

N: 出産哺育期に出雲廃坑群に集結したメスの総数

C: 出産哺育期に捕獲・チェックされたメスの個体数

再捕された標識個体数(R)を標本抽出率(C/N)で除した値を帰還した標識獣の個体数と見なした。帰還率の推定に際して、出雲廃坑群における母獣あるいは非妊メスの総数Nは、一斉捕獲を行う日の昼間、洞内に入って休息中の個体を1頭ずつ数えたので、数え落としはないと考えた。さらに翼帯1個の年間の脱落率はわずか1.1%であったため(佐野 未発表)、本論では標識の脱落は無視した。

出産哺育個体群の年齢構成の推定

出産哺育個体群の各年齢クラスの個体数を、1980年から1986年までの各年の出生メス数とそれらの各年次に

おける帰還率の積で求めた。標識を着けられなかった1983年生まれ獣 (1984年では1才獣, 1985年では2才獣, 1986年では3才獣, 1987年では4才獣) の帰還率については, 1981年から1987年に求めた1~4才獣の平均帰還率 (Table 5 参照) で代用した。

3.2. 結果

3.2.1. 出雲廃坑群における個体の分布

キクガシラコウモリは, A, B, C, E, G, I および J の 7 洞で確認された (Fig. 6)。これらはいずれも複雑な迷路状の構造を持ち, 坑道総延長80mを超える比較的大規模な廃坑であった。どの廃坑内でも, コウモリは平坦な天井の一角に集結して1個のコロニーを形成した。コロニーはいずれも洞口近くに形成された。洞口からコロニーのねぐらまでの距離は, A洞では約27m (Fig. 9), B洞では約11m, E洞では約12m,

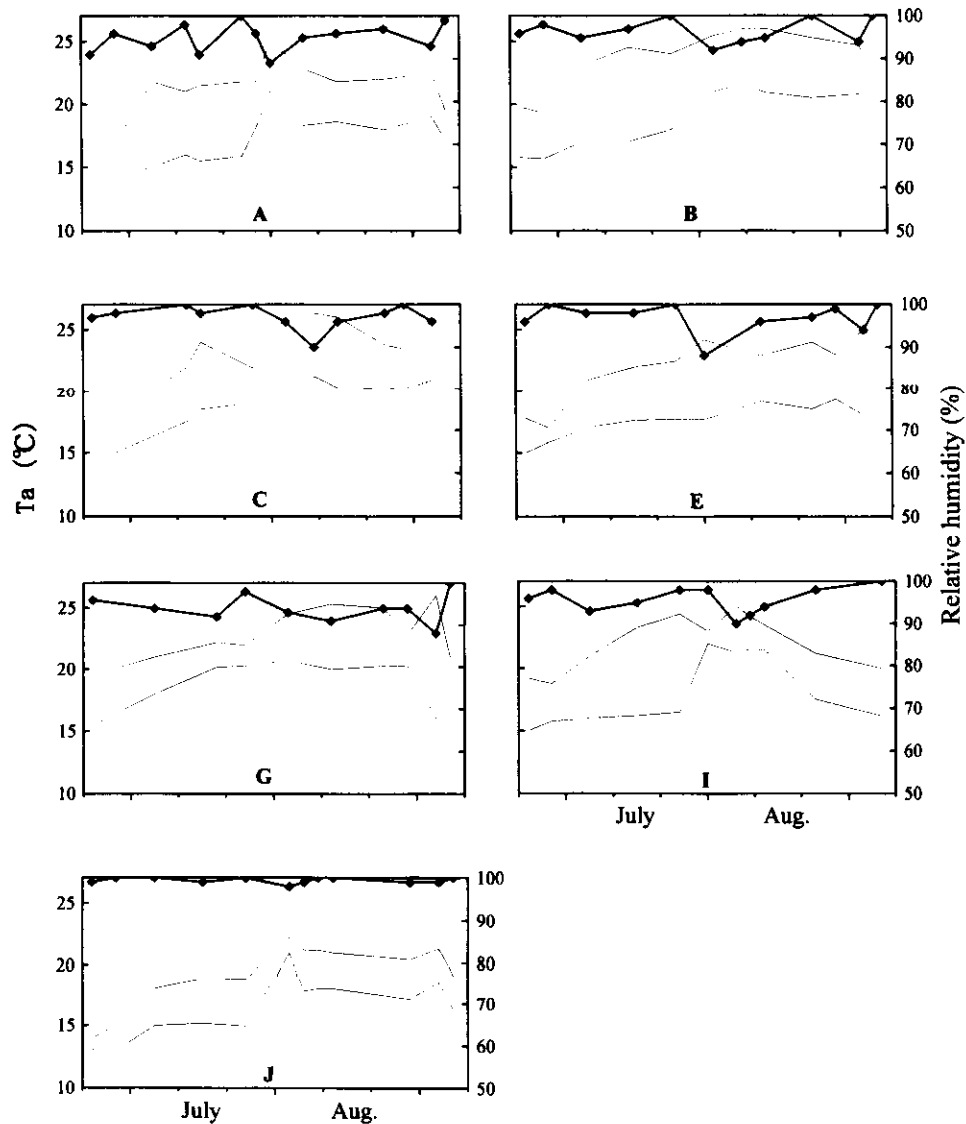


Fig. 11. Seasonal changes in the maximum and minimum values of ambient temperature (Ta: —) and relative humidity (◆) around the nursery roosts in seven mines of the Izumo mines (1984). Letters refer to the name of the mines. Relative humidity was measured at 15:00-16:00 hr.

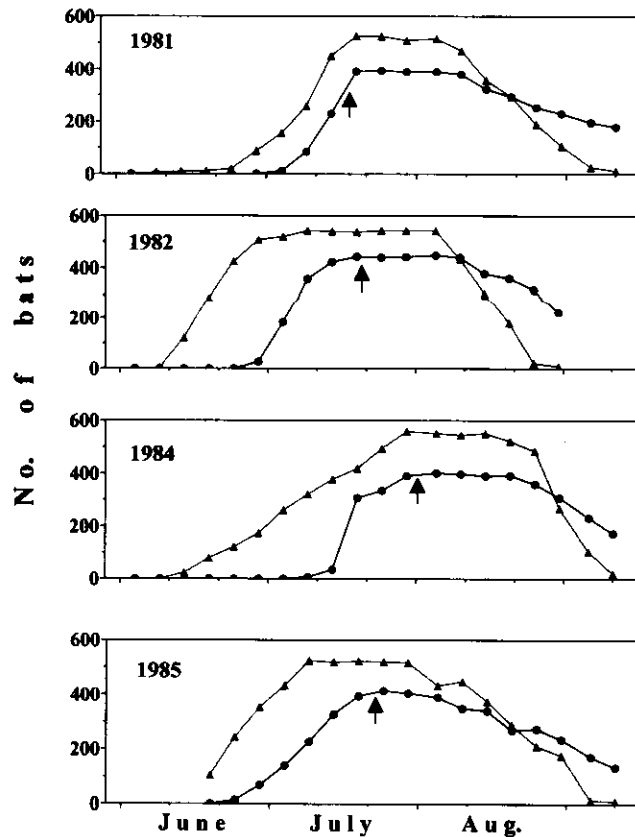


Fig. 12. Seasonal changes in the number of *R. ferrumequinum* in the Izumo mines in the summers of 1981, 1982, 1984 and 1985. Arrows indicate the date when the last parturition occurred. ▲, mothers, barren females and males; ●, infants.

I 洞では約11m, J 洞では約17mであった。C 洞およびG 洞では哺育期間中にねぐらの位置が変わり, 洞口からの距離はC 洞では10~16m, G 洞では8~21mの間で変化した。

ねぐらは洞口に近いので, 高温で気温の日較差が大きく, 平均気温 (最高気温と最低気温の中間値の平均) はA 洞では19.4°C (range 14.0~25.0°C), B 洞では21.6°C (15.8~26.0°C), C 洞では21.3°C (14.8~26.3°C), E 洞では20.2°C (15.0~25.0°C), G 洞では21.1°C (15.5~26.0°C), I 洞では20.4°C (15.0~25.0°C), J 洞では18.3°C (13.0~22.2°C) であった (Fig. 11)。湿度は洞奥部では常に飽和状態であったのに対し, ねぐら付近の相対湿度はA 洞では88.0~100%, B 洞では92.0~100%, C 洞では90.0~100%, E 洞では88.0~100%, G 洞では88.0~100%, I 洞では90.0~100%, J 洞では98.0~100%の間で変化した (Fig. 11)。

3. 2. 2. 出産哺育個体群の集結から消失までの過程

出雲廃坑群には6月中旬から7月下旬頃にかけて, コウモリ (母獣およびノンブリーダー) が飛来した (Fig. 12)。ねぐらにおける初認日は1981, 1982年では6月10日, 1984年では6月12日であったが, 1983, 1985, 1986, 1987年には6月上~中旬に調査しなかったのが不明であった。コウモリの総数は, 1981年には7月20日, 1982年には7月10日, 1984年には7月30日, 1985年には7月10日頃に最大値に達した。

分娩期は, 1980年では7月2~19日, 1981年では7月2~19日, 1982年では6月28日~7月22日, 1984年

Table 2. Sizes and structures of the maternity population of *R. ferrumequinum* at the study site, the Izumo mines.

Mine	1980					1981					1982				
	Mother	Nonbreeder	Infant		Total	Mother	Nonbreeder	Infant		Total	Mother	Nonbreeder	Infant		Total
			M	F				M	F				M	F	
A	81	30	32	49	192	69	24	37	32	162	36	21	18	18	93
B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37	0	19	18	74
C	43	21	17	26	107	34	30	19	15	98	63	18	34	29	144
E	44	18	24	20	106	8	2	4	4	18	43	22	18	25	108
G	123	46	55	68	292	114	29	49	65	257	129	30	60	69	288
I	55	12	25	30	122	85	22	48	37	192	65	0	36	29	130
J	46	10	29	17	102	87	25	40	47	199	71	2	30	41	144
Total	392	137	182	210	921	397	132	197	200	926	444	93	215	229	981

Mine	1983					1984					1985				
	Mother	Nonbreeder	Infant		Total	Mother	Nonbreeder	Infant		Total	Mother	Nonbreeder	Infant		Total
			M	F				M	F				M	F	
A	48	25	25	23	121	49	12	23	26	110	0	0	0	0	0
B	31	12	14	17	74	13	21	4	9	47	42	16	22	20	100
C	83	34	38	45	200	41	26	23	18	108	63	17	36	27	143
E	62	25	25	37	149	50	35	25	25	135	41	19	18	23	101
G	102	41	55	47	245	110	25	51	59	245	118	26	55	63	262
I	51	17	25	26	119	86	16	36	50	188	66	18	34	32	150
J	44	22	24	20	110	53	26	28	25	132	85	31	45	40	201
Total	421	176	206	215	1018	402	161	190	212	965	415	127	210	205	957

Mine	1986					1987				
	Mother	Nonbreeder	Infant		Total	Mother	Nonbreeder	Infant		Total
			M	F				M	F	
A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	26	13	10	16	65	42	15	23	19	99
C	81	29	41	40	191	62	29	34	28	153
E	29	6	18	11	64	57	11	30	27	125
G	119	44	62	57	282	127	39	60	67	293
I	88	22	43	45	198	64	11	35	29	139
J	56	17	31	25	129	37	12	16	21	86
Total	399	131	205	194	929	389	117	198	191	895

M, male; F, female. Nonbreeders consisted of barren females and a few males.

では7月10日～8月2日, 1985年では6月22日～7月24日であった。1983, 1986, 1987年には分娩期を特定できなかった。累積50%出生日は1980年では7月14日, 1981年では7月13日, 1982年では7月10日, 1984年では7月19日, 1985年では7月7日であった。分娩の95%が, 1980年には13日間, 1981年には14日間, 1982年には17日間, 1984年には16日間, 1985年には22日間に集中した。出生日の明かな49頭の幼獣から求めた平均哺育期間(離乳までの所要日数)は $40.0 + 0.23(SF)H$ (range 37~43H)であった。

1981, 1982, 1985年では8月上旬頃, 1984年では8月中旬頃から, 幼獣の離乳に先だててまずノンブリーダーがコロニーから離脱し始めたため, コウモリの総数は急速に減少した (Fig. 12)。1981年では8月20日頃, 1982年では8月10日頃, 1984年では8月31日頃, 1985年では8月20日頃には母子ペアのみとなった。次いで離乳とともに母獣が出雲廃坑群を離れ, 1981年では9月4日, 1982年では8月25日, 1984年では9月10日, 1985年では9月5日には, 母獣はほとんど消失し, 離乳子が残された。

3.2.3. 出産哺育個体群のサイズ

出雲廃坑群に集結した母獣、ノンブリーダーおよび幼獣の、1980年7月26日、1981年7月27日、1982年8月6日、1983年7月29日、1984年8月2日、1985年7月24日、1986年8月7日、1987年8月4日における個体数をTable 2に示す。この時点で分娩は完了しており、かつ幼獣は採食を始めていなかったため、ねぐらに残された幼獣の総数は母獣総数と一致した。センサスの際には、非妊メスとオスの区別ができなかったが、8年間の調査期間にカシミ網あるいは捕虫網で捕獲されたノンブリーダーの内訳は非妊メス257頭(97.7%)に対し、オスはわずか6頭(2.3%)であった。非妊メスはすべて出産経験を持たない未成熟個体であった。

母獣数は389頭(1987年)から444頭(1982年)(平均407.4頭)で比較的安定していた。これに対し、ノンブリーダー数は93頭(1982年)から176頭(1983年)(平均134.3頭)まで変化した。

3.2.4. 新生子の性比

新生子の性比(幼獣全体に占めるメスの割合)は、1980年では0.54(210/392)、1981年では0.50(200/397)、1982年では0.52(229/444)、1983年では0.51(215/421)、1984年では0.53(212/402)、1985年では0.49(205/415)、1986年では0.49(194/399)、1987年では0.49(191/389)であった(Table 2)。どの年も性比はほぼ1:1であり、偏りは見られなかった(2項検定、全年、 $P > 0.05$)。

3.2.5. 性成熟齢と齢別妊娠率

母獣および非妊メスに対する年1回の捕獲調査によって得られた再捕記録(Table 3)から、齢別の妊娠率を求めた。再捕個体の平均妊娠率は1才獣で13.1%、2才獣で49.5%、3才獣で95.2%であった(Table 4)。4才以上では再捕された150頭すべてが妊娠していた。1、2才獣の妊娠率は、年次によってそれぞれ0%(1981、1982年)から18.2%(1987年)、35.3%(1989年)から56.8%(1987年)まで変化した。2年連続出産した個体を81頭、3年連続出産した個体を21頭、4年連続出産した個体を4頭確認した。4年連続出産した個体の内訳は3才から6才までの連続出産が2頭、4才から7才までの連続出産が2頭であった。過去に出産経験がありながら、非妊メスとして再捕された個体はなかった。

3.2.6. 標識個体の出生地への帰還率

前項と同様に、標識されたコホートの再捕記録(Table 3)から、出雲廃坑群で生まれたメスの年齢別の帰還率を求めた。なお、オスの再捕個体はなかった。

1才時の帰還率は平均23.3%(range 16.9~37.8%)であり、その後2、3、4、5才および6才時にはそれぞれ31.8%(28.0~45.4%)、40.2%(37.0~42.9%)、28.2%(26.6~29.2%)、24.5%(23.4~26.7%)および19.5%(19.5~19.6%)であった(Table 5)。7才時の帰還率は11.4%であった(データは1年のみ)。生後1年から3年にかけて、生存個体数の減少に反して帰還率は上昇した。このことは性成熟を機に出生地へ帰還する傾向が高まったことを示す。

母獣の帰還率(出生時に標識されたメスのうち、母獣として帰還した個体の比率)は、1才時には平均2.2%(range 0~4.1%)であり、2、3、4、5、6才および7才時にはそれぞれ13.5%(8.7~20.6%)、38.2%(37.0~39.3%)、28.2%(26.6~29.2%)、24.5%(23.4~26.7%)、19.5%(19.5~19.6%)および11.4%であった

(Table 5)。非妊メスの帰還率 (出生時に標識されたメスのうち、非妊メスとして帰還した個体の比率) は 1 才時には平均21.1% (range 16.9~37.8%) であり、2、3 才時にはそれぞれ18.3% (13.6~24.8%)、2.0% (0~3.6%) であった (Table 5)。

3.2.7. 出産哺育個体群の齢構成

キクガシラコウモリは長命であるため、本個体群の齢構成を完全には把握できなかった。しかし、8 年間

Table 3. Recapture records from the maternity population of *R. ferrumequinum* in the Izumo mines in the summers of 1981-1987.

	Newborn females			No. of banded bats recaptured as mothers or barren females (R)						
	Total no.	B		1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
1980	210	50	Mother	0 (0)	2 (10.3)	—	4 (13.3)	4 (11.7)	7 (9.8)	4 (5.7)
			Barren female	3 (18.9)	2 (12.4)	—	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
1981	200	110	Mother		0 (0)	—	13 (43.2)	11 (32.1)	21 (29.4)	15 (21.4)
			Barren female		3 (18.6)	—	1 (4.0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
1982	229	229	Mother			—	6 (19.9)	29 (84.8)	46 (64.4)	38 (54.1)
			Barren female			—	11 (41.3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
1984	212	212	Mother					2 (5.8)	24 (33.6)	58 (82.6)
			Barren female					11 (36.8)	25 (43.1)	4 (7.0)
1985	205	205	Mother						4 (5.6)	21 (29.9)
			Barren female						27 (46.5)	16 (27.9)
1986	194	69	Mother							2 (2.8)
			Barren female							
Sampling ratio (C/N)			Mother	67/397	86/444	—	121/402	142/415	285/399	273/389
			Barren female	21/132	15/ 93	—	40/161	38/127	76/131	67/117

B, the number of females banded as infants; C, the number of females captured; N, the total number of females that congregated in the Izumo mines. Numerals in parentheses indicate the estimated number of banded bats that returned to the Izumo mines, which was calculated by the following formula: R/(C/N). Banding and capture were not carried out in 1983.

Table 4. Pregnancy rates (%) by age in *R. ferrumequinum* recaptured in the Izumo mines.

Age in Years	1981	1982	1984	1985	1986	1987	Mean
1	0 (0/ 3)	0 (0/ 3)	— ()	15.4 (2/13)	12.9 (4/31)	18.2 (2/11)	13.1 (8/ 61)
2		50.0 (2/ 4)	35.3 (6/17)	— (—)	49.0 (24/49)	56.8 (21/37)	49.5 (53/107)
3			92.9 (13/14)	100.0 (29/29)	— (—)	93.5 (58/62)	95.2 (100/105)
4			100.0 (4/ 4)	100.0 (11/11)	100.0 (46/46)	— (—)	100.0 (61/ 61)
5				100.0 (4/ 4)	100.0 (21/21)	100.0 (38/38)	100.0 (63/ 63)
6					100.0 (7/ 7)	100.0 (15/15)	100.0 (22/ 22)
7						100.0 (4/ 4)	100.0 (4/ 4)

The numerator and denominator in parentheses indicate the number of pregnant females recaptured and the total number of banded females recaptured, respectively.

Table 5. Returning rates (%) by age in mother and barren *R. ferrumequinum* banded as infants in the Izumo mines.

Age in years	1981	1982	1983	1985	1986	1987	Mean
Mother	0 (0 / 50)	0 (0 / 110)	- (-)	2.7 (5.8 / 212)	2.7 (5.6 / 205)	4.1 (2.8 / 69)	2.2 (14.2 / 646)
1 Barren female	37.8 (18.9 / 50)	16.9 (18.6 / 110)	- (-)	17.4 (36.8 / 212)	22.7 (46.6 / 205)	22.8 (15.7 / 69)	21.1 (136.6 / 646)
Total	37.8 (18.9 / 50)	16.9 (18.6 / 110)	(-)	20.1 (42.6 / 212)	25.1 (52.2 / 205)	26.8 (18.5 / 69)	23.3 (150.8 / 646)
Mother		20.6 (10.3 / 50)	8.7 (19.9 / 229)	- (-)	15.8 (33.6 / 212)	14.6 (29.9 / 205)	13.5 (93.7 / 696)
2 Barren female		24.8 (12.4 / 50)	19.3 (44.3 / 229)	(-)	20.3 (43.1 / 212)	13.6 (27.9 / 205)	18.3 (127.7 / 696)
Total		45.4 (22.7 / 50)	28.0 (61.2 / 229)	(-)	36.2 (76.7 / 212)	28.2 (57.8 / 205)	31.8 (221.4 / 696)
Mother			39.3 (13.2 / 110)	37.0 (84.8 / 229)	(-)	39.0 (82.6 / 212)	38.2 (210.6 / 551)
3 Barren female			3.6 (4.0 / 110)	0 (0 / 229)	- (-)	3.3 (7.0 / 212)	2.0 (11.0 / 551)
Total			42.9 (47.2 / 110)	37.0 (84.8 / 229)	- (-)	42.3 (89.6 / 212)	40.2 (221.6 / 551)
Mother			26.6 (13.3 / 50)	29.2 (32.1 / 110)	28.1 (64.4 / 229)	- (-)	28.2 (109.8 / 389)
4 Barren female			0 (0 / 50)	0 (0 / 110)	0 (0 / 229)	- (-)	0 (0 / 389)
Total			26.6 (13.3 / 50)	29.2 (32.1 / 110)	28.1 (64.4 / 229)	- (-)	28.2 (109.8 / 389)
Mother				23.1 (11.7 / 50)	26.7 (29.4 / 110)	23.6 (54.1 / 229)	24.5 (95.2 / 389)
5 Barren female				0 (0 / 50)	0 (0 / 110)	0 (0 / 229)	0 (0 / 389)
Total				23.1 (11.7 / 50)	26.7 (29.4 / 110)	23.6 (54.1 / 229)	24.5 (95.2 / 389)
Mother					19.6 (9.8 / 50)	19.5 (21.4 / 110)	19.5 (31.2 / 160)
6 Barren female					0 (0 / 50)	0 (0 / 110)	0 (0 / 160)
Total					19.6 (9.8 / 50)	19.5 (21.4 / 110)	19.5 (31.2 / 160)
Mother						11.4 (5.7 / 50)	11.4 (5.7 / 50)
7 Barren female						0 (0 / 50)	0 (0 / 50)
Total						11.4 (5.7 / 50)	11.4 (5.7 / 50)

The numerator and denominator in parentheses indicate the estimated number of banded bats which returned to the Izumo mines and the number of bats banded as infants in the Izumo mines, respectively.

の標識再捕調査で得られた結果から、不完全ながら齢構成を推定した (Table 6)。今回用いた計算法では各齢クラスには出雲廃坑群外で生まれた移入個体は含まれず、それらはTable 6の‘unknown’の項に算入されている。母獣の‘unknown’には移入個体のほか、1979年以前に出生した個体も含まれるが両者の区別はできなかった。一方、4才以上のメスの妊娠率は100%であったことから (Table 4)、1984年から1987年までの各年の非妊メスの‘unknown’はすべて出雲廃坑群以外で生まれた個体と見なされた。

1984~1987年の個体群では3才を最頻齢とする1山型の齢構成であり、3才以上各齢クラスの個体数の年次差は小さかった (Table 6)。1才獣の個体数は33.8頭から79.4頭、2才獣の個体数は57.8頭から95.4頭の間で変化した。4才以上各齢クラスの平均個体数の対前年比は69.1% (59.8/86.6), 87.3% (52.2/59.8), 76.8% (40.1/52.2), 59.6% (23.9/40.1) という高率で推移した。

母獣における‘unknown’の比率は1987年では23.4% (90.9/389.0) に過ぎなかった。このことは少なくとも母獣の76.6%は出雲廃坑群で生まれた7才以下の個体であったことを示している。非妊メスでは、‘unknown’すなわち出雲廃坑群外で生まれた移入個体が1984年では39.9% (64.2/161), 1985年では40.0% (50.8/127), 1986年では28.4% (37.2/131), 1987年では32.4% (37.9/117) を占めた。

Table 6. Estimated age composition of the maternity population of *R. ferrumequinum* in the Izumo mines (1981-87).

Year	Age in years								Total	
	1	2	3	4	5	6	7	Unknown*		
1981	Mother	0							397.0	397
	Barren female	79.4							52.6	132
	Total	79.4							449.6	529
1982	Mother	0	43.3						400.7	444
	Barren female	33.8	52.1						7.1	93
	Total	33.8	95.4						407.8	537
1984	Mother	4.7	19.9	78.5	55.9				242.9	402
	Barren female	45.5	44.3	7.3	0				64.2	161
	Total	50.2	64.2	85.8	55.9				307.1	563
1985	Mother	5.8	28.9	84.8	58.4	49.1			188.1	415
	Barren female	36.8	39.4	0	0	0			50.8	127
	Total	42.6	68.4	84.8	58.4	49.1			238.9	542
1986	Mother	5.6	33.6	82.2	64.4	53.5	41.2		119.0	399
	Barren female	46.6	43.1	4.3	0	0	0		37.2	131
	Total	52.2	76.7	86.5	64.4	53.5	41.2		156.2	530
1987	Mother	7.9	29.9	82.6	60.7	54.1	38.9	23.9	90.9	389
	Barren female	44.1	27.9	7.0	0	0	0	0	37.9	117
	Total	52.0	57.8	89.6	60.7	54.1	38.9	23.9	128.8	506
Mean	Mother	4.0	31.1	82.0	59.9	52.2	40.1	23.9	—	407.7
	Barren female	47.7	41.4	4.7	0	0	0	0	—	126.8
	Total	51.7	72.5	86.7	59.9	52.2	40.1	23.9	—	534.5

* 'Unknown' consisted of bats born before 1980 and immigrants born outside the Izumo mines.

3.3. 考察

3.3.1. キクガシラコウモリの繁殖特性

コウモリ目は小型哺乳類でありながら、飛翔への適応のために、産子数は制限され、多胎性 (polytocous) はオオコウモリ科およびヒナコウモリ科 (Vespertilionidae) の一部に限られる (Tuttle and Stevenson 1982; 船越 1991; Barclay 1995)。特に温帯性コウモリは、季節的な単発情性で (船越 1991; Altringham 1996)、個体群の増加率は低い。また、冬眠や昼間の不活発状態 (daily torpor) が年間の総代謝量を大幅に引き下げることから、小型哺乳類としては例外的に成熟前期間が長く (Racey 1982; Tuttle and Stevenson 1982; Gaillard *et al.* 1989)、長命で繁殖関与期間が長い (McNab 1982; Tuttle and Stevenson 1982; 船越 1991)。すなわち、温帯性コウモリは晩熟で、少子出産でありながら、低くとも安定した増加率を長期間維持し、繰り返し繁殖 (多数回繁殖 iteroparity) することで生涯繁殖成功度 (lifetime reproductive success) を高めていると言えよう。

温帯性コウモリの繁殖特性 (1腹子数、性成熟齢、長寿記録、出生時および離乳時の発育段階) に関する従来知見をTable 7にまとめた。キクガシラコウモリ科の3種 (キクガシラコウモリ、コキクガシラコウモリおよびチチュウカイキクガシラコウモリ *R. euryale*) とヒナコウモリ科のブラントホオヒゲコウモリ *Myotis brandti* を除いて、メスは通常、生後2年以内に性成熟に達する。これに対して、調査個体群では1、2および3才獣の妊娠率はそれぞれ13.1、49.5、95.2%で、4才以上のすべての個体は妊娠していた

Table 7. Reproductive traits of temperate zone bats

Family/Species	Roost	Litter size	Neonatal size*		Sexual maturity** (months)	Longevity (years)	Weaning size †	References
			BW	FAL				
Rhinolophidae								
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	C	1	32.5	42.5	4-40	30	90.4	8,18,49,72,80,88
<i>R. cornutus</i>	C	1	43.0	42.0	4-28	15	88.8	48,49,85,86
<i>R. hipposideros</i>	C,B	1	34.4		3-15	21		27,33,71,75
<i>R. euryale</i>	C	1			15-27			19
Mystacinidae								
<i>Mystacina tuberculata</i>	T,C	1	19.1					12
Vespertilionidae								
<i>Antrozous pallidus</i>	Cr	2	15.2	32.3		9	74.7	10,13
<i>Barbastella barbastellus</i>	T,B	2			15	23		71
<i>Chalinolobus morio</i>	F,T	2	17.6	30.6				87
<i>Eptesicus fuscus</i>	B,T,C	2	20.5	36.7	4-16	20	74.5	7,9,14
<i>E. serotinus</i>	B	1	20.5	43.3	15	19		39,40,68,71
<i>Euderma maculatum</i>	Cr	1	25.0					21
<i>Lasiurus borealis</i>	F	3		34.8				62
<i>L. cinereus</i>	F	2		34.5		2	61.0	10,42,61
<i>Lasionycteris noctivagans</i>	F	2					87.8	42,44
<i>Miniopterus fuliginosus</i>	C	1	20.4	35.5	<16	16	88.5	1,6,20,24,47
<i>Murina leucogaster</i>	T,C	1-2	15.0	32.0				51
<i>Myotis bechsteini</i>	T	1			15	21		71
<i>M. brandtii</i>	B,C	1			27	19		71
<i>M. dasycneme</i>	B,C	1			15	19		71
<i>M. daubentoni</i>	T,C,B	1			15	20		1,71
<i>M. emarginatus</i>	B,C	1			3-15	16		1,71,77
<i>M. austroriparius</i>	C	2	15.1	25.1	3-15			22,62,70
<i>M. frater</i>	T,B	1		43.4	16			58
<i>M. grisescens</i>	C	1	26.8		<16	16		30,53,59,81
<i>M. lucifugus</i>	B,C,T	1	30.0	43.0	4-16	34	84.1	7,15,45,59,
<i>M. macrodactylus</i>	C	1	27.8	38.1	3-15	19		50,52,57
<i>M. nattereri</i>	C,B,T	1		34.4	4-15	17		23,32,47,71
<i>M. thysanodes</i>	B	1		37.2		18		11,63
<i>M. velifer</i>	B,C	1	25.8	34.0	4-16	11	91.1	10,31,43
<i>M. myotis</i>	B,C	1			3-15	22	92.8	17,71,76,77
<i>M. mystacinus</i>	T,B,C	1			3-15	19		4,74
<i>M. sodalis</i>	T	1				13		65
<i>M. yumanensis</i>	B,Cr	1				14		5
<i>Nyctalus aviator</i>	T	2	12.7	32.6	4-16			55,56
<i>N. noctula</i>	T	1-2	19.7	39.4	3-15	12	71.7	29,39,40,41,71
<i>Nycticeius humeralis</i>	T,B	2	25.0	11.2			60.0	36
<i>Pipistrellus abramus</i>	B	2	16.4		1	5		26,83
<i>P. pipistrellus</i>	B,T	1-2	23.7	35.6	4-16	16	68.6	2,35,39,40,67,69
<i>P. subflavus</i>	C	2				14	80.0	3,34,84
<i>Plecotus auritus</i>	T,B,C	1	22.0		3-16	30	60-70	16,54,79,82
<i>P. austriacus</i>	B	1			16	12		28,78,79,82
<i>P. rafinesquii</i>	B,C,T	1	23.1		<16	10		37,38,65
<i>P. townsendii</i>	C	1	24.2	38.6	4-18	19		64,66
<i>Vespertilio superans</i>	T,C,B	2	12.2	30.0	1	9	58.2	25,60
Molossidae								
<i>Tadarida brasiliensis</i>	C	1	25.0	42.0	9-22	7	89.8	10,16,73

*. neonatal body weight(BW) and forearm length(FAL) as percent of adults; **, ordinary age at sexual maturity in females; †. weaning body weight as percent of adults. Roosts: C, cave; Cr, crevice; T, tree cavity; F, foliage; B, building.

References: 1. Aellen (1978); 2. Asdell (1964); 3. Barbour and Davis (1969); 4. Bezem *et al.* (1960); 5. Boutin and Wallis (1996); 6. Brosset (1962); 7. Burnett and Kunz (1982); 8. Caubere *et al.* (1984); 9. Christian (1956); 10. Cockrum (1973); 11. Cross (1977); 12. Daniel (1979); 13. Davis (1969); 14. Davis (1986); 15. Davis and Hitchcock (1995); 16. de Faniis and Jones (1995); 17. de Paz (1986); 18. Dinale (1964); 19. Dinale (1968); 20. Dwyer (1963); 21. Easterla (1971); 22. Foster *et al.* (1978); 23. Funakoshi (1991); 24. Funakoshi and Uchida (1975); 25. Funakoshi and Uchida (1981); 26. Funakoshi and Uchida (1982); 27. Gaisler (1965); 28. Gaisler and Hanak (1969); 29. Gaisler *et al.* (1979); 30. Guthrie (1933); 31. Hayward (1970); 32. Heerdt and Sluiter (1961); 33. Hooper and Hooper (1956); 34. Hoving (1983); 35. Hurka (1986); 36. Jones (1967); 37. Jones (1977); 38. Jones and Suttus (1975); 39. Kleiman (1969); 40. Kleiman and Davis (1979); 41. Kleiman and Racey (1969); 42. Koehler (1991); 43. Kunz (1973); 44. Kunz (1982); 45. Kunz and Anthony (1982); 46. Kunz and Robson (1995); 47. Kuramoto (1972); 48. Kuramoto *et al.* (1985); 49. Kuramoto *et al.* (1988); 50. Kuramoto *et al.* (1998); 51. Kuramoto and Uchida (1981); 52. Kuramoto and Uchida (1989); 53. LaVal and LaVal (1980); 54. Lehmann *et al.* (1992); 55. Maeda (1972); 56. Maeda (1974); 57. Maeda (1976); 58. Maeda and Dewa (1982); 59. Miller (1939); 60. Mukoyama (1996); 61. Munyer (1967); 62. Myers (1978); 63. O'Farrell and Stouder (1973); 64. Orr (1970); 65. Paradiso and Greenhall (1967); 66. Pearson *et al.* (1952); 67. Racey (1974); 68. Racey and Kleiman (1970); 69. Rakhmatulina (1972); 70. Rice (1957); 71. Richard and Limbrunner (1993); 72. Sano (2000a); 73. Short (1961); 74. Sluiter (1954); 75. Sluiter (1960); 76. Sluiter (1961); 77. Sluiter and Bouman (1951); 78. Speakman and Racey (1986); 79. Stebbings (1966); 80. Stebbings and Arnold (1987); 81. Stevenson and Tuttle (1981); 82. Swift (1998); 83. Uchida (1966); 84. Walley and Jarvis (1971); 85. Yokoyama *et al.* (1979); 86. Yokoyama and Uchida (1979); 87. Young (1979); 88. This paper.

(Table 4)。これらはいずれも夏季に出産哺育の場を集結した個体の妊娠率であり、特に1, 2才獣の妊娠率は過大評価されているが、3才までにはほとんどの個体が性成熟に達したようである。本種の初産齢については、山口県秋吉台の個体群で2~6才(通常2~3才)(庫本ら 1988)、イタリア北西部の個体群で3~5才(通常3~4才)(Dinale 1964)、さらに分布の北限に近いイギリス南部の個体群で3~7才(平均3.96才)(Stebbing and Arnold 1987; Ransome 1991)と報告されている。すなわち、キクガシラコウモリは、地域によって出現頻度に差はあるが、4才での初産が広く見られる唯一の種であり、コウモリ目の中で晩熟傾向が顕著であった。

本調査ではキクガシラコウモリの8才以後の出産スケジュールは不明であったが、性成熟に達した後は、寿命近くまでほぼ毎年出産し続けることが指摘されており(庫本ら 1988; 船越 1991)、25才メスの繁殖も確認されている(Ransome 1990)。本種は30才の記録があり、これはトビイロホオヒゲコウモリ *Myotis lucifugus* の34年に次ぎ、ウサギコウモリと並ぶコウモリ目の長寿記録である(Table 7)。このように、キクガシラコウモリは遅い繁殖開始齢と長い繁殖関与期間というコウモリ目の繁殖特性をさらに際立たせていた。

3.3.2. 出産哺育個体群の齢構成と構成の安定性

調査した個体群の齢構成は、3才を最頻齢とする1山型であった(Table 6)。調査期間を通じて、出生メス数は毎年、比較的安定しており(Table 2)、3才以上各齢クラスの帰還率も年次変化が小さかった(Table 5)。このことから、3才以上の個体ではメンバーは年とともに漸次交代しながらも、齢構成はほぼ安定していたと考えられる。

この調査では本種の生存率は不明であり、生残個体のうちのどれだけが出雲廃坑群に帰還したのかはわからなかった。Ransome (1990) はイギリス南部において、移出入のほとんどない個体群について標識調査を行った結果、生後1年間の生存率をわずか28.1%と推定している。また、Stebbing and Arnold (1987) はイギリス南部の個体群、庫本ら (1995) は山口県秋吉台の個体群について、3才までの生存率をそれぞれ29%, 38~41%と推定している。これらと比較して、調査個体群における3才獣の帰還率(最低生存率 minimum survival rateと見なされる)は40.2%と高く(Table 5)、かつ4才以上各クラスの個体数の対前年比が69.1, 87.3, 76.8, 59.6%という高率で推移した(Table 6)ことから、3才以上の個体はほとんど毎年妊娠し、出生地である出雲廃坑群に帰還するものと考えられた。

出産のために季節的集団を形成するコウモリでは、成熟メスは概して出生地に対して忠実な帰還性を持ち(Tuttle and Stevenson 1982)、例えばハイイロホオヒゲコウモリでは標識個体の99.3% (Tuttle 1976b)、ユビナガコウモリでは99.7% (Palmeirim and Rodrigues 1995) が同じねぐらで再捕獲されている。さらに、ナントウホオヒゲコウモリ *Myotis austroriparius* (Rice 1957)、トビイロホオヒゲコウモリ (Humphrey and Cope 1976)、ユーラシアコヤマコウモリ *Nyctalus noctula* (Heise 1985, 1989) およびウサギコウモリ (Swift 1998) でも成獣メスが同じねぐらに毎年帰還する。他方、キクガシラコウモリの非妊メスでは夏季に出生地に帰還する率は低く、1, 2才獣の帰還率の年次差は大きかった(Table 5)。さらに、出雲廃坑群外で生まれた移入個体が非妊メスの28.4~40.0%を占め、1, 2才獣と移入個体の個体数は年により大きく変化し、個体群サイズ変動の主な要因となっていた(Table 6)。なお、出自の異なるメスが移入する例は、血縁的母系集団としてのコロニーを形成するノレンコウモリ (Funakoshi 1991) やハー

レムを形成するナミチスイコウモリ *Desmodus rotundus* (Wilkinson 1985) でも報告されている。

第4章 越冬個体群の構造

本章では、越冬個体群に対する標識再捕調査の結果をもとに、個体群のサイズ、性比および標識個体の帰還率を明らかにする。なお、本論では、例えば1980年から1981年にまたがる冬期間を1980/81年の冬と表現する。

4.1. 方法

個体数のカウント

1979/80年および1980/81年の10月中旬から5月上旬にかけて、原則として10日おきに、日中、A洞に入り、キクガシラコウモリの個体数を数え、発見場所を平面図上に記録した。1981年11月30日にはA、B、C、DおよびE洞で、1984年3月20~22日、1985年3月10~12日、1987年3月18~21日、1992年3月14~15日、1997年3月7日、1998年3月3日には、キクガシラコウモリが見られたすべての廃坑に入り、性・繁殖ステージ(メスでは経産獣・未産獣、オスでは成獣・亜成獣)別に個体数を数えた(Fig. 16参照)。その際、メスでは肥大した擬乳房を持つ個体を経産獣、オスでは肥大したペニスあるいは睪丸を持つ個体を成獣と見なした。従って、冬眠直前に性成熟に達したメスは未産獣に含まれる。

バンディング

1980年12月から1981年3月、1984年3月20~22日、1985年3月10~12日、1987年3月18~21日および1992年3月14~15日に、調査地内で手捕りした個体をナンバー付きアルミ製翼帯で標識し、性別および繁殖ステージを記録した。

標識獣の再捕獲

センサスの際に、廃坑内で確認されたすべての標識個体(出産哺育期に標識された個体も含め)を手捕りして、標識番号と繁殖ステージを記録した。さらに、出産哺育期の調査(第3章参照)の際にも、越冬期に標識された個体の回収に努め、発見した場合はその標識番号と繁殖ステージを記録した。

標識獣の帰還率

越冬期に標識された個体の出雲廃坑群への毎年の帰還率 r' を、次式により求めた。

$$\text{標識から } x \text{ 年後の帰還率 } r'_x (\%) = (R'_x \times \frac{N'}{C'}) / B'_x \times 100$$

B'_x : x 年前の越冬期に標識された個体数

R'_x : 上記個体のうち、越冬期に再捕された個体数

N' : 越冬期に出雲廃坑群に集結したコウモリの総数

C' : 越冬期に出雲廃坑群に集結した個体のうち、標識の有無が確認された個体数

再捕された標識個体数 (R'_x) を標本抽出率 (C'/N') で除した値を帰還した標識獣の個体数と推定した。

出産哺育期に標識された個体の越冬個体群への参加率

出雲廃坑群で生まれ、幼獣期に標識された個体のうち、越冬個体群に参加した個体の比率を「参加率(哺育-越冬参加率) j 」として次式により求めた。

$$\text{満 } x \text{ 才獣の参加率 } j_x (\%) = (R''_x \times \frac{N'}{C'}) / B_x \times 100$$

B_x : x 年前の出産哺育期に標識された個体数

R' : 上記個体のうち、越冬期に再捕された個体数

N' : 越冬期に出雲廃坑群に集結したコウモリの総数

C' : 越冬期に出雲廃坑群に集結した個体のうち、標識の有無が確認された個体数

越冬期に標識された個体の出産哺育個体群への参加率

出雲廃坑群で越冬中に標識された個体のうち、出産哺育個体群に参加した個体の比率を「参加率 (越冬一哺育参加率) e」として、次式により求めた。

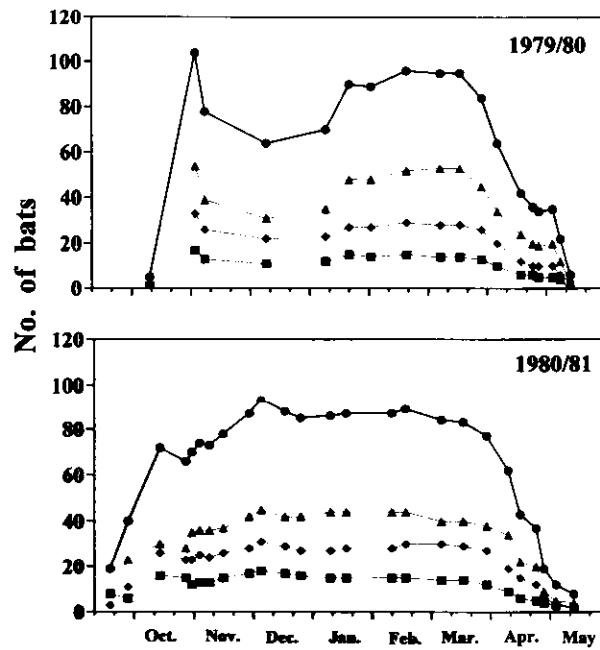


Fig. 13. Hiemal changes in the number of *R. ferrumequinum* in mine A. ●, total; ▲, adult and subadult males; ◆, females (nulliparae); ■, females (multiparae and primiparae).

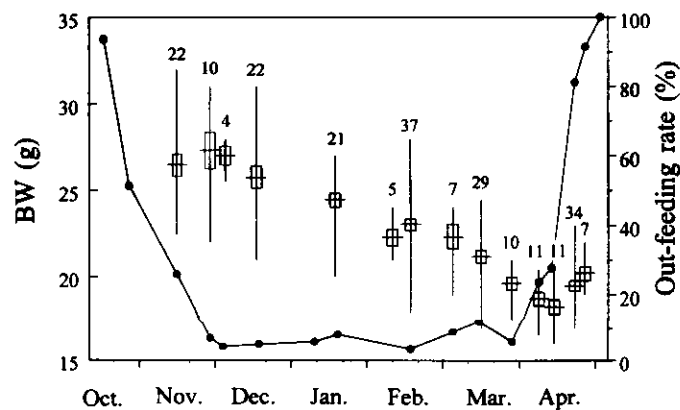


Fig. 14. Seasonal changes in mean body weight (BW) and out-feeding rate in *R. ferrumequinum* (1980/81). The out-feeding rate was calculated by the ratio of bats which foraged out in the nighttime to all bats. Vertical line, range; horizontal line, mean; rectangle, standard error; solid circle, out-feeding rate. Numerals show the sample sizes.

$$\text{標識から } x \text{ 年後の参加率 } e_x (\%) = (nr_x \times \frac{N}{C}) / B'_x \times 100$$

B'_x : x 年前の越冬期に標識された個体数

nr_x : 上記個体のうち、出産哺育期に再捕された個体数

N : 出産哺育期に出雲廃坑群に集結した個体数

C : 出産哺育期に捕獲・チェックされた個体数

体重の測定

1980年11月16日から1981年4月26日にかけて、4～31日おきに、標識獣の体重を上皿天秤で0.1 g単位まで測定した。

出洞率

1980年10月15日から1981年5月2日にかけて、4～29日おきに、日中および日没後約1時間経過後にA洞に入り、洞内におけるキクガシラコウモリの個体数を数え、採食に出かけている個体の比率(出洞率)を求めた。

4.2. 結果

4.2.1. 越冬個体群の集結から消失までの過程

キクガシラコウモリの越冬個体はA, B, C, D, E, G, I, J洞およびK洞でみられた(Fig. 6)。越冬個体は、1979年には10月上旬から11月上旬に、1980年には9月下旬から12月上旬にかけて飛来した。例えばA洞内の個体数は1979年では11月3日(104頭)に、1980年では12月5日(94頭)に最大値に達した(Fig. 13)。個体数は3月下旬頃から急速に減少し始め、1980年では4月16日に最多時の半数以下の42頭、5月11日に6頭のみとなった。1981年では4月14日までに半減して42頭となり、5月11日には8頭のみとなった。

経産獣、未産メスおよびオス(1979/80年および1980/81年には、オスについて成獣、亜成獣の区別はできなかった)の個体数は越冬期を通じて、それぞれほぼ同じ傾向で変化したので(Fig. 13)、集結と消失の時期において、性や繁殖ステージによる差がなかったと言える。

4.2.2. 冬季における体重の変化

1980/81年の冬季におけるキクガシラコウモリの平均体重と出洞率の変化をFig. 14に示す。平均体重(±SE)は11月16日に26.4±0.7 g、11月29日に最大値27.3±1.1 gに達した。平均体重はほぼ一定の速度(平均0.066 g/日)で減少しながら、4月14日に最小18.3±0.4 gになった。4月14日以降は平均体重が増加に転じた。10月15日にはすでに採食に出かけない個体が見られ、その後、出洞率は急速に低下し、11月16日には25.6%、11月29日には6.7%となった。しかし、12月から2月の厳冬期にも3.4～8.0%の個体は夜間に出洞し、この期間に体重が増加した個体も7頭確認された。3月28日以降は出洞する個体が徐々に増え、4月14日には出洞率が28.6%、4月22日には81.1%、4月26日には89.5%に達した。5月2日にはすべての個体が採食に出かけた。

4.2.3. 越冬個体の分布と環境選択

1979/80年のA洞におけるキクガシラコウモリの分布の変化をFig. 15に示す。キクガシラコウモリは11月8日にはA洞の浅部から奥部まで散在したが、12月以降は浅部に移動し、やや集中する傾向が見られた。し

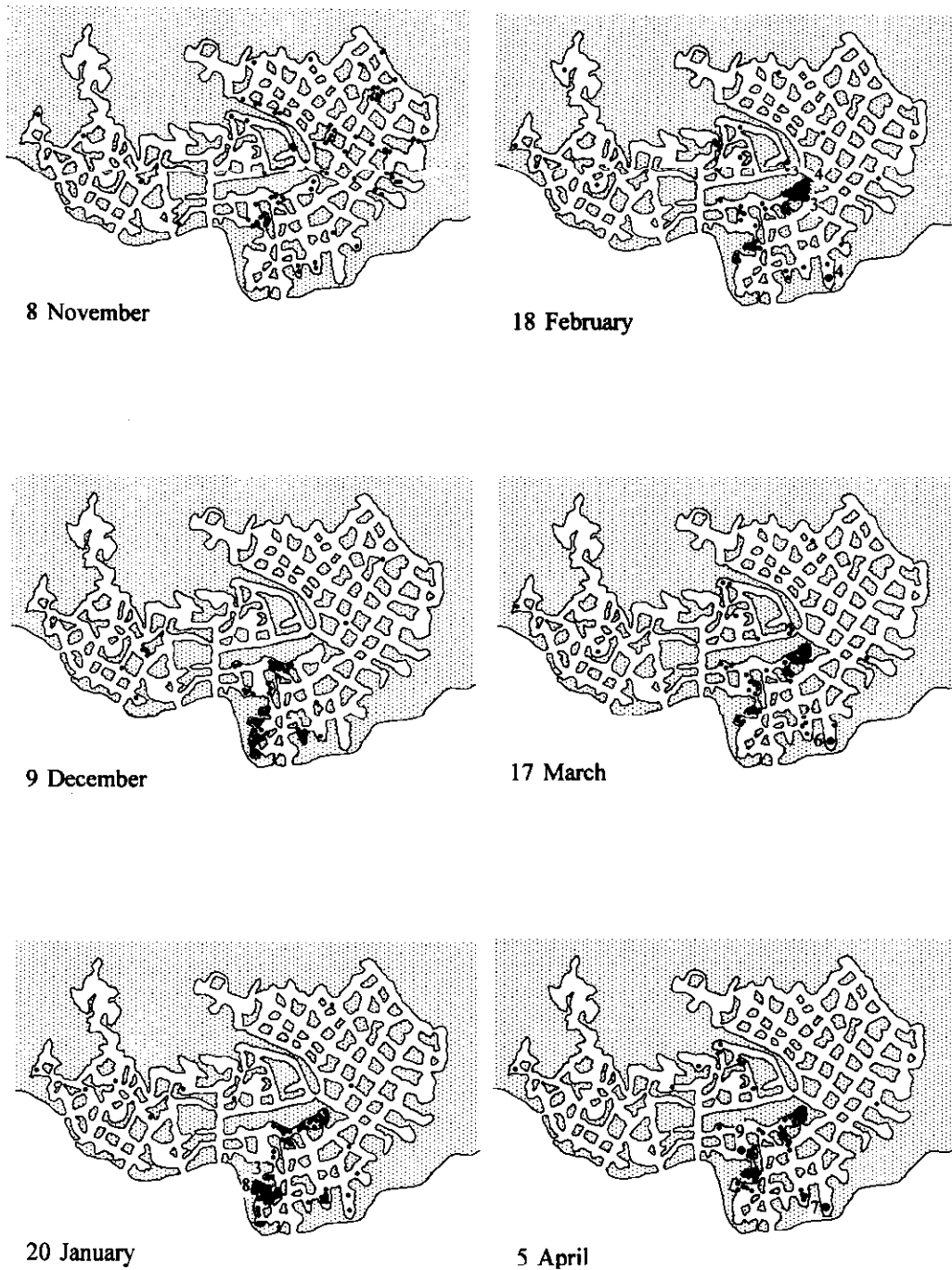


Fig. 15. Seasonal changes in the location of the roosts used by hibernating *R. ferrumequinum* in mine A in the winter of 1979/80. Numerals indicate the cluster sizes.

かし、個体同士が体を密に接し合うことは稀であり、1月20日にそれぞれ3頭と8頭からなる小規模な群塊が1個ずつ、2月18日に3頭と4頭からなる群塊が2個ずつ、3月17日に6頭、4月5日に7頭と9頭からなる群塊が1個ずつ見られたのみであった。

A洞では、11月には洞内の場所による気温差は小さかったが、12月から4月中旬には洞口付近を低温域、洞奥を高温域とする温度勾配が見られた (Fig. 10)。越冬期間を通じてキクガシラコウモリが見られたSt. 3

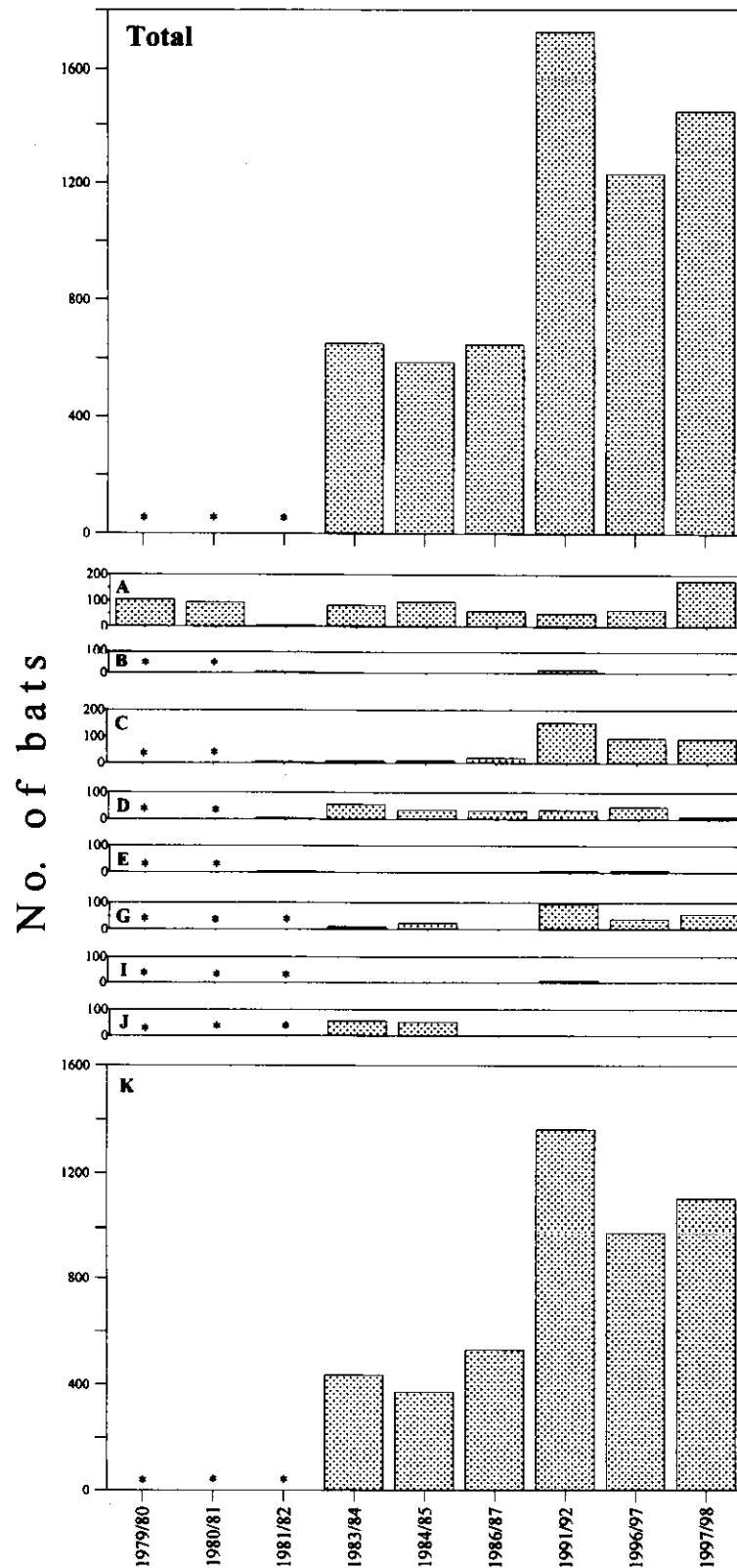


Fig. 16. Yearly changes in the number of *R. ferrumequinum* hibernating in the Izumo mines. Letters refer to the name of the mines. *, not surveyed.

Table 8. Sizes and structures of the hibernating population of *R. ferrumequinum* in the study site, the Izumo mines.

Mine	1983/84						1984/85					
	Female		Male		Unknown	Total	Female		Male		Unknown	Total
	M	N	Am	Sm or In			M	N	Am	Sm or In		
A	10	35	9	20	9	83	6	49	16	24	1	96
B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C	5	2	0	0	1	8	3	3	0	3	0	9
D	23	19	3	10	1	56	14	16	2	3	0	35
E	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
G	0	8	0	2	0	10	10	8	1	5	0	24
I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J	29	18	0	8	2	57	28	16	4	2	2	52
K	21	83	47	121	164	436	55	97	40	134	44	370
Total	88	166	59	161	177	651	116	189	63	171	47	586
Mine	1986/87						1991/92					
	Female		Male		Unknown	Total	Female		Male		Unknown	Total
	M	N	Am	Sm or In			M	N	Am	Sm or In		
A	14	25	14	8	0	61	7	23	1	21	0	52
B	0	0	0	0	0	0	3	7	0	3	0	13
C	4	8	2	5	1	20	18	64	8	61	1	152
D	13	15	2	2	0	32	12	10	0	12	0	34
E	0	1	0	1	0	2	0	3	0	3	0	6
G	0	1	0	0	0	1	23	31	5	20	17	96
I	0	0	0	0	0	0	5	2	0	0	0	7
J	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
K	69	159	65	140	97	530	41	70	78	70	1105	1364
Total	100	209	83	157	98	647	109	210	92	190	1123	1724
Mine	1996/97						1997/98					
	Female		Male		Unknown	Total	Female		Male		Unknown	Total
	M	N	Am	Sm or In			M	N	Am	Sm or In		
A	0	17	10	12	26	65	24	24	78	42	9	177
B	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
C	12	16	22	30	13	93	10	35	20	21	5	91
D	8	13	7	12	7	47	2	3	2	3	0	10
E	0	3	0	3	1	7	0	2	0	0	0	2
G	15	10	6	8	0	39	8	9	21	12	7	57
I	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
J	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
K	53	153	88	199	484	977	125	250	81	160	488	1104
Total	89	213	133	264	531	1230	169	323	202	239	509	1442

M. multipara; N. nullipara; Am. adult male; Sm, subadult male; In, indiscernible (male).

では、1979年12月9日から1980年4月14日までの気温は3.1~13.8°C、相対湿度は90~100%であった。St. 4は1月8日以降に利用されたが、利用された期間の気温は4.3~10.8°C、相対湿度は88~95%であった。St. 5およびSt. 6周辺では越冬個体は見られなかった。St. 5およびSt. 6の気温はそれぞれ8.3~12.2°C、8.7~12.6°C、相対湿度はともに95~100%であった。すなわち、キクガシラコウモリは場所による温度差の小さい11月には洞内に広く分散したが、採食活動をほぼ停止して冬眠状態に入ったと判断される12月以降は、低温で比較的・湿度変化の大きい場所を選択する傾向が見られた。

Table 9. Recapture records from the hibernating population of *R. ferrumequinum* in the Izumo mines in the winters of 1981-1998.

		B'	No. of banded bats recaptured (R')						
			1981/82	1983/84	1984/85	1986/87	1991/92	1996/97	1997/98
1980/81	Female	66	13(14.1)	6(6.3)	6(6.1)	2(2.0)	0(0)	0(0)	0(0)
	Male	33	2(2.2)	6(6.3)	2(2.0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
	Total	99	15(16.2)	12(12.5)	8(8.1)	2(2.0)	0(0)	0(0)	0(0)
1983/84	Female	251	—	—	52(52.7)	11(11.1)	5(6.7)	1(1.1)	1(1.0)
	Male	220	—	—	24(24.3)	9(9.0)	9(12.1)	2(2.1)	3(3.1)
	Total	471	—	—	76(77.1)	20(20.1)	14(18.8)	3(3.2)	4(4.2)
1984/85	Female	148	—	—	—	15(15.1)	4(5.4)	0(0)	0(0)
	Male	156	—	—	—	12(12.1)	4(5.4)	1(1.1)	1(1.0)
	Total	304	—	—	—	27(27.1)	8(10.7)	1(1.1)	1(1.0)
1986/87	Female	168	—	—	—	—	14(18.8)	2(2.1)	2(2.1)
	Male	160	—	—	—	—	14(18.8)	3(3.2)	3(3.1)
	Total	328	—	—	—	—	28(37.5)	5(5.3)	5(5.2)
1991/92	Female	56	—	—	—	—	—	1(1.1)	4(4.2)
	Male	39	—	—	—	—	—	3(3.2)	2(2.1)
	Total	95	—	—	—	—	—	4(4.2)	6(6.3)
Sampling ratio (C'/N')			0.925	0.959	0.986	0.995	0.746	0.947	0.960

B', the number of newly banded bats; C', the number of bats examined to be banded or not; N', the total number of bats that hibernated in the Izumo mines. Numerals in parentheses indicate the estimated number of banded bats that returned to the Izumo mines, which was calculated by the following formula: R' / (C'/N').

4.2.4. 越冬個体群のサイズ

冬季のセンサス結果をFig. 16およびTable 8に示す。A, C, D, GおよびK洞では毎年、越冬個体が見られたが、個体数の変化が大きかった。すなわち、A洞では52~177頭、C洞では8~152頭、D洞では10~56頭、G洞では1~96頭、K洞では370~1364頭の間で変動した。B洞では1983/84, 1984/85, 1986/87年および1997/98年、E洞では1984/85年、I洞では1983/84, 1984/85年および1986/87年には越冬個体は見られず、それ以外の年にも少数個体が見られたに過ぎなかった。J洞では1983/84年および1984/85年には50頭以上のコウモリが見られたが、1991/92年以降、越冬個体は見られなかった。

総個体数も年によって大きく変化した。すなわち、1983/84年から1986/87年までは586~651頭で比較的安定していたが、1991/92年には1724頭に増えた。1996/97年には1230頭に減少したが、1997/98年には再び1442頭に増加した。手捕りできなかったため、性別および繁殖ステージが不明だった個体を除いて、性比(メス比)は1983/84年では0.54 (254/474), 1984/85年では0.57 (305/539), 1986/87年では0.56 (309/549), 1991/92年では0.53 (319/601), 1996/97年では0.43 (302/699), 1997/98年では0.53 (492/933) であり、平均0.52 (1981/3795) であった。メスのうちの経産獣の割合は、1983/84年では34.6% (88/254), 1984/85年では38.0% (116/305), 1986/87年では32.4% (100/309), 1991/92年では34.2% (109/319), 1996/97年では29.5% (89/302), 1997/98年では34.3% (169/492), 平均で33.9% (671/1981) であった。オスのうちの成獣の割合は、1983/84年では26.8% (59/220), 1984/85年では26.9% (63/234), 1986/87年では34.6% (83/240), 1991/92年では32.6% (92/282), 1996/97年では33.5% (133/397), 1997/98年では45.8% (202/441), 平均で34.8% (632/1814) であった。

Table 10. Returning rates (%) of *R. ferrumequinum* banded in the Izumo mines in the winters of 1980-1992.

		Years after banding																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1980/81	Female	21.4 (14.1/66)	—	9.5 (6.3/66)	9.2 (6.1/66)	—	3.0 (2.0/66)	—	—	—	—	0 (0/66)	—	—	—	—	0 (0/66)	0 (0/66)
	Male	6.7 (2.2/33)	—	19.1 (6.3/33)	6.1 (2.0/33)	—	0 (0/33)	—	—	—	—	0 (0/33)	—	—	—	—	0 (0/33)	0 (0/33)
1983/84	Female	21.0 (52.7/25)	—	4.4 (11.1/251)	—	—	—	—	2.7 (6.7/251)	—	—	—	—	0.4 (1.1/251)	0.4 (1.0/251)	—	—	—
	Male	11.0 (24.3/22)	—	4.1 (9.0/220)	—	—	—	—	5.5 (12.1/220)	—	—	—	—	1.0 (2.1/220)	1.4 (3.1/220)	—	—	—
1984/85	Female	—	10.2 (15.1/148)	—	—	—	—	3.6 (5.4/148)	—	—	—	—	0 (0/148)	0 (0/148)	—	—	—	—
	Male	—	7.8 (12.1/156)	—	—	—	—	3.5 (5.4/156)	—	—	—	—	0.7 (1.1/156)	0.6 (1.0/156)	—	—	—	—
1986/87	Female	—	—	—	—	11.2 (18.8/168)	—	—	—	—	1.3 (2.1/168)	1.3 (2.1/168)	—	—	—	—	—	—
	Male	—	—	—	—	11.8 (18.8/160)	—	—	—	—	2.0 (3.2/160)	1.9 (3.1/160)	—	—	—	—	—	—
1991/92	Female	—	—	—	—	2.0 (1.1/56)	7.5 (4.2/56)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Male	—	—	—	—	8.2 (3.2/39)	5.4 (2.1/39)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mean	Female	21.1 (66.8/317)	10.2 (15.1/148)	5.5 (17.4/317)	9.2 (6.1/66)	8.9 (19.9/224)	5.1 (6.2/122)	3.6 (5.4/148)	2.7 (6.7/251)	—	1.3 (2.1/168)	0.9 (2.1/234)	0 (0/148)	0.3 (1.1/399)	0.4 (1.0/251)	—	0 (0/66)	0 (0/66)
	Male	10.5 (26.5/253)	7.8 (12.1/156)	6.0 (15.3/253)	6.1 (2.0/33)	11.1 (22.0/199)	2.9 (2.1/72)	3.5 (5.4/156)	5.5 (12.1/220)	—	2.0 (3.2/160)	1.6 (3.1/193)	0.7 (1.1/156)	0.8 (3.1/376)	1.4 (3.1/220)	—	0 (0/33)	0 (0/33)

The numerator and denominator in parentheses indicate the estimated number of banded bats that returned to the Izumo mines and the number of bats banded in winter in the Izumo mines, respectively.

Table 11. Records of *R. ferrumequinum* banded in the maternity population and recaptured in the hibernating population in the Izumo mines.

		B	No. of banded bats recaptured (R")							
			1980/81	1981/82	1983/84	1984/85	1986/87	1991/92	1996/97	1997/98
1980	Female	50	4(4.0)	0(0)	4(4.2)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
	Male	33	0	0(0)	3(3.1)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
	Total	83	4(4.0)	0(0)	7(7.3)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
1981	Female	110	—	4(4.3)	9(9.4)	13(13.2)	4(4.0)	2(2.7)	0(0)	0(0)
	Male	96	—	3(3.2)	4(4.2)	4(4.1)	4(4.0)	0(0)	2(2.1)	0(0)
	Total	206	—	7(7.6)	13(13.6)	17(17.2)	8(8.0)	2(2.7)	2(2.1)	0(0)
1982	Female	229	—	—	7(7.3)	21(21.3)	6(6.0)	0(0)	0(0)	0(0)
	Male	215	—	—	24(25.0)	17(17.2)	20(20.1)	0(0)	0(0)	0(0)
	Total	444	—	—	31(32.3)	38(38.5)	26(26.1)	0(0)	0(0)	0(0)
1984	Female	212	—	—	—	31(31.4)	15(15.1)	2(2.7)	0(0)	0(0)
	Male	190	—	—	—	31(31.4)	10(10.1)	2(2.7)	0(0)	1(1.0)
	Total	402	—	—	—	62(62.9)	25(25.1)	4(5.4)	0(0)	1(1.0)
1985	Female	205	—	—	—	—	31(31.2)	2(2.7)	0(0)	0(0)
	Male	210	—	—	—	—	18(18.1)	4(5.4)	1(1.1)	1(1.0)
	Total	415	—	—	—	—	49(49.2)	6(8.0)	1(1.1)	1(1.0)
1986	Female	69	—	—	—	—	15(15.1)	0(0)	0(0)	0(0)
	Male	70	—	—	—	—	17(17.1)	2(2.7)	0(0)	0(0)
	Total	139	—	—	—	—	32(32.2)	2(2.7)	0(0)	0(0)
Sampling ratio(C'/N')			1.000	0.925	0.959	0.986	0.995	0.746	0.947	0.960

B, the number of bats banded as infants; C', the number of bats examined to be banded or not in winter; N', the total number of bats that hibernated in the Izumo mines. Numerals in parentheses indicate the estimated number of banded bats that returned to the Izumo mines in winter, which was calculated by the following formula: $R''/(C'/N')$.

4.2.5. 標識個体の帰還率

越冬個体群に対する年1回の捕獲調査によって得られた再捕記録 (Table 9) から、越冬期に標識された個体の出雲廃坑群への毎年の帰還率を求めた。標識9年後、15年後および18年後以降のデータは得られなかった。メス、オスともに標識時の年齢が不明であったので、年齢別に検討することはできなかったが、メスの場合、標識1年後の帰還率は平均21.1% (range 21.0~21.4%) であった (Table 10)。標識2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13および14年後の平均帰還率はそれぞれ10.2, 5.5 (4.4~9.5), 9.2, 8.9 (2.0~11.2), 5.1 (3.0~7.5), 3.6, 2.7, 1.3, 0.9 (0~1.3), 0, 0.3 (0~0.4)% および0.4% であった。オスの場合、標識1年後の平均帰還率は10.5% (range 6.7~11.0%) に過ぎなかった。2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13および14年後の平均帰還率はそれぞれ7.8, 6.0 (4.1~19.1), 6.1, 11.1 (8.2~11.8), 2.9 (0~5.4), 3.5, 5.5, 2.0, 1.6 (0~1.9), 0.7, 0.8 (0.6~1.0) % および1.4% であった。メス、オスとも、標識後16年以上経過して再捕されたものはなかった。

再捕されたメス139頭のうち52頭 (37.4%), オス100頭のうち29頭 (29.0%) は、標識された廃坑とは別の廃坑内で捕獲された。標識後1回目の捕獲調査では捕獲されず、2回目以後に初めて再捕された例がメスで9例、オスで28例あった。さらに標識後11年経過して初めて再捕された例がメスで1例、オスで4例、14年経過して初めて再捕された例がメス、オス各1例あった。

Table 12. Joining rates (%) of *R. ferrumequinum* banded as infants in the Izumo mines in the summers of 1980-1986.

		Winter	1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th	8th	9th	10th	11th	12th	13th	14th	15th	16th	17th	18th
		Age	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1980	Female		8.0 (4.0/50)	0 (0/50)	—	8.4 (4.2/50)	0 (0/50)	—	0 (0/50)	—	—	—	—	0 (0/50)	—	—	—	—	0 (0/50)	0 (0/50)
	Male		0 (0/33)	0 (0/33)	—	9.4 (3.1/33)	0 (0/33)	—	0 (0/33)	—	—	—	—	0 (0/33)	—	—	—	—	—	0 (0/33)
1981	Female		3.9 (4.3/110)	—	8.5 (9.4/110)	12.0 (13.2/110)	—	3.6 (4.0/110)	—	—	—	—	2.5 (2.7/110)	—	—	—	—	0 (0/110)	0 (0/110)	—
	Male		3.3 (3.2/96)	—	4.4 (4.2/96)	4.3 (4.1/96)	—	4.2 (4.0/96)	—	—	—	—	0 (0/96)	—	—	—	—	—	2.2 (2.1/96)	0 (0/96)
1982	Female		—	3.2 (7.3/229)	9.3 (21.3/229)	—	2.6 (6.0/229)	—	—	—	—	0 (0/229)	—	—	—	—	0 (0/229)	0 (0/229)	—	—
	Male		—	11.6 (25.0/215)	8.0 (17.2/215)	—	9.3 (20.1/215)	—	—	—	—	0 (0/215)	—	—	—	—	0 (0/215)	0 (0/215)	—	—
1984	Female		14.8 (31.4/212)	—	7.1 (15.1/212)	—	—	—	—	1.3 (2.7/212)	—	—	—	—	0 (0/212)	0 (0/212)	—	—	—	—
	Male		16.5 (31.4/190)	—	5.3 (10.1/190)	—	—	—	—	—	1.4 (2.7/190)	—	—	—	0 (0/190)	0.5 (1.0/190)	—	—	—	—
1985	Female		—	15.2 (31.2/205)	—	—	—	—	1.3 (2.7/205)	—	—	—	—	0 (0/205)	0 (0/205)	—	—	—	—	—
	Male		—	8.6 (18.1/210)	—	—	—	—	2.6 (5.4/210)	—	—	—	—	0.5 (1.1/210)	0.5 (1.0/210)	—	—	—	—	—
1986	Female		21.9 (15.1/69)	—	—	—	—	0 (0/69)	—	—	—	—	0 (0/69)	0 (0/69)	—	—	—	—	—	—
	Male		24.4 (17.1/70)	—	—	—	—	3.9 (2.7/70)	—	—	—	—	0 (0/70)	0 (0/70)	—	—	—	—	—	—
Mean	Female		12.4 (54.8/441)	8.0 (38.5/484)	8.3 (45.8/551)	10.9 (17.4/160)	2.2 (6.0/279)	2.2 (4.0/179)	1.1 (2.7/255)	1.3 (2.7/212)	—	0 (0/229)	1.5 (2.7/179)	0 (0/324)	0 (0/417)	0 (0/212)	0 (0/229)	0 (0/339)	0 (0/160)	0 (0/50)
	Male		13.3 (51.7/389)	9.4 (43.1/458)	6.3 (31.5/501)	5.6 (7.2/129)	8.1 (20.1/248)	4.0 (6.7/166)	2.2 (5.4/243)	1.4 (2.7/190)	—	0 (0/215)	0 (0/166)	0.4 (1.1/313)	0.3 (1.0/400)	0.5 (1.0/190)	0 (0/215)	0.7 (2.1/311)	0 (0/129)	0 (0/33)

The numerator and denominator in parentheses indicate the estimated number of banded bats that joined the hibernating population and the number of bats banded as infants in the Izumo mines, respectively.

Table 13. Records of *R. ferrumequinum* banded in the hibernating population and recaptured in the maternity population in the Izumo mines.

		R'	No. of banded bats recaptured (nr)					
			1981	1982	1984	1985	1986	1987
1980/81	Female	66	2(12.0)	2(10.6)	1(3.5)	1(3.0)	0(0)	0(0)
	Male	33	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
	Total	99	2(12.0)	2(10.6)	1(3.5)	1(3.0)	0(0)	0(0)
1983/84	Female	251	—	—	12(42.0)	11(33.1)	11(16.2)	1(1.5)
	Male	220	—	—	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
	Total	471	—	—	12(42.0)	11(33.1)	11(16.2)	1(1.5)
1984/85	Female	148	—	—	—	11(33.1)	2(2.9)	1(1.5)
	Male	156	—	—	—	0(0)	0(0)	0(0)
	Total	304	—	—	—	11(33.1)	2(2.9)	1(1.5)
1986/87	Female	168	—	—	—	—	—	10(14.9)
	Male	160	—	—	—	—	—	0(0)
	Total	328	—	—	—	—	—	10(14.9)
Sampling ratio(C/N)			0.166	0.188	0.286	0.332	0.681	0.672

R', the number of newly banded bats in winter; C, the number of bats captured in summer; N, the total number of bats that congregated in the Izumo mines in summer. Numerals in parentheses indicate the estimated number of banded bats that returned to the Izumo mines in summer, which was calculated by the following formula: $nr/(C/N)$.

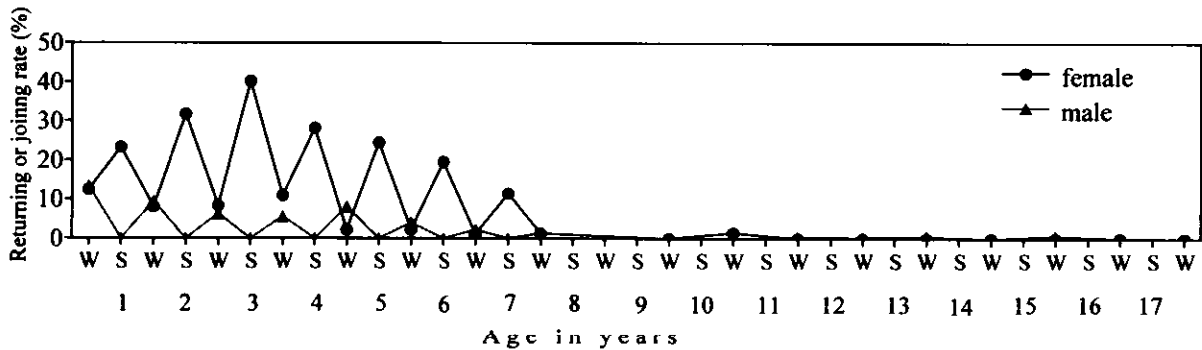


Fig. 17. Changes in the mean returning or joining rate (%) in *R. ferrumequinum* banded as infants in the summers of 1980-1986. W, winter; S, summer. For returning and joining rates, see Tables 5 and 12, respectively.

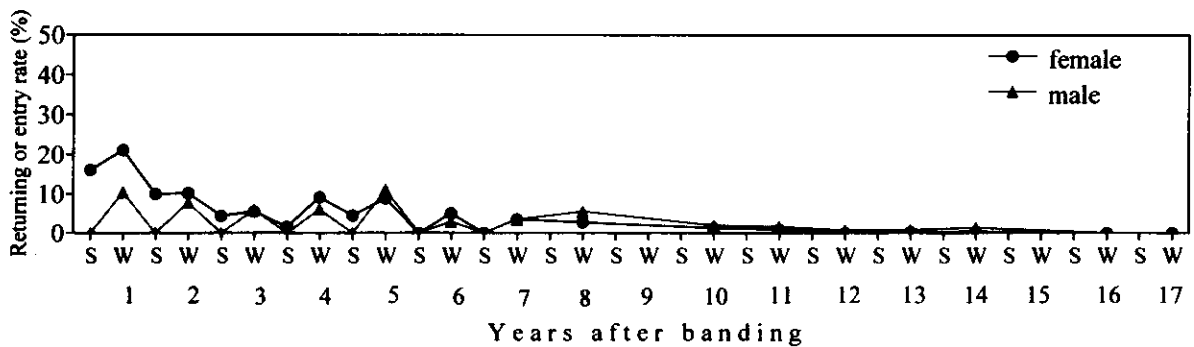


Fig. 18. Changes in the mean returning or entry rate (%) in *R. ferrumequinum* banded in the winters of 1980-1992. W, winter; S, summer. For returning and entry rates, see Tables 10 and 14, respectively.

Table 14. Entry rates (%) of female *R. ferrumequinum* banded in the Izumo mines in the winters of 1980-1987.

Winter	Summer						
	1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th
1980/81	18.2 (12.0/66)	16.1 (10.6/66)	— —	5.3 (3.5/66)	4.5 (3.0/66)	0 (0/66)	0 (0/66)
1983/84	16.7 (42.0/251)	13.2 (33.1/251)	6.5 (16.2/251)	0.6 (1.5/251)			
1984/85	22.4 (33.1/148)	2.0 (2.9/148)	1.0 (1.5/148)				
1986/87	8.9 (14.9/168)						
Mean	16.1 (102.0/633)	10.0 (46.6/465)	4.4 (17.7/399)	1.6 (5.0/317)	4.5 (3.0/66)	0 (0/66)	0 (0/66)

The numerator and denominator in parentheses indicate the estimated number of banded bats that joined the maternity population and the number of bats banded in winter, respectively. No males banded in winter were recaptured in the maternity population.

4.2.6. 出産哺育期に標識された個体の越冬期における回収

出雲廃坑群で生まれ、幼獣期に標識された個体の越冬期における再捕記録 (Table 11) から、出産哺育個体群の越冬個体群への参加率 (哺育-越冬参加率) を求めた。なお、今回の調査では満8才獣についてのデータは得られなかった。

メスでは、当才獣の参加率は平均12.4% (range 3.9~21.9%) であった (Table 12)。満1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9 および10才獣の平均参加率はそれぞれ8.0 (0~15.2), 8.3 (7.1~9.3), 10.9 (8.4~12.0), 2.2 (0~2.6), 2.2 (0~3.6), 1.1 (0~1.3), 1.3, 0% および1.5 (0~2.5) % であった。満11才以上で再捕された個体はなかった。オスでは当才, 満1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14 および15才獣の平均参加率はそれぞれ13.3 (0~24.4), 9.4 (0~11.6), 6.3 (4.4~8.0), 5.6 (4.3~9.4), 8.1 (0~9.3), 4.0 (3.9~4.2), 2.2 (0~2.6), 1.4, 0, 0, 0.4 (0~0.5), 0.3 (0~0.5), 0.5, 0% および0.7 (0~2.2) % であった。16才以上で再捕されたものはなかった。

出雲廃坑群で生まれた個体の出産哺育個体群への帰還率 (Table 5) と越冬個体群への参加率の加齢にもなう変化をFig. 17に示す。メスでは、越冬個体群への参加率は出産哺育個体群への帰還率に比べて明らかに低かった。このことは、出雲廃坑群で生まれたメスの多くが、出雲廃坑群外で越冬したことを示しており、その傾向は加齢とともにさらに強まった。一方、すべてのオスは出雲廃坑群外で夏を過ごし、冬季には出生地である出雲廃坑群に戻る個体が見られたが、参加率(哺育-越冬参加率) は同齢クラスのメスと同様に低かった。

4.2.7. 越冬期に標識された個体の出産哺育期における回収

出雲廃坑群で越冬中に標識された個体の出産哺育期における再捕記録 (Table 13) から、越冬個体群の出産哺育個体群への参加率 (越冬-哺育参加率) を求め (Table 14), 前々項 (4.2.5) で求めた帰還率とともにFig. 18に示す。ここでは標識時の年齢は不明であり、秋に性成熟に達した個体と亜成獣の区別ができなかったため、年齢・繁殖ステージ別に算出することはできなかった。また、標識個体が出雲廃坑群生まれであるか

舌かも不明であった。

メスでは、標識された翌夏（1夏目）の参加率は平均16.1%（range 8.9～22.4%）であり、以後、2、3、4および5夏目にはそれぞれ10.0（2.0～16.1）、4.4（1.0～6.5）、1.6（0.6～5.3）%および4.5%であった（Table 14, Fig. 18）。6夏目以降に再捕された個体はなかった。メスの出産哺育個体群への参加率は、帰還率よりさらに低く、出雲廃坑群で越冬するメスの多くが出雲廃坑群外で出産哺育することが示唆された。オスでは、出産哺育個体群において再捕された例はなかった。

4.3. 考察

4.3.1. 越冬個体群の構造特性

越冬個体群は分散傾向が強く、ほとんどの個体は他個体と接することがなかった（Fig. 15）。この点は、コロニーを形成する出産哺育個体群とは異なる。また、個体群サイズは不安定で、586頭から1724頭まで年により大きく変化した（Table 8）。標識時の年齢が不明であったので、年齢構成は明らかにできなかったが、メスでは出産経験のない個体が66.1%を占め、オスでは成獣は34.8%に過ぎなかった（Table 8）。まとめると、出雲廃坑群における越冬個体群はメス、オスとも未成熟獣の占める割合が高く、サイズの年次変化の大きい個体群であり、出雲廃坑群で生まれたメス成獣を中心に形成され、サイズの安定した個体群である出産哺育個体群との相違が明らかであった。また、出雲廃坑群で生まれた個体の多くが出雲廃坑群外で越冬し（Fig. 17）、冬季に標識されたメスの多くが、出雲廃坑群以外の場所でも出産哺育した（Fig. 18）。すなわち、出雲廃坑群の出産哺育個体群と越冬個体群は構造上の相違があるだけでなく、メンバー構成も大きく異なっていた。

4.3.2. 越冬個体群のねぐら選択

Jones *et al.* (1995) はキクガシラコウモリの越冬に適した環境として、気温が5～12°C、相対湿度が96%以上であることを指摘している。しかし、出雲廃坑群では温・湿度とも、さらに低い場所（気温3.1～13.8°C、相対湿度88～100%）も利用することが確認され、本種の広い環境選択性が示唆された（Fig. 10）。Funakoshi and Uchida (1978) も同じ洞穴に生息するコキクガシラコウモリ、ユビナガコウモリとの比較調査の結果、キクガシラコウモリの選択温度および湿度が幅広く、より低温・低湿の場所を利用することを指摘している。また、本種は冬眠中も時折採食活動を行い、脂肪蓄積さえ可能であり（Ransome 1968, 1971, 1990; Jones *et al.* 1995; Park *et al.* 1999）、本研究でも一時的に体重の増加する個体が見られた。すなわち、キクガシラコウモリは越冬場所の選択環境が幅広く、かつ越冬の成功が環境条件に支配されにくいという意味で、環境からの独立性が高いと考えられた。

本研究ではキクガシラコウモリの大規模な越冬群塊を観察できなかったが、ねぐらの温度が不安定で選択温度よりも低下した場合には、時として密な群塊を形成することが指摘されている（Funakoshi and Uchida 1978）。これに従えば、キクガシラコウモリにおける群塊形成は環境条件が選択域を超えて特に悪化した場合の一時的対処であり、通常の粗群での越冬は本種の幅広い環境選択性を反映したものと云えよう。

4.3.3. 越冬地に対する帰還性

越冬期に標識された個体の帰還率は1年後には、メスで平均21.1%、オスで平均10.5%まで低下し、以後

14年後までメスでは0～10.2%、オスでは0.7～11.1%の低率であった (Table 10)。さらに標本抽出率がきわめて高かった (Table 9) にもかかわらず、標識後1回目の調査では捕獲されず、2回目以後に初めて再捕された例がメスで9例、オスで28例あり、標識後14年以上経過して初めて再捕された例も確認された。これらのことは一時出雲廃坑群に集結したメンバーが年によって越冬場所を変えたことを示している。また、出雲廃坑群で生まれた個体の多くが、出雲廃坑群以外に越冬場所を求め、その傾向は加齢とともにさらに強まった (Table 12)。さらに、わずか15例 (出雲廃坑群から5 km離れた廃坑群で12例、22km離れた自然洞窟で1例、35km離れた廃坑群で2例) ではあるが、標識個体が出雲廃坑群以外の場所で越冬している例も確認されており(佐野 未発表)、越冬地の分散が漸次行われていることが示唆される。

本種の当才獣は初めての冬を出生地の近くで越し、その後加齢とともに広く分散していく傾向があることは、イギリス南部の個体群でも報告されている (Ransome 1991)。また、Brosset and Poillet (1985) はフランス北東部における22年間の標識調査の結果、本種の越冬個体群のサイズが年によって大きく変動し、標識個体の再捕率が著しく低かったことを報告している。Park *et al.* (1990) も3つの洞穴を対象とした調査で、各洞で越冬する個体数が年によって大きく変化したことを指摘している。これらの結果も、キクガシラコウモリが年によって越冬場所を変え、越冬場所に対する低い帰還性が個体群サイズ変動の主要因となることを示唆する。Tuttle (1976b) は夏季と冬季の間に長距離を移動し、冬季には100万頭を超える巨大な集団を形成するハイロホオヒゲコウモリに対する標識調査を行った。その結果、約9600頭の標識個体に対して、標識場所と異なる場所で越冬した個体は、再捕率が高いにもかかわらず、わずか1頭であったことを報告している。一方、Bogdanowicz and Urbanczyk (1983) はヨーロッパチチブコウモリ、オオホオヒゲコウモリ、ドーベントンホオヒゲコウモリ、ノレンコウモリおよびウサギコウモリの越冬個体に標識した結果、翌年以降も同じ場所で再捕された個体の比率がそれぞれ34.2、30.4、27.7、27.7%および24.2%であり、群塊を形成して越冬する種 (前2種) ほどその率が高かったことを報告している。越冬の成功を群れ効果に依存する種では、群塊形成の必要性が越冬場所に対する毎年の帰還性と強く結びついている可能性は高い。これに対して、キクガシラコウモリでは、越冬の成功が環境条件や群れ効果に支配されにくいので、さまざまな場所での越冬が可能であり、そのため、特定の越冬地に対する帰還性は低いと考えられた

第5章 出産哺育個体群のコロニーへの分割とコロニーの相互関係

キクガシラコウモリのコロニーは「小群・分住」型を特徴とする (庫本 1979, 1986)。しかし、群れ効果が低下するにもかかわらず、小群に分かれる意義は不明である。また、授乳期の母獣は自子を連れてコロニー間を頻繁に移動するが (庫本 1979, 1986; 松村 1988)、その実態は解明されていない。本章では、母子ペアのコロニー間移動の詳細を明らかにし、コロニー間移動とコロニーの小群分住の意義を論議する。

5.1. 方法

調査は1984年および1985年の6月中旬から9月中旬にかけて行われた。

個体数のカウント

調査地内のすべての出産哺育洞において、日中、ねぐらに集結しているコウモリ (母獣およびノンブリーダー) の総数を、原則として1日おきに数えた。母獣が採食に出かけた後に、ねぐらに残されている幼獣数を、原則

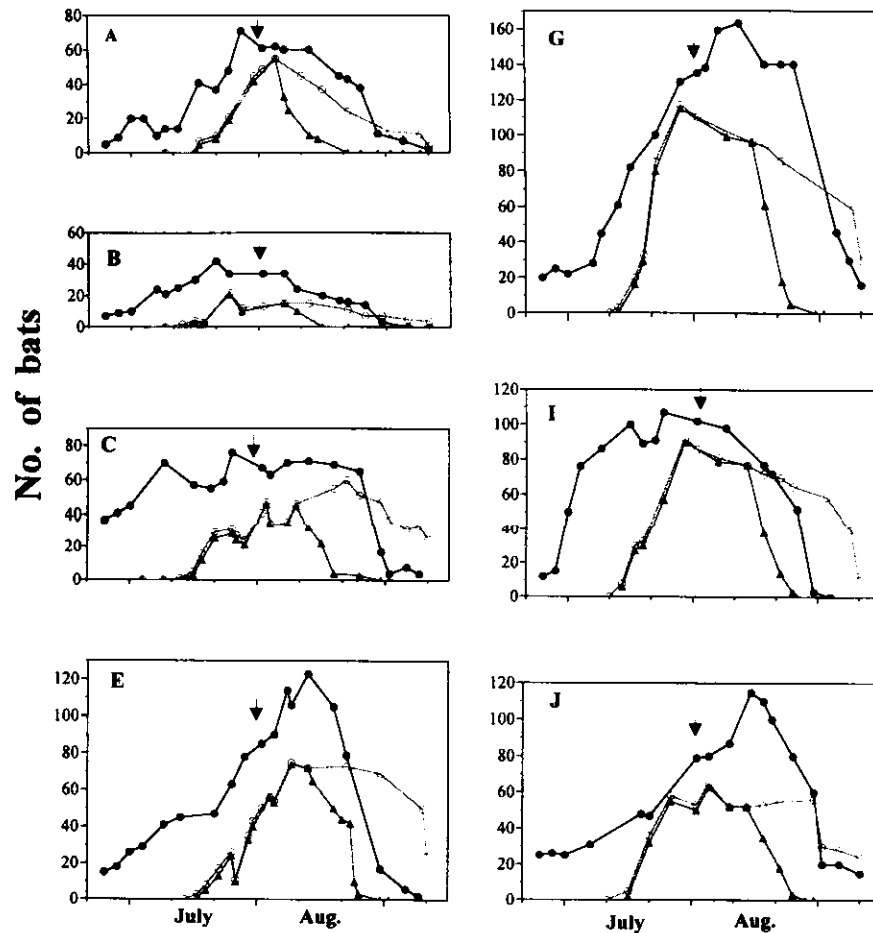


Fig. 19. Seasonal changes in the number of bats in each category, showing the process of formation and breakup of nursery colonies in *R. ferrumequinum* (1984). Letters refer to the name of the mines. ●, mothers, barren females and a few males; ○, infants; ▲, infants forming a creche. Arrows indicate the date when the last parturition occurred.

として1晩おきにカウントした。センサスには双眼鏡と赤色フィルターを付けたサーチライトを使用した。

バンディングおよび標識獣の再捕獲

調査地内で見られた全幼獣の前腕にナンバー付きアルミ製翼帯を装着した。センサスの際にはすべての幼獣の標識をチェックして、そのコロニー間移動を追跡した。本種は1産1子であり（庫本ら 1973；庫本 1977a），母獣は音声コミュニケーションによって自子を正しく認知し育てることから（Matsumura 1979, 1981, 松村 1988），標識子の移動はすべて母獣による搬送とみなした。また，本種の幼獣期の死亡率は著しく低かった（3.6%）ので（第6章，Table 16参照），標識個体の消失は出雲廃坑群外への移出と見なした。攪乱を防ぐため，幼獣のバンディングおよび標識の確認は，母獣が採食のために出洞している間にのみ行なわれた。

母獣が自子回収に要する時間

1985年7月7～27日にB，C，G，IおよびJ洞において，母獣が採食から戻った際に，クレイチン（creche，母獣が採食に出ている間に形成される幼獣群塊）の中から自子を回収するまでに要する時間を計った。観察には双眼鏡と赤色フィルターを付けたサーチライトを使用した。

Table 15. Migration frequencies of mother-infant pairs during the nursery period in *R. ferrumequinum*. 'Resident' and 'Migrant' are mother-infant pairs that stayed in their original colony and that migrated at least once, respectively. 'Unknown' are pairs that emigrated from the Izumo mines by weaning, including pairs that migrated within the Izumo mines before the disappearance. Numerals in parentheses indicate percent of the total number of mother-infant pairs.

	Frequency of migrations	No. of mother-infant pairs	
		1984	1985
Resident	0	174 (43.3)	233 (56.1)
	1	127 (31.6)	133 (32.0)
	2	48 (11.9)	12 (2.9)
Migrant	3	10 (2.5)	2 (0.5)
	Unknown	43 (10.7)	35 (8.4)
	Total	228 (56.7)	182 (43.9)
Total		402 (100.0)	415 (100.0)

5.2. 結果

5.2.1. コロニーの形成過程

1984年および1985年における出雲廃坑群へのコウモリの集結と分散の過程については、第3章で詳しく述べたので、ここでは1984年を例に、各コロニーの形成過程の概略を述べる (Fig. 19)。

ねぐらにおけるコウモリの初認日は6月12日で、7月下旬頃までコウモリが飛来した。コロニーサイズ(母獣およびノンブリーダーの総数)はA洞では7月28日(71頭)、B洞では7月22日(42頭)、C洞では7月26日(76頭)、E洞では8月13日(123頭)、G洞では8月12日(163頭)、I洞では7月25日(107頭)、J洞では8月15日(115頭)に最大値に達した。分娩期終了後、離乳が始まるまでの期間(8月2~20日)においても各コロニーのサイズは不安定で、A洞では45~61頭、B洞では17~34頭、C洞では63~71頭、E洞では83~123頭、G洞では135~163頭、I洞では72~102頭、J洞では80~115頭の間で変化した。幼獣の離乳に先だって、ノンブリーダーが離脱し始めたことにより、8月中旬頃から各コロニーのサイズは急速に小さくなった。8月下旬頃からは幼獣の離乳とともに母獣も出雲廃坑群を離れ、9月10日頃には母獣はほとんど消失して、各コロニーには離乳子が残された。

5.2.2. クレイシの形成過程

母獣は、採餌に出かける際は幼獣をねぐらに残した。残された幼獣は天井を這って移動し、密な群塊、すなわちクレイシを形成した。母獣は採食から戻るとクレイシの中から幼獣を選び出し、胸に抱いて授乳した。

クレイシサイズ(クレイシを形成する幼獣の個体数)は8月上旬まで徐々に増大した (Fig. 19)。各コロニーにおいてクレイシサイズが最大になる日は、A洞では8月5日(55頭)、B洞では7月25日(21頭)、C洞では8月3日(46頭)、E洞では8月9日(74頭)、G洞では7月29日(115頭)、I洞では7月30日(90頭)、J洞では8月5日(63頭)であった。幼獣は8月上旬以後、次々と自力採食を始め、クレイシサイズは次第に小さくなっていった。A洞では8月21日、B洞では8月16日、C洞およびE洞では8月29日、G洞では8月30日、I洞では8月26日、J洞では8月28日には、すべての幼獣が採食に出かけ、それ以後クレイシは見られなくなった。

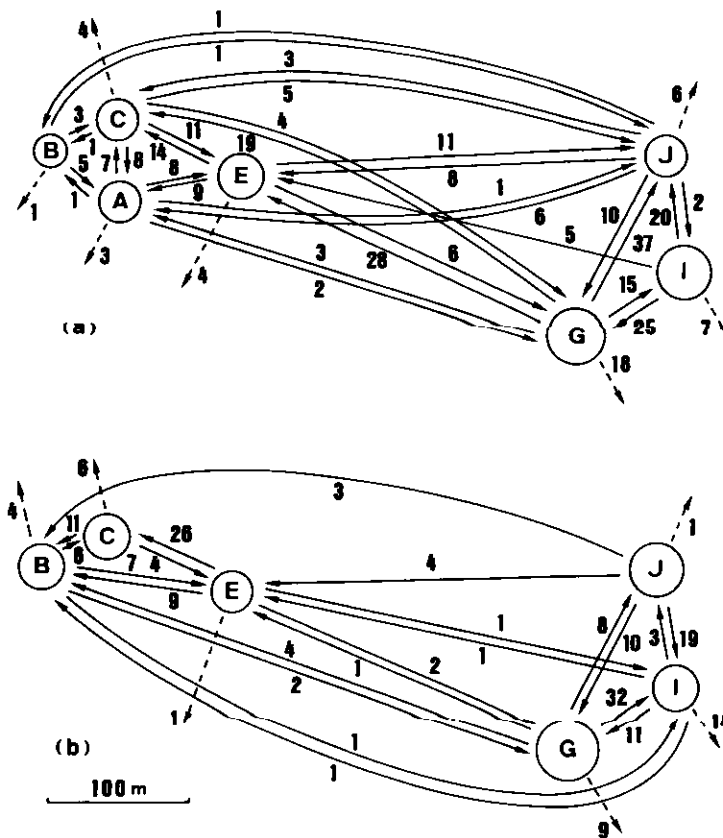


Fig. 20. Schematic representation of the intercolonial relationship by migrations of mother-infant pairs in *R. ferrumequinum*. Each circle indicates the location of a mine. Letters refer to the name of the mines. Arrows indicate the direction of the migration, and numerals beside the arrows show the number of migrated pairs. Dashed arrows indicate the emigration from the Izumo mines. (a), 1984; (b), 1985.

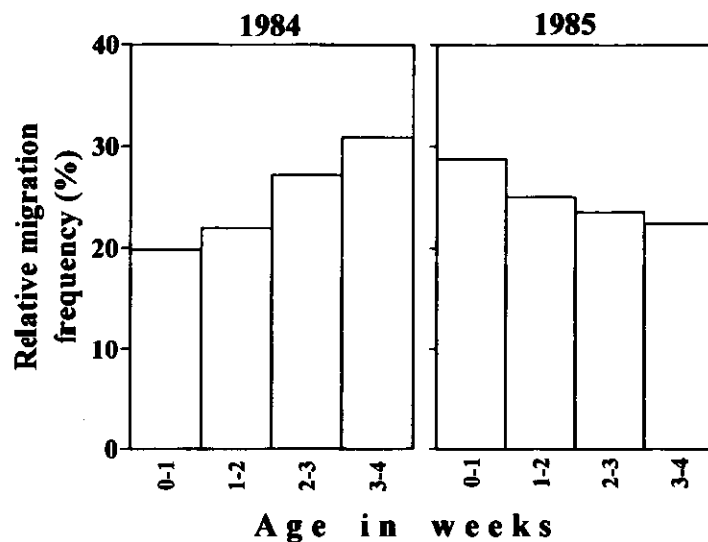


Fig. 21. Relationship between the infant age and the relative migration frequency of mother-infant pairs in *R. ferrumequinum*.

5.2.3. 母子ペアのコロニー間移動

1984年には、標識をつけた402頭の幼獣のうち、228頭 (56.7%) が、1985年には415頭のうち、182頭 (43.9%) が少なくとも1回以上コロニー間を移動した (Table 15)。離乳前に出雲廃坑群から移出したために、移動回数を把握できなかった個体を除いて、哺育期間中の平均移動回数は、1984年では0.70回、1985年では0.43回であった。

1984年には延べ322例の移動が確認された (Fig. 20a)。そのうち7コロニー間の相互移動が279例で、残り43例が出雲廃坑群外への移出であった。1985年には201例の移動が確認され、うち6コロニー間の相互移動が166例であり、残り35例が出雲廃坑群からの移出であった (Fig. 20b)。特に、互いに近接する洞穴間では移動が頻繁に見られた。例えば、1984年にはA, B, C, E洞間で67例、1985年にはB, C, E洞間で63例、G, I, J洞間では1984年には109例、1985年には83例の移動が見られた。

幼獣は4週齢以降に自力採餌を開始するため (第6章参照)、それ以後離乳までの移動は把握できなかった。そこで、4週齢未満の幼獣について、週齢と相対的移動頻度との関係を検討した (Fig. 21)。1984, 85年とも、移動頻度に有意差はなかった (χ^2 検定, 1984: $\chi^2 = 2.99, P > 0.05$; 1985: $\chi^2 = 0.91, P > 0.05$)。このことは幼獣の週齢、すなわち母獣の出産後の経過時間に関係なく、移動が生じたことを示している。

各コロニーにおけるコロニーサイズと移出率 (各コロニーにおいて、自力採食を開始する前の幼獣数に対する1日あたりの移出幼獣数の比率) との関係を図22に示す。1984, 1985年とも両者の間に相関は見られなかった ($P > 0.05$)。このことは、母子ペアの移出がコロニーサイズに関係なく生じたことを示している。

次に、クレイシサイズと移出率との関係を図23に示す。1984, 1985年とも両者の間に正の相関が認められた (1984: $y = 0.17x + 1.10, P < 0.001$; 1985: $y = 0.06x + 2.57, P < 0.001$)。

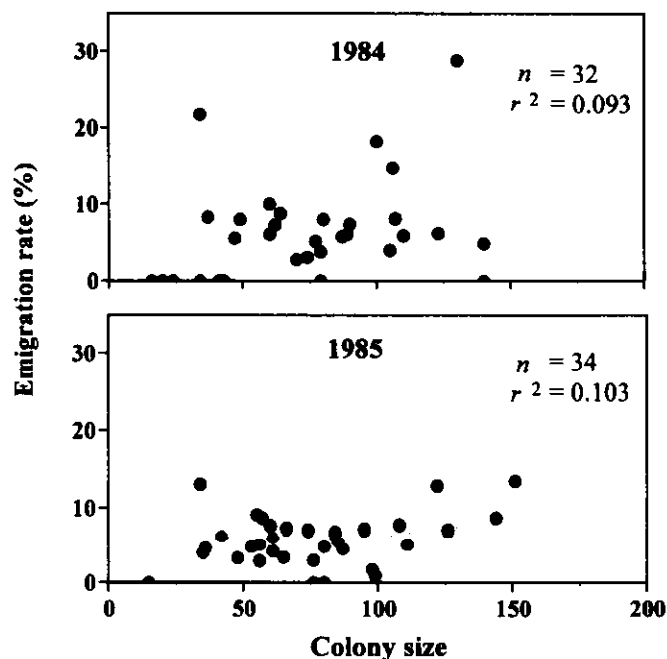


Fig. 22. Relationship between the colony size (the total number of mothers, barren females and males) and the emigration rate in *R. ferrumequinum*. The emigration rate was calculated by the ratio of emigrated infants per day to all pre-fledging infants in each colony.

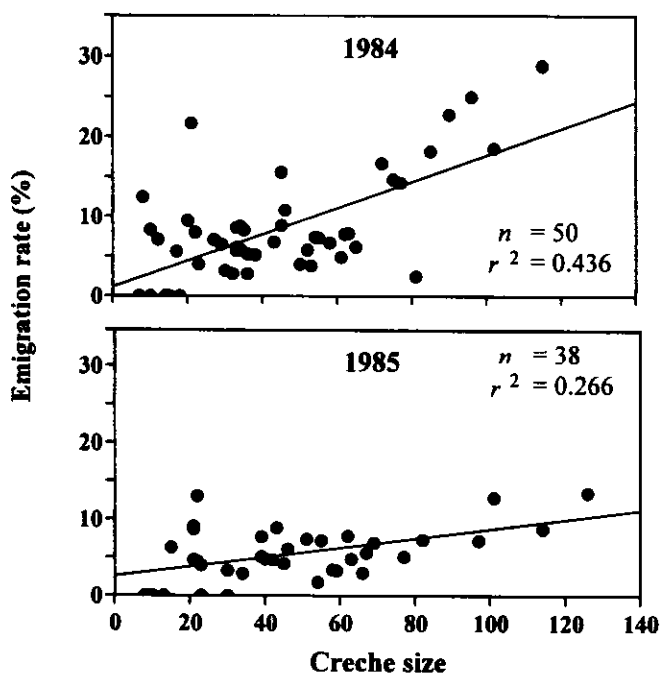


Fig. 23. Relationship between the creche size (the number of infants forming a creche) and the emigration rate in *R. ferrumequinum*.

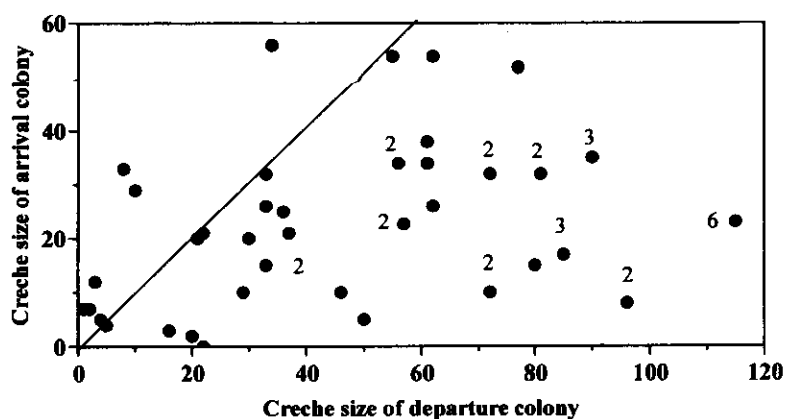


Fig. 24. Relationship between the creche sizes of departure and arrival colonies in *R. ferrumequinum*. Numerals indicate the number of plots overlapped. The straight line represents $y = x$.

移出が生じたコロニー (移出元コロニー) のクレイシサイズと移入されたコロニー (移入先コロニー) のクレイシサイズとの関係をFig. 24に示す。移出元コロニーの平均クレイシサイズは移入先のそれよりも有意に大きかった (t 検定, $t = 4.66$, $P < 0.001$)。観察した53例の移動のうち46例 (86.8%) が、クレイシサイズのより小さいコロニーへの移動であり、特にクレイシサイズが55以上のコロニーからの移出は、すべてクレイシサイズのより小さいコロニーへの移動であった。Fig. 23およびFig. 24から得られた結果は、クレイシサイズの拡大が母子ペアの移出を促し、クレイシサイズが母子ペアのコロニー間移動によって調節されたことを示唆している。

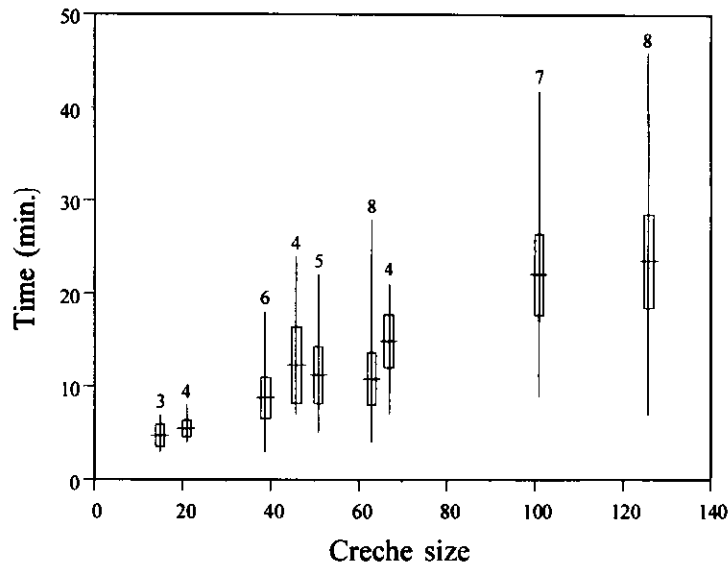


Fig. 25. Relationship between the creche size and the time required for mother-infant reunion when mothers returned from out-feeding in *R. ferrumequinum*. Numerals indicate the sample size. Vertical line, range; horizontal line, mean; rectangle, standard error.

5. 2. 4. 母獣の自子回収に要する時間

Fig. 25に、クレイシサイズと採食から戻った母獣がクレイシの中から自子を回収するまでに要した時間との関係を示す。クレイシサイズの拡大とともに平均所要時間は長くなる傾向が見られた。たとえば、クレイシサイズが15のコロニーでは、平均所要時間 ($\pm SE$) は 4.7 ± 1.2 分 (range 3~7分) であったのに対し、クレイシサイズが126のコロニーでは 23.5 ± 5.0 分 (7~46分) であった。

5. 3. 考察

5. 3. 1. 小群・分住型コロニーの相互関係

コウモリ目の中で、出産哺育期に雌が集団を形成する種は、キクガシラコウモリ科だけでなく、オオコウモリ科、オナガコウモリ科 (Rhinopomatidae)、サシオコウモリ科 (Emballonuridae)、ヘラコウモリ科 (Phyllostomidae)、ヒナコウモリ科およびオヒキコウモリ科 (Molossidae) に広く見られる (Bradbury 1977: 船越 1988: McCracken and Wilkinson 2000)。それらの中でも、キクガシラコウモリのコロニーは比較的小型で、母獣数にして11~51頭 (庫本 1979)、18~39頭 (Ransome 1989) および25~90頭 (Jones *et al.* 1995) のコロニーが確認されている。また、狭い地域にしばしば複数の小コロニーが形成されることから、庫本 (1979, 1986) は本種のコロニーを「小群・分住」型と呼んだが、本研究でもこの特徴を確認できた (Fig. 6, 19)。庫本 (1979, 1986) や松村 (1988) が指摘しているとおり、母子ペアが頻繁にコロニー間を移動した (Fig. 20)。出雲廃坑群内で形成された6~7個のコロニーは、母子ペアがそれらの間を頻繁に交流することによって相互に緊密に結びつけられていた。

5. 3. 2. 母子ペアの移動によるクレイシサイズの調節

分娩後4週間の母獣の移動頻度は一様であった (Fig. 21)。4週齢以下の幼獣は、加齢とともに体重が増

加するので (第6章参照), 母獣は子連れ飛翔時の翼面荷重の増大にもかかわらず移動すると考えられた。

移出はコロニーサイズには関係なく (Fig. 22), クレイシサイズに依存的に生じた (Fig. 23)。移出のほとんど (86.8%) は, クレイシサイズのより小さいコロニーへの移動であり (Fig. 24)。その結果, クレイシが適正サイズに保たれるのであろう。

5. 3. 3. 母子ペアの移動が小群・分住型コロニーの成立に果たす役割

コロニーの小群・分住は, これまでにもねぐらの収容力に大きな制約がある住家性および樹洞性の種, 例えば, アブラコウモリ *Pipistrellus abramus* (森井 1993; Yasui 1997), ヨーロッパアブラコウモリ *Pipistrellus pipistrellus* (Speakman *et al.* 1995), フリルホオヒゲコウモリ *Myotis thysanodes* およびトビイロホオヒゲコウモリ (O'Farrel and Stuiider 1973), サバクコウモリ *Antrozous pallidus* (Davis 1969), ヨーロッパヤマコウモリ *Nyctalus lasiopterus* (Maeda 1972), ユーラシアコヤマコウモリ (Kozhurina 1993) で報告されている。また, 哺育の場に小規模なテリトリーを形成する種, 例えばカグラコウモリ *Hipposiderus turpis* (松村 1988) やオオシマサシオコウモリ *Saccopteryx biloneata* (McCracken 1987) でも, ねぐらの収容力が制限要因となり得よう。さらにハーレムを形成する種, 例えばナミスイコウモリ (Wilkinson 1984, 1985), オオヘラコウモリ *Phyllostomus hastatus* (McCracken and Bradbury 1981) およびセバタンビヘラコウモリ *Carollia perspicillata* (Porter 1978, 1979) や, 一夫一妻の家族集団を形成する種, 例えばチスイコウモリモドキ *Vampyrum spectrum* (Walker 1975), キバネアラコウモリ *Lavia frons* (Wickler and Uhrig 1969) およびヒメウーリーキクガシラコウモリ *Rhinolophus sedulus* (Heller *et al.* 1993) ではメイティング・システムや血縁関係が繁殖集団のサイズの制限要因になるものと推測される。

しかし, 広い洞穴を利用し, 構成員相互の結びつきがルースで, 移入者に対して寛容なキクガシラコウモリのコロニーサイズの制限要因についての報告はまだない。庫本 (1986) は, 本種の母獣が音声によって自子を識別して育てるため, コロニーが大型化できないという可能性を指摘している。Matsumura (1979, 1981) および松村 (1988) は, 本種の母子認識と選別的哺育のメカニズムを詳しく検討し, 分離された母子ペアが再結合する際, 頻繁に超音波コールを交わしながら, パルスの周期を互いに調整して音声を重ね合わせる (同期させる) こと, その際に生じる干渉音 (interference sound) が, 母子ペアの識別マークとなり得ることを示唆している。もしそうであれば, 母獣は自子を見つけたす時に, コロニー内の多数の個体が発する騒音の中で, 干渉音を識別せねばならず, これは母獣にとって多大なコストを要することであろう。今回の結果によれば, クレイシサイズが大きくなるにつれて母獣が自子を選び出すのに要する平均時間は長くなった (Fig. 25)。クレイシサイズに依存的に移出率が高められ, コロニーサイズがある程度小さく保たれることにより, 精緻な母子認識メカニズムが機能するのであろう。

第6章 幼獣の成長, 生存率および母獣の哺育行動

コロニーは温度調節のポテンシャルを高め, 保温のための母獣の投資コストを軽減する (Humphrey 1975; Kunz 1987; McWilliam 1987; 船越 1988; Kunz and Hood 2000)。コウモリ類において, 温度要因は胎児および幼獣の成長速度を決定する重要な因子であり (Racey 1973; Ransome 1973; Tuttle 1976a; Racey and Swift 1981; Tuttle and Stevenson 1982; Uchida *et al.* 1984; Kunz 1987; McWilliam

1987; Kunz and Robson 1995), 成長促進における群れ効果についてもすでにいくつかの報告がある (Twente 1955; Davis *et al.* 1962; Dwyer 1963; Kunz 1973; Tuttle 1976a; McNab 1982; Funakoshi 1986)。しかしながら, 単独, あるいは小集団で子育てするコウモリの温度調節についての研究はほとんどない。さらに, 好適な温度環境を幼獣に提供するための母獣の哺育行動についてはこれまで検討されていない。本章ではクガシラコウモリの幼獣の成長パターン, 体温調節能の発達経過, 死亡率および母獣の哺育行動を明らかにする。

6.1. 方法

バンディング

1981, 1982, 1984年および1985年の6月下旬から7月中旬にかけて調査地内で生まれたすべての新生子を, ナンバー付きアルミ製翼帯で標識し, 出生洞, 出生日および性別を記録した。1982年には, 18日齢 [幼獣の体温調節能が確立される日齢 (後述)] に達した時点でカラーリング1個を追加装着し, 再捕しなくても, 18日齢以上か, 未満かの区別ができるようにした。

幼獣の成長と母獣の体サイズ

1984年7月10日から8月19日と1985年6月29日から8月20日に, B, C, E洞において, 出生日の明らかな幼獣127個体の成長を調べた (測定部位はFig. 2に示した)。前腕長 (FAL), 前肢第3指長 (TDL) および前肢第5指長 (FDL) をノギスで0.1mm単位まで, 体重 (BW) を上皿天秤あるいはダイアルスケールで0.1g単位まで測定した。ねぐらでの測定は, コロニーの攪乱を最小限にするため, 夜間, 母獣が採食に出かけている間に行なわれた。1984年8月5日にはG洞の入口にカスミ網を張り, 34頭のフレッジリング (fledgling, 幼獣は離乳に先だって採餌を開始するが, この時から離乳までの幼獣を本論では特にこう呼ぶ) と44頭の母獣を捕獲し, 同様の方法で計測した。フレッジリングは実験室に持ち帰り, 翼面積を電子プランナーで0.01cm²単位まで計測した。

幼獣の行動発達経過

出生日の明らかな49個体の幼獣の, はばたき, 飛行, 採食の開始および離乳時の日齢を記録した。

幼獣および母獣の体温

1984年7月10日から8月19日まで毎日, A洞およびC洞において, 日齢の明らかな幼獣の体温を, サーミスター (YEW Pocket Thermister) の端子を腋の下に差し込んで測定した。1984年8月5日に捕獲した母獣の体温も, 同様の方法で測定した。体温測定時のねぐら周辺の気温も記録した。

幼獣の死亡率

1981, 1982, 1984年および1985年の6月下旬から9月上旬に, 洞内で見られた幼獣の死体を毎日回収し, 成長段階別 (newbornステージ, 出生からはばたき開始まで; flappingステージ, はばたき開始から飛行開始まで; flyingステージ, 飛行開始から自力採食開始まで; fledgingステージ, 自力採食から離乳まで) の死亡率を求めた (Table 16参照)。回収した死体は解剖して胃内容を調べた。

母獣の哺育行動

1982年7月11日, 7月20日, 7月26日および8月4日の夜, A洞において, 母獣の行動を30分から2時間ごとに観察した。その際, 母獣の胸に抱かれている幼獣, 抱かれていない幼獣の個体数をそれぞれ数えた。

幼獣が18日齢以上か、未満かをカラーリングの有無によって区別した。行動観察には、双眼鏡と赤色フィルターを着けたサーチライトを使用した。

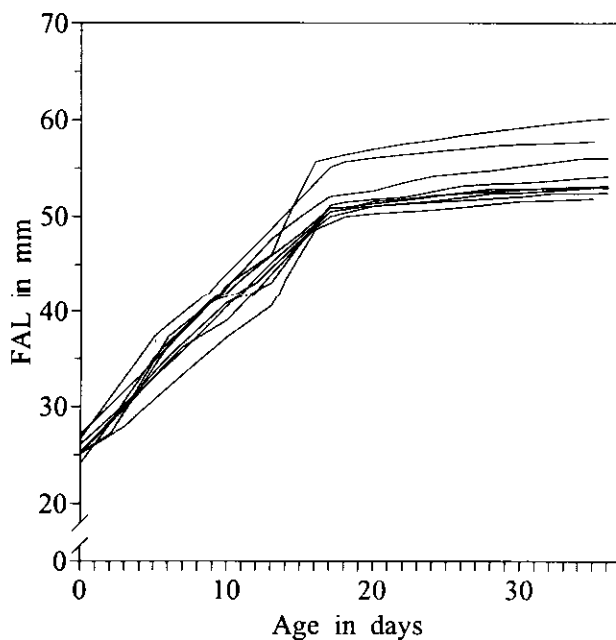


Fig. 26. Individual growth curves of the forearm in *R. ferrumequinum*. Measurements were carried out in mines B, C and E (1984-1985).

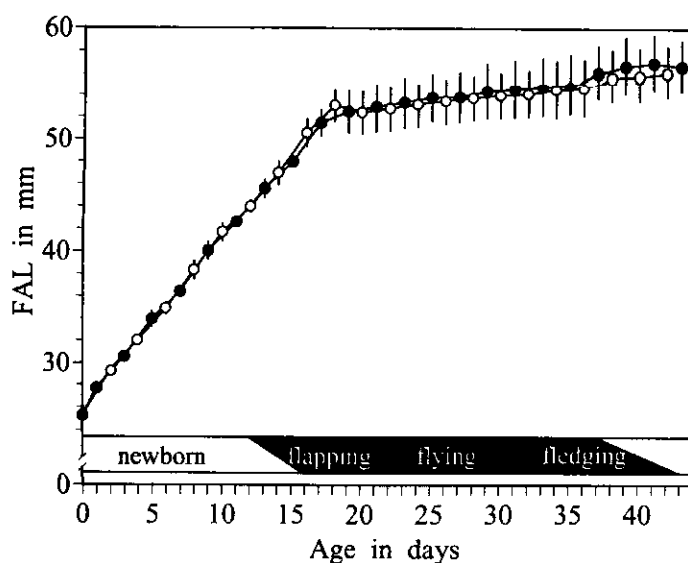


Fig. 27. Growth of the forearm in *R. ferrumequinum*. Solid and open circles represent the mean values for males and females, respectively. Vertical lines indicate 95% confidence intervals. Values are shown for males and females separately to avoid overlap of symbols, but both sexes had complete data sets. Measurements were carried out in mines B, C and E (1984-1985).

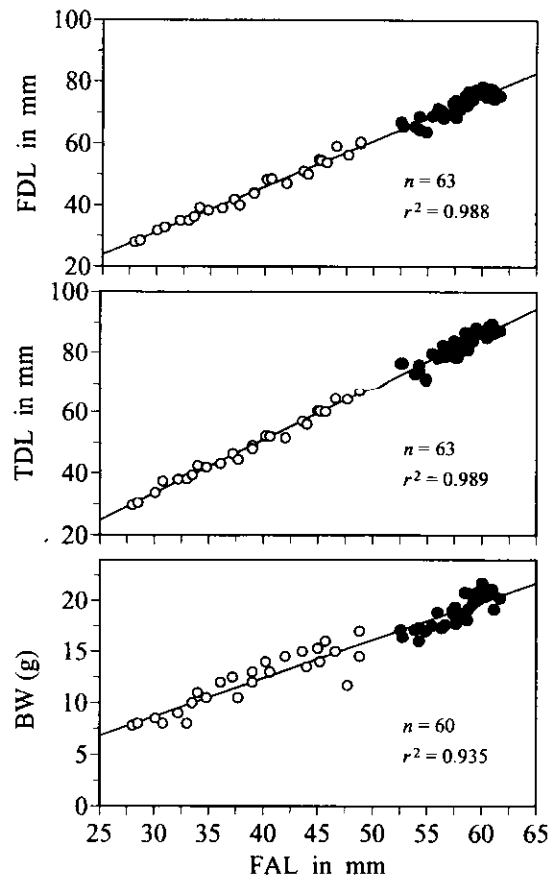


Fig. 28. Relationships of the forearm length (FAL) with the fifth digit length (FDL), third digit length (TDL) and body weight (BW) in *R. ferrumequinum*. ●: fledgling; ○: pre-volant infant. Measurements were carried out in mines B, C and E (1984-1985).

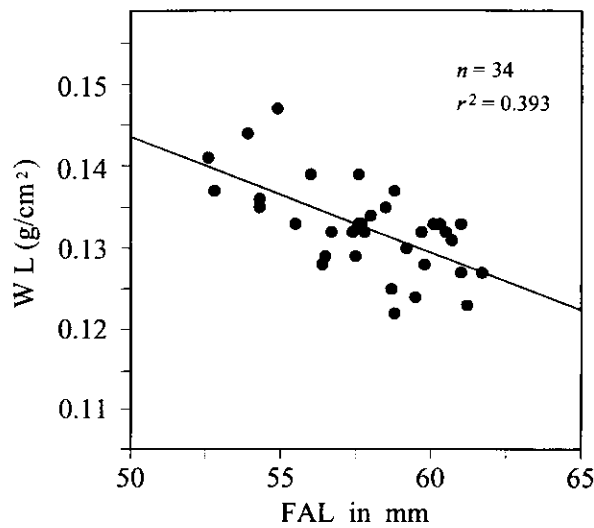


Fig. 29. Relationship between the forearm length (FAL) and the wing loading (WL) in fledging *R. ferrumequinum* captured in mine G (1984).

6.2. 結果

6.2.1. 幼獣の成長と行動の発達

胎盤をつけた新生子28頭の体重, 前腕長, 第3指長および第5指長の平均値 ($\pm SE$) は, それぞれ6.8 \pm 0.14 g, 25.3 \pm 0.33mm, 33.0 \pm 0.62mm, 30.4 \pm 0.51mmであった。それぞれの対母獣比は32.5 (/20.9 g), 42.5 (/59.5mm), 38.9 (/84.8mm), 40.8 (/74.6mm)%であった。

前腕の個成長曲線をFig. 26に示す。すべての個体に明瞭な変曲点があり, その日齢は16~18日齢であった。変曲点以前の成長は直線的で成長速度は1.48~1.86mm/日であった。変曲点までに前腕長は母獣の90.6%に達し, 以後, 離乳 (平均40.0日齢) までの平均成長量 ($\pm SE$) は2.81 \pm 0.32mm (range 2.0~4.4mm) であった。このことは, 生後16~18日間の成長速度が独立時の前腕長をほぼ決定したことを示している。

個成長曲線での例数の不足を補完するため, 齢別の平均前腕長をFig. 27に示す。出生時の平均前腕長 ($\pm SE$) はオスでは25.24 \pm 0.35mm (range 22.9~28.0mm, $n = 15$), メスでは25.30 \pm 0.60mm (23.0~30.3mm, $n = 13$) であった。生後18日までの平均成長速度はオスでは1.52mm/日, メスでは1.53mm/日であった。約18日齢以後, 成長速度は一斉に低下し, 離乳までの平均成長量はわずかにオスで3.40mm, メスで2.80mmであった。これらのことは, 変曲点齢以前の成長速度が離乳時の前腕長をほぼ決定することを示唆した。いずれの齢でも雌雄間で有意差は見られなかった (t 検定, $P > 0.05$)。

前腕長と第5指長, 第3指長, 体重の関係をFig. 28に示す。第5指長は翼幅に該当し, 前腕長と第3指長の和は翼長に相当する (Fig. 2)。第5指長, 第3指長および体重のいずれも, 前腕長と高い正の相関が見られた (FDL: $y = 1.48x - 13.1$, $P < 0.001$; TDL: $y = 1.74x - 18.7$, $P < 0.001$; BW: $y = 0.37x - 2.49$, $P < 0.001$)。

フレッジリングの前腕長と翼面荷重の関係をFig. 29に示す。両者には有意な負の相関が見られ, 前腕の短い個体ほど翼面荷重が大きくなる傾向が認められた ($y = -0.0014x + 0.214$, $P < 0.001$)。

幼獣は平均14.2 \pm 0.33 ($\pm SE$) 日齢 (range 12~16日齢, $n = 17$) ではばたきを開始し, 21.2 \pm 0.34日齢 (17~23日齢, $n = 22$) で洞内での短距離の飛行が可能になり, 32.0 \pm 0.36日齢 (28~35日齢, $n = 31$) で自力採食に出かけるようになり, 40.0 \pm 0.23日齢 (37~43日齢, $n = 49$) で離乳した。

離乳子の体重, 前腕長, 第3指長および第5指長の平均値 ($\pm SE$) は, それぞれ18.9 \pm 0.26 g (16.0~21.7 g, $n = 34$), 56.7 \pm 0.41mm (52.6~61.7mm, $n = 37$), 80.9 \pm 0.80mm (71.5~88.8mm, $n = 37$) および71.4 \pm 0.69 mm (63.8~78.5mm, $n = 37$) に達し, それらの対母獣比は90.4, 95.3, 95.4%および95.7%であった。

Table 16. Estimated infant mortality in *R. ferrumequinum*.

Growth stage (age in days)	1981			1982			1984			1985			1981-1985		
	<i>lx</i>	<i>dx</i>	<i>qx</i>	<i>lx</i>	<i>dx</i>	<i>qx</i>	<i>lx</i>	<i>dx</i>	<i>qx</i>	<i>lx</i>	<i>dx</i>	<i>qx</i>	<i>lx</i>	<i>dx</i>	<i>qx</i>
Newborn (0-14.2)	151	1	0.7	382	2(2)	1.0	295	1(2)	1.0	300	1(1)	0.7	1128	5(5)	0.9
Flapping (14.2-21.2)	150	0	0	378	2	0.5	292	0	0	298	0	0	1118	2	0.2
Flying (21.2-32.0)	150	0	0	376	2	0.5	292	2	0.7	298	1	0.3	1116	5	0.4
Newborn-Flying	151	1	0.7	382	6(2)	2.1	295	3(2)	1.7	300	2(1)	1.0	1128	12(5)	1.5
Fledging (32.0-40.0)	150	4	2.7	374	7	1.9	290	6	2.1	297	7	2.4	1111	24	2.2
Total	151	5	3.3	382	13(2)	3.9	295	9(2)	3.7	300	9(1)	3.3	1128	36(5)	3.6

The growth period of infants was divided into 4 stages: the newborn (birth-flapping), flapping (flapping-flying), flying (flying-fledging) and fledging (fledging-weaning) stages. Italicized numerals in parentheses indicate the number of dead premature individuals recovered. *lx*: number of known-age infants banded; *dx*: number of dead infants recovered; *qx*: (dx/lx) \times 100.

6.2.2. 幼獣の死亡率

全幼獣数に対する、離乳前に死亡確認した個体の割合は3.3% (1981年), 3.9% (1982年), 3.7% (1984年), 3.3% (1985年)であり、4年分の平均では3.6%であった (Table 16)。newbornステージからflyingステージまでの幼獣の死亡率は特に低く、0.7% (1981年), 2.1% (1982年), 1.7% (1984年), 1.0% (1985年)であり、平均1.5%であった。一方、fledgingステージの死亡率は洞内で死体を確認した分だけでも、2.7% (1981年), 1.9% (1982年), 2.1% (1984年), 2.4%(1985年) であり、平均2.2%であった。すなわち、フレッジリングの1日あたりの死亡率は、採食開始前に比べ、著しく高かった。

解剖したフレッジリングの死体24体のうち、21体の胃は空であり、残り3個体では昆虫の残骸をわずかに認めたのみであった。

6.2.3. 幼獣の体温調節

Fig. 30に、ねぐらに残された幼獣の体温を示す。体温測定時のねぐら周辺の気温は18.9~23.1°Cであった。

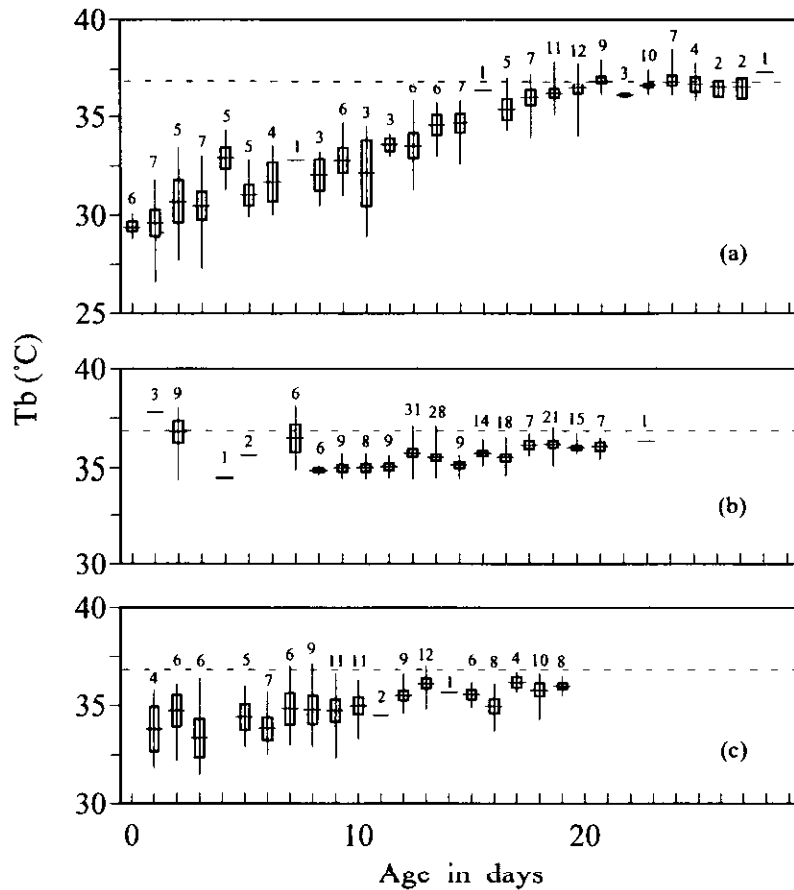


Fig. 30. Changes in the body temperature (Tb) of infant *R. ferrumequinum* in the course of growth. (a) 'solitary' infants hanging apart from an infant cluster; (b) 'clustered' infants hanging in the center of a cluster consisting of more than 40 infants; (c) 'peripheral' infants at the edges of an infant cluster. Vertical line, range; horizontal line, mean; rectangle, standard error. Broken lines indicate the mean body temperature (37.2°C) of alert mothers. Numerals indicate the sample sizes. Measurements were carried out in mines A and C (1984).

幼獣を以下の3つのカテゴリー、すなわち、1) 単独で懸垂し、他個体と体を接していない 'solitary' 幼獣、2) 40頭以上のクレイシの中心部にいて、周囲を他個体に囲まれている 'clustered' 幼獣、3) クレイシの周縁部にいる 'periphery' 幼獣に分類した。

'solitary' 幼獣 (Fig. 30a) では、0～1日齢の平均体温は低く、30℃以下であり、2～3日齢では30℃をやや上回った。1～3日齢では個体差が大きかった。加齢とともに体温は上昇し、18日齢で平均体温は36.2℃に達した。その後、平均体温は36℃以上で推移し、個体差も小さかったので、体温調節能は18日齢でほぼ確立されたと考えられる。

'clustered' 幼獣 (Fig. 30b) では、新生子であっても 'solitary' 幼獣に比べて明らかに高い体温が維持され、平均体温は4日齢 ($n = 1$) を除いて、35℃以上であった。15日齢未満では個体差も同日齢の 'solitary' 幼獣よりも概して小さく、幼獣の体温維持調節における群れ効果が確認された。しかし、'periphery' 幼獣 (Fig. 30c)、特に11日齢未満の個体では、平均体温は同日齢の 'solitary' 幼獣よりは高いが、'clustered' 幼獣よりは低く、個体差は 'clustered' 幼獣に比べて大きかった。

母獣の覚醒時の体温 (これは幼獣の日中の温度環境とみなされる) は高く、平均 37.2 ± 0.16 (SE)℃ (range 35.1～38.9℃, $n = 44$) であった。

6.2.4. 母獣の哺育行動

哺育中の母獣の日周活動パターンを把握するため、夜間観察を行なった。すべての母獣は日没後遅くとも20分以内に幼獣を残して出洞し、19時50分頃の抱子率 (全幼獣のうち母獣の胸に抱かれている幼獣の比率) は幼獣の齢を問わず0%であった (Fig. 31a, b)。しかし、体温調節能の未発達な18日齢未満の子を持つ母

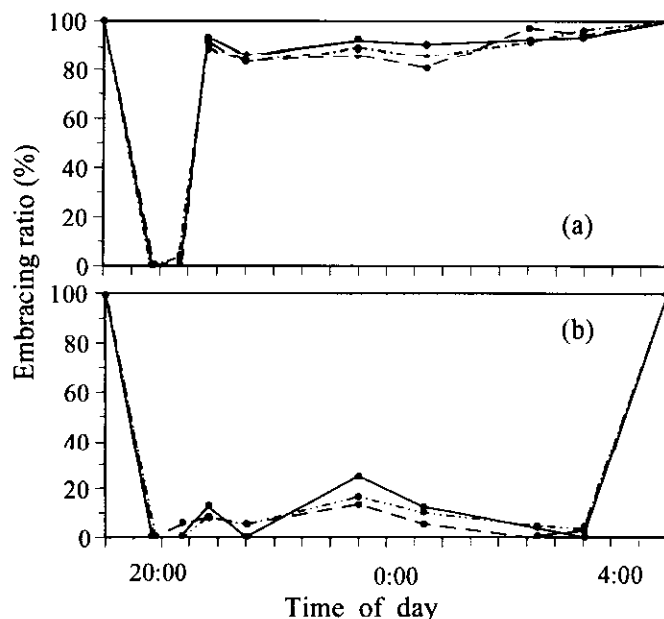


Fig. 31. Changes in the ratio of infants embraced by their mothers to all infants in mine A (1982). (a) infants under 18 days of age; (b) infants of 18 days and older. —●—, 11 July; —■—, 20 July; —▲—, 26 July; —◆—, 4 August.

獣は20時10分頃から帰洞し始めた。20時50分にはほとんどの母獣がねぐらに戻り、抱子率は7月11日では90.0%、7月20日では93.5%、7月26日では91.9%に達した (Fig. 31a)。それ以後、抱子率は夜明けまで高い値 (7月11日では83.3~96.6%、7月20日では87.0~93.5%、7月26日では81.0~97.2%) で推移した。

一方、発達した体温調節能を持つ18日齢以上の幼獣の抱子率は、23時30分頃に低いピーク (7月20日では25.0%、7月26日では13.5%、8月4日では16.7%) はあるものの、夜間を通じて低かった (Fig. 31b)。

6.3. 考察

6.3.1. キクガシラコウモリの成長の特性

コウモリ類の新生子の発育段階についてはすでに多くの報告がある (Table 7)。コウモリ類は一般に晩成性 (altricial) であり、生後は母獣の哺育に大きく依存する (船越 1991)。しかし、キクガシラコウモリは単胎性コウモリ類の中でも比較的進んだ発育段階で生まれ、体重および前腕長の対母獣比がそれぞれ32.5%と42.5%に達した (Table 7)。さらに、出生時すでに体毛に覆われ、永久歯が萌出している (庫本 1972, 1977b; Funakoshi *et al.* 1992)。これは本種の翼が広短型で翼面荷重が小さいため、妊娠中の荷重飛行にもよく耐えうることによるものと考えられている (庫本 1972)。

本種の前腕長は生後16~18日まではほぼ直線的に伸び、それ以後、成長速度は急速に低下した (Fig. 26, 27)。前腕が出生後、直線的に伸び、飛行開始までに成長速度が低下することは、多くの異温性コウモリで報告されており (Kunz and Stern 1995)、変曲点はヨーロッパヤマコウモリでは30~40日齢 (Maeda 1972)、サバクコウモリでは約33日齢 (Davis 1969)、ユーラシアコヤマコウモリでは約30日齢 (Kleiman 1969)、オクビワコウモリ *Eptesicus fuscus* では約26日齢 (Kunz 1974; Burnett and Kunz 1982)、ヨーロッパアブラコウモリでは22~29日齢 (Kleiman 1969; Rakhmatulina 1972)、ヒナコウモリ *Vespertilio superans* では約24日齢 (Funakoshi and Uchida 1981)、コウライクビワコウモリ *Eptesicus serotinus* (Kleiman 1969) およびセバタンビヘラコウモリでは約20日齢 (Cosson *et al.* 1993)とされている。また、コキクガシラコウモリ (Yokoyama and Uchida 1979; 山本 1986)、トビイロホオヒゲコウモリ (Kunz *et al.* 1977)、テングコウモリ *Murina leucogaster* (庫本・内田 1981) およびメキシコオヒキコウモリ (Kunz and Robson 1995) では、成長速度はゆるやかに低下し、明瞭な変曲点は見られないという。これらと比較して、キクガシラコウモリでは、前腕長が出生後16~18日という短い期間の成長速度によってほとんど決定されるという特徴を持つ。また、前腕長と翼長、翼幅には高い相関があったことから (Fig. 28)、翼サイズもこの期間に決定されると言ってもよい。

前腕の初期成長速度が、幼獣の生存価に間接的ではあるが重大な影響を与えることが示唆された。すなわち、18日齢までの成長が緩やかであった個体では、採食開始 (平均32.0日齢) 後における翼面荷重が大きくなった (Fig. 29)。これに関連して、フレッジリングの1日あたりの死亡率は採食開始前幼獣のそれに比べて顕著に高く (Table 16)、自力採食開始から離乳までの期間は幼獣にとって最も過酷な時期であると考えられた。また、死亡したフレッジリングのうち87.5%の個体の胃は空で、その死亡要因は採食の不成功と推測された。このため、翼面荷重の増大は飛行技術の未発達なフレッジリングの採食効率を低下させ、ひいてはその生存価を低下させると推測された。

6. 3. 2. 幼獣の成長および生存にかかる温度要因の影響

前述のように、キクガシラコウモリにおいては、初期成長速度が幼獣の生存に重大な影響を及ぼした。その成長速度を決定する重要な因子は、異温性コウモリにおいては温度条件とされる (Racey 1973; Ransome 1973; Tuttle 1976a; Racey and Swift 1981; Tuttle and Stevenson 1982; Uchida *et al.* 1984; Funakoshi 1986; Kunz 1987; McWilliam 1987; Kunz and Robson 1995)。すなわち、体温調節能の未発達な幼獣は高温環境を確保することによって高体温を維持し、活発なエネルギー摂取活動を行なうとともに、体温維持コストを軽減して、成長に割り当てられる同化エネルギー量を増加させる (Kunz 1973; Tuttle 1976a; McWilliam 1987)。高温環境の確保は、1) 高温域の選択、2) 群れ効果、3) 母獣の抱子行動によってなされる。まず、多くの洞穴性コウモリは大きな温度勾配が存在する洞穴の中で、高温域をコロニーのねぐらとして利用する (Herried 1963; 内田・庫本 1968; Barbour and Davis 1969; Kunz 1982; 船越 1988; Kunz and Robson 1995)。本調査地でも、各洞内の比較的高温の場所 (13.0~26.3°C) にコロニーが形成された (Fig. 11)。しかし、その気温は、覚醒時の母獣の平均体温 (37.2°C)、すなわち抱かれている時に幼獣に与えられる温度環境に比べて明らかに低く、Ransome (1971, 1990) のいう体温調節能の未発達な幼獣が活性状態を維持できる最低温度の30°Cにも達しなかった。すなわち、本調査地ではねぐら周辺の気温は、幼獣にとっての好適温度条件を明らかに下回った。

保温に対する群れ効果は、今回の調査でも認められた (Fig. 30b)。一方で群れ効果が確実に好適温度環境を得る手段とはなり得ないことも示唆された。すなわち、クレイシ周縁部にいるものは中心部のものに比べて平均体温が低く、得られる群れ効果も小さかった (Fig. 30c)。これに関連して、小コロニーほど全個体に対する周縁部個体すなわち十分に群れ効果の得られない個体の割合は高まる。もちろん、分娩期の初期に生まれた幼獣は大きなクレイシを形成できないので、群れ効果をほとんど得られないであろう。従って、本種では、幼獣に好適な温度環境を提供する確実な方法は、母獣の抱子行動であろう。

6. 3. 3. 好適な温度環境を維持するための母獣の哺育行動

通常、キクガシラコウモリの採食活動は日没後と日出前をピークとする2山型を呈する (庫本 1972, 1977a; 船越 1978)。本種は深夜には日中のねぐらとは別のナイト・ルーストで休息し、日中のねぐらに戻ることはほとんどないという (庫本 1972, 1977a)。しかし、体温調節能が未発達な子を持つ母獣は、わずか20~60分の採食の後ただちに帰洞し、翌夕まで子を胸に抱き続けた (Fig. 31a)。授乳期における母獣の採食時間の短縮については、すでにヨーロッパアブラコウモリ (Swift 1980)、ヒナコウモリ (Funakoshi and Uchida 1981)、シモフリアカコウモリ *Lasiurus cinereus* (Barclay 1989)、トビイロホオヒゲコウモリ (Kurta *et al.* 1989)、キタクビワコウモリ *Eptesicus nilsoni* (Rydell 1989, 1993) で報告されているが、キクガシラコウモリで見られたような大幅な時間短縮は観察されていない。一方、オオクビワコウモリでは逆に授乳期の採食時間は妊娠期の約2倍になるという (Brigham 1989)。また、コキクガシラコウモリ (山本 1986) やヤエヤマコキクガシラコウモリ *Rhinolophus iriomotensis* (*-perditus*) (松村 1988) のようにコロニーサイズが数百を超える種では、母獣の抱子行動は授乳時にほぼ限られる。さらに数千を超える巨大なコロニーを形成する種、例えばユビナガコウモリ (Funakoshi 1986) やメキシコオヒゲコウモリ (Davis *et al.* 1962) では、夜間は授乳さえしないという。Humphrey and Kunz (1976) は、小群で子育てするコ

Table 17. Comparison of mean litter size and juvenile mortality among bat species

Species	Mean litter size	Juvenile mortality (%)	References
Molossidae			
<i>Tadarida brasiliensis</i>	1	1.3	Herried II.(1967)
Rhinolophidae			
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1	3.6	This paper
		0.9	Kuramoto (1977a)
<i>R. cornutus</i>	1	11.3	Yamamoto (1984)
Vespertilionidae			
<i>Eptesicus fuscus</i>	2	10.0	Kunz (1974)
<i>Lasiurus borealis</i>	3	25.7	Kunz (1971)
<i>Myotis austroriparius</i>	2	11.8	Foster <i>et al.</i> (1978)
<i>M. myotis</i>	1	2.2-43	Roer (1973)
<i>M. sodalis</i>	1	7.0	Humphrey <i>et al.</i> (1977)
<i>M. mystacinus</i>	1	10-50	Bezem <i>et al.</i> (1960)
<i>Plecotus townsendii</i>	1	4.0	Humphrey and Kunz (1976)
<i>Pipistrellus abramus</i>	2	ca.50.0	Uchida (1966); Funakoshi and Uchida (1982)

ウモリでは、洞穴内の温暖な場所を選択することによってのみ哺育が成立すると述べているが、キクガシラコウモリでは母獣の哺育に対する多大な投資が小群での子育てを成立させていると考えられた。

Kleiber (1961) およびPeters (1983) によれば、哺乳類における基礎代謝率は体重の -0.25 乗に比例するという。さらに基礎代謝率の高い小型種ほど、採食のインターバルをあけにくい (McNab 1982)。キクガシラコウモリは平均体重23.6 gに達する大型コウモリであることから、本種の採食時間を大幅に削った集約的な抱子行動は、低代謝率により可能になったと考えられる。

キクガシラコウモリでは独立子の平均体重はメス成獣の90.4%に達しており、過去に報告されている単胎性種の中で、オオホオヒゲコウモリおよびドウクツホオヒゲコウモリ *Myotis velifer* に次ぐ大きな値であった (Table 7)。このような「長い哺育期間」(ここでは、幼獣を十分に発育するまで哺育することを意味する) は、幼獣の生存価を高めるので、本種の幼獣期の死亡率は単胎性コウモリの中でも低かった (Table 17)。一方、コウモリ類では、授乳のための母獣のエネルギー要求量は哺育期間中増え続け、離乳前に最大になることが指摘されており (Racey and Speakman 1987)、哺育期後半の授乳にかかるエネルギー投資は、母獣にとっての大きな負担となろう。このため、キクガシラコウモリの母獣は、授乳のためのエネルギー要求量のまだ少ない哺育期前半に幼獣を集約的に保温し (Fig. 31a)、分娩から18日日以降は、抱子行動の時間を急速に短縮し、授乳にかかるエネルギー要求量の増加に合わせて採食時間を確保した (Fig. 31b)。

以上のように、キクガシラコウモリでは幼獣の初期成長が速く、哺育期前半に前腕は急速に伸び、体温調節も確立された。この時期に、集約的に幼獣の体温維持のための哺育を行うことは、翼の成長期にある幼獣が周辺気温やクレイシ内でのポジションなどの不安定な要素にかかわらず、確実に好適な温度環境を確保できることを意味する。また、母親は哺育期後半には哺育コストを授乳に集中させることが可能になり、より進んだステージまで幼獣を哺育することが可能になる。好適な温度環境の確保と長い哺育期間は、幼獣の生存価を高めることに寄与しよう。本種のこのような哺育方法は、幼獣の早い成長と大型コウモリとしての

低代謝率によって成立していると考えられる。

第7章 総合考察

7.1. キクガシラコウモリの繁殖特性とその適応的意義

空中生活への適応は、コウモリ目に生理学的にも解剖学的にも大きな制約を課し、結果として繁殖特性における特殊性を進化させた。哺乳類の一般的傾向として少子出産種は早成性 (precocial)、多子出産種は晩成性であるが (土肥ら 1997; 三浦 1998)、コウモリ類では少ない産子数にかかわらず、概して晩成的で (Kurta and Kunz 1987; Derrickson 1992)、幼獣は親の哺育なしには自立できない (Orr 1970; 庫本 1972)。また、代謝コストが高いことから、異温性を発達させ、温帯性コウモリでは冬眠を行う (毛利・内田 1991; Ransome 1990)。冬眠によって年間の総代謝量が大幅に削減されるため、小型哺乳類としては例外的に長命で (McNab 1982; Tuttle and Stevenson 1982; 船越 1991)、成熟前期間は著しく長い (Racey 1982; Tuttle and Stevenson 1982; Gaillard *et al.* 1989)。さらに、繁殖過程が冬眠によって中断されるため、季節的な単発情性で (Hill and Smith 1984; Altringham 1996)、個体群の増加率は著しく低い。

哺乳類は他の動物群に比べれば、少ない産子数と長い繁殖間隔によって、増加率は著しく低く、その典型は大型獣に見られるという (三浦 1991; 土肥ら 1997)。コウモリ目は小型哺乳類でありながら、少ない産子数、遅い初産齢および長命であることによる繰り返し (多数回) 繁殖という特性を持つ。これは、洞穴というきわめて安定した繁殖環境をもつ種においてより有効な戦略であり、これと対照的に、不安定な環境に生息する住家性種アブラコウモリは多胎性、かつ早熟、短命で世代交代が速かに進行することが報告されている (内田 1966; Funakoshi and Uchida 1982; 船越 1991)。

キクガシラコウモリは、過去に調査報告されているコウモリ日の中でも特に長命で、かつ性成熟に長い期間を要し、哺乳類におけるコウモリ日の特殊化をさらに発展させていた (第3章)。他方、キクガシラコウモリはコウモリ日の特殊化とは逆方向の特性も見られた。すなわち、単胎性種の中でも早成的で、新生子の発育段階は高かった。これは本種の翼型が広短型で翼面荷重が小さいため、妊娠中の荷重飛行にもよく耐えることによるものと考えられた (第6章)。哺乳類一般について見た場合、成獣のサイズが同程度の場合、晩成性のものに比べて、早成性のものでは、母獣の子への投資は少ないとされる (Martin and MacLarnon 1985)。しかし、キクガシラコウモリでは哺育期前半の集約的哺育投資と高い発育段階に達するまで養育することで繁殖成功率は著しく高かった (第6章)。以上のように、キクガシラコウモリは遅い初産齢と繰り返し繁殖というコウモリ日の繁殖特性をより進展させながら、早成的な子に対してなお手厚い保護を加え、低くても安定した増加率を維持することによって生涯繁殖成功度を高めてきたと考えられる。

キクガシラコウモリは本邦産洞穴性コウモリの中の最優占種とされ (澤田 1994)、石川県でも多様な環境をめぐらして利用し、最も普通に見られる (佐野 2000)。これは、本種の繁殖戦略が適応的であることに加え、出産哺育期、越冬期を通じて幅広い温・湿度選択域を持つ (第3, 4章) ことによるものと考えられた。

7.2. キクガシラコウモリの個体群構造

哺乳類の群れ社会の原型は母親とその娘を核にした母系的な結びつきにあり (三浦 1998)、これはコウモリ目にも共通する (船越 1988)。三浦 (1998) は性による適応度 (fitness) の違いを比較した上で、メスには

出生地に留まる定留性が強く存在することを指摘した。すなわち、メスは繁殖成功の実績がある場所に留まることで、豊かな資源(食物)を持つ土地と継続して結びつき、適応度が高められるという。しかし、多くの温帯性コウモリは、季節によって社会構造を変えるため(船越 1991)、特定の場所を周年利用することはむしろ稀であり、繁殖地に対する結びつきは定留性よりも忠実な帰還性に見ることができる。特に洞穴というほぼ恒久的な場所で繁殖する種では、出生地に対する忠実な帰還が、最も確実に繁殖に適した環境を確保する方策であろう。さらに、群塊形成の必要性が特定のねぐらに対する帰還性を高めると考えられる。コロニーを形成する種では、繁殖と群塊形成の必要性が強く結びついており、出産哺育のために出生地に帰還する傾向は一層強くなるであろう。キクガシラコウモリも夏季に、メスが出雲廃坑群に集結し、季節的な出産哺育個体群を形成した(第3章)。これら出産哺育個体群は3才を最頻齢とする安定した齢構成を持ち、メンバー交代が漸次進行するなど、小型哺乳類として例外的な特徴がみられた。これは前節(7.1)で述べた本種の生活史特性と出生地に対するメス成獣の高い帰還性によるものと考えられた。

コウモリ目は目レベルで見ると顕著に集合性が強く(Altringham 1996)、群れ効果が群れ社会を進化させたのはコウモリ目にもみられる特徴である(三浦 1998)。キクガシラコウモリにおいても、出雲廃坑群に集結したすべての個体がコロニーに参加し(第3章)、幼獣の体温維持にかかる群れ効果が確認された(第6章)。その一方で、本種のコロニーは敢えて群れ効果の小さい小群に分住することを特徴とした。キクガシラコウモリは精緻な認識メカニズムによって母子関係を維持しながら、子への高い哺育投資によって繁殖成功率を高めており、母子識別にかかるコストを軽減するために、コロニーサイズの拡大が抑制されるものと考えられた(第5章)。

一方、キクガシラコウモリでは、越冬場所に対する帰還性はオス、メスとも低く、越冬個体群のサイズおよびメンバー構成は年次によって大きく変動した(第4章)。出産哺育個体群と異なり、顕著な群塊はむしろ例外的であり、性や繁殖ステージにかかわらず、ほとんどの個体が単独あるいは他の個体と体を接しない粗群で越冬した。越冬の成功が環境条件に支配されず、かつ環境選択域が幅広いという意味で、本種の越冬個体群は環境からの独立性が高いと考えられ、このことが越冬期における分散傾向と越冬地に対する低い帰還性に反映されていた。

結論として、キクガシラコウモリは、越冬期には環境に対する高い独立性を反映して、性や繁殖ステージに関係なく分散傾向にあったが、出産哺育に際しては、メスが出生地に対する高い帰還性を示し、複数の小型コロニーを形成した。小群分住型コロニーは群れ効果を得るための個体間誘引と、精緻な母子認識メカニズム維持のためのコロニーサイズ拡大抑制の結果であり、コウモリ目における本種の個体群構造を特徴づけた。

7.3. キクガシラコウモリ保護への提言

キクガシラコウモリは、ヨーロッパのほとんどの地域で個体数が著しく減少し、絶滅が危惧されている(Stebbing 1988)。特にイギリスでは、19世紀の終わり頃には推定300000頭が生息していたが、1987年には3000~4000頭にまで減少し(Stebbing 1988; Hutson 1993)、分布域も急激に狭まっている(Ransome 1989, 1991)。原因は明らかではないが、イギリスでは1960年代までに出産哺育の場が洞穴から家屋の屋根裏へと移り変わった(ステッピングス 1986)。家屋に住み着いた個体群に対しては、積極的な駆除や追い出しが行われ、さらには衛生害虫駆除のための農薬散布や火災により、減少の加速度を増したという

(Stebbing 1988)。

イギリスの例を日本にそのままあてはめることはできない。本邦では、キクガシラコウモリは南西諸島以南の地域を除く全国に広く分布し(今泉 1970; 庫本 1972, 1977a; 阿部ら 1994), 確認箇所も洞穴性コウモリ類の中では最も多く(澤田 1994), 石川県においても洞穴性の最優占種である(佐野 2000)。

しかし, 澤田(1994)は約30年におよぶ洞穴性コウモリとその内部寄生虫相に関する研究を通じて, 本種を含めた洞穴性コウモリ類が全国レベルで急激に減少していることを指摘しており, その将来を懸念している。

そこで, 日本のキクガシラコウモリが, ヨーロッパの個体群と同じ道をたどることのないよう, その保護について若干の提言を行い, 本研究の結びとしたい。

洞穴の保全: 自然洞穴は, 夏季に冷涼であることに加え, 景観が美しく, 観光資源としても価値が高い。このため, 多くの洞穴が観光地となっている。中には, 山口県秋吉台の秋芳洞のようにライトアップされ, 年間数十万人が訪れる場所でありながら, キクガシラコウモリが出産哺育するケースもあるが(庫本 1974, 1979), ほとんどの場合, 人の人洞はコウモリ類の生活を攪乱し, 深刻な影響をもたらす。また, スポーツとしてのケイビングの普及も同様の影響が懸念される。さらには, 開発等により, 洞穴そのものが破壊されることもあり, 廃坑や防空壕では, 子供等が入ると危険との判断から意図的に埋められたりするケースも多い。

現在, いくつかの洞穴がキクガシラコウモリを含むコウモリ類の生息地として天然記念物に指定され, 一部は入洞制限されているが, 観光地として開放されている場所も見られ, 保護に十分な効果をあげていない。出産哺育が行われる場所を中心に, 非繁殖期の利用場所を含めた複数の洞穴について, 立入制限措置を含む積極的な保全が求められる。

森林の保全: 石川県内で確認されたキクガシラコウモリの23か所のねぐらは, いずれも後背地に森林か竹林があった(佐野 2000)。洞穴周辺の森林の伐採は乾燥など洞穴内環境の変化をもたらす可能性もあり, ねぐらの環境保全の意味からも周辺の森林の保全が必要である。また, キクガシラコウモリの採餌空間は林内を上とし(庫本 1972, 1977a), 採餌場としての森林の伐採は洞穴性コウモリにも深刻な影響を及ぼすことが指摘されている(澤田ら 1987)。キクガシラコウモリでは, 採餌場がねぐらからほぼ3 kmの範囲に広がる時(Jones *et al.* 1995), 広範囲での保全が必要である。特に生息密度の高い地域では, 豊富な餌資源量を確保するため, 針葉樹の一斉人工林から飛翔昆虫類が多くなる針広混交林への移行や強度間伐によって下層植生を増加させるなどの措置を講じることが望ましい。

研究・普及啓発活動: 日本ではコウモリを不気味な動物として忌み嫌う傾向があり, 保護についての理解は不十分である。その原因のひとつにはコウモリ研究者が少なく, コウモリに関する情報提供や保護への提言が不十分であったことがあげられよう。しかし, 近年ではコウモリの保護を目的とした全国組織(コウモリの会)が結成され, 活発な調査・普及活動が展開され始めている。このような研究者とアマチュアのコウモリ愛好者が一体となつての調査, 普及活動が継続され, 今後, 行政機関や報道機関に対し, 要望や提言をくり返していくことが重要であろう。

法令の改正: キクガシラコウモリを含め, すべてのコウモリ類は「鳥獣保護及狩猟ニ関スル法律」によって捕獲が禁じられている。また, オオコウモリ類の一部は天然記念物に指定され, 「文化財保護法」によって保護されている。しかし, 生息地の保全は岩手県の岩泉湧窟, 山梨県の西湖蝙蝠穴および山口県の大吼谷蝙蝠洞の3洞穴がそれぞれ国指定の天然記念物として保護されているに過ぎず, このうちの岩泉湧窟は観光地

として開放されるという矛盾を抱えている。1992年に施行された「絶滅のおそれのある野生動植物の種の保存に関する法律」は、野生生物の生息地の保全を凶ることを大きな特徴としながらも、コウモリ類の生息地は対象となっていない。また、環境庁(1991)の作成したレッド・データブックでは13種あるいは亜種、日本哺乳類学会(1997)のレッド・データブックでは28種あるいは亜種のコウモリが希少、危急あるいは絶滅危惧種として、保護の必要性が指摘されている。しかし、レッド・データブックへの掲載は生息地の保全に法的強制力をもたない。すでに「希少」であるものを「貴重」ととらえ、事後処理的に保護する発想はあっても、将来に懸念がある「普通種」を予防的に保護することはほとんど検討されない。将来にわたってキクガシラコウモリを守るためには、野生生物の保護にかかる法の理念に立ち戻っての再検討が必要であろう。

謝 辞

本研究において、野外調査から論文の作成にいたるまでご指導、ご助力をいただいた金沢大学理学部の中村浩二教授に心から感謝の意を表したい。金沢大学理学部の大串龍一名誉教授には、研究開始当初から懇切なご指導と激励をいただいた。九州大学農学部の内田照章名誉教授、山口大学理学部の松村澄子助教授、奈良教育大学自然環境教育センターの前田喜四雄教授、農林水産省森林総合研究所関西支所の齊藤隆博士には本論文に関して、数々の貴重なご意見とご批評をいただいた。森林総合研究所森林生物部の北原英治博士には文献の収集に多大なご助力を賜った。山本輝正氏(現在、岐阜県立八百津高校)をはじめとする金沢大学理学部生態学研究室の歴代の学生・院生諸氏には野外調査にご協力いただくとともに、議論を通じて多くの示唆を与えられた。石川県白山自然保護センターの上馬康生氏と石川県哺乳類研究会の真野哲三氏には白山地域における洞穴性コウモリ類の生息状況についてご教示いただいた。柏崎市立博物館の箕輪一博氏には貴重な写真を快くご提供いただいた。石川県羽咋郡志賀町出雲の干場久一氏ご一家、岩上寛明氏ご一家には、現地調査に際して多大な便宜を凶っていただいた。また、三重県科学技術振興センター林業技術センターの職員の皆さんには本研究の遂行に際し、有形無形のご援助をいただいた。これらの方々に深く感謝の意を表したい。最後になったが、私の研究生活を物心両面から支えてくれた父敏夫、亡母榮子、そして妻順子にも感謝の言葉を捧げたい。

摘 要

キクガシラコウモリは、イギリスから日本にかけての旧世界の温帯に広く分布する大型の洞穴性コウモリで、本邦産洞穴性コウモリの中で最も普通に見られる。本研究は、1) ひとつの廃坑群を季節的に利用する二つの個体群、すなわち出産哺育個体群と越冬個体群それぞれの構造と動態を、長年にわたる標識再捕調査によって明らかにすること、2) 本種の特徴である小群・分住型コロニーの成立要因とその適応的意義を検討すること、3) メスの性サイクル、幼獣の生存率と成長パターンおよび母獣の哺育様式を解明することを目的とした。その結果明らかになった本種の繁殖特性を、他のコウモリ類と比較して論じた。具体的な調査内容と結果は以下のとおりである。

1 出産哺育個体群の構造と繁殖特性

(1) 1980年から1987年の夏季に、石川県出雲廃坑群において、キクガシラコウモリの初産齢、齢別妊娠率、

出産哺育個体群のサイズ、年齢構成およびメスの帰還率を標識再捕法によって調べた。

- (2) 出雲廃坑群では、6月中旬から9月中旬にかけて、キクガシラコウモリの母獣(389~444頭)およびノンブリーダー(93~176頭)が集結した。ノンブリーダーは未成熟メス(97.7%)とオス(2.3%)からなった。出産哺育個体群は、6~7個のコロニーに分かれ、小群・分住傾向が見られた。
- (3) 分娩は6月下旬から8月初旬に集中した。新生子の性比(メス比)は0.51であった。初産齢は1~4才で、1, 2, 3才獣の平均妊娠率はそれぞれ13.1, 49.5, 95.2%であり、4才以上のメスはすべて妊娠していた。
- (4) 出雲廃坑群で生まれ、幼獣期に標識された個体の平均帰還率は1, 2, 3, 4, 5, 6才および7才時にはそれぞれ23.3, 31.8, 40.2, 28.2, 24.5, 19.5%および11.4%であった。出産哺育個体群はここで生まれたメスが成熟後に毎年高い率で帰還することによって維持され、母獣では出雲廃坑群生まれで、かつ7才以下の個体が76.6%以上を占めた。
- (5) 出産哺育個体群の年齢構成は3才を最頻齢とする1山型であり、3才以上の各年齢クラスの個体数は毎年安定していたが、1, 2才獣と本廃坑群以外で生まれた移入個体の個体数は変化が大きく、個体群サイズの年次変動の主要因となっていた。

2 越冬個体群の構造

- (1) 1979/80, 1980/81, 1981/82, 1983/84, 1984/85, 1986/87, 1991/92, 1996/97年および1997/98年の冬季に出雲廃坑群において、越冬個体の環境選択と分布様式、個体群のサイズ、性・繁殖ステージ構成、標識個体の帰還率を調査した。
- (2) 越冬個体群のサイズは年によって大きく変化した(586~1724頭)。性比(メス比)は0.43~0.57であった。メスのうち経産獣は29.5~38.0%を、オスのうち成獣は26.8~45.8%を占めた。
- (3) 越冬個体は廃坑内でも、低温(3.1~13.8℃)で、湿・湿度(88.0~100%)とも変化の大きい場所を選択し、出産哺育個体群のように密な群塊を形成せず、単独または粗群で越冬する傾向が強かった。
- (4) 越冬期に標識された個体の越冬個体群への平均帰還率は1年後には、メスで21.1%、オスで10.5%であった。その後14年後まで、メスでは0~10.2%、オスでは0.7~11.1%の低率で推移し、標識後16年以上経過して再捕獲されたものはなかった。出雲廃坑群で生まれた個体の多くは、出雲廃坑群外で越冬し、その傾向は加齢とともに強まった。
- (5) キクガシラコウモリでは、越冬の成功が環境条件や群れ効果に支配されにくいので、さまざまな場所での越冬が可能であり、そのため、特定の越冬地に対する帰還性は低いと考えられた。

3 出産哺育個体群のコロニーへの分割とコロニーの相互関係

- (1) 1984年および1985年の夏季に、出雲廃坑群において、母子ペアのコロニー間移動を標識再捕法によって調査した。
- (2) 母獣の50.2%は哺育期間に自子を抱いてコロニー間を移動した。標識を着けた817ペアについて、出雲廃坑群内のコロニー間の相互移動を445例、出雲廃坑群からの移出を78例確認した。コロニーはそれぞれ独立した存在ではなく、母子ペアの頻繁な交流によって相互に緊密に結びついていた。

- (3) 母子ペアの移出はクレイシサイズに依存的に生じた。この移出は、本種の特徴である小群・分住型のコロニーを成立させるとともに、母獣の白子選別にかかるコストの軽減に寄与すると考えられた。

4 幼獣の成長、生存率および母獣の哺育行動

- (1) 1981, 1982, 1984年および1985年の夏季に、出雲廃坑群において、キクガシラコウモリの幼獣の成長パターン、体温調節能の発達経過、死亡率および母獣の哺育行動を調査した。
- (2) 新生子の前腕長および体重の平均値はそれぞれ25.3mm, 6.8gであり、それらの対母獣比は42.5, 32.5%であった。前腕の成長曲線には16~18日齢時に明瞭な変曲点があり、生後18日までの平均成長速度はオスでは1.52mm/日, メスでは1.53mm/日であった。それ以後、離乳までの平均成長量はわずかにオスで3.40mm, メスで2.80mmであった。幼獣は平均14.2日齢ではばたきを開始し、21.2日齢で洞内での短距離の飛行が可能になった。次いで、32.0日齢で自力採食に出かけるようになり、40.0日齢で離乳した。離乳子の前腕長および体重の平均値は、それぞれ56.7mm, 18.9gであり、それらの対母獣比は95.3%, 90.4%に達した。本種はコウモリ目の中でも、早成的で、初期成長が速く、離乳時の発育段階が高かった。
- (3) 幼獣の体温調節能は16~18日齢で確立された。
- (4) 出生から自力採食を開始するまで(平均32.0日間)の死亡率は著しく低く、平均1.5%であった。一方、採食開始から離乳するまで(平均8.0日間)の死亡率は2.2%であった。フレッジリングの主な死因は採食の不成功であり、初期成長の遅い個体では死亡率が高まった。
- (5) 体温調節能の未発達な子を持つ母獣は、採食時間を1夜あたり20~60分間に短縮し、それ以外の時間は夜間も白子を胸に抱いて温めた。好適な温度環境を維持するための母獣の集約的哺育投資は、小群での子育てを可能にするとともに、幼獣の成長を速め、生存率を高めることが示唆された。

5 まとめ

キクガシラコウモリは、コウモリ目の中でも特に長命で、性成熟に長い期間を要し、哺乳類におけるコウモリ目の特殊化をさらに発展させている。母獣は早成的な子に対してなお、集約的な哺育投資をし、高い繁殖成功率を維持しながら、繰り返し(多数回)繁殖することによって生涯繁殖成功度を高めている。これらに加え、出産哺育期、越冬期を通じて、幅広い環境選択性を有し、多様な環境をねぐらとして利用できることが、本種を普通種すなわち繁殖戦略における成功者に導いた。

キクガシラコウモリは、越冬期には環境に対する高い独立性を反映して、性や繁殖ステージに関係なく分散傾向にあり、越冬地に対する帰還性は低い。他方、出産哺育に際しては、メス成獣が出生地に対する高い帰還性を示し、3才を最頻齢とする1山型の齢構成を持つ出産哺育個体群を形成する。出産哺育個体群の中では、小群・分住型コロニーが形成される。これは群れ効果を得るための個体間誘引と、精緻な母子認識メカニズム維持のためのコロニーサイズ拡大抑制の結果であり、コウモリ目における本種の個体群構造を特徴づける。

本研究で得た知見をふまえ、キクガシラコウモリの保護について提言した。

Summary

The Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, is a large cave-dwelling bat that is widely distributed in temperate Europe and Eurasia, and is commonest among cave-dwelling bat species in Japan. A long-term banding investigation of *R. ferrumequinum* population was conducted in the Izumo mines (37° 02'N, 136° 48'E), Ishikawa Prefecture. This study aimed to clarify the structure and dynamics of maternity and hibernating populations and to examine the adaptive significance of the several small nursery colonies which is a characteristic of *R. ferrumequinum*. The reproductive traits of *R. ferrumequinum* was also analyzed by comparing the female sexual cycle, infant mortality, postnatal development and maternal nursing behavior with those of other bat species. The outline of this study and major findings are as follows.

1. Structure of the maternity population and reproductive traits

- (1) The age at sexual maturity, age-specific pregnancy rate, size and age composition of the maternity population and returning rate of females were investigated by the banding-recapture method in the summers of 1980-1987.
- (2) From mid-June to mid-September, mothers (389-444) and nonbreeders (93-176) annually congregated. Nonbreeders consisted of immature females (97.7%) and males (2.3%). The maternity population split into six or seven small nursery colonies.
- (3) Parturitions occurred synchronously from late June to early August. The sex ratio (female ratio) of newborn infants was 0.51. Females produced their first infant at 1-4 years and the pregnancy rate of female bats at one, two and three years of age averaged 13.1, 49.5 and 95.2%, respectively. Females aged four years and older at recapture were all pregnant.
- (4) The returning rate of females banded as infants in the Izumo mines, at one, two, three, four, five, six and seven years of age, averaged 23.3, 31.8, 40.2, 28.2, 24.5, 19.5 and 11.4%, respectively. The maternity population was maintained by the strong loyalty to their natal site in mature females. at least 76.6% of the mothers were born in the Izumo mines and were seven years of age or younger.
- (5) The population showed a unimodal age composition with a mode of three years, and the number of bats in each age class of three years and older was relatively stable. The population size fluctuated mainly due to the yearly change in the number of immigrants with different birthplace and in the number of 1- and 2-year-old bats.

2. Structure of the hibernating population

- (1) The roost selection, distribution pattern, population size, sex ratio and returning rate of banded bats were studied in the winters of 1979/80, 1980/81, 1981/82, 1983/84, 1984/85, 1986/87, 1991/92, 1996/97 and 1997/98.

- (2) The total number of bats hibernating in the Izumo mines fluctuated markedly from year to year (586-1724). The sex ratio (female ratio) was 0.43-0.57. Multipara bats occupied 29.5-38.0% of females, and the percentage of adult males was 26.8-45.8%.
- (3) The selected ambient temperature ranged widely from 3.1 to 13.8 °C, and relative humidity was 88.0-100%. Hibernating bats tended to be scattered individually.
- (4) The returning rate at one year after banding averaged 21.1% for females and 10.5% for males, that at 2-14 years after banding being 0-10.2% and 0.7-11.1%, respectively. No bats were recaptured more than 16 years after banding. Many bats born in the Izumo mines hibernated outside of Izumo, this tendency being strengthened with age.
- (5) In *R. ferrumequinum*, successful hibernation was scarcely affected by climate factors and cluster effects. Bats could hibernate in various roosts with a wide range of environmental conditions and exhibited low fidelity to hibernacula.

3. Division of the maternity population into nursery colonies and the intercolonial relationship

- (1) Intercolonial migration of mother-infant pairs was investigated by the banding-recapture method in the summers of 1984 and 1985.
- (2) While carrying its infant, 50.2% of the lactating females migrated among the nursery colonies. For 817 banded pairs, a total of 523 migrations were observed, out of which 445 were migrations among nursery colonies in the Izumo mines and the remaining 78 were emigration from the Izumo mines. The nursery colonies in the Izumo mines were closely interconnected with each other by frequent interchanges of mother-infant pairs, and consequently each colony was reorganized.
- (3) Emigration of mother-infant pairs occurred depending on the size of the creche (an infant cluster formed while mothers were out-feeding). Creche size-dependent emigration may be a behavioral mechanism generating the several small nursery colonies and may contribute to saving maternal costs of the selective nursing.

4. Postnatal development, infant mortality and maternal care

- (1) The postnatal growth, development of thermoregulative ability and infant mortality related to maternal nursing behavior were surveyed in the summers of 1981, 1982, 1984 and 1985.
- (2) The forearm length (FAL) and body weight (BW) of neonates averaged 25.3 mm (42.5% of the adult size) and 6.8 g (32.5% of the adult weight), respectively. Growth curves of the forearm had a distinct inflexion point at day 16 to 18, and the absolute growth rate from birth to the inflexion point averaged 1.52 mm/day for males and 1.53 mm/day for females. Thereafter, the rate decreased markedly and the average increment of the FAL from the inflexion point to weaning was only 3.40 mm for males and 2.80 mm for females. The first flapping, flying, self-feeding (fledging) and weaning were recorded at days 14.2, 21.2, 32.0 and 40.0, respectively. Ratios for the average dimensions of

weanlings compared with the same average dimensions of mothers were 95.3% in the FAL and 90.4% in BW. Among the Chiroptera, newborn *R. ferrumequinum* was altricial and grew rapidly, and was weaned at an advanced stage of development.

- (3) Thermoregulative ability was established by 16-18 days.
- (4) Mortality from birth to fledging (for 32.0 days) was extremely low as 1.5%. The mortality in fledglings was 2.2% (for 8.0 days). Failure in foraging was one of the main causes of mortality, heavy wing loading related to slower forearm growth may have inhibited foraging efficiency and contributed to fledgling mortality.
- (5) Mothers with infants whose thermoregulative ability was insufficient remarkably reduced their feeding time (20-60 minutes per night) to keep infants warm by embracing them. The intensive investment of maternal labor in maintaining a suitable thermal environment seems to make it possible to nurse in a small colony, and may promote postnatal growth and increase infant survival.

5. Conclusions

Relative to other Chiroptera, *R. ferrumequinum* is long-lived and requires an extended pre-pubertal period, which results in the advanced peculiarity of bats in mammalian life-history traits. Mothers lavish intensively their nursery labor to the infants born at an advanced stage of development. Females reproduce repeatedly, maintaining high infant survival rate, during the long pubertal period, and increase lifetime reproductive success. In addition, the range of ambient temperature and relative humidity preferred is wide in both summer and winter, and diverse roosts are used as nurseries and hibernacula. The adaptive life-history traits and elastic roost selection may make *R. ferrumequinum* a common species with a successful reproductive strategy.

R. ferrumequinum hibernates scattered individually and exhibits low fidelity to hibernacula, since successful hibernation is scarcely affected by microclimate and cluster effects. However, mature females have a high fidelity to their natal site and form the maternity population showing a unimodal age composition with a mode of three years. The population splits into several small nursery colonies which are a specific character of *R. ferrumequinum*. This character results from mutual attraction to gain cluster effects and regulation of colony size to save maternal investment in the selective nursing.

On the basis of the present results, some suggestions are proposed for the conservation of cave-dwelling bats, especially *R. ferrumequinum*.

引用文献

阿部 永・石井信夫・金子之史・前田喜四雄・三浦慎吾・米田政明. 1994. 日本の哺乳類. 東海大学出版会, 東京.

*Allen, V. 1978. Les chauves-souris du Canton de Neuchatel Suisse (Mammalia, Chiroptera). Soc. Neuchatel. Sci. Nat., 101: 5-26.

- Altringham, J. D. 1996. Bats-Biology and Behaviour. Oxford Univ. Press, Oxford etc.
- Asdell, S. A. 1964. Chiroptera. In Patterns of Mammalian Reproduction. pp. 64-122, Cornell University Press, Ithaca.
- Barbour, R.W. and W. H. Davis. 1969. Bats of America. Univ. Press of Kentucky, Lexington.
- Barclay, R. M. R. 1989. The effect of reproductive condition on the foraging behavior of female hoary bats, *Lasiurus cinereus*. Behav. Ecol. Sociobiol., 24: 31-37.
- Barclay, R. M. R. 1995. Does energy or calcium availability constrain reproduction by bats? Symp. Zool. Soc. Lond., 67: 245-258.
- Bezem, J. J., J. W. Sluiter and P. F. van Heerdt. 1960. Population statistics of five species of the bat genus *Myotis* and one of the genus *Rhinolophus*, hibernating in the caves of S. Limburg. Arch. Neerl. Zool., 13: 511-539.
- Bogdanowicz, W. and Z. Urbanczyk. 1983. Some ecological aspects of bats hibernating in city of Poznan. Acta Theriol., 28: 371-385.
- Boutin, M. J. and C. K. R. Willis. 1996. A new longevity record for *Myotis yumanensis*. Bat Res. News, 37: 11.
- Bradbury, J. W. 1977. Social organization and communication. In Biology of Bats. Vol. 3. (W.A. Wimsatt, ed.), pp. 1-72, Academic Press, New York.
- Brigham, R. M. 1989. Flexibility in foraging and roosting behavior by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). Can. J. Zool., 69: 117-121.
- Brosset, A. 1962. The bats of central and western India. Part III. J. Bombay Nat. Hist. Soc., 59: 706-746.
- Brosset, A. and A. Poillet. 1985. Structure d'une population hibernante de grands rhinolophes *Rhinolophus ferrumequinum* dans l'est de la France. Mammalia, 49: 221-233.
- Burnett, C. D. and T. H. Kunz. 1982. Growth rates and age-determination in *Eptesicus fuscus* and comparison with *Myotis lucifugus*. J. Mammal., 63: 33-41.
- Caubere, B., P. Gaucher and J. F. Julien. 1984. Un record mondial de longevite in natura pour un chiroptere insectivore? Rev. Ecol., 39: 351-353.
- Christian, J. J. 1956. The natural history of a summer aggregation of the big brown bat, *Eptesicus fuscus fuscus*. Am. Midl. Nat., 55: 66-95.
- Cockrum, E. L. 1973. Additional longevity records for American bats. J. Ariz Acad. Sci., 8: 108-110.
- Cosson, J. F., F. Rodolphe and M. Pascal. 1993. Determination de l'age individuel, croissance post-natale et ontogenese precoce de *Carollia perspicillata* (L., 1758). Mammalia, 57: 565-578.
- *Cross, S. P. 1977. A survey of the bats of Oregon Caves National Monument. Unpublished Final Report, National Park Service, Cave Junction, Oregon.
- Daniel, M. J. 1979. The New Zealand short-tailed bat, *Mystacina tuberculata*: a review of present knowledge. N. Z. J. Zool. 6: 357-370.
- Davis, R. 1969. Growth and development of young pallid bats, *Antrozous pallidus*. J. Mammal., 50: 729-736.
- Davis, R. B., C.F. Herried II and H.L. Short. 1962. Mexican free-tailed bats in Texas. Ecol. Monogr., 32: 311-346.
- Davis, W. H. 1966. Population dynamics of the bat *Pipistrellus subflavus*. J. Mammal., 47: 383-396.
- Davis, W. H. 1986. An *Eptesicus fuscus* lives 20 years. Bat Res. News, 27: 21.
- Davis, W.H. and H.B. Hitchcock. 1995. A new longevity record for the bat *Myotis lucifugus*. Bat Res. News, 36: 6.
- de Fanis, E. and G. Jones. 1995. Post-natal growth, mother-infant interactions and development of vocalizations in the vespertilionid bat *Plecotus auritus*. J. Zool. London, 235: 85-97.
- de Paz, O. 1986. Age estimation and postnatal growth of the greater mouse bat *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) in Guadalajara, Spain. Mammalia, 50: 243-251
- Derrickson, E. M. 1992. Comparative reproductive strategies of altricial and precocial eutherian mammals. Funct. Ecol., 6: 57-65.
- Dinale, G. 1964. Studi sui Chiroterri italiani. II. Il raggiungimento della maturita sessuale in *Rhinolophus ferrumequinum* Schreber. Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat. Milano, 103: 141-153.
- *Dinale, G. 1968. Studi sui Chiroterri italiani. VII. Sul raggiungimento della maturita sessuale nei Chiroterri europei:

- ed in particolare nei Rhinolophidae. Arch. Zool. Ital., 53: 51-71.
- 七肥昭夫・岩本俊孝・三浦慎吾・池田 啓. 1997. 哺乳類の生態学. 東京大学出版会, 東京.
- Dwyer, P.D. 1963. The breeding biology of *Miniopterus schreibersi blepotis* (Temminck) (Chiroptera) in north-eastern New South Wales. Aust. J. Zool., 11: 219-240.
- Dwyer, P. D. and E. Hamilton-Smith. 1965. Breeding caves and maternity colonies of the bent-winged bat in southern-eastern Australia. Helictite, 4: 3-21.
- Easterla, D. A. 1971. Notes on young and adults of the spotted bat, *Euderma maculatum*. J. Mammal., 52: 475-476.
- Findley, J. S. 1993. Bats: A Community Perspective. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Foster, G. W., S. R. Humphrey and P. P. Humphrey. 1978. Survival rate of young south-eastern brown bats, *Myotis austroriparius*, in Florida. J. Mammal., 59: 299-304.
- 福井時次郎・橋 和雄・松枝 章・徳本 洋・大橋 力・中野謙次郎. 1976. 珠洲市の動物. 石川県珠洲市史第1巻 (珠洲市編), pp. 273-436, 珠洲市.
- 船越公威. 1978. 翼手類における種間関係, 特に周年の活動および居住地選択に関する比較考察と今後の課題. 哺乳類科学, (36): 27-39.
- Funakoshi, K. 1986. Maternal care and postnatal development in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersi fuliginosus*. J. Mamm. Soc. Japan, 11: 15-26.
- 船越公威. 1988. 翼手類の社会構造. 哺乳類科学, 28: 1-11.
- Funakoshi, K. 1991. Reproductive ecology and social dynamics in nursery colonies of the Natterer's bat *Myotis nattereri bombinus*. J. Mamm. Soc. Japan, 15: 15-26.
- 船越公威. 1991. コウモリの生活様式と適応. 現代の哺乳類学 (朝日総・川道武男編), pp. 87-118, 朝倉書店, 東京.
- Funakoshi, K., Y. Fukue and S. Tabata. 1992. Tooth development and replacement in the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum nippon*. Zoological Science, 9: 445-450.
- Funakoshi, K and Y. Takeda. 1998. Food habits of sympatric insectivorous bats in southern Kyushu, Japan. Mammal Study, 23: 49-62.
- 船越公威・内田照章. 1975. 温帯に生息する食虫性コウモリの生理・生態的適応に関する研究. I. ユビナガコウモリの採食活動について. 日生態誌, 25: 217-234.
- Funakoshi, K and T. A. Uchida. 1978. Studies on the physiological and ecological adaptation of temperate insectivorous bats. II. Hibernation and winter activity in some cave dwelling bats. Jap. J. Ecol., 23: 237-261.
- Funakoshi, K and T. A. Uchida. 1981. Feeding activity during the breeding season and postnatal growth in the Namie's frosted bat, *Vespertilio superans superans*. Jap. J. Ecol., 31: 67-77.
- Funakoshi, K and T. A. Uchida. 1982. Age composition of summer colonies in the Japanese house-dwelling bat, *Pipistrellus abramus*. J. Fac. Agr., Kyushu Univ., 27: 55-64.
- Gaillard, J.M., D. Pontier, D. Alaine, J. D. Lebreton, J. Trouvilliez and J. Clobert. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. Oikos, 56: 59-76.
- Gaisler, J. 1965. The female sexual cycle and reproduction in the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros* Bechstein, 1800). Acta Soc. Zool. Bohem., 29: 336-352.
- *Gaisler, J. and V. Hanak. 1969. Summary of the results of bat banding in Czechoslovakia, 1948-1967. Lynx, 10: 25-34.
- *Gaisler, J., V. Hanak and J. Dungel. 1979. A contribution to the population ecology of *Nyctalus noctula* (Mammalia: Chiroptera). Acta Sci. Nat. Brno., 13: 1-38.
- *Guthrie, M. J. 1933. Notes on the seasonal movements and habits of some cave bats. J. Mammal., 14: 1-19.
- Hayward, B. J. 1970. The natural history of the cave bat *Myotis velifer*. West. N. M. Univ. Res. Sci., 1: 1-74.
- *Heerdt, P. F. van and J. W. Sluiter. 1961. New data on longevity in bats. Natuurhistorische Maandblad. 3-4: 36.
- Heise, G. 1985. Zu Vorkommen, Phänologie, Ökologie und Altersstruktur des Abendseglers (*Nyctalus noctula*) in der Umgebung von Prenzlau/Uckermark. Nyctalus (N.F.), 2: 133-146.
- Heise, G. 1989. Ergebnisse reproduktions biologischer Untersuchungen am Abendsegler (*Nyctalus noctula*) in der Umgebung von Prenzlau/Uckermark. Nyctalus (N. F.), 3: 17-32.

- Heller, K. G., R. Achmann, and K. Witt. 1993. Monogamy in the bat *Rhinolophus sedulus*. *Z. Saug.* 58: 376-378.
- Herried, C. F., II. 1963. Temperature regulation of Mexican free-tailed bats in cave habitats. *J. Mammal.*, 4: 560-573.
- Herried, C.F., II. 1967. Mortality statistics of young bats. *Ecology*, 48: 310-312.
- Hill, J. E. and J. D. Smith. 1984. *Bats: A Natural History*. University of Texas Press, Austin.
- Hooper, J. H. D. and W. H. Hooper, 1956. Habitats and movements of cave-dwelling bats in Devonshire. *Proc. Zool. Soc. London*, 127: 1-26.
- *Hoying, K. M. 1983. Growth and development of the eastern pipistrelle bat, *Pipistrellus subflavus*. MA thesis: Boston University.
- Humphrey, S. R. 1975. Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *J. Mammal.*, 56: 321-346.
- *Humphrey, S. R. and J. B. Cope. 1976. Population ecology of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in Indiana and north-central Kentucky. *Amer. Soc. Mammal. Spec. Publ.*, 6: 1-81.
- Humphrey, S. R. and T.H. Kunz. 1976. Ecology of a Pleistocene relict, the western big-eared bat (*Plecotus townsendii*) in the southern Great Plains. *J. Mammal.*, 57: 470-494.
- Humphrey, S. R., A. R. Richter and J. B. Cope. 1977. Summer habitat and ecology of the endangered Indian bat, *Myotis sodalis*. *J. Mammal.*, 58: 334-346.
- *Hurka, L. 1986. Wanderungen und Alter der Fledermaus-artenpopulationen in Westboehmen. *Zpravy Muzei Zapodoceskeho Kraje, Priroda*, 32: 105-109.
- Hutson, A.M. 1993. Action plan for the conservation of bats in the United Kingdom. The Bat Conservation Trust, London.
- 今泉吉典. 1970. 日本哺乳動物図説 (上巻). 新思潮社, 東京.
- 入江照雄. 1982. 九州中・南部におけるコウモリ類の動態調査 (II) -新地の穴のコウモリ-. 宇土半島自然と文化, 2: 105-112.
- Ishii, N. 1982. Reproductive activity of Japanese shrew-mole, *Urotrichus talpoides* Temminck. *J. Mamm. Soc. Japan*, 9: 25-36.
- Jones, C. 1967. Growth, development, and wing loading in the evening bat, *Nycticeius humeralis* (Rafinesque). *J. Mammal.*, 48: 1-19.
- *Jones, C. 1977. *Plecotus rafinesquii*. *Mammalian Sp.*, 69: 1-4.
- *Jones, C. and R. D. Suttikus. 1975. Notes on the natural history of *Plecotus rafinesquii*. *Occas. Pap. Mus. Zool. La. State Univ.*, 47: 1-14.
- Jones, G. 1990. Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*): optimal foraging by echolocation? *J. Anim. Ecol.*, 59: 587-602.
- Jones, G., P. L. Duverge and R. D. Ransome. 1995. Conservation biology of an endangered species: field studies of greater horseshoe bats. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 67: 309-324.
- Kaneko, Y., K. Nakata, T. Saitoh, N. C. Stenseth and O. N. Bjørnstad. 1998. The biology of the vole, *Clethrionomys rufocanus*: a review. *Res. Popul. Ecol.*, 40: 21-37.
- 環境庁. 1991. 日本の絶滅のおそれのある野生生物: レッドデータブック, 脊椎動物編. 日本野生生物研究センター, 東京.
- Kleiber, M. 1961. *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. Wiley, New York.
- Kleiman, D. G. 1969. Maternal care, growth rate and development in the noctule (*Nyctalus noctula*), pipistrellus (*Pipistrellus pipistrellus*) and serotine (*Eptesicus serotinus*) bats. *J. Zool., Lond.*, 157: 187-211.
- Kleiman, D. G. and T. M. Davis. 1979. Ontogeny and maternal care. *In Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part III*. (Baker, R. J., Jones, J. K. Jr. and Carter, D. C. eds.), pp. 387-402, Texas Tech Press, Lubbock. (Spcc. Publs. Mus. Texas Tech. Univ. No. 16.)
- Kleiman, D. G. and P. A. Racey. 1969. Observations of noctule bats (*Nyctalus noctula*) breeding in captivity. *Lynx*, 10: 65-77.
- *Koehler, C. E. 1991. The reproductive ecology of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*) and its relation to litter size variation in vespertilionid bats. MSc thesis: University of Calgary.
- Kozhurina, E. I. 1993. Social organization of a maternity group in the noctule bat, *Nyctalus noctula* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Ethology*, 93: 89-104.

- Kunz, T. H. 1971. Reproduction of some vespertilionid bats in central Iowa. *Am. Midl. Nat.*, 86: 477-486.
- Kunz, T. H. 1973. Population studies of the cave bat (*Myotis velifer*): reproduction, growth and development. *Occas. Papers Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist.*, 15: 1-43.
- Kunz, T.H. 1974. Reproduction, growth, and mortality of the vespertilionid bat, *Eptesicus fuscus*, in Kansas. *J. Mammal.*, 55: 1-13.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. *In Ecology of Bats.* (T. H. Kunz, ed.), pp. 151-200, Plenum Press, New York and London.
- Kunz, T. H. 1987. Postnatal growth and energetics of suckling bats. *In Recent Advances in the Study of Bats.* (M.B. Fenton, P. Racey and J. M. V. Rayner, eds.), pp. 395-420, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Kunz, T. H. and E. L.P. Anthony. 1982. Age estimation and postnatal growth in the bat *Myotis lucifugus*. *J. Mammal.*, 63: 23-32.
- Kunz, T. H., E. L.P. Anthony and W. T. Rumage III. 1977. Mortality of little brown bats following multiple pesticide applications. *J. Wildl. Manage.*, 41: 476-483.
- Kunz, T. H. and W. R. Hood. 2000. Parental care and postnatal growth in the Chiroptera. *In Reproductive Biology of Bats* (E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.), pp. 415-468, Academic Press, San Diego etc.
- Kunz, T. H. and S. K. Robson. 1995. Postnatal growth and development in the Mexican free-tailed (*Tadarida brasiliensis mexicana*): birth size, growth rates, and age estimation. *J. Mammal.*, 76: 769-783.
- Kunz, T. H. and A. A. Stern. 1995. Maternal investment and postnatal growth in bats. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 67: 123-138.
- 庫本 正. 1972. 秋吉台産コウモリ類の生態および系統動物学的研究. 秋吉台科博報, 8: 7-119.
- 庫本 正. 1974. 夜を飛ぶコウモリ その奇妙な生活. アニマ, 12: 5-23. 平凡社, 東京.
- 庫本 正. 1977a. 日本の哺乳類 (15) キクガシラコウモリ属. 哺乳類科学, (35): 31-57.
- 庫本 正. 1977b. コウモリ目の令査定と成長. 哺乳類科学, (34): 8-19.
- 庫本 正. 1979. キクガシラコウモリの出産哺育群. 秋吉台科博報, 14: 27-44.
- 庫本 正. 1986. キクガシラコウモリの出産哺育群の動態. 秋吉台科博報, 21: 37-50.
- 庫本 正・中村 久・内田照章. 1978. モモジロコウモリの生息場所・社会・個体群動態. 秋吉台科博報, 13: 35-54.
- 庫本 正・中村 久・内田照章. 1985. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査IV 1975年4月から1983年3月までの調査結果. 秋吉台科博報, 20: 25-44.
- 庫本 正・中村 久・内田照章. 1988. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査V 1983年4月から1987年3月までの調査結果. 秋吉台科博報, 23: 39-54.
- 庫本 正・中村 久・内田照章. 1995. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査VI 1987年4月から1993年3月までの調査結果. 秋吉台科博報, 30: 37-49.
- 庫本 正・中村 久・内田照章. 1998. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査VII 1993年4月から1997年3月までの調査結果. 秋吉台科博報, 31-43.
- 庫本 正・内田照章. 1981. テングコウモリの新生獣の成長. 秋吉台科博報, 16: 55-69.
- 庫本 正・内田照章. 1989. モモジロコウモリ of 生命表. 秋吉台科博報, 24: 41-51.
- 庫本 正・内田照章・下泉重吉・中村 久. 1973. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査II 1967年4月-1972年3月までの調査結果. 秋吉台科博報, 11: 29-47.
- 庫本 正・内田照章・下泉重吉・中村 久. 1975. 秋吉台におけるバンディング法によるコウモリ類の動態調査III 1972年4月-1975年3月までの調査結果. 秋吉台科博報, 13: 35-54.
- Kurta, A., G. P. Bell, K. A. Nagy and T. H. Kunz. 1989. Energetics and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiol. Zool.*, 62: 804-818.
- Kurta, A. and T. H. Kunz. 1987. Sizes of bats at birth and maternal investment during pregnancy. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 57: 79-106.
- LaVal, R. K. and M. L. LaVal. 1980. Prey selection by the slit-faced bat *Nycteris thebaica* (Chiroptera: Nycteridae) in Natal, South Africa. *Biotropica*, 12: 241-246.
- Lehmann, J., L. Jenni and L. Maumary. 1992. A new longevity record for the long-eared bat (*Plecotus auritus*, Chiroptera).

- Mammalia, 56: 316-318.
- Maeda, K. 1972. Growth and development of large noctule, *Nyctalus lasiopterus* Schreber. Mammalia, 36: 269-278
- Maeda, K. 1974. Eco-ethologie de la grande noctule, *Nyctalus lasiopterus*, a Sapporo, Japan. Mammalia, 38: 461-487.
- Maeda, K. 1976. Growth and development of the Japanese large-footed bat, *Myotis macrodactylus*, I. External characters and breeding habits. J. Growth, 15: 29-40.
- 前田喜四雄. 1996. 日本産コウモリ目 (コウモリ類)の分類レビューと解説. 哺乳類科学, 36: 1-23.
- 前田喜四雄・出羽 寛. 1982. 旭川産カグヤコウモリ, *Myotis frater kaguyae*の繁殖習性. 哺乳類学雑誌, 9: 82-87.
- Martin, R. D. and A. M. MacLarnon. 1985. Gestation period, neonatal size and maternal investment in placental mammals. Nature, 313: 220-223.
- 丸茂 一文・庫本 正・内田照章. 1971. 翼手類の系統進化と比較社会学についての一試論. 哺乳類科学, (23): 20-31.
- Matsumura, S. 1979. Mother-infant communication in a horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum nippon*: development of vocalization. J. Mammal., 60: 76-84.
- Matsumura, S. 1981. Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): vocal communication in three-week-old infant. J. Mammal., 62: 20-28.
- 松村澄子. 1988. コウモリの生活戦略序論. 東海大学出版会, 東京.
- McCracken, G. F. 1987. Genetic structure of bat social group. In Recent Advances in the Study of Bats (Fenton, M. B., P. Racey and J. M. V. Rayner eds.), pp. 281-291. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- McCracken, G. F. and J. W. Bradbury. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. Behav. Ecol. Sociobiol., 8: 11-34.
- McCracken, G. F. and G. S. Wilkinson. 2000. Bat mating system. In Reproductive Biology of Bats (E. G. Crichton and P. H. Krutzsch, eds.), pp. 321-362, Academic Press, San Diego etc.
- McNab, B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In Ecology of Bats (T. H. Kunz, ed.), pp. 151-200, Plenum Press, New York and London.
- McWilliam, A. N. 1987. The reproductive and social biology of *Coleura afra* in seasonal environment. In Recent Advances in the Study of Bats. (M. R. Fenton, P. Racey and J. M. V. Rayner, eds.), pp. 324-350, Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Miller, R. E. 1939. The reproductive cycle in male bats of the species *Myotis lucifugus* and *Myotis grisescens*. J. Morphol., 64: 267-295.
- 三浦慎吾. 1991. 日本産偶蹄目の生活史戦略とその保護管理. 現代の哺乳類学 (朝日稔・川道武男編), pp. 244-273, 朝倉書店, 東京.
- 三浦慎吾. 1998. 哺乳類の生物学 4 社会. 東京大学出版会, 東京.
- Môri, T., Y. K. Oh and T. A. Uchida. 1982. Sperm storage in the oviduct of the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum nippon*. J. Fac. Agr., Kyushu Univ., 27: 47-53.
- 毛利孝之・内田照章. 1991. 繁殖生理. 現代の哺乳類学 (朝日稔・川道武男編), pp. 65-86, 朝倉書店, 東京.
- 森井隆三. 1993. 香川県内のアブラコウモリ *Pipistrellus abramus*の水平分布. 香川生物, (20): 1-5.
- 向山 満. 1996. コウモリの移住作戦. 日本動物大百科 1 哺乳類 (川道武男編), pp. 45, 平凡社, 東京.
- Munyer, E. A. 1967. A parturition date for the hoary bat, *Lasiurus c. cinereus*, in Illinois and notes on the newborn young. Trans. Ill. St. Acad. Sci., 60: 95-97.
- Myers, P. 1978. Sexual dimorphism in size of vespertilionid bats. Am. Nat., 112: 701-711.
- 日本哺乳類学会. 1997. レッドデータ日本の哺乳類. 文芸総合出版, 東京.
- O'Farrell, M. J. and E. H. Stuijver. 1973. Reproduction, growth and development in *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). Ecology, 54: 18-30.
- Oh, Y. K., T. Môri and T. A. Uchida. 1985. Prolonged survival of the Graafian follicle and fertilization in the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum nippon*. J. Reprod. Fert., 73: 121-126.
- Orr, R. E. 1970. Development: prenatal and postnatal. In Biology of Bats. Vol. I. (W. A. Wimsatt, eds.), pp. 217-231, Academic Press, New York.

- Palmeirim, J. M. and L. Rodrigues. 1995. Dispersal philopatry in colonial animals: the case of *Miniopterus schreibersii*. Symp. Zool. Soc. Lond., 67: 219-231.
- Paradiso, J. L. and A. M. Greenhall. 1967. Longevity records for American bats. Am. Midl. Nat., 78: 251-252.
- Park, K. J., G. Jones and R. D. Ransome. 1999. Winter activity of a population of greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). J. Zool., Lond. 248: 419-427.
- Pearson, O. P., M. R. Koford and A. K. Pearson. 1952. Reproduction of the lump nosed bat (*Corynorhinus rafinesquei*) in California. J. Mammal., 33: 237-320.
- Peters, R. H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge Univ. press, Cambridge.
- Porter, F. L. 1978. Roosting patterns and social behavior in captive *Carollia perspicillata*. J. Mammal., 59: 627-630.
- Porter, F. L. 1979. Social behavior in the leaf-nosed bat, *Carollia perspicillata*. II. social communication. Z. Tierpsychol., 50: 1-8.
- Racey, P. A. 1973. Environment factors affecting the length of gestation in heterothermic bats. J. Reprod. Fert. Suppl., 19: 175-189.
- Racey, P. A. 1974. Aging and assessment of reproductive status of Pipistrelle bats, *Pipistrellus pipistrellus*. J. Zool., 173: 264-271.
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. In Ecology of Bats. (T. H. Kunz, ed.), pp. 57-104. Plenum Press, New York and London.
- Racey, P. A. and D. G. Kleiman. 1970. Maintenance and breeding in captivity of some vespertilionid bats with special relevance to the noctule, *Nyctalus noctula*. International Zoo Yearbook, 10: 65-70.
- Racey, P. A. and J. R. Speakman. 1987. The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. Symp. Zool. Soc. Lond., 57: 107-125.
- Racey, P. A. and S. M. Swift. 1981. Variations in gestation length in a colony of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) from year to year. J. Reprod. Fert., 61: 123-129.
- Rakhmatulina, I. K. 1972. The breeding, growth and development of pipistrelles in Azerbaidzhan. Sov. J. Ecol., 2: 131-136.
- Ransome, R.D. 1968. The distribution of the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, during hibernation, in relation to environmental factors. J. Zool., 154: 77-112.
- Ransome, R.D. 1971. The effect of ambient temperature on the arousal frequency of the hibernating greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, in relation to site selection and the hibernation state. J. Zool., Lond., 164: 353-371.
- Ransome, R.D. 1973. Factors affecting the timing of births of the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). Period. Biol., 75: 169-175.
- Ransome, R.D. 1978. Daily activity patterns of the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, from April to September. Proc. Fourth Internatl. Bat Res. Conf., Kenya Nat. Acad., 259-274.
- Ransome, R. D. 1989. Population changes of greater horseshoe bats studied near Bristol over the past twenty-six years. Biol. J. Linnean Soc., 38: 71-82.
- Ransome, R. D. 1990. The Natural History of Hibernating Bats. Christopher Helm, London.
- Ransome, R. D. 1991. Greater horseshoe bat. In Handbook of British Mammals. 3rd edn. (G. B. Corbet and H. N. Southern, eds.), pp. 88-94, Blackwell, Oxford.
- Rice, D. W. 1957. Life history and ecology of *Myotis austroriparius* in Florida. J. Mammal., 38: 15-32.
- Richarz, K. and A. Limbrunner. 1993. The World of Bats, the Flying Goblins of the Night. T. F. H. Publications, Neptune City.
- *Roer, H. 1973. Uber die Ursachen hoher Jugendmortalitaat beim Mausohr, *Myotis myotis* (Chiroptera, mammalia). Bonner Zoologische Beitrage, 24: 332-341.
- Rydell, J. 1989. Feeding activity of the northern bat *Eptesicus nilssoni* during pregnancy and lactation. Oecologia, 80: 562-565.
- Rydell, J. 1993. Variation in foraging activity of an aerial insectivorous bat during reproduction. J. Mammal., 74: 503-509.
- Saint-Girons, H., A. Brosset and M. C. Saint-Girons. 1969. Contribution à la connaissance du cycle annuel de la

- chauvesouris *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774). *Mammalia*, 33: 357-470.
- 佐野 明. 2000. 石川県における洞穴性コウモリ 4 種の分布とねぐらの利用状況. *哺乳類科学*, 40: 167-173.
- Sano, A. 2000a. Postnatal growth and development of thermoregulative ability in the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum nippon*, related to maternal care. *Mammal Study*, 25: 1-15.
- Sano, A. 2000b. Regulation of creche size by intercolonial migrations in the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum nippon*. *Mammal Study*, 25: 95-105.
- 澤田 勇. 1994. 日本のコウモリ洞総覧. *自然誌研究雑誌*, 2/3/4: 53-80.
- 澤田 勇・内川公人・原田正史. 1987. 森林破壊がコウモリの生息に及ぼす影響について—南西諸島および台湾をフィールドとして—. *日産科学新興財団研究報告書*, 10: 229-242.
- Short, H. L. 1961. Growth and development of Mexican free-tailed bats. *Southwest. Nat.*, 6: 156-163.
- *Sluiter, J. W. 1954. Sexual maturity in bats of the genus *Myotis*. II. Females of *M. mystacinus* and *M. emarginatus*. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, 57: 696-700.
- Sluiter, J. W. 1960. Reproductive rate of the bat *Rhinolophus hipposideros*. *Proc. K. Ned. Acad. Wet.*, 63: 383-393.
- *Sluiter, J. W. 1961. Sexual maturity in males of the bat *Myotis myotis*. *Proc. K. Ned. Acad. Wet.*, 64: 243-249.
- *Sluiter, J. W. and M. Bouman. 1951. Sexual maturity in bats of the genus *Myotis*. I. Size and histology of the reproductive organs during hibernation in connection with age and wear of the teeth in female *Myotis myotis* and *Myotis emarginatus*. *Proc. K. Ned. Acad. Wet.*, 54: 595-601.
- Speakman, J. R. and P.A. Racey. 1986. The influence of body condition on sexual development of male brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) in the wild. *J. Zool. London*, 210: 515-525.
- Speakman, J. R., R.E. Stone and J. E. Kerslake. 1995. Temporal patterns in the emergence behaviour of pipistrelle bats. *Pipistrellus*, from maternity colonies are consistent with an anti-predator. *Anim. Behav.*, 50: 1147-1156.
- Stebbing, R.E. 1966. A population study of bats of the genus *Plecotus*. *J. Zool. London*, 150: 53-75.
- ステッピングス, R.E. 1986. コウモリ. *動物大百科*, 6. (D.W. マクドナルド編), pp. 58-75, 平凡社, 東京.
- Stebbing, R.E. 1988. *The Conservation of European Bats*. Christopher Helm, London.
- Stebbing, R.E. 1989. Conservation of the greater horseshoe bat. *Br. Wildl.*, 1: 14-19.
- Stebbing, R.E. and H.R. Arnold, 1987. Assessment of trends in size and structure of a colony of the greater horseshoe bat. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 58: 7-24.
- Stevenson, D. E. and M. D. Tuttle. 1981. Survivorship in the endangered gray bat (*Myotis grisescens*). *J. Mammal.*, 62: 244-257.
- Swift, S. M. 1980. Activity patterns of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland. *J. Zool. Lond.*, 190: 285-295.
- Swift, S. M. 1998. *Long-eared Bats*. T and AD Poyser, London.
- Tuttle, M. D. 1976a. Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): factors affecting growth and survival of newly volant young. *Ecology*, 57: 587-595.
- Tuttle, M. D. 1976b. Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): philopatry, timing and patterns of movement, weight loss during migration, and seasonal adaptive strategies. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.*, 54: 1-38.
- Tuttle, M. D. and D. Stevenson. 1982. Growth and survival of bats. *In Ecology of Bats*. (T. H. Kunz, ed.), pp. 105-150, Plenum Press, New York and London.
- Twente, J. W. Jr. 1955. Some aspects of habitat selection and other behaviour of cavern dwelling bats. *Ecology*, 36: 706-732.
- 内田照章. 1966. 日本の哺乳類 (5) コウモリ目イエコウモリ属. *哺乳類科学*, (11): 5-23.
- Uchida, T. A., C. Inoue and K. Kimura. 1984. Effects of elevated temperatures on the embryonic development and corpus luteum activity in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. *J. Reprod. Fert.*, 71: 439-444.
- 内田照章・庫本 正. 1968. 洞穴棲コウモリ類における群れ、とくに異種・異属混棲群塊について. *哺乳類科学*, (16): 3-15.
- Uchida, T. A. and T. Mōri. 1987. Prolonged storage of spermatozoa in hibernating bats. *In Recent Advances in the Study of Bats*. (M. B. Fenton, P. Racey and J. M. V. Rayner, eds.), pp. 351-365, Cambridge Univ. Press, Cambridge.

- Walker, E. P. 1975. *Mammals of the World*. Vol. 1. John Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Walley, H. D. and W. L. Jarvis. 1971. Longevity record for *Pipistrellus subflavus*. *Bat Res. News*, 12: 17-18.
- Wickler, W. and D. Uhrig. 1969. Verhalten und ökologische Nische der Gelbflugelfledermaus, *Lavia frons*. *Z. Tierpsychol.*, 26: 726-736.
- Wilkinson, G. S. 1984. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308: 181-184.
- Wilkinson, G. S. 1985. The social organization of the common vampire bat. II. Mating system, genetic structure and relatedness. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17: 123-134.
- 山本輝正. 1984. コキクガシラコウモリの生態学的研究. 金沢大学大学院理学研究科修士論文.
- 山本輝正. 1986. コキクガシラコウモリの生態学的研究 - 幼獣の成長と行動の発達 -. 石川県高校生物部会誌, 22: 33-42.
- 山本輝正. 1990. 石川県のコウモリ. 石川の生物 (石川の生物編集委員会編), pp 137-142, 石川県高等学校教育研究会生物部会, 金沢.
- 山本輝正. 1994. 白山石川県側のコウモリ 1. 岐阜ふるさとと動物通信, 60: 967.
- 山本輝正. 1995. 白山石川県側のコウモリ 2. 岐阜ふるさとと動物通信, 62: 996.
- Yasui, S. 1997. Roost site selection and colony size of the common Japanese pipistrelle (*Pipistrellus abramus*) in Fuchu, Tokyo. *Wildl. Cons. Japan*, 2: 51-59.
- Yokoyama, K., R. Ohtsu and T. A. Uchida. 1979. Growth and LDH isozyme patterns in the pectoral and cardiac muscles of the Japanese Lesser horseshoe bat, *Rhinolophus cornutus cornutus* from the standpoint of adaptation for flight. *J. Zool., Lond.*, 187: 85-96.
- Yokoyama, K and T. A. Uchida. 1979. Functional morphology of wings from the standpoint of adaptation for flight in chiroptera II. Growth and changes in mode of life during the young period in *Rhinolophus cornutus cornutus*. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, 23: 185-198.
- Young, R. A. 1979. Observations on parturition, litter size, and foetal development at birth in the chocolate wattled bat *Chalinolobus morio* (Vespertilionidae). *Victorian Nat.*, 96: 90-91.

(*直接参照できなかった)