



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	エゾヒグマ (<i>Ursus arctos yesoensis</i>) の頭骨における性的二型および地理的変異について
Author(s)	米田, 政明; Yoneda, Masaaki; 阿部, 永 他
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 9(4), 265-276
Issue Date	1976-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/11877
Type	departmental bulletin paper
File Information	9(4)_p265-276.pdf



エゾヒグマ (*Ursus arctos yesoensis*) の頭骨における 性的二型および地理的変異について

米田 政明・阿部 永
(北海道大学農学部応用動物学教室)

Sexual dimorphism and geographic variation in the skull of the Ezo Brown Bear (*Ursus arctos yesoensis*)

Masaaki YONEDA and Hisashi ABE
(Institute of Applied Zoology, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo, Japan)

Received November 16, 1974

1. はじめに

ヒグマの形態的変異には、年齢変異、性的変異、個体変異の大きな3つの要素がある。従来の研究では、これらの変異を混同していたものが多い (RAUSCH, 1963)。エゾヒグマの頭骨の形態学的研究の中で、MUKASA (1937), 末永 (1972 a, b) らの発育、相対成長の観察を主体とした研究でも、これらのことはかならずしも十分考慮されてきたわけではない。今回の研究では、この点を考慮し、北海道及びエトロフ島で捕獲されたヒグマの頭骨標本の年齢と性別を確定し、年齢変異と性的変異を考慮した上で、発育、成長の予備的研究とともに、その地理的変異及び性的二型について検討をおこなった。

この研究のもととなった多数の標本は、主として犬飼哲夫名誉教授によって集められた応用動物学教室所蔵のものである。標本の年齢査定にあたっては歯学部大泰司紀之講師および八谷昇枝官に多くの技術的指導をお願いし、またいろいろな面で北大ヒグマ研究グループのメンバーにお世話になった。これらの人達に感謝の意を表したい。

2. 材料及び方法

使用した標本について述べる前に、北海道におけるヒグマの二型説について説明しておく必要がある。今泉 (1961) は、北海道には、黒毛型と赤毛型の二型のヒグマが生息し、その頭骨、上顎第二臼歯の長さなどにも二型が認められるとした。これが事実であれば、今回のように、北海道産のヒグマをすべて同一に扱った報告は、そ

の意義が薄れるであろう。

今泉が、二型を認められると指摘している頭骨の諸部位と臼歯長について、あらかじめ今回使用した標本145例で所見をとった。今回は、これが目的ではないので詳しく論じないが、今泉の指摘する二型の中間型や、両方の形質を持つ例が多くみられた。また、地域によるそれらのかたよりもみられなかった。従って、このような二型が存在するとは思われないので今回はすべての標本を同一グループとして扱った。

a) 性別決定

使用した標本には、性別の記載の無いものが多かった。このためまず、性別既知標本より、性別未知標本を正しく雌雄に判別するための性判別基準を設定した。

性判別基準は、従来の報告を参考にして、加齢変化の少ない犬歯の大きさ及び臼歯列長でとらえた。性判別基準を設定するための頭骨標本には、北海道大学農学部応用動物学教室、同獣医学部解剖学教室、同付属博物館、及び北海道開拓記念館所蔵のヒグマ頭骨標本を使った。また、犬歯のエナメル象牙境が歯槽骨の縁より上に出ていない若齢個体は除き、産地は北海道産のものに限った。犬歯は、標本を沸騰した湯につけて抜歯した。

上記標本より、上下顎とも犬歯の得られた標本は93個体、上顎犬歯 (U.C: Upper Canine) のみ得られたもの42個体、下顎犬歯 (L.C: Lower Canine) のみ得られた標本は10個体、計145個体、238例の犬歯を性判別基準設定の材料とした。臼歯列長も同じくこの145個体を材料とした。

この145個体の標本から、性別が判明している犬歯と

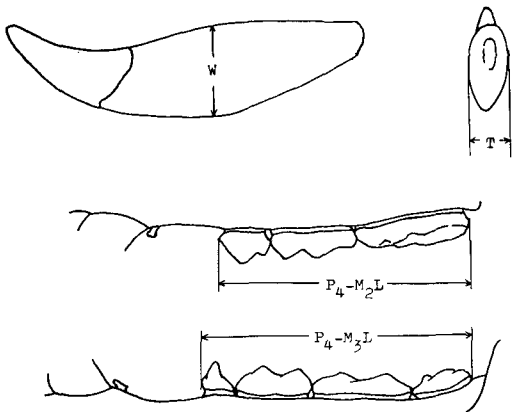


Fig. 1. Location of canine and molar row measurements.

- W=Maximum root width
- T=Maximum root thickness
- P_4-M_2L =Maxillary molar row length
- P_4-M_3L =Mandibular molar row length

して、オスでは U.C 16 例, L.C 13 例, メスでは U.C 17 例, L.C 12 例が得られた。性別既知標本の臼歯列長測定値は、上顎臼歯列長 (P_4-M_2L) ではオス 16 例, メス 18 例, 下顎臼歯列長 (P_4-M_3L) ではオス 14 例, メス 17 例がそれぞれ得られた。犬歯の計測は, SAUER (1966) 及び WAKEFIELD (1972) より, Fig. 1 に示した 2 計測点だけを取り上げた。臼歯列長は LARSEN (1971) に従い, Fig. 1 に示した部位を計測した。

b) 地理的変異

地理的変異をみるためには、年齢変異と混同しないため、同年齢層の標本が必要である。使用した標本には、少数のものに猟師の推定と思われる年齢が記載してあるだけで、正確な絶対年齢が確定しているものはなかった。このため、犬歯の発達及び犬歯歯根部セメント層に形成される年輪 (annual layer) の観察による年齢査定を、前述の北海道産標本にエトロフ産標本を加えたものについておこなった。この年齢査定法の詳細は、他に発表する予定であるので、ここではセメント層の年輪観察による年齢査定法の概略だけを示す。

この年齢査定法は、基本的には STONEBERG and JONKEL (1966) に準ずる。まず、抜歯した犬歯歯根部より解剖用ノコギリで幅 1 mm, 長さ 2~3 cm の縦断切片を取る。この切片を砥石で厚さ 30 μ m 程度まで研磨した後、20% 蟻酸 (5% のホルマリンを含む) の脱灰液で 20~30 分脱灰する。水洗後、ヘマトキシリンで染色し、さらに 1% 塩酸で弁色後、再水洗してプレパラートに封

入して検鏡した。

セメント層に形成される年輪数と年齢の関係は、1 歳春 (出産日は 2 月 1 日と仮定する) では犬歯歯根部がほとんど形成されてないこと、及び RAUSCH (1969) の観察より、最初にセメント層に形成される暗層 (濃染色層) は、1 歳秋~2 歳春の間に形成されると考えた。年輪のうち暗層は RAUSCH (1969) その他の報告より、秋~春

Table 1. The relationship between basal suture closing and age.

Basal suture \ Age	6	7	8	9	10	11
Open	6	7	2	3	1	0
Partially closed	1	0	2	1	2	2
Closed	1	1	3	1	5	3

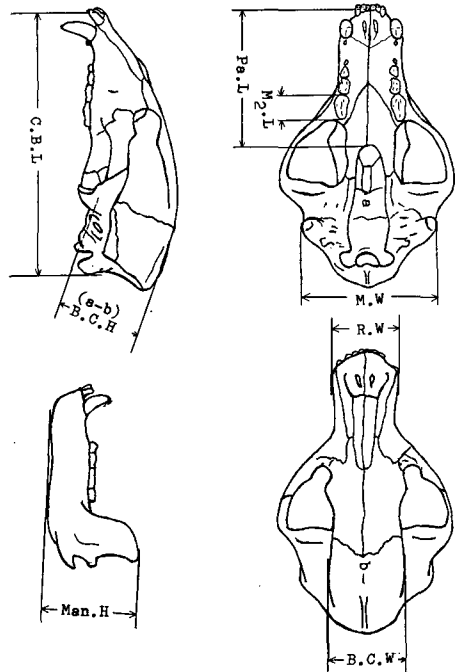


Fig. 2. Measurements of the cranium of the Ezo brown bear.

- C.B.L.=Condylbasal length
- $M_2.L$ =Length of second upper molar
- B.C.W.=Width of brain-case over squamoso-parietal suture
- R.W.=Rostral width over canines
- Pa.L.=Palatal length
- M.W.=Mastoid width
- B.C.H.=Height of brain-case
- Man.H.=Mandibular height

に形成されるものと考えられる。したがって、上記の方法により求めたセメント層の年輪のうち、暗層観察数に1を加えたものをその個体の年齢とした。

RAUSCH (1963) は、Basal suture (Basioccipital-Basisphenoid suture)が閉じているもののみを頭骨成長が止まった個体とみなし、北アメリカのヒグマの地理的変異を調べる標本として採用した。今回用いた北海道とエトロフ島の標本では、Basal suture が閉じる時期と、前述の方法で求めた年齢の関係は Table 1 のようになった。Table 1 が示すように、6歳ころから Basal suture が閉じ始め、8歳以後にそれが顕著になる。また、6歳ころから頭骨の成長がゆるやかとなり、8歳以後はほぼ停止することが Fig. 6 からわかる。このため、今回は年齢が8歳以上で、性別が記載されているか、性判別により性別が判明し、産地が記載されている個体のみを、地理的変異を調べるための標本として採用した。この3つの条件にあった標本は、メス23例、オス24例であった。この標本を用いて、Fig. 2 に示した頭骨と、Fig. 1 図に示した犬歯と臼歯列長の計11測定部位について、地理的変異を性的二型と関連させてとらえた。また、この計測点のうち後述する4計測点については、その成長変化を年齢に従って求めた。

3. 結 果

a) 性別決定

性別の判明している犬歯及び臼歯列長の測定結果は Table 2 のようになった。同時に、オス、メスの差異係数 C.D を $C.D = \frac{M\delta - M\text{♀}}{S.D\delta + S.D\text{♀}}$ (MAYER *et al.* 1953) より求め雌雄の重なりを求めた。この結果 Table 2 が示すように、犬歯では各測定値の雌雄の重なる割合

は平均して約2%であり、性別判別基準としてかなり有効なものであることがわかる。これに対し、臼歯列長は雌雄の重なりが大きく、性別判別基準としての有効性はおとる。Table 2 にはまた、雌雄分布の重なり点 ($M\delta - C.D \times S.D\delta = M\text{♀} + C.D \times S.D\text{♀}$) を基準とした性別判別基準を示した。この基準は、性別既知の北海道産の標本のみより求めたものだが、エトロフ島産のものについてもほぼ適用できた。

次に、Fig. 3 において、性別既知犬歯の雌雄それぞれのヒストグラムの山と、性別不明犬歯のヒストグラムの2山がほぼ一致し、Table 2 で求めた雌雄判別基準はかたよったものではないことを示した。

次に、年齢により測定値が変化し、それが雌雄判別をする上で影響しているかどうかを調べた。そのため、年齢査定により求めた年齢に従い、オス、メスそれぞれを4つの年齢群(2~3歳, 4~6歳, 7~9歳, 10歳~)に分け、その測定値の加齢変化を犬歯についてのみみた。Fig. 4 が示すように、いずれの計測値も加齢に従ってわづかづか大きくなっているが有意なものではない。この増加は、歯根外部へのセメント層の毎年の沈着によるものであると考えられる。今回、地理的変異で対象としているのは8歳以上の個体だけである。一方、性別既知犬歯の平均年齢は、Table 2 に示すようにそれより若い。従って、今回のように20歳以上の老齢個体をも性別判別対象とする場合、求めた判別基準を補正する必要が出てくる場合もある。今回も、Table 4 でみられるように、メスの上顎犬歯歯根厚 (U.C.T)、上顎犬歯歯根幅 (U.C.W) のうち道北 (IV~VI) とエトロフ島 (VII) 地域で老齢のメスと考えられるいくつかの個体で、頭骨の形質による判別とこの犬歯の基準で性別判別したもの間に矛盾するものが出て来た。しかし、地理的変異の測定

Table 2. Measurements of canines and molar tooth rows in sex-known specimens.

	Male				Female				C.D	%**	Separating points	
	N	Mean	S.D	S.E	N	Mean	S.D	S.E			Min.♂	Max.♀
L.C.W	13(7.9)*	24.84	1.62	0.45	12(9.1)	19.38	1.13	0.33	1.98	2.39	21.7	21.6
L.C.T	13(7.9)	15.37	0.86	0.24	12(9.1)	12.03	0.70	0.20	2.13	1.67	13.6	13.5
U.C.W	16(7.2)	25.93	1.66	0.42	17(7.9)	19.94	1.10	0.27	2.17	1.50	22.4	22.3
U.C.T	16(7.2)	16.13	1.11	0.28	17(7.9)	12.44	0.96	0.23	1.79	3.67	14.2	14.1
P ₄ -M ₂ L	16	75.02	2.95	0.74	18	69.63	2.25	0.53	1.04	14.92	72.0	71.9
P ₄ -M ₃ L	15	83.05	3.26	0.84	18	76.75	2.68	0.65	1.06	14.46	79.6	79.5

* Mean age of specimens. ** The percentage of joint overlap.

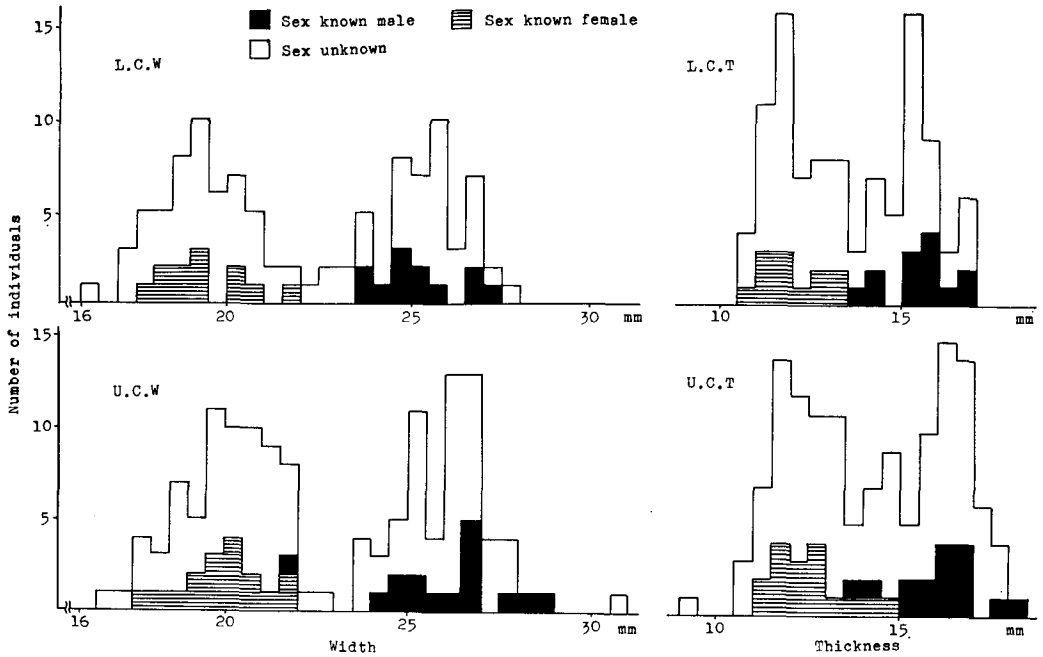


Fig. 3. Frequency distributions for the width and thickness of canines in the Ezo brown bears.

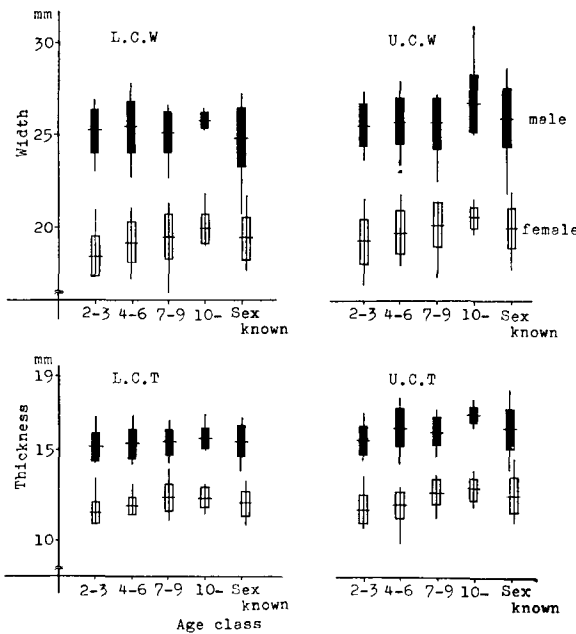


Fig. 4. Age variation in the measurements of canines.

部位で示されるように、成熟した個体では、犬歯以上に性的二型を強く示す(C.D係数が大きい)測定部位がある。それで、今回性別未知個体の性別判別は、原則として犬歯の大きさによったが、その他の頭骨の各測定値も考慮して総合的に判別することによって一層正確な結果を得ることができた。

b) 地理的変異

地理的変異については道内を6つに、さらにエトロフ島を加えて7つの地区に分け、さらにそれを道南(Region I~III)、道北(IV~VI)、エトロフ島(VII)の3地域にまとめて分析した。まず、基底全長(C.B.L)の測定値を Table 3 と Fig. 5 で示した。他の測定値については、3地域にまとめたものを、その雌雄の差異係数(C.D)とともに Table 4 で示した。

この結果、今回とり上げた11の計測部位のうち、基底全長、下顎高(Man. H)、乳様突起幅(M.W)、上顎犬歯歯根厚(U.C.T)、口蓋長(Pa.L)などで、道南一道北一エトロフ島の順に漸増する地理的傾向(クライン)がとくにメスではっきりみられた。一方、臼歯列長、上顎第二臼歯長(M₂L)、頭蓋幅(B.C.W)などでははっきりした地理的傾向はみられなかった。いずれも標本数が少ない欠点があるため、十分な統計的検討はできないが

Table 3. Local variation of the condylobasal length of skull in Hokkaido Is. and Etorofu Is.

Region*	Male				Female				C. D in sexes
	N	Range	Mean	S.D	N	Range	Mean	S.D	
I	6	324.0-348.0	334.4	7.94	6	269.0-289.0	279.3	6.82	
II	3	313.6-344.8	331.3	13.07	4	286.7-304.7	291.8	7.51	
III	2	340.8-343.7	342.3		4	282.7-296.1	288.2	4.99	
IV	3	324.1-352.1	337.7	11.45	2	298.9-304.4	301.7		
V	6	327.5-365.8	340.9	13.40	1		(291.8)		
VI	1		(356.2)		0				
VII	1		(332.5)		6	304.1-318.6	311.3	4.70	
I-III	14	313.9-348.0	355.0	9.76	14	269.0-304.7	285.4	8.53	2.71
IV-VI	10	324.1-365.8	341.4	13.13	3	291.8-304.4	298.4	5.16	2.35

* cf. Fig. 5

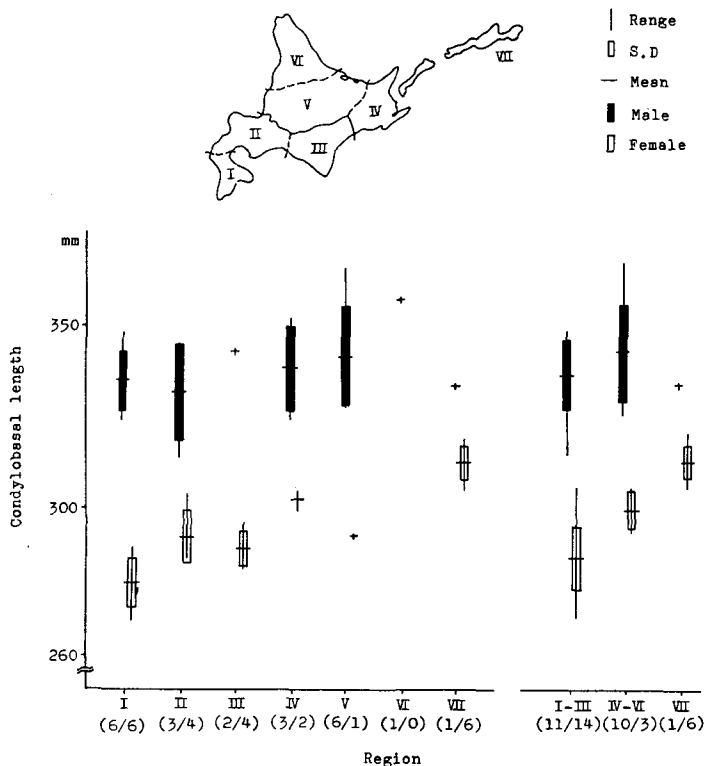


Fig. 5. Local divisions of Hokkaido Is. and Etorofu Is., and geographic variation in the condylobasal length of skull of the Ezo brown bear. Figures in parenthesis indicate the number of males (left) and females (right), respectively.

クラインの認められた形質について、一応地域間の差異係数と重なるのパーセンテージを求めてみると Table 5 のとおりである。Table 5 は、メスの道北とエトロフ島

の測定値間では、差異係数が大きくて、両地域間の測定値の重なりが10%より少ない形質として基底全長が、道南とエトロフ島では、基底全長、口蓋長、下顎高で重

Table 4. Local variation of dimensions of skulls in Hokkaido Is. and Etorofu Is.

	Region*	Male				Female				C. D in sexes
		N	Range	Mean	S. D	N	Range	Mean	S. D	
P ₄ -M ₂ .L	I-III	7	69.2- 79.4	74.8	3.20	11	66.2- 73.3	69.5	2.36	0.95
	IV-VI	11	71.3- 77.4	74.6	2.00	8	63.5- 74.0	69.3	3.75	0.92
	VII	1		(71.9)		6	67.1- 74.3	71.0	2.65	
M ₂ .L	I-III	7	33.3- 38.4	36.4	1.52	11	32.4- 37.6	34.4	1.63	0.63
	IV-VI	10	33.7- 39.7	36.6	1.68	8	29.6- 36.5	34.0	2.46	0.63
	VII	1		(30.6)		6	33.8- 36.9	35.3	1.34	
U. C. W	I-III	7	24.0- 29.8	26.8	1.68	11	19.5- 21.9	20.6	0.82	2.48
	IV-VI	11	25.4- 27.8	26.6	0.72	7	18.1- 23.9	20.9	0.67	2.38
	VII	1		(30.6)		6	20.4- 22.6	21.5	0.86	
U. C. T	I-III	7	13.8- 17.8	16.3	1.27	11	11.8- 14.5	12.9	0.69	1.73
	IV-VI	11	16.2- 17.8	16.9	0.55	11	11.9- 14.6	13.5	0.94	2.28
	VII	1		(17.3)		6	13.9- 15.6	14.4	0.62	
B. C. W	I-III	5	102.3-104.7	103.1	0.83	9	92.8-100.3	96.4	2.62	0.91
	IV-VI	9	99.2-114.1	103.6	4.54	7	90.5-101.0	96.4	3.23	0.33
	VII	1		(94.8)		5	96.4-102.6	99.2	2.15	
R. W	I-III	7	78.7- 86.0	79.8	4.0	11	64.8- 72.0	67.5	2.19	1.99
	IV-VI	10	76.0- 88.3	82.4	4.05	7	60.0- 71.0	67.3	3.92	1.89
	VII	1		(83.8)		6	70.1- 75.4	72.4	2.12	
Pa. I.	I-III	7	172.0-189.5	181.3	5.03	11	147.6-160.3	154.0	4.38	2.90
	IV-VI	11	175.0-198.7	185.3	7.37	7	136.6-172.2	155.5	10.92	1.63
	VII	1		(178.1)		6	164.4-172.2	166.9	3.81	
M. W	I-III	6	173.0-190.0	180.8	6.08	9	123.6-158.1	134.6	10.29	2.82
	IV-VI	11	168.2-192.0	182.6	8.49	5	123.4-151.9	136.9	9.43	2.55
	VII	1		(165.8)		5	138.4-150.0	143.8	3.90	
Man. H	I-III	7	120.3-133.3	125.9	4.71	10	95.0-112.4	101.3	5.16	2.49
	IV-VI	10	114.0-144.7	130.5	8.96	7	97.2-116.4	106.9	6.51	1.53
	VII	1		(136.2)		6	108.8-117.1	111.6	2.73	1.53
B. C. H	I-III	4	86.0- 91.0	88.8	2.28	5	76.0- 82.0	79.4	2.15	2.12
	IV-VI	8	85.5-105.0	96.4	6.31	5	74.0- 82.5	79.3	2.87	1.86
	VII	1		(95.0)		1		(89.0)		

* cf. Fig. 5

なりが10%以下であり、道南一道北より道北一エトロフ島で差が大きく、これよりさらに道南一エトロフ島で差が大きいことを示している。オスでは、エトロフ島産のものが1例しか得られなかったので、差異係数は、道南一道北についてだけしか計算できなかったが、重なりが10%以下になるような変異の大きい形質はみられな

かった。なお、差異係数がマイナスになっているのは、道南一道北、道北一エトロフ島、道南一エトロフ島間において、平均値で前者の方が後者より大きい場合を示している。また、差異係数の性質上、係数がゼロ、すなわち両者の平均値に差がみられない時でも両者の重なりは50%と表現されることに注意する必要がある。

Table 5. Coefficient of difference in several dimensions of skulls taken from three local divisions.

Region		C.B.L	P ₄ -M ₂ L	M ₂ L	U.C.W	U.C.T	B.C.W	R.W	Pa.L	M.W	Man.H	B.C.H
Male	(I-III)-(IV-VI)	0.28 (39.0)*	-0.04 (48.4)	0.06 (47.6)	-0.08 (46.8)	0.33 (37.2)	0.09 (46.0)	0.32 (37.5)	0.32 (37.5)	0.12 (45.2)	0.34 (36.7)	0.88 (18.9)
	(I-III)-(IV-VI)	0.95 (17.1)	-0.03 (48.8)	-0.10 (46.0)	0.12 (45.2)	0.37 (35.6)	0.00 (50.0)	0.03 (48.8)	0.10 (46.0)	0.12 (45.2)	0.48 (31.6)	0.02 (49.2)
Female	(IV-VI)-VII	1.31 (9.5)	0.24 (39.4)	0.34 (36.7)	0.24 (40.5)	0.58 (28.1)	0.52 (30.2)	0.84 (20.1)	0.77 (22.1)	0.52 (30.2)	0.51 (30.5)	—
	(I-III)-VII	1.96 (2.5)	0.30 (38.2)	0.30 (38.2)	0.54 (29.5)	1.15 (12.5)	0.59 (27.8)	1.14 (12.7)	1.58 (5.7)	0.68 (25.8)	1.31 (9.5)	—

* The percentage of joint overlap.

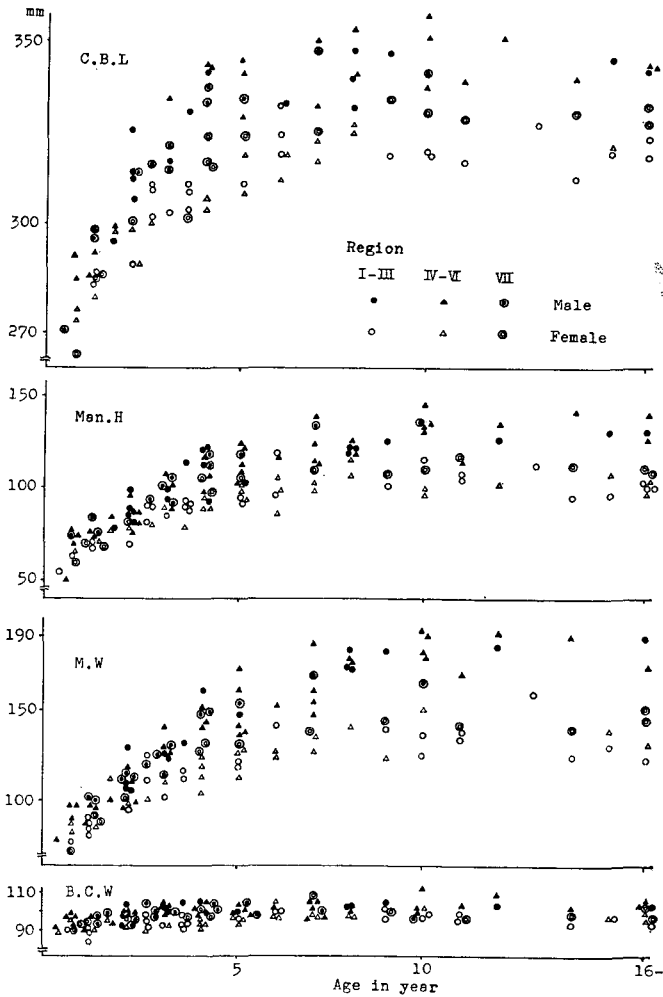


Fig. 6. Age variation in the condylobasal length, mandibular height, mastoid width and width of brain-case of skull.

次に、クラインが認められる測定部位のうち、基底全長、乳様突起幅、下顎高について、またクラインが認められない部位からは、頭蓋幅について、それぞれの成長変化をみた。これより、クラインのみられる C.B.L、乳様突起幅、下顎高では成長にともなう変化が大きく、クラインのみられない頭蓋幅では変化が少ないことがわかった。Fig. 6 に示さなかった他の形質についても、歯冠部を計測した臼歯列長、臼歯長には磨耗を除き成長による変化があるとは考えられず、一方、地理的変異の認められた口蓋長などは成長にともなう変化が大きいという同様の傾向があるとみてよい。

4. 考 察

犬歯、臼歯列長による性判別の問題は、頭骨のその他の部位における性的変異——性的二型の問題としてとらえることができる。前述のように、地理的変異をみた8歳以上の成体でみるかぎり、犬歯によらずとも、基底全長その他性差の大きい形質を使えばほぼ正確な性判別をすることができる。これについて MARKS (1969) はアメリカクロクマ *Ursus americanus* で、また末永 (1972 a) はエゾヒグマで、それぞれ頭骨の temporal ridge がオスでは V 字形を、メスでは U 字形 (ツリガネ型) をなすこと、および矢状稜 (Sagittal crest) がオスでは発達がよく、メスでは発達が悪いことを利用して雌雄判別ができることを示した。

しかし、MARKS からも指摘しているように、この temporal ridge と矢状稜は、若いオスはメスに似て発達が悪いため区別が困難な場合がある。逆に、老齢のメスでは temporal ridge がオスの V 字形に近い形になることもあり、これらの形質のみによる性判別は危険をともなうと考えられる。

SAUER (1966) は、雌雄のわかっているアメリカクロクマの頭骨を調べ、犬歯がもっともよい性判別の指標であり、犬歯の中でも歯根幅 (W) と歯根厚 (T) においてオス、メスの重なりがもっとも少ないことを見出した。しかし、WAKEFIELD (1972) は、アメリカクロクマの場合、雌雄判別基準として犬歯の大きさを適用するのは個体変異が大きいと複雑になると述べている。だが、犬歯歯根部で、性的二型がはっきり出るとは、今回エゾヒグマでも見られたが、前述のように、歯根外部へセメント層がわづかづつながら沈着していくため、老齢個体では歯根部が幅 (W)、厚さ (T) とともに大きくなる。このため、今回も数例あったように、平均年齢が比較的若い性別既知犬歯より求めた性判別基準では、正確に判別

ができなくなる場合がある。しかし、犬歯以外の形質は Fig. 6 で示すように加齢変化が大きいと、性差が明瞭になる成体では性判別基準として適当だが、若齢個体では適当とは言えない。それで、性別未知のヒグマの正確な性判別のためには、若齢個体には主として犬歯の大きさを用い、老齢個体では今回のように、犬歯とその他の形質による総合的な判別が必要であろう。

LARSEN (1971) は、ホッキョクグマ *Ursus maritimus* の臼歯列長が性的二型を示すことを報告した。LARSEN によれば、ホッキョクグマの臼歯列長では雌雄の重なりは約 5% と少ない。これに対し、今回調べたエゾヒグマでは、臼歯列長のオス、メスの重なりは約 15% と大きく、ホッキョクグマほどはっきりした性的二型を示してない。また、臼歯列長の平均では、ホッキョクグマのオスの平均 (上顎臼歯列長 P_4-M_2-L で $M=62.4$ mm) はエゾヒグマのメスの平均より短いほどであり、体長に比べてホッキョクグマは短い臼歯列長を持っている。これは、ヒグマの食性が植物質への依存が高いのに対し、ホッキョクグマは動物質が主であるという食性のちがいを反映しているものと考えられる。

犬歯以外の形質で、性的二型を見ると次のような特徴がある。性的二型が犬歯と同じくらいはっきりしている (C.D 係数が大きい) 形質は、基底全長、乳様突起幅、下顎高、頭蓋高、口蓋長、吻部幅などである。これに対し上顎第二臼歯長、頭蓋幅それに臼歯列長では犬歯などに比べ性的二型度が低い。

このような性的二型が見られ、またその表現度が頭骨の各部位において異なるのはなぜか。表現度が部位によって異なる問題は、他の問題とともに後述するとし、性的二型がみられる要因についてまず考えたい。

クマ科 (Ursidae) の数種について、雌雄の測定値の重なりを比較すると次のようになる。KURTÉN (1955) によれば、犬歯横断直径の雌雄の重なりは、*U. arctos fennoscandia* で 9%、ホッキョクグマで 2%、ホリアナグマ *U. spelaeus* で 1% である。そして、アメリカクロクマでは、RAUSCH (1961) によれば犬歯横断直径で 3%、SAUER (1966) の犬歯歯根幅と厚さによるものでは 0~5% である。重なりが少ないほど性的二型度が明瞭であると言えるが、こうしてみると、ヒグマとアメリカクロクマの関係を除き、体が大きくなるほど性差がはっきりしていると言えそうである。また歴史的にみると、種分化がより新しい時代におこったと言われる (KURTÉN, 1955, 1964, 1972) ホッキョクグマ、ホリアナグマで性差が大きい。また生態的にも、生息環境がき

びしいと考えられる、この2種で性差が大きい。これらより、KURTÉN (1955) の言う、体の大きさの増加、すなわち、*U. arctos*-*U. maritimus*-*U. spelaeus* の系列順に性的二型度が強調されてきたと一般的に言えるという見解は受け入れられる。

セヴェルツォフ (1951) は、雌を得るための雄の闘争の結果、性淘汰により性的二型が生ずる可能性を述べた。その例の1つとしてオットセイの犬歯の場合を上げている。犬飼 (1967) は、ヒグマにおいても晩秋には、テリトリー防衛のための闘争が見られると述べている。また、北海道各地の猟師の聞き込み調査によっても、繁殖期には雄どおしの闘争が見られると言われる。繁殖期における雄の雌をめぐる闘争については、今村 (1971) が登別クマ牧場の観察例で具体的に報告している。この場合、闘争の手段は主に手で打つこと、かみつくことである。また、犬歯を欠く個体は、体重、体の大きさでまさっていても、より小さな個体より弱いと述べている。狭いオリの中に多くの個体を入れたクマ牧場での観察をそのまま野外のヒグマに適用はできないが、繁殖期にオスどおしの闘争があることは確実で、闘争の手段として犬歯の強さ、大きさが関係すると思われるかみつぎが重要であるらしい。そうすれば、ヒグマの場合でも、犬歯の大きさに歴史的な性淘汰がおこなわれてきたものと考えられる。

地理的変異の傾向は、道南一道北一エトロフ島にかけて漸増するクラインが、多くの計測部位で認められる。エトロフ島のオスの1例は小型であり、クラインの存在を主張するには不都合であるが、標本が1例しかないことを理由に、ここでは考察対象から除外しておく。RAUSCH (1963) は、前述の Basal suture が閉じた標本を頭骨の成長が止まった個体とみなし、C.B.L.を指

標として、北アメリカ26地域のオスのヒグマの地理的変異を報告した。その結果 Fig. 7 に示すように、基底全長が北アメリカの西海岸を海岸に沿って北へ漸増するクラインと、カナダとアラスカの北極沿岸を南東から北西へ漸増するクラインのあることを報告している。また、KURTÉN (1955) は同じくオスで、頭骨の Prosthion-Opisthion の長さを指標として、旧北区のヒグマの地理的変異をまとめた図を示した。この2つの報告に、今回の北海道の計測値を加え、全北区のヒグマの地理的変異の傾向を計測値の等長線であらわしたものが Fig. 7 である。Fig. 7 は、ヒグマにおいてもベルグマンの法則が成立し、南方より北方のヒグマの方が大きくなる傾向を示している。しかし、大きさの最大のものの中心は、ユーラシアではカムチャツカ半島からオホーツク海西海岸であり、北アメリカではアラスカ半島であり、いずれも北部太平洋沿岸地域で、分布の最北部でないことが注目される。これは、ヒグマの地理的変異が単にベルグマンの法則に従うものだけではないことを示唆している。阿部 (1967) の言うように、ベルグマンの法則を適用する際には、その生息地における気温以外の諸要因の同質性を考慮する必要があるだろう。

この北部北太平洋沿岸地域に大型のヒグマが生息する要因の1つとして、エサ条件が考えられる。KISTCHINSKI (1972) は、カムチャツカ半島周辺のヒグマは、夏から秋にかけて、河川を溯上するサケ・マス類を大量に採食することを報告している。また、GARD (1970) は、アラスカのコディアック島において、ベニザケ *Oncorhynchus nerka* の死亡の79%はヒグマによるものであることを報告している。この他の北部北太平洋沿岸地域でも河川を溯上するサケ・マス類が、ヒグマの動物性タンパク質のエサとして重要な地位を占めていると考えられ

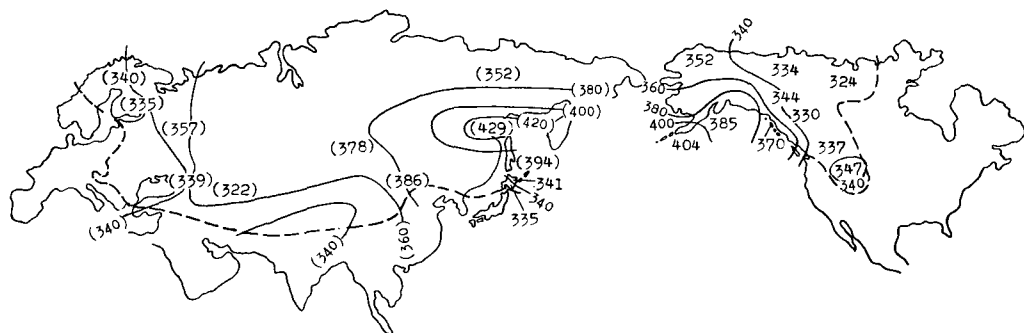
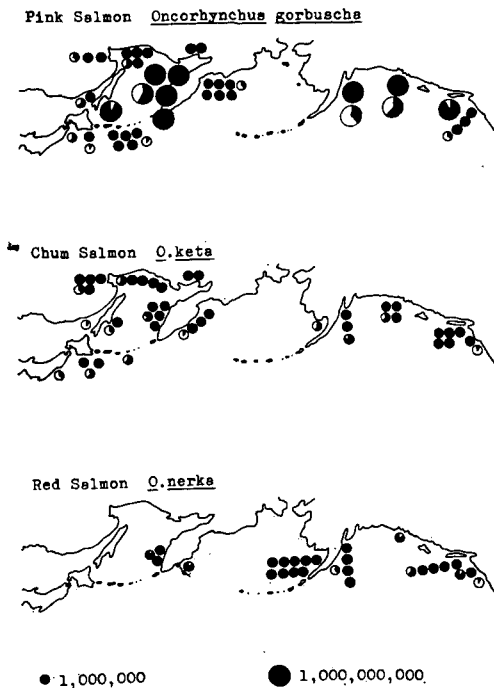


Fig. 7. Preliminary isopleth for the Prosthion-Opisthion length (in parenthesis) and the codylobasal length of males in brown bears (*Ursus arctos*) of the World. Broken lines indicate the approximate southern limit of the distribution. Data from KURTÉN (1955), RAUSCH (1963) and present study.



● 1,000,000 ● 1,000,000,000
Fig. 8. Distribution map of the amount of catch in salmon fishery around the North Pacific Ocean. (From TANAKA 1966)

る。Fig. 8は、田中(1966)よりサケ・マス類の中でもとくに資源量として多いマス *O. gorbuscha*, ベニザケ, シロザケ *O. keta* の3種類について、その沿岸漁獲量の分布を転写したものである。Fig. 8が示すように、サケ・マス類の分布は、北はカムチャツカ半島とアラスカ半島までに限られている。ところが、Fig. 7が示すように、ヒグマの頭骨はこの両半島の北で小型化することから、サケ・マス類の分布と、ヒグマの大きさの地理的変異の間には相関があるように見える。エサ条件としての魚類の供給量が、ヒグマの大きさに関する可能性はEIDE(1968)も述べている。しかし、JONKEL *et al.*(1971)がアメリカクロクマの場合で報告しているようにサケ・マス類が溯上する河川の流域のすべてのヒグマがサケ・マス類を大量に捕獲するわけではないだろう。沿岸部のヒグマによるサケ・マス捕獲量にも個体差が大きいと考えられる。したがって、北部太平洋沿岸地域においてヒグマが大型化する傾向のすべてが、エサ条件としてのサケ・マス類の分布から説明できるとは考えられない。しかし、サケ・マスの溯上期には多くのクマが河川域に集中することから、これらの魚がクマのエサ条件の

改善に役立ち、この地域のクマの体形をきめる一つの要因になっていることは明らかであろう。生物の地理的変異は単純な要因だけでは説明できず、やはり、生態的諸要因や遺伝的要因に加え、動物自体の変異性との関連についてもみる必要があるだろう。

次に、年齢変異の問題であるが、これはさらに多くの形質について、成長、発育を分析し、十分な検討を行なうことが要求される。この問題を今回扱うには、資料が不十分であるので避けたい。

しかし、Fig. 6, Table 3, 4より年齢変異、地理的変異と性的二型の3つの変異の間には、次のような関係がみられる。性的二型度が高い形質は地理的変異も大きく成長にともなう変化の大きい形質である。反対に、性的二型度が低い形質は、地理的変異も小さく、成長による変化が少ない。この3つの変異がこのような関係を持つことは、「種間の差や地理的変異は、いづれも生長の全過程を環境の変化に対応させることによって生まれたものと考えられる。」(阿部, 1965)によって説明されるであろう。つまり、哺乳類全般がそうであるように、ヒグマにおいても脳頭蓋部や歯列部は発育初期にはほぼ完成されるために、成長の過程で環境の変化に対応して変化することが少ない。従って、今回測定した部位のうち頭蓋幅や臼歯長などは成長に伴う変化が少ないとともに、地理的変異も少なく、性的二型度も低くなっている。これに対し、成長が遅くまで続く基底全長、乳様突起幅、下顎高などは、成長過程で環境に対応して変化する期間が長い。従って、これらの形質には、変化に対応する潜在的余裕があり、環境の連続的变化に対応して連続的に変化するクラインが見られ、また性的二型度が強く表われると考えられる。これらは、阿部(1967)でも述べたように、次のように一般化できるであろう。地理的変異の大きい形質は成長にともなう変化の大きい形質であり、性的二型現象がある場合それが強くあらわれる。地理的変異の少ない形質はこれと逆になるものと考えられる。このため、ヒグマの変異と系統をさらに論議するためには他の種類も含めた発育と成長を詳しく検討する必要がある。

5. 摘 要

北海道及びエトロフ島産のエゾヒグマの頭骨標本の性的二型度、及び地理的変異を、性別と年齢を明らかにした上で検討した。

1) 性別不明標本は、原則として性別既知犬歯の測定値より求めた性別判別基準に従い雌雄の判別をした。犬歯

歯根部の大きさには顕著な性的二型性がみられた。

2) 成体では犬歯の他、基底全長、乳様突起幅、下顎高、頭蓋高、口蓋長、吻部幅など多くの部位でも顕著な性的二型が見られた。

3) 臼歯列長、上顎第2臼歯長、頭蓋幅では、上述の形質に比べ性的二型度は低かった。

4) 犬歯歯根部セメント層に形成される年輪数の観察より各標本の年齢を求めた。そして、8歳以上で性別ができた成体標本のみを地理的変異を調べるための標本とした。

5) 基底全長、下顎高、乳様突起幅、口蓋長などで、道南一道北一エトロフ島の順に漸増する地理的傾向がみられた。

6) ヒグマの世界的な地理的変異をみると、北部北太平洋沿岸地域で頭骨が大型化する傾向がみられた。この理由の1つとして、川に溯上するサケ・マス類の資源量がこの地域で特に多いこととの関連が考えられた。

7) 基底全長、乳様突起幅、下顎高、頭蓋幅についてはその成長による変化を観察した。

8) 成長にともなう変化が大きい形質は地理的変異、性的二型が強くあらわれ、その変化が少ない形質は変異が少ないことをエゾヒグマでも確認した。

文 献

- 1) 阿部 永 1965. 地理的変異と生長・発育. 哺乳類科学 8: 19-25.
- 2) ABE, H. 1967. Classification and biology of Japanese insectivora (Mammalia) I. Studies on variation and classification. J. Facul. Agri. 55 (3): 191-265.
- 3) EIDE, S. 1968. The brown bear in Alaska. The mammals in Alaska, Alaska department of fish and game wildlife notebook series.
- 4) GARD, R. 1970. Brown bear predation on sockeye salmon at Karluk lake, Alaska. J. Wildl. Mgmt. 35 (2): 193-204.
- 5) 今泉吉典 1961. 原色日本哺乳類図鑑. 保育社, 東京.
- 6) 今村伸児 1971. ヒグマ社会のボス—登別クマ牧場の行動観察—. 週刊世界動物百科 29. 朝日新聞社, 東京.
- 7) 犬飼哲夫 1967. 減らないヒグマの生態. 自然 22 (55): 68-75.
- 8) JONKEL, V. J. 1971. The black bear in the spruce-fir forest. Wildl. Monogr. 27.
- 9) KISTCHINSKI, A. A. 1972. Life history of the brown bear (*Ursus arctos* L.) in north-east siberia. Bears-Their biology and management: 67-63. (IUCN Publications new series No. 23) Morges, Switzerland.
- 10) KURTÉN, B. 1955. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, *Ursus spelaeus* Rosenmüller and Heinroth. Acta Zool. Fennica 90: 1-48.
- 11) ————— 1964. The evolution of the polar bear, *Ursus maritimus* PHIPPS. Acta Zool. Fennica 108: 1-30.
- 12) ————— 1972. The cave bear. Scientific American. 226 (5): 60-72.
- 13) LARSEN, T. 1971. Sexual dimorphism in the molar rows of the polar bear. J. Wildl. Mgmt. 35 (2): 374-377.
- 14) MARKS, S. A. and A. W. ERICKSON. 1966. Age determination in the black bear. J. Wildl. Mgmt. 30 (2): 389-410.
- 15) MAYR, E., E. G. LINSLEY, and R. L. USINGER. 1953. Methods and principles of systematic zoology. McGraw-Hill, New York.
- 16) MUKASA, K. 1937. The growth of the crania of Ezo brown bear. Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., XV (2): 96-111, pl. 4.
- 17) RAUSCH, R. L. 1961. Notes on the black bear, *Ursus americanus* PALLAS, in Alaska, with particular reference to dentition and growth. Z. Säugetierk. 26: 77-107.
- 18) ————— 1963. Geographic variation in size in north American brown bears, *Ursus arctos* L., as indicated by condylobasal length. Canad. J. Zool. 41: 35-45.
- 19) ————— 1969. Morphogenesis and age-related structure of permanent canine teeth in the brown bear, *Ursus arctos* L., in arctic Alaska. Z. Morph. Tiere 66: 167-188.
- 20) SAUER, P. R. 1966. Determining sex of black bears from the size of the lower canine tooth. N. Y. Fish and Game Jour. 13 (2): 140-145.
- 21) STONEBERG, R. P. and C. J. JONKEL. 1966. Age determination of black bears by cementum layers. J. Wildl. Mgmt. 30 (2): 411-414.
- 22) セヴェルツォフ, C. A. 1951. 動物生態学の諸問題: 数種の偶蹄類における雌を得るためのたたかいの模擬戦用武器としての角の進化(藤巻裕蔵・和田一雄訳). ミチューリン生物学研究 7 (2): 173-179, 8 (1): 68-76, 8 (2): 137-145.
- 23) 末永義圓 1972 a. エゾヒグマ頭蓋の形態学的研究

- I. 頭蓋の成長について. 日獣誌 34 (1): 17-28.
- 24) 末永義圓 1972 b. エゾヒグマ頭蓋の形態学的研究 II. 縫合および軟骨結合の消滅順位について. 日獣誌 34 (2): 71-78.
- 25) 田中喜三郎 1966. 太平洋産サケ・マス資源とその漁業. 恒星社, 東京.
- 26) WAKEFIELD, G. C. 1972. A summary of the black bear population characteristics in Pennsylvania. Bears-Their biology and management: 43-52 (IUCN Publications new series No. 23) Morges, Switzerland.

Summary

The skull of the Ezo brown bear in Hokkaido Is. and Etorofu Is. was studied with a particular reference to geographic variation and sexual dimorphism. The sex of specimens of which the sex had been unknown was determined by the criteria calculated from the canine size of sex-known materials. Canines of the Ezo brown bear showed clear sexual dimorphism, and the percentage of joint overlaps between sexes was about 2% on the width and thickness of the root of the canine, respectively. Besides, there were observed sexual dimorphisms in the condylobasal length, the mastoid width, the mandibular height, the height of brain-case, the palatal length, and the rostral width in the skull of adult. In the molar tooth row, the length of second upper molar and the width of brain-case, the sexual dimorphism

was not so clear as in canine.

The age of specimens was determined by counting annual layers on the cementum of canine sections. Only the individuals which were older than 8 years and were sexed accurately were used for the study of geographic variation. A geographic cline, increasing from south-western Hokkaido to Etorofu Is. through north-eastern Hokkaido, was observed in the condylobasal length, the mandibular height, the mastoid width, and the palatal length.

Within the whole range of the distribution the brown bear shows clinal increasing tendencies from the south-eastern inland toward the north-western coastal ranges (the Pacific side), or small island, of the North America, and from the inland of Siberia toward the north-eastern coastal range (the Pacific side) of the Siberian continent. Thus the size of the brown bear is biggest on the coastal ranges of the North Pacific Ocean, and the ranges almost perfectly coincide with main breeding areas of Pacific salmon on which the bear heavily feed during the summer season.

A preliminary study of age variation in the condylobasal length, the mastoid width, the mandibular height, and the width of brain-case was carried out. Characters varying largely with growth showed greater geographic variation and clearer sexual dimorphism than did those showing little age variation.