琉球大学学術リポジトリ

亜熱帯野草地における与那国馬の放牧行動

メタデータ	言語: 出版者: 琉球大学農学部 公開日: 2011-04-20 キーワード (Ja): 亜熱帯野草地, 与那国馬, 日本在来馬, 放牧行動 キーワード (En): subtropical native grassland, Yonaguni horse, Japanese native horse, grazing behaviour 作成者: 平川, 守彦, 平山, 琢二, 西山, 絵里, 堀江, 優香, Hirakawa, Morihiko, Hirayama, Takuji, Nishiyama, Eri, Horie, Yuka メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/19161

亜熱帯野草地における与那国馬の放牧行動

平川守彦[1)]・平山琢二[2)]・西山絵里[1)]・堀江優香[1)]

[1)]琉球大学農学部亜熱帯地域農学科,
[2)]琉球大学農学部亜熱帯フィールド科学教育研究センター

Grazing behaviour of Yonaguni horse on subtropical native grassland.

Morihiko HIRAKAWA[1)], Takuji HIRAYAMA[2)],
Eri NISHIYAMA[1)], Yuka HORIE[1)]

[1)]*Department of Subtropical Agro-Production Science, Faculty of Agriculture, University of the Ryukyus*
[2)]*Subtropical Field Science Center, Faculty of Agriculture, University of the Ryukyus*

Summary

Yonaguni horse which is a breed of the Japanese Native horse is grazed all the year round in the *Zoysia tenuifolia* Wild dominant grassland in Yonaguni island. The behavioral ecology of the Yonaguni horses under the extensive management is almost unknown. Understanding the grazing behaviour of the Yonaguni horse is important in order to raise them properly.

This study was investigated from the viewpoint of grazing behaviour of the Yonaguni horse, especially maintenance behaviour.

A mare in 1-year old age (150 kg body weight) and a stallion in 4-year old age (184 kg body weight) was grazed in the subtropical native pasture year-long. Observation of the Yonaguni horse was carried out continuously for 24 hours from six a.m. till six a.m. next day in June 28～30th, and October 26～28th on 2005.

The observation mainly investigated grazing behaviour, rest behaviour, moving behaviour, grooming behaviour, eliminative behaviour yawing, snorting and gassing between mare and stallion were investigated. Grazing behaviour of 24 hours of Yonaguni mare and stallion were the longest time, and the value ranged from 830 minutes to 848 minutes. Secondly resting behaviour of mare and stallion were longer, the time was range from 415-490 minutes. Lying on side behaviour time of a stallion was longer than a mare. Grooming behaviour time was range from 50 minutes to 71 minutes. Although grazing behaviour of horses was often observed in early morning, daytime, late afternoon and midnight, it was measured markedly less at two o'clock afternoon. Resting behaviour of horses was well observed under the spesific tree in the grassland. Standing rest behaviour of mare and stallion were observed throughout a day, especially at two o'clock in the daytime. And lying on belly behaviour and lying on side behaviour were intensively observed during hours between nighttime and early morning. Grooming behaviour of mare and stallion were seen throughout a day, and defication behaviour of both horses were ranged from 7 times to 46 times.

キーワード：亜熱帯野草地，与那国馬，日本在来馬，放牧行動
Key words: subtropical native grassland, Yonaguni horse, Japanese native horse, grazing behaviour

緒 言

日本は国策として，軍馬増強のため1901年に「馬匹去勢法」による種牡馬や種牡馬候補馬以外のすべての牡馬を去勢し，大型の洋種馬との交配を促進し，さらに1939年の「種馬統制法」により日本在来馬が絶滅の危機につながっていった。

現存する与那国馬は，種馬統制法の適用除外によりかろうじて在来馬として生き残ることができた。与那国馬の特長は，密集した長い前髪やたてがみを持ち，蹄は堅く，耐暑性にも優れ，性格は温順で，人に馴れやすく，粗食に耐えることができる。また，小型であるにもかかわらず，足腰は強く，特に後肢が発達しており，斜面の歩行を不得手としない。このような特徴をもつため，与那国島[1]では古くから駄載用や交通手段として使われていたが，機械化の波に押されて使役されなくなった。与那国町史[1]には1938年代の茅葺き屋根の集落の写真や与那国馬が載っており，当時いかにも与那国馬が活躍していたであろうと伺えられる。

近年，与那国馬が乗馬利用として再び評価されるようになってきたし，乗用馬としてのトカラ馬の馴致の報告[2]もあり，在来馬の今後の活用が期待できる。与那国馬は牧野組合の経営する南牧場・北牧場・東牧場の３カ所の牧場があり，その中でも北牧場と東牧場で主に飼養されており，2005年現在98頭の与那国馬が飼養されている。その大部分が海岸沿いのコウライシバ優占草地で牛とともに周年放牧されている。高良[3]は，昔から八重山にいる八重山馬と与那国馬の特性がほとんど変わらないことを記している。また，与那国の放牧場は，粗野で，真夏の暑さを凌ぐ樹木がないので，海風に涼を求めて，崖の上や海浜の草地で立って寝ており，一頭は警戒に当たっていると述べている。また，冬は寒風を防ぐ樹木もないので，アダンの群生した南側や岩陰で寝るとのことである。

このように粗放管理されている与那国馬の行動生態はあまり知られていない。与那国馬の放牧行動を把握することは適切な管理を行う上で重要である。したがって本研究では，亜熱帯野草地における与那国馬の放牧行動，特に維持行動に着目して調査し，行動学的に明らかにしようとした。

材料および方法

琉球大学農学部附属亜熱帯フィールド科学教育研究センター内にある野草地７牧区のうち，比較的観察しやすい第５牧区（約１ha）と第６牧区（約1.2ha）に体重150kgの与那国馬雌１頭（１歳）と体重184kgの与那国馬雄１頭（４歳）を供試した。

調査は，2005年６月28日～30日までの３日間（夏期）と10月26日～28日までの３日間（秋期）の計６日間行った。

行動観察は，６月は雌馬１頭で午前８時から翌日の午前８時まで，10月は雌雄２頭を放牧し，午前６時から翌日の午前６時までの連続24時間観察した。観察中は常時馬と同行し，供試家畜の行動の妨げにならないように適度な距離を保ち，目視による観察を行った。

調査は主に摂食行動，休息行動，移動，身繕い行動，排泄行動に分類した。さらに摂食行動は食草，飲水，舐塩に，休息行動は立位休息，伏臥位休息，横臥位休息に，身繕い行動はグルーミングと砂浴びに，排泄行動は排糞・排尿に区分した。また，飲水回数，舐塩回数，グルーミング回数，砂浴び回数，排糞回数，排尿回数，あくび回数，スノート回数，おなら回数についても調べた。

また，夏期における雌馬のみの行動観察と秋期における雌雄の行動観察により雌馬の行動の季節的変化と雌雄の行動の違いに注目した。なお，行動の分類は佐藤ら[4]によった。

結果および考察

１．調査期間中の気象

沖縄気象台[5]の６月，10月の気象データから作成した調査期間中の気温の経時的変化を，図１に示した。平均気温は夏期（６月）に28.8℃，秋期（10月）に25.9℃であった。夏期における最高気温と最低気温の差は，3.9～4.9℃の範囲であったが，秋期においては，6.1～7.5℃であった。気温は夏期，秋期ともに明け方に低く，６月の第１～３回におけるそれは，それぞれ27.3℃，27.0℃，26.9℃であった。10月の第１～３回の値は，それぞれ22.7℃，22.8℃，23.7℃であった。気温は昼頃に高く，夏期は30.6℃～31.4℃であった。秋期は28.2℃～29.5℃であった。

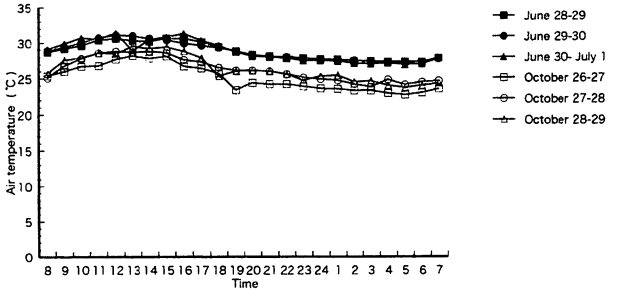

Fig 1. The changes in air temperature of the experiment day

２．夏期における与那国馬雌の１日の各行動時間

夏期における与那国馬雌の１日の食草行動，飲水行動，舐塩行動，立位休息行動，伏臥位休息行動，横臥位休息行動，グルーミング，砂浴び行動，移動行動の経時的変化を図２に示した。

夏期における与那国馬雌の食草行動の経時的変化をみると，15時～21時にかけて集中的な食草行動が見られたが，午前７～８時にはまったく観察されなかった。また午前10～12時，午後４時～６時に食草行動の増加が認められた。逆に，気温の高い13～14時には食草行動は減少した。

休息行動は特定の木の下や風通しの良い所でよく観察された。特に日中の暑い時間帯である13～14時頃に増加した。伏臥位休息は夜間の23～１時に多く見られた。横臥位での休息行動は，８時にわずかに見られただけだった。横臥位姿勢での休息はほとんど見られず，第３回目調査時の午前８時に観

察されたのみであった。

夏期における雌馬の飲水行動は11時～20時の間でしか見られず，飲水時間も少なかった。鉱塩を舐める舐塩行動は認められなかった。

グルーミングは，どの時間帯にも１～８分の範囲で，こまめに見られた。

砂浴びは，ほとんど行われず，夏期のどの調査日においても１日に１回しか観察できなかった。

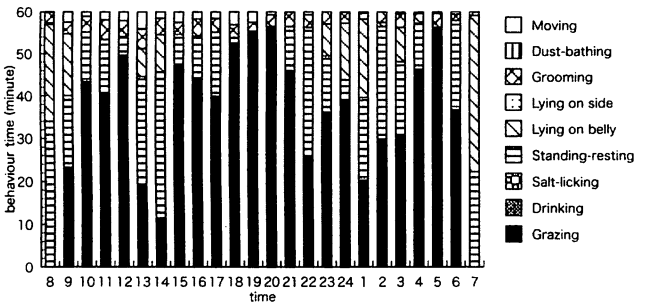

Fig 2. The changes in mean value for 3days behaviour time of a mare in summer season

３．秋期における与那国馬雌の１日の各行動時間

夏期と同様，与那国馬雌の１日の食草行動，飲水行動，舐塩行動，立位休息行動，伏臥位休息行動，横臥位休息行動，グルーミング，砂浴び行動，移動行動の経時的変化を図３に示した。

秋期における与那国馬雌の食草行動の経時的変化をみると，11～19時にかけて集中した食草行動が見られたが，午前６～７時，11～13時，15～19時においては観察されなかった。夏期と同様，15～19時にかけて食草行動が集中しており，さらに６時～７時，11時～13時，15時～19時にも食草行動が集中していた。秋期は夏期より涼しくなったためか，真昼の11～13時にも食草行動が多くみられた。

秋期における雌馬の立位休息行動は，９～11時と14時に特に多く観察され，夏期に多く見られた６～７時，13時，２時～３時には逆に減少した。伏臥位休息は夏期と同様，夜間に集中したが，夏期よりも時間が長かった。夏期の午前８時に見られた横臥位姿勢は，秋期には23時と，午前３時に見ることができた。

グルーミング行動はどの時間帯においてもみられ，長い時は約５分間行われた。砂浴びは午後３時から５時にかけて観察できた。

移動は，食草しながら動き回ることが多く，ほとんどが飲水場へ向かう時しか見られなかった。

４．秋期における与那国馬雄の１日の各行動時間

与那国馬雄の１日の食草行動，飲水行動，舐塩行動，立位休息行動，伏臥位休息行動，横臥位休息行動，グルーミング，砂浴び行動，移動行動の経時的変化を図４に示した。

食草行動は頸を下げてゆったりと草丈の短い草を選択的に口唇でよりわけて少量ずつ噛みちぎり，一ヵ所に留まることなく草を探しながら動き回っていた。排泄物のあるところの草は摂食せず，不食過繁地ができていた。１回の食草時間は20分～２時間以上継続することもあり，休息時以外はほとんど食草行動していた。秋期における与那国馬の雌雄は２頭で寄り添ったり，離れたりしながらほぼ一緒に食草していた。ほとんどが同伴で行動しているためか雌雄間の種々の行動パターンは図３及び図４が示すように類似していた。

立位休息については，雌雄ともにほぼ１日通して確認されたが，夏期の雌馬では８時，13時～14時，22時，１時～３時，６時～７時に多く観察され，18時～20時，５時はほとんど見られなかった。雄馬もほぼ同様に８時～10時と14時に特に多く観察され，６時～７時，16時，２時にはあまり見られなかった。秋期における雌雄の立位休息のパターンは類似していた。また雌雄ともに立位休息時間が14時に多く，また朝から夜になるにつれて減少していく傾向が見られた。

雌馬の夏期の伏臥位休息は，８時，１時，５時に特に多く見られ，10時～22時にかけては14時頃に少し観察されたがそれ以降は見られなかった。秋期の雌馬のそれは，21時，24時，４時に特に多く，20時以降から５時に集中して観察され，６時～19時にかけては夏期と同様，14時にわずかに見られただけだった。雄馬では，20時以降から５時の間にしか見られず，秋期の雌馬同様，21時，24時，４時に特に多く観察された。秋期における雌雄の横臥位休息はほとんど同様のパターンを示した。

雄馬では雌馬より横臥位休息時間が多く，20時～１時，４時～５時の間で，特に１時と４時に多く観察された。横臥位休息は雌雄ともに20時以降から８時までの間しか見られなかった。

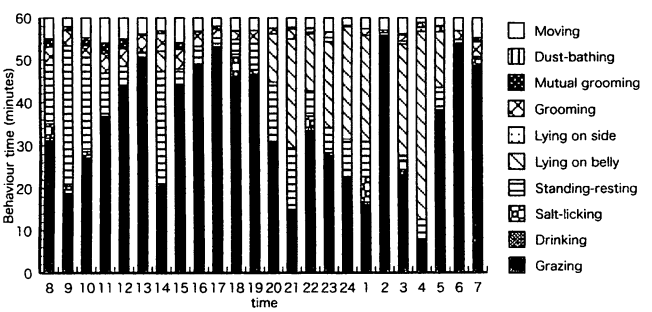

Fig 3. The changes in mean value for 3days behaviour time of mare in autumn season

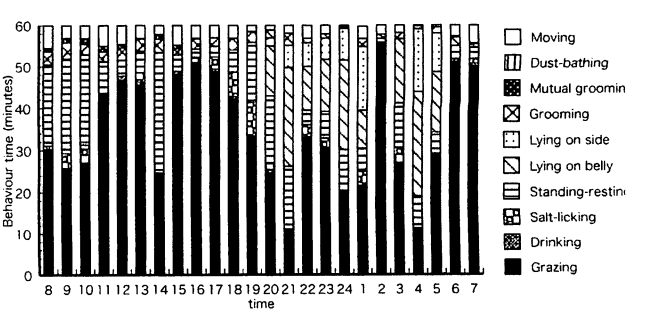

Fig 4. The changes in mean value for 3days behaviour time of stallion in autumn season

舐める・掻く・噛む・擦り付けをグルーミングとして観察したが，グルーミングは摂食や休息時に顔や体を脚で掻いたり木に擦り付けたり，前脚や体を口で噛んだりと，雌雄ともに1日通して観察された。また昼間に多く，夜になるにつれて減少していく傾向が見られた。

砂浴びは横転して腹部や背部を地面に擦り付けていたが，すぐに立ち上がり数秒しか見られなかった。雌馬では昼間に雄馬では夜に観察された。

秋期において雌雄は，1頭が移動するともう1頭も後に続くことが多かった。

5．夏期と秋期における与那国馬雌雄の各行動の平均合計時間

夏期と秋期における与那国馬雌雄の食草，起立休息，伏臥位休息，横臥位休息，移動，グルーミングの3日間の平均合計時間を表1に示した。

夏期に雌馬の食草時間が848分（14.1時間）であったのに対して，秋期においては雌馬836分（13.9時間），雄馬830分（13.8時間）となり，夏期と比べわずかに減少したが，季節間，雌雄間いずれにも有意な差は認められなかった。食草時間は1日の放牧行動の中で最もながく，その時間は14時間前後であることがわかった。

休息行動時間（起立・伏臥・横臥休息の合計）は夏期に長く490分（8.2時間）であったが，秋期には少し減少し415～432分（6.9～7.2時間）の範囲であった。その中でも立位休息時間については夏期に雌馬が350分，秋期に雌馬が203分，雄馬では223分を示した。夏期において雌馬は秋期より約150分間起立休息が多くなり，季節間に5％で有意な差が認められた。雌雄間を比較すると有意な差はなかった。秋期の雌馬の伏臥位休息時間は有意に多く210分であったのに対し，夏期の雌馬，雄馬のそれは，それぞれ140分，145分であった。また，雄馬の横臥位休息時間は66分で1日45分以上見られたのに対して，夏期における雌馬は3分，秋期の雌馬では0.3分と著しく有意に少なかったが，秋期の雌雄間で見てみると休息行動の合計時間は雄馬432分，雌馬415分と雌雄間に有意な差はなかった。つまり，立位・伏臥位・横臥位と休息姿勢は違っても休息時間の合計は，季節の差は認められるが，雌雄間では認められないことがわかった。夏期の休息行動の増加は，暑熱を避けるために木陰への庇陰行動（立位休息）としてあらわれた。

秋期において雌雄の休息行動は，1頭が休むと他方も一緒に休む様子が多く見られた。立位での休息状態は，目を閉じていても時々耳を動かしたり，向きを変えたりとすぐに覚め，あまり熟睡している様子はなかった。また後肢の一方は浮かせていて，ときどき後肢を交互に踏み変えていた。立位休息がしばらく続くと伏臥位・横臥位休息が見られた。伏臥位休息は，立位休息より熟睡している様子だった。横臥位休息は1日でわずかしか観察されず，横臥しない日もあった。横臥位休息時には時々，いびきや突発的鳴き声を発していた。

夏期と秋期の雌馬の移動時間はそれぞれ28分，79分で雄馬のそれは66分を示し，雌雄ともに移動している姿は1時間程度しか観察されなかった。夏期の雌馬の移動時間は秋期の雌雄と比べ有意に少なかった。夏期の暑熱のため昼間に水飲み場に行くぐらいの移動であった。

平均グルーミング時間は夏期に長く，雌馬で72分，秋期には雌馬で62分，雄馬50分で雌雄間では有意な差は認められなかったが，夏期と秋期間には有意な差が認められた。こらは，夏の暑さにより，多量の汗をかくためグルーミング時間が増加したものと思われる。

Table 1. The average time of total various behaviour for mare and stallion in summer and autumn season (minute)

	summer	autumn	
	mare	mare	stallion
grazing	848.42±13.57[a]	835.90±19.10[a]	830.22±33.03[a]
standing-rest	350.58±15.55[a]	202.73±28.80[b]	222.68± 9.67[b]
lying on belly	140.00±14.63[b]	210.17±12.37[a]	144.50±14.15[b]
lying on side	0.34± 0.34[b]	3.00± 1.53[b]	65.67±20.42[a]
moving	27.6 ± 2.16[b]	79.20± 1.62[a]	66.23± 6.73[a]
grooming	71.50± 6.50[a]	61.57± 2.06[a b]	50.07± 5.68[b]

Results are presented as mean ± standard error.
Means with different letters are significantly at P<0.05.

Table 2. The average number of total various behaviour for mare and stallion in summer and autumn season

	summer	autumn	
	mare	mare	stallion
drinking	2.7± 0.3[b]	8.7±1.3[a b]	11.0± 1.0[a]
salt-licking	0[c]	5.7±1.2[b]	7.7± 0.7[a]
grooming	144.3±11.7[a]	129.3±4.9[a b]	101.0±11.8[b]
yawning	2.0± 1.2[b]	6.7±0.7[a]	17.0± 4.9[a]
snorting	31.3± 2.8[a]	42.3±8.4[a]	43.3± 9.6[a]
defication	7.0± 0.6[b]	12.7±0.3[b]	46.0±34.5[a]
urination	4.7± 0.3[b]	7.3±0.3[a]	9.0± 0.6[a]
gassing	8.3± 1.9[b]	8.7±1.2[b]	20.0± 2.1[a]

Results are presented as mean ± standard error.
Means with different letters are significantly at P<0.05.

6．夏季と秋期における与那国馬雌雄の各行動の平均合計回数

夏季と秋期における与那国馬雌雄の飲水，舐塩，グルーミング，あくび，スノート，排糞，排尿，おならの回数を表2に示した。

飲水行動は，1日に2.7～11回の範囲であった。季節間で見ると暑い夏期に飲水回数が少なく，涼しい秋期に有意に増加した。飲水行動は定期的に見られるわけではなく食草や舐塩の後に観察され，摂食中などに不意に飲水場へ向かい飲水するといった様子であった。秋期の雌雄では飲水行動は1日通して見られ，雌雄ともにほぼ同じ時間帯に観察され飲水回数に有意な差は認められなかった。秋期の雌雄の飲水時間帯と舐塩時間帯はほぼ同様で，飲水と舐塩には関係があると思われた。夏季に比べて秋季の雌馬の飲水時間・回数は増加したが，これは舐塩の増加によって飲水が増えたと考えられた。

舐塩行動は，1回に平均1～8分見られ，舌や唇を使って鉱塩を舐めていた。秋期の雌雄の舐塩時間は雄馬の方が多かったが，飲水同様，ほとんど雌雄ともに同じ時間に観察され，雄馬が舐塩している時に雌馬も舐塩していた。平均舐塩回数は雌馬で6回，雄馬で8回と，雌雄ともほとんど同じ回数摂取していた。夏期放牧の雌馬は鉱塩を舐めた経験がないためか，鉱塩にあまり興味を示さなかった。しかし，秋期に雌雄放牧することにより雄馬の舐塩行動につられて雌馬も舐塩するようになった。よって秋期における雌馬と雄馬の舐塩行動には有意な差は認められなかった。

グルーミングの回数は夏期の雌馬に多く見られ144回，秋期の雌馬で129回，雄馬で101回であった。雌の季節間では有意な差は認められなかったが，夏期の雌馬と秋期の雄馬との間には有意な差があった。夏期は暑熱環境下にあるため多量の汗をかくためにグルーミング回数が増加したものと考えられる。

あくび回数は夏期の放牧で少なく雌馬2回，秋期放牧で雌馬7回，雄馬17回と夏期と比べ有意に増加した。しかし，雌雄間の差は認められなかった。涼しくなると眠気が多くなるものと思われた。

三村[6]や野村ら[7]は，スノートは緊張や警戒を示す時に鼻を鳴らして発し，何らかの意思伝達手段として使用していると報告している。スノート回数は夏期の雌馬1頭放牧の場合は31回と少ないが，秋期の雌雄放牧では雌馬，雄馬，それぞれ42回，43回と増加傾向を示したが有意な差はなかった。複数頭放牧すると食草時に少し緊張するのであろう。

夏期における雌馬の1日の排糞回数は7回，秋期放牧における雌馬は13回，雄馬46回であった。秋期における雌馬の排糞回数は夏季と比べ約2倍，雄馬は，約6倍の値を示した。排尿回数は4～9回の範囲でみられたが，季節間，雌雄間に有意な差は認められなかった。

雌馬のおならの回数は，季節変化は見られず約8回であるが，雄馬は1日に20回と有意に多かった。これは，年齢の差によるものと考えられた。与那国馬の野草地における1日の放牧行動のうちで最も長かったのは食草行動で830～848分の範囲にあった。つぎに長い行動は立位休息行動で202～350分の範囲であった。移動は27～79分であった。近藤ら[8,9]は，北海道和種馬を5月から9月まで放牧（牧草地）した場合，食草時間980分，起立休息354分，移動41分であったと報告している。これらの値を与那国馬と比べると食草時間が100分以上も長い，これは北海道和種馬の体重の影響であるとおもわれる。その他の起立休息や移動には大差なかった。また，辻井ら[10]の木曽馬の舎飼実験で得られた，排糞・排尿回数は与那国馬とほぼ同じ値であった。

休息行動は特定の木の下や風通しの良い場所でよくみられた。そこは与那国馬にとって快適な場所だったと推察された。

今回の観察において，秋季の雌雄の行動において性差はほとんど見られなかった。夏季の雌馬のみの観察と秋季の雌雄の観察において，雌馬の行動に経時的変化，時間や回数に多少の違いが見られた。これは与那国馬が雌雄2頭でいる時は，ほぼ常に行動をともにしていたので，行動パターンが類似し，性差の違いが見られなくなったと思われた。よって群でいる時は集団で行動することが多く，個体の行動が群れの行動に強く影響を受けると考えられた。

以上のことより，与那国馬は雌雄ともに1日の半分以上(14時間前後）の時間をかけて放牧地を動き回りながら，草を選択的に少量ずつほぼ全時間帯にわたって食草行動し，約4時間を立位休息行動に費やしていることが明らかになった。

要　約

与那国島に生息する与那国馬は日本在来馬の一種で，その多くが海岸沿いのコウライシバ優占草地で周年放牧されているが，その行動生態についてはあまり知られていない。与那国馬の放牧行動を把握することは適切な放牧管理を行うためにも重要である。

そこで本研究では，野草地における与那国馬の放牧行動，特に維持行動に着目して調査した。

与那国島と同様な粗放管理で与那国馬の雄1頭（4歳齢・体重184kg），雌1頭（1歳齢・体重150kg）を亜熱帯野草地に放牧した。調査は，2005年6月28日～30日までの3日間，10月26日から28日までの3日間の計6日間行い，午前6時から翌日の午前6時までの連続24時間行動観察した。調査項目は，摂取行動(食草，飲水，舐塩)・休息行動・移動・身繕い行動・排泄行動，あくび，スノート，おなら等であった。

与那国馬の1日の放牧行動において，食草行動は，もっとも長く，雌馬，雄馬ともに，830～848分の範囲であった。次に休息行動で415～490分の範囲であった。雄馬の横臥位休息は雌馬と比べ有意に長い時間であった。身繕い行動は50～71分の範囲であった。

食草行動は，早朝・昼・夕方・深夜に多く観察され，14時には著しく少なかった。休息行動は特定の木の下でよく観察された。立位休息は雌雄ともに1日を通して見られたが特に14時に多く見られた。また伏臥位休息と横臥位休息は，夜から早朝にかけて集中して多く見られた。身繕い行動は，雌雄馬ともに1日を通して見られ，排糞は7～46回の範囲であった。

引用文献

1．与那国町，2002，町史第1巻：与那国島，p.122-123，p.216
2．田ノ上智美・奥村史彦・下桐 猛・片平清美・廣瀬 潤・伊村嘉美・岡本新・前田芳實，2006，トカラ馬の馴致に関する一考察，鹿児島大学農場研報，29：17-20
3．高良鉄夫，1988，馬と語る・馬を語る，p.204-210，那覇出版
4．佐藤衆介・近藤誠司・田中智夫・楠瀬 良，1995，家畜行動図説
5．気象月報，2005，沖縄気象台，那覇6月・10月
6．野村和男・楠瀬 良・徳力幹彦・野村晋一，1980，日常の管理下における馬の行動の分析，日本畜産学会報，51：786-795
7．三村 耕編著，1988，家畜行動学，p.184，養賢堂
8．近藤誠司，1997，馬の行動，畜産の研究，51(1) 182-188
9．近藤誠司，2001，ウマの動物学，p.68-79，東京大学出版会
10．辻井弘忠・浅井貴之，1985，信州大学農学部紀要，22(1)：21-29