

Strix 11: 35-45 (1992)

## ヤマガラのおえざり行動の特性

藤田 薫<sup>1</sup>

## はじめに

鳥のおえざりの機能として、一般的には、なわばりの防衛と雌の誘引とがいられているが、ほかにもさまざまな説がある。たとえば、受精期におけるつがい外交尾を防ぐ (Mace 1986, Møller 1988)、雌の営巣行動を促進させる (Hinde & Steel 1976)、配偶者の雌の生死を確認し、雌が死亡していた場合、速やかに新しい雌を誘引する (Pärt 1991)、などがある。Møller (1988) によれば、このようなさまざまな機能は、おえざる時間帯、季節、場所などのちがいで、判断することができる。

ヤマガラ *Parus varius* のつがいは、樋口 (1976a) によれば、行動圏をほとんどおえず、大部分が一年を通じてつがいで生活する。このように定住性とつがい間の結びつきが強いヤマガラは、なわばりの確立、雌の誘引、という以外の理由でおえざっている可能性が考えられる。そこで、ヤマガラのおえざりの機能を明らかにするために、まず、ヤマガラが実際にどのようなおえざり方をしているのかを調査した。ヤマガラのおえざり頻度の季節変化、日周変化、および限られた例数ではあるが、繁殖期が進むにつれて、おえざり頻度がどのように変化するのかについて、得られた結果を報告する。

## 調査地の概要

調査は、三浦丘陵の北部に位置する「横浜自然観察の森」で行なった。ここは、標高50~150mの、起伏に富んだ地形である。林相は、ほとんどがヤマザクラ *Prunus donarium*、コナラ *Quercus serrata* やミズキ *Cornus controversa* などからなる二次林で、一部、タブノキ *Machilus Thunbergii* の多い二次林や、モウソウチク *Phyllostachys pubescens* の林、スギ *Cryptomeria japonica*、ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* の植林がある。

本調査は、このうちの二次林と、施設の管理棟である自然観察センターの周辺で行なった。自然観察センターは、南半分が二次林とスギ林に囲まれ、北半分は広場になっている。広場は、コナラ、ヤマモモ *Myrica rubra*、スダジイ *Shiira Sieboldii*、シャリンバイ *Rhaphiolepis umbellata* などが点々と植栽されている。ただし、植林地にはなっておらず、ススキ *Miscanthus sinensis* 草原と、踏圧によって裸地化しつつあるイネ科 Gramineae 草本の草原からなっている。

1992年10月25日受理

1. 日本野鳥の会普及部サンクチュアリ室。〒247 横浜市栄区上郷町 1562-1 横浜自然観察の森

## 調査期間および調査方法

今回の調査にあたって、まず、ヤマガラの営巣場所を明らかにし、次に、各つがいの繁殖段階と行動圏、および雄のさえずり頻度を調査した。

## 1. 営巣場所の確認と繁殖段階の記録

調査地域内でのヤマガラの営巣を確認するために、1992年4月3日～7月1日のあいだ、62個の巣箱の内部を週に1度以上観察し、利用状況を調査した。また、造巢中の巣箱については、さらに頻繁に調査を行ない、繁殖段階を記録した。巣箱は、1991年11月～12月に、調査地の二次林のうち6.5haに、50×50mあたり2個ずつ計52個、自然観察センターの周辺に10個設置した。十分多くの巣箱を二次林内に設置した場合、ヤマガラの繁殖つがいのほとんどが巣箱を利用する(樋口・小池 1989)。ヤマガラにとって十分な巣箱の密度は、2～4haに3～4個といわれており(樋口・小池 1989)、本調査地の巣箱の設置密度は、その条件を満たしていた。

その結果、ヤマガラが繁殖に利用した巣箱は7個であった(図1)。繁殖段階が確認できたのは5つがいの、のべ6巣であったが、アオダイショウ *Elaphe climacophora* による巣立ちまぎわのヒナの捕食が多く、巣立ち後の家族群が確認できたのは2巣だけであった。図1のアルファベットは、繁殖に使われた巣箱を表している。巣箱A、B、DおよびE1は1回目の繁殖で使われた。巣箱E2は、1回目繁殖にE1を使用したつがいが、やりなおしの繁殖に使った。巣箱CとFについては、1回目、2回目、またはやりなおし繁殖のいずれであるか、不明であった。初卵日は、3月後半に1巣、4月前半に3巣、5月前半に1巣、5月後半に2巣であった。

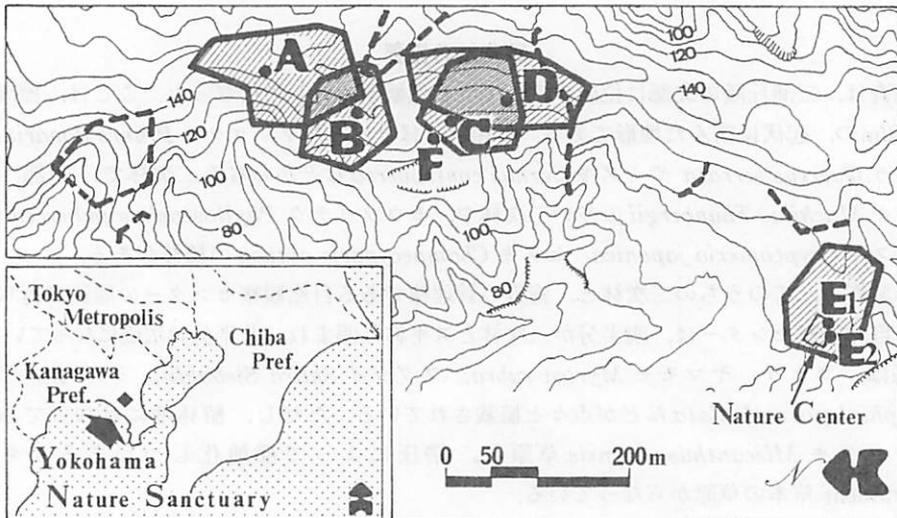


図1. 調査地の位置と1992年繁殖期のヤマガラの行動圏。

Fig. 1. Location of the study area and the distribution of home ranges of Varied Tits in the breeding season of 1992. Solid and dotted lines indicate the bounds of home range of each pair. ● (A~F) represents nesting sites.

## 2. 行動圏の調査

つがいの行動圏を調査するために、1992年3月19日～6月12日のあいだに、さえずっている個体、および営巣中の巣に近づいた個体を追跡した。追跡した個体のうち、巣箱E1およびE2で繁殖したつがいは、個体識別用の色足環をつけていた。また、ほかの1羽は、顔の黒い部分に白斑があるため、ほかの個体と識別ができた。その他の個体については、できる限り長く追跡し、その軌跡を地図上に記録し、軌跡の外周を結び、行動圏の境界とした。その結果、行動圏が確認できたのは6つがいであった(図1)。巣箱Fは、巣がつくりかけのうちに産卵がはじまり、産卵後すぐに放棄されたため、行動圏が確認できなかった。

## 3. さえずり頻度の調査

1992年3月19日～6月12日、日の出前30分～日没後20分のあいだに、さえずっている個体、および営巣中の巣箱の近くを通った個体を追跡しながら、また、個体が確認できない場合は巣の近くにとどまったまま、30分間ずつの聞きとりを行なった。このさい、ある1羽が30分間にさえずった時間をストップウォッチで計測し、次の30分には、別の個体の行動圏で別の個体の聞きとりを行なった。ヤマガラのみは、声を出したあとの休止時間が長く、しばしば10秒以上続くため、どこまでが1回のさえずりなのか判断が困難であった。そこで、計測のさいには、声を出している時間だけを計測し、休止の時間は計測しなかった。よって、以下の「さえずり頻度」は、「30分あたりにさえずり声を出していた時間の合計」を指している。なお、雨や風が強く、さえずりの聞きとりに支障が出そうな場合は、調査を行なわなかった。行動圏や繁殖が確認できたつがい雄については、巣立ち後も調査を行なった。ヒナには、巣立ち前に色足環をつけたため、家族群は識別が可能であった。さえずり頻度を明らかにするための観察時間は、のべ237.5時間であった。

## 4. さえずり頻度の集計方法

### 1) さえずり頻度の季節変化と日周変化

まず、半月ごとに、すべての資料を対象に、さえずり頻度の平均値と標準誤差を求めた。また、日周変化と季節変化を同時に表わすために、半月ごと、1時間ごとに集計を行なった。調査1単位(30分)の中央の時刻、すなわち調査開始後15分目の時刻を、調査中央時刻とし、調査1単位内のさえずりはすべて、この調査中央時刻にさえずったものとみなした。そして、1時間ごとに、その1時間内に調査中央時刻がある資料を対象にして、さえずり頻度の平均値と標準誤差を求めた。

### 2) 繁殖期の進行にともなうさえずり頻度の変化

繁殖活動を、次の2つの方法で区分けし、それぞれの期間のさえずり頻度の平均値と標準誤差を求めて集計した。対象は、繁殖段階が確認された5個体のさえずり頻度のみである。

#### ①受精前、受精期、受精後

スズメ目の鳥が受精する期間は明らかにされていないが、Moller (1988) にしたがって、産卵5日前から終卵の1日前までを受精期とした。そして、受精期の前後を、それぞれ受精前、受精後とした。

#### ②繁殖段階

繁殖段階は、造巣期、産卵期、抱卵期、巣内育雛期、家族期の5つの段階に区分した。

ここで「造巢期」とは、産卵期以前の時期のことであり、実際には、巣穴探しなど、巣をつくる以外の行動も含まれていた。ヤマガラは、1回目の繁殖時に、一腹の産卵がすべて終了したあと抱卵する(Higuchi 1976b)。抱卵に入ると、雌は長時間巣から出なくなったが、雌のこの行動の変化がさえずり頻度に影響をあたえることが考えられる。そこで本論文では、さえずり頻度にとって、終卵日は産卵日としてよりも抱卵日としての影響が大きいと考え、抱卵期として区分した。同様にふ化日は、雄のヒナへの給餌がはじまるので、抱卵日としてよりも、育雛の初日としての影響の方が大きいと考え、巢内育雛期に区分した。家族期は、巣立ち後、家族群で行動している時期とした。

### 3) 個体別のさえずり頻度

周囲の繁殖密度の違いによって、さえずり頻度が違っているのかどうかを明らかにするために、3月後半～6月前半の資料すべてを対象に、個体別に、さえずり頻度の平均値と標準誤差を求めた。

## 調査結果

### 1. さえずり頻度の季節変化と日周変化

さえずり頻度の季節変化をみると、3月後半には最も頻度が高く、その後季節が進むと頻度は減少したが、5月前半と6月前半には少し増加した。その平均秒数(±標準誤差)は、3月後半から半月ごとに、16.0(±4.3), 8.7(±2.2), 3.0(±1.1), 6.0(±1.9), 1.0(±0.6), 3.1(±1.4)であり、3月後半～6月前半では5.7(±0.8)秒であった。

日周変化は、3月後半には朝から夕方までさえずるが、4月の前半には昼間さえずらなくなり、季節が進むにつれ、夕方のさえずりもほとんどなくなった(図2)。図2では、ヤマガラが日の出前によくさえずっているように読みとれるが、これは、さえずり頻度を、調査開始後15分目の時刻にさえずったものとして集計したためであり、実際には、日の出前にさえずることはまれであった。

### 2. 繁殖期の進行にともなうさえずり頻度の変化

#### 1) 受精前、受精期、受精後のさえずり頻度の変化

受精期に最もよくさえずり、受精後に最もさえずりが少なかった(図3)。受精前と受精期のさえずり頻度の差はわずかだが、受精後の頻度は、受精期の1/2程度であった。

#### 2) 繁殖段階ごとのさえずり頻度の変化

造巢期および産卵期によくさえずり、抱卵期、巢内育雛期のさえずり頻度は、産卵期の1/2程度に減少し、家族期ではさえずりはほとんど行なわれなくなった(図4)。

### 3. 繁殖密度とさえずり頻度との関係

さえずり頻度は、繁殖密度が高い地域の巣箱A～Dで繁殖した雄の方が、繁殖密度の低い地域の巣箱E1, E2で繁殖した雄よりも高かった(表1)。ただし、ここで得られたのは、わずか6例の繁殖であるので、有意差の検定は行なっていない。なお、1回目繁殖の巣箱A, B, D, E1の雄だけを比較すると、繁殖密度の低い地域の雄よりも、繁殖密度の高い地域の雄の方がさえずり頻度が高いことは、さらに顕著であった。

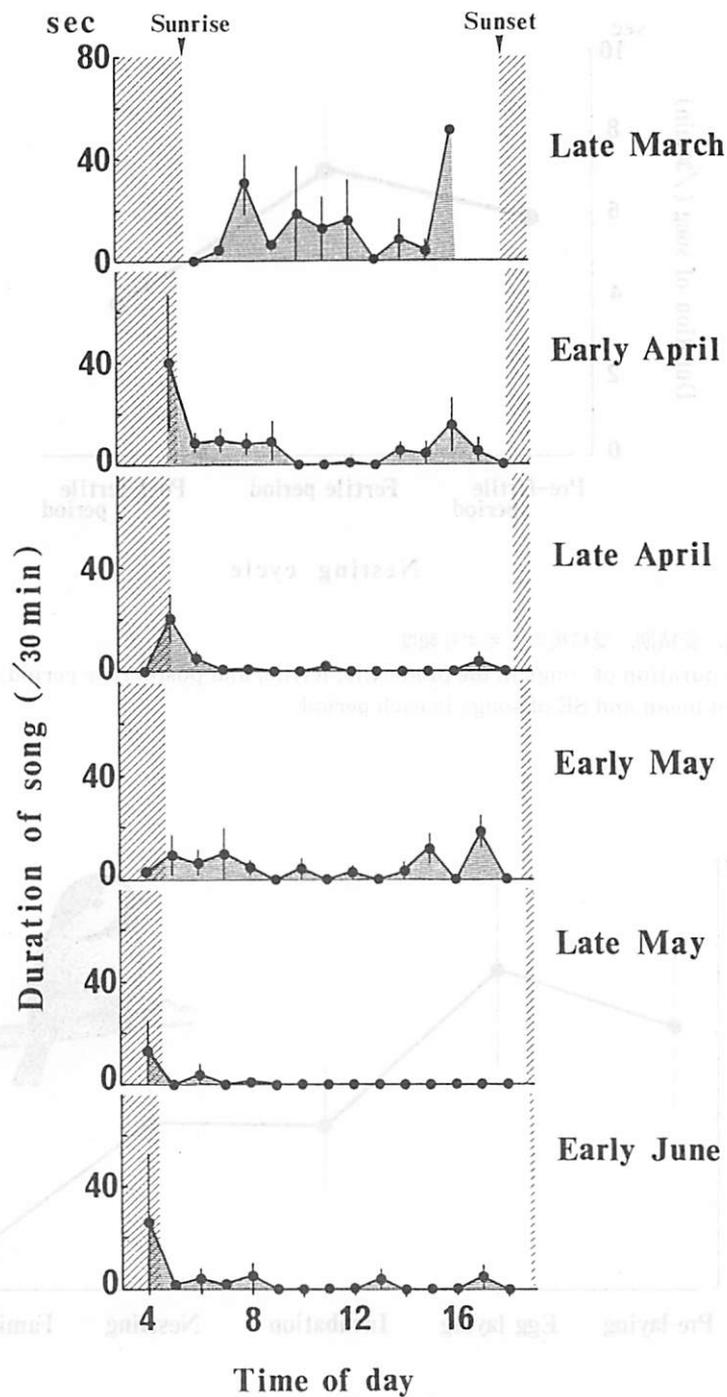


図2. 季節別に見たさえずり頻度の日周変化。

Fig. 2. Diurnal changes in the duration of songs in different seasons. ● and bar represent mean and SE of songs (sec/30min) in each 1 hr.

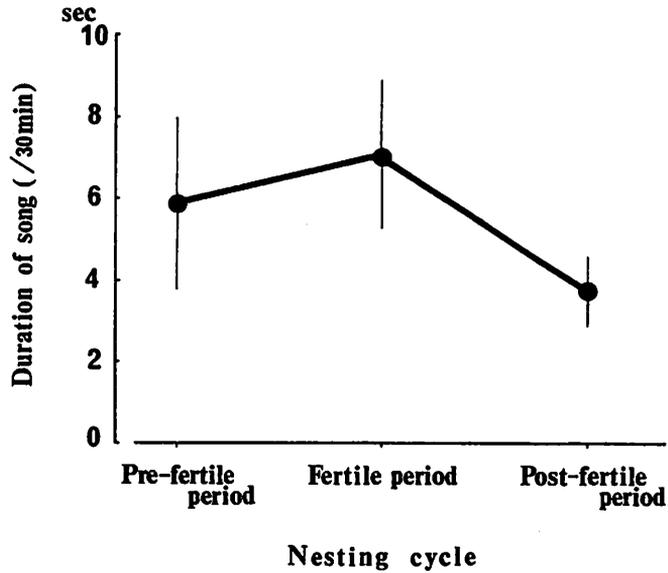


図3. 受精前, 受精期, 受精後のさえずり頻度.

Fig. 3. The duration of songs in the pre-fertile, fertile, and post-fertile period. ● and bar represent mean and SE of songs in each period.

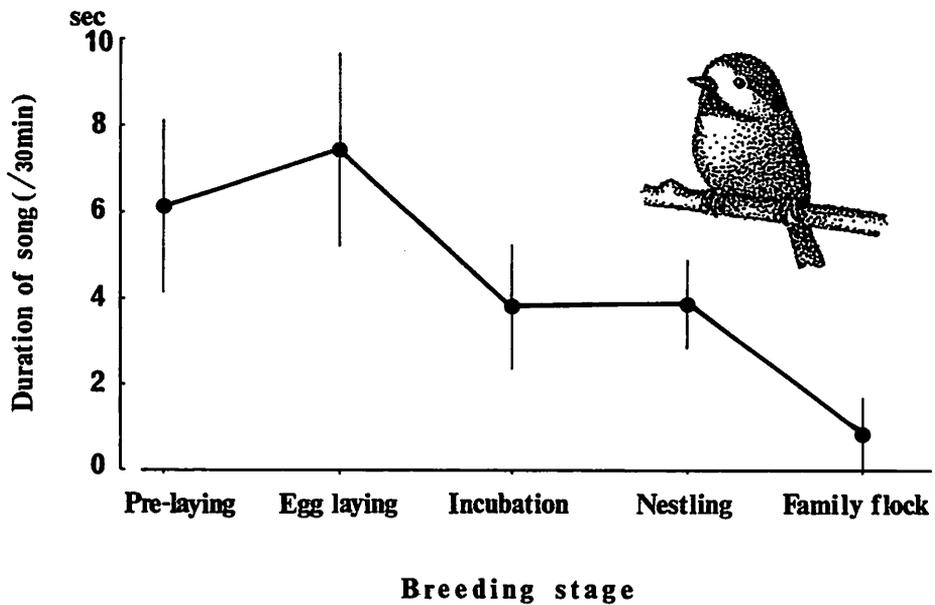


図4. 繁殖段階ごとのさえずり頻度.

Fig. 4. The duration of songs at different breeding stages. ● and bar represent mean and SE of songs at each stage.

表1. 繁殖密度のちがう地域における個体別さえずり頻度.

Table 1. The duration of songs of each male in different breeding density areas. Mean  $\pm$  SE of songs from late March until early June.

Nest box used by each male	Duration of song (sec/30min) Mean $\pm$ SE
In the high density area	
A	7.1 $\pm$ 2.1
B	3.4 $\pm$ 1.1
C	0.7 $\pm$ 0.5
D	12.7 $\pm$ 2.7
In the low density area	
E 1	0.2 $\pm$ 0.1
E 2	0.4 $\pm$ 0.3

## 考 察

### 1. さえずりの機能について

Møller (1988) は、さえずりの機能を、①雌の繁殖活動をうながす、②なわばりの確立、③ヒナにさえずりを教える、④つがいの雌との結びつきを強める、⑤つがい外交尾のためのつがい相手以外の雌を誘引、⑥ほかの雄によるつがい外交尾を阻止、の6つに分類している。そして、これらの機能は、いつ頻繁にさえずるのかを明らかにすることで、判断できる。本調査の結果では、ヤマガラのおさえずり頻度が3月後半に高く、季節が進むにつれて減少した。1日の内では早朝に頻度が高かった。また、受精期には、その前後よりも頻度が高くなった。繁殖段階では、造巣期および産卵期に頻度が高く、その後減少した。以下、このような特徴をもつヤマガラのおさえずりの機能を、Møllerの説に照らし合わせて検討してみる。

①雌の繁殖活動をうながす。この機能を持つさえずりは、繁殖期間中一様に高い頻度を示す。頻度が3月後半に高く、その後減少するヤマガラのおさえずりは、これにあてはまらなかった。

②なわばり確立。この機能を持つさえずりは、季節変化では春先に、日周変化では早朝に最も高い頻度を示す。ヤマガラのおさえずりは、この傾向と一致した。しかし、樋口(1976a)によると年間を通じて定住性の強いヤマガラには、さえずりのこの機能はあまり重要ではないと思われる。1例だが、次のような知見も得られた。巣箱E1およびE2で繁殖した雄は、今年新しくここになわばりを形成したが、ほとんどさえずらなかつた(表1)。ここは、昨年、ほかのつがいが繁殖した場所である。このことから、新しいなわばりの確立と、春のおさえずりの量とのあいだには、関連性のない可能性がうかがわれる。

③ヒナにさえずりを教える。この機能がある場合は受精後、巣内育雛期、家族期にさえずり頻度が高くなる。受精期、造巣期、産卵期に頻度の高いヤマガラには、この機能はあてはまらなかった。

④つがいの雌との結びつきを強める。この機能がある場合、さえずり頻度は明確な日周

変化は示さず、また、受精前に高くなる。4月以降早朝に頻度の高くなるヤマガラのみさえずりは、これにあてはまらなかった。また、わずかだが、受精前よりも受精期に頻度の高いこともこれにあてはまらなかった。年間を通じてつがいの結びつきが強い（樋口 1976a）というヤマガラの習性を考えると、繁殖期間中にあらためて結びつきを強める必要性がないのだろう。

⑤つがい外交尾のために、つがい相手以外の雌を誘引。この機能がある場合は、つがい相手の雌の受精前と受精後にさえずりが多くなる。受精期に頻度が高いヤマガラにはあてはまらなかった。

⑥ほかの雄によるつがい外交尾を阻止。この機能がある場合、さえずりは、受精期に、その前後よりも多くなる。ヤマガラのさえずりは、これにあてはまった。ヤマガラにつがい外交尾の起こっている可能性が示唆される。なお、⑤で示したように、ヤマガラのつがい雄のさえずりには雌を誘引する機能がない。このことから、つがい外交尾があるとすれば、そのさいの雌の誘引が、独身雄のさえずりによって行なわれている可能性、あるいは、つがい雄および独身雄によってさえずり以外の方法で行なわれている可能性、が推測できる。

ヤマガラのさえずりには、Møllerの6つの分類以外に、なわばり防衛の機能があると思われた。なわばりの防衛とは、なわばりを確立した後の繁殖期間中に、ほかの雄がなわばりへ侵入することを阻止することとし、Møllerの説のなわばり確立とは区別してもちいている。以下、ヤマガラのさえずりの、なわばり防衛の機能について考察する。

ヤマガラは、巣箱を多数架設した地域では繁殖密度が高くなる（樋口 1976a, 1976b, 小池・樋口 1989）。たとえば、道の両側各50mを調査範囲とした1kmあたりのつがい数は、巣箱を設置していない千葉県房総丘陵では2つがい（浜口 1973）、巣箱を設置した南伊豆地方では5～6つがい（Higuchi 1976b）であった。本調査地では、500mの距離の道沿いに少なくとも5つがいの生息が確認されており、ほかの地域と比べて繁殖密度は非常に高い。雄A～Dは、この高密度の地域で繁殖した。近隣のつがい雄にむけて、なわばり防衛のために、高い頻度でさえずっていたと考えられる。一方、雄Eの行動圏の南側には道路や工場があり、北側には広場があるので、隣接つがいは少なく、そのため、なわばり防衛の必要が少なく、さえずり頻度が少なかったと考えられる。

また、さえずり頻度の多い3月後半、およびさえずり頻度が増加する5月前半は、造巣期のつがいが多い時期であった。造巣期は、産卵期と同じようにさえずりがさかんである（図4）。しかし、造巣期のつがいが多い3月後半と5月前半の方が、産卵期のつがいが多い4月前半や5月後半よりもさえずりが多い（図2）。これは、近隣の雄が、造巣期の雄のさえずりにはさえずり返し、産卵期の雄のさえずりには反応しないためであると考えられる。造巣期の雄は、巣穴探しや巣材運びをする雌とともにさかんに移動する。そのため、近隣の雄に、なわばり侵略の不安を与えるのではないだろうか。そこで、近隣の雄は、造巣期の雄のさえずりに反応して、自分のなわばりを主張し、なわばりを防衛するためにさえずるのである。

シジュウカラやシロエリヒタキ *Ficedula albicollis* は、雌の受精期の早朝に、雄は巣の近くで、雌が巣から出てくるまでさえずる（Mace 1986, Mace 1987, Pärt 1991）。このとき雄は、雌のつがい外交尾を阻止するために（Mace 1986）、あるいは雌の生存を確認

するために (Pärt 1991) さえずる。ヤマガラの場合、早朝、雌を呼び出すためにはさえずらず、巣の近くで、雌が出てくるまで、「ヒーヒー」という小さな声で呼び続けた。また、ヤマガラの早朝のさえずりは、巣の近くではなく、行動圏の境界付近で聞かれることが多かった。したがって、ヤマガラの早朝のさえずりは、雌にむけてさえずるのではなく、ほかの雄にむけて、なわばりを防衛するためにさえずるのではないかと考えられる。

以上のことから、ヤマガラのさえずりには、なわばりの確立と防衛、およびつがい外交尾の阻止の機能があると考えられる。これらは、互いに排斥するものではなく、複数の機能を合わせ持っていると考えられる。ただし、ヤマガラのさえずりは、これらの機能の中でも特に、なわばり防衛のための機能が重要であると考えられる。

## 2. シジュウカラのさえずり頻度との比較

早春と早朝にさえずり頻度が高いヤマガラのさえずりは、シジュウカラのさえずりの季節変化と日周変化の特徴 (Hinde 1952) とよく似ていた。しかし、さえずりの量には違いがみられた。シジュウカラの早朝のさえずり頻度は、Krebs et al. (1981) によると、よくさえずる時期で、1時間あたり90秒であった。一方ヤマガラは、よくさえずる3月後半で、1時間あたりにすると平均32.0秒であった。Krebsらは、小休止の時間も含めて、さえずりを測定している。しかし、シジュウカラの小休止はふつう1~2秒であり (浦本 1966)、小休止が全体の1/2以上を占めるとは考えにくい。シジュウカラに比べて、ヤマガラのさえずり頻度は少ないようであった。

両種のさえずりの量のちがいは、生活史のちがいによると思われる。シジュウカラは、非繁殖期には群れで生活し、繁殖期のなわばりは、群れの行動圏をわけるようにして形成する。また、つがい形成は、群れが崩壊した後で行なわれる (Saitou 1978)。早春には、なわばりの確立や雌誘引のためにさえずりが重要であろう。一方ヤマガラは、年間通じて定住性とつがい間の結びつきが強い (樋口 1976a)。したがって、ヤマガラのさえずり頻度がシジュウカラより少なめなのは、繁殖期前期に、あらためてなわばり確立および雌誘引のためにさえずる必要性が少ないためだと考えられる。

## 謝 辞

横浜市緑政局には調査地と巣箱を使わせていただいた。横浜自然観察の森レンジャーの古南幸弘氏には、ヤマガラの標識にさいして、ご指導、ご協力いただいた。同観察の森友の会の篠原由紀子氏は、巣箱の利用状況調査を手伝ってくださった。また、同友の会の多くの方が、巣箱の製作、設置を手伝ってくださった。日本野鳥の会研究センターの植田睦之氏は、統計解析用のプログラムを提供してくださった。同藤田剛氏には、調査の計画および本論文作成にあたり、多くの助言をいただいた。これらの方々に感謝の意を表したい。

## 要 約

1. ヤマガラは、3月後半には早朝から夕方までさえずるが、季節が進むにつれ、まず4月前半には日中さえずらなくなり、4月後半からは夕方のさえずりもほとんどなくなり、早朝のさえずりだけとなった。5月前半には、早朝から夕方まで、さえずりの頻度がわずかだけ増加したが、5月後半と6月前半には再び早朝のさえずりだけとなった。
2. 受精期には、その前後よりもさえずり頻度が高かった。

3. 繁殖段階ごとのさえずり頻度は、造巣期と産卵期に高く、抱卵期と巣内育雛期には、産卵期の約1/2に減少し、家族期にはほとんどさえずらなくなった。
4. 繁殖密度の高い地域では、繁殖密度の低い地域に比べて、さえずり頻度が高かった。
5. 以上のような特徴をもつヤマガラの子は、なわばり確立、つがい外交尾の阻止、そして、特に、なわばり防衛の機能を持っていると考察された。

#### 引用文献

- \* 浜口哲一. 1973. 千葉県消澄山における、鳥類の環境選好. 東京大学修士論文.
- 樋口広芳. 1976a. ヤマガラの行動圏と番の相手. 鳥 25 : 69-82.
- Higuchi, H. 1976b. Comparative Study on the Breeding of Mainland and Island Subspecies of the Varied Tit, *Parus varius*. Tori 25 : 11-20.
- \* Hinde, R.A. 1952. The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and other related species. Behaviour, Supplement 2 : 1-201.
- Hinde, R.A. & Steel, E. 1976. The effect of male song on an estrogen-dependent behaviour pattern in the female canary (*Serinus canarius*). Hormones and Behavior 7 : 293-304.
- 小池重人・樋口広芳. 1989. 人工営巣場所の種類と架設効果. Strix 8 : 1-34.
- Krebs, J.R., Avery, M. & Cowie, R.J. 1981. Effect of mate on the singing behaviour of Great Tits. Animal Behaviour 29 : 635-637.
- Mace, R. 1986. Importance of female behavior in the dawn chorus. Animal Behaviour 34 : 624-622.
- Mace, R. 1987. The dawn chorus in the great tit *Parus major* is directly related to female fertility. Nature London 330 : 745-746.
- Møller, A.P. 1988. Spatial and temporal distribution of song in the Yellowhammer *Emberiza citrinella*. Ethology 78 : 321-331.
- Pärt, T. 1991. Is dawn singing related to paternity insurance? The case of the collared flycatcher. Animal Behaviour 41 : 451-456.
- Saitou, T. 1978. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L.I. Basic structure of the winter flocks. Jap. J. Ecol. 28 : 199-214.
- 浦本昌紀. 1966. 鳥類の生活. 紀伊國屋書店. 東京.

\* 直接参照できなかった文献

#### Characteristics of song duration of the Varied Tit *Parus varius*

Kaoru Fujita<sup>1</sup>

1. Male Varied Tits sang from early morning to nearly sunset in late March, while they did not sing during the daytime in early April, and sang only at dawn in late April. Increase in the duration of songs was small during the day in early May. Males sang only at dawn in late May and early June.
2. The duration of songs was longer during the fertile period than during the pre-and

post-fertile period.

3. Males sang longest before and during the egg-laying period, and seldom sang during the family flocking period.
4. Males sang more frequently in the areas of high breeding density than in low breeding density.
5. It is suggested that the songs of the Varied Tit have the functions of territorial establishment, deterrence of extra-pair copulation, and especially territorial defense.

1. Wild Bird Society of Japan. Yokohama Nature Sanctuary. 1562-1 Kamigou-cho, Sakae-ku, Yokohama-shi, Kanagawa 247