— 原 著 論 文 —

オオタカ *Accipiter gentilis* の雄幼鳥の繁殖なわばり確立過程

内田 博^{1,*}・大堀 聡²・黒江美紗子³

¹ 比企野生生物研究所 〒355-0017 埼玉県東松山市松葉町 4-2-14

² 早稲田大学基幹理工学部 〒140-0014 東京都品川区大井 6-17-4

³ 九州大学理学院生物学科生態科学研究室 〒812-0053 福岡県福岡市東区箱崎 6-10-1

(2014 年 10 月 23 日受付；2016 年 2 月 7 日受理)

キーワード：オオタカ，繁殖なわばり，なわばりの獲得，ラジオトラッキング。

日本鳥学会誌
Japanese Journal of
Ornithology
© The Ornithological Society
of Japan 2016

Hiroshi UCHIDA^{1,*}, Satoshi OHORI², Misako KUROE³. The Process of Acquiring Breeding Territories in Young Male Northern Goshawks. Jpn J Ornithol 65: 129–142. (2016)

Abstract. In order to observe the process of acquiring new breeding territories by Northern Goshawks *Accipiter gentilis*, we followed individual movements by using radio tracking. One adult and three juvenile goshawks were captured and fitted with transmitters in northwestern Saitama Prefecture (Honjo hillside), Honshu. Changes in home range size, and competition among the four males were observed through to first breeding. Two of the juveniles established breeding territories when one year old, the third established a territory as a two-year-old. All three established breeding territories in the area they had inhabited prior to breeding. The home ranges of the juveniles were 2–12 times larger than that of the adult, and overlapped with each other before they first bred. At the beginning of their first breeding season, the sizes of their territories, and the extent to which they overlapped, decreased. Furthermore, their behavior towards the adult male also changed. Before the young birds began breeding they avoided the area around the adult's nest, and the adult male had the advantage in inter-male competition. The adult made territorial display flights signaling the start of his breeding season, whereas the juveniles did not display while they were single. After maturing, each of the three young birds also displayed over their territories. Our results show that young male goshawks colonize new areas during their first winter and establish breeding territories within their home range until they mature. We believe this to be the first report to reveal the process of breeding territory formation in the Northern Goshawk by tracking individual movements and observing male behavior.

Key words: Northern Goshawk, Breeding territory, Territory acquisition, Radio tracking.

¹ Hiki Wildlife Institute, 4-2-14 Matsubacho, Higashimatsuyama, Saitama 355-0017, Japan.

² Faculty of Science and Engineering, Waseda University, 6-17-4 Oi Shinagawa-ku, Tokyo 140-0014, Japan.

³ Faculty of Science, Kyushu University, 6-10-1 Hakozaiki, Higashi-ku, Fukuoka 812-0051, Japan.

はじめに

オオタカは北半球に広く分布し繁殖する中型の猛禽類で，多くの亜種に分かれている．日本に生息する亜種 *Accipiter gentilis fujiyamae* は，北アメリカや北ヨーロッパに生息する亜種より体サイズ

が一回り小さく (Cramp & Simmons 1983)，雄は体重 700 g 前後，雌では 1,100 g 前後である (茂田ら 2006)．日本では，1984 年に行われた日本野鳥の会のアンケート調査により生息数 300～480 羽と推定され (日本野鳥の会 1984)，1991 年には環境省レッドデータブックで危急種に指定された (環境庁 1991)．近年は，個体数が増加傾向にあることが知られており，2006 年には準絶滅危惧種へと変更されたが (遠藤 1989; 堀江 2013)，生息数が

* E-mail: tori@po.kumagaya.or.jp

doi:10.3838/jjo.65.129

JOI:JST.JSTAGE/jjo/65.129

変動する要因や本種の社会構造については、未だ情報が不足している。本研究では埼玉県本庄市の早稲田大学本庄キャンパスの敷地内に生息するオオタカの保護を目的に、早稲田大学教務部の自然環境調査室が2004年から企画して2015年現在まで行っている調査の結果から、2004年から2008年に得られた幼鳥の行動についての新知見を報告する。

日本に生息するオオタカについては様々な地域で発信器装着による個体追跡が行われており、成鳥の行動圏面積（堀江ら2007; 尾崎・遠藤2008）や生息環境（尾崎・遠藤2008）などが明らかにされてきた。しかし、巣立った幼鳥についての先行研究は植田ら（2006）による出生地からの分散と環境利用の報告のみであり、幼鳥が新しくなわばりを確立し繁殖を行う過程については明らかになっていない。オオタカの巣立ち幼鳥が出生地から分散し（Kenward et al. 1993; Bechard et al. 2006）、新たな場所で繁殖を行うためのなわばりを獲得することが知られ、繁殖なわばりでは積極的に同性の他個体を排除する行動も知られている（Kenward 2006; Tornberg et al. 2006）。出生地からの分散は、巣立ち後1~2か月の間に行われるが（例えばKenward 1993; Kennedy et al. 1994; 植田ら2006）、各個体が新しい場所でなわばりを獲得し、配偶者を得て繁殖するには、巣立ちから2~3年かかることが報告されている（Kenward 2006; Tornberg et al. 2006; Wines et al. 2006）。分散開始直後の個体は、特定の場所に留まることなく放浪するが（Tornberg et al. 2006; Wines et al. 2006; 山浦ら2008）、幼鳥では遅くとも、当年10月から翌年の1月には特定の場所に留まることが明らかとなっている（Kenward 2006）。しかし、留まっていた場所から繁殖なわばりを獲得する1~2年の間、新規加入個体の行動や行動圏がどのように変化するかについては明らかになっていない。

オオタカは同一個体が同じなわばりを繰り返し使用する傾向があり、強くなわばりを防衛する（Detrich & Woodbridge 1994; Reynolds et al. 1994）。日本国内でも、関東地方で同じ行動が報告されている（内田2013）。そのため、新規加入個体が繁殖なわばりを獲得するには、先住個体の死亡などによって空いた場所や、まだ占有されていない場所を探す必要がある（Wines et al. 2006）。定着した幼鳥が、繁殖なわばりを持っている成鳥の活動頻度が高いコアエリアを避けることから（Tornberg et al. 2006）、新しい繁殖なわばりの確立には、

先住個体やその防衛行動が大きく影響するだろう。幼鳥が繁殖なわばりを獲得する過程を明らかにするには、先住個体の行動圏や防衛行動に着目する必要がある。

本研究では、雄幼鳥3個体を対象に繁殖なわばりを獲得するまでの行動圏面積の変化、繁殖した場所、先住者である雄成鳥に対する行動の変化を明らかにするために、2004年から2008年の間、繁殖を継続していた雄成鳥1羽とその行動圏内に新たに加えた雄幼鳥3羽に発信器を装着し、新規加入から繁殖に至るまでの期間、オオタカ雄幼鳥が繁殖なわばりを確立する過程や、個体の行動圏や個体間の相互作用が新規加入した年から繁殖を開始した年までの間、どのように変化したかを調べ、防衛行動や行動圏を明らかにするための追跡調査を実施した。

方 法

(1) 調査地

調査は埼玉県北部の本庄市で行った。本庄市は北緯36度14分、東経139度11分にあり、標高100 m程度の平地で、人口約8万3千人の地方都市である。市の中心部から2 km北には利根川があり、3 km南には水田や畑などの耕地、標高100 m程度の丘陵があり、さらにその5 km南には標高300 m程度の丘陵から山地へと繋がっている。東や西側には耕地や集落が点在している（図1）。

オオタカの捕獲は、本庄市街地の南側にある標高105 mの大久保山で2004年から毎年12~3月に行った。大久保山は本庄市街地の中心から南側2 kmにあり、集落と耕地に囲まれた約80 haの丘陵である。東側には新幹線が、西側には高速道路が通り、南側には散在する耕地と集落の間に小さな川が流れ、北側は数100 mが耕地、さらにその北側には本庄市の市街地が広がっている。大久保山の植生はアカマツ *Pinus densiflora* が優占しているが、クヌギ *Quercus acutissima*、コナラ *Q. serrata*、エゴノキ *Styrax japonica* などの落葉樹も多数生育している。本調査地の大久保山では2004年から山の北側と南東側で、2番いのオオタカが繁殖を行っていることが確認されている。2004年の山の北側の繁殖雄は捕獲個体につけた個体番号の後のM5にあたり、M5は2008年以降まで繁殖を行っていた。もう1羽の大久保山の南東側の繁殖雄は8月に死亡し、後に定着した未標識の個体は2005年と2006年に繁殖した。周辺の丘陵部でも、

図1. 調査地と調査個体の巣位置。森林は黒色部，市街地および集落は灰色部，耕地ほかは白色部。

Fig. 1. Study area and nest locations of four Northern Goshawks. Black indicates forest, gray shows range, and white is the area of cultivation and other forms of human land use.

オオタカの生息密度は 100 km^2 あたりなわばり数が8～21と高く，オオタカの繁殖地が複数あることが報告されている（内田ら 2007）。

(2) 捕獲と追跡

オオタカの捕獲には Swedish goshawk trap を用い，2003～2008 年の各年，12～3 月の間に月4回の頻度で行った。この期間中に捕獲された12羽のうち，大久保山周辺に定着をした雄個体4羽を追跡対象とした。このうち1羽は前年から繁殖を行っていた雄成鳥であり，残りの3羽は雄幼鳥で後に全て捕獲地点周辺で繁殖した。行動を追跡した4個体の捕獲時期は以下である（以下，捕獲された個体の性別を示す頭文字Mに，捕獲された順番の数字を個体番号とする）。個体番号M3は2004年12月15日に捕獲した当年生まれの幼鳥，個体

M4は2004年12月25日に捕獲した当年生まれの幼鳥，個体M5は2005年3月2日の捕獲時に既に成鳥で年齢不明，個体M6は2007年1月19日に捕獲した当年生まれの幼鳥時であった。このうち，M4は2006年12月18日に，M5は2007年3月9日に再捕獲した。オオタカは年齢により腹部や背面の羽色が大きく変化するため（茂田ら 2006），外観を観察することで年齢を判断することができる。例えば，幼羽（0歳から1歳半までで本論文内では幼鳥と表記する）は腹部に縦斑があり茶褐色，亜成鳥羽（2歳半までの第1回冬羽で，亜成鳥と表記する）は縦縞だった腹部が横斑になり，褐色の残る白色に，その後の成鳥羽は腹部が白く横縞で，背上面はスレート色の灰色に換羽する。

捕獲した個体は各部を測定してから，テフロン布のハーネスを用いて背部に発信器を装着した。

発信器は Wild Track 社製で、重量は 18 g、電池寿命は 10 ヶ月であったが、実際は装着後約 2 年間、電波を発信し続け調査を続けることができた。発信器は傾斜角度（15 度より大きい小さいか）によって発信間隔が変化するアクティブスイッチのついているものを使用した。追跡には指向性のある 3 エレメントの八木アンテナを、受信機はヤエス社の FT290 MkII を使用した。

観察個体の行動圏面積を計測するため、個体の位置の記録を行った。個体の位置の特定には、まずある 1 地点から方向を定め、対象個体を中心に約 90 度になるように移動した地点からもう一度方向を特定し、その 2 交点に追跡対象がいると推定した。位置特定をより正確にするため、追跡個体の行動に影響を与えない 100 m 程度まで接近し方向を定めることに努めた（工藤ら 2001）。このようにして得られた個体の位置（活動点）を縮尺率 1 万分の 1、あるいは、2 万 5 千分の 1 の地形図上に記入した。また位置を特定した後は、追跡個体を 10 倍の双眼鏡で観察し、狩り、飛翔、他個体との相互作用などの行動頻度を記録した。記録した社会行動は、なわばり争い、なわばり誇示行動、番い形成行動、繁殖行動など他個体との相互干渉で生まれる行動を対象とした。追跡個体と他個体が、追尾や空中で互いに蹴りあうなど相互に影響を及ぼしながら行動を行ったものをなわばり争いとし、争いで追尾している個体を優位とし、逃げている個体を劣位とした。他個体の有無にかかわらず、追跡個体が下尾筒を広げ、大きく羽ばたきながら飛翔を行う行動をなわばり誇示行動とした。番い形成行動は番いとなった時期や相手の年齢、繁殖行動では繁殖に成功したかどうかを記録した。これらの追跡調査は、1 日平均 9 時間 19 分 ± 4 時間 22 分 SD（範囲：1 時間～15 時間 45 分、中央値：11 時間 23 分）を行った。

追跡した 3 個体の幼鳥時の追跡時間は、M3 と M4 は 90 時間、M6 は 32 時間であり、亜成鳥時の M3 は 147 時間、M4 は 111 時間、M6 は 125 時間であった。ただし、M3 と M4 の捕獲は 12 月、M6 捕獲は 1 月だったので、M3 と M4 個体の幼鳥時は 8～11 月までの 4 ヶ月間、M6 は 8～12 月までの 5 か月間は追跡できていない。成鳥時は、M3 は 131 時間、M4 は 455 時間の追跡を行った。M6 は農薬中毒で保護され発信器を外したため追跡データを得られなかったが、生存していた。捕獲時に成鳥だった M5 は、合計 888 時間の追跡をおこなった。この調査対象の 4 個体は、調査時に行方不明にな

ることはなかった。

(3) 統計解析

幼鳥時から追跡を行った雄 3 羽（M3、M4、M6）と成鳥雄 1 羽（M5）を対象に、繁殖状況や季節による行動圏面積の違いを明らかにする解析を行った。また、調査実施時の同時期に存在した M3、M4、M5 については、行動圏の広さや重なり（なわばりが隣接していた M3 と M4 のみ）、3 羽が互いに遭遇したときの行動を比較した。

各個体の行動圏は、追跡調査で得られた 1 時間毎の点を使用し最外郭法（MCP）および 95% カーネル法で面積の推定を行った。MCP 法は行動圏の最大の広さを提示するが、カーネル法は利用確率を確率密度関数で表すため両者の推定面積は異なる（堀江・尾崎 2008）。算出には、Esri 社の地理情報システム ArcView3.3 内の Animal Movement を用いた。3 月から 8 月末までの 6 ヶ月間を夏期、9 月から翌年の 2 月末までの 6 ヶ月間を冬期とし、調査を行った年および季節ごとに全個体の行動圏面積を推定した。M3 は 2004 年 12 月から 2007 年 7 月までの 32 ヶ月間、M4 は 2004 年 12 月から 2008 年 12 月の 48 ヶ月間、M6 は 2007 年 1 月から 2008 年 4 月までの 15 ヶ月間、M5 は 2005 年 3 月から 2008 年 12 月までの 45 ヶ月間の行動データを使用した（表 1）。

オオタカの繁殖状況や季節による行動圏面積の違いを明らかにするため、算出された行動圏面積（表 1）を用いて、一般化線形混合モデル（Generalized linear mixed model, Grafen and Hails 2002）の推定を行った。まず始めに、繁殖により行動圏面積が変化するかを明らかにするため、季節ごとに解析を行った。目的変数には、対数変換した行動圏面積を使用し、誤差構造には正規分布を採用した。説明変数には、繁殖状況（繁殖有／繁殖無）をカテゴリカル変数として主効果に、個体番号をランダム変数に設定した。次に、季節による行動圏説明変数の有意性については、尤度比検定を行った。

なわばり誇示飛翔行動について、年齢によって行動の頻度が変化するかどうかを明らかにするため、1 時間当たりの行動頻度を算出し、Kruskal-Wallis の順位検定を行った。解析には、Statcel（柳井 2000）を用いた。また、なわばり争い行動について、対戦相手や対戦位置による行動の優劣を明らかにするため、勝った場合は 1 を、負けた場合は 0 を目的変数とした一般化線形化線形モデルを行った。説明変数には、羽色から推測した対戦相

表 1. オオタカ雄 4 個体の調査期間と行動圏.
Table 1. Research period and home range area of four male Northern Goshawks.

個体名 Individual	年度 Year	季節 Season	年齢 Age	季節ごとの行動圏面積 Seasonal home range				追跡期間 Tracking period	測定点数 Active point	追跡日数 Tracking days	繁殖状況 Breeding status	繁殖有無での行動圏面積 Breeding status of home range area (ha)	
				MCP 面積 (ha)	MCP 面積 (ha)	95%カーネル面積 (ha)	95%カーネル面積 (ha)					MCP 面積 (ha)	95%カーネル面積 (ha)
M3	2004	冬期 Wintering season	幼鳥 Young	1,864		2,052		2004 年 12 月～2005 年 2 月 Dec 2004–Feb 2005	42	5			
		夏期 Breeding season		2,671		1,946		2005 年 3 月～8 月 Mar 2005–Aug 2005	52	16	独身 Single	6,124	1,962
	2005	冬期 Wintering season	亜成鳥 Immature	4,687		1,826		2005 年 9 月～2006 年 2 月 Sept 2005–Feb 2006	76	12			
		夏期 Breeding season		641		325		2006 年 3 月～8 月 Mar 2006–Aug 2006	79	9			
	2006	冬期 Wintering season	成鳥 Adult	1,338		753		2006 年 9 月～2007 年 2 月 Sept 2006–Feb 2007	89	9	繁殖 Breeding	2,083	568
	2007	夏期 Breeding season		1,118		1,801		2007 年 3 月～7 月 Mar 2007–Jul 2007	12	5			
M4	2004	冬期 Wintering season	幼鳥 Young	1,104		1,350		2004 年 12 月～2005 年 2 月 Dec 2004–Feb 2005	46	5			
		夏期 Breeding season		3,145		3,480		2005 年 3 月～8 月 Mar 2005–Aug 2005	54	15			
	2005	冬期 Wintering season	亜成鳥 Immature	9,498		4,702		2005 年 9 月～2006 年 2 月 Sept 2005–Feb 2006	68	10	独身 Single	12,251	3,977
		夏期 Breeding season		8,424		11,635		2006 年 3 月～8 月 Mar 2006–Aug 2006	32	5			
	2006	冬期 Wintering season		354		113		2006 年 9 月～2007 年 2 月 Sept 2006–Feb 2007	56	5			
		夏期 Breeding season		530		363		2007 年 3 月～8 月 Mar 2007–Aug 2007	115	9			
M6	2007	冬期 Wintering season	成鳥 Adult	449		115		2007 年 9 月～2008 年 2 月 Sept 2007–Feb 2008	55	6	繁殖 Breeding	4,127	453
		夏期 Breeding season		768		331		2008 年 3 月～8 月 Mar 2008–Aug 2008	129	11			
	2008	冬期 Wintering season		3,884		2,009		2008 年 9 月～12 月 Sept 2008–Dec 2008	88	8			
		夏期 Breeding season		1,681		3,126		2007 年 1 月～2 月 Jan 2007–Feb 2007	19	3			
	2007	冬期 Wintering season	幼鳥 Young	3,270		3,907		2007 年 3 月～8 月 Mar 2007–Aug 2007	25	6	独身 Single	7,229	6,868
		夏期 Breeding season		5,739		6,456		2007 年 9 月～2008 年 2 月 Sept 2007–Feb 2008	62	6			
M5	2008	冬期 Wintering season	亜成鳥 Immature	228		98		2008 年 3 月～4 月 Mar 2008–Apr 2008	30	3	繁殖 Breeding	228	98
		夏期 Breeding season		666		133		2005 年 3 月～8 月 Mar 2005–Aug 2005	145	18			
	2005	冬期 Wintering season		1,303		537		2005 年 9 月～2006 年 2 月 Sept 2005–Feb 2006	103	14			
		夏期 Breeding season		846		225		2006 年 3 月～8 月 Mar 2006–Aug 2006	144	12			
	2006	冬期 Wintering season	成鳥 Adult	629		817		2006 年 9 月～2006 年 12 月 Sept 2006–Dec 2006	46	6	繁殖 Breeding	1,770	363
		夏期 Breeding season		517		336		2007 年 3 月～8 月 Mar 2007–Aug 2007	94	8			
2007		冬期 Wintering season		696		673		2007 年 9 月～2008 年 2 月 Sept 2007–Feb 2008	71	7			
		夏期 Breeding season		893		345		2008 年 3 月～8 月 Mar 2008–Aug 2008	142	11			
	2008	冬期 Wintering season		744		728		2008 年 9 月～12 月 Sept 2008–Dec 2008	134	9			

手との年齢差, 対戦が行われた位置を設定し解析を行った。対戦相手との年齢差は, 互いの羽色を基準に推測される年齢差のうち最小値を採用し, 対戦相手が年上の場合は正の整数値を, 年下の場

合は負の整数値を設定した。また, 対戦を行った位置については, 自身のなわばり内の場合は 1, なわばり外の場合は 0 とした。誤差構造には二項分布を, リンク関数には log を用い, 説明変数の

有意性については尤度比検定を行った。これらの解析にはフリーソフト R ver. 3.1.3 (R Core Team 2014) を用いた。

結 果

(1) 各個体の繁殖状況

追跡調査の結果、捕獲時に茶色の羽色をしていた個体番号 M3, M4, M6 の3羽の幼鳥は、ともに8月中（孵化後15ヶ月頃）には換羽して亜成鳥羽になった。その後、M3, M4 は翌年の8月（孵化後27ヶ月頃）に成鳥羽に換羽した。M6 は成鳥羽になる前の5月に、事故で保護された。

各個体の繁殖開始時期と場所は以下のとおりである。M3 は、2006 年の3月（約23ヶ月齢）に大久保山の東約3 km に位置する集落内の小さな神社の20本程度のスギ林で繁殖を開始した。M4 は、2007 年3月（約35ヶ月齢）から大久保山の南東林

内で繁殖を開始した。M6 は、2008 年3月（約23ヶ月齢）に大久保山の東約4 km の狭い屋敷林で繁殖を開始した。2006 年から2007 年に M3 が繁殖した場所と、2008 年に M6 が繁殖した場所は200 m の距離にあった。M5 は2005 年の3月の捕獲時すでに2歳以上の成鳥であり、年齢は不明で、大久保山の北側の山林で繁殖した（図1）。

(2) 行動圏面積の推移

幼鳥では、繁殖をする前と繁殖を始めた後で行動圏面積に大きな変化が見られた。繁殖に入る前の年齢時に、M3 の行動圏面積（100% MCP 法で算出、以下記述のない場合全て MCP 法で表記）は6,124 ha、M4 は12,251 ha、M6 は7,229 ha であったが、繁殖に入ってから M3 は2,083 ha、M4 は4,127 ha、M6 は228 ha と縮小した（表1）。繁殖前の各個体の行動圏と比較すると M3 は34%、M4 は34%、M6 は3%まで縮小した（図2a-c、図3）。

a. M3 の行動圏の推移
a. Change in home range area of male M3.

b. M4 の行動圏の推移
b. Change in home range area of male M4.

c. M6 の行動圏の推移
c. Change in home range area of male M6.

図2. 各鳥の繁殖開始前と後の行動圏の推移。破線は独身期、実線は繁殖開始後、丸は巣位置
Fig. 2. Change in home range sizes from pre-breeding to breeding period. The broken line indicates the pre-breeding (juvenile) period. The solid line indicates the breeding period. Circles show nest positions.

図 3. 年齢ごとの行動圏面積の推移
Fig. 3. Change in home range area over time.

表 2. 繁殖開始期前後の行動圏面積推移に影響する要因——一般化線形混合モデルおよび尤度比検定の結果.
Table 2. The factors influencing the transition of home range area during the pre-breeding and breeding seasons (results of GLMM and likelihood ratio test).

a. 各季節の行動圏面積に対する繁殖開始の影響.
a. The effect of breeding status on home range area in relation to season.

季節 Season	偏回帰係数 (SE) Estimates and SE of GLMM				帰無モデルとの尤度比検定の結果 Results of likelihood ratio test	
	切片 Intercept	繁殖状況 Breeding status			χ^2 Chi-square value	P
冬 (9–2 月) Sep–Feb	7.728	–0.355	–0.822	–0.503	2.819	0.093
夏 (3–8 月) Mar–Aug	0.004	–0.062	–1.815	–0.286	19.962	<0.001

b. 繁殖開始前後の行動圏面積に対する季節の影響.
b. The effect of season on home range area in relation to breeding status.

繁殖状況 Breeding status	偏回帰係数 (SE) Estimates and SE of GLMM				帰無モデルとの尤度比検定の結果 Results of likelihood ratio test	
	切片 Intercept	季節 Season			χ^2 Chi-square value	P
独身期 Single season	8.269	–0.482	–0.54	–0.604	0.938	0.333
繁殖期 Breeding season	6.523	–0.389	0.548	–0.492	1.502	0.22

各個体で繁殖前後の面積推移について季節を限定して比較したところ、夏期には差があったが ($\chi^2 = 19.962$, $P < 0.001$, 表 2a), 冬期は差が見られなかった ($\chi^2 = 2.819$, $P = 0.093$, 表 2a). また繁殖前の独身期 ($\chi^2 = 0.938$, $P = 0.333$, 表 2b) および繁殖に入った後 ($\chi^2 = 1.502$, $P = 0.220$, 表 2b) でも、季節による行動面積の違いはみられなかった. M3, M4, M6 の繁殖に入ってから行動圏は、繁殖に入る前のそれぞれの個体の行動圏内に形成されており、100% 包含されていた (図 2a-c). M3, M4, M6 の 3 羽の独身期の行動圏面積は平均 6,124

ha (95%カーネル法では平均 4,269 ha), 繁殖に入ってから面積は M5 も含め平均 2,052 ha (95%カーネル平均 371 ha) であった. M3, M4, M6 の平均行動圏面積は繁殖期前後で 4.2 倍 (95%カーネル法で 11.5 倍) となった (表 1).

行動圏の重複は、複数の個体間で観察された. 2004 年の冬期から、幼鳥であった M3, M4 の行動圏は半分が重複しており、さらに M3, M4 の行動圏には 2004 年夏期に繁殖した先住個体の繁殖巣が含まれていた (図 4a). M3 と M4 の行動圏の重複はその後継続的に観察され、互いの行動圏が最

a. 2004 年冬期 M3, M4 の最外郭行動圏, 大きい丸形は M5, 大きい四角形は未標識成鳥の巣位置, 小さい三角形は M3 の活動点, 小さい四角形は M4 の活動点.
a. Winter ranges in 2004. The activity points of M3 are indicated as triangles, whereas squares represent M4. The large circle marks M5's nest and the square is an un-banded adult's nest.

b. 2005 年夏期 M3, M4, M5 の最外郭行動圏, 丸形は M5 の巣, 四角形は未標識成鳥の巣位置, 小さい三角は M3, 小さい四角は M4 の活動点を表示.
b. Summer ranges in 2005. The large circle indicates M5's nest, and the square an un-banded adult's nest. The activity points of M3 are shown as small triangles, and those of M4 as squares.

c. 05 年冬期 M3, M4, M5 の最外郭行動圏, 大きい丸形は M5 の巣, 四角形は未標識成鳥の巣位置, 小さい三角形は M3, 四角形は M4 の活動点を表示.
c. Winter home ranges in 2005. The large circle indicates M5's nest, and the square an un-banded adult's nest. The activity points of M3 are shown as small triangles, and those of M4 as squares.

d. 06 年夏期 M3, M4, M5 の最外郭行動圏, 大きい丸形は M5 の巣, 四角形は未標識成鳥の巣, 三角形は M3 の巣位置, 小さい四角形は M4 の活動点を表示.
d. Summer home ranges in 2006. The large circle indicates M5's nest, the square an un-banded adult's nest, and the triangle M3's nest. The small squares indicate the activity points of M4.

e. 06 年冬期 M3, M4, M5, M6 は最外郭行動圏, 大きい丸形は M5 の巣, 四角形は未標識成鳥の巣, 三角形は M3 の巣位置, 小さい五角形は M6 の活動点を表示.
e. Winter home ranges in 2006. The large circle indicates M5's nest, the square an un-banded adult's nest, and the triangle M3's nest. The small pentagons indicate the activity points of M6.

図 4. 2004 年冬期から 2008 年冬期までの各個体の 100% 最外郭行動圏. 破線は M3, 点線は M4, 実線は M5, 狭い点線は M6 の 100% 最外郭行動圏, 丸形は M5 の巣位置, 四角形は未標識成鳥と M4 の巣位置, 三角形は M3 の巣位置, 五角形は M6 の巣位置, 各記号の大きいのは巣位置, 小さなものは活動点.

Fig. 4. Home range size (100% minimum convex polygon) of each individual from 2004 to 2008. The broken line shows the home range of male M4, the dotted line shows male M3, the solid line male M5, and the narrow dotted line male M6. The double circle represents M5's nest, the square shows an un-banded adult or M4, the triangle M3, and the pentagon M6.

f. 07 年夏期 M3, M4, M5, M6 は最外郭行動圏, 大きい丸形は M5 の巣, 四角形は未標識成鳥の巣, 三角形は M3 の巣位置, 小さい五角形は M6 の活動点.
f. Summer home ranges in 2007. The large circle indicates M5's nest, the square an un-banded adult's nest, and the triangle M3's nest. The small pentagons indicate the activity points of M6.

h. 08 年夏期 M4, M5, M6 の最外郭行動圏, 大きい丸形は M5 の巣, 四角形は M4 の巣, 五角形は M6 の巣位置, 小さい五角形は M6 の活動点.
h. Summer home ranges in 2008. The large circle indicates M5's nest, the square M4's nest and the pentagon M6's nest. The small pentagons indicate the activity points of M6.

g. 07 年冬期 M4, M5, M6 の最外郭行動圏, 大きい丸形は M5 の巣, 四角形は未標識成鳥の巣, 三角形は M3 の巣位置, 小さい五角形は M6 の活動点.
g. Winter home range of males M4, M5 and M6. Large circle indicates M5's nest, square indicates nests of un-banded adults, and triangle indicates M3's nest. Small pentagon shows activity points of M6.

i. 08 年冬期 M4, M5 の最外郭行動圏, 大きい丸形は M5 の巣, 四角形は M4 の巣, 小さい四角形は M4 の活動点.
i. Winter home ranges in 2008. The large circle indicates M5's nest, the square M4's nest, and the pentagon M6's nest. The small squares indicate the activity points of M4.

大となった 2005 年冬期には重複面積も最大だった。M3 の行動圏には未捕獲個体の繁殖巣が含まれており (図 4b), M4 の行動圏には, 成鳥 M5 の巣および行動圏 (図 4c) が含まれていた。M3 は繁殖を開始した 2006 年の夏期に行動圏が縮小し, 繁殖成鳥 M5 の行動圏との重複はなくなった。しかし, まだ繁殖に入っていない M4 は, M3 行動圏のすべて, および M5 行動圏の一部を含む大きな行動圏であった。ただしこの時期, M4 の活動点は, 繁殖した M3, M5 の巣付近を避けるよう分布した (図 4d)。

2006 年冬期に M4 は, 大久保山で 2005 年から 2006 年に繁殖していた未捕獲の個体のいた場所を占有するようになった。行動圏は M3 と M4 は重複したが, M4 の行動圏は M5 と重複しなかった。また各個体の活動点の重複は稀であった。さらに

この年には, 新たに捕獲した幼鳥 M6 が加わったが, M6 は他の個体と行動圏の重複は少なく, 北西に離れた地域で活動していた (図 4e)。

2007 年夏期には M3, M5 は前年と同じ場所で繁殖を行い, M4 は大久保山で 2006 年に繁殖していた未捕獲の個体が使った巣で繁殖を開始した。この 3 羽の巣間距離は M3 と M4 は 4,050 m, M4 と M5 は 700 m で, M3 と M4 の行動圏の重複は無く, M4, M5 は一部が重複した。また繁殖していない幼鳥 M6 の行動圏は M4 の大部分, M5 の半分, M3 の一部を含む大きな行動圏となったが, 各繁殖個体の巣周辺には活動点は無かった (図 4f)。2007 年冬期には M6 は M4 の行動圏すべてと, M5 の行動圏, 2007 年冬期前に消失した M3 の巣や行動圏を含む大きな行動圏をもったが, 活動点は M4, M5 の巣周辺は避けていた (図 4g)。

2008 年の夏期には、M6 は M3 の繁殖していた巣から 200 m 離れた小さな狭い屋敷林で繁殖を始めた。この年には M4, M5, M6 が繁殖したが、M6 の行動圏は縮小し、2007 年夏期と同じような行動圏の配置になった (図 4h)。2008 年冬期には M6 は追跡不能になり、M4 と M5 は一部の行動圏が重複し、M4 の行動圏は独身時と同じように南西と北東へ広がったが、M6 のいた巣付近には活動点はなかった (図 4i)。

(3) 個体の成長に伴う他個体に対する行動の変化

なわばり争いとなわばり誇示飛翔頻度はいずれも、個体の成長に伴い行動や頻度が変化した。なわばり争いは、調査期間中 8 月を除いた各月で合計 35 回観察され、その頻度は 1 月が最も高くなったが、繁殖期前後や最中での頻度の差は見られなかった (繁殖前 0.045 回、繁殖中 0.044 回、繁殖後 0.023 回、Kruskal-Wallis 検定 $P=0.309$, $H_2=2.346$)。なわばり争い頻度は、成鳥になってからが 58% と最も高く、亜成鳥 18%、幼鳥 24% であっ

た。成鳥が関わる争いは 1 月から 5 月まで頻度が高く (図 5)、1 時間あたりのなわばり争い頻度も成鳥で最も高かった (成鳥 0.020 回、亜成鳥 0.010 回、幼鳥 0.009 回)。なわばり誇示飛翔は計 31 回観察され、このうち 9 回 (12%) は M3 と M4 が後に繁殖した巣周辺で、12 月から 2 月の間に行い繁殖なわばりを確立したと判断した。他の 22 回 (88%) は既に繁殖なわばりを持っていた個体によって行われ、幼鳥では観察されなかった。1 時間あたりの頻度は成鳥で 0.020 回と最も高く、亜成鳥で 0.005 回であった (図 5)。なわばり誇示飛翔頻度は全調査時間に対し、繁殖前 0.064 回、繁殖中 0.016 回、繁殖後 0.005 回となり、時期により有意に異なった (Kruskal-Wallis 検定 $P=0.049$, $H_2=6$)。なわばり誇示行動は、5 月、8 月、9 月には観察されず、12 月から 4 月までの期間に多く、2 月 (32%) が最も頻度が高かった (図 6)。

追跡した調査対象個体が繁殖なわばりを持つ成鳥 (M5 も含める) になってからのなわばり争い 27 例 (94%) は、同性の雄に対して行われ、雌に

図 5. 追跡個体のなわばり争いの 1 時間内の観察頻度 (2004 年 -2008 年)

Fig. 5. The frequency of territorial competition behavior of tracked individuals (2004–2008).

図 6. 追跡個体の誇示飛翔行動の 1 時間内の月別観察頻度 (2004 年 -2008 年)

Fig. 6. The frequency of territorial displays of tracked individuals (2004–2008).

については雌幼鳥への2回(6%)だけであった。相手に対し優位に振舞ったのが21例(72%)、劣勢だったのは5例(17%)、優劣がなかったのは3例(10%)であった。調査対象個体が劣勢だった5例は、すべて相手の繁殖なわばり内で行われ、優劣がなかった3例は繁殖なわばりの境界付近であった。優位に行動した21例のうち、11例(52%)は相手が成鳥羽(亜成鳥も含む)、8例(雌2例を含む)は相手が幼鳥であった。亜成鳥時の4例では、成鳥羽、年齢不明の雄に対して3例は優位に振る舞い、1例は互角であった。この優位に振舞った3例は、亜成鳥であっても繁殖なわばりを獲得した後、あるいは獲得しつつある時期であった。幼鳥時には2例の争いしか観察されなかったが、成鳥との争いでは劣勢で、幼鳥同士が争った1例では争いに優劣はなかった(表2)。繁殖なわばりを持っていない個体と、持っている個体との争い計28回の比較では、繁殖なわばりを持っていた個体が常に優位であったが(Wald検定, $P=0.008$, 表4)、相手との年齢差とも多少の関係があった(Wald検定, $P=0.056$, 表4)。

考 察

(1) 繁殖前後における行動圏面積や行動の変化

新規加入した3個体はいずれも、1歳未満であった年の12月から行動圏を持ち、独身期の行動圏内に繁殖なわばりを持った。繁殖なわばりを獲得するまでには、行動圏が拡大したのち縮小する傾向がみられたが、3個体共、1歳から2歳までの亜成鳥(第1回冬羽の独身時)の冬期にMCP法で行動圏が最大となった。独身期の行動圏は、繁殖期の行動圏に比べると、MCP法で4.2倍(95%カーネル法で11.5倍)であった。繁殖なわばりを獲得した後は、夏期には繁殖をしていた先住雄M5と同程度の1,000 ha前後まで行動圏を縮小した。繁殖直前期に、繁殖期の行動圏よりもはるかに広い範囲を活動しており、繁殖場所を探していることが考えられる。このように繁殖期直前に行動範囲が広がる傾向は北アメリカのカイバズ高原の研究でも知られている(Wines et al. 2006)。

12月から2月の間に高頻度で観察されたなわばり誇示行動は、なわばりを持っていた成鳥で最も多く、次いで2歳未満の亜成鳥のM3とM4で多く観察された。この誇示飛翔行動は、なわばりの存在を他個体に知らせることで、争いを避ける役割だけでなく、つがい形成や、新規なわばりの

獲得あるいは維持自体に効果のある行動と考えられるだろう(Kenward 2006)。なわばり争い時は、成鳥同士であればどちらか一方が優位あるいは互角に振舞ったが、成鳥と幼鳥間での争いでは、すべて成鳥が優位だった。繁殖が終了した8-9月に成鳥のなわばり争いや誇示行動が少ないことから、これらの行動は、繁殖のためになわばりを防衛するための排他的なものであると考えられる(Kenward 2006)。事故で消失したM6を除き、M3, M4, 先住雄M5は、繁殖なわばりの獲得後の冬期にも繁殖なわばりを含む行動圏に留まった。オオタカの繁殖個体は、営巣場所への執着があり(Detrich & Woodbridge 1994)、冬期に移動する習性のある高緯度地方(Squires & Ruggiero 1995)を除き、当調査地のような気候の温暖な地域では、一年を通して同じ場所に留まることが知られる(Keane & Morrison 1994; Wines et al. 2006; 堀江ら 2007)。高緯度地方の場合では、繁殖地に戻ってから繁殖に入るまでの時間が、温暖な地域より短いため、なわばりを獲得するための事前情報も少なく、さらに先住個体も同じ時期に戻るため、温暖な地域より激しい争いが起こる可能性もある。このため冬期に移動する場所と滞在する場合では、繁殖なわばり獲得過程が異なるかもしれない。また、繁殖なわばりを持った成鳥は、夏期の繁殖期の行動圏に比べ、冬期の行動圏が拡大することが報告されており(堀江ら 2007)、本研究でも統計的な差はなかったものの(尤度比検定 $\chi^2=1.502$, $P=0.220$, 表3b)同様の傾向が見られた(表1)。堀江らの研究地を含む国内の温暖な地方では、同じような行動生態をもっているものと考えられた。冬期に比べ繁殖期に行動圏が狭まるのは、繁殖個体間のなわばり防衛の強化の相互作用、巣の防衛、巣に残る雌や雛のために食物を供給する義務、巣近辺でも生息数の多いスズメの積極的な捕食(内田 2013, 大堀・内田 未発表)などのためと考えられた。

(2) 繁殖の開始時期とつがい相手の特性

オオタカの雄は生後1年以上経ち、幼鳥から換羽して亜成鳥になってから繁殖を始めるが、雌は幼鳥でも繁殖を開始する(Squires & Kennedy 2006)。本研究でも、追跡した3羽の雄のうちM3, M6の2羽が亜成鳥となった生後22ヶ月で繁殖なわばりを獲得し、亜成鳥時に繁殖を開始した。もう1羽のM4も生後32ヶ月の冬期12月に繁殖なわばりを獲得し、3月に繁殖に入っており、いずれ

表3. なわばり争いの追跡相手の性との優劣 (2004 年–2008 年).
Table 3. Male competition: differences in a rival's sex and age (2004–2008).

追跡個体の年齢 Study individual age	相手の年齢 Rival individual age	互角 Equal	優 Predominant	劣 Inferior
成鳥時 Adult plumage	成鳥羽 Adult plumage	3	12	5
	雄幼羽 Male young plumage	0	6	0
	雌幼羽 Female young plumage	0	2	0
	年齢不明雄 Male unknown plumage	0	1	0
亜成鳥時 Sub-adult plumage	成鳥羽 Adult plumage	0	3	0
	亜成鳥 Sub-adult plumage	1	0	0
幼鳥時 Young plumage	幼羽鳥 Young plumage	1	0	1

表4. なわばり防衛行動の優劣に影響する要因—ロジスティック回帰分析および Wald 検定の結果.
Table 4. The factors influencing superiority or inferiority during territorial conflict (results of logistic regression analyses and Wald test).

説明変数 Explanatory variables	偏回帰係数 (SE) Estimates and SE		P 値 P values of Wald test
切片 Intercept	−0.657	−0.575	0.254
対戦相手との年齢差 Age difference	−1.374	−0.72	0.056
対戦位置 (縄張り内外) Competition location	2.818	−1.056	0.008

も亜成鳥羽および成鳥羽に変化してからの繁殖であった。また最初の番相手は、2年目から繁殖を行った M3, M6 では、1歳未満の幼鳥の雌個体であり、営巣場所も神社内の 20 本程度の小さなスギ林や (M3)、狭い屋敷林の中 (M6) であった。このような面積の小さな林を繁殖地として利用したのは、近くの大きな林のある丘陵地などには、繁殖なわばりをもつ先住個体がいたためと考えられる。M3 と M6 から 1 年遅れて繁殖を始めた M4 の場合、繁殖地は面積の大きな丘陵の林であり、前年には未捕獲だった別雄が繁殖をしていた場所に営巣した。M4 は亜成鳥の雌 (1 歳齢) と番になり、繁殖に成功し 1 羽の雛を巣立たせている。このことから、雄にとって繁殖にはまず営巣や採食場所のあるなわばりの確保が必須であり、他個体と比べ M4 の繁殖が 1 年遅れたのは、生後 22ヶ月の時期に空いた場所を見つけられなかった可能性がある。

M3 から 2 年遅れで生まれた M6 は、M3 が 2 年間繁殖を行い失敗した場所をなわばりにして繁殖を始めた。繁殖なわばりを持った雄個体がなわばりを棄て移動することは稀なため (Boal et al. 2003; Kenward 2006; Wines et al. 2006)、M4 は先住雄が、M6 は先住雄であった M3 が死亡などにより消失した後に繁殖なわばりを獲得したと考えられる。この調査では M3, M6 の 2 個体は亜成鳥の 2 歳時には繁殖地に定着し、M4 は 3 歳時に定着した。このような亜成鳥の繁殖参加は、幾つかの場所で記録されている (Squires & Kennedy 2006)。Wines et al. (2006) がカイバブ高原で行った研究では、平均 3.9 歳 (範囲 2–11 歳) まで繁殖なわばりの獲得に年月がかかっており、その後初めて繁殖に入ったと報告されている。カイバブ高原では成鳥のなわばりの維持率が高い (生残率が高い) ことが影響していると考えられている。しかし若い個体が繁殖なわばりを得るまでの行動にはいま

だ未解明のことが多い。繁殖なわばりの獲得に至るまでの行動圏面積や行動の変化を記録した研究は、本研究が初めてである。今後さらに多くの個体を調査し、どのようになわばりを獲得しているかを明らかにする必要がある。新規個体の加入と定着、そして繁殖に入る時期や条件の解明は、本種の個体群動態の解明につながるだけでなく、分布域、繁殖場所の保全や管理に大きく寄与できるだろう。

本論文をまとめるにあたり、早稲田大学教務部自然環境調査室、早稲田大学本庄校地本庄総合事務センター、本庄プロジェクト推進室、公益財団本庄国際リサーチパーク研究推進機構、本庄ドミトリー事務所の職員の皆様に、野外調査に関して多大な便宜を図っていただいたことを感謝いたします。

摘 要

埼玉県の北西部の本庄市周辺でオオタカの1歳未満の雄幼鳥3羽と雄成鳥1羽を捕獲し、発信器を装着して行動追跡を行った。幼鳥のうちの2羽は定着後1年経った1歳時に、1羽は2年後の2歳時に繁殖なわばりを獲得し繁殖した。幼鳥3個体が獲得した繁殖なわばりは、独身期の行動圏内であった。繁殖未経験の個体の行動圏面積は成鳥に比べ大きく、最外郭法で4.2倍（95%カーネル法で11.5倍）の広さがあった。調査中にこれらの新規加入個体が遠くに移動することは無く、捕獲場所である大久保山周辺に定住していたことから、調査対象地に定着していたと考えられる。独身期の個体の行動圏は互いに重複が多く、繁殖なわばりを獲得してからは、重複部は減少した。幼鳥と成鳥との争いでは、成鳥が常に優位であり、繁殖期は成鳥の営巣場所近くは避ける行動が観察された。新規加入個体は、幼鳥時はなわばり誇示行動が見られなかったが、成鳥になった後は、1月から4月の繁殖開始時期になわばりを誇示する行動を行った。オオタカの幼鳥は生まれた年の冬には新しい生息場所に定着し、それ以降の成鳥になるまでの行動圏内で繁殖なわばりを獲得すると示唆された。

引用文献

- Boal CW, Andersen DE & Kennedy PL (2003) Home range and residency status of Northern Goshawks breeding in Minnesota. *Condor* 105: 811–816.
- Bechard MJ, Benton GD & Kaltenecker GS (2006) Occupancy, productivity, turnover, and dispersal of Northern Goshawks in portions of the northeastern Great Basin. *Studies in Avian Biology* 31: 100–108.
- Broström G & Holmberg H (2011) *Generalized linear models with clustering*. R package version 0.82–1.
- Cramp S & Simmons KEL (eds) (1983) *Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa*. Vol 2, Oxford, London.
- Detrich PJ & Woodbridge B (1994) Territory fidelity, mate fidelity, and movements of color-marked Northern Goshawks in the Southern Cascades of California. *Studies in Avian Biology* 16: 130–132.
- 遠藤孝一 (1989) オオタカ保護の現状と問題点. *Strix* 8: 233–247.
- 堀江玲子 (2013) オオタカの分布と環境利用の変遷. 樋口広芳 (編) 日本のタカ学 3: 53–69. 東京大学出版会, 東京.
- 堀江玲子・尾崎研一 (2008) オオタカの行動圏. 尾崎研一・遠藤孝一 (編著) オオタカの生態と保全: 33–39, 日本森林技術協会, 東京.
- 堀江玲子・遠藤孝一・野中 純・尾崎研一 (2007) 栃木県におけるオオタカ雄成鳥の行動圏の季節変化. *日鳥学誌* 5: 22–32.
- Grafen A & Hails R (2002) *Modern statistics for Life Sciences*. Oxford University Press, Oxford.
- 環境庁 (1991) 日本の絶滅のおそれのある野生生物－脊椎動物編. 自然環境研究センター, 東京.
- Keane JJ & Morrison ML (1994) Northern Goshawk ecology: effects of scale and levels of biological organization. *Studies in Avian Biology* 16: 3–11.
- Kenward R (2006) *The Goshawk*. T & AD Poyser, London.
- Kenward R, Marcstrom V & Karlbom M (1993) Post-nesting behaviour in goshawks, *Accipiter gentilis*: I. The cause of dispersal. *Anim Behav* 46: 365–370.
- 工藤琢磨・米川 洋・池田和彦 (2001) ラジオテレメトリーによるオオタカの位置の測定法. *Jpn J Ornithol* 50: 31–36.
- 日本野鳥の会 (1984) クマタカ・オオタカ・ハヤブサの生息状況に関するアンケート調査. (日本野鳥の会編, 昭和 58 年度環境庁委託調査特殊鳥類調査). 環境庁, 東京.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>, accessed 2015–7–3.
- Reynolds RT, Joy SM, Leslie DG (1994) Nest productivity, fidelity, and spacing of Northern Goshawks in Arizona. *Studies in Avian Biology* 16: 106–113.
- 茂田良光・内田 博・百瀬 浩 (2006) 日本産オオタカ *Accipiter gentilis fujiyamae* の測定値と識別. *山階鳥学誌* 38: 22–29.
- Squires JR, Kennedy PL (2006) Northern goshawk ecology: an assessment of current knowledge and information needs for conservation and management. *Studies in Avian Biology* 31: 8–62.
- Squires JR, Ruggiero LF (1995) Winter movements of adult Northern Goshawks that nested in southcentral Wyoming. *J Raptor Res* 29: 5–9.
- Tornberg R, Korpimäki E & Byholm P (2006) Ecology of the

- Northern Goshawk in Fennoscandia. *Studies in Avian Biology* 31: 141–157.
- 内田 博 (2013) オオタカの行動圏と採食行動. 樋口広芳 (編) 日本のタカ学: 105–123. 東京大学出版会, 東京.
- 内田 博, 高柳 茂, 鈴木 伸, 渡辺孝雄, 石松康幸, 田中 功, 青山 信, 中村博文, 納見正明, 中嶋英明, 桜井正純 (2007) 埼玉県中央部の丘陵地帯でのオオタカ *Accipiter gentiles* の生息状況と営巣特性. 日鳥学誌 56: 131–140.
- 植田陸之, 百瀬 浩, 山田泰広, 田中啓太, 松江正彦 (2006) オオタカの幼鳥の分散過程と環境利用. *Bird Research* 2: 1–10.
- Wines JD, Reynolds RT, Noon B (2006) Juvenile movement and natal dispersal of Northern Goshawks in Arizona. *Condor* 108: 253–269.
- 山浦悠一, 工藤琢磨, 尾崎研一 (2008) オオタカの分散と渡り. 尾崎研一, 遠藤孝一 (編著) オオタカの生態と保全: 57–63. 日本森林技術協会, 東京.
- 柳井久江 (2000) エクセル統計. オーエムエス出版, 所沢.