— 原 著 論 文 —

ヤンバルクイナは台石を使用してカタツムリを割る

宮澤 楓・島田将喜*

帝京科学大学生命環境学部アニマルサイエンス学科 〒409-0193 山梨県上野原市八ツ沢 2525

(2016 年 10 月 28 日受付；2017 年 5 月 27 日受理)

キーワード：ヤンバルクイナ，台石使用行動，陸産貝類，ヤンバルマイマイ，シュリマイマイ。

日本鳥学会誌

Japanese Journal of
Ornithology

© The Ornithological Society
of Japan 2017

Kaede MIYAZAWA, Masaki SHIMADA*. Anvil use by Okinawa Rail *Gallirallus okinawae*. Jpn J Ornithol 66: 153–162. (2017)

Abstract. Observations of Okinawa Rail *Gallirallus okinawae* feeding behavior and of cracked snail shells revealed a correlation between shell-cracking techniques using anvil stones and cracked shell types. Three infrared cameras were used to study rail behavior around stone anvils in the forests surrounding Kunigami Village, northern Okinawa Island. Snail shells were collected for analysis. Four individual rails were recorded smashing shells against fixed stone anvils; the first time this behavior has been described for the Okinawa Rail. Snail shells were classified into four types according to the manner in which they were cracked. It is suggested that rails cracked the majority of the shells (of two types) in order to feed on the snails. The use of anvils by rails to crack snail shells allows them to feed on snails that are too large to be swallowed whole, but which are commonly available on Okinawa Island.

Key words: Okinawa Rail, Anvil use, land snails, *Satsuma mercatorius*, *Satsuma atrata*

Department of Animal Sciences, Teikyo University of Science, 2525 Yatsusawa, Uenohara, Yamanashi, 409-0193 Japan.

はじめに

ヤンバルクイナ *Gallirallus okinawae* は沖縄本島北部の国頭村，大宜味村，東村の3村を合わせたやんばると呼ばれる地域にのみ生息する固有種で，ツル目クイナ科の無飛翔性鳥類である（Yamashina & Mano 1981; Taylor 1998）。フィリピンに生息する飛翔性のムナオビクイナ *Gallirallus torquatus* と遺伝的に近縁と考えられている（Sibley et al. 1993; Taylor 1998; Allen et al. 2004; Kirchman 2012）。IUCN レッドリスト，環境省レッドリストでそれぞれ Endangered (EN)，絶滅危惧種 IA 類に指定されており（環境省 2014; BirdLife International 2016），ワイリマンダース *Herpestes auropunctatus* やイエネコ *Felis silvestris catus* といった外来種による

捕食やロードキルの影響による個体数の減少が危惧されている（小高・澤志 2004; 伊澤 2005; 小高ら 2009; 森ら 2010; 尾崎 2010）。

ヤンバルクイナは雑食性だが，ロードキル個体の胃内容物の調査から，陸産貝類（以下カタツムリと表記）はもっとも出現頻度の高い採食品目であり（Kobayashi et al. 2015; 七里ら 2016），ミミズ類が消化されやすく胃内に残りづらい（七里ら 2016）ことを考慮に入れても，カタツムリはヤンバルクイナにとって通年にわたって利用される主要食物であることが示唆される。また，胃から殻径が 25.0 mm のヤンバルマイマイ *Satsuma atrata*（Kobayashi et al. 2015）や殻径が 23.2 mm のオキナワヤマタニシ（七里ら 2016）が殻ごと見つかることが報告されており，成鳥であれば少なくとも殻径 20 数 mm までのカタツムリについては丸飲みできることが示されている。やんばるの森にはヤンバルマイマイやシュリマイマイ *Satsuma mercatoria*

* E-mail: masakishimada@japan.email.ne.jp

doi:10.3838/jjo.66.153

JOI:JST.JSTAGE/jjo/66.153

といった殻径が 40.0–60.0 mm にも達する大型で硬い殻をもつ地上性のカタツムリが多くすむ(西 2015)。ヤンバルクイナにとってこれらの大型カタツムリとは高質の栄養資源と考えられるが、丸飲みすることは不可能であると考えられる。したがってヤンバルクイナにとって、丸飲み以外の方法で大型カタツムリ食を可能にする行動は、競合上有利に働いたはずである。

2005 年、ヤンバルクイナがヤンバルマイマイを石に叩きつけて殻を割り、中身を食べる行動が西銘岳周辺で渡久地豊氏により撮影され報道された(琉球新報 2005 年 11 月 22 日 朝刊)。石の周辺には 20 個ほどの殻が落ちており、このことからヤンバルクイナはカタツムリを同一の石の近くまで運搬し、その石を繰り返し使用して割っている可能性が示唆された。この台石を使用したカタツムリ食行動(以下、台石使用行動)は鳥類の多くの系統から報告がなされているが(Lefebvre et al. 2002; Bondo et al. 2008; Shumaker et al. 2011)、クイナ科 Rallidae からはこれまでほとんど報告がなされていない。唯一マングローブクイナ *Eulabeornis castaneoventris* の生息域内で発見された石の周りに散乱した甲殻類等の殻の痕跡から、マングローブクイナによる台石使用行動を推測した報告が存在する(Woinarski et al. 1998)。しかし、Woinarski らも論じているように、これらの痕跡からだけでは同所的に生息する他動物が殻を割った可能性を否定できない。したがって、クイナ科による台石使用行動の確かな報告はこれまでないと言える。またヤンバルクイナの台石使用行動については新聞報道や映像資料としては累積されてきたものの、詳細な研究はなされてこなかった。

そこで、本研究はヤンバルクイナの台石使用行動を直接観察することで、個体ごとの殻割り・採食行動に含まれる台石使用行動、その行動を構成するシークエンス、カタツムリの割り方と割れ方の対応関係を明らかにし、ヤンバルクイナにとっての台石使用行動の機能を考察する。

方法と対象

調査地は沖縄県国頭村の西銘岳登山道入り口付近(26°47'N, 128°16'E, 図 1)である。予備調査を 2014 年 12 月に行い、西銘岳の麓の林内に複数の割れたカタツムリの殻がいくつかの石の周囲に散乱しているサイトを 4 か所発見した。これらのサイトに Bushnell 屋外型赤外線センサーカメラトロフィーカム XLT HD MAX (1 秒=30 コマ)、また

はトロフィーカム XLT (1 秒=20 コマ)を 1 台ずつ設置した。カメラの設定は、連続撮影時間を 60 秒、撮影間隔 1 秒の動画撮影で統一した。サイト 3 のカメラは調査中に紛失し動画データは得られなかったため、分析から除外した。サイト 1 と 2 は約 600 m、サイト 2 と 4 は約 100 m、サイト 1 と 4 は約 700 m 離れていた(図 1)。カメラの撮影期間は 2015 年 2 月 27 日から 5 月 9 日までの 72 日間(サイト 1, 2, 4)と 2015 年 8 月 8 日から 2016 年 1 月 12 日までの 158 日間(サイト 1, 4)である。いずれのサイトにも植物や落ち葉等が多かったが、サイト 1, 2, 4 でカメラに映る範囲内に存在し最大径が 10.0 mm 以上の地面から露出したすべての石に番号を振って弁別したところ、それぞれ 6, 9, 1 個の石が存在していた。

動画解析には ELAN ver 4.9.1-b を用いた(Lausberg & Sloetjes 2009)。撮影されたすべての動物を同定した。ヤンバルクイナが写った動画について石の周囲での行動を「移動・探餌」または「殻割り・採食」の 2 つに分け、その時間割合を算出した。撮影された個体は嘴や足の色や形状、首のわきの白い模様、胸から腹にかけての縞模様の特徴等を総合することで可能な限り個体識別を試みた。ヤンバルクイナのカタツムリに対する 1 回の殻割り・採食行動は、叩きつけ(カタツムリを基盤となる物体に叩きつける)、つつき(嘴でカタツムリをつつく)と、その結果として生じる採餌(カタツムリの可食部を嘴で咥えて振り回す、採食、嚥下する)の 3 つのシークエンスの連鎖として記述できる。1 回の叩きつけとは、嘴に咥えたカタツムリを右または左から基盤となる物体に対する「叩きつけ動作」の連鎖、1 回のつつきとは個体が頭部を上げた状態からカタツムリに向けての「嘴の振り下ろし動作」の連鎖として定義し、それぞれの動作が 2 秒未満で連鎖しなかった場合、別のシークエンスとした。叩きつけシークエンスは、基盤となる物体に向かって嘴に咥えたカタツムリを「右から叩きつける(R)」、「左から叩きつける(L)」の 2 つの動作の連鎖として表現した。個体ごとの叩きつけの連鎖について、前の動作から次の動作への推移行列を作り推移のパターンに有意な偏りがあるかどうかを、前の動作が R であるか L であるかに関わらず、次の動作が R または L になる確率は等しいとする帰無仮説の下で Fisher's exact test を用いて検定した。動画内で基盤に対して叩きつけられたカタツムリの殻径について、画面上の石の大きさなどから、(丸飲みできる限界と

図 1. 調査地の沖縄県本島北部やんばる地域.

Fig. 1. The study area in Yanbaru, northern Okinawa Island.

される) 25.0 mm 以下またはそれより大きいかに分類して記録した。

カタツムリの殻の採取は、3 か所のカメラ設置場所の石の周囲に限って行った。採取した殻は洗浄し、殻高と殻径の計測、種同定を行い、その後それぞれの殻の割れ方の分析を行った。カタツムリの種同定には東 (1995) および西 (2015) にしたがった。

採取されたカタツムリの殻の割れ方の分析は以下のように行った。まずすべての殻を A から F の 6 方向から見て、それぞれの面が割れて欠損している部分を黒く塗りつぶすようにスケッチした (図 2)。A は殻頂方向から、B は殻底方向から、C は殻口正面から、D は C の対極面、E は C の 90 度右方向から、そして F は C の 90 度左方向から見た面である。スケッチをもとに、面ごとに塗りつぶしの部分が類似しているもの同士をまとめ、それぞれに A1, A2… (面 A の 1 番目, 2 番目の塗りつぶしパターン) のようにカテゴリカルな変数を与えた。次いでこれら 6 つの変数をもつ殻同士の類似性を、カテゴリカルな変数に対する因子分析

の手法である多変量解析 (数量化Ⅲ類) を用いて検討した (永田・棟近 2001)。それぞれの変数に対して 10 次元まで算出し、累積寄与率が約 50% に達する次元をすべて用いて Ward 法によるクラスター化を行い、採取された殻の割れ方のパターンを 4 つのタイプにまとめた。

統計分析にはフリーの統計ソフト HAD ver15.0 (清水ら 2006) を用いた。

結 果

動画分析

サイト 1, 2, 4 では合計 154 回、野生動物が撮影された。うち 17 回は映像が不鮮明で種同定が不可能だった。内訳は鳥類 6 種 128 回 (アカヒゲ *Erithacus komadori*: 69, ヤンバルクイナ: 28, シロハラ *Turdus pallidus*: 23, ノグチゲラ *Sapheopiponoguchii*: 5, ヤマシギ *Scolopax rusticola*: 2, カラスバト *Columba janthina*: 1), 哺乳類 1 種 2 回 (オキナワトゲネズミ *Tokudaia muenninki*: 2) だった。これらの動画のうちヤンバルクイナの動画を除いて

は、ノグチゲラが地面のカタツムリを嘴でつつく行動が1回観察されたが、殻割り・採食行動は観察されなかった。また観察された残りの動物の行

動はすべて移動・採餌行動のみだった。

ヤンバルクイナは、サイト1と4に計230日の撮影期間中それぞれ11日と3日(4.8%, 1.3%), サイト2には、計72日間の撮影期間中5日(6.9%)出現した。サイトごと、撮影期間ごとのヤンバルクイナの撮影頻度を図3に示した。撮影期間の前半(2月-5月), 後半(8月-翌年1月)のいずれでもヤンバルクイナは撮影されたが、前半の方が後半よりも頻繁に記録されていた。

ヤンバルクイナの動画は、全サイト合計で745.8秒得られた。このうち1個体で撮影されたものが694.4秒(93.1%), 2個体が同一の動画に撮影されたものが51.4秒だった(6.9%)。カメラ設置場所におけるヤンバルクイナの行動の時間配分は、移動・採餌に482.4秒(64.7%), 殻割り・採食に263.4秒(35.3%)だった。映像で確認できる限りにおいてカタツムリ以外の動物に対する採餌行動やカタツムリを丸飲みする行動は、一度も観察されなかった。

3つのサイトで撮影された最低個体数は、個体識別された成鳥4個体だった。最大でヤンバルクイナ16個体が撮影されていたが、うち12個体については映像が不鮮明で個体識別が不可能だった。サイト2で識別された個体をそれぞれ2A, 2B, サイト4で識別された個体を4A, 4Bと名づけた(表1)。性別は確認できなかったが、2Aと2Bは3日に渡って同時に撮影されており、つがいと考えられる。サイト1で撮影された個体は、すべて識別不能だった。

図2. カタツムリの殻の6つの側面A-Fと殻の割れ方のスケッチの例。手書きで黒く塗りつぶした部分が割れて欠損している部分。

Fig. 2. Sketches of a sample snail shell from six perspectives (A to F) indicating the cracking pattern; the parts indicated in black were broken and missing.

図3. 撮影期間ごと、サイトごとのヤンバルクイナの撮影頻度の変動。

Fig. 3. Observations of Okinawa Rails by infrared cameras.

表 1. 識別された個体のリストと観察日、観察時間
Table 1. Observations of anvil use by individual Okinawa Rails.

Individuals	Site	Observations	Anvil stones	Total observation time (seconds)
2A	2	26 Mar, 3 Apr, 30 Apr	2-1, 2-2, 2-8, 2-9	150.1
2B	2	26 Mar, 3 Apr, 30 Apr	2-7	296.2
4A	4	30 Apr	4-1	60.9
4B	4	8 Sep	4-1	32.3

表 2. 各個体の殻割り・採食行動における各シーケンスの時間配分 (秒)
Table 2. Time (seconds) spent handling snails by Okinawa Rails using anvils.

Behavior	Individuals				Total
	2A	2B	4A	4B	
Smashing	12.4	2.0	11.0	7.5	32.9
Pecking	1.1	1.7	0.4	0.0	3.2
Eating	39.2	29.5	0.0	0.0	68.7
Total	52.7	33.2	11.4	7.5	104.7

識別された 4 個体すべてが殻割り・採食行動を行った。観察された計 8 回の殻割り・採食のうち、殻割り開始からカタツムリの可食部の採食開始までがすべて記録されたのは、2 個体 (2A, 2B) による計 4 回の殻割り・採食だった (表 2)。殻割り開始から採食開始までの所要時間は、 23.87 ± 7.90 秒 (平均値 $\pm$ 標準偏差) だった。殻割り・採食における各シーケンスの持続時間は、全 4 個体の平均 $\pm$ 標準偏差で、叩きつけ: 1.73 ± 1.83 秒 ($n=19$)、つつき: 0.29 ± 0.21 秒 ($n=11$)、採餌: 11.45 ± 11.82 秒 ($n=6$) だった (表 2)。

叩きつけシーケンスにおいて基盤として使用された物体は全部で 5 つ確認され、すべて石だった (表 1)。すべての個体は基盤となる石に対して正対し、嘴で比較的咥えやすいと考えられるカタツムリの殻の殻口部分を咥えて石へ打ちつけていた (図 4)。サイト 2 に出現した 2A と 2B のうち 2A は合計 4 つの石を使用した、2B は 1 つの石のみを使用した。サイト 4 では、4A と 4B がそのサイト付近にただ 1 つしかない石を別々の日に使用した (表 1)。4B がカタツムリを運搬する行動が 1 度だけ観察された。このケースではカタツムリを嘴に咥えたままカメラの撮影範囲の外まで移動し、何かにカタツムリを叩きつけている音のみが記録された。

叩きつけシーケンスにおける叩きつけ動作の推移の分析は、R と L が合計で 5 回だった 2B は除外し、2A, 4A, 4B の 3 個体についてのみ行った (表 3)。4B のみ R または L の 1 方向から連続

して叩きつける行動に偏っていた (Fisher's exact test: $p=0.0406$, 表 3.1) が、2A と 4A は、両側からの交互な打ちつけと片側からのみの打ちつけのどちらにも有意な偏りは見出されなかった (2A: $p=0.1698$, 表 3.2; 4A: $p=0.4173$, 表 3.3)。

動画中、殻割り・採食されたカタツムリは全部で 8 個あり、このうち叩きつけが確認された 7 個のカタツムリの殻径はすべて 25.0 mm より大きいと推定された。

カタツムリの殻の割れ方の分析

サイト 1, 2, 4 の石の周囲で採取した殻は全部で 32 個であり、うち 4 個は種の同定が不可能だった。これらを除く 28 個の殻を種同定した結果、シュリマイマイ 22 個 (78.6%)、ヤンバルマイマイ 6 個 (21.4%) だった。

面の割れ方は 32 個の殻の面ごとに平均 10.3 ± 1.2 通り、6 面合計で 62 通りの変数に分類された。多変量解析 (数量化Ⅲ類) を用いて各変数に対して 10 次元まで算出したところ、次元 6 までで累積寄与率が 49.5% となった。これらの 6 つの次元を用いたクラスター分析により (Ward 法)、採集された殻の割れ方のタイプは、Type 1: 17 個 (53.1%)、Type 2: 10 個 (31.3%)、Type 3: 4 個 (12.5%)、Type 4: 1 個 (3.1%) に分類された (図 5)。それぞれのタイプの特徴と代表例を図 6 に示した。

殻径を計測できた 26 個の殻径サイズの平均値 $\pm$ 標準偏差は、 32.68 ± 7.57 mm (範囲 19.56–44.50)

だった。このうち 22 個 (84.6%) の殻径は 25.0 mm を超えていた。

考 察

カタツムリの殻口を嘴で咥え保定し、地上に露出した石、すなわち台石に繰り返し叩きつけて殻を破壊して中身を食べる行動（台石使用行動）が、

識別された 4 個体すべてから確認された。台石使用行動を行う個体は、台石に正対しカタツムリの外唇／底唇を嘴で咥え、台石に対して平均 1.73 ± 1.83 秒間連続的に叩きつけ、さらに 2 個体についてはこの叩きつけシークエンスを、カタツムリの殻に対する嘴によるつつきシークエンスを挟んで繰り返すことで、殻割りを開始してから平均 23.87

図 4.1

図 4.2

図 4.3

図 4.4

図 4.5

図 4. 個体 4A による叩きつけの例 (2015 年 4 月 30 日 午前 7 時 20 分)。4.77 秒、カタツムリの殻口を嘴で咥えて台石に正対する。螺塔は真下を向いている (図 4.1)。4.80 秒、石に対して左から叩きつける (図 4.2)。5.27 秒、殻口を咥えなおす (図 4.3)。5.30 秒、石に対して右から叩きつける (図 4.4)。15.80 秒、殻口と対極の側面に穴が開きカタツムリの内臓が飛び出す (図 4.5)。この例ではカタツムリの殻径は 25.0 mm より大きいと推定できる。

Fig. 4. An example of snail smashing by an Okinawa Rail (Individual 4A at 07:20 on 30 April 2015). Fig. 4.1: at 4.77 seconds, 4A stands in front of the anvil stone, holding a snail with the apex facing downwards. Fig. 4.2: at 4.80 seconds, 4A smashed the shell on the anvil from the left. Fig. 4.3: at 5.27 seconds, 4A picked up the aperture of the shell again. Fig. 4.4: at 5.30 seconds, 4A smashed the shell on the anvil from the right. Fig. 4.5: at 15.80 seconds, the shell opposite the aperture broke exposing the snail's internal organs. In this example, the width of the snail's shell was estimated to be more than 25.0 mm.

表3. 個体ごとの叩きつけシーケンスにおける右または左からの叩きつけ動作の推移行列

Table 3. Transition matrices of shell smashing behavior (from right or left) for each individual rail.

a. Individual 4B		
Previous action	Following action	
	R	L
R	7	1
L	2	5

b. Individual 2A		
Previous action	Following action	
	R	L
R	5	4
L	2	8

c. Individual 4A		
Previous action	Following action	
	R	L
R	9	4
L	5	5

±7.90 秒で殻を破壊し中身を食えること（採餌シーケンス）に成功した。つつきは個体 4B では観察されず、他の 3 個体でも合計時間が叩きつけより少なかった。また、カタツムリを丸飲みする行動は 1 度も観察されなかった。以上の観察は、台石使用行動が物理的に丸飲み不可能な大型のカタツムリ食を可能にする手段であることを示唆し、観察が行われた台石となりうる基盤のあるサイトにおいては、一般的な採餌行動であると考えられる。

一方、左右からの叩きつけ動作の連鎖については、3 個体のうち 4B のみに同一方向からの叩きつけを繰り返す傾向が見出された。このことは叩きつけ方には個体差が存在する可能性を示唆する。個体ごとの経験の違い、遺伝的背景の違い（Verhulst et al. 2016 など）が原因となっている可能性が考えられる。

ヤンバルクイナは基盤となる台石に対して正対し、比較的嘴で咥えやすいと考えられる殻の殻口部分を咥えて台石へ打ちつけていた。カタツムリの殻の構造上、図 4.1–4.4 のようにヤンバルクイナが殻口の殻底側（底唇）を咥えて石に打ちつける場合、底唇と対極にある周縁部や螺塔が割れや

すく、また殻口の殻頂側（外唇）を咥えて石に打ちつける場合には、外唇とは対極にあたる周縁部分が割れる可能性が高くなると考えられる（図 4.5; 図 6）。したがって、Type 1（螺塔の部分と殻の側面の両方が欠けているタイプ）は前者の割り方によって、Type 2（殻の周縁部が欠けているタイプ）は前者または後者の割り方によって生じると考えられる。本研究では、調査地の石の周囲で採取され、種が同定できたカタツムリの殻のすべてが大型化する地上性のヤンバルマイマイまたはシュリマイマイ（西 2015）であり、その割れ方の 84.4%が、Type 1 または Type 2 の 2 タイプであることを明らかにした。

セダカヘビ科 *Pareatidae* などの大型カタツムリ食を専門とする捕食者が存在しない沖縄本島には（細 2012）、ヤンバルクイナ以外の在来カタツムリ食者として、オキナワトゲネズミ（Kaneko 2005）、リュウキュウイノシシ *Sus scrofa riukuanus*（小寺・神崎 2001）、リュウキュウヤマガメ *Geoemyda japonica*（Yasukawa et al. 1992）、リュウキュウアオヘビ *Cyclophiops semicarinatus*（Mori & Moriguchi 1988）、ハナサキガエル *Odorrana narina*（長坂 1996）などが挙げられる。しかしイノシシ、ネズ

図 5. 殻の割れ方の多変量解析（数量化Ⅲ類）の結果。各点は殻を表し、空間上で近接している点ほど類似性が高い。6つの次元を用いたクラスター分析の結果（Ward 法）をもとに殻の割れ方を4つのタイプに分類し、それぞれを楕円で囲んだ。

Fig. 5. The results of multivariate analysis (quantification method Type 3) on the cracking patterns of snail shells. Each point indicates a different shell. Points close to each other show high similarity in the cracking pattern. According to the results of cluster analysis using six dimensions (Wald's method), we categorized the cracking patterns into four types, and surrounded each with an ellipse.

図 6. カタツムリの殻構造と殻の割れ方4タイプ。Type 1：螺塔の部分と殻の側面の両方が欠けている。Type 2：殻の周縁部が欠けている。Type 3：殻の底の部分のみ残っている。Type 4：殻の半分より上が残っている。

Fig. 6. The structure of snail shells and four cracking types. Type 1: Loss of the apex with a hole in the side of the shell. Type 2: A hole in the side of the shell. Type 3: Only the basal part remains. Type 4: Only the upper spiral remains.

ミ、ヤマガメによるカタツムリ食の方法は、殻を完全に粉碎するか半壊させる。また、ヘビやカエルは丸飲みする（つまり殻を残さない）ため、螺塔や側面部分だけが選択的に破壊された殻が残される結果にはならないと考えられる。仕掛けられたカメラにはこれらの動物のうちオキナワトゲネズミが2度だけ映ったのみだった。ノグチゲラがカタツムリの殻をつつく行動を1度だけ観察したが、殻割り・採食にはいたらなかった。こうした結果は、これらの動物はまれにしかサイトを訪れることはなく、石の付近に多くの殻を残した可能性は低い。

以上のことから、本研究で採取されたカタツムリの殻の内、サイトの石付近で採取されたこれら2タイプの割れ方をもつカタツムリの殻は、ヤンバルクイナが殻口付近を嘴で咥え、次いで殻の対極部位を台石に叩きつけるという定型化した割り方によるカタツムリ食の痕跡である可能性が高いと考えられる。現在、沖縄本島におけるカタツムリの生息密度は高いとされている（黒住 1997）。台石使用行動は、ヤンバルクイナにとって丸飲み不可能なサイズのシュリマイマイやヤンバルマイマイなど、頑丈で大型だが、地上性で発見と捕獲が容易なカタツムリを効率的に採食可能にする機能をもつと考えられる。

ヤンバルクイナの産卵期は3月下旬から6月にかけてと考えられている（千木良ら 1993）。サイト1、4の付近におけるヤンバルクイナの動画撮影頻度が調査期間の後半（8月–翌年1月）より前半（2月–5月）で高かったことは、産卵期にヤンバルクイナの成鳥が活発に採餌行動を行ったことを示唆し、ヤンバルクイナは産卵期を含む繁殖期に活動的になるという先行研究の報告と合致する（小高・澤志 2004; 森ら 2010; 七里ら 2016）。

もともとサイト付近にはいなかったカタツムリをサイト付近で運搬する行動が、映像として1度だけ確認された。ヤンバルクイナが生息する森の林床に、基盤となりうる石などの物体がどれだけの密度で分布しているかは不明であり、また同所的に生息するカタツムリ類の密度もまた不明である。したがって、本研究によっては食べられたカタツムリが、実際にサイトまで運搬されてきたのかどうかは判断できなかった。

狭い範囲に分布する露出した石を複数個使用する個体が観察された一方、1つしか石がない場所では、その石を複数個体が別の日に使用するのが観察された。今回の結果では、同一の個体が繰り

返し同一の台石を使用しているかどうかは判断できない。また、予備調査の段階で多くのカタツムリの殻が石の周囲に散乱していたいずれのサイトにおいても、ヤンバルクイナの出現頻度や出現個体の台石使用行動の頻度は高いとはいえなかった。サイトの周囲にカタツムリの殻が散乱していたという事実だけでは、そのサイト付近で台石使用行動が高頻度で短期間に行われたという可能性だけでなく、低頻度だが相当長期間にわたって行われたという可能性も否定できず、今後の研究が望まれる。林床の環境が落ち葉や台風などの影響により改変され、台石が使用不能になる場合（金城貴也 私信）のあることと、ヤンバルクイナにとってのカタツムリ食の重要性（Kobayashi et al. 2015; 七里ら 2016）を考慮すると、各個体は行動圏内の少なくとも数か所以上のカタツムリを割ることのできる基盤のある場所を利用している可能性が高い。

本研究は、ヤンバルクイナにとって重要食物である大型カタツムリに対する定型化した採餌行動、すなわち台石使用行動の構造と機能を明らかにした。現在、絶滅危惧種であるヤンバルクイナの保全活動の一環として飼育繁殖等の取り組みがなされている（長嶺 2003）。ヤンバルクイナの野生下における行動や生態に関するこうした詳細な知見は、飼育個体の行動をできるだけ野生状態に近づけるなどの飼育環境の改善を考える上でも重要である。

本研究の実施に際しては以下の方々に大変お世話になった：渡久地 豊氏、長嶺 隆氏、金城道男氏、仲地学氏、中谷裕美子氏、金城貴也氏、玉那覇彰子氏、向真一郎氏、永井華子氏、比嘉瑞希氏、中根 優氏、山本以智人氏、上開地広美氏。また中村美穂氏からは映像資料の提供を受けた。論文作成に際しては山階鳥類研究所の出口智広氏に多大なアドバイスを受けた。この場を借りて厚くお礼を申し上げる。

摘 要

ヤンバルクイナによる台石を使用したカタツムリの殻の割り方と殻の割れ方の対応関係を、行動の直接観察と殻の割れ方の分類によって明らかにした。沖縄県国頭村にて、センサーカメラをもちいた行動観察と、カタツムリの殻の採取を行った。動画内で識別された4個体すべてから地上に露出した石に、カタツムリの殻口を嘴で咥え保定し繰り返し叩きつけて殻の反対側を破壊し中身を食べるというパターンが観察された。台石使用行動はヤンバルクイナにとって一般的で定型化した採餌行

動と考えられる。採取されたカタツムリの殻の割れ方は4つのタイプに分類されたが、うち大多数を占める Type 1 と、Type 2 はヤンバルクイナによる食痕の可能性が高いことが示唆された。クイナ科の系統でこの台石使用行動が直接的証拠により確認されたのは、ヤンバルクイナが最初である。台石使用行動は、丸飲みは不可能だが常時利用可能性の高い大型のカタツムリを採食可能にするという機能をもつ。

引用文献

- Allen D, Oliveros C, Española C, Broad G & Gonzalez J (2004) A new species of *Gallirallus* from Calayan island, Philippines. *Forktail* 20: 1–7.
- BirdLife International (2016) *Hypotaenidia okinawae*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22692412A93352408. (online) <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22692412A93352408.en>, accessed 2017–05–08.
- Bondo KJ, Gilson LN & Bowman R (2008) Anvil use by the Red-cockaded Woodpecker. *Wilson J Ornithol* 120: 217–221.
- 千木良芳範・池原貞雄・嵩原建二 (1993) ヤンバルクイナ *Rallus okinawae* の繁殖に関する若干の知見. 沖縄県庁文化課紀要 9: 1–11.
- 東 正雄 (1995) 原色日本陸産貝類図鑑. 増補改訂版. 保育社, 大阪.
- 細 将貴 (2012) 展望: 島嶼生物地理学で拡散共進化を紐解く (<特集 1> 種間相互作用の島嶼生物地理). *日生態会誌* 62: 339–345.
- 伊澤雅子 (2005) ノネコ、マングースによるヤンバルクイナの捕食 (特集: ヤンバルクイナに明日はあるか). *遺伝* 59: 34–39.
- Kaneko Y (2005) Rodentia. In: Abe HA (ed) *Guide to the Mammals of Japan*: 115–146. Tokai University Press, Hadano.
- 環境省 (2014) レッドデータブック 2014–日本の絶滅のおそれのある野生生物-2 鳥類. ぎょうせい, 東京.
- Kirchman JJ (2012) Speciation of flightless Rails on Islands: A DNA-Based Phylogeny of the Typical Rails of the Pacific. *Auk* 129: 56–69.
- Kobayashi S, Morita Y, Nakaya Y, Nagamine T, Onuma M, Okano T, Haga A, Higa M, Yamamoto I, Nakamura Y, Denda T & Izawa M (2015) Food Habit of the Endangered Okinawa Rail. In: *The Fifth International Wildlife Management Congress (IWMC2015) Abstracts*: 240–241.
- 小寺祐二・神崎伸夫 (2001) 島根県石見地方におけるニホンイノシシの食性および栄養状態の季節的变化. *野生生物保護: Wildlife conservation Japan* 6: 109–117.
- 小高信彦・澤志泰正 (2004) ヤンバルクイナのロードキル. *山階鳥学誌* 35: 134–143.
- 小高信彦・久高将和・嵩原建二・佐藤大樹 (2009) 沖縄島北部やんばる地域における森林性動物の地上利用パターンとジャワマングース *Herpestes javanicus* の侵入に対する脆弱性について. *日鳥学誌* 58: 28–45.
- 黒住耐二 (1997) 陸生巻貝類. 日高敏隆 (監修) 日本動物大百科 第7巻 無脊椎動物: 81–84. 平凡社, 東京.
- Lausberg H & Sloetjes H (2009) Coding gestural behavior with the NEUROGES-ELAN system. *Behavior Research Methods* 41: 841–849.
- Lefebvre L, Nicolakakis N & Boire D (2002) Tools and brains in birds. *Behaviour* 139: 939–973.
- Mori A & Moriguchi H (1988) Food habits of the snakes in Japan: a critical review. *Snake* 20: 98–113.
- 森 貴久・伊部 弘・小倉久美子・佐藤誉康・大谷 結 (2010) ヤンバルクイナの交通事故リスクに関わる要因. *保全生態学研究* 15: 61–70.
- 長嶺 隆 (2003) ヤンバルクイナを守る獣医師の取り組み. *日本獣医師会雑誌* 56: 295–299.
- 長坂拓也 (編) (1996) 爬虫類・両生類 800 種図鑑. ピーシーズ, 東京.
- 永田 靖・棟近雅彦 (2001) 多変量解析法入門 (ライブラリ新数学大系). サイエンス社, 東京.
- 西 浩孝 (2015) カタツムリハンドブック. 文一総合出版, 東京.
- 尾崎清明 (2010) ヤンバルクイナの保全生物学的研究. 東邦大学大学院理学研究科博士学位論文.
- 七里浩志・小高信彦・中田勝士・長嶺 隆・中谷裕美子・大沼 学・澤志泰正・三宅雄士 (2016) ヤンバルクイナの胃内容物. *九州森林研究* 69: 59–64.
- 清水裕士・村山 綾・大坊郁夫 (2006) 集団コミュニケーションにおける相互依存性の分析 (1): コミュニケーションデータへの階層的データ分析の適用. *信学技報* 106: 1–6.
- Shumaker RW, Walkup KR & Beck BB (2011) *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. JHU Press, Baltimore.
- Sibley CG, Ahlquist JE & DeBenedictis P (1993) The phylogenetic relationships of the rails, based on DNA comparisons. *Journal of the Yamashina Institute of Ornithology* 25: 1–11.
- Taylor B (1998) *Rails: A Guide to the Rails, Crakes, Gallinules and Coots of the World*. Pica Press and Yale University Press, New Haven.
- Verhulst EC, Mateman AC, Zwier MV, Caro SP, Verhoeven KJ & van Oers K (2016) Evidence from pyrosequencing indicates that natural variation in animal personality is associated with DRD4 DNA methylation. *Molecular Ecology* 25: 1801–1811.
- Woinarski JCZ, Fisher A, Brennan K, Morris I, Willan RC & Chatto R (1998) The Chestnut Rail *Eulabeornis castaneoventris* on the Wessel and English Company Islands: Notes on unusual habitat and use of anvils. *EMU* 98: 74–78.
- Yamashina Y & Mano T (1981) A new species of rail from Okinawa Island. *Journal of the Yamashina Institute of Ornithology* 13: 147–152.
- Yasukawa Y, Ota H & Hikida T (1992) Taxonomic re-evaluation of the two subspecies of *Geoemyda spengleri spengleri* (Gmelin, 1789) (Reptilia: Emydidae). *Japanese Journal of Herpetology* 14: 143–159.