カワラヒワ *Carduelis sinica* の夏季の集合と換羽*

中 村 浩 志

京都大学理学部動物学教室

Summer Concentration and Moults in the Oriental Greenfinch *Carduelis sinica**

Hiroshi NAKAMURA

Department of Zoology, Faculty of Science, Kyoto University,
Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto 606

は じ め に

鳥類の換羽については、ヒメクロアジサシ *Anous tenuirostris* (ASHMOLE, 1962), ウソ *Pyrrhula pyrrhula* (NEWTON, 1966), ベニヒワ *Carduelis flammea* (EVANS, 1966), モリバト *Columba palumbus* (MURTON et al., 1974), オオゴンヒワ *Carduelis tristis* (MIDDLETON, 1977), アオライチョウ *Dendragapus obscurus* (ZWICKEL & DAKE, 1977) など、すでにいくつかの種について、その時期や様式の克明な記載が発表されている。しかし、これらの研究はいずれも換羽の現象を直接に年周期における換羽時期の適応に結びつけて考察したもので、換羽場所あるいは換羽に伴って起きるさまざまな生活様式の変化をほとんど考慮していない。一方、換羽時期における生活様式の変化や特定地域への移動集合などの現象は、カモ類 (e.g., HOCHBAUM, 1955), ベニヒワ (EVANS, 1966), ズアオアトリ *Fringilla coelebs* (DOLNIK & BLYUMENTAL, 1967), ヤチヨシキリ *Acrocephalus dumetorum* (GASTON, 1976) など知られているが、詳しい野外調査は見当たらず、もちろんその生態的な意義については十分な論議がなかった。

私は、1972年から1977年にかけて、京都市南部の桃山御陵を中心に、カワラヒワの社会構造と個体群について調査を行った。本稿では、繁殖後にみられるカワラヒワの移動と集団生活の実態を、換羽状態、特に飛翔力の低下と関連させながら把握しようと試みた結果を報告し、その生態的な意義、さらには年周期における適応などについても総合的に論議を試みたいと思う。

調査を進めるにあたって、森下正明名誉教授・川那部浩哉教授はじめ、京都大学理学部動物生態学研究室の方々からいろいろとご指導ならびに有益な助言を頂いた。また川那部浩哉教授、西平守孝助教授、滝明夫助手は草稿を読んで批判して下さい。野外調査に際しては同研究室の須川恒・江崎保男両氏の協力を得、また宮内庁桃山陵墓監区の方々には、御陵への立入調査を許可し、私の研究になみなみならぬご理解と多大の便宜を与えて下さ

* 京都大学理学部動物生態学研究室業績第 404 号 Contribution from the Laboratory of Animal Ecology, Department of Zoology, Kyoto University, No. 404

った。ここに記して心から感謝の意を表わしたい。

調査地の概況

調査は、京都市の南東部から宇治市にまたがる地域 (Fig. 1) で行った。調査地域の東には醍醐山系、北には京都東山山塊が横たわり、西に桂川、南には木津川、中央部を宇治川が東南から西南に大きく曲って流れている。桃山御陵地域 (34°56'N) は、東山の南端にあたる宇治川に臨んだ面積 81.7 ha の林地で、まわりを住宅地・畑・水田・造成地などで囲まれている。林はスギ林・アカマツ林・竹林・常緑広葉樹林などから成り、宮内庁桃山御陵墓監区が保護・管理している。宇治川をへだてて桃山御陵から木津川までの地域は水田地帯 (2.5×2.5 km) である。ここは巨椋池が干拓されたところで、調査地内では最も標高が低い (10 m)。林縁の近く、あるいは巨椋干拓地内の水田・畑は、現在急速に宅地化が進行しているが、宇治川・桂川・木津川の河川敷や干拓されずに残された巨椋干拓地周辺の一部の地域にはヨシ原が発達している。

調査方法

(1) 捕獲と標識づけ

成鳥あるいは巣立後の若鳥の捕獲は、畑・水田・河原・造成地などにあるカワラヒワの採食地 (この鳥は、ねぐらまたは営巣場所と採食場所とがそれぞれ別の場所である。この報文では採食場所をすべて以下「採食地」と呼ぶ) 内に、ヒマワリあるいはアサの種子を置き、それに集まってくる個体を無双網により行った。ただし、4 月後半から 5 月にかけてのこれらの種子を食べない時期にはおとりを使用した。成鳥あるいは若鳥の捕獲は、1972 年 1~4 月、1972 年 11 月~1973 年 4 月、1974 年 11 月~1975 年 4 月に桃山御陵 (以下「御陵」と呼ぶ) のまわりの採食地で行い、10 か所で 143 羽、9 か所で 196 羽、16 か所で 218 羽に足輪をつけた。さらに、1973 年 12 月~1974 年 4 月、1975 年 5~10 月、1975 年 11 月~1976 年 4 月、1976 年 5~10 月には、御陵周辺のほか巨椋干拓地をも含めた地域で捕獲を行い、9 か所で 565 羽、7 か所で 185 羽、13 か所で 236 羽に足輪をつけた。

雛の標識は、御陵内で発見された巣の日齢 7~10 日の個体を対象に行ない、1972~1976 の各年それぞれ 38, 45, 69, 60, 61 羽に足輪をつけた。

標識した個体はすべて体重・翼長・尾長などを測定し、また換羽状態を調べた。足輪は A. C. Hughes 社製の数字入りアルミ製のもの 1 個とセルロイド製の色足輪 3 個を用い、標識後成鳥と若鳥はその場所で放鳥し、雛はすぐ巣にもどした。

(2) 個体数の調査

1971 年 12 月から 1976 年 12 月までの 5 年間、毎月 1~3 回計 122 回、御陵内の参道にそった 1.3 km のコースを 1.5 km/時の速さで歩き、この間に観察された個体の位置・数・行動内容を記録した。また 1975・1976 両年の 5~10 月には、毎月 1 回調査地のほぼ全域を歩きまわり、個体数と分布を調べた。さらに 1975 年 6~11 月には夏季に多数個体の集合がみられた 2 地域 (Fig. 3 の m・p 地域) で、蛇行進行法 (黒田, 1967) によりそれぞれ 12 回と 15 回個体数を調べた。

(3) 行動などの調査

1972 年 11 月から 1976 年 12 月までに各月 6~25 日間、1 日あたり 2~8 時間 (平均 4 時

Fig. 1. Habitats in the study area. Main study area is encircled by broken line. Letters a, b, j₁, etc. indicate the artificial feeding grounds where observations were made in 1975 and 1976 with sunflower seeds provided as food. These artificial feeding grounds were set in natural feeding grounds and named a to v in order of observation. The artificial feeding grounds set adjacent to one another or in the same natural feeding ground were named m₁, m₂, m₃, p₁, p₂, etc., in order of observation.

間), 営巣地となっている御陵内あるいはその周辺の住宅地で, 個体の追跡調査を行った。すなわち, 個体をみつけると, その個体が採食地に飛び去るまで, 囀り・争い行動・繁殖状況(番いか独身か, 営巣を開始しているかどうか)などを記録しつつ, 観察された場所を航空写真を基に作製した 1/2500 の地図上に記入した。観察個体が採食地へ飛び去った後は, 他の個体を見つけて同様の観察を繰り返した。また, 営巣中のものについては巣の

発見につとめ、発見した巣については、その後定期的に見まわり、産卵数・孵化数などを調べた。

採食地での観察には、採食地となっている場所に人工的な餌場を設け、それより 4~10 m 離れた場所にブラインドを設置して行った。餌場に集まる個体は雌雄、足輪の有無、足輪の色の組み合わせなどをブラインドから確認し、餌場への飛来・飛去時間、さらに餌場内での争いなどの行動も記録した。この調査は御陵周辺の繁殖地域では 5 年間に 38 回、巨椋干拓地では 2 年間に 23 回、計 61 回行った。ただし毎年 4 月後半から 5 月にかけては、カワラヒワが餌場を利用しなかったため、採食地近くの樹木・建物、あるいは高さ 3~5 m のやぐらの上のブラインドから観察した。また、8~9 月に造成地とヨシ原が隣接した地域に集合している個体については、付近の樹木あるいは堤防といった高所から個体の動きについても観察した。

1974~1976 年には、採食地を利用している個体が夕方飛去する方向を、計 34 個の採食地について調べた。この場合ヨシ原のある方向へ飛去が観察された場合は、その方向にあるヨシ原を調査し、そこがねぐらとなっているかどうかを確認した。

以上の行動観察には、双眼鏡のほか 25 倍の望遠鏡 (spotting scope) も使用した。

(4) 総個体数の推定

御陵内での各時期の総個体数は次のようにして推定した。1~7 月にかけては、70~90% の個体が標識されており、またほとんどが番いとなって特定の区域にそれぞれ定住しているため、未標識個体についても個体識別することができた。したがって、出現個体数調査を数回繰り返せばすべての個体を地図上にプロットでき、その結果総個体数はおのずから明らかになった。これに反して、10~12 月には番いとなっていない個体、あるいは特定区域に定住していない個体がみられるため、未標識個体の個体識別は不可能であった。そこでこの期間の総個体数は、ピーターセン法によって推定した。1~2 月のピーターセン法による推定値と先に述べた個体識別による値とは、最大 2 羽の差しかなく、誤差の少ないことがわかった。

各採食地を利用している総個体数 (N_i) は、標識個体と未標識個体とで餌場を訪れる回数に差がないものとみなし延飛来個体数 (N_{Ai})、延飛来標識個体数 (m_{Ai})、標識個体数 (m_i) とから、以下の式により推定した。

$$N_i = N_{Ai} \frac{m_i}{m_{Ai}}$$

(5) 換羽状況の調査

捕獲個体の換羽の状態は羽域を 18 に区分し (Fig. 10 参照)、羽域ごとに、換羽前・換羽中・換羽休止中・換羽終了を区別することによって調べた。初列・次列風切については、一枚ごとに 0 (旧羽) から 5 (完全な新羽) までの点をつけ、その合計値を求めるスコア法 (NEWTON, 1966) を用いた。また、初列・次列風切の一枚ごとに、旧羽新羽にかかわらず羽の小ささに 0 (完全な大きさ) ~5 (羽がない) の点をつけ、その合計値で飛翔力の低下をあらわそうとする 'raggedness value' (HAUKIOJA, 1971a) を求めた。

若鳥の腹部の換羽状態は、捕獲しなくとも新羽の覆っている比率を双眼鏡などによって判定できる。営巣地あるいは採食地で観察した標識個体の腹部の新羽比率を 10% きざみで記録した。

夏季における特定地域への集合

(1) 繁殖地における個体数の季節変化のあらまし

繁殖地である御陵での1972年から1977年までのセンサス個体数(観察数)・推定標識個体数・推定総個体数の季節変化をFig. 2に示した。5年間を通して、御陵内では8月から9月にかけてカワラヒワがまったく観察されていない。図から明らかなように、総個体数は10月に80羽前後に急増し、以後翌年の3月頃まで徐々に減少し、4月からはかなり急速に減少して8月から9月にかけては皆無になるというパターンを毎年繰り返している。

1976年に御陵内の2か所と、宇治川ぞい、山科川ぞい、巨椋干拓地の東北部の3か所(Fig. 1におけるa, b, m_4 地点のごく近く)で、ヒマワリを栽培したところ、御陵外の3か所にはカワラヒワが8月上旬から集まり、種子を食べた。しかし、御陵内の2か所では夏の間を通じてカワラヒワをまったく見かけず、種子も全然食べられていなかった。ヒマワリの種子はカワラヒワの好物であるから、もしカワラヒワが付近にいれば種子が食われたであろう。また、御陵周辺に位置するa, bの近くのものについては8月下旬まで利用され、以後利用されなくなったが、 m_4 近くのものは、9月下旬までずっと利用された。このことから、カワラヒワは8月から9月にかけては御陵内だけでなくその周辺の地域から完全に姿を消していたことが明らかである。

(2) 夏季集合地域とその場所での生活

カワラヒワが繁殖地から完全に消失していた9月に調査した結果、調査地内ではその分布がわずか3か所に限られていた(Fig. 3)。その3か所は宇治川右岸の木幡西部にあるw

Fig. 2. Seasonal change of the number of birds observed or estimated at Momoyama Mausolea. The total number of birds observed by line census and total number of ringed birds observed during each period were shown by $\cdots\cdots$ and $\cdots\cdots$ respectively. Estimated total number including not ringed birds living in each period was shown by $\cdots\cdots$. In 1972 and in October to December 1973, both the total ringed birds and not-ringed birds in each season were not estimated exactly because sufficient observations were not made or the ringed birds were few. Note that birds were entirely absent from Mausolea (breeding area) in August and September.

Fig. 3. Occurrence of birds during the daytime in September. Upper, 8-9 September 1975; lower, on 15 September 1976. Black circles indicate flock size. Birds were observed only in three areas, w, m and p.

地域、巨椋干拓地東北部の m 地域、巨椋干拓地南西部から宇治川をへだてて右岸をも含む p 地域である。w 地域は、1974~1975 年に造成された 33 ha の場所と 13 ha のヨシ原を含んだ地域で、夏季にはヒエ・タデ・エノコログサ・メマツヨイグサなどが群落をつくり、カワラヒワの餌となる種子を豊富につけている。m 地域は、1972~1973 年にかけて造成された面積約 70 ha の地域で、11 ha のヨシ原が隣接している。ここでも造成地には、夏季に種子が豊富にある。p 地域は、宇治川をはさんで左岸には早稲の水田地域 (105 ha)、右岸には雑草の種子が豊富な造成地 (約 95 ha) のある地域で、川沿いには約 60 ha のヨシ原が存在する。

上に述べたように、9 月にカワラヒワが観察された地域は、いずれも豊富な餌が得られる造成地にヨシ原が隣接した地域である。餌の豊富な造成地は御陵の東および北東にもいくつかあり、またヨシ原は宇治川、桂川に沿って各地に発達している。しかし、造成地や

Fig. 4. Seasonal change in the number of birds observed and estimated at areas w, m and p (see Fig. 3) in 1975. Solid lines show the change in the total number of birds observed. Shaded area and unshaded area in the bottom figure indicate the total number of birds observed in harvested rice fields and in land development areas with abundant weeds respectively. Bars show the estimated total number of adults (solid) and juveniles (open). Letters w, m₁, and p₁ etc. are names of the artificial feeding ground where the estimation of number was made.

ヨシ原がそれぞれ単独で存在する地域ではまったくカワラヒワを観察できなかった。

さて、この w, m, p, 3 地域での個体数の季節変化を、1975 年の値を例に Fig. 4 に示す。まず繁殖地に最も近い w 地域では、6 月上旬から 12 月にかけて 9~33 羽の個体が毎回観察され、ある時期に限り目立って多いというわけではなかった。総利用個体数は、1976 年 9 月中旬の調査では 74 羽で、そのうち 28 羽 (38%) が成鳥であった (1975 年には餌づけできなかったためデータがない)。一方 m 地域では、7 月上旬以前には毎回 10 羽以下であったが、7 月中旬から 10 月までは 100 羽前後の個体数が毎回観察され、11 月以後は再び 30 羽以下に減少している。この間に 4 回推定した総個体数は、各回の出現個体数の 2~3 倍に達している (Fig. 4)。すなわち、この時期のカワラヒワは、1 日の全部をこの造成地で過しているわけではない。また成鳥の数が若鳥に比べ比較的多く、9 月中旬では成鳥が全体の 73% (1975) ないし 62% (1976) を占める (Fig. 4)。

Fig. 5. Seasonal change of roosting sites. Shaded bars represent the numbers of birds flew in the direction of reed bed and open bars these flew in the direction of forest for roosting. Letters l, n₁, m₁, p₁, etc. are names of the artificial feeding ground where the observation was made. Asterisks indicate observations at natural feeding ground. In late August to September, all birds observed during the daytime in the study area roosted in the nearly reed bed.

これに対し繁殖地域から最も遠いp地域では、繁殖期はもとより8月中旬まではカワラヒワはまったく観察されない。最初の出現は8月21日の23羽で、その後急激に増加し、あと漸減して11月中旬にはいなくなってしまう。すなわち、m地域に比べ1か月以上遅れて集まり、姿を消す時期はほぼ一致している。また若鳥が圧倒的に多かった(1975年8月末で98%、同年9月下旬で100%、また1976年9月上旬には95%が若鳥であった)。p地域の左岸は早稲の栽培地域であるが、とり入れが行なわれ地上に落ちた多量の落穂が餌として利用可能となった時期と、この地域へのカワラヒワの急激な集合とが一致している(Fig. 4)。そして9月上旬になって、刈りとられた水田が秋野菜の栽培のため耕作されはじめると、この早稲水田地域からはカワラヒワの数が著しく減少し、それまでまったくみられなかった右岸の造成地に集まるようになる。また、総個体数がセンサスによる観察数の数倍に達することは、m地域と同じであった。

1974年にも、w, m, pの3地域に夏季の集合がみられ、wでは9月3日と19日に成鳥18羽若鳥25羽を、またpでは9月2日と16日に若鳥のみ27羽を捕獲した。したがって、調査地内ではw, m, pが3年間とも夏の集合地となっていたことは明らかであり、ま

Fig. 6. Diurnal fluctuations in the number of birds gathered at artificial feeding grounds m_2 , p_1 and p_2 . Observations were made in the morning at p_1 and m_2 and in the afternoon at p_2 and m_3 .

た繁殖地に近い w, m では成鳥が比較的多く、遠い p ではほとんどが若鳥であった点も 3 年間とも同じであった。このように、カワラヒワが繁殖地域から消失していた時期に、多数の集合がみられた w, m, p 地域を以後「夏季集合地」と呼ぶことにする。

つぎに採食地に集まった個体が夕方どの方向に飛び去るかを観察した (Fig. 5), w および m 地域では、8 月下旬から 9 月下旬までは観察したすべての個体がヨシ原の方向に飛去し、そこにねぐらをとっていた。また、 p 地域でも、すべての個体が宇治川のヨシ原にねぐらをとっていた。先の各地域における個体数調査の結果とあわせて考えると、繁殖地からカワラヒワが消失し、夏季集合地域への集合がみられた時期を中心に、ヨシ原にねぐらをとる個体がみられていることになる。

夏季集合地の餌場集まる個体数の日周変化を Fig. 6 に示す。これによると、採食地には主に朝と夕方に現われ、日中はきわめて少ない。これらの個体の行動観察によると、夜明け直後に隣接したヨシ原から 60 羽以下のいくつかの集団で現われ、約 2 時間ほど採食した後ばらばらにヨシ原に戻っている。日中はヨシ原内で過した後、午後の 2 時頃から再び採食地に現われ、夕方にはヨシ原に戻りそこにねぐらをとっている。採食は、ねぐらとなっているヨシ原から 1 km 内で、数羽から約 400 羽の群れで行なっている。カワラヒワの飛翔は、一般に波状飛翔であるが、これらの夏季集合地での移動は、翼をばたつかせた感じの直線飛翔が多くみられている。

群れは採食地内でたえず離合集散し、餌場を訪れる標識個体の構成はたえず入れかわっていた。また、いつも行動を共にしている個体は見られなかった。御陵で繁殖した雌雄ともに標識されていた番い中、両者の夏の行方が確かめられている例は、1975 年に 8 番い、1976 年に 5 番いあった。そのうちの 1 番いは、雄が p で、雌が m で夏を過した。残りの 12 番いは同じ集合地で夏を過したが、うち 4 番いは別々の日に飛来し、残りの 12 番いは同じ集合地で夏を過したが、そのうち 4 番いは別々の日に飛来し、その後もばらばらに行動していた。また、あとの 8 番いも最初にみられた日に一緒にいたというだけで、その後

の行動はばらばらであった。すなわち、次報で報告する繁殖地に留まっている時期を通してみられる番いの雌雄がたえず行動を共にしているつれ立ち行動は、夏季集合地では観察されていない。また、囀り・求愛行動などの繁殖に関係した行動は、夏季集合地では（採食地でもヨシ原内でも）まったく観察されなかった。

ヨシ原におけるカワラヒワは、葉あるいは穂のある上半分にとまっている。そして日中はもっぱらヨシ原で羽づくろいをする程度で、特別のときを除きヨシ原中を移動することはない。また舞い上ることもない。ヨシ原にはカワラヒワの餌となるものはほとんどなく、ヨシ原の中で採食行動を観察したこともなかった。また、ヨシ原の全面を利用しているのではなく、w, m, p 地域のいずれの場所でも、採食地に近いそれぞれ約 0.5, 2, 3 ha の場所だけに限って集合していた。

(3) 夏季集合地と繁殖地との関係

標識個体を材料に、夏季集合地に集まる個体がどこから来るのかを検討しよう。御陵で繁殖あるいはここで巣立った標識個体について、1975・1976 両年の 4～11 月における採食地の選択状況を見ると (Fig. 7), 両年のパターンは極めてよく似ている。

御陵における繁殖期は 3 月上旬から 7 月下旬である (中村, 未発表)。この時期に御陵で繁殖活動をしている標識個体は、御陵から 2 km 内に位置する a, b, j_{1-2} などの採食地で観察され、御陵から 3 km 以上離れた r, u, v などの採食地や巨椋干拓地ではまったく発見されなかった。一方 2 km 内でも、e, j_{1-2} , s の採食地では御陵で繁殖している標識個体はまれに見つかっただけで、e では東山南部、 j_{1-2} と s では醍醐山系西部の林縁に営巣した標識個体が多く観察された。この場合、営巣地と採食地の距離はそれぞれおよそ 0.5 km, 1.2～1.7 km 程度である。したがって、繁殖期における営巣地と採食地との距離は、このあたりではほぼ 2 km 以内とみてよい。

繁殖最盛期の終る 5 月下旬に御陵で繁殖していた 1975 年の 49 羽の標識個体は、7 月末までにはそこから完全に姿を消し、そのうち 20 羽 (40.8%) が約 2 km 離れた巨椋干拓地北東部の m で、7 羽 (14.3%) が 1.2 km 離れた山科川の n_1 で確認された。これらの個体はその後 9 月上旬に m_2 に集まり、そこで 24 羽が確認され、また 4.5 km 離れた p_1 で 1 羽が確認された。1976 年には、5 月上旬にいた計 42 羽の標識個体のうち、28 羽 (66.7%)

Fig. 7. Movements of adults (left) and juveniles (right) bred or fledged in the Mausolea in 1975 (upper) and in 1976 (lower). Letters a, b, j_1 , etc. represent the artificial feeding grounds. The distance of the artificial feeding grounds from the Mausolea was shown in the abscissa. In the cases of r, u and v, the distance was taken from the nearest forest. No birds were observed in shaded area. Width of horizontal bars connecting artificial feeding grounds with the vertical bar shows the total number of those ringed birds living at the Mausolea that observed at the artificial feeding ground. The size of circles indicates the estimated total number of birds (outermost), the number of ringed birds observed at the feeding ground (innermost, solid), and the ringed birds observed plus the birds marked newly at the artificial feeding ground (middle). Width of solid arrows in left figures shows the observed frequency of movements of ringed birds in the Mausolea. The size of solid circles at 0 km point in the right figure shows the total number of nestlings ringed at the Mausolea in each month. Observed frequency of movements of these ringed nestlings after leaving nest were shown by the width of solid arrows in right figures. Estimated frequency of movements of juveniles among feeding grounds was shown by the width of open arrows. Numerals beside arrows show the total observed number of marked juveniles moved from one feeding ground to another.

が8~9月にかけて m_{5-7} で、また1羽が御陵から南東1 km の w (1975年は調査せず) で観察された。10月中旬に入ると御陵で繁殖したこれらの標識個体のうち、1975年は29羽 (59.2%), 1976年は27羽 (64.2%) が再び御陵に戻った。また、夏の時期の行方が不明の個体は、1975年4羽 (8.2%), 1976年7羽 (16.7%) だけであった。御陵で繁殖した個体の標識率は両年でそれぞれ 89.6%, および 88.9% に達しているから、秋までに生存していた成鳥の 80% 以上は、夏の一時期を m 地域で過していたことがはっきりしている。なお、これら戻って来た標識個体は、11月以後は再び御陵から 2 km 内の a あるいは b を採食地として利用していた。

若鳥は4月上旬から7月中旬に巣立ちする。御陵で巣立った雛には1975・1976両年でそれぞれ 60羽, 61羽標識したが、標識率はそれぞれおよそ5割から6割である。巣立後2~3週間は親より給餌を受け、観察される場所も生れた場所から 500 m 内の範囲に限られていた。5月中旬以後になると、巣立後1か月を経過した幼鳥が御陵から 1 km 以上離れた巨椋干拓地北東部 (i_{1-2}) や山科川畔 (j_{1-2}) の水田、御陵の北東にあるタデが種子をつけた畑 (u)、あるいはその他の雑草が種子をつけた造成地 (k_2) で観察された。7月下旬から8月には、2 km 離れた m 地域 (m_1, m_2, m_3) に1975年5羽, 1976年4羽が姿を現わし、さらに9月には4.5 km も離れた p 地域でそれぞれ7羽, 4羽が確認された。各年とも4羽が10月中旬以後に御陵に戻った。

これら雛の時期から標識した若鳥の他に、巣立後採食地で捕獲し標識放鳥した若鳥 (すなわち生まれた場所と時期が不明の個体) を含めて移動の様子をみると、7月末から8月にかけて m, n, o の造成地に集合がみられた後、8月下旬から9月にかけて多くが p 地域に移動していた。その後10月中旬には、再び多数の個体が m 地域 (m_4, m_5, m_7) あるいは n_2 に戻っていた。

成鳥は、7月下旬 m_1 で見つかった御陵繁殖の標識個体のうち、80% が9月上旬にすぐ近傍の m_3 で確認された。これらの個体のうち8月下旬に m_2 で確認された個体は2羽であるが、多くはこの間 m 地域に定住していたと推測される。 m_4 に残っている個体は10月中旬になると極めて少なく(3羽)、多くはすでに御陵に戻っていた。これに対し若鳥は、7月下旬から8月下旬に m_1 あるいは m_2 で確認されたまたは新たに標識された計110羽の標識個体のうちの34羽 (31%) が8月下旬には p_1 に移った。また p_1 の標識個体217羽中の53羽 (24%) は9月下旬に対岸の p_2 で再確認された。その後10月に入るとこれらの個体の一部は m_4, n_2, a, b といった繁殖地近くの場所に戻った。すなわち、宇治川の両岸にわたる p 地域は、8月下旬から10月初めにかけて若鳥の夏季集合地として定住的に利用されていたことが予想され、また繁殖地域との季節的な往復の道では、多くのものが m 地域に立ち寄っていたことになる。

以上に述べたものは、御陵で繁殖あるいは巣立った標識個体についての移動の様子であるが、 w, m, p 地域に集合した個体は、御陵で繁殖ないし巣立った個体だけでなく、それ以外の地域の個体が多数混じっている。そこで夏季集合地域に集まった標識個体について集合前の繁殖地と集合場所、さらに集合後に戻った繁殖地との関係をもとにすることにする。

1975・1976年の繁殖開始時期にあたる2~3月に御陵あるいはそのまわりの繁殖地で観察された標識個体のうち、その年の夏に w, m, p のいずれかで再確認されたものは、それぞれ59羽 (47%) と55羽 (39%) であった。これらの個体について、繁殖地と夏の集合地

Fig. 8. Summer concentration of ringed adults in 1975 (upper) and in 1976 (lower). Circles I-X indicate the total number of birds bred in each area and circle m and p the total number of birds observed in each concentration area. The inner solid circles show the observed total number of ringed birds and outermost circles the estimated total number (ringed plus unmarked). Width of arrows indicates the observed total number of ringed birds moved from the breeding area to the concentration area.

との関係を見ると、ほとんどの個体 (86%) が 3 km 以内の繁殖地から集まって来ていた (Fig. 8). 特に w と m では、近くの繁殖地から集まってくる傾向が認められる。また、一つの繁殖地のものが必ずしも同じ集合地に集まるわけではないことは、御陵については先

Fig. 9. Return of adults (upper) and dispersal of juveniles (lower) from concentration areas (m and p) to breeding areas (I-X) in 1975. Further explanations as in Fig. 8.

に述べたが、繁殖地 VII のものも m と w を利用していることでもわかる。

若鳥については、御陵のほかには 1976 年に IX と X の繁殖地で雛の時期に標識した計 19 羽しか資料がないが、これらの個体の m, p, w での再確認率は 15.8% (3 羽) で、御陵で同様に調査した場合の 10.5% よりも少ないわけではない。すなわち成鳥の多くが 3 km 以内といった近い地域から集合しているのとは明らかに異なっている。また 1975 年 m, p

Fig. 10. Sequence of moult in adults (solid) and juveniles (shaded). Width of horizontal bars in each feather tract indicates the percent of birds in moult. The division of feather tracts is after Newton (1966). Dates and places of moult examination in two successive years are given at the top. See Fig. 1 for locations of the feeding grounds. Simple open circles are the feeding grounds where observations only were made and, solid circles the feeding grounds where birds were captured after the observation. Circles with a horizontal line indicate the feeding grounds where sunflower seeds not eaten by birds.

に集合した個体数は、成鳥では御陵からの個体（推定 30 羽）の 6.0 倍であるのに対し、若鳥では 61.3 倍（御陵からの推定は 31 羽）となっている。これらの数値は、若鳥は成鳥よりもずっと広い地域から集合していることを示すものであろう。

次に m, p で夏を過ぎた標識個体のうち、翌年の 2~3 月に繁殖地で再確認されたものについて見てみよう (Fig. 9)。成鳥では 53.2% (計 79 羽のうちの 42 羽) が再確認されているが、81% (34 羽) の個体は 3 km 内の繁殖地に分散している。また 95% の個体は前年と同じ繁殖地に戻り、5% の例外個体もすべて隣の地域で繁殖している。一方、若鳥は 13% (301 羽中 38 羽) しか繁殖地域で再確認されていないが、成鳥では確認されていない IX, X といった最も離れた地域でも 7 羽が確認された。すなわち成鳥は近い地域へ戻っているのに対し、若鳥は一般にかなり広い地域へ分散していることが明白である。

Fig. 11. Seasonal change in the percentage of juveniles in four moult stages: pre-moult (juvenile plumages), moult, interruption of moult, and post-moult (adult plumages).

1975 年に m あるいは p に集まった標識個体中、翌年 m, p, w のいずれかで確認されたものは、1975 年にすでに成鳥であったものでは 26% (79 羽中 21 羽)、若鳥であったものでは 10% (301 羽中 30 羽) である。また 2 年間同じ場所に集まったものは、成鳥ではこのうちの 95% (20 羽)、若鳥では 67% (20 羽) で、集合地を変えた若鳥 10 羽のうち 9 羽は遠い p から近い w あるいは m に変えていた。

換羽

1975・1976 両年の 5 月から 11 月にかけて調べた捕獲個体について、18 の羽域の換羽状態の季節変化を Fig. 10 に示した。この図から明らかなように、成鳥ではすべての羽の換羽が 7～11 月の間に行なわれる。若鳥では、初列・次列・三列風切羽、尾羽、小翼羽など、飛翔羽の換羽は 7～11 月に行なわれるが、非飛翔羽の多くは 5～6 月にすでに換羽中である。そこで飛翔羽と非飛翔羽にわけて、換羽状況を述べる。

(1) 非飛翔羽の換羽様式

まず若鳥について非飛翔羽の換羽様式をみよう。Fig. 11 に示したように、背・腹・腰・肩などの体羽や小・中雨覆、上・下尾筒などは、5 月に換羽が開始される。6 月下旬から 7 月下旬までは換羽がいったん「中断」し、あるいは極めてわずかの個体だけが換羽を続

Fig. 12. Percentage of adult plumage covered on the abdomen (ventral tract) in juveniles in relation to the date of fledging. Each line represents an individual. The observations with a binocular ($\times 9$) or a monocular telescope ($\times 25$) were shown by ($\cdot$) and those by capture by ($\square$). The interruption of moult ascertained by the examination of captured birds was shown by ($\bullet$).

ける状態になり、8月上旬から再び換羽が盛んになる。このような「中断」は、早く換羽を開始した個体が7月までにその羽域の換羽を終了し、おそい個体が8月以後に開始するというように個体差としてあらわれるのではなく、同一個体の同一羽域が、一部は旧羽のまま、一部はすでに新羽になっているという状態、すなわち個体として換羽を中断した状態である。もちろん、背・腹部といった体羽で典型的にみられるように、8月に初めてその羽域の換羽を開始する個体もある。またこのような換羽前の個体は、5月末から6月末にかけて初めて捕えられた個体に多くみられるもので、これらは遅く巣立った個体であると推定される。

御陵で巣立った標識個体 121 羽のうちその後観察された 35 羽について、腹部の換羽量変化を個体別に追跡した結果を Fig. 12 に示す。4 月に巣立った個体の多くは、巣立後 30 日前後で換羽を開始した。これに対して 5~6 月に巣立った個体は、巣立後 60 日たっても換羽を開始しなかった（例外は 4 例 17% で、このうち 3 羽は 5 月上旬の巣立個体）。早く巣立った個体でも、6~7 月には換羽速度のにぶる傾向がみられ、この時期に捕獲した 5 羽は、いずれも腹部の換羽を途中で休止しており、また小雨覆（例外 2 羽あり）・背・肩（例外 1 羽あり）も換羽を休止していた。腹部の換羽は、7 月下旬以後になると再開ないし開始されるが、遅い時期に巣立った個体ほど早い速度で換羽する傾向がみられる（Fig. 12）。そして 10 月末までにはすべての個体が腹部の換羽を終了している（Fig. 10）。

これらの標識個体の結果と Fig. 11 に示した比率の変化からみて、非飛翔羽の換羽開始時期は 5 月上旬以前に巣立った若鳥とそれ以後のものとは、大きく異なっていると判断できそうである。つまり、若鳥の非飛翔羽の換羽は前者では早く開始され、6~7 月に休止し、7 月下旬ないし 8 月に再開されるのに対し、後者では巣立後長く換羽が開始されず、7 月下旬以後に開始されてからは早い速度で進む。なお、6 月中旬以後、すなわち極めて

Fig. 13. Primary moult score in relation to date. Each birds examined was given a score (0-45) according to the state of moult of the primary feathers. Each line represents an individual. Estimates of the mean rate, duration and timing of primary moult are calculated by 'regression analyses' (Newton, 1966). D=date (day 1=1 July); P=primary moult score; S=start of moult; E=end of moult; Du=duration of moult.

Fig. 14. Seasonal change of 'raggedness of wing' (HAUKIOJA, 1971a). Raggedness values were used to indicate the reduction of flying ability. Numerals beside solid circles show total number of birds examined.

おそく巣立った若鳥については、巣立後45日以前に腹部の換羽を開始した個体が1羽発見されただけで、詳しい様子は不明である。しかし、9月はじめには腹部の換羽を開始していない若鳥はまったくいなかったことから、これらの個体も9月はじめまでには換羽を開始していることは明らかである (Fig. 11)。

初列雨覆については、11月以後になっても換羽前あるいは換羽休止中の若鳥がみられた (Fig. 11)。このような例は、調査地のカワラヒワでは、ごく一部の個体の風切羽・尾羽を除き、初列雨覆に限られ、また成鳥ではまったく見られなかった。そこで9月以前 (成鳥と若鳥の判定が可能) に標識した若鳥のうち、11月から翌年の4月にかけて再捕獲された22羽について、この羽域の換羽状態を調べた結果、換羽前・換羽中・換羽休止中・換羽終了の個体はそれぞれ36, 0, 36, 27%で、11月末の値とほぼ等しく、またその間に割合の変化は認められなかった。すなわち、生れた年の最初の換羽で全身の羽を成鳥羽に換羽し終える完全換羽の個体は若鳥の27%で、残りは初列雨覆などのごく一部の羽に限られてはいるが、換羽を完全には終えず、翌年まで若鳥羽を残している。

成鳥の非飛翔羽の換羽は、7~11月にかけて飛翔羽の換羽と平行して行なわれ、換羽の休止はまったくみられない。また次に述べる飛翔羽をも含め、すべての羽域の換羽が秋までに終了する。

(2) 飛翔羽の換羽様式

飛翔羽の換羽は、成鳥だけでなくその年生れの若鳥も行なっている。まず飛翔羽として最も重要な9枚の初列風切羽の換羽スコア (右翼) を検討してみよう (Fig. 13)。換羽の開始および終了時期は、性や年度のちがいによっては殆んど変らないが、成鳥では7月上旬から10月上旬、若鳥ではこれより1~2週間おそい。しかし、換羽期間の長さはいずれも

90 日前後で、換羽速度も期間内を通じてほぼ一定で、一日あたり 0.5 スコア足らずである。

初列・次列風切羽を対象とした 'raggedness value' (HAUKIOJA, 1971b) の季節変化は、Fig. 14 に示した通りである。成鳥の示す値は 7 月中・下旬、若鳥の値は 7 月下旬から 8 月中旬に、いったんピークをつくり、その後わずかに減少あるいは停滞するが、次列風切羽の換羽開始とともに再び上昇し、成鳥では 8 月中旬から 9 月下旬にかけて、若鳥では 8 月下旬から 10 月中旬にかけて第二のピークに達し、この値の方が第一のピークの値よりも高い。この値の大きさが、HAUKIOJA (1971a, 1971b) のように飛翔力の低下そのものと関連するものとすれば、飛翔力が最も低下するのは第二のピークの時期だということになる。またこの時間は、風切羽のほかに飛翔に重要な尾羽と小翼羽の換羽の盛んな時期でもあり (Fig. 10)、さらにすでに述べた通り、飛翔形態にも変化がみられる時期でもある。

若鳥の初列風切の換羽開始時期は 7~8 月、また尾羽は 8~9 月というように、飛翔羽の換羽開始時期にも、個体によりかなりの差がみられている。7 月 25 日に捕獲した計 105 羽の若鳥について、腹部の換羽量が 20% 以上 (4 月以前に巣立ったと思われる) の 25 羽と、10% 以下 (5 月以後と思われる) の 80 羽とを、初列風切のスコア数で比較すると、前者は平均 10.2 (0-23)、後者は 1.7 (0-8) の値を示した。このことは風切羽の換羽開始時期が、巣立ち時期の早遅と関連があることを示すものと考えてよい。しかし、これらの若鳥はいずれも 10 月末までには揃って風切羽の換羽を終了した (Fig. 11)。

考 察

(1) 夏季の集合と換羽との関係

調査地のカワラヒワは、年間通して付近でみられるという意味では留鳥であるが、繁殖地の中に年間通して留まっているわけではない。カワラヒワが繁殖地からいなくなる頃から、特定の地域に集合し、再び帰ってくるまでの時期は、ちょうど換羽、特に飛翔羽の換羽時期にあたっている。そこで、时期的な対応をもう少し詳しく見てみよう。

成鳥では、繁殖を終えた個体が繁殖地から消えはじめる 7 月上旬が換羽の開始時期にあたっており、夏季集合地に集合し、そこへの高い定住性がみられた 8 月中旬から 10 月上旬が、'raggedness value' および飛翔形態の変化などから示されたように、ちょうど飛翔力の最も低下した時期にあたっている。10 月中・下旬に繁殖地に帰って来た時期は、換羽終了時期と一致している。いっぽう、換羽開始時期が成鳥に比べ 1~2 週間遅れる若鳥は、8 月下旬まで特定地域への定住性がみられず、その後 m あるいは p 地域に集合し、集合地で比較的高い定住性を示す 10 月中旬にかけては、飛翔力の最も低下していた時期にあたっている。換羽終了時期も成鳥に比べ 1~2 週間遅れるが、繁殖地への戻り時期もほぼ同じ程度に遅れている。

夏季集合地の一つである m 地域には、7 月下旬から 8 月下旬にかけて成鳥・若鳥がともに集合するが、8 月下旬にすでに飛翔力の最も低下する時期に入っている成鳥は、ヨシ原からわずか 1 km 離れた餌場 m_2 にほとんど採食に現われない (Fig. 7)。またこの頃 p 地域では、早稲のとり入れにより多量の餌が得られるが、成鳥はこの地域へはほとんど移動しない。これに対し、ちょうど換羽中間期の比較的飛翔力のある時期にある若鳥は、多くのものが m_2 に出現し、さらにその後 p 地域に移動する。しかしこれらの若鳥もまた、p

地域に移動し飛翔力の低下する時期に入ってから、早稲水田で餌が得られなくなると、雑草の種子の得られる対岸の造成地に場所を変えるだけで、他の地域へは移動せず、多くの個体は9月末から10月初めまでこの地域に定住する。すなわち、カワラヒワが繁殖地から移動し、再び繁殖地に帰ってくるまでの時期は、換羽時期とおおまかに一致しているというだけでなく、飛翔羽の換羽による飛翔力の低下ときわめて密接に関係しているといえることができる。

カワラヒワが繁殖後の夏から秋にかけて繁殖地から一時まったく姿を消す現象は、御陵付近に限られたことではなく、御陵に隣接した東山あるいは醍醐山系の林縁地域でもみられている。1973・1974 両年の8月末から9月に、計11時間にわたりこれらの繁殖地を調査した結果は、これらの繁殖地内でも同様にカワラヒワをまったく観察できなかった。カワラヒワが繁殖後の夏から秋に一時的に繁殖地から移動することは長野県（中村，1969）・三重県（樋口，私信）でも知られているので、これはカワラヒワに一般的な現象と考えてよい。

すでに述べたように調査地内で夏季の集合がみられる地域は、造成地とヨシ原とが隣接した地域に限られている。そしてヨシ原とそこから1 km 以内のきわめて狭い地域に集合した多数のカワラヒワは、番い関係など繁殖期にみられたさまざまな個体間関係を解消した状態で、集団生活をしている。このように夏から秋の時期に限って、カワラヒワがヨシ原のある地域に集まる現象は、新潟県福島潟でも知られ（柿沢，1974）、また京都市北部の深泥池でも観察されている（須川，私信）。さらに私自身 1973・1974 両年の8月末から9月にかけて、調査地の南10 kmにある木津川のヨシ原に、500~1000羽の個体が集合し、そこをねぐらとして周辺の河川敷にあるマツヨイグサの種子を食べて生活しているのを観察している。また福島潟を1978年9月に改めて調査した結果、集合場所は餌の豊富に得られる干拓地に隣接したヨシ原にのみ限られ、さらにその一部の干拓地に近い部分だけをねぐらとしていたことが確かめられた（中村，未発表）。

長野県上田市から埴科郡坂城町にかけての千曲川沿岸地域では、ヨシ原が十分発達していないので、この地域にすむカワラヒワは毎年特定の中州に集合し、その中にあるニセアカシア林にねぐらを取り、隣接したマツヨイグサの群落内でその種子を食べている（中村，1969）。したがって、集合がみられる場所はヨシ原に限られていないが、とにかく豊富な餌が得られる場所と休息地・ねぐらとなる安全な場所とが隣接していることが条件になっているようである。餌が豊富に得られるだけあるいはヨシ原だけの地域は集合地には選ばれなかった。換羽によって飛翔力が低下しているカワラヒワにとっては、餌のある場所とヨシ原との2つが近い距離に存在することがきわめて重要な意味を持つわけである。

ヨシ原のない地域では、林が換羽中のねぐらないし休息地となっているので、林も換羽場所として適当なものであることは明らかである。しかし、調査地内で造成地と林とが隣接している御陵の北の地域（Fig. 3 参照）は、換羽が始まるまでは採食地あるいはねぐらとして利用されていたにもかかわらず、また夏の時期にはこの造成地の餌条件あるいは林が特に変化したと思われないにもかかわらず、換羽地としてはまったく利用されていない。私の調査した限りでは、ヨシ原が存在するところではどこでも、もっぱらヨシ原への集合がみられ、林と造成地の隣接するところでの換羽の例はなかった。このようなことからみると、換羽中のねぐらあるいは休息地としては、林縁よりヨシ原の方が適していると

考えられる。

4月末以前に巣立った若鳥は、巣立後約1か月から開始した非飛翔羽の換羽を6月に入るといったん休止した。また5月中旬以後に巣立った若鳥はこの時期には換羽を開始せず、7月後半に入ってから開始した。これらの明確な原因は、残念ながら不明である。しかし5月末から6月初めというのはそれまで採食地であった水田が一斉に耕作され田植が行なわれるため、採食地を畑あるいは造成地などに移さざるを得なくなる時期である。また6月から7月前半は梅雨の時期で、春に咲く草本植物の種子生産はほぼ終り、夏に咲く草本はまだ種子生産を十分始めていない、いわば端境期にあたる。さらに餌場の餌は毎年5月にはまったく利用されないにもかかわらず6月に入ると再び利用されるようになる。これらの点から考えると、餌条件の悪化が換羽の休止と開始時期の遅延をもたらす一つの要因かも知れない。しかしこの点については、餌となる草本の種子についての調査とカワラヒワの体重・生存率などについての詳しいデータの分析がさらに必要とされるので、ここでは可能性の指摘にとどめたい。

(2) 換羽期における集合についての他種との比較

換羽時期に特定の地域に集合する現象は、最初に述べたように他の鳥でも知られている。最も著名な例はガンカモ科 *Anatidae* の水禽類で、一般に換羽移動 (moult migration) の名で知られている (LACK, 1974 など)。カモ類の風切羽の換羽期間は1か月程度 (DEMENT'EV, 1952) とカワラヒワの90日間に比べきわめて短かく、また換羽地では風切羽が一斉にぬけ落ちるため、3~4週間はまったく飛べない状態となる。集合のみられる場所は、オナガガモ *Anas acuta* やマガモ *Anas platyrhynchos* では沿岸・入江・河口・湖などにあるガマ帯やヨシ原で、日中はこれらの植生の中に隠れていて、夕方になると水辺を泳いで、イバラモ *Najas marina*、セキショウモ *Vallisneria* spp., ヒルムシロ *Potamogeton* ssp. などの植物体や種子を餌とする (DEMENT'EV, 1952)。また換羽中は、'eclipse' 羽毛と呼ばれる目立たない色に変えることも知られている。

カモ類にみられる一斉換羽という様式は、すでに述べた生活のしかたからみて、カワラヒワにはとれないことが明らかである。まず第一に、陸上生活者であるカワラヒワにとっては、飛べないという状態は小規模の移動をも極めて困難にする。またカワラヒワの食物となっている草本の種子は、河川敷・耕作地・造成地といった一般に不安定な環境に生産され、多くの場合一時的であり、例えば増水・耕作・さらには鳥自身による食べつくしなどにより短期間のうちに消滅する危険性を持っている。したがって、これに対処しようとするれば、カモ類の場合と異なって換羽期間を通してある程度の飛翔力を持っていることが不可欠である。また逆に植物食という点でみれば、長い期間にわたる若干の飛翔力の低下は、動く餌をとる鳥に比べれば、あまり致命的ではないと想定される。

陸鳥の換羽集合と換羽様式については、イギリスの Claster 付近で調査されたベニヒワ *Carduelis flammea* の場合がよく知られている (EVANS, 1966, 1969)。それによれば風切羽の換羽期間は34~56日間で、カモ類のように飛べなくなることはない。また換羽が行なわれる8~9月に限って集合がみられた地域は、ねぐらあるいは隠れ場所となるヤナギの灌木が流れに沿ってあり、そのまわりに餌となるシモツケソウ *Filipendula ulmaria*・ヤナギソウ *Epilobium hirsutum* の種子が豊富にあるところである。さらに、この地域に換羽開始から終了までずっと定住しているのは、完全換羽をする成鳥だけであって、体羽は換羽

するが風切羽や尾羽を換羽しない若鳥は、この時期にも林にすんでカバノキ *Betula* spp. の種子を餌とし、その豊富さの程度にしたがって集合時期をかえ、また集合後も移動を起すという。これによればベニヒワの換羽期の集合の様相はカワラヒワのそれとかなり似ているが、若干の点で異なっており、とくに換羽期の長さがかなり短い。NEWTON (1968) は、イギリス各地から集めたアトリ科 *Fringillidae* 各種の換羽データをもとに、渡り鳥では換羽は早く開始し短期間に終了するのに対し、留鳥では遅く開始し長期間かかる傾向があることを指摘している。同様の傾向はツグミ亜科 *Turdinae* でも知られている (SNOW, 1969)。ベニヒワは渡り鳥であるが、調査地のカワラヒワは留鳥であり、NEWTON や SNOW のいう一般則にあてはまっている。しかし、ベニヒワが同じ渡り鳥であるカモ類ほどに換羽期間が短くないのは、カワラヒワと同様に陸上生活者であり、種子を餌としていることからある程度の飛翔力を維持していることが不可欠で、一時的に飛べなくなるといった短期間の換羽はできないためであろう。風切羽の換羽期間のちがいは、具体的には成長速度のちがいでなく、同時に何枚が換羽しているかによっているといわれる (EVANS, 1966, NEWTON, 1966)。実際に同時に換羽している風切羽の平均枚数は、ベニヒワの雌雄それぞれ 2.70, 3.16 枚 (EVANS, 1966) に対して、カワラヒワでは雌雄ともに 2.23 枚と少なくなっている。したがって、ベニヒワはカワラヒワ以上に換羽中は飛翔力が低下している筈であり、ベニヒワの成鳥が換羽開始前に集合し、換羽が終るまで一地域に定住している事実 (EVANS, 1966) はこれを裏書きしているように思われる。

それではベニヒワが飛翔力をかなり低下しても換羽期を過ごすことのできる理由、逆にいえばカワラヒワが飛翔力を残す必要性のある理由は何であろうか。すでに述べたように両者は換羽中ともに草本の種子を餌としているが、前者はかなり密な草原を採食地とするのに対して、後者の採食地は完全な裸地あるいはそれに近い状態の開放地で、休息場あるいは隠れ場とはなり得ない場所である。そのためカワラヒワは、ベニヒワ以上に換羽中飛翔力を維持していることが必要なのではあるまいか。スズメ目 *Passeres* のなかで換羽中まったくあるいはほとんど飛べなくなる鳥は、HAUKIOJA (1971b) が報告したキタヤナギムシクイ *Phylloscopus trochilus*、オガワコマドリ *Erithacus svecica* など 8 種のほかに、オオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus* (柿沢, 1974)、ヤチヨシキリ *Acrocephalus dumetorum* (GASTON, 1976) などがあるが、これらはすべて密な草原あるいは灌木地で生活する種である。開放地あるいは森林にすみ、そこで採食している鳥にはこのような例は知られていない。

もっと一般的にいうと、換羽時期には移動する鳥はむしろ少ないのであって、多くは繁殖地に留まって換羽を行なう。したがって換羽期の移動についての生態的な意義を論議しようとするれば、これらの移動しない鳥をも含めて行なう必要があるわけであるが、従来の鳥の換羽についての野外調査のほとんどが、捕獲した個体の換羽状態の分析のみから行なわれており、換羽時期や様式については明らかにされているものの、換羽場所、そこでの生活の仕方、飛翔力の程度といった問題についてはほとんど明らかにされていない。ただ、カモ類とベニヒワとカワラヒワを比較するだけでも、NEWTON (1968) や SNOW (1969) の結論をも含めてもう少し一般的に、次のようにいえるのではあるまいか。それは換羽期間を短くするためには、必然的にその期間の飛翔力の低下を招来せざるを得ず、したがってその低下が起きても餌を十分に得、また敵から隠れ得る条件が満足されなければなら

ない。いうまでもなく、この逆は必ずしも真ではない。すなわち最後の条件が満足されたからといって、必ずしも換羽期間が短くなる必要はない。この場合長い短いかは、他の要因によって変化する筈であるからである。

調査地のカワラヒワは、体羽だけでなく飛翔羽の換羽をも生れた年の換羽で済ませている。しかし、イギリスのベニヒワ (EVANS, 1966) やウソ *Pyrrhula pyrrhula* (NEWTON, 1966)、カナダのオオゴンヒワ *Carduelis tristis* (MIDDLETON, 1977) などの近縁種ではいずれも若鳥の換羽は体羽のみで、飛翔羽は換羽しない。また、カワラヒワの亜種で千島列島とカムチャツカ半島に繁殖するオオカワラヒワ *C. s. kawarabiba* は、渡りの途中 10 月に調査地内に多数の個体が立ちよる (中村, 未発表) が、若鳥は体羽の換羽は終了しているが、飛翔羽の換羽はしていない。このことから、調査地のカワラヒワは低緯度で生活しており、巣立後から冬の時期までに飛翔羽の換羽をも済ます時間的余裕があるからかも知れない。

高緯度地方で繁殖する亜種又は個体群ほど換羽期間が一般に短いことはよく知られている (PITELKA, 1954; DOLNIK & BLYUNEMENTAL, 1967; MEWALDT & KING, 1978)。近縁で留鳥であるイギリスのウソの若鳥の換羽期間は 7~9 週間である (NEWTON, 1966)。調査地のカワラヒワでは、これより 1 か月以上長い、前者の換羽が体羽のみであることを考慮すると、必ずしも長くかかっているとはいえない。また成鳥については、上記ウソでは 10~12 週 (NEWTON, 1966)、同じくイギリス (50°~53°50'N) のアオカワラヒワ *Carduelis chloris* では 81 日 (NEWTON, 1968)、カナダ (43°45'N) のオオゴンヒワ (MIDDLETON, 1977) では雄 81 日・雌 95 日で、調査地のカワラヒワはこれと同じかやや長くかかっているにすぎない。さらに換羽終了時期をこれら 3 種と比較すると、成長と若鳥ともに 20~30 日ほど早く終了している。すなわち、調査地のカワラヒワは、これらの近縁で留鳥である種に比べると低緯度で生活しているが、成鳥をも含めて特にゆっくり換羽をしているというわけではなく、若鳥は単に時間的な余裕があるから飛翔羽の換羽をも済ませているというだけではない。このことは、調査地のカワラヒワは成鳥だけでなく若鳥も、早く生れたか遅く生れたかにかかわらず、秋の 10 月の終りまでには体羽だけでなく飛翔羽の換羽をも終了していなければならない何らかの理由があることを示唆しているように思われる。

別の論文で詳しく報告するように、今回調査した京都付近のカワラヒワでは、換羽を終了し繁殖地に戻った 10 月中・下旬は、成鳥あるいは若鳥の番い形成時期である。これに対して、アオカワラヒワとウソの番い形成期はともに 1~3 月であり (NEWTON, 1972)、また同じカワラヒワでも長野県上田市 (36°20'N) 付近のものでは 2~4 月 (中村, 1976) である。上記のように京都のカワラヒワの換羽終了時期が早いことは、冬の到来の前に番い形成が行なわれることとあるいは関係しているのかも知れない。終了時期と緯度との関係について上に述べたような一般則が成立するかどうかは明らかでないが、もし秋の番い形成と関連しているとすれば、例えば上田市のカワラヒワの換羽終了時期は、京都のものよりも時期的に遅くなる筈である。この点は今後各地での比較調査の結果、明らかにされることを期待したい。

繁殖と換羽時期の分離は、温帯に生活するほとんどの鳥にみられ、エネルギー負担を最少にするためのきわめて重要な年周期における適応戦略 (KENDEIGH, 1949; FARNER, 1964; PAYNE, 1973) として論じられている。しかしその論拠は、繁殖終了と換羽開始時期が一致すること (NEWTON, 1966; EVANS, 1966; MURTON *et al.*, 1974, など)、飼育鳥において換羽

中の基礎代謝量が 10~20% 増加すること (WALLGREN, 1954; BLACKMORE, 1969; PAYNE, 1973, など) の 2 つにすぎない。この問題については換羽時期の生活様式、すなわち換羽場所の生態的条件・そこでの生活の実態・飛翔力などの問題、さらに他の時期の生活様式との関係を、種ごとに総合的にとらえることが必要であり、それによってはじめて「適応戦略」として真に意味を持つ議論ができるのではあるまいか。

摘 要

京都市南部の桃山御陵周辺、約 30 km² の地域で、夏から秋にかけてのカワラヒワ *Carduelis sinica* の移動と換羽について調査を行ない、次の結果を得た。

(1) 毎年 8~9 月に限り、繁殖地 (林縁地域) からまったくいなくなり、特定の地域への集合が観察された。

(2) 上記の夏季集合地は、ヨシ原と豊富な餌が得られる造成地がともに隣接した地域に限られる。カワラヒワは、ヨシ原を休息地とねぐらとし、隣接した造成地で採食し、ねぐらとなっているヨシ原から 1 km といったきわめて狭い地域に多数の個体が生活している。

(3) 標識個体を追跡した結果、成鳥は繁殖を終えた 7 月上旬から繁殖地を去り、10 月上旬まで夏季集合地に定住し、その後再び繁殖地に戻る。若鳥は、これより約 1 か月遅れて夏季集合地に移り、成鳥よりやや遅れ繁殖地に戻る。

(4) 成鳥の多くは、繁殖地から 3 km 以内にある夏季集合地に集まり、その大部分は前回と同じ繁殖地に戻る。若鳥は、むしろ遠い集合地にいったそう広い地域から集まり、また広い地域に分散する。成鳥のほとんどは前回と同じ集合地で換羽するが、若鳥の場合は翌年変えるものも多い。

(5) 早く巣立った若鳥は、巣立後 30 日で非飛翔羽の換羽を開始する。しかし換羽は 6 月にいったん休止され、7 月から飛翔羽も含めて再開される。いっぽう遅く巣立った若鳥および成鳥は、7 月から 8 月に飛翔羽と非飛翔羽の換羽をとともに開始する。成鳥は完全換羽である。若鳥の 27% は完全換羽であるが、残りの若鳥も一部の羽毛のみが換羽を終了していないだけである。換羽期間は、成鳥では 90 日、若鳥では 90~94 日である。成鳥・若鳥ともに、換羽は 10 月末までには終了する。

(6) 夏季の移動と換羽時期の一致、集合地の場所条件とそこでの生活、飛翔力と定住性などの検討から、この夏季の移動集合は明らかに換羽のための移動と集合と考えられる。

(7) 換羽時期に移動集合することが知られているカモ類 *Anatidae* やベニヒワ *Carduelis flammea* の場合と比較検討し、これらの移動は換羽により飛翔力をまったく失った、あるいは低下した状態で生活可能な、したがって短期間にかつ安全に換羽できる地域への移動であることを議論した。また換羽の現象を、時期と様式だけでなく、換羽場所の生態的条件・そこでの生活の実態・飛翔力などの問題をも含めて総合的にとらえることの必要性について若干論議した。

SUMMARY

(1) Field observations of the Oriental Greenfinch, *Carduelis sinica*, were made from 1972 through 1977 at Momoyama Mausolea (34°56'N, 135°47'E), Ogura, and their surrounding areas (about 30 km²) in Kyoto Prefecture. The birds are resident in the study areas and breed along the edge of forests. During August and September they move from the breeding area to the place of summer concentration. Three concentrating areas were found in the study areas.

(2) These summer concentration areas were always located outside the breeding area and without exception they were adjoined by both a reed bed and a land development area covered with abundant weeds. The reed bed was used as roosting and resting site, whereas the nearby land development area supplied food. The land development area used as feeding site was situated within the range of 1 km from the reed bed where the birds roosted in concentration.

(3) Observations of ringed birds have shown that the adults leave their breeding area in early July when the juveniles of the last brood become independent. They stay at the summer concentration area until early October and then return to the breeding area. On the other hand, juveniles occurred within 2.5 km from forests in any suitable place where food was available. In July some of them concentrated at area m, and then most of these juveniles moved to the summer concentration area p in late August and returned to the breeding area in early or middle October.

(4) Of the birds gathering at a summer concentration area, 86% of adults were from the breeding areas within 3 km from the concentration area, whereas most juveniles were from more distant breeding areas. In October, 95% of adults returned to the area where they bred in the preceeding season, while most juveniles dispersed over the wide area. Of the adults whose summer concentration area was known for two successive years, 95% of them gathered at the same concentration area. It was, however, only 67% with juveniles.

(5) The sequence of moult in both juvenile and adult was described. The juveniles that fledged before late April started the post-juvenile moult of non-flight feathers (body feathers and wing-coverts) about 30 days after fledging. They ceased, however, to moult in June and started again in late July. Those that fledged after mid-May did not moult until late July. The moult of flight feathers did not start until mid-July even for those that fledged very early. In adults, the post-nuptial moult of flight and non-flight feathers started in early July.

(6) The timing and duration of moult were examined by 'regression analyses' (NEWTON, 1966) of primary moult. The complete post-nuptial moult of adults, started in early July and lasted for 90 days. Complete post-juvenile moult was found in 27% of juveniles, whereas the moult was incomplete (especially primary coverts were retained) in the rest of the juveniles. The primary moult of juveniles started one to three weeks later than that of adults and lasted for 90-94 days.

(7) It was evident that adults started their post-nuptial moult as they left their breeding area and completed it by the time they returned to their breeding area. The juveniles showed some delay both in the time of concentration and of return corresponding to their delay in moult. 'Raggedness values' (Haukioja, 1971a) and actual observations of flight indicate that the flight ability of Japanese Greenfinches reduces in the period from middle August to late September in adults and that from late August to early October in juveniles. During that period both adults and juveniles showed a marked sedentary tendency at summer concentration areas.

(8) From these observations it was argued that the local concentration of Japanese Greenfinches in moult season is closely correlated with the reduction of their flight ability. The summer concentration area is so chosen that enough food and suitable roosting site were available within a short distance.

(9) Moult area, duration of moult, flight ability, sedentary tendency, food, etc., in waterfowls (Anatidae), Lesser Redpoll *Carduelis flammea* and certain other species were compared with my observations of the Japanese Greenfinch. It was concluded that the movement and concentration to a particular habitat in moult season, which has been observed in various groups of birds, is an adaptive behaviour since the temporary flightlessness or reduced flight ability during the moult necessitates a safer place in which food and roost are available without employing much flight.

引 用 文 献

- ASHMOLE, N. P., 1962. The Black Noddy *Anous tenuirostris* on Ascension Island. Part 1. General biology. *Ibis*, 103b: 235-273.
- BLACKMORE, F. H., 1969. The effect of temperature, photoperiod and molt on the energy requirements of the House Sparrow, *Passer domesticus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 30: 433-444.
- DEMENT'EV, G. P., 1952. Birds of the Soviet Union, 4. Moskva, Sovetskaya Nauka.
- DOLNIK, V. R., & T. I. BLYUMENTAL, 1967. Autumnal premigratory and migratory periods of the Chaffinch *Fringilla coelebs coelebs* and some other temperate-zone passerine birds. *Condor*, 69: 435-468.
- EVANS, P. R., 1966. Autumn movements, moult and measurements of the Lesser Redpolls *Carduelis flammea cabaret*. *Ibis*, 108: 183-216.

- . 1969. Ecological aspects of migration, and premigratory fat deposition in the Lesser Redpoll *Carduelis flammea cabaret*. *Condor*, **71**: 316–330.
- FARNER, D. S., 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds. *Amer. Sci.*, **52**: 137–156.
- GASTON, A. J., 1976. The moult of Blyth's Reed Warbler *Acrocephalus dumetorum*, with notes on the moult of other Palaearctic warblers in India. *Ibis*, **118**: 247–251.
- 羽田健三・中村浩志, 1970. カワラヒワの生活史に関する研究. 鳥, **20** (88): 41–59.
- HAUKIOJA, E., 1971a. Summer schedule of some subarctic passerine birds with reference to postnuptial moult. *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.*, (7): 60–69.
- . 1971b. Flightlessness in some moulting passerines in northern Europe. *Ornis fenn.*, **48**: 101–116.
- HOCHBAUM, H. A., 1955. Travels and Traditions of Waterfowl. Minneapolis, University of Minnesota Press.
- 柿沢亮三, 1974. オオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus* の成鳥と幼鳥の渡りの時期について. 長岡科博研報, (9): 49–54.
- KENDEIGH, S. C., 1949. Effect of temperature and season on the energy resources of the English Sparrow. *Auk*, **66**: 113–127.
- 黒田長久, 1967. 鳥類の研究 (生態). 東京, 新思潮社.
- LACK, D., 1974. Evolution illustrated by Waterfowl. London, Blackwell Scientific.
- MEWALDT, L. R., & J. R. KING, 1978. Latitudinal variation of postnuptial moult in Pacific Coast White-crowned Sparrows. *Auk*, **95**: 158–179.
- MIDDLETON, A. L. A. 1977. The moult of the American Goldfinch. *Condor*, **79**: 440–444.
- MURTON, R. K., N. J. WESTWOOD, & A. J. ISAACSON, 1974. Factors affecting egg-weight, body weight and moult of the Woodpigeon *Columba palumbus*. *Ibis*, **116**: 52–73.
- 中村浩志, 1969. カワラヒワ個体群の年変動及び生活場所の季節変化に関する研究. 山階鳥研報, **5**: 623–639.
- . 1976. カワラヒワ *Carduelis sinica minor* 個体群の繁殖地への住みつき. 生理生態, **17**: 273–282.
- NEWTON, I., 1966. The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. *Ibis*, **108**: 41–67.
- . 1968. The moulting seasons of some finches and buntings. *Bird Study*, **15**: 84–92.
- . 1972. Finches. London, Collins.
- PAYNE, R. B., 1973. Mechanisms and control of molt. In D. S. FARNER & J. R. KING (eds.), *Avian Biology*, **2**: 103–155. New York, Academic Press.
- PITELKA, F. A., 1945. Pterylography, moult and age determination of American jays of the genus *Aphelocoma*. *Condor*, **47**: 229–261.
- SNOW, D. W., 1969. The moult of British thrushes and chats. *Bird Study*, **16**: 115–129.
- WALLGREN, H. A., 1954. Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration. *Acta zool. fenn.*, (84): 1–110.
- ZWICKEL, F. C., & J. A. DAKE, 1977. Primary moult of Blue Grouse *Dendragapus obscurus* and its relation to reproductive activity and migration. *Can. J. Zool.*, **55**: 1782–1787.

(1979年2月19日受領)