サシバ (*Butastur indicus*) のテリトリーとテリトリー行動

小 島 幸 彦*

大阪市立大学理学部生物学教室

Territory and Territorial Behaviour of the Grey-faced Buzzard-eagle *Butastur indicus*

Yukihiko KOJIMA

Department of Biology, Faculty of Science,
Osaka City University, Sumiyoshi-ku, Osaka 558

は じ め に

鳥類においては、テリトリー制の社会構造が早くから知られ (たとえば HOWARD, 1920), それに関する文献は膨大な数にのぼるが, 比較的多数の攻撃的行動が記録され, そして侵入個体の侵入地点に応じたテリトリー所有個体の示す強弱さまざまな攻撃的行動の分布が時間的空間的に明示されたのは, ユリカモメ *Larus ridibundus* (PATTERSON, 1965), エナガ *Aegithalos caudatus* (中村, 1969, 1972), ホオジロ *Emberiza cioides* (山岸, 1978; YAMAGISHI, 1971), オオアメリカズグロカモメ *Larus atricilla* (BURGER & BEER, 1975), クロウタドリ *Turdus merula* (WILEY & WILEY, 1980), セグロカモメ *Larus argentatus* (BURGER, 1980) など比較的小数の種についてだけである. 特に, 行動圏およびテリトリーの広い猛禽類では, 個体間関係や空間構造に関する観察資料が十分でなかった. これは, 個体を連続的に追跡観察するのが困難であったためである.

筆者は, ワシタカ目の1種であるサシバ *Butastur indicus* を研究材料とし, 従来の鳥類のテリトリーに関する調査に比べて, 比較的多数の攻撃的行動を記録することができたので, 以下に報告したい.

本論に入るに先立ち, 今回の研究に懇切なご指導と草稿の校閲を賜った大阪市立大学理学部動物社会学研究室の山岸哲博士に深く感謝したい. また, 常日頃から多くの有益な助言とご援助をいただいていた同研究室の川道武男博士ならびに学生諸氏と, 文献についてご便宜をはかって下さった山階鳥類研究所の柿沢亮三氏にも厚くお礼申し上げる.

調査地の概要

調査は, 大阪府河内長野市の南南西約 5 km に位置する日野地区から, 同市加賀田地区にかけての地域で行った (Fig. 1). 調査地の北部および東部は住宅地と宅地造成地に隣接し, 南部の山系は一徳坊山 (541 m) や岩湧山 (898 m) に連なる.

調査地は, 大部分がスギ *Cryptomeria japonica* とヒノキ *Chamaecyparis obtusa* の植林,

* 現所属: 宇都宮営林署日光治山事業所 (〒321-14 栃木県日光市所野 1466).

Fig. 1. Topographical map of the study area. The home ranges of males of three pairs (A, B, C) are enclosed with a thick line and those of females with a thin line. An asterisk indicates the nest site.

主にアカマツ *Pinus densiflora* から成る雑木林、それに伐採跡地である。アカマツ林は、高木層はアカマツで、亜高木層がリュウブ *Clethra barbinervis*, コナラ *Quercus serrata*, 低木層がソヨゴ *Ilex pedunculosa*, ネズミサシ *Juniperus rigida*, そして草本層がヒサカキ *Eurya japonica*, モチツツジ *Rhododendron macrosepalum* などとなっている。調査地の一部に、コナラ、クヌギ *Quercus acutissima*, ヤマザクラ *Prunus jamasakura* などから成る落葉広葉樹林、アラカシ *Quercus glauca*, ヤブツバキ *Camellia japonica* などから成る照葉樹林、そして竹林をまじえる。伐採跡地には、ススキ *Miscanthus sinensis* ならびにアカメガシワ *Mallotus japonicus*, タラノキ *Aralia elata* などの落葉低木が混生する。谷川ぞいの階段状地は水田や畑に利用され、また山間部の斜面にはミカンの果樹園が広がる。

アカマツ林とスギ・ヒノキ林は、サシバの営巣場所として頻繁に利用される。いっぽう、伐採跡地、水田、畑、果樹園、草地、裸地などの比較的ひらけた部分は、狩り場として利用される。

調査方法

調査は、A, B, C の 3 番いを対象に、1979 年 4 月 1 日から 7 月 20 日まで実施した。番いごとの総観察日数と総観察時間は、A 番いが 46 日、458.72 時間、B 番いが 18 日、40.17 時間、C 番いが 11 日間、18.08 時間であった。(各番いはアルファベットで表し、雄は大文字で、雌は小文字で示した。)

A, B の番いの北部と A 番いの東部地域は、市街地に続くためにサンバが生息していない。それ以外の地域では他のサンバの番いの行動圏が連続的に分布していた。たとえば、B 番いの西部には F 番い、C 番いの東部には D 番い、南部には E 番いが隣接して生息していた。また、行動圏は連続していなかったが、A 番いと B 番いの南部には G 番いが生息していた。

各番いの行動の追跡観察は、行動圏中心部の山頂部や稜線上から行い、行動圏の広がり具合を把握するため、行動圏の周辺部にもさらに観察場所をもうけた。これらの観察には、双眼鏡 (8×) とスポッティング・スコープ (40×) を使用し、観察個体の位置と行動は 5,000 分の 1 の地図上に記録した。また、攻撃的行動の回数、攻撃的行動を示す個体と行動対象の位置、そして個体の姿勢なども詳細に記録した。

観察個体が止まり木として利用した樹木の位置と飛行中の移動跡を地図上に記録し、これらの最外郭を結んで行動圏とした。行動圏内で、個体を利用した樹木位置のすべてを含むような凸多角形を書き、パーching・エリア (perching area) とした。テリトリー所有個体が侵入個体を追跡して行き、追跡を打ち切った地点の最外郭を結んで、テリトリーとした。

追跡観察を完全に行うことはもちろん不可能であり、頻繁に観察個体を見失った。個体を観察できた追跡観察時間 (tracking time) は、3 番いの雄 (A, B, C) では延べ 85.12 時間、雌 (a_1 , a_2 , b, c) では延べ 237.45 時間であった。後述する出会い数、攻撃的行動などの観察頻度は、この追跡観察時間にもとづくものである。

成鳥の個体識別は、眉斑の有無と形状、腮線の形状、胸部と腹部の斑の形状、翼の風切羽の欠損状態などをもとに行った。雌雄の区別は、羽色と体の大きさの違いによった。すなわち、雄は頭部が灰褐色であるが、雌は灰色味がほとんどなく暗褐色である。また、雄は雨覆と風切は赤銅色であるが、雌では暗褐色である (清棲, 1952; 山階, 1980)。大きさは雌の方が雄より若干大きい。幼鳥 (一才鳥) は、成鳥に比して著しく幅広い白色眉斑を有し、雨覆と風切の各羽毛の先端に広い白色部がある。いっぽう胸と腹には成鳥に見られる横斑がほとんどなく、不規則な縦斑が多少ある。そして身体全体の色は成鳥に比して著しく白っぽい (清棲, 1952; 山階, 1980)。したがって、成鳥と幼鳥の区別は比較的容易であった。

結 果 と 考 察

(1) 繁殖状況

A 番い: 4 月 10 日に雄 (A), そして 12 日に第 1 雌 (a_1) を初認した。14 日に 1 回と 17 日に 3 回、雄は交尾のために雌の背中に乗ったが、すべて失敗した。雄から雌への求愛給餌は、4 月 14 日に 2 回と 17 日に 1 回観察された。

4 月 20 日になると第 1 雌の姿は見られず、第 2 雌 (a_2) が入れ替っていた。21 日に雄は交尾を試み、雌の背中に 4 回乗った。そのうち最後の 1 回は交尾に成功した。23 日から 5 月 3 日までに計 8 回 (うち 2 回は失敗) 雄は雌の背中に乗った。以後、交尾は見られなかった。雄から第 2 雌への求愛給餌は 4 月 24 日に初めて見られ、その後育雛期まで観察された。

巣は、樹高 20 m のクロマツ *Pinus thunbergii* の地上 10 m の枝上に造られていた。雌

は、5月2日、4日、6日にそれぞれ第1卵、第2卵、第3卵を産下した。5月4日から継続的な抱卵（抱卵率 80% 以上）に入った。抱卵は雌雄ともに行ったが、時間的にも回数的にも雌がほとんどを受けもった。抱卵中の雌は雄から給餌を受けた。6月4日に第1卵と第2卵、6日に第3卵がふ化した。抱雛はすべて雌が行い、昼間の抱雛は6月23日まで、夜間の抱雛は7月1日まで行われた。ひなへの給餌は雌雄ともに行った。7月13日、15日、20日にそれぞれ第1子、第2子、第3子の巣立ち（営巣木以外の樹木へ飛び移る）を確認した。観察が終了した7月20日にも親鳥はひなへ給餌を続けていた。

B 番い: 4月10日に雄 (B) と雌 (b) を初認した。巣は、樹高 18 m のクロマツの地上 7 m のところに造られていた。A 番いとの巣間距離は 300 m であった (Fig. 1)。4月27日 17時 30分、巢内で2卵を抱く雌を観察した。25日 9時 15分には巢内に卵はなかったことから、第1卵と第2卵との産卵間隔が A 番いの場合と同様に2日間であるとなれば、第1卵は4月25日 (9時 15分以後)、第2卵は4月27日 (17時 30分以前) に産下された可能性が高い。4月29日 9時、雌は3卵を抱いていた。5月27日 9時 30分、3卵はまだふ化していなかった。5月28日 9時 30分、巢を支えていた2本の枝のうち1本が折れ、巣が半分崩れ落ちているのを発見した。ふ化直後と思われるひな2羽と未ふ化卵1個が巢の近くに落下していた。6月14日、残った巢台の上に多数の新しい枝が組み込まれていた。しかし、そのあとこの巣は放棄されたようである。

C 番い: 4月9日に雄 (C) と雌 (c) を初認した。巣は、樹高 15 m のゴヨウマツ *Pinus parviflora* の地上 7 m の枝上に造られていた。A 番いならびに B 番いとの巣間距離はそれぞれ 1,750 m と 2,000 m であった (Fig. 1)。巣は育雛期に発見された。ひなの体重を測定し、ふ化日のわかっている A 巢のひなの体重と比較することによって、第1子、第2子、第3子のふ化日はそれぞれ6月8日-10日、8日-12日、10日-14日と推定された。A 番いの観察で得られた33日間 (第1卵) と31日間 (第2卵、第3卵) の抱卵日数で逆算し、C 番いの第1卵、第2卵、第3卵の産下日はそれぞれ5月6日-8日、8日-12日、10日-14日と推定された。6月28日に巢から3 m 離れた地上にひな3羽の引き裂かれた脚と翼の一部が見つかった。この失敗のあと、2回目の繁殖はなかった。

(2) 行動圏

(i) 隣接番い間の行動圏重複

繁殖期 (4月9日-7月20日) を通じての A, B, C の3番いの行動圏の位置を Fig. 1 に、行動圏面積を Table 1 にそれぞれ示した。Fig. 1 から明らかなように、隣接の同性間、異性間ともに行動圏の重複が著しかった。すなわち、観察された7個体 (A, B, C, a₁, a₂, b, c) について、1個体の行動圏が隣接の1個体の行動圏と重複する部分の面積を算出してみると、雄同士では重複面積は 69.88-104.60 ha (N=2, 平均 87.24 ha) で、行動圏の 34.7-57.5% (平均 45.9%) を占めた。雌同士の重複面積は 40.96-70.88 ha (N=4, 平均 52.15 ha) で、行動圏の 23.6-67.6% (平均 38.7%) に相当した。そして、隣接異性間の重複面積は 38.66-91.56 ha (N=6, 平均 72.90 ha) で、行動圏面積の 20.2-66.3% (平均 46.3%) であった。

(ii) 番いの雌雄の行動圏とパーチング・エリア重複の季節的变化

番いごとに雌雄の行動圏面積を見ると、例外なく雄の方が広がった (Table 1)。雌の行動圏がその番い相手の雄の行動圏と重複する部分の面積は 102.94-145.14 ha (N=4, 平均

Table 1. Sizes of home range, territory and perching area of *Butastur indicus* (pairs-A, B, C).

		Home range	Territory	Perching area
Male	A	191.27 ha	117.42 ha	121.51 ha
	B	181.96	107.59	156.26
	C	201.67	111.42	88.42
Average		191.63	112.14	122.06
Female	a ₁	180.97	47.82	69.94
	a ₂	151.34	55.74	83.58
	b	117.21	64.44	91.43
	c	159.95	67.59	103.52
Average		152.37	58.90	87.12

Table 2. Seasonal changes in the size of home range and perching area of *Butastur indicus* (pair-A).

Period	Tracking time (min)		Home range (ha)		Perching area (ha)	
	M	F	M	F	M	F
Before female's arrival (10 April-11 April)	93	—	81.24	—	27.10	—
Nest-building for the first female (12 April-18 April)	541	360	139.57	180.97	55.80	69.98
Early nest-building for the second female (20 April-27 April)	435	432	124.85	136.89	52.52	64.25
Late nest-building (28 April-3 May)	601	1,366	123.24	54.64	81.31	34.46
Incubation (4 May-3 June)	2,135	7,080	144.41	24.94	107.99	8.53
Nestling and post-fledging (4 June-20 July)	947	3,708	95.41	75.33	60.26	47.04
Average	—	—	118.12	94.55	64.16	44.85

M, male; F, female.

121.15 ha) であり、番いごとにその面積が雌の行動圏に対して占める割合を求めると、56.9-92.6% (平均 81.2%) となった。したがって、番いの雌雄の行動圏は互いによく重なっていることが明らかである。

ところでこの事実は繁殖期を通じてのものである。次に、観察資料の最も豊富な A 番いの雌雄の行動圏の位置と面積の変化を繁殖ステージごとに検討した。A 番いの 3 個体 (A, a₁, a₂) の行動圏ならびにパーチング・エリアの形状と面積の季節的变化はそれぞれ Fig. 2 と Table 2 に示した。また、行動圏ならびにパーチング・エリアの雌雄間の重複具合を検討するために、雌雄間の行動圏重複部分の面積が雌の行動圏に対して占める割合 (重複率) を算出し、またパーチング・エリアについても同様に重複率を求めた (Table 3)。

雄の行動圏およびパーチング・エリアの形状と面積は季節によって多少変化を示したが、雌のそれらに比べて繁殖期を通じて比較的安定していた (Fig. 2)。いっぽう、雌の場合は、行動圏とパーチング・エリアに季節的变化が顕著に認められた。すなわち、造巣期

Fig. 2. Seasonal changes in the shape and size of home ranges and perching areas of pair-A. The home ranges of the male are enclosed with a dashed line and those of the female with a solid thick line. The perching areas of the male are enclosed with a solid thin line and those of the female are shaded. A dot indicates the nest site. The + represents a common reference marker.

(4月12日-18日)では、第1雌の行動圏とパーチング・エリアは雄のそれらより幾分大きく (Fig. 2), 面積比で見るとどちらも雄の場合の約 1.3 倍あった。同様のことが造巢初

期 (4月20日-27日) の第2雌についても認められた。すなわち、面積比では、行動圏とパーチング・エリアはそれぞれ雄の約 1.1 倍と 1.2 倍であった。また、行動圏ならびにパーチング・エリアの雌雄間の重複率は両者ともに 60% 前後であり (Table 3), 両雌の行動圏とパーチング・エリアは番い相手の雄のそれらからかなりはみ出していた (Fig. 2)。

しかし、造巣後期 (4月28日-5月3日) から抱卵期 (5月4日-6月3日) にかけて、第2雌の行動圏とパーチング・エリアは著しく縮小し (Fig. 2), 重複率は 100% に達した (Table 3)。つまり、雄の行動圏とパーチング・エリアは第2雌のそれらをほとんど完全に包含した。育雛期 (6月4日-7月20日) には、第2雌の行動圏とパーチング・エリアは拡大の傾向を示したが、雄のそれらより大きくはならなかった (Fig. 2, Table 2)。重複率を考慮すれば、第2雌の行動圏とパーチング・エリアは雄のそれらとほぼ一致したことになる。以上のように、繁殖ステージが進むにつれて雌の行動圏とパーチング・エリアは番い相手の雄のそれらに重なっていった。

ところで、雌の行動圏の広がりや季節的变化は雌の活動量の増減と明らかに関係がある。すなわち、樹上・巢内滞在時間が減少し、飛翔時間が増加すれば、それにつれて行動圏は拡大され、また逆に樹上・巢内滞在時間が増加し、飛翔時間が減少すれば行動圏は縮小する (Fig. 2, Table 4)。よって、雌の活動性の低下によって雌の行動圏が縮小され、雄の行動圏に含まれてしまうことが考えられる。しかし、この場合、雄の行動圏の中心点を中心に雌の行動圏が縮小すれば問題はないが、もしずれていれば、雌の行動圏の縮小だけでは必ずしも雌雄の行動圏は一致しないことになる。したがって、雌の活動量の減少とは別に、後述するように、雌が隣接番いの行動圏内へ行くと、隣接の雌雄両方から攻撃されることが雌雄の行動圏を一致させる重要な要素と推察される。

(3) 許容的出会いと攻撃的出会い

(i) 出会いの定義

サシバの種内社会関係や異種との種間関係を明らかにする上で、個体間で生起する行動を定量的に分析する必要がある。個体間の関係を許容的であるのか、あるいは排他的であるのか推定するには、個体が示すそれらの行動の観察例数に加えて、個体同士の“出会い数”そのものが問題となる。従来の研究では、この出会い数がほとんど考慮されていなかったために、個体間関係は十分に把握されていなかったといえる。

Table 3. Overlap of home ranges (H.R.) and of perching areas (P.A.) between the male and the female of pair-A.

Period	Overlapping area between male's H.R. and female's H.R.	Percentage of female's H. R. overlapped with male's H.R.	Overlapping area between male's P.A. and female's P.A.	Percentage of female's P.A. overlapped with male's P.A.
Nest-building for the first female	102.94 ha	56.88%	48.09 ha	68.72%
Early nest-building for the second female	90.07	65.80	41.41	64.45
Late nest-building	54.64	100.00	34.46	100.00
Incubation	24.19	96.99	8.53	100.00
Nestling and post-fledging	67.00	88.94	41.70	88.65
Average	67.77	81.72	34.84	84.36

Table 4. Time and activity budget of *Butastur indicus* (pair-A); percentage of time spent for various activities to tracking time.

Activity	Before female's arrival		Nest-building for the first female		Early nest-building female		Late nest-building		Incubation		Nesting and post-fledging	
	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
Flying												
Soaring	32.3	—	12.6	25.0	11.3	8.3	10.6	1.0	7.7	0.2	11.5	1.7
Directional	2.1	—	1.3	2.8	0.7	0.7	0.8	0.1	0.7	0.0	3.2	0.5
Subtotal	34.4	—	13.9	27.8	12.0	9.0	11.4	1.1	8.4	0.2	14.7	2.2
Perching on trees												
Active*	48.4	—	44.6	46.9	57.3	51.0	65.7	25.4	21.9	4.9	45.2	16.6
Inactive**	16.1	—	39.9	22.8	27.1	37.7	14.8	54.2	27.2	1.8	34.4	23.0
Subtotal	64.5	—	84.5	69.7	84.4	88.7	80.5	79.6	49.1	6.7	79.6	39.6
On nest	0.0	—	0.0	0.0	0.5	0.9	2.5	18.8	39.7	92.9	4.0	57.3
On ground	1.1	—	1.7	2.5	3.2	1.4	5.5	0.4	2.8	0.2	1.7	0.9
Unknown	0.0	—	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0
Tracking time (min)	93	—	541	360	435	432	601	1,366	2,135	7,080	947	3,708

* "Active perching" includes searching for food, eating, carrying food for young (or female), courtship behaviour (i.e. courtship feeding, mounting and copulation), territorial behaviour (i.e. threatening) and others.

** "Inactive perching" includes roosting, preening, and resting (relaxing with one foot).

Table 5. Numbers of intra- and inter-specific encounters of three pairs (A, B, C) of *Butastur indicus* during the breeding season.

Encounters (Conspecifics)	Territory owners							Three Pairs combined	
	Male			Female				Male	Female
	A	B	C	a ₁	a ₂	b	c		
Adult male	48(30)*	11(8)	2(1)	4(2)	30(2)	9(3)	2(1)	61(39)	45(8)
(neighbour)**	(35(20))	(11(8))	(2(1))	(4(2))	(16(1))	(9(3))	(1(0))	(48(29))	(30(6))
Adult female	18(9)	12(9)	3(3)	7(4)	7(3)	8(6)	2(2)	33(21)	24(15)
(neighbour)	(14(8))	(10(7))	(3(2))	(7(4))	(7(3))	(6(5))	(2(2))	(27(17))	(22(14))
Adult, sex unknown	28(16)	13(9)	2(1)	4(3)	13(1)	2(0)	1(1)	43(26)	20(5)
Yearling	35(24)	7(6)	2(2)	0(0)	32(10)	6(3)	2(0)	44(32)	40(13)
Age, sex unknown	4(0)	0(0)	0(0)	4(0)	2(1)	0(0)	0(0)	4(0)	6(1)
Total	133(79)	43(32)	9(7)	19(9)	84(17)	25(12)	7(4)	185(118)	135(42)
(Other Species)									
Honey Buzzard	7(1)	1(1)	0(0)	0(0)	7(0)	1(0)	0(0)	8(2)	8(0)
Black-eared Kite	8(5)	1(0)	0(0)	1(1)	7(0)	1(0)	0(0)	9(5)	9(1)
Jungle, Carrion Crows	30(11)	1(1)	0(0)	9(0)	25(3)	1(1)	0(0)	31(12)	35(4)
Total	45(17)	3(2)	0(0)	10(1)	39(3)	3(1)	0(0)	48(19)	52(5)
Grand Total	178(96)	46(34)	9(7)	29(10)	123(20)	28(13)	7(4)	233(137)	187(47)
Tracking time (min)	4,752	286	69	360	12,586	876	425	5,107	14,247

* Figures in parentheses indicate the number of encounters involving chases.

** "Neighbour" indicates three pairs (A, B, C).

この論文では“出会い”を次のように定義する。番いの雌雄のいずれか、または両者が他個体に対して何らかの攻撃的行動（後述）を示した観察例は、当然のことながら“出会い”（攻撃的出会い）とした。さらに、番いと他個体とを観察者が同時に見ており、しかもその番いとその相手を見て相手の存在を認めていると思われるにもかかわらず、観察者に認められ得る反応を示さなかった場合も“出会い”（許容的出会い）とした。いっぽう、テリトリー所有個体は何らかの行動を示しているにもかかわらず、行動対象の所在（したがって、相手の種類、性別、年齢、羽数）が不明な例については出会い数として扱わなかった。したがって、今回扱う出会い数はあくまでも最少値である。

番いが複数の相手と同時に出会った場合は、それぞれ個体別に出会い数として数えた。7個体（A, B, C, a₁, a₂, b, c）を中心に追跡観察した際に見られた出会い数を、相手がサシバの場合では性と年齢の組み合わせで、相手が異種の鳥である場合は種類別に分類したのが Table 5 である。種間の出会い数については、少なくとも 1 回はテリトリー所有個体の攻撃的行動の対象となった種、すなわちハチクマ *Pernis apivorus*, トビ *Milvus migrans*, ハシブトガラス *Corvus macrorhynchos*, ハシボソガラス *C. corone* に限って出会い数を求めた。なお、頻繁に観察された番いの相手同士の出会い数は今回はまったく扱わなかった。

(ii) 攻撃的行動の記載

他個体と出会った際に番いの雌雄がとった行動は、容認、威嚇、鳴き帆翔旋回、羽ばたき旋回、急降下、空中追跡、樹上追跡、足蹴り攻撃の 8 類型に分類された。以下、行動型

Fig. 3. Various aggressive behaviour shown by *Butastur indicus* (territory owner).

の記載をする (Fig. 3 参照).

(a) 容認 (admission): 樹上または巢上のテリトリー所有個体が他個体と出会った時に、顔の片側を向け一方の目だけで相手を見つめるか (side looking), 相手がより近くにいる場合は、頭部を左右に動かし交互に目を相手に向ける. こうして相手を見てその存在を認めていると思われるにもかかわらず、観察者に認められ得るような顕著な反応を示さない.

(b) 威嚇 (threat): テリトリー所有個体が他個体と出会った時に、樹上で頭を低くし、羽毛、特に頭部と首の羽毛を滑らかにねかす. 嘴は下に向けるか、または相手に対して斜め下に向ける. 翼を体にぴったりつける. 相手がより近くまで接近して来た場合は、この姿勢から体をさらに前にかがめて水平姿勢をとる. 樹上で足踏みを行うことがある. 警戒声 (ピクイー、ピクイー、……) をともなうことがある (雄: 38.2%, 131 例中の 50 例; 雌: 39.3%, 61 例中の 24 例). 飛行中に侵入個体と出会った場合は、いったん付近の樹木に止まった後、あるいはその個体に接近した後樹木に止まり威嚇姿勢をとる. いっぽう、樹上のテリトリー所有個体はその場で、あるいは飛んで接近した後、樹上で威嚇を行う. 威嚇は、他の猛禽類の場合と同様に (BROWN & AMADON, 1968; TUBBS 1974; CRAMP et al., 1979; NEWTON, 1979), テリトリー内の見晴らしの良い高い樹木上で最も頻繁に行われる.

(c) 鳴き帆翔旋回 (soaring with calls): 他個体に出会ったテリトリー所有個体が直接的なテリトリー防衛行動をとらず、他個体と 100–500 m の距離において警戒声を発しながら低空 (高度 10–100 m) を帆翔旋回する. 飛行中、頭部を左右に動かし左右の目を侵入個

体に対して交互に向ける。気流の状態に応じて尾羽と初列風切羽を拡げたり閉じたりする。小さきみな浅い羽ばたきをまじえることもある。

(d) 羽ばたき旋回 (wing-flapped circling display): 初列風切羽を少し内側に曲げ、尾羽をたたみ、1秒間に1-2回のリズムカルな深い羽ばたきをまじえて旋回上昇する行動。羽ばたきの際、両翼は背中のかかなり上方へ持ち上げられる。普通、鳴き帆翔旋回より高い位置まで上昇し、しばしば1,000 m以上の高空にまで達するため、その個体を見失うことがあった。この行動の際、警戒声はまったく聞かれなかった。類似行動はノスリ *Buteo buteo* でよく知られており、Slow flapping display-flight (CRAMP, 1979) とか Deep wing-beat flight (WEIR & PICOZZI, 1975) などと呼ばれている。ノスリでは求愛行動と解釈されているが、本種では番い相手との出会いの際にはまったく観察されなかった。よってこの行動はテリトリー行動と考えられる。

(e) 急降下 (dive): 侵入個体を追放した直後、あるいは鳴き帆翔旋回や羽ばたき旋回を行った直後に、尾羽をたたみ、翼をすばめて急降下する行動である。警戒声がともなうことがある (雄: 29.6%, 54例中の16例; 雌: 19.2%, 26例中の5例)。

(f) 空中追跡 (aerial chase): 一方の個体が他の個体を追いかける攻撃的行動。侵入個体が比較的低空を飛行中の場合は、テリトリー所有個体は直線的に飛行して、その個体へ接近する。接近の際、小さきみな浅い羽ばたき、または深い羽ばたきがともなうことがある。侵入個体が上空を飛行している場合は、帆翔しながら接近する。侵入個体が水平方向へ逃避する場合は、その後方を追跡し、相手が旋回しながら垂直方向へ逃避する場合は、その下部を旋回し相手を押上げて追放する。これらの諸行動の際、警戒声が発せられることがある (雄: 29.5%, 139例中の41例; 雌: 28.0%, 50例中の14例)。

(g) 樹上追跡 (displace): 樹上の侵入個体を追い払う場合は、その個体が止まっている枝にテリトリー所有個体が止まって、その枝をとることによって追い払う。追放をしに接近飛来するテリトリー所有個体に気づいた侵入個体は、一般にその場をあける。また、樹上追跡される直前に侵入個体が威嚇姿勢をとることがある。樹上で身体的接触に至る場合があり、このような出会いの相手は、ほとんどの場合、サンバの幼鳥であった。樹上追跡直後には、テリトリー所有個体は頻繁に威嚇姿勢をとった。

Table 6. Numbers of behavioural responses shown by three pairs (A, B, C) in intra- and inter-specific encounters.

Behavioural responses	Male (85.12)*		Female (237.45)*	
	No.	No./tracking time (hr)	No.	No./tracking time (hr)
Threat	131 (50)**	1.54	61 (24)**	0.26
Soaring with calls	11 (11)	0.13	2 (2)	0.01
Wing-flapped circling display	19 (0)	0.22	11 (0)	0.05
Dive	54 (16)	0.63	26 (5)	0.11
Aerial chase	139 (41)	1.63	50 (14)	0.21
Displace	26 (8)	0.31	6 (2)	0.03
Attack with kicks	7 (1)	0.08	4 (1)	0.02

* Figures in parentheses indicate the tracking time (hr).

** Figures in parentheses indicate the number of observations of each behavioural response accompanied by threat calls.

(h) 足蹴り攻撃 (attack with kicks): テリトリー所有個体の足蹴りによる強い身体的攻撃である。

3 雄 (A, B, C) を延べ 85.12 時間, 4 雌 (a_1 , a_2 , b, c) を延べ 237.45 時間連続的に追跡観察して得られた各行動型の観察例数を Table 6 に示す。1 回の出会いで複数の行動型が含まれる場合 (後述) は, それぞれ別に数えた。すでに述べたとおり, このほかにも相手の所在が不明な出会いが多数記録されたが, Table 6 からは除いてある。それらについて記せば, 雄は威嚇を 10 回, 鳴き帆翔旋回を 9 回, 羽ばたき旋回を 10 回, 急降下を 8 回行った。また, 雌は威嚇を 4 回, 鳴き帆翔旋回を 1 回行った。

(iii) 許容率から見た個体間関係

出会いの行動型が許容的 (容認) であるのか, 攻撃的であるのかによって, 観察された各出会いを許容の出会いと攻撃の出会いに大別した。ただし, 観察者が発見した時にはすでにテリトリー所有個体と他個体が水平距離約 50 m を保ち帆翔旋回しており, 両者は出会っていると推定されたが, その後攻撃の行動がまったく観察されなかった例については, 観察者の発見以前に何らかの攻撃の行動がなされていた可能性があるため, 許容的, 攻撃的のいずれにも入れなかった。こうした例は, B 雄と C 雄について計 3 回観察され, 出会いの相手は, いずれの場合も性別不明成鳥であった。出会い数としては扱ってある (Table 5)。

総出会い数に対して許容の出会いの占める割合を許容率とし, 出会い相手の種類別, 性別, 年齢別に Table 7 に示した。

番いの雄と雄成鳥との出会いでは, 13.1% (61 例中の 8 例) が許容的な関係を示す。いっぽう, 雄成鳥に対する番いの雌の許容率は 53.3% (45 例中の 24 例) であり, 雄のそれよりも著しく高い ($\chi^2=19.876$, $p<0.001$)。

雌成鳥に対しては, 番いの雄は 12.1% (33 例中の 4 例), 雌は 12.5% (24 例中の 3 例) の許容率を示した。両者の許容率に有意差はなかった ($\chi^2=0.002$, $p>0.1$)。

番いの雄と幼鳥との出会いでは, 20.5% (44 例中の 9 例) が許容的な関係を示す。これは成鳥全体に対する許容率 12.7% (134 例中の 17 例) より若干高かったが, 有意差はな

Table 7. The percentage of admissive encounters to all encounters of three pairs (A, B, C) of *Butastur indicus*.

Territory owners	Intra-specific encounters					Inter-specific encounters Honey Buzzard, Black-eared Kite, Jungle and Carrion Crows combined
	Adult male	Adult female	Adult, sex unknown	Yearling	Age, sex unknown	
Male (A, B, C)	13.1% (8/61)*	12.1% (4/33)	12.5% (5/40)**	20.5% (9/44)	100.0% (4/4)	54.2% (26/48)
Female (a_1 , a_2 , b, c)	53.3% (24/45)	12.5% (3/24)	50.0% (10/20)	67.5% (27/40)	83.3% (5/6)	84.6% (44/52)

* Figures in parentheses are the numbers of observations, i.e. 8 out of 61 cases were admissive encounters.

** Figures not included 3 cases in which the response of the territory owner was unknown.

Fig. 4. Seasonal changes in the percentage of admixive encounters to all intra-specific encounters of pair-A.

かった ($\chi^2=1.602$, $p>0.1$). 番いの雌と 幼鳥との 出会いは, 許容的出会いが 67.5% (40 例中の 27 例) を占める. これは成鳥全体に対する許容率 41.6% (89 例中の 37 例) よりも高い ($\chi^2=7.421$, $p<0.01$). さらに, 幼鳥に対する許容率は 番いの雌雄では雌の方が高い ($\chi^2=18.936$, $p<0.001$).

異種との出会いでは, 番いの雄は 54.2% (48 例中の 26 例) の許容率を示した. これは, 同種に対する許容率 16.5% (182 例中の 30 例) よりも明らかに高い ($\chi^2=29.282$, $p<0.001$). 番いの雌の方も異種との出会いでは, 84.6% (52 例中の 44 例) が許容的な関係を示す. 同種に対する許容率 51.1% (135 例中の 69 例) より高い ($\chi^2=17.623$, $p<0.001$). さらに, 異種に対する許容率は 番いの雌雄で雌の方が高い ($\chi^2=11.020$, $p<0.001$).

以上のように, 一般に 番いの雄の方が雌より他個体に対して攻撃的であり, その攻撃性は 相手が成鳥, 幼鳥, 異種の順に減少する. しかし, 番いの雌は同性の出会い相手に対して最も攻撃的であり, その程度も雄同士のそれと同様であることは注目される (Table 7).

ところで以上の結果は, 4 月 9 日から 7 月 20 日までの全繁殖期を通じてのものである. 次に, 資料の豊富な A 番いの雌雄について, 同種相手の許容率の季節的变化を調べた (Fig. 4).

雄では, 許容率は繁殖期を通じて 20% 前後の低い値でほぼ一定していた. すなわち, 出会い数の増減 (Fig. 5) にほとんど関係なく, 繁殖期を通じて出会いの 8 割前後で他個体に対して攻撃性を示した.

雌では, 造巣期 (4 月 10 日-5 月 3 日) と育雛中期以後 (6 月 14 日-7 月 20 日) には, 許容率は同時期の雄のそれに比して若干高い傾向が認められたが, それでも 30% 前後の

Fig. 5. Seasonal changes in the frequency of intra-specific encounters of pair-A.

低い値であった。したがって、雌はこの2時期には他個体に対してかなり攻撃的である。それに対して、抱卵期(5月4日-6月3日)と育雛初期(6月4日-13日)では、許容率は90%前後のきわめて高い値を示した。これは、同時期に雌は抱卵と抱雛に専念していたことによる。他個体と出会う、抱卵あるいは抱雛を中断して攻撃的行動を示した例はまったくなく、番い相手より受け取った餌を巣の周辺で食べている時、または休息中に巣へ接近する侵入個体に対して威嚇を4回、鳴き帆翔旋回を1回、追跡を1回、急降下を1回行ったにすぎない。今回詳しい調査の対象となった3番い(A, B, C)以外の巣では、抱卵または抱雛姿勢のまま雌が巣の上空に侵入する個体に対して警戒声を発する例が3例観察された。この行動も侵入個体に対する威嚇行動と考えられる。いっぽう雄の方は、抱卵中であっても、巣の付近に侵入個体を発見すれば、抱卵を中断して侵入個体を追跡することがあった(3例)。

(iv) 許容的出会いと攻撃的出会いにおける出会いの相手個体の位置

テリトリー所有個体が出会いの相手を許容する場合と攻撃を示す場合とでは、出会いの相手個体の位置に差があるのかどうかを検討した。その方法はまずテリトリー所有個体と出会った個体の樹上位置と飛行移動跡のすべてを5,000分の1の地図上に記録する。次に、既知の稜線や山頂などの標高を目安にして出会い相手の飛行高度(谷底からの高度)を推定し、それらを高度300m以上と300m以下の2つに便宜的に区分する。同地図上に

Fig. 6-1.

Fig. 6. Encounters with conspecific adults (Fig. 6-1), yearlings (Fig. 6-2) and other species (Fig. 6-3), which provoked aggressive (left) and admissive (right) responses by pair-A. Solid dots indicate the frequencies of the encounters above and below 300 m altitude in the sky. Quadrates are 200×200 m in size. The inner polygon shows the territory. An open triangle indicates the nest site.

に正方形 (200 m×200 m) のメッシュを作成し、出会いの相手個体がメッシュを通過した回数を算出する。飛行高度が 300 m 以上であるのか、300 m 以下であるのかが不明確な場合は両方へ観察資料を入れる。

以上の方法により、A 番いと出会った個体について各メッシュへの侵入頻度と侵入分布を求めた結果を Fig. 6 に示す。

まず A 番いと成鳥 (隣接個体を含む) との関係を検討すると、Fig. 6-1 から明らかなように、許容的出会いでは、出会いの相手個体の侵入頻度と侵入分布は高度 300 m 以上のメッシュへ集中しているのに対して、攻撃的出会いでは、逆に高度 300 m 以下のメッシュへ集中的に分布している。すなわち、テリトリー所有個体は飛行高度 300 m 以上の個体に対しては許容性を、高度 300 m 以下の個体に対しては攻撃性を示す。幼鳥ならびに異種との出会いでも類似の傾向が認められた (Fig. 6-2, Fig. 6-3)。これらの結果は、ほかの猛禽類でも知られるテリトリーの 3 次元構造 (FITCH et al., 1946; CRAIGHEAD & CRAIG-

Fig. 6-2.

HEAD, 1956; GARGETT, 1975; NEWTON, 1979) を明示するものである。すでに述べた隣接番い間での著しい行動圏の重複 (Fig. 1) は、このような上空での許容性によって説明できるだろう。

テリトリー所有個体が幼鳥と異種に対して攻撃性を示す空間は、出会いの相手が同種成鳥の場合に比して若干狭く、しかもテリトリーの内部でも頻繁に出会いの相手を許容している。このような状況は特に A 番いの雌において著しかった (Fig. 6)。許容率をもとに推定した個体間関係 (Table 7) は、Fig. 6 から明らかなように、許容性あるいは攻撃性の空間的分布とよく一致している。

テリトリー所有個体はテリトリー内部だけでなく外周部の個体に対しても若干の攻撃性を示す (Fig. 6)。テリトリー所有個体は、内部への侵入個体に対しては主に追跡行動を示し、外周部の個体に対しては威嚇や鳴き帆翔旋回などの誇示行動を行った。

(v) 攻撃的出会いにおけるテリトリー所有個体の行動推移

(a) 種内の出会い：テリトリー所有個体は他個体と出会えば許容するかあるいはなんらかの攻撃的行動を起こす。テリトリー所有雄の場合は出会いの 83.5% (182 例中の 152 例) が攻撃的行動へ推移し、雌の場合は出会いの 48.9% (135 例中の 66 例) が攻撃的行動へ推移した (Fig. 7)。

Fig. 6-3.

また攻撃的行動は単一の行動型で終結する場合と、同一行動型の再起を含めて数種の行動型の連鎖をなす場合とがあった (Fig. 7). すなわち、雄では単一行動型のみ観察された出会いは攻撃の出会いの観察総数の 31.6% (152 例中の 48 例) を占め、雌では 37.7% (69 例中の 26 例) を占めた. なお、必ずしも出会いの一部始終を毎回追跡観察できたわけではないので、実際には単一行動型で終結した出会いはもっと少ないはずである. いっぽう、観察された行動連鎖のうちで最も長いものでは、番いの雄の出会いで 7 行動型、雌の出会いで 5 行動型が生じた (どちらも相手は幼鳥) (Fig. 7).

他個体と出会ってテリトリー所有個体が最初にとった行動は、主に威嚇または追跡 (空中追跡、樹上追跡) であった. 個体を連続して追跡観察できたことにより最初の行動型が明確な攻撃の出会いは、雄については 80 回、雌については 40 回あった. 雄ではこのうち 42 回 (52.5%), 雌では 23 回 (57.5%) の出会いで威嚇が最初の行動型となった. そして最初に追跡を行った出会いは雄については 29 回 (36.3%), 雌では 12 回 (30.0%) 観察された (Fig. 7).

次に、出会いの最初の行動として威嚇を行うか、追跡を行うかが出会い相手の性別と年齢によるものかどうかを検討し、Table 8 と Table 9 にまとめた. Table 9 から明らかにように、番いの雌の場合にだけ、相手が雄成鳥より雌成鳥との出会いで最初に追跡を行う

MALE vs. CONSPECIFICS

FEMALE vs. CONSPECIFICS

MALE vs. OTHER SPECIES

FEMALE vs. OTHER SPECIES

Fig. 8. Sequence of behavioural responses of three pairs (A, B, C) in intra- and inter-specific encounters. The number of observations for each response is shown in figures and thickness of arrows. Abbreviations are the same as in Fig. 7.

撃的行動を受ける。足蹴り攻撃も、これらの長時間の侵入個体、特に幼鳥に対してなされる (Fig. 7)。出会いの相手個体の行動については後に再びふれる。

(b) 種間のお会い：サシバはテリトリー内へ侵入するハシブトガラスとハシボソガラス、そしてハチクマやトビなどの猛禽類に対してもしばしば攻撃的行動を行う。

種間のお会いで、テリトリー所有個体が最初に行う行動が主に威嚇または追跡であることは種内のお会いと同様である (Fig. 7)。すなわち、最初の行動型が明確な攻撃的のお会いは雄については 17 回あり、このうち 13 回 (76.5%) のお会いで、威嚇または追跡が最初の行動となった。雌の場合はさらにこの割合は高く、他個体に出会えば、相手を容認する以外は、最初は威嚇または追跡を行った (Fig. 7)。

種間のお会いでは、種内のお会いに比べて攻撃的行動が比較的短い行動連鎖で終結するのも特徴的であった (Fig. 7)。また種間のお会いでは、出会い数が少ない割に足蹴り攻撃が多く見られた (Fig. 7)。雄では、足蹴り攻撃が生じた出会いの割合は、種内の攻撃的のお会い (0.7%, 152 例中の 1 例) より種間の攻撃的のお会い (27.3%, 22 例中の 6 例) の方が多かった ($\chi^2=35.257$, $p<0.001$)。雌でも同様に、こうした出会いの割合は種内の攻撃的のお会い (1.5%, 66 例中の 1 例) より種間の攻撃的のお会い (37.5%, 8 例中の 3 例) の方が多かった ($\chi^2=18.070$, $p<0.001$)。

一般に同種相手の追跡は儀式的に見え、追跡個体は決して最高速度で追跡飛行しないので、侵入個体にテリトリー所有個体が追いつき身体的接触を起すことはほとんどない。いっぽう、異種の侵入個体に対しては、急速度で接近し、しばしば執拗に追いかけて足蹴り攻撃をする。異種、特にカラスに対しては、巣の付近に接近した場合にだけこうした激しい攻撃が起ったことから、異種に対しての追跡行動は、巣内の卵やひなに対する捕食者の排除に関連した行動と思われる。同様の観察はトビでもなされている (羽田・小泉, 1965)。

(vi) 出会いの相手個体の行動

同時に2個体を連続的に追跡観察することはきわめて困難である。したがって、テリトリー所有個体の行動を中心に観察した今回の調査では、出会いの相手個体の行動については断片的な観察資料しか得られなかった。しかし、そのなかから重要と思われるものについて記述する。

(a) 種内での出会い：多くの場合、侵入個体は、帆翔旋回、滑翔、羽ばたきをまじえた直線の飛行によりテリトリー外へ飛去する。しかし、出会いの相手個体がテリトリーを所有する隣接個体の場合には、鳴き帆翔旋回、羽ばたき旋回、急降下、威嚇などの攻撃的行動をとるのがよく観察された (Table 10)。また、出会いの際の攻撃的行動は、隣接個体以

Table 8. The percentage of encounters in which the territory owner first *threatened* an intruder, to all aggressive encounters in relation to the sex and age of the intruder.

Territory owners	Sex		Intruders	Age		
	Male	Female		Adult	Yearling	
Male (A, B, C)	59.6% (28/47)*	47.1% (8/17)	n.s. ($P>0.1$)	56.3% (36/64)	37.5% (6/16)	n.s. ($P>0.1$)
Female (a ₁ , a ₂ , b, c)	60.9% (14/23)	66.7% (6/9)	n.s. ($P>0.1$)	62.5% (20/32)	37.5% (3/8)	n.s. ($P>0.1$)

* Figures in parentheses are the numbers of observations, i.e. the territory owner first threatened an intruder in 28 out of 47 cases, etc.

Table 9. The percentage of encounters in which the territory owner first *chased* an intruder, to all aggressive encounters in relation to the sex and age of the intruder.

Territory owners	Sex		Intruders	Age		
	Male	Female		Adult	Yearling	
Male (A, B, C)	31.9% (15/47)*	29.4% (5/17)	n.s. ($P>0.1$)	31.3% (20/64)	56.3% (9/16)	n.s. ($P>0.05$)
Female (a ₁ , a ₂ , b, c)	13.0% (3/23)	55.6% (5/9)	significant ($P<0.05$)	25.0% (8/32)	50.0% (4/8)	n.s. ($P>0.05$)

* Figures in parentheses are the numbers of observations, i.e. the territory owner first chased an intruder in 15 out of 47 cases, etc.

Table 10. Aggressive behaviour of intruders.

Aggressive behaviour	Intruders						
	Neighbouring males	Other males	Neighbouring females	Other females	Adults, sex unknown	Yearlings	Crows, Honey Buzzard
Threat	3	0	4	0	0	5	0
Dive	11	2	7	0	1	6	0
Chase	0	0	0	0	0	1	1
Soaring with calls	1	0	1	0	0	4	0
Wing-flapped circling display	4	0	0	0	0	2	0
Undulating display	0	0	0	0	0	0	1

外の個体でも見られた。たとえば、隣接個体以外の雄成鳥による急降下を2回、性別不明成鳥による急降下を1回観察した (Table 10)。いずれも侵入先のテリトリー内へ急降下したために、その所有個体から樹上追跡、空中追跡、威嚇などの攻撃的行動を繰り返し受けた。侵入先のテリトリーへ急降下した例は隣接個体でも数回観察されたが、これは造巢初期に限られていた。この時期はテリトリーの形成期に当り、隣接個体によるテリトリー認識が不完全であったためであろう。

幼鳥は、成鳥より約1か月遅れて調査地に渡来する。少なくとも3羽の前年生れの足環標識された個体が成鳥 2-3 個体分の行動圏にあたる地域に長期間 (1-6 か月) 滞在していた。そして繁殖番いの所有する水田、畑、伐採跡地から成る狩り場を共用していた。したがって、こうした行動圏重複地域では、幼鳥はテリトリー所有個体と頻繁に出会っていたが、必ずしも攻撃的行動を受けるわけではなく、その存在をしばしば許容されていた (Fig. 6-2)。出会いに際しての侵入幼鳥による急降下は6回観察されたが (Table 10)、このうち2回は上述の繁殖番いとの行動圏重複地域へなされたものである。また、こうした特定地域に定着する個体のあるものは、まれに侵入先のテリトリー所有個体に対して威嚇、鳴き帆翔旋回、羽ばたき旋回などの攻撃的行動を行うことがあった (Table 10)。そのほか、侵入先のテリトリーで、その所有個体、隣接個体そしてほかの幼鳥に対して追跡行動を示した例が数回観察されており、特定地域への長期間滞在とも考え合わせて、幼鳥同士、あるいは幼鳥・成鳥間にテリトリーが存在する可能性もある。これについては今後の調査で明らかにしたい。

(b) 種間の出会い：繁殖中のカラスは、巢の周辺を同種だけでなく、サンバに対しても積極的に防衛する。一方的な追跡のほか相互の追いかけも観察された。たとえば、サンバ (A 雄) がその巢に接近したハシブトガラスを追跡した。なおこのカラスは、サンバの巢から約 600 m 離れた松林で繁殖していた。サンバがカラスの巢から約 100 m の地点へ接近したときカラスはただちに反撃に移った (Table 10)。

出会い後のハチクマやトビは多くの場合帆翔旋回、滑翔、羽ばたきをまじえた直線的飛行によりテリトリー外へ飛去し、何ら顕著な攻撃的行動を示さない。しかし、サンバ (A 雄) に追跡された直後のハチクマが波状飛行 (undulating display, BROWN & AMADON, 1968; BROWN, 1976 参照) を行った例が1例ある (Table 10)。この波状飛行は一般にテリトリー (種内) の誇示と番い形成の際に見られる (CRAMP et al., 1979)。

(4) 止まり木の位置と利用頻度

止まり木に利用された樹木は A 番いの雄で 235 本、第1雌で 39 本、第2雌で 125 本であった。利用された樹木の種類は、Table 11 に示したとおりである。利用されるのは大部分がアカマツ、クロマツ、スギ、ヒノキなどの針葉樹で、とりわけ枯れたマツが多かった。広葉樹としては、コナラ、クスギ、アラカン、エノキ *Celtis sinensis*、ヤマザクラなどが記録された。

A 雄と第2雌が利用した樹木の位置を Fig. 9 に示す。繁殖期を通じて多くの異なった止まり木が利用されたが、特に数本の高い樹木が好まれ頻繁に利用された。そして雄、雌ともに利用回数の多い樹木ほど雌雄間での共用率が高かった (Table 12)。ノスリでは、このような高い止まり場の利用は、特に隣接番いとの出会いの際のテリトリー誇示行動の前後に頻繁に行われる。そして特定の樹木をそのような目的のために番いの雌雄が共用する

Table 11. Species of trees used for perching and their frequencies of use by *Butastur indicus* (pair-A).

Tree species	Male	First female	Second female
Coniferous trees			
<i>Pinus densiflora</i>			
live	12	3	8
dead	103	15	49
<i>P. thunbergii</i>			
live	9	0	2
dead	10	1	8
Unidentified Pine			
live	5	0	4
dead	36	9	28
<i>Cryptomeria japonica</i>	28	3	7
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	15	5	13
Broad-leaved trees			
<i>Quercus serrata</i>	3	0	0
<i>Q. glauca</i>	4	1	2
<i>Q. acutissima</i>	1	0	0
<i>Celtis sinensis</i>	2	2	2
<i>Prunus jamasakura</i>	2	0	0
Others	5	0	2
Total	235	39	125

(WEIR & PICOZZI, 1975). 本種でも同じで、こうした特定の樹木を樹上追跡によって侵入個体に対して防衛する (Fig. 3). これはノスリ (TUBBS, 1974), アカオノスリ *Buteo jamaicensis* (FITCH et al., 1946) でも知られている. 一般にテリトリーの確立および維持のためには、特定場所への条件づけ、すなわち場所の記憶を可能にするような外部環境の構造が必要であると考えられる. さらに隣接テリトリーの相互認識においてもこの外部環境が基礎をなしていると想定される. 上述のような高い止まり場に利用される樹木あるいは稜線や谷などの特徴的な要素が場所の記憶を可能にし、それらの場所での樹上追跡、空中追跡、威嚇などの攻撃的行動が外部環境への条件づけを強化するものと思われる.

雄が利用した樹木は、稜線-A と稜線-B によって囲まれた地域一面に分布していた (Fig. 9-1). 水田、畑、果樹園、伐採跡地の存在する巣の北部地域 (Fig. 10) に利用樹木が密集して分布し、かつ利用回数の多い樹木が多数見られる (Fig. 9-1). これらの地域は主な狩り場となっていた. 点在する枯れたマツ、スギ、ヒノキなど見晴らしのきく孤木に止まり、地表面を見張って、ヘビ、トカゲ、カエルなどの小動物を捕食していた. 巣の周辺にも利用回数の多い樹木 (主にマツ) が集中的に分布しているが (Fig. 9-1), これらは雄から雌と巣立ちヒナへの餌渡し、巣材採取、巣の監視、休息に利用されていた. 大部分が被度の高いスギ・ヒノキ植林地、常緑・落葉広葉樹林、竹林から成る営巣地の南部地域 (Fig. 10) には、狩りに利用される樹木はきわめて少ない. しかし、これらの森林、特に稜線部の林からそびえ立つ枯れたマツの孤木は、しばしばテリトリーの監視や樹上威嚇に利用されていた (Fig. 9-1).

雌についても、巣の北部に位置する狩り場と営巣地付近に利用樹木が集中的に分布して

Fig. 9-1.

Fig. 9-2.

Fig. 9. Distribution of trees used for perching by the male (Fig. 9-1) and the second female (Fig. 9-2) of pair-A. Each dot represents a tree, with the frequency of use shown by the size of the dot in five categories.

Table 12. Numbers of perches used by the male and the second female of pair-A.

	Frequencies of use					
	1	2-5	6-10	11-20	21-	Total
Male						
No. Perches	154	57	14	4	6	235
No. Perches shared with the mate	12	31	11	4	6	64
Sharing rate (%)	7.8	54.4	78.6	100.0	100.0	27.2
Female						
No. Perches	77	31	9	5	3	125
No. Perches shared with the mate	29	20	7	5	3	64
Sharing rate (%)	37.7	64.5	77.8	100.0	100.0	51.2

Fig. 10. Vegetation of the study area.

いた (Fig. 9-2). 営巣地の南部地域では、狩り場となっていた小面積の伐採跡地内に点在する孤木以外の樹木は、ほとんど全く利用されなかった。

(5) 追跡とテリトリー

一般に、ある個体が特定地域に定住して、さらに他個体に対して直接的な追跡や身体的闘争、あるいはさまざまな誇示行動によってその地域を防衛しているのであれば、その個体はテリトリーを所有していると考えられる (HOWARD, 1920; NOBLE, 1939; ARMSTRONG,

Fig. 11-1.

Fig. 11. Chases between the male of pair-A and pair-B, C (Fig. 11-1), between the first female of pair-A and pair-B, C (Fig. 11-2), and between the second female of pair-A and pair-B, C (Fig. 11-3). Lines with an arrow indicate the direction and length of chases (conventionally represented by a straight line). Solid lines indicate intra- and broken line inter-sexual chases. Lines with a solid circle and a solid triangle show the cases in which pair-A chased pair-B and pair-C respectively. Lines with an open circle and an open triangle show the cases in which pair-A was chased by pair-B and by pair-C respectively. An asterisk indicates the nest site.

1947; HINDE, 1956; TINBERGEN, 1956; BROWN, 1964 など). したがって、追跡行動はテリトリーの実在およびその範囲を明示する最良の観察資料となり得る. つまりテリトリー所有個体が侵入個体を追跡して行き、追跡を打ち切った地点をテリトリーの境界と推定した.

(i) 追跡地点の分布

相互に隣接する A, B, C の 3 番い間で行われた追跡地点の分布を Fig. 11 に示す.

同性間、異性間ともに隣接番い間の追跡終了地点は同一稜線上にある. それは隣接番いの行動圏重複部にあたる (Fig. 1). 追跡終了地点の分布から、A 番いと B 番いととのテリトリー境界は稜線-A と推定され、また A 番いと C 番いととのテリトリー境界は稜線-B と推定された (Fig. 11).

隣接番い以外の個体を追跡する場合にも、ほとんどの場合追跡は稜線-A, B で打ち切られた. しかし、追跡の対象が同種幼鳥と異種の場合には頻繁に隣接番い間での境界の手前で追跡が終了した (Fig. 12). また逆に侵入個体を追い過ぎて、稜線を越えて隣接テリトリー

Fig. 11-2.

Fig. 11-3.

Fig. 12. Territory, perching area and threat area of pair-A. Symbols indicate the points at which the territory owner stopped chasing the neighbouring pairs (●), other adults (○), yearlings (*), age and sex unknown (□), and other species (◊). An open triangle indicates the nest site. The + represents a common reference marker.

ーへ侵入したために、侵入先のテリトリー所有個体から攻撃の行動を受けることがあった。隣接番い以外の侵入個体は、稜線-A, Bにこだわらない。したがって、A番いの場合では隣接番いの生息しない北部、東部、南部の地域へ侵入個体が飛んで行けば、これらの個体を追跡することによって、こうした地域へテリトリーの範囲は広がった (Fig. 12)。

(ii) テリトリーと行動圏、パーチング・エリアとの位置関係

追跡終了地点の最外郭を結んでテリトリーとした (Fig. 12)。その面積を求めると、雄では 107.59–117.42 ha (N=3, 平均 112.14 ha) で、行動圏面積の 55.3–61.4% (平均 58.5%) に相当した。雌のテリトリーは番いごとに例外なく雄より狭く、面積は 47.82–67.59 ha (N=4, 平均 58.90 ha) であった。これは行動圏の 26.4%–55.0% (平均 38.7%) にあたっていた (Table 1)。

次にテリトリーとパーチング・エリアの位置関係を検討してみる。個体ごとに、パーチング・エリアとテリトリーが重複し合う部分の面積を算出してみた。この重複面積は雄では 83.45–101.34 ha (N=3, 平均 95.22 ha)、雌では 42.78–65.18 ha (N=4, 平均 54.78 ha) であった。そして重複面積をパーチング・エリアに対してみると、雄では 74.90–93.74% (平均 84.98%)、雌では 86.04–98.09% (平均 92.51%) であった。また、この重複面積をテリトリーに対して占める割合でみると、雄では 64.45–94.38% (平均 80.74%)、雌では 57.38–69.13% (平均 62.66%) であった。したがって、各個体のテリトリーとパーチング・エリアは互いによく重なっている (Fig. 12)。

特に、テリトリー所有個体が侵入個体に対して威嚇を行った際に利用された樹木に限って、その樹木位置の最外郭を結んで得られる多角形 (threat area) を Fig. 13 に示す。この

Fig. 13. Threat area and the distribution of trees from which pair-A threatened the intruders. An open triangle indicates the nest site. The + represents a common reference marker.

範囲はテリトリーと非常によく重複していた。すなわち A 番いの雄では、テリトリーと threat area が重複し合う部分の面積 (87.60 ha) をテリトリーに対して占める割合でみると、重複率は 74.60% となり、また threat area に対して占める割合でみると、重複率は 99.90% となった。A 番いの第 1 雌では、重複面積 (36.51 ha) はテリトリーと threat area のそれぞれ 76.35%, 81.17% に相当した。第 2 雌では、重複面積 (47.00 ha) はテリトリーと threat area のそれぞれ 84.32%, 72.34% に相当した。なお B, C 番いについては観察資料が少なかったため、テリトリーと threat area の重複状況は検討していない。

以上のように、威嚇によって誘示される threat area は、追跡行動によって実際に防衛される範囲つまりテリトリーとほぼ一致していることがわかった (Fig. 12)。

摘 要

(1) サンバ *Butastur indicus* のテリトリーとテリトリー行動について、大阪府河内長野市で 1979 年 4 月 1 日から 7 月 20 日まで 3 番い (A, B, C) を対象に調査を行った。

(2) 観察個体が止まり木として利用した樹木の位置と飛行中の移動跡を地図上に記録し、それらの最外郭を結んで行動圏とした。行動圏内に、個体が止まった樹木位置のすべてを含むような凸多角形を書き、パーチング・エリア (perching area) とした。テリトリー所有個体が侵入個体を追跡して行き、追跡を打ち切った地点の最外郭を結んでテリトリーとした。

(3) 雄の行動圏面積は平均 191.63 ha、雌のそれは平均 152.37 ha であった。番いごとに雌雄の行動圏は互いによく重なっていた。隣接異性間、同性間ともに行動圏の重複が著しかった。

(4) A 番いの雌雄の行動圏およびパーチング・エリアの形状と面積の季節的変化を検討した。繁殖ステージが進むにつれて、雌の行動圏とパーチング・エリアは番い相手の雄のそれらに重なっていった。

(5) テリトリー所有個体が高個体に対して何らかの攻撃的行動を示した観察例を攻撃的出会いとし、テリトリー所有個体が高個体の存在を許容した観察例を許容的出会いとした。他個体と出会った

際に番いの雌雄がとった行動は、容認、威嚇、鳴き帆翔旋回、羽ばたき旋回、急降下、樹上追跡、空中追跡、足蹴り攻撃の8類型に分類された。各行動型の記載をした。

(6) 総出会い数に対して許容的出会いの占める割合を許容率とした。出会いの相手に対する反応の雌雄差をこの許容率をもとに検討した。番いの雄の方が雌より他個体に対して攻撃的であり、その攻撃性は相手が成鳥、幼鳥、異種の順に減少した。番いの雌は同性の出会い相手に対して最も攻撃的であり、その程度は雄同士のそれと同様であった。

(7) テリトリー所有個体は、飛行高度 300 m 以上の個体に対しては許容性を示し、高度 300 m 以下の個体に対しては攻撃性を示す傾向が認められた。これは、テリトリーの3次元構造を示唆するものである。隣接番い間での著しい行動圏重複は、このテリトリーの立体構造によって説明できる。

(8) 番いの雄の場合は出会いの 83.5% が攻撃的行動へ推移し、雌の場合は出会いの 48.9% が攻撃的行動へ推移した。テリトリー所有個体が他個体と出会うと最初にとる行動は主に威嚇または追跡(樹上追跡、空中追跡)であった。侵入個体がテリトリー内に長時間滞在すれば威嚇と追跡の行動型を中心に攻撃的行動が循環的に生じた。

(9) 種間の出会いでも、テリトリー所有個体が最初にとる行動は、主に威嚇または追跡であった。種内の出会いに比べて種間の出会いでは、攻撃的行動は比較的短い行動連鎖で終結した。種間の出会いでは、出会い数が少ない割に足蹴り攻撃が多く観察された。

(10) アカマツ、クロマツ、スギ、ヒノキなどの針葉樹がサンバの止まり木としてよく利用された。番いの雌雄ともに利用回数の多い樹木ほど雌雄間の共用率が高かった。番いが利用した樹木は、狩り場と営巢林に最も集中的に分布していた。

(11) テリトリー面積は雄では平均 112.14 ha で、行動圏の約 60% を占めた。雌のテリトリー面積は平均 58.90 ha で、行動圏の約 40% を占めた。テリトリーとパーチング・エリアは互いによく重複していた。テリトリー所有個体が侵入個体に対して威嚇を示す地域は、侵入個体に対して追跡行動によって実際に防衛する範囲、つまりテリトリーとほぼ一致した。

SUMMARY

(1) Territory and territorial behaviour of the Grey-faced Buzzard-eagle *Butastur indicus* was studied in the vicinity of Kawachinagano City, Osaka Prefecture, Japan. Three pairs (A, B, C) were intensively investigated during the breeding season from 1 April to 20 July 1979. The totals of days (hours) spent for observations were as follows: 46 days (458.72 hr) for pair-A, 18 days (40.17 hr) for pair-B, and 11 days (18.08 hr) for pair-C.

(2) The movements of each pair were plotted on a map of 1/5,000 in scale. The outermost points at which the birds were sighted are connected by straight lines to form a convex polygon, and the area is defined as "home range." A polygonal area formed by connecting the outermost points of trees which were used for perching is designated as "perching area." The movements of the chaser and the chased individuals were traced on the map, and the area formed by joining the outermost points at which the territory owner stopped chasing the intruders is referred to as "territory."

(3) The average size of home ranges was 191.63 ha for males (181.96–201.67 ha, $N=3$) and 152.37 ha for females (117.21–180.97 ha, $N=4$) respectively. Home ranges were overlapped to a large extent between both sexes of each pair and between neighbouring pairs.

(4) Seasonal changes in the shape and size of home range and perching area of pair-A were studied. The shape and size of home range and perching area of the male were relatively stable throughout the breeding season in comparison with those of the female. As the breeding progressed, the home range and perching area of the female have become overlapped and coincided with those of the male.

(5) Both intra- and inter-specific encounters between territory owners and other individuals were recorded during the breeding season. An encounter in which the intruder provoked no aggressive or an admmissive response by a territory owner is designated as "admissive encounter." An encounter

in which the intruder provoked an aggressive response by a territory owner is designated as "aggressive encounter." Seven types of aggressive behaviour by the territory owner were observed: threat, soaring with calls, wing-flapped circling display, dive, aerial chase, displace, and attack with kicks. These behaviour were described.

(6) The percentage of admissive encounters to all encounters is defined as "admission ratio." The responses of the territory owner to the intruder were analysed quantitatively on the basis of the admission ratio. The degree of aggressiveness of the territory owner varied with the sex, age (in conspecifics) and species of the intruder. Males were most aggressive toward conspecific adults (both males and females), less aggressive toward conspecific yearlings, and admissive to non-conspecifics. Females were, as a rule, more admissive to the intruders, both conspecifics and non-conspecifics, than males. But females showed an intensive aggressiveness toward conspecific adults of the same sex, almost equivalent to that of the males against other conspecific adults.

(7) The territory owner generally behaved admissively to the intruders flying at a height of 300 m or more above the ground. On the other hand, the territory owner behaved aggressively to the intruders flying at a height of less than 300 m above the ground or perched on a tree. These results show a three-dimensional structure of the territory, which may permit the apparent overlap of home ranges among neighbouring pairs.

(8) Aggressive encounters were 83.5% for males, and 48.9% for females, of all intra-specific encounters observed. The first aggressive behaviour was normally a threat or a chase. The sequence of aggressive behaviour of the territory owner appeared to be determined by the responses of the intruder.

(9) Similar to the intra-specific encounters, the first aggressive behaviour of the territory owner in inter-specific encounters was usually a threat or a chase. The length of sequence of aggressive behaviour was relatively short in comparison with that in the intra-specific encounters. The attack with kicks was more frequently observed in the inter-specific encounters.

(10) During the breeding season, many kinds of perching trees were used by pair-A. The numbers of trees used for perching were 235 for the male, 39 for the first female, and 125 for the second female. Coniferous trees, such as *Pinus densiflora*, *P. thunbergii*, *Cryptomeria japonica*, and *Chamaecyparis obtusa* were favoured and frequently used. The perching trees which the male frequently used were also favoured by its mate. The distributions of perching trees were concentrated in the hunting ground and nesting forest.

(11) From observations of inter-pair chases occurred among neighbouring three pairs (A, B, C), the territory boundaries between pair-A and pair-B, and between pair-A and pair-C were estimated to be Ridge-A and Ridge-B, respectively. The average size of territories for males was 112.14 ha (107.59–117.42 ha, N=3), which was 58.6% (55.3–61.4%) of its home range size. It was 58.90 ha (47.82–67.59 ha, N=4) for females, which was 38.7% (26.4–55.0%) of its home range size. The perching area overlapped to a large extent with the territory for each individual. The outermost points of the trees from which the territory owner threatened intruders are connected by straight lines to form a convex polygon, the area of which is referred to as "threat area." The threat area coincided well with the territory, a defended area from which the territory owner excluded the intruders by chasing.

引 用 文 献

- ARMSTRONG, E. A., 1947. *Bird Display and Behaviour*. London, Lindsey Drummond.
- BROWN, J. L., 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.*, **76**: 160–169.
- BROWN, L. H. 1976. *Birds of Prey: their biology and ecology*. London, Hamlyn.
- BROWN, L. H., & D. AMADON, 1968. *Eagles, Hawks and Falcons of the World*. London, Country Life Books.
- BURGER, J., 1980. Territory size differences in relation to reproductive stage and type of intruder in Herring Gull (*Larus argentatus*). *Auk*, **97**: 733–741.
- BURGER, J., & C. G. BEER, 1975. Territoriality in the Laughing Gull (*L. atricilla*). *Behaviour*, **55**:

301-320.

CRAIGHEAD, J. J., & F. C. CRAIGHEAD, 1956. *Hawks, Owls and Wildlife*. Harrisburg, Stackpole Co.
CRAMP, S., (ed.), 1979, *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*, 2. London, Oxford University Press.

FITCH, H. S., F. SWENSON, & D. F. TILLOTSON, 1946. Behavior and food habits of the Red-tailed Hawk. *Condor*, 48: 205-237.

GARGETT, V., 1975. The spacing of Black Eagles in the Matopos, Rhodesia. *Ostrich*, 46: 1-44.

羽田健三・小泉光弘, 1965. トビの生活史に関する研究. I. 繁殖期. 日生態会誌, 15: 199-208.

HINDE, R. A., 1956. Biological significance of territories in birds. *Ibis*, 98: 340-369.

HOWARD, H. E., 1920. *Territory in Bird Life*. London, Collins.

清棲幸保, 1952. 日本鳥類大図鑑, 2. 東京, 講談社.

中村登流, 1969. エナガの個体群の行動圏構造. I. 冬期群の行動圏と群れテリトリー. 山階鳥研報, 5: 433-461.

———, 1972. エナガの個体群の行動圏構造. II. 繁殖期の行動圏とテリトリアリズム. 山階鳥研報, 6: 424-488.

NEWTON, I., 1979. *Population Ecology of Raptors*. London, T. & A. D. Poyser.

NOBLE, G. K., 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk*, 56: 263-273.

PATTERSON, I. J., 1965. Timing and spacing of broods in the black-headed gull, *Larus ridibundus*. *Ibis*, 107: 433-460.

TINBERGEN, N., 1956. On the functions of territory in Gulls. *Ibis*, 98: 340-369.

TUBBS, C. R., 1974. *The Buzzard*. London, David & Charles.

WEIR, D., & N. PICOZZI, 1975. Aspects of social behaviour in the Buzzard. *Brit. Birds*, 68: 125-141.

WILEY, R. H., & M. S. WILEY, 1980. Territorial behavior of a blackbird: mechanisms of site-dependent dominance. *Behaviour*, 73: 130-154.

山岸 哲, 1978. ホオジロの社会構造と繁殖番い数の安定性. 山階鳥研報, 10: 1-299.

YAMAGISHI, S., 1971. A study of the home range and territory in Meadow Bunting (*Emberiza cioides*).
1. Internal structure of home range under high density in breeding season. *Misc. Rept. Yamashina Inst. Orn.*, 66: 355-388.

山階芳麿, 1980. 日本の鳥類と其生態, 2. 復刻版. 東京, 出版科学総合研究所.

(1981 年 12 月 25 日受領)