番い関係の希薄なウグイスの一夫多妻について

濱 尾 章 二¹

上越教育大学・生物学研究室

Lack of Pair-bond: a Polygynous Mating System of the Japanese Bush Warbler *Cettia diphone*

Shoji HAMAO¹

Department of Biology, Joetsu University of Education, Yamayashiki-machi, Joetsu, Niigata 943

一夫一妻の婚姻形態が一般的な鳥類 (LACK 1968) の中で、一夫多妻の種は特に注目して研究されてきた (例えばアメリカでは、ハゴロモガラス *Agelaius phoeniceus*: ORIANS 1961, HOLM 1973; セジロミソサザイ *Telmatodytes palustris*: VERNER 1964, 1965). 日本でも、オオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus* (羽田・寺西 1968b, SAITOU 1976, EZAKI 1990, URANO 1990a, b) やセッカ *Cisticola juncidis* (母袋 1973, UEDA 1984, 1985, 1986) について、詳細な研究がなされている。

ウグイス *Cettia diphone* は、さえずりが長期に及ぶことや体サイズに性的二型が見られることから、一夫多妻の可能性が考えられている (山岸 1984, 上田 1987). しかし、やぶの中を潜行するために (山階 1941, 清棲 1978) 観察が困難であり、繁殖期の生態については主として巣の観察に基づいた繁殖諸活動の報告がなされているにすぎない (羽田・岡部 1970, GAO & ZHANG 1985).

筆者は、ウグイスの婚姻形態、番い関係の解明を目的として、個体識別に基づく調査を行った。本論文では、同一なわばりにおける複数雌の営巣、営巣雌や他個体 (雌雄) のなわばり内での存在状況を中心に繁殖生態について報告する。そして、ウグイスが番い関係の希薄な一夫多妻の婚姻形態をもつ可能性について論議したい。

調 査 地

調査は 1990 年と 1991 年に新潟県妙高高原町池の平地区 (北緯 36°52', 東経 138°11') で行った。この地区は妙高山の東側山麓にあたり、標高約 700m の傾斜の緩やかな土地である。植生は主に、ミズナラ *Quercus mongolica* が主体の落葉混交林とスギ *Cryptomeria japonica* の植林からなる。また、ハンノキ *Alnus japonica* を交えたヨシ *Phragmites communis* 湿原やヤマグワ *Morus australis*, コマユミ *Euonymus alatus* f. *ciliatodentatus* などの低木林 (やぶ) も見られる。なお、一般にウグイスが好むと言われているササ原 (清棲 1959) は、調査地では溪流沿いの傾斜地にわずかに見られるのみであった。

¹ 現所属: 埼玉県浦和市立南高等学校。Present address: Urawa-minami High School, Tsuji 6-5-31, Urawa, Saitama 336.

Fig. 1. (a) The study area. I: Census area, II: Intensive study area. (b) Vegetation map of the intensive study area.

調査にあたっては、センサス調査区とその中に含まれる精密調査区を設定した (Fig. 1). 前者は定期的になわばり雄の存在状況を確認するための 118 ha の区画, 後者は主として 1 雄のなわばりについて繁殖生態を詳しく調査するための 20 ha の区画である.

方 法

1) 個体識別

調査にあたっては可能な限りの個体を捕獲し, 標識を装着して個体識別した. 捕獲にはカスミ網を用い, 標識はセルロイド製の色脚環によった. 標識を装着した個体は 2 年間で 190 個体 (成鳥 80, 巢内雛 21, 巢外雛 29, 自立幼鳥 60) であった. 標識個体には通し番号をつけ, この個体番号に雄ならば M, 雌ならば F の記号を付して M38, F116 のように表した. 標識の確認, 行動の観察は主として双眼鏡 (×8) によって行った.

2) 年齢及び性別の判定

その年生まれの幼鳥の多くは, 腹に黄色い幼羽があり, 成鳥と容易に区別できた. 幼羽をもたない個体については, 安部 (1984) に基づいて, 頭骨の骨化が完了していない場合に幼鳥と判断した.

成鳥については, 翼長によって雌雄を判定した. 黒田 (1933), 山階 (1941), 清棲 (1978), 小林 (1981) によると, いずれの場合も翼長 60–62 mm の個体はなく, それよりも小さいものが雌, 大きいものが雄とされている. 安部 (1984) は秋季の標識調査における幼鳥を含む 141 個体の測定値から, 雌雄のサイズ分布には重複があり, 雌雄は判別できない場合があるとしているが, 翼長の分布を成鳥のみについて見ると 58–62 mm の個体を欠く 2 山型をしている. 今回の調査における成鳥 80 個体の翼長分布は, 58–62 mm の個体を欠き, 2 つのグループに分離した (Fig. 2). また, 翼長の大きなグループの個体は小さなグループの個体に比べて, 尾長, 跗蹠長, 体重が常に大きかった (Table 1). これらのことから, 翼

Fig. 2. Frequency distribution of wing length of adult Japanese Bush Warblers. Data pooled, 1991 and 1991.

Table 1. Comparison of morphological measurements between two groups of adult Japanese Bush Warblers. Adults are divided into two groups based on the frequency distribution of wing length. 'Group A' includes small individuals and 'Group B' includes large individuals (see Fig. 2). Data pooled, 1990 and 1991.

	Group A (n=31)		Group B (n=49)	
	$\bar{x}$	range	$\bar{x}$	range
Wing length (mm)	54.4	51.3-57.0	64.6	62.2-67.7
Tail length (mm)	57.0	53.4-60.7	68.1	64.8-73.1
Tarsus (mm)	22.3	21.4-23.2	25.6	24.5-27.1
Culmen (mm)	10.9	9.9-11.7	12.1	10.6-13.8
Body weight (g)	11.5	10.0-13.7	19.6	14.8-22.3

長の大きなグループ (49 個体) を雄, 小さなグループ (31 個体) を雌と判断した。なお, 抱卵斑の発達が認められた 18 個体はすべて小さなグループに, 排泄孔部の円筒状の突起が認められた 17 個体はすべて大きなグループに属していた。

3) センサス調査区における調査

センサス調査区では, なわばり雄の個体識別, 存在の有無の確認を行った。ただし, 1990 年は調査が不定期 (5~8 月に 5 回) であり, 一部の個体に標識をつけるにとどまった。

1991 年は 4 月中旬から 8 月中旬までの間, 半月に 1 回全域を踏査し, さえずっている雄の所在を確認した。調査は 05:00-12:00 の間に, 調査区内に 100~200m 間隔で設定したルートを時速約 2km で歩いて行った。ウグイスのさえずりは特徴的で遠くまでよく聞こえるので, 雄の発見は容易であった。さえずっている雄がいない場所では, 他所で録音した雄のさえずりを再生して雄の誘引を試み, 発見もれのないようにした。

発見した雄については標識の確認に努め, 未標識の場合は速やかに捕獲するようにした。やむを得ず捕獲ができなかった場合には, さえずりの特徴をメモしておき, これによって個体を識別した。百瀬 (1986) も述べているように, さえずりのレパートリーから個体を識別することは十分可能であった。さえずりによって個体識別した雄には 1000 を越える個体番号を与えたが, このような個体は 2 年間で 7 個体であった。

4) 精密調査区における調査

精密調査区では, 雄のマッピング, 繁殖経過の記録など繁殖生態にかかわる詳細な調査

を行った。

1990年は4月中旬から8月中旬にかけて、調査区に確立された4なわばりについて、合計132.7時間の雄の追跡観察と29.9時間の巣の観察を行った。しかし、巣の探索が不徹底であったため、巣や営巣雌の存在の有無を正確に把握できなかった。

1991年は調査区の中に含まれる1雄(M98)のなわばりのみについて、集中的に調査を行った。調査期間はM98が渡来してから消失するまでの1991年4月16日-6月30日であった。

i) 侵入雄や雌を発見するために、連日あるいは2日間に1回5-7時間、カスミ網を張った。カスミ網は30mmメッシュ、長さ12mのものを5ないし6枚用い、なわばり中心部分の低木林内の小道や湿原の縁の決まった場所に張った。ただし、雄のなわばりの形が変化したり、網場の近くに巣が発見された場合には、一部の網を移動したこともあった。捕獲によるなわばり雄の消失や雌の巣の放棄は見られなかった。

ii) 定期的に徹底した巣の探索を行った。個体の観察から巣の有無あるいは場所を推定することができなかったため、3日間に1回の割合でなわばり内をくまなく歩いて巣の発見に努めた。

iii) 発見した巣の状況は、可能な限り毎日記録した。造巣、抱卵、育雛の観察はやぶの中にブラインドを設置して行った他、ビデオ・カメラを用いて記録した。

iv) 定期的になわばり雄のマッピングを行った。マッピングは2-4日間に1回、日の出から10:00までの間に連続して4時間行い、タイム・マッピング法(中村1969)によって1分間隔で位置(活動点)を記録した。同時に1分間ごとにさえずった場合は1、さえずらなかった場合は0のスコアを記録した。さえずり頻度はこれを4時間(240分間)について合計し、0-240のスコアで表した。また、さえずりを記録した活動点をすべて含む凸多角形を描き、ソング・エリアとした。ソング・エリアの面積を求める際にはパーソナル・コンピュータを用い、BASIC上で走る自作のプログラムによって、多角形の頂点の座標から算出した。

結 果

1) なわばり

調査地では、雄のさえずりは4月中旬から8月中旬まで続いた。雄のさえずる範囲は、互いに重複することなく明瞭に分離していた。雄間の争いは2年間に2例観察されたが、いずれの場合もソング・エリアの所有者が侵入個体を追い払った。これらのことから、さえずりによって占有されているソング・エリアをなわばりと判断した。

1991年には、センサス調査区では、計35個体の雄がのべ43のなわばりをもった。しかし、36(83.7%)のなわばりは2カ月以下の短期間しか維持されず(Fig. 3)、1度の調査で確認されるなわばり雄の数は10-14($\bar{x}=11.7$, $n=9$)であった。なわばりをもたない放浪状態の雄も多く確認された。これらの個体は一切さえずりや地鳴きをせず、捕獲によってのみ発見された。定期的にかスミ網を張ったM98のなわばりでは、16雄の侵入が確認された(Fig. 4)。これらの雄のうち13個体(なわばり所有の状態再度侵入した1個体を含む)は、なわばりをもっていない放浪状態のものであった。また、この13個体のうち6個

Fig. 3. Frequency distribution of length of residency of male Japanese Bush Warblers in 43 territories established in 1991.

Fig. 4. Intrusion by male Japanese Bush Warblers into M98's territory in 1991.

Fig. 5. Location of nests of Japanese Bush Warblers in M98's territory in 1991. The polygons indicate daily activity ranges of M98 from 23 April to 30 June. The frame shows the intensive study area.

体は、侵入の前または後になわばりをもったことが確認されており、放浪状態となわばり所有の状態とは互いに変化しやすいことが示唆された。

2) 同一なわばりにおける複数雌の営巣

定期的に巣の探索を繰り返した M98 のなわばりでは、7 巣が発見された (Fig. 5)。巣の分布は、M98 が常にさえずりによって占有していた低木林やヨシ湿原に集中していた。各巣は 5 月中旬から 6 月下旬にかけて時期を重ねて営まれており、巣 1 と巣 2 では産卵期も一致していた (Fig. 6)。営巣雌はそれぞれの巣で異なっていたが、巣 4 のみは後に巣 6 を構えた F124 が営巣した可能性がある。

M98 以外の雄のなわばりでは、発見できなかった巣もあったと思われるが、1990 年に M1 と M1001 のなわばり内でそれぞれ少なくとも 2 巣が営まれていた。これらの場合でも、2 巣は時期を重ねて営まれており、営巣雌はそれぞれ別の個体であった。したがって、ウグイスでは、複数の雌が同一雄のなわばり内で同時に営巣することは例外的なことではなく、ある程度の頻度で起きているものと考えられる。

3) 繁殖生態及び子の世話

巣はやぶの中の低い場所につくられることが多かった。2 年間の観察によると、巣はイヌツゲ *Ilex crenata* やエゾイボタ *Ligustrum Tschonoskii* f. *glabrescens* の他、ノイバラ *Rosa multiflora* やクマヤナギ *Berchemia racemosa* のほふくした枝などにつくられ、巣の入口ま

Fig. 6. Breeding chronology of female Japanese Bush Warblers which nested in M98's territory in 1991.

Table 2. Role of female Japanese Bush Warbles in nest building and in caring for young. Data pooled, 1990 and 1991.

Activity	No. nests observed	Total observation time (h)	Frequency of the activity (/h)
Carrying nest materials	3	10.0	3.8 times
Incubation	4	62.8	43.1 min
Brooding of nestlings ¹⁾	3	35.5	20.0 min
Feeding nestlings	8	81.7	5.5 times

¹⁾ Data for nests with nestlings aged 0-4 days-old are shown.

での高さは平均 0.54 m (0.05-1.40 m. $n=28$. 使用後に発見した巣を含む) であった。

巣の観察は、2年間で7なわばりの10巣について154.5時間行った。訪巣個体はどの繁殖ステージにおいても、それぞれの巣ごとに特定の1個体の雌に限られていた。造巣、抱卵、育雛はすべてその雌のみによって行われた (Table 2)。造巣は3巣について、それぞれ初卵産下の4日前、5日前、13日前から観察したが、完成すると側方に入口をもった球形になる巣がまだ皿状の時点から、雌のみによってつくられていた。どの繁殖ステージにおいても雄の訪巣は見られなかったが、抱卵期に雄が偶然巣に近づいたと思われる様子が1例ビデオに記録された。すなわち、1991年6月3日 (10:48)、谷渡り鳴きをしていた雄 (M98) がだんだんと近づいて来て、抱卵11日目の巣 (巣2, Fig. 5) の約40 cm 前の枝にとまったところ、直ちに抱卵中の雌 (F116) が巣から飛び出して雄に突きかかって行き、こ

れを追い払った。雌は3分後に、帰巢し抱卵を続けた。

巣にシマヘビ *Elaphe quadrivirgata* やアオダイショウ *E. climacophora* が近づいた例は2年間で3回観察したが、その際のモビングは雌のみが行った。2年間で13の巣立ち雛の群れを観察したが、これらの雛に対する給餌、観察者を発見しての警戒も雌のみが行っていた。2年間で273.7時間行った雄のマッピングにおいても、雄による造巣や子の世話は一切観察されなかった。

繁殖の失敗は多く、2年間で産卵期までに発見した11巣のうち巣立ちに至ったのは3巣(27.3%)であった。繁殖が失敗したケースでは、シマヘビによる雛の捕食が1例ビデオで記録された他、すべての卵や雛が一度に消失して捕食を受けたと考えられる場合が多かった。雛の餓死は見られなかった。調査地ではシマヘビ、アオダイショウの他、マムシ *Agkistrodon blomhoffi*、ヤマカガシ *Rhabdophis tigrinus*、ジムグリ *Elaphe conspicillata*、またタヌキ *Nyctereutes procyonoides* やキツネ *Vulpes vulpes* が観察されており、やぶの中の低い場所に営巣するウグイスでは、捕食による繁殖失敗が多いものと思われた。

4) 雄のなわばりと雌の存在様式

雌は繁殖を失敗した後の再営巣や雛を巣立たせた後の第2繁殖の際に、雄のなわばりを変える傾向があった。2年間で繁殖の失敗10例、巣立ち7例を観察したが、同じなわばり内で再び営巣した例は確認されなかった。1990年6月8日にM1のなわばりで雛を巣立たせたF5は、このなわばりから消失したが、9月21日に隣接するなわばりで別の雛を連れてくるのが観察された。このように、巣外育雛と雌の観察から第2繁殖の際に雄のなわばりを変えたと推定される例は、他にも2年間で2例見られた。

定期的にカスミ網を張ったM98のなわばりでは、21個体の雌が確認された(Fig. 7)。このうち6個体はこのなわばり内で営巣したことが確認されており、他の15個体のうち3個体については、前後に近隣のなわばりで営巣したことが確認された。

なわばり内の営巣雌間の関係は、親和的なものであった。Fig. 8はM98のなわばりに3巣が同時に存在した15日間に、各営巣雌を確認した地点を示したものである。各雌の行動範囲は明らかに重なっている。営巣雌同士が出会った例は2年間で3回観察したが、いずれの場合でも争いはなく、互いに無視するように行動していた。また、なわばり雄に比べると雌はかなり狭い範囲で行動する傾向が見られた(Fig. 8)。営巣雌を巣のあるなわばりの外で観察した例は、2年間を通じてなかった。

5) なわばり雄と営巣雌の関係

なわばり雄と営巣雌との間の交尾は、観察できなかった。交尾は2年間に2例観察したが、いずれの場合も雌の標識を確認できなかった。これらの例では、求愛は独特のさえずりによって始まった。求愛のさえずりは、通常のさえずりと同じパターンだが著しく音圧の低い小声のさえずりである(百瀬 1989)。雄はこのさえずりをしながら翼を半ば開いて小刻みに震わせる雛の餌乞いに似た行動(幼形行動)をとり、同様な幼形行動をとる雌に接近して交尾を行った。また、交尾の確認はできなかったものの、なわばり雄が営巣雌に対して同様な行動をとるのが、2年間で3例観察された。しかも、そのうち2例では、雌も幼形行動を行っていた。なお、これらの求愛が見られたのは、それぞれ初卵産下の3日前、4日前、6日前であった。

求愛の他には、なわばり雄と営巣雌の間に番いの関係を感じさせる行動を見出すこと

FEMALE	BREEDING	APR.	MAY	JUNE
F 106		•		
F 109	+		•••••	•••••
F 110			•	
F 111			•	
F 45			•••••	
F 113	+		•••••	
F 114			•	
F 115			••	
F 116	+		•••••	•••••
F 117			•	
F 118	+		•••••	••
F 119			•	
F 120			•	
F 124	+		•••••	•••••
F 125			•	
F 50				•
F 132	+			•••••
F 133				•
F 141				•
F 144				•••••
F 130				•••••

Fig. 7 Appearance of female Japanese Bush Warblers in M98's territory in 1991.

はできなかった。前述のように、造巢、抱卵、育雛は雌のみによって行われ、雄は関与しなかった。雌に対する雄の追尾行動や巣場所を提示する行動、営巣を促すような行動も、2年間を通じてまったく観察されなかった。また、M98のさえずり活動の時期的変化を見

Fig. 9. Seasonal changes in frequency of singing and area of territory of M98 in relation to the breeding chronology of female Japanese Bush Warblers in the territory in 1991. Singing frequency during a 240-min observation-unit was scored from 0 to 240 by checking whether the male sang or not every 1-min.

ても、渡来後の一時期を除いて高いさえずり頻度が維持されており、営巣雌のステージと関連した変化は見られなかった (Fig. 9a). 一方、M98 のなわばりの面積は営巣雌が多くいると小さくなる傾向があり (Fig. 9b), なわばり内の巣の数となわばり面積の間には有意な負の相関が見られた (SPEARMAN の順位相関係数, $r_s = -0.59$, $P < 0.01$, $n = 26$, 両側検定).

考 察

今回の調査では、3つのなわばりにおいて、複数雌による営巣が確認された。特に、精密な調査を行った1なわばりでは、2カ月の間に6ないし7雌によって7巣が営まれていた。これらのことは、ウグイスが一夫多妻の婚姻形態をもつ可能性の高いことを示している。

婚姻形態を考える上で重要となるのは、雄・雌の性関係である。ウグイスの交尾は求愛の状況から推定してやぶの中で行われることが多いらしく、標識雌の交尾は観察できなかった。しかし、筆者は以下の2点から、なわばり雄と営巣雌の間には性関係のある場合が多いと考える。その一点目は、なわばり雄が営巣雌に求愛を行っていることである。雌雄両者の標識が確認できた3例の求愛の観察では、雄が求愛さえずりをしながら求愛の幼

形行動をとっており、そのうち2例では雌も幼形行動を行っていた。また、3例のいずれもが初卵産下の3-6日前に観察された。これらのことは、営巣雌の卵の受精がなわばり雄によって行われる場合のあることを強く示唆している。第二には、雌は受精可能な期間、雄のなわばりの外で行動することが少ないと考えられることである。雌の行動圏をステージに分けて検討するだけのデータはないが、営巣雌の行動する範囲は雄のなわばりに比べるとかなり狭く (Fig. 8), 営巣雌をなわばりの外で発見した例はまったくなかった。また、造巣は雌のみによって行われ、少なく見積っても5日間を要した。これらのことから判断すると、雌は受精可能期間と推測される初卵産下数日前から産卵期にかけて、巣のあるなわばりの中にいることが多く、卵の受精はそのなわばりの雄によって行われる場合が多いと考えられる。

侵入雄による交尾の可能性は低いと考えられる。他の雄のなわばりに侵入する雄は多く確認されたが、それらはいずれも、求愛さえずりを含めてまったく鳴くことがなかった。ウグイスの交尾は、前述したような観察結果によれば、求愛さえずりからの一連の求愛行動によって可能になるものと思われる。このため、侵入雄による交尾は起こりにくいと考えられる。

以上のように、ウグイスではなわばり内に複数の巣が営まれることがあり、なわばり雄と営巣雌は性関係をもつ場合が多いと推定されることから、1雄が多雌と性関係をもつ一夫多妻の婚姻関係をもつものと考えられる。

一夫多妻をもたらす生態的要因として、EMLEN & ORING (1977) は繁殖に必要な資源の分散状態を考えた。上田 (1986) はセッカにおいて、餌の得やすさの重要性を指摘している。筆者は、ウグイスの一夫多妻をもたらす生態的要因の一つとして、高い捕食圧が重要であると考え。ウグイスでは繁殖の失敗が多く、再営巣が頻繁に起こっていると考えられた。繁殖期が長いために、雛を巣立たせた後の第2繁殖もかなり行われていると思われる。そして、このような再繁殖の際、雌は雄のなわばりを変える傾向があった。造巣から育雛まで雌が単独で行えること、雌間の関係が親和的であることから、雄のなわばりにとらわれずに再繁殖の場を選択できるのであろう。雌が雄のなわばりを変えて再繁殖を繰り返すことは、時間的に重複しない一妻多夫の関係をもつことになる。このことを雄の立場から見ると、多くの雌がなわばりを訪れ (Fig. 7), どの時期でも配偶可能な雌が得やすいということになる。ウグイスの一夫多妻は、高い捕食圧に起因する頻繁な雌の再営巣によって生じている可能性が高いと考えられる。

ウグイスの雄は一切子の世話を行わなかった。また、直接的な子の世話以外にも雌や子に対する寄与・貢献が見い出されなかった。このことは一夫多妻の種の中で、ウグイスに特徴的なことである。例えば、オオヨシキリ (羽田・寺西 1968a, b, URANO 1990a) やイエミソサザイ *Troglodytes aedon* (KENDEIGH 1941) では、雄も雌とともに雛の世話をする。また、セジロミソサザイ (VERNER 1964, 1965) では個体群によって、ヨーロッパウグイス *Cettia cetti* (BIBBY 1982) やミソサザイ *T. troglodytes* (KLUIJVER *et al.* 1940) では個体によって差があるが、雄による子の世話が見られる。ウグイスでは、今回7なわばりの10巣を154.5時間調査したにもかかわらず、雄による世話はまったく見られなかった。羽田・岡部 (1970), GAO & ZHANG (1985) によっても、本種の子の世話は雌のみによって行われると報告されている。上田 (私信) によると、小笠原のウグイスは雄も雛に給餌すると言うが、

この場合繁殖生態、婚姻形態が他の地域とは大きく異なっているらしい。一般には、ウグイスでは雌のみが造巢、抱卵、育雛を行い、雄が子育てに関与しないと言えるであろう。

子の世話以外の点についても、求愛以外に雌雄の接点を見出すことはできなかった。オオヨシキリの雄は番い形成の時期にさえずりが不活発になり (EZAKI 1987, URANO 1990 b), 雌に対して追尾行動や求愛給餌を行う (羽田・寺西 1968a)。セッカ (母袋 1973, UEDA 1984) やミソサザイ (羽田・小堺 1971) の雄は、次々と求愛巣をつくっては雌を招き多妻となる。ウグイスでは、外巢の構築から雌が単独で行っていた。また、雄のさえずりも常に活発で雌の獲得や繁殖ステージと対応した変化は見られなかった (Fig. 9a)。273.7 時間の雄の追跡によっても、雌に巣場所を提示する行動や雌に対する追尾行動などは観察されなかった。ウグイスの雄は、雌との交尾だけを指向しているように思われる。

現在知られている中で、最もウグイスに似た婚姻形態をもつものはセッカであろう。セッカの雄は求愛巣をつくり雌を招いて交尾をした後は、一切抱卵や育雛を手伝わず (母袋 1973, UEDA 1984)、巣に近寄ることもない (上田 1986)。雄は捕食者やヒトが巣に近くと警戒声を発して飛び回るが、他には交尾以後、雌や子との接点は見い出せないと言う (母袋 私信)。このような希薄な番い関係は、ウグイスのものとよく似ている。また、さえずりが長期に及ぶこと、なわばり雄の頻繁な交代、放浪雄の存在、再繁殖の際に雌が雄のなわばりにとらわれずに移動すること (UEDA 1986) を含めて、両種はよく似た社会システムをもっていると考えられる。しかし、セッカでは雄が求愛巣をつくるという点が、ウグイスとは大きく異なる。ウグイスの雄では、交尾以外に繁殖に関する寄与、貢献はまったく見い出すことができない。

巣が集中的に分布する部分はいつも雄が防衛していた場所であったこと (Fig. 5) や、なわばり内に多くの巣ができると雄のなわばりが縮小する傾向があったこと (Fig. 9b) は、なわばり雄が巣場所の決定に関与したり、営巣雌との間に番いとしての何らかの関係をもって行動していることを示すものと判断することも可能である。しかし、巣が集中する部分は低木林や湿原の部分であり営巣場所が限定されていたと考えられること、巣ができた後で雄の活動がその周囲に集中する傾向があったことから、雄の行動によって巣場所が決定されているとは考えられない。雄は営巣雌かそれ以外の雌かによらず、ただ単になわばりの中にいる雌に誘引され接近して行くように思われる。雌が繁殖期に特有なチーチーという地鳴きをした際に、雄が谷渡りと言われる長く続く鳴き声を発したり、雌の方へ飛んで行きソング・ポストを移動させることもあったが、雌に連れ添ったり給餌をするなどの番い関係を考えさせる行動は見られず、やはり雄は営巣雌かどうかによらず雌を発見して接近を試みているものと考えられる。しかし、これらの観察事実については、今後さらに調査、検討が必要であろう。

いずれにしても、ウグイスの番い関係は、今までに知られているなわばりをはるタイプの一夫多妻の中では、きわめて希薄なものであると考えられる。

謝 辞

この研究に対して終始暖かい激励と助言を頂いた上越教育大学の中村登流教授に厚く御礼申し上げます。また、上越教育大学の中村雅彦氏、長野県坂城町立坂城小学校の母袋卓也氏には種々の助言を頂くとともにビデオ機材の貸与をお願いし、立教大学の上田恵介助教授には文献の入手と英文の校閲に

便宜をはかって頂いた。さらに、長野県茅野市立米沢小学校の下山良平氏と本誌レフェリーの有益な助言、および Carola Haas 氏の英文校閲によって本稿を完成することができた。これらの方々にも、深く感謝したい。

摘 要

1) 1990, 91 年の繁殖期に新潟県妙高高原において、190 個体（うち成鳥 80 個体）のウグイスを個体識別して、婚姻形態の解明を目的とした調査を行った。

2) 1991 年、118 ha のセンサス調査区では、踏査の際 10-14 個体 ($\bar{x}=11.7, n=9$) のなわばり雄が確認された。同調査区ではシーズン全体で 35 個体のなわばり雄が確認された。なわばり雄の交代は頻繁に起こっており、なわばりは短期間しか維持されなかった。

3) 他のなわばりにさえすることなく侵入する雄が見られた。詳細に調査した 1 なわばりでは、20 例の侵入が確認され、このうち 15 例が放浪雄によるものであった。

4) 雄のなわばり内で同時期に複数の巣が発見されることがあり、精密に調査した 1 なわばりでは、1 シーズンに 6 ないし 7 雌によって 7 巣が営まれた。

5) 造巣、抱卵、育雛はすべて雌のみによって行われ、捕食者に対するモビング、巣外育雛を含め、雄は一切の子の世話を行わなかった。

6) 捕食によるものと推定される繁殖失敗が多かった。第 2 繁殖を含めて、雌は再繁殖の際に雄のなわばりを変える傾向があった。

7) 詳細に調査した 1 なわばりでは 21 個体の雌が確認され、雄にとってどの時期でも配偶可能な雌が供給されやすい環境であることが示された。

8) 営巣雌の行動範囲は雄のなわばりに比べてかなり狭く、結果的に雌がなわばり外で行動することは少ないものと考えられた。また、同一なわばりに営巣した雌間の行動圏は重複しており、排他的な行動は見られなかった。

9) なわばり雄と営巣雌間には、求愛以外に接点が観察されなかった。雄のさえずり頻度にも営巣雌のステージと対応した変化は見られず、雌に対する雄の追尾行動も観察されなかった。

10) これらのことから、ウグイスは番い関係がきわめて希薄な一夫多妻の婚姻形態をもつものと考えられた。

SUMMARY

1) Mating system of individually marked Japanese Bush Warblers *Cettia diphone* was studied at Myokokogen (36°52'N, 138°11'E, alt. 700 m), central Japan, during the 1990-91 breeding seasons.

2) Territories were maintained for short periods. Although 35 territorial males were confirmed within a census area in a breeding season, only 10-14 ($\bar{x}=11.7, n=9$) of them were observed on each survey.

3) Intrusions into territories by non-residential males were observed frequently. These intruders never sang there. In M98's territory, 15 intrusions by floating males and five intrusions by territorial males were observed.

4) In three territories, multiple females were observed breeding. In M98's territory, seven breeding attempts were made by 6 or 7 females within a season.

5) Females built nests and took the full share of parental care, including incubation, feeding nestlings, rearing fledglings, and mobbing predators.

6) Breeding failures, which might have been caused by predation, were observed frequently. There was a trend for females to leave a territory after one breeding attempt.

7) At least 21 females appeared in M98's territory, which suggests the presence of many potential mates for the male.

8) Home ranges of breeding females were much smaller than male territories. Female ranges seemed to be restricted to within male territories. The ranges of females nesting in the same territories overlapped. Agonistic behavior between them was not observed.

9) Singing activity of males was vigorous throughout the breeding season irrespective of the nesting stages of breeding females. No contacts between males and nesting females, including escorting behavior of females by males, were observed.

10) These results strongly suggested that the mating system of the Japanese Bush Warbler was advanced polygyny characterized by lack of pair-bonds.

引用文献

- 安部直哉, 1984. 標識調査におけるウグイスの雌雄判別基準としての翼長. 山階鳥研報 16: 151-158.
- BIBBY, C. J., 1982. Polygyny and breeding ecology of the Cetti's Warbler *Cettia cetti*. *Ibis* 124: 288-301.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- EZAKI, Y., 1987. Male time budgets and recovery of singing rate after pairing in polygamous Great Reed Warblers. *Jap. J. Ornithol.* 36: 1-11.
- 1990. Female choice and the causes and adaptiveness of polygyny in Great Reed Warblers. *J. Anim. Ecol.* 59: 103-119.
- GAO, W. & ZHANG, K. 1985. On the breeding behaviour of the Singing Bush Warbler. *Acta Zool. Sinica* 31: 162-169.
- 羽田健三・小堀則夫, 1971. ミソサザイの一夫多妻制について. 信大志賀業績 (10): 35-47.
- 羽田健三・岡部剛士, 1970. ウグイスの生活史に関する研究 I. 繁殖生活. 山階鳥研報 6: 131-140.
- 羽田健三・寺西けい, 1968a. オオヨシキリの生活史に関する研究 I. 繁殖生活. 日生態会誌 18: 100-109.
- 1968b. オオヨシキリの生活史に関する研究 II. Polygyny and territory. 日生態会誌 18: 204-212.
- HOLM, C. H., 1973. Breeding sex ratios, territoriality, and reproductive success in the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Ecology* 54: 356-365.
- KENDEIGH, S. C., 1941. Territorial and mating behavior of the House Wren. *Illinois Biol. Monogr.* (18): 1-120.
- 清棲幸保, 1959. 原色日本野鳥生態図鑑 I. 大阪, 保育社.
- 1978. 増補改訂版日本鳥類大図鑑 I. 東京, 講談社.
- KLUIJVER, H. N., LIGTVOET, J., VAN DEN OUWELANT, C. & ZEGWAARD, F. 1940. De levenswijze van den Winterkoning, *Troglodytes tr. troglodytes* (L.). *Limosa* 13: 1-51.
- 小林桂助, 1981. 原色日本鳥類図鑑. 大阪, 保育社.
- 黒田長禮, 1933. 鳥類原色大図説. 第1巻. 東京, 東京修教社書院.
- LACK, D., 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- 百瀬 浩, 1986. 音声コミュニケーションによるなわばりの維持機構. 山岸哲 (編), 鳥類の繁殖戦略 (下): 127-157. 東京, 東海大学出版会.
- 1989. ウグイスの音声コミュニケーションに関する研究. 京都大学学位論文.
- 母袋卓也, 1973. セッカの雄の行動と一夫多妻制. 山階鳥研報 7: 87-103.
- 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イ. 山階鳥研報 5: 433-461.
- ORIAN, G. H., 1961. The ecology of Blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecol. Monogr.* 31: 285-312.
- SAITOU, T., 1976. Breeding biology of the Eastern Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus orientalis*. *Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornithol.* 8: 135-156.
- UEDA, K., 1984. Successive nest building and polygyny of Fan-tailed Warblers *Cisticola juncidis*. *Ibis* 126: 221-229.
- 1985. Juvenile female breeding of the Fan-tailed Warbler *Cisticola juncidis*: occurrence of two generations in the year. *Ibis* 127: 111-116.
- 1986. A polygamous social system of the Fan-tailed Warbler *Cisticola juncidis*. *Ethology* 73: 43-55.
- 上田恵介, 1986. セッカの発達した一夫多妻制社会. 山岸哲 (編), 鳥類の繁殖戦略 (上): 78-106. 東

- 京, 東海大学出版会.
—— 1987. 一夫一妻の神話. 鳥の結婚社会学. 東京, 蒼樹書房.
URANO, E., 1990a. Factors affecting the cost of polygynous breeding for female Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus*. *Ibis* **132**: 584–594.
—— 1990b. Intra-sexual relationships among polygynously mated female Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus*. *Jap. J. Ornithol.* **38**: 109–118.
VERNER, J., 1964. Evolution of polygamy in the Long-billed Marsh Wren. *Evolution* **18**: 252–261.
—— 1965. Breeding biology of the Long-billed Marsh Wren. *Condor* **67**: 6–30.
山岸 哲, 1984. 繁殖システム. 森岡弘之・中村登流・樋口広芳 (編), 現代の鳥類学: 64–86. 東京, 朝倉書店.
山階芳麿, 1941. 日本の鳥類と其生態. 第二巻. 東京, 岩波書店.

(1991 年 10 月 5 日受理)