Report (報告)

シジュウカラの繁殖個体群

齋藤隆史*・浅川真理**

Breeding Population of the Great Tit *Parus major*

Takashi Saitou* and Mari Asakawa**

Abstract. The breeding season of the Great Tit *Parus major* is divided into two periods: the early and late seasons. In the early breeding population, the number of pairs varied from 45 to 152, with an average of 102 ± 24 SD. In comparison, the late population was smaller than the early population every year and varied from 30 to 95, with an average of 54 ± 18 SD pairs. Half of the early breeders were adult breeders from the previous year, and most of the remaining breeders were young belonging to winter flocks in previous years. The late breeding population consisted mainly of pairs that were producing their second brood that season, and repeat breeders whose first brood had failed. The proportion of adult male and adult female pairs was higher than other pairs. Most pairs were faithful, but divorce occurred every year. The population also included some pairs that did not breed and single males. The longevity was nine years in males and seven years in females.

Key words: Breeding population, Early breeders, Great Tit, Late breeders.

キーワード: 繁殖個体群, 前期繁殖個体, シジュウカラ, 後期繁殖個体.

はじめに

シジュウカラ *Parus major* は旧世界に広く分布する種であり、ヨーロッパの鳥類の中では、その繁殖生態学、個体群生態学、行動学などについて最もよく研究され、多くの論文が発表されている (Gibb 1950, Kluijver 1951, Hinde 1952, Lack 1955, 1964, 1966, Perrins 1963, 1965, van Balen 1980)。しかし、繁殖個体群についての詳細な解析を行った論文はほとんどない。また、日本では繁殖生態に関する蛾山の未発表の論文 (浦本 1966) が紹介されているが、長期間の研究に基づいた繁殖個体群についての論文はない。筆者らは 1983 年の秋から神奈川県にある調査地において、個体識別による長期間の研究を行ってきた。ここでは、調査結果を基に、繁殖生態の一環として、繁殖番数、繁殖個体群構成、番関係、独身雄、生存年数 (寿命) などについて報告する。

Received 16 September 2008.

* 〒160-0017 東京都新宿区左門町 2 番地 3.

** 東京家政大学付属女子高等学校, 〒173-8602 東京都板橋区加賀 1-18-1.

* 2-3 Samon-cho, Shinjuku-ku, Tokyo 160-0017, Japan.

** Japan Girls' Senior High School, attached to Tokyo Kasei University, 1-18-1 Kaga, Itabashi-ku, Tokyo 173-8602, Japan.

方 法

シジュウカラの調査は1984年から2007年まで神奈川県相模原市にある相模原ゴルフクラブの林で行った。調査地の面積160 haのうち、70 haは主にアカマツ *Pinus densiflora*, クロマツ *P. thunbergii*, スギ *Cryptomeris japonica*, ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* などの針葉樹とクヌギ *Quercus acutissima*, コナラ *Q. serrata*, ミズキ *Cornus controversa* などの落葉広葉樹からなる林である。林はコースのフェア・ウエーとフェア・ウエーの間にあり、幅は狭く、せいぜい60 m程度である。ゴルフコースの管理上、林床には下生えや下草はほとんどない。したがって、落葉広葉樹林を本来の生活場所とするシジュウカラ (Lack 1966) にとっては、あまり好適な環境ではないと考えられる。

シジュウカラ用の巣箱は1983年以前には架設されていなかった。筆者らは新たに調査を行うため、1983年の秋に50個の巣箱を架設し、巣箱の数は1984年の繁殖後に50個増設して合計100個になった。その年の秋には、さらに100個の巣箱を増設して合計200個、その後も少しずつ増やし、2005年に310個になった。また、秋から冬の間は、罫調査と未標識個体の個体識別のために、古い巣箱を半分にした小型の罫箱を巣箱と巣箱の間に100個架設した。

巣箱で繁殖したほぼすべての成鳥は一方の脚に色足環を2個、他方の脚に金属足環と色足環を1個ずつ付けて、個体識別を行った。未標識個体は育雛6日目以後に巣箱で、また秋から冬の罫調査時に捕獲して足環を付けた。雛は孵化後13日目に一方の脚に2個の色足環、他方の脚に色足環1個付けて個体識別を行い、成鳥になってから捕獲して金属足環をつけた。

調査地で出生した個体の年齢は正確に判定できるが、2歳以上の未標識個体の年齢は正確に判定できない。しかし、シジュウカラの幼鳥は第一回冬羽の換羽時に初列雨覆は換羽しないため (山階 1933), 初列雨覆の色彩の違いから若鳥と成鳥を判定できる (Perrins 1963)。そのため、正確な年齢が必要ない場合は、年齢を1歳の若鳥と2歳以上の成鳥の2階級に分けた。

繁殖期は4月下旬前半に第一のピークがあり、6月上旬前半に第二のピークをもつ二峰型であり、第一のピークを中心とした5月10日以前の時期を繁殖前期、第二のピークを中心とした5月11日以後の時期を繁殖後期に分けた。また、繁殖前期と後期の個体群は前期および後期個体群、それぞれの時期で繁殖した個体は前期繁殖個体および後期繁殖個体と名付けた。

個体の経歴は二つの方法で分けられた。第一の方法は個体の出生地によって、若鳥は4グループ、成鳥は3グループの計7グループに分類された。第1のグループは調査地で出生して定着し、冬の群れの構成員になった若鳥である (群れ構成の出生若鳥; Yb-1)。第2のグループは調査地で出生したが、秋に調査地から移出し、翌春に再び調査地に移入した若鳥である (春移入の出生若鳥; Yb-2)。第3のグループは調査地外で出生し、秋に調査地に移入してきて群れの構成員になった若鳥である (群れ構成の移入若鳥; Yi-1)。第4のグループは翌年の繁殖期に初めて調査地外から移入してきた若鳥である (春の移入若鳥; Yi-2)。第5のグループは第1と第2グループの若鳥のうち、繁殖後も生き残り、冬の群れを形成した成鳥である (群れ構成の出生成鳥; A-1)。第6のグループは第3と第4グループの若鳥のうち、繁殖後も調査地に留まって、群れを形成した成鳥である (群れ構成の移入成鳥; A-2)。第7のグループは翌年の繁殖期に初めて移入してきた成鳥であり (春の移入成鳥; A-3), 繁殖後も調査地に留まって、冬の群れを形成した場合は次年度に第6グループに分類された。繁殖個体群の確立過程では、初めの4~5年で確立

したため、1994年以降の内訳は省略した。

第二の方法は繁殖経験による分類である。前期繁殖個体は5グループに分けられた。第1のグループは毎年前期で繁殖する連続前期繁殖個体(E-E)である。第2のグループは調査地で初めて繁殖する前期新繁殖個体(N-B)であり、第3のグループは前年に後期で繁殖し、翌年に前期で繁殖する前期移行個体(L-E)である。第4のグループは前年以前の前期か後期で繁殖した個体で、前年は繁殖しなかった前期再移入個体(R-I)であり、最後のグループは足環を確認できなかった前期不明個体(U-N)である。

後期繁殖個体は7グループに分けられた。第1のグループは前期で繁殖したが、第一回繁殖に失敗し、後期に再び繁殖をする再営巣個体(R)であり、第2のグループは第一回繁殖に成功し、後期にもう1回の繁殖をする第二回繁殖個体である(S)。第3のグループは前年の前期で繁殖し、翌年には前期では繁殖せず、後期で繁殖した後期移行個体(E-L)であり、第4のグループは毎年後期で繁殖する連続後期繁殖個体(L-L)である。第5のグループは前年以前の前期か後期で繁殖した個体で、前年は繁殖しなかった後期再移入個体(R-I)である。第6のグループは調査地で初めて繁殖する後期新繁殖個体(N-B)であり、第7のグループは後期不明個体(U-N)である。

また、前期で繁殖した再営巣個体と第2回繁殖個体を除いた後期繁殖個体を純後期繁殖個体と名付けた。なお、1984年の前・後期個体群は調査初年度であったため、多くの個体の前歴が不明であり、個体群構成の解析には1985年以降のデータを用いた。

シジュウカラは原則として一夫一妻であるが、まれに一夫二妻が観察される。一夫二妻の場合、前年の番相手の雌または最初に番を形成した雌を第一雌、2番目の雌を第二雌と名づけた。

1988年以降は繁殖番だけでなく、繁殖をしない番や独身雄の観察を行った。繁殖前期にトリートリーに番で留まり、1)産卵期と抱卵期に雌が雄に雛の餌ねだり声に似た鳴き声を伴った餌ねだり行動をしない、2)抱卵は雌のみで行うため、一定期間の間、雄は単独で観察されるが、常に番で観察される、3)雄も雌も給餌行動をしない、これらの三つの条件を満たした場合は繁殖をしなかった番と判定した。繁殖前期、少なくとも多くの番が抱卵期に入った時期までに番になれなかった雄を独身雄とみなした。しかし、独身雄は後期にはみられなかった。

繁殖期初期に調査地内で観察された番の一部は、調査地から移出して調査地の外で繁殖する場合がある。番の継続年数などの算出には、それまでの経歴が判明していて調査地外に移出した番のデータも用いた。

生存年数(寿命)は、調査地で最初に繁殖した個体について算出したが、2001年以降に産まれた個体の一部は2006年現在も生存していたため、その年生まれの個体がすべて消失(死亡)した1983年から2000年生まれの個体のデータを用いた。

平均値には標準偏差を付けて表したが、平均寿命は生命表の $\sum xdx / \sum dx$ (x : 年齢, dx : 各年齢の死亡数)の式から算出するため、標準偏差は付かない。

結 果

1. 繁殖個体群

1) 繁殖番数

1983年以前にはシジュウカラ用の巣箱は架設されていない上、ゴルフ場内にはシジュウカラ

Fig. 1. Number of breeding pairs in early and late breeding season.

の営巣に適した天然の樹洞が少なかったため、シジュウカラはほとんど繁殖していなかった。したがって、巣箱の架設によってゴルフ場内で新たに個体群が確立される過程を観察することができた。

1983年に巣箱を架設した後の秋には、すでに冬の群が観察されるようになり、50個架設された巣箱を塒として利用する個体が次第に増えた。しかし、観察初年度のため、群の構成員の前歴は不明であった。繁殖前期 (Fig. 1) では、1984年の繁殖期は架設巣箱の90%にあたる45個の巣箱が番によって占有された。1985年には1984年の2.3倍にあたる104番が繁殖した。その後は、番数が80番から100番を中心にして増減を繰り返した。番数は最も少なかった1995年が66番であり、反対に、2000年には152番で最も多く、1995年の2.3倍に達した。平均番数は 102 ± 24 番であったが、変動係数が23.5%もあり、繁殖番数はかなり変動した。

一方、繁殖後期 (Fig. 1) では平均番数が 54 ± 18 番であり、前期と同じように、番数の年変動がみられ、変動係数は33.3%と前期よりも大きかった。番数は最も少なかった年が1995年の30番、最も多かった年は前期と異なり、2003年の95番であり、1995年の3.2倍とその差は前期よりも大きかった。

繁殖後期の番数はつねに繁殖前期より少ないことが特徴であった。繁殖前期の番数に対する後期の番数の割合は1992年の35.4%から1984年の95.6%まで変動し、平均は53.4%であった。

巣箱で繁殖した総番数は、1984年から2005年までの22年間に繁殖前期が2241番、繁殖後期が1197番であった。

2) 個体群構成

最初に、繁殖個体群の確立過程 (Fig. 2) を出生地による経歴からみると、1984年は繁殖した45番がすべて移入個体によって構成され、成鳥と若鳥はそれぞれ45羽 (50%) と45羽 (50%) であった。1985年には、1984年の調査地生まれの若鳥が加わり、群構成の出生若鳥 (Yb-1) が62羽 (29.8%)、春移入の出生若鳥 (Yb-2) が24羽 (11.5%) で、全体の41.3%を占めた。一方、1984年に繁殖した移入若鳥と成鳥が繁殖後も調査地に留まって、群れを形成し、1985年にはこれらの鳥71羽 (34.1%) が繁殖した。これに対して、春の移入成鳥 (A-3) は巣箱を架設した初

Fig. 2. Establishment of breeding population and previous histories of breeding birds. A-1: study area-born adults belonging to winter flocks. A-2: immigrant adults belonging to winter flocks. A-3: immigrant adults in following spring. Yb-1: study area-born young belonging to winter flocks. Yb-2: study area-born young emigrating in autumn and immigrating in following spring. Yi-1: immigrant young belonging to winter flocks. Yi-2: immigrant young in following spring.

Fig. 3. Composition of population in early breeding season. A-1: study area-born adults belonging to winter flocks. A-2: immigrant adults belonging to winter flocks. A-3: immigrant adults in following spring. Yb-1: study area-born young belonging to winter flocks. Yb-2: study area-born young emigrating in autumn and immigrating in following spring. Yi-1: immigrant young belonging to winter flocks. Yi-2: immigrant young in following spring.

年度であった 1984 年の 45 羽が最高であったが、以後は 2 羽の移入が 1 年、1 羽の移入が 6 年であり、つねに移入しているわけではなかった。1986 年からは 1985 年に繁殖した出生若鳥が成鳥 (A-1) になり、42 羽 (22.1%) が繁殖した。1986 年以後はそれぞれの経歴の個体数は増減が繰り返されたが、調査地に繁殖個体群が完全に確立された。

全体的な個体群構成 (Fig. 3) は、群れ構成の出生成鳥 (A-1) が 29.3% (変動幅: 14.7 ~ 47.4%) と最も多く、次いで群れ構成の移入成鳥 (A-2) が 23.4% (13.7 ~ 34.1%)、春の移入成鳥 (A-3) は 1984 年の 50% を除くと、全体では 1.2% (0.1 ~ 50%) に過ぎなかった。若鳥では、群れ構成の出生若鳥 (Yb-1) が 18.7% (7.2 ~ 29.8%) で最も多く、群れ構成の移入若鳥 (Yi-1) が 14.1% (5.4 ~ 31.9%)、春移入の出生若鳥 (Yb-2) と春の移入若鳥 (Yi-2) はほぼ同じ割合であ

Fig. 4. Composition of population in early breeding season. E-E: successive early breeders. N-B: new breeders. L-E: late breeders in year N becoming early breeders in year N+1. R-I: early or late breeders before year N. U-N: birds that could not be identified.

り、それぞれ 6.6%(3.5~14.2%) と 6.7%(2~50%) であった。

繁殖個体群に占めるすべての出生個体の割合は、41.1% から 68.8% まで変動したが、平均では 54.6% であった。したがって、繁殖個体群は調査地で出生した個体と調査地外から移入してくる個体がほぼ同じ割合であった。

次に、繁殖経験による経歴をみると、繁殖前期の個体群は 5 つのグループから構成されている (Fig. 4)。これらのグループの中では、連続前期繁殖個体 (E-E) が最も多く、平均が 51.5% (変動幅: 27.9%~72.3%) であり、次いで前期新繁殖個体 (N-B) が 46.0% (37.8%~68.8%) であり、ほぼすべての個体が若鳥であった。これに対して、残りの 3 グループの出現頻度は低く、前期移行個体 (L-E) が平均 2.1% (0~4.9%) であり、前期再移入個体 (R-I) も平均 0.2% (0~1.1%) といずれも 5% にも満たず、個体群構成の主要なグループではないことがわかる。なお、不明個体 (U-N) は平均 0.2% (0~0.7%) であったが、これらの個体はすべて雄であり、育雛期以後に観察されなかったため、それまでに死亡したと考えられる。したがって、前期個体群は連続前期繁殖個体 (成鳥) と前期新繁殖個体 (若鳥) が主要な二つの構成グループであった。

繁殖後期の個体群は 7 つのグループから構成されている (Fig. 5)。これらのグループの中では、第二回繁殖個体 (S) が最も多く、平均が 51.3% (変異幅: 20.7%~63.3%) であり、次に再営巣個体 (R) が 36.7% (21.0%~56.3%) と多かった。これに対して、前の 2 グループを除いた純後期繁殖個体のグループの出現頻度はいずれも低かった。ほぼ若鳥で構成されている後期新繁殖個体 (N-B) は、繁殖番数が最も少なかった 1995 年に 22.4% を占めたこともあったが、1990 年と 1997 年には出現せず、平均は 7.7% であった。後期再移入個体 (R-I) は観察した 21 年間で 9 年だけで出現し、平均 1.7%、後期移行個体 (E-L) は 10 年間だけで出現し、平均 1.6%、連続後期繁殖個体 (L-L) は 3 年のみで出現したに過ぎず、平均は 0.3% であった。不明個体 (U-N) は平均が 0.7% (0~4.4%) であり、前期と同じように、全て雄であった。

第二回繁殖個体と再営巣個体はともに前期で繁殖した個体であり、全体の 88% を占めていて、残りのグループは主要な構成グループではなかった。したがって、シジュウカラの後期個体

Fig. 5. Composition of population in late breeding season. R: early breeders having a repeated brood. S: early breeders having a second brood. N-B: new breeders. R-I: early or late breeders before year N. E-L: early breeders in year N becoming late breeders in year N 1. L-L: successive late breeders. U-N: birds that could not be identified.

群は、前期繁殖個体群の一部によって構成されている。

2. 番

1) 番の年齢構成

シジュウカラは非繁殖期に構成員一定の群れを形成し (Saitou 1978, 1979a, 1979b, 1982, 1988, 1991), 番は主に同一群の構成員の間で形成され、同一群の構成員と番になれなかった場合は隣接群の構成員と番になり、非繁殖期における雌雄の行動圏の重複が番形成の重要な要因になっている (Saitou 1979c)。

繁殖前期の 2241 番のうち、雌雄の正確な年齢がわかった 2183 番の年齢構成は雌雄各 1 歳から雄 9 歳と雌 7 歳までのさまざまな組み合わせがみられ、合計 47 通りの組み合わせになった。そこで、組み合わせを簡略化するため、年齢構成を 1 歳の若鳥と 2 歳以上の成鳥の二階級に分けると、若雄-若雌 (Y-Y), 若雄-成雌 (Y-A), 成雄-若雌 (A-Y) および成雄-成雌 (A-A) の 4 通りの組み合わせになり、それぞれの組合せの頻度は Figure 6 に示した。最も多かった番は成雄-成雌で、その割合は 39.1% (変動幅: 26.4%~60.2%) であり、最高齢は雄では 9 歳雄-4 歳雌、雌では 6 歳雄-7 歳雌であった。次に、若雄-若雌の番が多く、割合は 26.8% (6.5%~48.5%) であり、成雄-若雌の番の割合は 21.4% (14.3%~28.7%) で、雄の最高齢は 7 歳であった。若雄-成雌の番の割合は 12.8% (4.6%~21.4%) と最も少なく、雌の最高齢が 7 歳であった。それぞれの組み合わせの出現頻度は、変動幅をみればわかるように年によっても異なり、また地域によっても違っている。東京都港区の赤坂御用地の場合は、1968 年から 1974 年までの 7 年間の 270 番で、若雄-若雌が最も多く (37.4%), 次いで成雄-成雌 (26.7%) の順で、成雄-若雌 (18.1%) と若雄-成雌 (17.8%) はほぼ同じ割合であった (Saitou 1979c)。

2) 番の継続年数と離婚

シジュウカラは一夫一妻であり、多くの番は配偶者が生存している限り、同じ配偶者と番に

Fig. 6. Age composition of pairs in early breeding season. Two age classes were defined: A=adults aged two or older, Y=young of one year old.

Fig. 7. Frequency of pair duration.

なるが、離婚も起こる (Kluijver 1951)。1984 年から 2005 年までの 22 年間で番の雌雄が翌年まで生き残った 730 番のうち、再び同じ雌雄が番になった継続番の割合は 83.0% (変動幅: 72.2% ~ 95.1%) であった。番形成からの継続年数は、後述するように、雌雄の年平均生存率がほぼ 50% であることを考えると、雌雄ともに翌年まで生き残る確率は 1/4 にすぎない。実際に、大部分の番では雌雄の一方の配偶者が 1 年後に消失する 경우가最も多く、2183 番のほぼ 4/5 を占めた (Fig. 7)。2 年目以降はその割合が急激に減少し、最長例は 5 年間で 4 番であった。したがって、平均継続年数は 1.3 ± 0.6 年に過ぎなかった。

一方、継続番に対して離婚する番も観察された。1984 年から 1993 年までの 10 年間についてみると、年平均離婚率は 17.8% であり、年によって 6.3% から 33.3% まで変動した (Saitou 2002)。その後の 12 年間 (Table 1) では、年平均離婚率は 16.4% と 10 年前とほぼ同じであり、年変動も 4.4% か 32.0% であった。22 年間の年平均離婚率は 17.0% であった。離婚の原因はほとんどが雌にある。非繁殖期に属していた群の雄と番になれなかった雌は、分散して他の群

Table 1. Number of faithful and divorced pairs over 12 years from 1994/1995 to 2005/2006.

Year	No. of pairs		
	Faithful	Divorced	Total
1994/95	10	1	11
1995/96	17	8	25
1996/97	10	3	13
1997/98	20	2	22
1998/99	33	4	37
1999/2000	47	6	53
2000/01	45	8	53
2001/02	39	15	54
2002/03	43	10	53
2003/04	33	5	38
2004/05	17	6	23
2005/06	43	2	45
Total	357	70	427

の雄と番になるが、繁殖後にまた元の群の行動圏に戻ることが多く、翌春に属していた群れの雄と番を形成する結果、離婚が生じる (Saitou 2002)。

3) 後期における前期の配偶者の交替

ムクドリでは再営巣や第二回繁殖の時に、繁殖前期の配偶者と異なった個体と番になることが知られている (斎藤 1986)。シジュウカラでも同様な例が 22 年のうちの 13 年で観察された。繁殖後期 1197 番のうち、雄 25 羽 (2.1%) と雌 11 羽 (0.9%) が前期の配偶者とは異なった個体と番になった。雄では再営巣の場合が 24 羽と最も多く、雌では第二回繁殖の場合が 7 羽と最も多かった。新たな配偶者は調査地の外から移入してきた個体 32 羽であり、再営巣の雄と第二回繁殖の雌が番になった例が 2 例 (4 羽) あった。配偶者を替えた場合は、巣箱内で配偶者の死体を確認できた例が 26 羽、翌年までに消失した例が 10 羽であった。

4) 一夫二妻

一夫二妻は 22 年間のうち、8 年間で 11 例が観察された。6 年で 1 例ずつ、1 年でそれぞれ 2 例と 3 例が観察されたが、一夫二妻の平均出現率は 0.5% に過ぎなかった。一夫二妻のうち、前年の番相手の雌と第二雌の組み合わせが 8 例、新たに一夫二妻が形成された場合が 3 例であった。また、2 羽の雄は 2 年連続で一夫二妻になったが、そのうちの 1 羽は第一雌も第二雌も前年と同じ雌であった。雄の年齢をみると、成鳥の雄が 10 羽に対して、若鳥は 1 羽にすぎなかった。

一夫二妻の雌雄について、非繁殖期に属していた群を調べた結果、雄と第一雌ではすべて同一群に所属し、第二雌 11 羽のうちの 9 羽が同一群、残りの 2 羽は群の行動圏が重複している隣接群に属していた。

Table 2. No. of unmated males and pairs that did not breed in the early season.

Year	No. of pairs did not breed	No. of unmated males
1988	0	4
1989	2	2
1990	4	0
1991	8	1
1992	4	6
1993	4	2
1994	4	4
1995	5	16
1996	5	5
1997	3	7
1998	1	6
1999	1	10
2000	2	9
2001	0	14
2002	0	13
2003	0	22
2004	0	7
2005	1	4
Total	44	132

5) 繁殖しない番

繁殖しなかった番についてみると、すべての雄が前年に繁殖しているのに対し、雌は繁殖に失敗したか、繁殖していなかった。繁殖しなかった雌には、造巢するが、産卵しない雌、造巢して産卵しなかった翌年は造巢も産卵もしない雌、最初から造巢しない雌がみられた。造巢するが産卵しない雌は、しばしば巢内で抱卵しているような姿勢をとることもあり、また、次つぎに造巢することがあった。これらの雌は詳細な調査を開始した 1988 年以後の 18 年間で年に 0 羽から 8 羽まで合計 32 個体いたが、そのうちの 8 羽は複数年繁殖しなかったため、延べ総数は 44 羽であった (Table 2)。これらの雌の繁殖しなかった年数は 1 年のみが 24 羽と最も多く、2 年が 6 羽、3 年と 5 年がそれぞれ 1 羽であった。繁殖しなかった雌の年齢には、1 歳から 7 歳までであり、特定の傾向が見られなかった。しかし、1 歳の若鳥が 7 羽であったのに対し、2 歳以上の成鳥は 25 羽と多く、その内訳は 2 歳が 8 羽、3 歳が 5 羽、4 歳が 4 羽、5 歳が 4 羽、6 歳が 2 羽、7 歳が 2 羽であった。1 歳雌を除くと、残りの 25 羽の成鳥は繁殖をしなかった年の前年までは産卵していた。しかし、産卵が完了した 21 羽の前年の一腹卵数は 11 卵の 1 羽、8 卵の 3 羽を除くと、7 卵が 4 羽、6 卵が 4 羽、5 卵が 4 羽、4 卵が 2 羽、3 卵が 3 羽と小さかった。前期の一腹卵数は 1～13 卵までで、8 卵が最も多く (35.2%)、平均一腹卵数 8.1 ± 1.4 卵 ($n = 1661$) であった。7 卵以下の一腹卵数は全体の 1/4 以下に過ぎなかった (4 卵以下 1.2%, 5 卵 2.0%, 6 卵 5.7%, 7 卵 14.2%)。繁殖しなかった雌では、8 卵以上の一腹卵数も含めた平均一腹卵数は 5.9 ± 2.0 、7 卵以下の平均一腹卵数では 5.2 ± 1.4 であり、前期の平均一腹卵数よりも少なかった。また、前年に産卵した 25 羽のうち、残りの 4 羽は産卵したが一腹卵数が完了しないまま、繁殖をやめてしまった。

Fig. 8. Age of unmated males.

繁殖しなかった 32 羽のうち、21 羽が繁殖しなかった年の翌年に消失した。後述するが、雌の年平均生存率は 52.4% であったのに対して、繁殖しなかった雌の生存率は 32.3% に過ぎなかった。なお、2 年目以後も生き残った 11 羽の雌のうち、翌年産卵した雌は 3 羽のみで、8 羽の雌は消失するまで産卵しなかった。

4. 独身雄

独身雄は詳細な観察を始めた 1988 年以降は、1990 年を除いて毎年観察され、2003 年には最も多く、22 羽の雄が独身であった (Table 2)。独身雄の総数は 124 羽、8 羽が複数回独身であったため、延べ総数は 132 羽であった。多くの雄では、独身が 1 年 (93.5%) のみで、2 年間も独身であった雄は 8 羽 (若鳥として 1 年、成鳥になってから 1 年が 5 羽、成鳥として 2 年間独身が 3 羽) であった。雄の年齢は 1 歳雄が 71.2% と最も多く、年齢が増すに従ってその割合は減少し (Fig. 8)、最高齢の独身雄は 7 歳 (2 羽) であった。成鳥雄 38 羽のうち、独身になった場合は前年の配偶者が消失した例が 28 羽と最も多く、離婚による例が 7 羽、前年から独身であった雄は 3 羽だった。翌年の動向に関しては、若鳥と成鳥では差がなく、番を形成した雄が 55.3%、独身後に消失した雄 41.7%、翌年も独身だった雄は 3.0% であった (Table 3)。このように、独身雄の半数は翌年には番を形成した。なお、前期に独身だった雄のうち、8 羽は後期で番を形成したことから、後期にも雌の補充があった。

後期に配偶者を交替した雄 25 羽のうち、23 羽と前述の独身雄 8 羽は調査地の外から移入してきた雌と番になった。このことは独身雌の存在を示唆している可能性がある。しかし、前述したように、雄の消失によって後期に配偶者を交替した雌が 11 羽いたことを考えると、調査地の外で繁殖したが、雄が消失したために、調査地に移入してきた可能性も否定できない。いままでのところ、独身雌の存在を明らかにするような証拠は得られていない。

5. 生存年数

繁殖期から翌年の繁殖期までの年生存率は、番の継続期間や生存年数に影響を及ぼす重要な

Table 3. Follow-up survey of status of unmated males the following year.

Age	No. of birds	Percentage		
		Pair formation	Disappearance	Unmated males
Young	94	56.4	41.5	2.1
Adults	38	52.6	42.1	5.3
Total	132	55.3	41.7	3.0

Fig. 9. Longevity of males and females.

要因である。雄の年生存率は31.4%から73.3%まで変動し、平均は56.1%であった。雌では変動幅は31.1%から65.8%までで、平均は52.4%であった。

始めて繁殖した個体の生存年数は、雄も雌も翌年消失する個体が最も多く、年齢とともにその割合は減少し、雄の最高齢は9歳（1羽）、雌では7歳（9羽）であった（Fig. 9）。なお、1年目に繁殖した個体の平均寿命は雄が2.6歳、雌が2.0歳であった。

謝 辞

筆者らは、調査地の紹介、データ収集および有益な助言を頂いた安部直哉氏に謝意を表する。多くの援助を頂いた相模原ゴルフクラブのスタッフ、特にコース課のスタッフに感謝申し上げる。

引用文献

- Gibb, J. 1950. The breeding biology of the great and blue titmice. *Ibis* **92**: 507–537.
 Hinde, R. A. 1952. The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and other related species. *Behaviour Supplement* **2**: 1–201.
 Kluijver, H. N. 1951. The population ecology of the Great Tit, *Parus major* L. *Ardea* **40**: 123–41.
 Lack, D. 1955. British tit (*Parus* spp.) in nesting boxes. *Ardea* **43**: 50–84.
 Lack, D. 1964. A long-term study of the Great Tit (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* **33**: 159–173.

- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford.
- Perrins, C. M. 1963. Survival in the Great Tit, *Parus major*. In *Proceedings of the XIII International Ornithological Congress* (ed. C. G. Sibley), pp.717–728. Allen Press, Lawrence, KS.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* **34**: 601–647.
- Saitou, T. 1978. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L. I. Basic structure of the winter flocks. *Japanese Journal of Ecology* **28**: 199–214.
- Saitou, T. 1979a. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L. II. Formation of the basic flocks. *Miscellaneous Reports of the Yamashina Institute for Ornithology* **11**: 137–148.
- Saitou, T. 1979b. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L. III. Home range of the basic flock and dominance relationship of the members in a basic flock. *Miscellaneous Reports of the Yamashina Institute for Ornithology* **11**: 149–171.
- Saitou, T. 1979c. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L. IV. Pair formation and establishment of territory in the members of basic flocks. *Miscellaneous Reports of the Yamashina Institute for Ornithology* **11**: 172–188.
- Saitou, T. 1982. Compound flocks as an aggregation of the flocks of constant composition in the Great Tit, *Parus major* L. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* **14**: 293–305.
- 齋藤隆史 1986. ムクドリにおける一繁殖期の一夫二妻あるいは一妻二夫. 鳥類の繁殖戦略(上)(山岸 哲編), pp. 107–129. 東海大学出版会, 東京.
- Saitou, T. 1988. Winter flocks with overlapping home ranges in the Great Tit. In *Acta XIX Congress International Ornithology*. (ed. H. Ouellet), pp. 2391–2401. University of Ottawa Press, Ottawa.
- Saitou, T. 1991. Comparison of breeding success between residents and immigrants in the Great Tit. In *Acta XX Congress International Ornithology*, (ed. B. D. Bell), pp. 1196–1203. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington, NZ.
- Saitou, T. 2002. Factors affecting divorce of the Great Tit *Parus major*. *Ibis* **144**: 311–316.
- 浦本昌紀 1966. 鳥類の生活. 紀伊國屋書店, 東京.
- van Balen, J. H. 1980. Population fluctuations of the Great Tit and feeding conditions in winter. *Ardea* **68**: 143–164.
- 山階芳麿 1933. 日本の鳥類と其の生態第一巻. 梓書房, 東京.