カワラヒワ *Carduelis sinica* の誇示行動地域からの 分散と繁殖期における社会構造

中 村 浩 志*

Dispersal of the Oriental Greenfinch *Carduelis sinica* from Communal Display Areas and Social Organization in Breeding Season (Aves: Fringillidae)

Hiroshi Nakamura*

Abstract The dispersal of mated Oriental Greenfinches *Carduelis sinica* from "communal display" area (Nakamura 1982), the process of the establishment of territory and social organization in breeding season were investigated by detailed field observations of colour-banded individuals. Both immigration and disappearance of birds were rare cases throughout winter season and the population size of next breeding season had been determined already in the previous autumn when "communal display" ended. The pairs which did not establish their territory around the "communal display" area in autumn left one after another and established their territory at a distant site from the "communal display" area. They had an inclination to establish their territory around the territories which were established already. Therefore, the territories which were established early around the "communal display" area formed a group of territories. On the other hand, some territories which were established later at a distance site from the area were single territory with no adjacent ones. From these facts, it was cleared that the loose colonial distribution of territories in breeding season were established through the process of dispersal from the "communal display" area. The pair bond which were established in autumn have been maintained until the next breeding season, except the death of their mate. Nest sites were changed at another sites in each renesting or second brood. In the case of renesting or second brood, new nest site was decided at the first by female and then territory was established around it. The distances were close in the case of successful fledging and more distant in the case of failing. The changes of the nest site, however, were limited within the area close each "communal display" area. Therefore, the mixture of the members from different "communal display" area were a rare case throughout the breeding season. Each unmated male observed during the breeding season sang actively around the area where a group of territories existing. The area have a high possibility of the appearance of unmated female by the death of her mate. They excluded another unmated males out of their singing area. The number of unmated males increased with the progress of breeding season. Some unmated males which established their singing area at adjacent to a single territory increased with the progress. Another type of unmated males with no singing

Received 8 August 1989, accepted 9 April 1990.

* Department of Zoology, Faculty of Science, Kyoto University, Kyoto 606, Japan

Present address: Institute of Ecology, Faculty of Education, Shinshu University, Nishi-Nagano, Nagano City, Nagano 180, Japan

area appeared at the season when the density of unmated males was the highest. These subdominant type's unmated males intruded often into the singing area which was occupied by a dominant unmated male, and sang only when the owner were absence. From these facts, it was concluded that unmated males formed mating territories based on the dominance hierarchy in breeding season. The social system of the Oriental Greenfinch and its characters were discussed.

は じ め に

鳥類の社会組織あるいは社会構造に関する研究は、Howard (1920) によるなわばり、Schjelderup-Ebbe (1922, 1935) による順位制概念の確立以来急速に発展して来ており、多種にわたりすでに膨大な調査報告がなされている。またこの点は、雌雄による番い様式 (mating system) についても同様で、多種にわたる膨大な報告がある。

しかしながら、これらの報告のほとんどは、繁殖期といった限られた期間における関係を扱ったもので、しかもその多くはなわばりをすでに確立している個体間の関係あるいは配偶者を得ている個体を扱っているにすぎない。すなわち、なわばりあるいは順位関係、さらに配偶者の獲得がいついかなる行動を通して成立しているかといった問題をも含め、季節的・年次的変動をも合せて動的にとらえた研究はきわめて少なく、最近になって Kluijver (1951), Saito (1979 a, b, c) らによるシジュウカラ *Parus major*, Watson & Jenkins (1968) などによるアカヌマライチョウ *Lagopus lagopus*, 中村登流 (1969b, 1972) によるエナガ *Aegithalos caudatus*, 山岸 (1978) によるホオジロ *Emberiza cioides* である程度明らかにされているにすぎない。またこれらの研究においても、いかなる行動を通して社会組織あるいは社会構造が再編成されているか、またなわばり個体あるいは番い個体に対し、これらを持たない個体がどの程度存在し、いかなる存在形態をとっているかといった問題は、その時期の十分な行動観察あるいはそれらの個体についての集中した観察を欠くためいづれも不十分で、暗示ないし示唆にとどまっている。

私は、1966 年以来カワラヒワ *Carduelis sinica* について、個体群を対象とした社会構造の研究を進めて来ている。すでに、長野県の千曲川沿岸地域におけるカワラヒワについて、冬期河原中州に形成されている群れが繁殖の単位となっており、それが営巣地に分散しなわばりを確立する過程を明らかにした (中村 1976)。またその後、京都市郊外の桃山御陵の個体群について、繁殖後換羽地域に移動集合し、秋に再び前回の繁殖地に戻るが、この間には繁殖期にみられる個体間関係はいったん完全に解消されること (中村 1979a)、換羽地から戻った秋にその年生れの若鳥を含めて行われている集団誇示行動を通し、新たな番い形成となわばりの確立といった個体間関係の再編成が行われていることを個体識別に基づく詳細な行動観察から明らかにした (Nakamura 1982)。さらにまた、冬期の渡りおよび留鳥個体群は、互に混じり合うことが少なく、生活空間を分けあっていることを明らかにした (中村 1979b)。

今回は、秋に再編成された個体群のその後の定住性、冬から春先にかけての分散となわばり確立過程、繁殖期における独身雄をも含めた個体間関係、さらにそれらの年変化を明らかにすることにより、カワラヒワの社会構造とその特性に関する若干の論議を行うことにしたい。

調査地および調査方法

調査地の概要

調査は、京都市の南東部にある桃山御陵 (34°6'N, 135°47'E, 以下御陵と呼ぶ) で行った。この地域は東山の南端、宇治川に臨んだ 81.7 ha の林地で、まわりを住宅地・畑・水田・造成地が囲んでいる (Fig. 1)。御陵の林のほぼ半分は、常緑広葉樹林が占め、その中にスギ林・アカマツ林・竹林・スギの植林地が複雑に入りこんでいる。

前報 (Nakamura 1982) と同様、御陵とその周辺の畑・住宅地などを含んだ地域全体を御陵地域と呼ぶ。またその中で、カワラヒワが営巣している御陵の林およびその周辺の住宅地あるいはアカマツ林を営巣地、採食が行なわれている営巣地近くの畑・水田・河原・造成地を採食地と呼ぶことにする。

なおこの地域では、1972 年 1 月から標識調査を行っており、1973 年以後にこの地域で繁殖する個体の 8 割以上が個体識別されている (中村 1979a)。

営巣地における調査

営巣地における番いあるいは独身個体の行動観察は、①個体を見つけると、その個体が採食地に飛び去るまで追跡し、以後他の個体と同様の追跡を繰り返す方法と、②一定の地域で定住個体のそこへの出現状況と行動内容を観察する方法とによった。

①の調査は、1972 年 1 月から 1977 年 4 月にかけて通年にわたって毎月 6~25 日間 (平均 15.0 日間)、1 日あたり 2~8 時間 (平均 3.9 時間) 主として午前中に行った。日により観察地域を変え、10~15 日ごとに全調査域を調べ終るようにした。6 年間の調査日数は計 958 日、延 3736 時間である。

②の調査は、その定住地あるいはなわばりを①では明確にできなかった個体について、1 日 1~4 時間 (平均 3.1 時間) 行った。主として 1975・1976 両年に行い調査日数は 32 日間、延 96.4 時間である。また、同様の方法による終日観察を、番い個体について 1975 年 1 月 5 日、2 月 4 日、3 月 8 日の 3 回、独身個体について同年 5 月 23 日と 27 日の 2 回行った。

観察した各個体は、足輪の有無と足輪の色の組み合わせを確認し、1/2500 の地図上に移動の軌跡、行動内容 (囀り・争い・休息など) を時刻とともに記録した。なお番いについては雄の位置を記録し、雄から特に離れた雌だけを別に記録した。

囀りは、なわばり歌と求愛歌 (羽田・中村 1970) に区別し、声の大きさ (大・中・小) と位置 (頂上部か、葉の茂った中か、枯枝上かなど) を記録した。また近くで他個体が囀った時は、その個体の位置とそれに対する当該個体の反応 (同時鳴きをするか、囀りを中止するかなど) を記録した。なお囀りと囀りとの間に 20 秒以上の間があればこれは別の囀りとして数えた。

争いが観察された時は、その激しさ、どちらが先に攻撃したか、争いの勝敗を記録した。なわばりの位置と大きさは、中村 (1976) と同様、争いが最も頻繁な巣造り期と産卵初期の追い出し行動をもとに、囀り・見はり、羽づくろいなどの休息・交尾などが行われた地点を含む地域とした。

またこれらの行動観察中発見した巣は、その後定期的に見まわり、初卵日・一腹卵数・ふ化日・ふ化数・一巣雌数を確認し、雛にはふ化後 6~8 日の時期に、個体識別のため足輪をつけた。なお巣を直接のぞけないものあるいはのぞきにくいものは、釣竿の先に鏡をつけたものを

Fig. 1. Map of the study area showing the forest types. Letters a and b show the location of the artificial feeding grounds.

用いて確認した。

巣立前の数日は雛のふんを親が運び出さないで(羽田・中村 1970), 巣立後巣の縁にふんが残されているかないかによって巣立の成功・失敗を判定した。

採食地における調査

御陵近くの採食地に 6 箇所 (a, b, c, g, q, w, Fig. 1 参照) 人口的な餌場を設け, そこを訪れた個体とその争いなどの様相を記録し, また標識個体をもとに訪れた総個体数を推定した。これらの方法はすでに報告したもの(中村 1979a, 1979b, 1982)と同様である。

a, b での調査は, 1974-1975 年と 1975-1976 年の 12 月~4 月に各月 1~2 回, それぞれ計 8, 15 回, e, g, q, w の調査は 3~4 月に 1~4 回計 9 回である。1 回あたり調査時間は, ふつう 2~5 時間であるが, 宇治川餌場 b では 1~4 月に, 計 7 回, 終日にわたる調査を行った。

なお 4 月後半から 5 月までは人工餌場を利用しないので(中村 1979a) この場合は採食地の状況をそのまま観察・記録した。

Fig. 2. Seasonal changes in the number of birds, the cumulated number of immigration, the number of disappearer and the compositions of birds in each stage of breeding activities.

個体数の季節変化と定住性

御陵地域における 1972～1976 年の個体数の季節変化のあらましは、すでに中村 (1979a) に示したので、ここには 1974 年 9 月から 1976 年 8 月にかけての加入・消失数と、繁殖状況別の個体数の季節変化を雌雄べつに Fig. 2 に示しておく。

8・9 月には全くいず、10 月に急増するが、これは繁殖後換羽地へ移動し、あらためて戻ってくるためである (中村 1979a)。ほとんどの個体は 11 月上旬までに戻り終え (Nakamura 1982)、新加入は以後の冬期 (12 月～1 月) には全く、2 月以後の繁殖期にも殆んど見られない。

消失は、秋には雄で約 1/4 (標識個体 69 羽中 20 羽)、雌で約 1/5 (7/40) と多いが、冬期にはきわめて低い (雄 4/55, 雌 2/41)。そのため冬期間の個体数は毎年きわめて安定している。繁殖が開始される 2～3 月になると再び消失が見られるようになり、5 月からは個体数がやや急減しはじめる。

秋の消失個体のほとんどが若鳥の移出によるものであり、また繁殖後 6～7 月の多数個体の消失が換羽地への移出によるものであることはすでに報じた通りである (中村 1979a, 1982)。これに対して、冬期の消失個体計 16 羽は、消失後少なくとも御陵周辺では見つからず、またそれ以後一切再発見されないもので死亡してしまった可能性が高い。

換羽地から戻った個体は、成鳥も含めて、戻った当初は独身状態にあり、すぐ続いて行われる集団誇示行動を通して、新たに一夫一妻の番い関係が成立する (Nakamura 1982)。雌は集団誇示行動が終るまでにほとんどが番いとなり、独身個体は 12 月以後見られない。いっぽう雄は、秋に番いとなるのは 8 割程度で、以後独身個体が常に定住している。繁殖開始後 5 月までの消失率は 1 カ月あたり雄 4.7%、雌 6.3% と雌の方が高いので、独身雄は繁殖期の進行とともにいっそう増加していく。

誇示行動地域からの分散と定着

冬期のなわばり行動

秋の 11 月から誇示行動域を中心になわばりがすでに確立され始めることは、前報 (Nakamura 1982) に示した通りである。しかし、秋からすでになわばりを確立する個体は、秋に番いとなった個体の 2 割程度にすぎない (Fig. 2)。

誇示行動域 B を中心とした地域での 1974～75 年の状況を例に、冬期のなわばり行動について述べてみよう。まず各個体の出現場所を Fig. 3 に示す。この地域には、秋の終り (11 月) に 3 番い (M 205-F 427, M 321-F-, M-F-) がすでになわばりを確立している (Nakamura 1982) が、これらを含む 9 番いと独身雄 2 の計 20 羽が、この地域にのみ集中して出現している。また秋と同様、主として雄どうしによる争いがしばしば観察される (Table 1)。

そのうち勝率 70% 以上の番い雄 5 個体の出現域は、1070～2010 m² (平均 1334 m²) と狭い地域にはほぼ限られる。また M- (未標識雄) を除く 4 番い雄の出現域は、いずれも誇示行動域を中心とした地域に集まっているにもかかわらず、各番い雄の出現域の重なりはほとんどない (5% 以下)。それに対し、観察例が少ない M 413 と M 415 (ともに隣り C 地域に主に出現する個体で、短時間 B 地域に立ち寄った個体) を除く他の番い雄 2 個体 (いずれも勝率 0%) は、出現域が 2510, 5120 m² と広く、ともに誇示行動域を中心とした地域に集まり、互いどう

Fig. 3. Site occupation of each individual observed in display area B and its adjacent areas. Letter B shows the center of display area B. Polygon area indicates the main observed area of each pair or unmated male. The birds with high percentage of wins (more than 70%, see Table 1) are shown in the upper figure and those with low percentage in the lower figure.

Table 1. Dominance relationship among males, based on the aggressive encounters (supplanting attack, etc.) observed in Group B in January 1975.

January 1975 No. Age Status*	Observed** area (m ²)	LOSER											Total wins	Percentage of wins
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
WINNER														
M321 1 M. T. 1060	1										1	1	2	100
M — ? M. T. 1410	2			1				2				1	4	80
M411 0 UM. T. 1980	3				1				1				2	80
M205 2 M. T. 1070	4						1		1	1	1	2	6	75
M314 1 M. T. 2010	5						2					1	3	75
M416 0 M. T. 1170	6				1	1				9		2	7	70
M413 0 M.N.T. —	7		1										1	33
M415 0 M.N.T. —	8												0	0
M311 1 M.N.T. 2510	9												0	0
M208 2 M.N.T. 5120	10												0	0
M — ? UM.N.T. 2440	11												0	0
Total losses		0	1	1	2	1	3	2	2	3	4	7	27	

* M=Mated male, UM=Unmated male T=Territoial male, NT=Non-territorial male.

しさらにまた前述の勝率の高い 4 番い雄の出現域と大きく重なっている (平均 68%)。なお独身雄 M 411 と M- は、前者では勝率が高いにもかかわらず、出現域は比較的広い。

次に雄どうしの争いについて、まず勝率が高く互いの出現域がほとんど重ならない 6 雄間の争いについて見てみよう (以下、Table 1 および Fig. 3 参照)。番い雄 M 205 は、自分の定住域から離れた場所に出現した時に独身雄 M 411 に 1 回負けている。また、番い雄 M- は定住域内では番い雄 M 413 に 2 回勝っているが、そのすぐ外ではこの雄に負けている。さらに、M 205 と M 416 および M 314 と M 416 の番い雄どうしは、互の定住域の境界付近で争い、勝ったり負けたりしているが、この 3 雄が誇示行動域の南のスギ林に接した竹林中のエノキにそろって約 9 分間とまった時には、争いはまったく見られていない。

ところで、カワラヒワは採食地と営巣地が分離しているため、前報 (Nakamura 1982) にも示したように、常時営巣地に出現しているわけではない。冬期に営巣地に出現する様相は、Fig. 4 に例示した通りである。狭い出現域を持つ M 205-F 427, M 321-F- は、調査時間中に 4~6 回 15~23% の時間出現するにすぎない。そしてこれらの出現域内には M 208-F 407, M 311-F 409 といった番いや M- といった独身雄も観察されているが、これらの個体は M 205, M 321 の留守の時にとくに多く観察されている。そして秋の場合と同様に、出現中に侵入した個体はもちろん、留守中に侵入していた個体は、所有者が帰って来た直後に多く追い出されている。

一般に冬期間、これらの狭い行動域を持つ個体の定住域内に、他の個体が観察されるのは、定住雄が留守中の場合が多いのであって、そのような場合は全体の 65% (M 311-F 409), 72% (M 208-F 407), 46% (M 411), 93% (M-) に及ぶ。とくに争いに弱い独身雄 M- がもっぱら留守の時だけに侵入しているのは、注目して良い。

以上の事実から判断すると、冬期において互いに重なり合わないかたちで存在する狭い定住域を持つ番いは、なわばりを持っているのであり、またその定住域の範囲は、およそそのなわ

Fig. 4. Appearance of two pairs in their occupied areas (see Fig. 3) on 7 January and 4 February.

Table 2. The details of male behaviour observed at the breeding area in January 1975 (the case in group B).

Individuals	Status	Total observation time (minutes)	Escorting time (%)	Behaviour in males (%)					
				Singing territory song	courtship song	Fighting	Guarding	Resting	Feeding
(M205, F427)	M. T.	107	98	6	25	5	46	18	0
(M321, F-)	M. T.	73	100	1	4	4	51	26	15
(M314, F321)	M. T.	69	83	10	4	4	41	24	16
(M416, F419)	M. T.	58	100	18	0	3	31	27	20
(M-, F-)	M. T.	71	100	3	15	8	6	41	26
(M208, F407)	M. N. T.	88	100	0	2	1	33	40	23
(M311, F409)	M. N. T.	79	100	1	7	2	21	35	34
M411	UM. N. T.	94	—	80	4	5	0	8	3
M-	UM. N. T.	74	—	11	61	3	0	0	25
* (M413, F417)	M. N. T.	8	100	25	0	12	0	0	63
* (M415, F416)	M. N. T.	1	100	0	0	100	0	0	0

* Pair in group C. ° Pair that their nest-site was selected.

ぱりと見ることができる。それに対し、主として留守の時をねらって入り込み、互いに重なる比較的広い地域に出現する個体は、番いか独身かにかかわらず、なわばりを持っていない個体である。

これら個体の行動内容を Table 2 に示してみよう。番いの雌雄がたえず行動を共にしていることが、まず明らかである。なわばり番い雄は、5~8 割の時間を雌の近くの木の梢で見張り、あるいは羽づくろいなどをしながら休息している。囀り時間は、3 割以下で、なわばり歌を欠くものはない。なわばりなし番い雄もほぼ同様であるが、囀り時間はなわばり雄に比べてさらに少なく、またいわゆるなわばり歌は極端に少ない。いっぽう独身雄は、7~8 割の時間囀って

いる。採食時間は番い雄・独身雄ともにいずれも 34% 以下と短い。

雌の場合は、なわばりの確立・未確立にかかわらず、スギの茂った中で枝うつりしながら巣場所選定行動をしているか、あるいは雄とともに羽づくろいなどしている時間がほとんどを占める。なお、F 427 と F- (M 321 の雄) はすでに 1 月の時点で巣場所を選定し終っており、大半の時間をその近くで休息している。

出現場所の時期的変化と定住性

秋から春まで御陵地域に確立された番いなわばりの位置の時期的変化を Fig. 5 に示した。

前報 (Nakamura 1982) でも触れた通り、11 月には各誇示行動域を中心に 2~3 個のなわば

(2)

Fig. 5. Seasonal changes in the distribution of territories. Letters A, B and C show the center of the display area.

りが確立されているのみであるが、1 月に入るとそこからやや離れた場所にも作られ、さらに 2 月からは御陵内の広い範囲に広がり、またその外の住宅地や松林にも確立されている。なわばりは 11 月には誇示行動域を中心としたスギ林に限られるが、その後周辺に確立するものは、アカマツ林・ヒノキ林などにも確立している。

ほぼ全番いがなわばりを確立し、かつ広い範囲にそれが分布する 3 月末の状態を見ると、8 割以上 (112/137) の個体は御陵内になわばりを確立し、残りが御陵外の住宅地 (13%) と松林 (5%) に確立している。御陵内に確立したほとんど (112 例中の 81%) は、2 割弱を占めるにすぎないスギ林で、次にほぼ 1 割を占めるアカマツ林 (13%) となっている。それに対し、ほぼ 4 割を占める常緑広葉樹林 (5%), 1 割を占める竹林 (1%) には、ほとんど確立していない。また御陵に隣接した古い (10 年以上前からの) 住宅地にはほとんど確立せず、むしろそれより離れた新興住宅地に確立している。

なわばりはまた、誇示行動域を中心に 3~7 個集まったなわばり群を形成している。しかしそこから離れた御陵内・外の地域には、なわばり群は見られてもせいぜい 2 ないし 3 個が集まったもので、なわばり間にあいた場所が広く存在した単独なわばりを確立している。各営巣地のなわばり数とその位置は、誇示行動域を中心とした地域では年による変化は比較的少ないが、周辺にあたる御陵内外の地域ではともに大きく、殊に新興住宅地では、なわばり数は少ない年 (1974) は 1, 多い年 (1975, 1976) は 6 個で、毎年その位置も変化している。

Fig. 7. Seasonal changes in the number of intruders and the number of intruders per hour in relation to the season where each territory was established.

Fig. 8. Dispersals of the ringed birds from communal display area A, B and C to the first nesting site and the changes in location in the course of the breeding season.

Fig. 9. Relation among the sites where ringed birds were observed in nesting area, natural feeding ground and artificial feeding ground within a week.

(1)

(4)

Fig. 10. Relation between nesting site (nest or center of territory) and feeding ground.

なお 1 回目の繁殖を終えた 5 月には、なわばり分布はそれまでとはかなり変化し、新興住宅地などにもなわばり群が形成されている。

Fig. 6 は、秋から翌年 7 月まで御陵地域で観察された全個体（ただし冬までに消失した個体を除く）について、出現場所、番いか独身か、なわばりを確立しているかいないかなどの時期的変化を示したものである。

秋に各誇示行動地域で番いとなった個体は、先に B 地域を例として述べた通り (Fig. 3)、誇示行動域を中心とした地域でなわばりを確立しようとし、すでに確立しているなわばりに侵入しては追われることをしばらくの間繰り返す。そして早いものでは 12 月初旬に周辺になわばりを確立し、おそいものでは 2 月中旬まで誇示行動域にとどまって、その後周辺に移動する。さらにいくつかの番いは、周辺に移動した後もしくは先に確立したなわばりに侵入し追われることを繰り返した後に、その近くになわばりを確立している。なわばり確立後そこで営巣開始するまでの期間は、秋に確立したものでは 4 カ月近くあるが、周辺に確立したものには数日にすぎないものもある。

秋といった早い時期に誇示行動域になわばりを確立した番いでは、なわばり確立時にそこへ

侵入する個体数が多く、防衛回数も多い (Fig. 7)。しかし、その後時期とともに減少し、営巣開始時には周辺地域に確立しているものほとんど差が見られなくなっている。

番いを形成した誇示行動域と最初の営巣位置との関係を Fig. 8 に示した。ほとんどの個体が自分の誇示行動域を中心に分散することは、例えば誇示行動域 A の個体が、誇示行動域 B・C のある方向へは殆んど分散せず、これらが北東あるいは南へ主として分散していることからわかる。そのため、自分の誇示行動域よりも他の誇示行動域に近い場所まで移動した例は、6% (78 例中 5) にすぎない。すなわち各誇示行動域の個体は、分散して繁殖に入る地域を互いに分割する傾向が見られる。

採食地の利用様式

御陵繁殖個体が観察された採食場所と営巣場所との関係を Fig. 9 に示した。

まず冬期・春先ともに、定住する営巣地近くで採食する傾向が強く、その範囲はほぼ 1.5 km の範囲内にある。また、誇示行動域 A を中心とした営巣地に出現する個体は主に山科川周辺、

Fig. 11. Appearance of the ringed birds at the artificial feeding ground b on 13 March 1975.

B・C 域を中心とした個体は宇治川とその周辺、さらに御陵に隣接した東山の個体は御陵の北の地域というように、それぞれ採食域の分離傾向が見られる。

また、この時期にこれらの採食地内に餌場を造った場合、そこに集まる個体の殆んど (67/72) は、そこから 1 km 内で採食していた個体であることも、Fig. 9 から明らかである。

Fig. 10 は御陵に隣接した餌場 (1~4 月は人工的、5 月は自然のままのもの) に集まった個体についてそれらの営巣地 (営巣中のものは巣の位置) との関係を示したものであるが、ここでも 1 月から 5 月までのいつの時期でも、営巣地に近い餌場に現われる傾向が顕著である。

なお餌場 B を例に、そこを訪れる様相を Fig. 11 に示してみた。数羽から数十羽の群れで断続的に訪れ、メンバー構成がたえず変化する点では、ともに 11 月 (Nakamura 1982) と同様であるが、3 月には番いの雌雄がたえず一緒に訪れているのに対して 4 月になると、番いの雄のみが単独で訪れていることの多いのが注目される。また、各番いはほぼ完全にばらばらに餌場を訪れており、A・B・C の各グループごとのまとまり、さらになわばりを隣接した個体どうし (Fig. 11 参照) が一緒に訪れるという傾向は全く認められない。

繁殖期の様相

繁殖時期と営巣場所

Fig. 6 にも示したように、巣造りは早いものでは 2 月上旬、遅いものでも 4 月上旬までには始まり、7 月末までの間に多い個体は 3 回雛を育てる。全体的に見れば、営巣中 (巣造り開始から雛が巣立つまで) の個体は 3 月に入ると急増し、4 月に最高となり、以後徐々に減少してゆく (Fig. 2)。

すべての番いがほぼなわばりを確立する 3 月末のなわばり分布は、すでに Fig. 5 に示した通りであるが、それは環境別に、Table 3 に示した。誇示行動域を含む半径 50 m 内のスギ林における密度は 4.47 (番い/ha) といちじるしく高く、また 4 年間の全体の個体数変化に比して最も安定している。常緑広葉樹林や竹林にはほとんど営巣しない。御陵外ではアカマツ林が 2.00 と最も高く、誇示行動域からほぼ同じ距離にある御陵内のアカマツ林はもちろん、同距離のスギ林よりも高い。また住宅地について見ると 10 年以内の新興住宅地は、誇示行動域から近くに位置する古い住宅地よりもはるかに高い。

秋から繁殖期までの番い関係の安定性

さて Fig. 6 を詳しく見ればわかるように、1974・1975 両年の秋に番いとなった標識個体 35 番いのうち、33 番い (94%) は翌年 2 月まで御陵地域で番い関係を維持している。しかしその後繁殖期の中間にあたる 5 月初めまでには 22 番い (63%) にまで減少する。

この解消 13 例のうち 8 例は雌 (1974-1975 年の M 321 の雌 F-, F 427, F 203, F 406, 1975-1976 年の M 418 の雌 F-, F 501, F 417, F 506), 3 例は雄 (1974-1975 年の M, M 313, 1975-1976 年の M 313) の消失で、うち 3 雌と 1 雄は死亡が実際に確認されている。この場合残った方は、その後も独身あるいは新しく番いとなってこの地域に定住している。また 2 例は雌雄そろって消失したもので、これは移出の可能性のあるものである。

なお、雌雄がともに生きているにもかかわらず番いどうしが途中で相手を変えた例が 1 つ (1975 年 M 313-F 116 と M 212-F 401) ある。すなわち、相手を失い移入してきた F 401 は、最初番い雄 M 313 と行動を共にするようになるが、その後この雌が独身移入雄 M 212 と 4

Table 3. The comparison of nest density in each habitat and the relation to the distance from communal display area.

Nesting habitats	Years				Average no. of pairs	Area (ha)	Average density (pairs/ha)
	1973	1974	1975	1976			
In the forest of Mausolea							
Japanese cedar forest							
0- 50 m	9	9	8	8	8.50	1.9	0.47
51-150	5	8	5	7	6.25	5.9	1.06
151-150	5	8	5	7	6.25	5.9	1.06
151-300	4	4	4	1	3.25	2.9	1.12
301-	3	3	3	1	2.50	1.8	1.39
Red pine forest							
20-150 m	0	1	0	1	0.50	0.6	0.83
151-	7	4	1	3	3.75	8.1	0.46
Japanese cypress (160-)	2	1	1	0	1.00	2.8	0.36
Broadleaved-evergreen							
30-150 m	0	1	0	0	0.25	7.6	0.03
151-	1	0	1	0	0.50	21.4	0.02
Bamboo forest							
51-150 m	0	0	0	0	0.00	1.2	0.00
151-	1	0	0	0	0.25	5.0	0.05
Plantation of Japanese cedar							
90-150 m	0	1	0	0	0.25	1.2	0.21
151-	0	0	0	0	0.00	5.5	0.00
Outside the forest of Mausolea							
Residential area							
old (90-)	0	1	0	0	0.25	37.1	0.01
new (350-)	3	1	6	6	4.00	27.7	0.14
Red pine forest (200-)	2	1	2	3	2.00	1.0	2.00
Bamboo forest (240-)	1	0	0	0	0.25	4.7	0.05
Total	38	35	31	30	33.50	136.4	0.25

月末に番いとなると、5 月 1 日 2 日の両日にわたり M 313 と M 212 が激しく争った後、M 313 が雌 (F 401) を奪ったものである。この場合、雌を奪われた M 212 は、2 回目繁殖中にあるが M 313 に給餌されなくなった F 116 とその後番いとなっている。また、6 月に入り F 401 が死亡し、M 212 が消失すると、M 313 と F 116 は再び番いとなっている。

しかし一般的に言えば、カワラヒワの番い関係は、相手が死亡しない限り秋から翌年の繁殖期を通してほぼ維持されるといえる。

雌雄による繁殖行動の仕事分担

各繁殖ステージにおける雌雄の繁殖行動は、長野県上田市のカワラヒワ (羽田・中村 1970) と同様である。そのためここでは、番いの雌雄がなわばりに留まる時期の割合と餌場を訪れる頻度の繁殖ステージによる変化だけを Fig. 12 に示すことにする。

雌が抱卵を開始する以前は、番いの雌雄はたえず行動を共にした追尾行動をしている (前述) ため、なわばりに留まる時間の割合と餌場を訪れる頻度に雌雄差は見られない。ところが、抱卵・抱雛は雌のみが行い、その間の雌の餌を雄が運ぶという明確な仕事分担が行われている

Fig. 12. Stage differences of the staying time in territory (right) and the frequency of the visits at the artificial feeding ground per hour (left).

Table 4. Average number of nesting times and the nests fledged successfully in each age group.

Age (years)	Average no. of nest per		Average no. of nest fledged successfully per	
	male (Mean±S.E.)	female (Mean±S.E.)	male (Mean±S.E.)	female (Mean±S.E.)
1	1.77±0.20 (26)	2.23±0.16 (30)	0.73±0.14 (26)	1.00±0.14 (30)
2	2.05±0.23 (20)	2.50±0.25 (14)	0.85±0.17 (20)	1.00±0.28 (14)
3	2.42±0.29 (12)	1.67±0.42 (6)	1.25±0.22 (12)	1.00±0.37 (6)
4	1.75±0.31 (8)	2.25±0.25 (4)	1.25±0.25 (8)	1.33±0.33 (4)
Mean	1.92± (66)	2.24± (54)	0.92± (66)	1.06± (54)

(羽田・中村, 1970) ため、抱卵開始以後育雛前半にある雌は、餌場を訪れることはほとんどなく、100% 近い時間なわばり内に留まっている。いっぽう雄はこの間、雌への給餌に訪れる時だけなわばりに入るに留まり、あとの時間は餌場で過している。

再営巣および2回目繁殖

カラハシヒワは、多くの鳴禽類と同様に新たに巣を造って、再営巣および2回目繁殖を行う(羽田・中村 1970)。

ほぼ全巣が発見できている1975・1976両年について、1繁殖期あたり営巣回数と巣立成功巣数をTable 4に示した。最も多い個体は4回営巣し、3回雛を育てているが、平均営巣数は

ほぼ 2 回、平均巣立成功巣数はほぼ 1 回である。雄にやや少ないのは繁殖期を通して独身の個体が見られる（後述）ためである。1 歳で最も少なく、雄では 3 歳、雌では 2 歳を最高に以後低下している。

繁殖を途中で失敗した番いは、多くはその翌日から営巣場所を探して放浪し、適当な場所が見つかった所で、そこを中心になわばり行動を開始し、再営巣に入る (Fig. 6)。この間の日数は 3~14 日 (平均 5.8 日, 28 例) である。いっぽう、無事雛を巣立たせた番いは、雛の飛翔力がつくとともに、なわばりを放棄するが、巣立雛に給餌が行われている時期からすでに次の営巣場所選択行動は開始されており、2 回目繁殖に入る。1 回目の雛の巣立日から 2 回目の営巣開始日までの日数は 0~18 日 (平均 8.4 日, 13 例) である。なお 1 例ながら、最後の雛の巣立つ前日に 2 回目繁殖の巣造りを開始した番いがあった (M 307-F 422, 1975 年)。

さて、この再営巣ないし 2 回目繁殖の場所と最初の営巣場所との関係は、Fig. 8 に示してある。再営巣の場合、巣の移動距離は平均 181 m (44 例 S.E.=26 m, 最高 776 m)、2 回目繁殖の場合は平均 108 m (32 例, S.E.=22 m, 最高 626 m) で、後者の方が短い。また前と同じなわばり内に営巣する例も、再営巣で 14% (6/44)、2 回目繁殖で 25% (8/32) となっている。すなわちカワラヒワは、繁殖のたびに営巣地を変えるのが一般的であるが、繁殖に成功した後は比較的近くへ、失敗した後は比較的離れた場所に移動して行く傾向が認められる。

さてある距離 (50 m) 以上移動するものの場合、再営巣の 40% (14/35)、2 回目繁殖の 45% (9/20) はその移動先近く (30 m 内) にすでに他個体のなわばりが存在している。すなわち営巣可能な場所は広く存在するにもかかわらず、再営巣や 2 回目繁殖の場合も、他のなわばりに隣接したところに新たになわばりを確立する傾向がある。こうして繁殖期の後半には、御陵外の住宅地あるいは松林にさえも、なわばり群の形成が見られる (Fig. 5)。

なおこうした営巣場所の移動の場合も、Fig. 8 から明らかなように、他の誇示行動域群の営巣域と混じり合うことは少ない。それに近い場所まで移動したものは、再営巣の場合の 7% (4/44)、2 回目繁殖 3% (1/32) にすぎないことは注目に値しよう。

年による繁殖場所の移動

1973 年から 1977 年までに御陵地域で 2 年間以上繁殖した個体の営巣場所を Fig. 13 に示した。前年とほぼ同じ所になわばりを作った例は、雄で 39 羽中 1 羽、雌で 22 羽中 1 羽にすぎない。平均移動距離は雄 215 m、雌 256 m で、再営巣の場合とほぼ同じ、2 回目繁殖の約 2 倍となっている。

しかしこの場合もまた一般的に言って、同じ誇示行動域を中心とした地域内での移動である。このことは前報 (Nakamura 1982) に示した通り、換羽後成鳥は前年と同じ誇示行動域に戻り、そこで相手を得て番いとなる傾向が強いこと、そして番いとなった個体は若鳥をも含め、すでに先に示したように秋から春先にかけて誇示行動域を中心にその周辺に分散して繁殖に入っていることとの結果として、当然のことである。

また他の誇示行動域を中心とした地域に繁殖場所を変えた例外的な雄 5 羽 (5/39)、雌 1 羽 (1/22) でさえも、その大部分は秋に換羽地から戻るときには前年と同じ誇示行動域に戻っている。すなわち、たとえ他の誇示行動域内で繁殖しても、翌年には前年と同じ誇示行動域に戻り、そこで番いとなる傾向が強いことを示している。

なお、営巣地を誇示行動地域からの距離によって 4 区分し、前年と翌年の営巣地を比較して

(1)

(2)

(3)

(4)

Fig. 13. Changes in the location of nesting sites of ringed birds in successive years.

Table 5. The comparison of nesting sites between in the former year and the next year in each age group. Breeding area were divided into four groups (I-IV) by the distance from the communal display area.

		Stayed in the same district				Changed into											Total
						more central district						more peripheral district					
		Age (year)	I ↓ I	II ↓ II	III ↓ III	IV ↓ IV	II ↓ I	III ↓ I	III ↓ II	IV ↓ I	IV ↓ II	IV ↓ III	I ↓ II	I ↓ III	I ↓ IV	II ↓ III	
Male	1-2			3	5	2	1	1	1	1		2			1		17
	2-3	2		1	3	3	1		1	1	2						14
	3-4	3				1		1						1			6
	4-5	1														1	2
	Total	6	0	4	8	6	2	2	2	2	2	2	0	1	1	1	0
			18					16							5		39
Female	1-2	3		3				1			3		2	1			0
	2-3	2					1								1		4
	3-4			1												1	3
	4-5				1												1
	Total	5	0	4	1	0	2	0	0	0	3	0	2	2	1	1	1
			10					5							7		22

* District I-IV were divided by the distance from the center of display area; I=0-50: II=51-150 m: III=151-300 m: IV=301- .

Table 6. The relation between age and distance from the communal display area to the first nesting site.

Age (year)	Distance from the center of the communal display area to the first nesting site			
	Male		Female	
	N	Mean±S.E. (m)	N	Mean±S.E. (m)
1	11	326± 57	15	264±55
2	16	300± 52	10	217±68
3	12	151± 46	9 }	225±75
4	5	157±112		
Total	44		34	
Mean		246± 30		240±36

見ると (Table 5), 雄ではほぼ半数が前年と同じ区域で繁殖し, 40% ほどは誇示行動域に近い区域に移っている。そのため, すでに Fig. 8 に示した番いとなった誇示行動域とそこから分散して営巣に入った場所との関係を見ると, 若鳥 (1 歳) は誇示行動域から遠い周辺域に最初のなわばりを確立するが, 2 歳・3 歳と高年齢になるにつれて誇示行動域近くに移る傾向が認められる (Table 6)。しかし, 雌ではこの傾向は明瞭ではない。

繁殖成功率

1975・1976 両年に御陵地域で見つけた 140 巣について, 繁殖成功率を求めてみた (Table 7)。一巣卵数は 2~6 卵 (平均 4.11 卵, S.E.=0.065 卵), 雛が巣立った巣は半数弱, 一巣卵数が

Table 7. The comparison of breeding success in each habitat.

	In the forest of Mausolea			Outside the forest of Mausolea			Total or mean
	I	II	District* III	IV	Residential area	Red pine forest	
No. of nests	37	31	20	14	25	13	140
No. of successful nest	24	8	3	4	15	7	61
% of successful nest	64.9	25.8	15.0	28.6	60.0	53.8	43.6
No. of eggs layed	72	52	31	31	96	51	333
No. of eggs hatched	64	37	19	15	70	35	240
No. of nestling fledged	53	28	8	14	57	30	190
% of hatching success	88.9	71.2	61.3	48.4	7.9	68.6	72.1
% of fledging success	73.6	53.8	25.8	45.2	59.4	58.8	57.1

* District I-IV were divided by the distance from the center of display area; I=0-50 m: II=51-150 m: III=151-300 m: IV=301- .

確認されている 81 巣について言えば、半数をかなり越えた雛が巣立っている。

営巣地別に見れば、誇示行動域のすぐ近く (I) が成功率は最も高く、御陵内のそこから離れた地域、とくに 151~300 m 離れた III 地域では著しく低い。

消失したものの 92% は、全卵あるいは全雛の消失である。天敵による被食が大きいと考えられるが、その現場を確認した例は、残念ながら全くない。ただモズ・カケス・ネコが巣の近くに来て、警戒行動が観察された直後に、卵または雛の消失した例がそれぞれ 3, 1, 1 回あるから、こうしたものによる被食が存在することはまちがいない。また巣の近くではないが、ハンボソガラスに対し警戒行動を観察しているので、これによる被食の可能性も十分考えられる。

独身雄の様相

独身雄の行動

すでにふれたように (Fig. 2), 秋の終りから繁殖期にかけて雄の一部は独身のままである。その数は、秋には定住雄の 1~2 割だが、繁殖期に入ってから消失率が雌に比べて低いため、繁殖期の後半にはかなり増加する (最高 32% の例がある)。

こうした独身雄は繁殖期に営巣地でいかなる行動をしているか、M 411, M 313 の終日観察結果を示してみよう (Fig. 14)。午後になるといらない時間がやや多くなるが、営巣地にいる時間は 495 あるいは 441 分で、日中の半分をはるかに越えている。ちなみに番い雄の場合は、最も長い巣造り期でも 50% を切ることが多く、抱卵・育雛期には 10% 以下である (Fig. 11)。

また独身雄は、営巣地で過した時間のほとんど (86.9%, 98.6%) を囀りに使っている。

独身雄と番い雄との囀り活動を秋から繁殖期まで見ると (Fig. 15), 集団誇示行動時には番い・独身雄ともに囀りは極めて少ない。冬期はもちろん、営巣期にも多くは囀らない。しかし雌を失うと冬にも繁殖期にも直後から急に活発に囀り始め、再び雌を得るとその直後から急減する。

秋に番いとならなかった個体は、冬期には囀るもの囀らないものがあるが、繁殖期に入ればどの独身雄も活発に囀っている。

さらに独身雄は、エノキの葉の虫えい中の幼虫を、囀り活動の合い間にあるいは囀りながら

Fig. 14. Diurnal changes in behaviours of unmated male M411 on 23 May and M313 on 27 May 1975 observed in their occupied areas.

採食している。採食しながら囀りは、他の独身個体でもよく見られるところである。これは番い雄が、繁殖期にはなわばり内で採食することは殆んどなく、囀りながらの採食は、調査期間を通して全く観察されていないのとは対照的である。

独身雄は、また雌に求愛行動を行っている。Fig. 14 に示した例で言えば、M 411 はエノキの虫えいを採食中、近くに採食にきた番い雌に 2 分間ほどつきまとい、求愛歌を歌いながら尾羽振り求愛姿勢と頭つき出し求愛姿勢 (Nakamura 1982) を示したが、雌に飛び去られている。また同じく採食に訪れた番い雌に近づいて、頭つき出し求愛姿勢をとった場合があるが、番い雄によりただちに追われている。さらに近くにとまった 2 羽の若鳥 (親から独立後) に向かって約 30 秒間ほど求愛歌を歌いながら頭つき出し求愛姿勢などをとり、その後いっぽうの若鳥に交尾姿勢をとった。M 313 も、エノキの虫えいを採食中近くにいた番い雌に尾羽振り求愛姿勢をとった例が示されている。なお、求愛歌を歌った時間は、全部で 21 分 (M 411) あるいは 3 分 (M 313) と著しく短かく、番い雄ではそれが囀りのほぼ半分を占めているのと異なっている。

囀り域とその防衛性

独身雄が囀った地点の最外点を結んでみると、その面積は時間の経過とともに増大するが、一般に 80~180 分ほどではほぼ頭打ちとなる (Fig. 16)。すなわち独身雄の囀る範囲は限られている。さらに採食・求愛などの行動が行われる場所もこの範囲内に限られている。ここを出たのは、M 411, M 313 を例にするとそれぞれ 2 回 1.3 分、1 回 0.4 分にすぎず、ともに争い

Fig. 15. Seasonal changes of singing activity (percentage of singing time) in some males.

の場合である。すなわち、各独身雄の囀り域は、営巣地におけるそれぞれの個体の出現域に他ならない。

また囀り域は、一定の期間の間は位置・面積が変化しない。例えば M 411 は、12 月下旬から 2 月上旬まで、2 月上旬から 5 月中旬まで、5 月中旬から 6 月下旬まで、それぞれ 0.5 ha, 1.1 ha, 1.8 ha (Fig. 17) の範囲で囀っており、また M 313 は、抱卵中の雌 F 401 が死亡 (死体確認) してから F 116 と番いとなるまでの約 2 週間、2.5 ha の囀り域を維持している (Fig. 17 参照)。このような事実は他の独身雄についても見られている。

独身雄の囀り域は、1,800 m² から 60,500 m² まで大きさにかなり差があるが、平均は 17,506 m² ± 2,345 m² で、先の番いなわばり (819 ± 78 m²) に比べてはるかに大きい。

さて独身雄は、近くで他個体が囀ったりあるいは単に近づいた場合、一層大声で囀り、その後は追いかけ合いや身体的闘争に発展したり、しばらく両者で同時鳴きを行う。独身雄を連続観察中、これらの争いや同時鳴きはしばしば観察された。同じく M 411 の 5 月 23 日と M 313 の 5 月 27 日を例に、争い等の場所を Fig. 18 に示した (時刻は Fig. 14 に示してある)。

M 411 の囀り域の場合、その中で囀った他の雄がこの日 10 個体ある。M 411 が中にいる時に囀った延べ 8 個体中 6 個体は、ただちに追い出され、また留守中に 2 回侵入して囀っていた独身雄 M 421 も、M 411 が戻ると同時に追い出されている。これに対してその外で囀っ

Fig. 16. Observation area curves of song areas in some unmated males.

た場合には、無視されるかあるいは同時鳴きが行われるのみで、争いには全く発展しない。これは M 313 の場合にも同様である。

独身雄はまた、自分の囀り域に単に入り込んだだけの個体をも追い出す。M 411 の場合このような個体を 2 回、また上空を通過しあるいはしようとする個体を 4 回、いずれも追い出している。同様の行動は、独身雄 M 313 についても 3 回観察されている。

ところで M 411 の囀り域は番い雄 M 415 のなわばりを一部に含んでいる。この個体が囀った 2 例では、ともに争いには全く至らず、M 411 はただその近くに行って同時鳴きをするにとどまった。また M 411 は、番い雄 M 415 のなわばり内でこの雄と 2 回争って負けている。また囀り域外になわばりを持つ番い雄にも同様に負けている (Fig. 18)。

このように独身雄は囀り域に長時間留まりそこで囀るだけでなく、その地域で囀りあるいはそこへ侵入する他の個体を締め出している。ただし囀り域内になわばりを持つ番い雄に対しては防衛せず、逆にそのなわばりには入って行くことは少ない。従って、独身雄の囀り域は、いわゆる部分的なわばり (partial territory) と一致することが明らかである。

囀り域相互および囀り域と番いなわばりとの関係

このような独身雄の囀り域と番いなわばりの分布とには何らかの関係があるのであろうか。Fig. 19 は、秋から春までの両者の状況を示したものである。11~2 月には独身雄は少なく、それらは誇示行動地域およびその近くの番いなわばりの集中域にのみ囀り域を持つ。それらは 3 月以後、独身雄の密度の増加とともに、周辺部につぎつぎと囀り域を作ってゆくが、つねにそれは番いなわばりの集中した場所にできる傾向がある。従って囀り域は、少なくとも 1 つの番

Fig. 17. Singing area of unmated male M411 on 23 May and M313 on 27 May 1975.

Fig. 18. Aggressive and non-aggressive encounters observed between an unmated male with song area and others.

いなわばりを含み、3月のM 323や5月のM 402のように5ないし6個を含むものすらある(平均3.5)。逆に番いなわばりの側から見れば、独身雄の囀り域に含まれあるいは接するものは、11~2月に38%, 3月に48%, 4月55%, 5月79%, 6~7月88%に達する。

23個体の独身雄について、その囀った場所と番いなわばりとの関係を見ると、番い雄のなわばり内では全く囀っていないものが5例(22%), 囀ってはいるもののその量が10%以下のもの

(1)

(2)

Fig. 19. Seasonal change in the distribution of territories and the location of singing sites of each unmated song male.

のが 11 例 (48%) を占める。また囀り域内での面積あたり囀り量を番いなわばりが占める場所と占めていない場所とで比較すると、17 例 (74%) は、番いなわばりの外で多く囀っている。ところで前述のように、営巣に入った番い雄は、日中のほとんどをなわばり外で過し (Fig. 12), なわばり行動は戻った時に短時間行うのみである。したがって上記の結果は、番い雄がその場になくとも、独身雄はそのなわばりを侵すことが少ないことを示すものである。

独身雄の囀り域は、一般に互に分離している。すなわち 20 例 (61%) はまったく重ならず、9 例 (27%) は重なり部分の占める割合が 10% 以下にすぎない。重なりが 25% を越えるものが 1 例見られるが (5 月の M 411 と M 418), この場合も両者が主として囀る地域は互に分離している。

ところで独身雄の囀り域は、時に移動することがある (Fig. 6, 19)。

例えば 3 月に A の誇示行動域を中心とした地域に囀り域を確立していた M 423 は、3 月末に M 220 が C 地域から移動してくると、御陵の外の新興住宅地に移っている。その後 M 220 が M? (色足輪脱落のため識別不可個体) の消失により番いとなった直後から再びもとの A の誇示行動域に戻る。ところが、抱卵中の雌の死亡により 5 月 17 日から独身となった M 313 が囀りを開始すると、M 423 は再び A の誇示行動域を去っている。しかし今度は、前回移動した新興住宅地がすでに M 402 により占有されていたためか、御陵の東にある松林を含む地域に移動する。ところがまた、M 313 が 6 月 2 日前後に番いとなると、この雄は再び A の誇示行動域に戻っている。

また、4 月 10 日前後に B の誇示行動域で独身となった M 321 は、誇示行動域周辺に囀り域を確立し 19 日まで留まるが、20~22 日には C 地域のあいた場所に移り、3 日間そこで活発に囀っている。ところが、それまでずっと B の誇示行動域に囀り域を持っていた M 414 が消失すると、再び B 地域に戻り、今度は誇示行動域に囀り域を確立する。さらに、この雄が 6 月上旬に消失すると、それまで A 地域の新興住宅地で囀っていた M 307 が、移動して来ている。

さらに、C の誇示行動域で営巣中 3 月中旬に独身となった M 220 は、M 411 と M 323 が占有していないあいた場所に囀り域を確立し、そこで 3 月末まで定住するが、その後 A の誇示行動域に移動する。また、C の誇示行動域で M 418 が 5 月上旬に独身となると、それまで約 3 カ月にわたりこの誇示行動域を中心に囀り域を確立していた M 411 が周辺に移動し、この雄がその場を占有している。さらに、5 月中旬に M 418 が消失すると、それまで A 地域に移動していた M 220 が再び戻っている。

以上に例示したように囀り域の移動には、独身雄間の排他的関係が密接に関係しているようである。移動が見られた 11 例中、誇示行動域にいた独身雄が番いとなりあるいは消失した後に、周辺の個体がそこへ入った例が 6、逆に誇示行動域にいた独身雄が、新たに独身雄となった雄の出現によって周辺に移動した例が 3、2 羽の独身雄が互に誇示行動域と周辺とで入れかわりが 1、周辺から周辺への単純な移動が 1 となっている。こうして誇示行動地域を中心とした 3 地域は、常時 1 羽の独身雄により占有される結果となっている。逆に周辺地域には、誇示行動地域にすでに独身雄の囀り域がある時に限って囀り域が存在する。

ところで囀り域を持つ独身雄は、この範囲外ではまったく囀らないわけではない。例えば M 418 は 5 月 21 日に、囀り域で長時間囀るほかに、そこから約 700 m 離れた新興住宅地でも

7 分間囀っている。また、4 月初めに新興住宅地に囀り域を確立した M 423 は、15 日、16 日、29 日にそれぞれ 5 分、4 分、13 分間、元いた A の誇示行動域周辺で囀っている。このような例は他に Fig. 19 に示しただけでも、M 411、M 414 が行っている。上述の移動・交代が短時間に行われるのは、独身雄がこのように自分の囀り域以外にも行って時々囀っていることと密接に関係すると思われる。

異なった様相を示す独身雄

まず 1 つの例を挙げよう。M 421 は、3 月 14 日から囀りを開始した前年生れの独身個体である。3 月には M 213 と M 423 の囀り域内で各 1 回計 14 分間囀り、4 月には M 323 の囀り域とその近くで 11 日、16 日、23 日の 3 日計 18 分間囀った。4 月の場合は 3 月とちがって full song を歌っているが、囀りはまだ活発ではない。それが 5 月になるとかなり頻繁に囀るようになる。しかし、5 月 7 日の場合を例に挙げると、7 時 52 分から 4 分間は M 312 のなわばり近くで、9 時 55 分から 8 分間は M 323 の囀り域内で、12 時 06 分から 21 分間は M 402 の囀り域でというように、同じ日にも広い範囲のあちこちで囀る。もっとも、この広い範囲の全体ではなく、番いなわばりの、あるいは独身雄の囀り域の存在する地域に集中し（延べ 133 分の囀り中 68%）、しかもそれらの個体の留守中におもに（94%）囀っている。

このような状況はまた、5 月の M- でも観察された。

これらの独身雄は、囀り行動そのものもまた若干異なっている。採食地から戻った場合など、最初から目立つ木の梢にとまって大声で囀るのではなく、小声でしかも多くは木の中で囀りを開始し、徐々に木の梢などに移動しつつ声を大きくして囀る。また、囀り中になわばりや囀り域の所有者が戻って来た時には、囀りをただちに中止して自分から逃げ出す。すなわち、同じ独身雄ではあっても、これらは前節までに述べてきたかたちの囀り域を持たず、その点質的に異なったものと見るべきであろう。

なおこの場合も、M 421 と M- の囀っている地域が互に重複していない点は、わずか 1 例ながら、注目すべきことのように思える。

営巣地における雄個体間の優劣関係

繁殖期に営巣地で見られる雄どうしの争いについて、個体ごとの勝敗を Table 8 に示した。この期間を通して独身であった 4 個体は、M 411 を除きいずれも勝率 15% 以下で、殊に囀り域を確立していない M 421 は、0 勝 10 敗である。

途中で相手を失なったあるいは途中より雌を得た 10 個体について、番いの時と独身の時の勝率を見ると、例えば、M 220、M 321、M 418 は番い時にそれぞれ 4 回、3 回、2 回ともに争いに勝っているが、独身時にはそれぞれ 4 回中 1 回、8 回中 3 回、9 回中 3 回勝っているにすぎない。同様の傾向は他の個体にも見られ、計 10 個体では番い時の勝率 70%（26 勝 11 敗）に対し、独身時には 24%（15 勝 47 敗）と約 1/3 に減少している。

ところでこれら営巣地での争いの勝率は、餌場での争いの勝率と必ずしも一致しない（Table 8）。すなわち、先に述べた勝率 15% 以下の独身雄でも餌場では 23~60% の勝率を上げているし、逆に営巣地で 70% 以上の勝率を上げている番い雄でも、7 羽中 4 羽は餌場では 40% 以下である。さらに、番い時と独身時の餌場での勝率が明らかにされている M 220、M 307、M 323 について、番いと独身時の餌場での勝率を見ると、番い時 50%（8 勝 8 敗）に対し独身時には 77%（17 勝 5 敗）と、営巣地とは逆に勝率がむしろやや増加している。これらの結果

Table 8. Dominance relationship among males, based on the aggressive encounters observed in the breeding area.

No.	Age (years)	Sta- tus*	LOSER																																		Per- cent- age of wins	Per- cent- age
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34		
M401	1	M	1							1																									1	100	1	25
206	3	M						1												1	1												3	2	17	89	1	80
312	3+	M																																5	83	1	39	
415	1	M																																7	78	11	55	
208	3	M																																20	71	0	0	
205	3	M																																12	71	15	60	
304	2	M																																5	71	0	0	
107	4+	M																																4	67	4	40	
212	4+	M																																4	67	0	0	
301	2	M																																2	67	14	74	
220	3	M																																5	63	3	25	
313	3+	M																																8	62	1	13	
412	1	M																																3	60	10	100	
411	1	UM																																17	57	11	65	
416	1	M																																9	56	16	67	
321	2	M																																6	55	—	—	
314	2	M																																6	50	1	25	
?	?	M																																1	50	2	40	
311	2	M																																1	50	—	—	
403	1	M																																1	50	2	33	
417	1	M																																1	50	2	33	
422	1	M																																1	50	1	50	
418	1	M																																5	45	2	29	
402	2+	M																																4	40	5	50	
323	1	M																																3	38	10	59	
117	4+	M																																1	33	0	0	
409	1	M																																3	30	6	75	
404	1	M																																2	18	4	36	
414	1	UM																																3	15	6	38	
309	2	M																																2	13	6	67	
326	2	M																																0	0	0	0	
413	1	M																																0	0	0	60	
423	1	UM																																0	0	3	60	
421	1	UM																																0	0	3	23	
Total losses			0	2	1	2	8	5	2	2	2	1	3	5	2	13	7	5	6	1	2	1	1	2	6	9	4	2	7	9	14	14	1	9	10	159	147	

* Mated throughout breeding season, UM=Unmated throughout breeding season.

Table 9. The number of males in each category.

Category of male	1975	1976	Total
Mated throughout breeding season	20	19	39
Loss their mate and mated again	6	4	10
Loss their mate and unmated throughout season	4	5	9
Unmated throughout breeding season	4	1	5
Unmated at the start and mated the later	0	0	0
Total	34	29	63

は、営巣地での雄個体間の争いの優劣関係は、単に個体と個体との強さを反映するものではなく、雌の有無と、それからなわばりないし囀り域といった特定地域と、密接に関係して成立していることを示すものであろう。

雌の獲得

1975・76 両年の繁殖期に見られた標識雄 63 個体中 24 羽 (38%) は、少なくとも一時期独身であるが、そのうち 10 羽 (42%) が雌を獲得している (Table 9)。このうち 2 雄 (1975 年の M 313, M 212) は、2 回雌を失ない 2 回とも得ているから、雌の獲得例は 12 である。このうちの 3/4 (9 例) は囀り域を確立していた独身雄である。残り 3 例中 2 例は、M 313 が M 212 から争いにより雌を奪い、逆に M 212 が M 313 の雌と番った (前述) もの、1 例は短期間に番いとなったため、囀り域を確立したか不明のものである。

囀り域を確立し雌を得た 9 例のうち 6 例は、誇示行動域を中心に確立していたものである。これは、誇示行動域を中心に確立された延 18 のうち 33%, またその周辺に確立された延 17 のうち 18% にあたる。すなわち雌の獲得率は、誇示行動域近くに確立していたもののほど高いといえよう。

次に、営巣していた場所が明らかな 6 例中 4 は、新たな番いとなった独身雄の囀り域内、残り 2 例はその外で営巣していたものである。後者のうち 1975 年 F 116 は、付近に独身雄 M 402 が囀り域を確立しているにもかかわらず、約 0.5 km 離れた A の誇示行動域に囀り域を持つ M 313 と番いとなっている。他の 1 例は、1976 年の F 511 で、近くに独身雄は見られず、約 0.9 km 離れた場所に囀り域を持つ M 409 と番いとなっている。このように例外は 1 例 (F 116) あるにせよ、相手を失った雌は、その近くに囀り域を確立する独身雄がいる場合は、その雄と番いとなる傾向が強いといえる。

前の番い雄の最終確認から新たな雄との番い関係の最初の確認までの日数は、4 例の平均 4.0 日 (2~9 日) である。相手を失ってから独身雄と番うまでの期間は、実際にはこれより短いことになる。

独身雄との間にいかにして番い関係が成立するかは、この間の雌の行動観察を欠くため詳しくは不明である。しかし、先に述べた M 411, M 313 の例で見られたように、独身雄は囀り域内に現われた番い雌に求愛行動をたえず試みている。また、囀り域から離れた場所で営巣していた雌と番いとなっている例が 1 例ながら存在することから見ると雌が独身雄の囀り域を訪れ、雄から雌への求愛行動を通して番い関係が成立する可能性がきわめて高いといえよう。

番い形成後、新たに営巣に入った場所と囀り域との関係を見ると、9 例中 6 例が囀り域内、3 例が外である。このように必ずしも囀り域内でないのは、再営巣あるいは 2 回目繁殖の場合

と同様、雌により営巣場所の選択が行われているためであろう。このことはまた、独身雄が確立している囀り域は、雌の獲得だけのもので、番いとなった後の営巣場所の確保という意味は必ずしも持っていないことを示す。

なお、営巣中雄が消失した 2 例 (1975 年 M 212, 1976 年 M 413) は、どちらも新たに番った雄は抱卵中の雌への給餌を行っており、1 例は雛を無事巣立たせている。なお、カワラヒワの雄の給餌は雌に対して行い、育雛期の後半を除き雛に直接行うことはない。

論 議

番いなわばりの状況

カワラヒワの番いなわばりは、以上結果の項で述べたように、番い形成後に確立されるものであり、その面積は比較的小さく、採食はその外で行ういわゆる B 型 (Nice 1941) であって、かつその多くは営巣地内の特定地域を中心に集中して見られる傾向がある。これらの点はすべて、従来調査された他のヒワ類全種と共通の特徴のようであって (Newton 1972), とくにその集中の様子から, group nesting (Tast 1970) あるいは loose colonial breeding (Coutlee 1968, Newton 1972) などと呼ばれている。

ところでこうしたヒワ類のなわばりは、従来、巣場所が決定してからその場を中心に形成されるものであると考えられて来た (Stoks 1950, Newton 1972, Marler *et al.* 1975)。しかしカワラヒワの場合には、秋から春のはじめにかけてなわばりを確立する大部分の番いにおいて、その確立時には営巣場所は決定されていない。巣場所の決定が先行するのは、極めておそくなわばりを確立する少数の番いと、再営巣ないし 2 回目繁殖以後の場合に限られる。初期になわばりを確立した場合においても、巣場所決定後その面積がやや小さくなり、またその中心位置が巣場所付近に若干移動することがあるが、これは確立後の細かい修正に過ぎない。また長野県の個体群では、確立したなわばり内に適当な巣場所が見つからず、なわばりを移した例もごく少数ながらあるが (羽田・中村 1970), これは極めて稀であり、かつ広義の再営巣と見なし得るものである。このように、カワラヒワのなわばりは、巣場所が決定してからその周りに形成されるものではない点で、従来のヒワ類一般についての見解とは大いに異なっている。

だが実は、他のヒワ類についての従来の見解の基礎となっている根拠そのものがあやしいのである。Marler ら (1975) はキバシヒワ *Acanthus flavirostris* の調査から、いわゆる classical territoriality にあてはまらない点として、なわばり宣伝行動が少ない、隣接個体どうしのなわばりの境界争いが無い、雄の攻撃行動は雌の行動が活発な時と性的に受け入れる時期にのみ活発である、営巣地から離れた場所でも攻撃性が見られる、雄は侵入者に対し攻撃したりしなかったりするという 5 点を挙げている。そのことから、このなわばりが雌を中心としたものであるとし、かつ繁殖期以前の調査が一切ないままで、先述の通り巣場所決定後にそれを中心に確立するものと見なしているのである。しかしこれらの 5 つの特徴は、繁殖盛期あるいはそれ以後だけならばカワラヒワにも同様に見られるものであり、また特に再営巣・2 回目繁殖時のみを観察調査していたとすれば、カワラヒワでもまた巣場所選定先行なわばり確立追従型と判断した可能性すらないのである。

前報 (Nakamura 1982) でも論じたように、集団誇示行動とそれに基づく番い形成、そして

それにおくれて起るなわばり確立という点は、他のヒワ類についてもほぼ同様である。このことから考えると、なわばり確立についての従来の見解は、ヒワ類の他の種についてもつねに該当するものかどうか、まことに疑わしいと思われる。

初期のなわばりの確立は、秋から春先に確立する今回の場合にも、また春になってはじめて確立しはじめる長野県の個体群（中村 1976）においてもほぼ同様であり、かつともに誇示行動域を中心にそのまわりへ順次確立されるかたちをとっている。いっぽう、すでに多くの番いが確立したあと遅くなわばりを確立する番は、これまた今回の京都でも長野県でも（中村 1976）周辺域に多く残されている営巣可能な場所において、番いごとにばらばらに営巣場所を選定した後でその場を中心になわばり活動を開始している。すなわち、なわばり確立様式が前期と後期で異なるのは、実はなわばり確立過程において、他のもののすぐ近くにそれを作るかどうか、すなわちルースコロニーを作るかどうかに関係しているのである。

このことは直ちに、初期のなわばりの特定地域への集合がいかなる結果を生み、あるいはどのような理由によるものであるかということになる。すでに述べたように、これは、営巣可能な場所がその付近に限られているために起るのではない。このこと自身は、他の種についてもすでに認められていることである（Conder 1948, Stokes 1950, Tast 1970, Newton 1972）。この集合の意義については、その集合内にいる各個体が餌のある場所についての情報を交換し餌を発見しやすくするためではないかと想像されてきている（Newton 1972）。

だが少なくともカワラヒワに関する限り、Newton (1972) が予想したような隣接なわばり個体どうしが採食を共に行うという傾向は全く認められなかった（Fig. 11）。従ってヒワ類のなわばりが集合することの意義は、餌の発見の促進にあるとするのはかなり疑わしいものであり、むしろ他のことを考えてみる必要があるのではないか。この点は、後に再び論じることにしたい。

カワラヒワのなわばりはまた、再営巣・2 回目繁殖において、いったん確立したものを放棄し、他の場所に新たに確立し直すという特徴を持っている。Newton (1972) はこの点についてもヒワ類に共通した特徴であるとし、これらの移動は季節的な餌分布の変化と対応したものであると想定している。しかしながら今回のカワラヒワの結果によれば、営巣場所の移動は採食地の変化とは全く結びついていない。営巣場所の移動は、誇示行動域を中心とした限られた地域内で見られており、近くで餌が得られる時は近くで、得られない場合は遠くまで採食に出かけるという様式をとっていることが明らかになった。

そして繁殖に成功した時は近くに移動し、失敗した場合には遠くへ移動することが明白に示されていることからみると、むしろ繁殖の成否と密接に関係していることが考えられる。同様の関係がキバンヒワ（Marler *et al.* 1975）でも少数例ながら認められ、またヒワ類以外ではコマツグミ *Tardus migratorius*（Berger 1961）クロウタドリ *Tardus merula*（Snow 1958）、ヨーロッパヨシキリ *Acrocephalus schenobaenus*（Bell *et al.* 1968）でも繁殖に失敗した場合にはなわばりを移して再営巣する傾向があることから考えると、営巣場所の移動は、採食者をさけて安全な場所に営巣することとあるいは関係しているのかも知れない。

独身雄のなわばり

つぎに独身雄については今回の調査によって、2 型の囀り域を示すもののあることが明らかになった。

その1つは、番いなわばり数個分にわたる大きさの囀り域を持ち、かつそれは他の独身雄をもしめ出すなわばりとなっているものである。しかも、番い雄も雌を失えば従来の番いなわばりを解消しこれを持ち、逆に雌を獲得すればこれを解消し番いなわばりを持つようになるものである。またこれらの囀り域は、一般に、番いなわばりの集中する地域に、そのいくつかを含むようにして、しかも強いものが中心部に弱いものが周辺部にと作られるものである。

第2は、この囀り域のさらに数倍の面積の範囲内のあちこちの地点で、しかも番いなわばりないし前述の囀り域なわばりの所有者の留守の時間にのみ囀るものである。そしてこの類の囀り域同士もまた、互に重複することがない。

さて第1の囀り域は、明らかに雌獲得のものである。番い雄が死亡した場合、残された雌と番いとなった独身雄は、ほぼ例外なくその近くに囀り域を確立していた独身雄であったし、また、雌を獲得した独身雄の側からみれば、誇示行動域といった番いなわばりの集中域に囀り域を持つものが雌をあて得たことが明らかである。

独身雄にとっては、いつどこで、なわばり雄が死亡するかは予測しがたい。従って、番いなわばりの集中域に囀り域を確立し、さらにその地域から他の独身雄を締め出しておくことは、それだけ雌獲得の可能性を高くすることになる。すなわちこの囀り域なわばりは、雌獲得のため確立された番い形成なわばり (mating territory) である。

これらの独身雄は、番い雄がなわばりを留守にしている間にそこに侵入して囀ることは少なく、もちろん巣にいる雌に求愛を試みた例は全く見ていない。従って番い雄にとっては、その付近で独身雄どうしが互いに排他的になわばりをかまえていても、少なくとも著しくは繁殖活動を妨げられることはないのであろう。この点は、番い雌にとっても同様である。

第2のタイプの囀り域は、独身雄の密度が高まった繁殖期の後半と、独身雄の密度は低い死亡率はまだきわめて低く、かつ番いなわばりがまだ誇示行動域近くにしか確立されていない冬期とにのみ見られる。すなわちこれは、雌がきわめて得にくい状況のもとに見られるものといえよう。しかしながらこのタイプの独身雄は、いずれも争いにきわめて弱い個体であり、雌の獲得に成功したものはもちろんない。また、番いなわばりの中へも、雄の留守中には比較的多く侵入して囀り、また番いなわばり、囀り域の所有者が帰ってくれば直ちに囀りを止めてその場から立ちのくなども考慮に入れると、これは直接に雌を得るためのものというよりも、先の独身雄の持つ囀り域なわばりを獲得するためのものと見ることができる。囀りが行われていない場合、その囀り域の所有者がすでにいないのかただ一時的に留守なのかはすぐに判断できない。従って、囀りが行われていない場所でたえず囀っていることは、囀り域の所有者がいなくなった場合にそれをただちに手に入れるうえで有利にちがいない。

逆に囀り域なわばりを持つ独身雄にとっても、採食地から戻れば、とくに攻撃などをしなくとも自分から立ちのいてくれる独身雄の存在は、雌を得る上でとくに著しい害をあたえないのではあるまいか。もちろん、第2の型の囀り域を持つ独身雄が留守中に侵入して囀っている間に、独身雌が出現する可能性も全くないわけではないが、留守にする時間は、1回あたり平均40~50分程度であり、この間に雌獲得のすべての過程が成立してしまうとは、秋の集団誇示行動による番い形成でも少なくとも1日はかかっていると見られることから見ても、考えにくい。

従来なわばりを持たない独身の個体は、放浪者 (floater) などと一般に呼ばれ、また非組織者

(中村登流 1975) などと呼ばれていることが示すように、定住性を持たない社会的に組織されていない集団と考えられてきたが、カワラヒワに関する限り、従来の考え方はあてはまらないことが明白にされたと言える。

カワラヒワの社会構造の特性

今回およびこれまでの一連の調査(中村 1979, Nakamura 1979, Nakamura 1982)により、カワラヒワの番い関係は、繁殖終了とともに解消され、換羽地から戻って秋に行われる集団誇示行動を通して、毎年改めて確立されることが明らかになった。また、この集団誇示行動は、単に番い形成のための行動にとどまらず、この行動を通して確立されたグループがカワラヒワの社会的な単位となっていること、さらにこの行動を通して若鳥の移動・分散が促進され、翌年の繁殖個体数がほぼ決定されるといった繁殖個体群の再編成も行われていることが明らかにされた。そして、従来からヒワ類に共通してみられるといわれているような、繁殖期に特定地域になわばりが集合したいいわゆるルースコロニアルななわばり分布形態は、この集団誇示行動を通して確立されたグループのメンバーが、争いの順位関係に基づいて、誇示行動域を中心に順次その周辺へと分出してゆく過程を通して確立されるものであることが明らかとなった。

鳥では一般に、雄が **all-purpose territory** (Brawn 1975) を確立するか、あるいはコロニー内に狭い営巣場所用のなわばりを確立し、そのあとで雌が雄を選択することによって、番い関係が成立する。これに対し、カワラヒワを含むヒワ類 (Newton 1972) では、集団誇示行動を通して、まず番い形成を先に行い、その後でなわばりを確立する点で、特徴的であることは、前報 (Nakamura 1982) で明らかにした通りである。

またカワラヒワでは、このように番い形成後になわばりが確立されることの他に、営巣のたびになわばりを移すといった特性がある。そのため、いったん確立されたルースコロニアルななわばり分布形態は、繁殖期の進行とともに変化する。この点においてもカワラヒワのなわばりは、繁殖期を通して最初に確保したなわばりに留まり続けるいわゆる **A 型の all-purpose territory** とは、きわだっただちがいを見せている。

もっとも、この営巣のたびのなわばり移動も、同じ誇示行動域を中心とした地域内にほぼ限られており、その範囲内では定住的である。逆に言えば集団誇示行動を通し確立されたグループは、分布の上でもひきつづき維持される。さらにこの誇示行動グループとその分布域は、年を越えても永続すること、これまた結果から明白である。Newton (1972) や Greenwood (1977) は、ヒワ類は種子といった **unpredictable** な食物に適応した鳥であるから、餌の豊富な場所の変化に対応して、季節的にまた年によって繁殖場所を変えると想定している。しかし、調査域のほぼ全個体を標識して行った今回の一連の調査からみれば、少なくともカワラヒワにおいては、餌分布の変化に対応し繁殖場所を変えするという想定はあやまりであって、同じ種子食といってもアフリカあるいはオーストラリアの半乾燥地で生活するいわゆる **opportunistic nester** とは全く異なった生活様式をとっている。

営巣に伴うなわばりの移動は、それが小型のものであり、あいた場所が十分にあるためにはじめて可能な方法である。そしてこの移動は、Newton (1972) や Greenwood (1977) が想定したような、餌分布の変化と対応したものでないことも明らかである。先に述べたように、むしろ捕食者による被食による繁殖の失敗をさける機能を持っている可能性が高い。さらに、観察者が巣をのぞいたりする場合、その巣に関係する番い以外に近くなわばりを持つ番いや独身

個体までが集まって来て **mobbing** 行動をとることが時に見られることなどからみると、すでにあるなわばりの近くへ移す傾向もまた、捕食者をさけることに関係しているのかも知れない。

ところで、カワラヒワの番い関係は、いったん成立すれば繁殖期の終わりまで、相手が死なない限りほぼ維持されるきわめて強いものである。A 型なわばりを確立する種では、例えばウタスズメ *Zonotrichia melodia* では 10% 程度 (Nice 1943), チャスジアメリカムシクイ *Dendroica discolor* では 30% 足らず (Nolan 1963), ヨーロッパコマドリ *Erithacus rubecula* では 10~18% (Lack 1964), ホオジロでは約 1/3 (山岸 1978) の雌が、雄はなわばりを維持しているにもかかわらず、途中でその雄ないしなわばりを放棄し、他の雄とつがいとなっている。すなわち A 型なわばり (**allpurpose territory**) を確立する種では、なわばりが番い関係の維持に役立っているものの、雌雄関係の結びつきはかなり弱いことになる。

A 型なわばりにおいては、繁殖期を通してなわばり行動が活発に行われている。番い関係の維持のためにもたえずなわばり行動を行っていなければならないのであろう。それに対しカワラヒワでは、番い関係は極めて強固であり、その維持のためにはなわばり行動を行う必要が全くない。すなわちカワラヒワのなわばり行動は、安全な営巣場所を確保し、あるいは交尾などの繁殖行動を他固体から妨害されないで行える一定空間の確保といった程度の意味しか持っておらず、餌確保の空間としてはもとより、番い維持のためのものとしての意味も殆んどないことになる。

鳥における繁殖期のなわばりは、Nice (1941) による A~D の 4 型が最も顕著である。A 型および D 型 (コロニー繁殖する種) では、雄がなわばりを確立することによって番い関係が成立していること、すでに述べた通りである。また C 型なわばりにおいても、lek birds において典型的に見られるように、雄がアリーナ内になわばりを確立し、そこで交尾が成立するのであって、なわばりが番い形成を導き、番い形成がなわばり確立によって成立する点では、A・D と同様である。それに対しカワラヒワの場合においては、なわばりは番い形成あるいはその維持とは全く関係がない。またヒワ類のなわばりについては、かつてその存否自体が議論され (Walkinshaw 1938, Drum 1939), また最近においても巣を中心としたなわばり (Newton 1972) あるいは雌を中心としたなわばり (Marler *et al.* 1975) などとさまざまに言われているが、これは前報で報告した通り集団誇示行動によって番い形成が起るらしいことをも考えあわせれば、やはりカワラヒワ型のなわばりであると考えられる。そもそも、いわゆる B 型なわばり自体が、Nice (1941) が定義したように、ただ食物をおもに外でとる点で A 型と異なるにとどまるのではなく、雌の獲得あるいは番い関係の維持の働きを持っていないという点においては、A のみならず C と D ととも全く異なる機能を持っているのではあるまいか。

いや、こう言うてしまうのは誤りであって、例えばオオヨシキリ (Saitou 1976, 江崎 私信) は、Nice の分類に従えば明らかに B 型であるが、一般には雄がまずなわばりを作り、そのあとで雌がなわばり内に入る形式をとる。この種の場合は、一羽の雄のなわばり内で多数羽の雌が繁殖するから、それらの雌獲得のためにも囀り等の宣言がひきつづき必要であるが、いずれにせよこの場合は B 型であるにもかかわらず、カワラヒワの場合とは異ってなわばりが雌獲得に大きい働きを持ってくる。このように見てくると、摂食をなわばり内でのみ行うかという区別による B 型の定義そのものに問題があることが明白であり、例えば川那部 (1980) が Nice

の分類を捨てて、採食なわばりと繁殖（ひなのための食物獲得はここへは含めない）という 2 つの機能的カテゴリーの組み合わせで論じようとしているものの方が、いっそう正しいように思われも明る。但し彼の場合は、雌獲得と交尾そのものの区別を行っていないので、今回の結果から白のように、まだ極めて不十分なものと断ぜざるを得ない。いずれにせよ、40 年近く続いて来た Nice のなわばり分類は、もはや根本的に再検討すべき時期に来ているわけであって、そのことは今回の結果だけからでも明らかである。

今回の調査ではじめて明らかになったように、繁殖期にはまた、一部の独身雄が番いなわばりをいくつか含む広い範囲に番い形成なわばりを持つこと、また独身雄の密度がとくに高い時には一部の独身雄はさらに広い範囲に出没し、かつその範囲が互いに重ならぬ相互になわばり的なものを持っている。そしてこれら 3 つのタイプのなわばりあるいはなわばり的なものは、互いに重なって存在し、しかも明白に順位的になっている。

このようななわばりの多重構造は、他の鳥でも見られるものであろうか。独身雄の大部分を標識した調査は極めて少ないので、今回の調査と比較可能なのは A 型なわばりを持つアカエリシトド *Zonotrichia capensis* (Smith 1978) 程度にすぎない。この種においては、独身個体は雄にも雌にも存在するが、独身雄は、いくつもの番いなわばりにまたがる地域に定住し、囀りなどのなわばり行動はいっさいしない。独身雄どうしの行動圏は互にずれながら重なり、なわばり雄が死亡した場合には、そのなわばりを含んで行動圏を持つ複数の独身雄のうち最も優位のものがそのなわばりを占有し、雌と番いになる。

また独身雄が番いなわばりのすき間に入り込んで囀っている例は、コジュリソ *Emberiza yessoensis* (中村登流 1969a) やホオジロ (山岸 1978) などで認められている。但しこれらの独身雄は殆んどが標識されていないため、番いなわばり内にどの程度実際に入り込みうるのか、さらにその行動圏の大きさや独身個体どうしの関係などについては詳しいことが明らかにされていない。

このように見てくると、なわばりの多重構造は、番いなわばりが大型であり、一般にはあいた場所が十分にない A 型なわばりでは、なかなか成立し難いようにみえる。また採食を外で行い、一日中なわばりに留まっていけない B 型なわばりにおいては、独身雄の活発な囀り活動はいっそう容易になる筈であって、しかも番いなわばりが集合している状況では、いくつかのなわばりを含む番い形成なわばりを作って雌をねらう確率をさらにいっそう高めることができるわけである。その点、カワラヒワの場合はもっとも多重構造の成立しやすい条件であることは明白である。

番いなわばりが集合しており、かつ独身雄による番い形成なわばりが存在するというこの多重構造は、雌にとっても、独身となった場合にその地域をあらかじめ占有する優位の雄とただちに番いとなり得、繁殖行動の続行が可能である点で、有利と考えられる。また番い雄にとっても、独身となった場合に番いなわばりの集中域を占有することができるわけであるから、通常時における雌雄関係が強固で安定であるならば、多重構造は不利な点を持たず、却って有利にちがいない。従って、少なくともカワラヒワ様の鳥類に関する限り、ルースコロニの形成と多重なわばりとは、番い形成に関する限り、すべての個体にとって有利な条件と考えられる。

なわばりの多重構造は、コウヨウチョウ *Quelea quelea* (Ward 1965, 1971)、サンショクハモロモガラス *Agelaius tricolor* (Orlans 1961)、セグロカモメ *Larus argentatus* (Tinbergen

1953) その他ツバメ類や、サギ類などのようなコロニー繁殖をする種でも成立し得ない。これらのグループでは、A 型なわばりを持つものと同様に、コロニー内はなわばりによりほぼ完全にうめつくされ、すき間がほとんどないし、また繁殖行動はすべての番いにおいてきわめて高く同調しており、かつ繁殖は殆んどの場合年一度である。従って独身雄がいくつかの番いなわばりを含む地域を占有すること自身がむずかしくまた得たとしても、その年はこの方法でもはや繁殖が行えないからである。

すなわちなわばりの多重構造は、A 型なわばりといった all-purpose territory を確立する種でも、コロニー繁殖をする種でも不可能であって、形態的にはその中間の、いわゆる B 型なわばりを確立しルースコロニアル繁殖をするグループではじめて可能な様式といえよう。

Lack (1968) は、鳥における繁殖分散 (breeding dispersion) を単独繁殖 (solitary breeding) と集団繁殖 (colonial breeding) とに大別し、ルースコロニアルな繁殖 (loose colonial breeding) をその中間として位置づけている。そしてこのルースコロニアルな繁殖は、種子など地域的にかたまって得られるものを餌とする種にみられることを挙げ、これは群れでの採食を促進し、かつ巣の分散によって捕食をさけるための適応であると考えている。

今回の調査結果からみれば、カワラヒワは先に述べたように、通常のなわばりは雌の獲得あるいは番い関係の維持の機能を全く持たない点、さらに独身雄どうしは番い形成のためのなわばりを確立するという点において A 型と D 型との中間形態ではなく、A と D とを共通の極として、それとは対照的な社会構造を確立していることが明らかとなった。そしてこの社会構造の特性は、Lack (1968) あるいは Newton (1972) らが想定したように、直接食物と結びついたものではなく、番い形成様式と密接に関係するものなのである。

今回明らかにされたカワラヒワの社会構造の特性は、番い形成後になわばりを確立するといわれている種およびルースコロニアルななわばり分布を持つといわれているグループの鳥で、広く見られる可能性が十分予想される。

謝 辞

本研究を進めるにあたっては、森下正明名誉教授・川那部浩哉教授をはじめとする京都大学理学部動物学教室生態学研究室の方々には、終始有益な御示唆と御助言をいただいた。とくに川那部浩哉教授には本稿をまとめるにあたって草稿の段階から手を加えていただき、また大阪市大理学部生物学教室動物社会研究室の山岸 哲博士および川道武男博士には研究発表会の折に多くの御批判と御助言をいただいた。また、宮内庁書陵部桃山御陵墓監区の所員の方々には、桃山御陵への立ち入りを許可していただき、調査にあたっては多大の理解と便宜をいただいた。これらの方々に心から感謝の意を表したい。さらにまた、鳥の研究への機会を与えていただいた信州大学名誉教授羽田健三博士に対し、心からの感謝の意を表したい。

要 約

集団誇示行動を通し、秋に番いとなったカワラヒワの標識された個体群を追跡調査することにより、秋以後の分散と繁殖なわばりの確立過程および繁殖期における社会構造についての調査を行った。冬期間の移入と消失はともに小さく、翌年の繁殖個体数は、前年秋の集団誇示行動が終った時点でほぼ決っていた。秋に集団誇示行動域近くに繁殖なわばりを確立しなかった

番いは、冬から春先にかけて次々にその地域から去り、そこから離れた場所になわばりを確立した。繁殖なわばりは、先に確立されたものの近くにつくられる傾向があり、集団誇示行動地域近くに早い時期から確立したなわばりは、いくつか互いに隣接したなわばり群を形成したのに対し、離れた地域に遅く確立されたなわばりは、単独のものもみられた。すなわち、秋に集団誇示行動を通して番いになったメンバーが、翌年の繁殖期にかけて徐々に集団誇示行動地域から分散してゆく過程を通し、繁殖期のルース・コロニーと呼ばれるなわばり分布形態が確立された。秋に確立された番い関係は、番いの相手が死なない限り、翌年の繁殖期の終りまでほぼ維持された。営巣場所は繁殖のたびごとに変えられたが、雛の巣立ちに成功した場合は比較的前の巣の近くに、失敗した場合はより遠くへ移動して繁殖する傾向が認められた。しかし、営巣場所の移動は、それぞれの集団誇示行動地域に近い地域内に限られ、異なったグループの個体がそれにより混じり合うことは少なかった。繁殖期にみられた独身雄は、番い雄の死亡によって独身雌が出現する可能性の高いなわばり群を含んだ地域で活発に囀り、その地域から他の独身雄をしめ出していた。繁殖期の進行に伴ない独身雄の数が増えると、単独なわばりのある周辺の地域に囀り域を持つ独身雄もみられた。独身雄の密度が最も高い時期にはまた、独身雄が留守の時に囀り域に侵入して囀る、なわばりを持たないより劣位の独身雄もみられた。すなわち、独身雄は順位関係に基づいた雌獲得のためのなわばりを確立していることが明らかにされた。これらの結果に基づいて、カワラヒワの社会構造とその特性に関する論議を行った。

引用文献

- Brown, J. L. 1975. *The evolution of behavior*. Norton, New York.
- Conder, P. J. 1948. The breeding biology and behaviour of the Continental Goldfinch *Carduelis carduelis carduelis*. *Ibis* **90**: 493-525.
- Coutlee, E. L. 1968. Comparative breeding behaviour of Lesser and Lawrence's Goldfinches. *Condor* **70**: 228-242.
- 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**: 41-59.
- Howard, H. E. 1920. *Territory in bird life*. Collins, London.
- Kluijver, H. N. 1951. The population ecology of the great Tit, *Parus m. major*. *Ardea* **39**: 1-135.
- Marler, P. 1956. Behaviour of the Chaffinch *Fringill coelebs*. *Behaviour suppl.* **3**: 1-184.
- Marler, P. & Mundinger, P. C. 1975. Vocalizations, social organization and breeding biology of the Twite *Acanthus flavirostris*. *Ibis* **117**: 1-17.
- Mayr, E. 1935. Bernard Altum and the territory theory. *Procl Linnasan Soc. N.Y.* **45/46**: 24-38.
- 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.
- 中村浩志. 1976. カワラヒワ *Carduelis sinica minor* 個体群の繁殖地への住みつき. 生殖生態 **17**: 273-282.
- 中村浩志. 1979a. カワラヒワ *Carduelis sinica* の夏季の集合と換羽. 鳥 **28**: 1-27.
- Nakamura, H. 1979b. Habitat differences among resident and migratory populations of Oriental Greenfinch *Carduelis sinica* groups in winter season. *J. Yamashina Inst. Ornith* **11**: 189-218.
- Nakamura, H. 1982. Pair-formation and territory establishment of the Oriental Greenfinch *Carduelis sinica* in autumn. *Physiol. Ecol. Japan* **19**: 15-56.
- 中村登流. 1969a. 霧ヶ峰のコジュリン *Emberiza yessoensis*. *Emberiza* **2**: 40-43.
- 中村登流. 1969b. エナガ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.
- 中村登流. 1972. エナガ個体群の行動圏構造 2. 繁殖期の行動圏とテリトリアリズム. 山階鳥研報 **7**: 139-

159.

- Newton, I. 1972. *Finches*. Collins, London.
- Nice, M. M. 1941. The role of territory in bird life. *Amer. Mid. Nat.* **26**: 441-487.
- Orians, G. H. 1961. Social stimulation within Blackbird colonies. *Condor* **63**: 330-337.
- Saitou, T. 1978. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L. I. Basic structure of the winter flocks, *Jap. J. Ecol.* **28**: 199-214.
- Saitou, T. 1979a. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L. II. Formation of the basic flocks. *J. Yamashina Inst. Ornith.* **11**: 137-148.
- Saitou, T. 1979b. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L. III. Home range of the basic flocks and dominance relationship of the members in a basic flock. *J. Yamashina Inst. Ornith.* **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. *J. Yamashina Inst. Ornith.* **11**: 172-188.
- Schjelderup-Ebbe, T. 1922. Beitrage zur Sozialpsychologie des Haushuhuns. *Z. Pshchol.* **88**: 225-252.
- Schjelderup-Ebbe, T. 1935. Social behaviour of birds, pp. 947-943. In C. Murchison, ed., *Handbook of social psychology*. Clark Univ. Press, Worcester, Mass.
- Smith, S. H. 1978. The "underworld" in a territorial sparrow: adaptive strategy for floaters. *Ame Natu.* **112**: 571-581.
- Stokes, A. W. 1950. Breeding behaviour of the Goldfinch. *Wilson Bull.* **62**: 107-127.
- Tast, J. 1970. Group nesting and the breeding season of the Linnet *Carduelis cannabina* in Finland. *Ornis. fenn.* **47**: 74-82.
- Timbergen, N. 1953. *The Herring Gull's World*. Collins, London.
- Ward, P. 1965. Feeding ecology of the Black faced Dioch *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis* **107**: 173-214.
- Ward, P. 1971. The migration pattern of *Quelea quelea* in Africa. *Ibis* **113**: 275-297.
- Watson, A. & Jenkins, D. 1968. Experiments on population control by territorial behaviour in Red Grouse, *J. Anim. Ecol.* **37**: 595-614.
- 山岸 哲. 1976. ホオジロの秋の囀りの機能 (予報). *生殖生態* **17**: 69-77.
- 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**: 199-299.
- 山階芳麿・松山資郎・黒田長久. 1975-78. 世界の鳥の和名. I-IX. 山階鳥類研究所, 東京.