ハシボソガラス *Corvus corone* における幼鳥の独立過程

中 村 純 夫*

The Development Toward Independence of the Offspring of Carrion Crow (*Corvus corone*)

Sumio Nakamura*

Abstract. The relationship between the parents and offspring of Carrion Crows *Corvus corone* was studied in a rural area in Takatsuki-City, Osaka, between 1990 and 1992. Four separate stages were discriminated in the development of offspring independence. In the first stage, from fledging to independent feeding, the offspring were allowed to approach their parents freely and were fed on demand. In the second stage, the male parent began to refuse their approach. The distance between the parents and their offspring increased. The female parent accepted her offspring at the beginning of this stage, but later refused them. In the third stage, the parents suddenly became more aggressive toward their offspring than in the previous stage. Thereafter, the offspring gradually increased the time spending outside of the family range and territory more often. In the fourth stage, whenever the offspring approached their parents they were turned away by their parents at a short distance. By the start of the following breeding season, the offspring no longer reappeared in the territory. The male parent was more aggressive toward the offspring in the second and third stages than the female. Their aggressive attitudes, starting in the third stage, caused the final independence of their offspring.

Key words: Carrion Crow, Parent-offspring conflict, Aggression.

キーワード: ハシボソガラス, 親子の対立, 攻撃.

は じ め に

多くの晩成性の鳥類では巣立ち直後のヒナは移動能力の発達が十分でないので、親がヒナに接近し給餌がなされる。親は捕食者に対するヒナの安全に配慮した行動をとる。ヒナの成長にともない、行動力が発達してくるとヒナが親に接近し乞餌をするようになる。さらにヒナが成長し餌を自力で取りはじめると、親はヒナの接近を避けたり、接近を拒否したりするようになる。親によるヒナへの投資が終わりに近づく、投資の継続をめぐる親子が対立する期間がある。利益 B を投資を続けることにより得られる子の生存率の増加分とし、コスト C を投資を続けることによる他の子の生産の減少分とした場合に、 B/C は投資期間が長くなるにつれて減少してゆく。親としては $B/C < 1$ になったときに投資を終えようとしはじめる。けれども子供

Received 4 April 1996, Revised 15 August 1996, 2nd Revision 9 January 1997, 3rd Revision 17 February 1997, Accepted 28 February 1997.

* 〒569-11 大阪府高槻市氷室町 2-10 大阪府立阿武野高等学校.

* Abuno High School, 2-20 Himurocho, Takatsukishi, Osaka, 569-11 Japan.

は $B/C < r$ になるまで投資を求め続ける。同父母から生まれた兄弟の場合、血縁度 r が $1/2$ であるので親子の対立は $B/C < 1$ で始まり $B/C < 1/2$ で終わることが予想される (Trivers 1985)。ムナフヒタキ *Muscicapa striata* では、親は子の独立を急がせ、かつ採餌技術の発達を保障できるように、親はヒナが餌を求めずとも与える段階から、求めがあれば与える段階を経て、求められても与えない段階へと変化することが確かめられた (Davies 1976)。シジュウカラ *Parus major* の幼鳥の独立では、実験的に給餌量を調節することで独立の時期を操作できることが示された (Davies 1978)。トビ *Milvus migrans* の研究によると子の側からの親への接近と乞餌の頻度は巣立ち後の日齢にかかわらず変化しなかったが、親の側からの子への接近と給餌の頻度は日齢にともなって減少してゆくことが観察された。子の成長にともない親は子の接近を避けるようになり、独立間近になると子を攻撃する場面も観察された (Koga & Shiraishi 1994)。

カラス類はその多くが一夫一妻のつがい関係を繁殖期を通じて継続し、幼鳥の巣立ち後も長く続く親子関係を持つことが知られている (Goodwin 1986)。カラス類の親子関係に触れた研究としては、ハシボソガラス *Corvus macrorhynchos* については信州での調査 (菅沼 1975) と東京赤坂での調査 (黒田 1975) が、ハシボソガラス *Corvus corone* については信州での調査 (羽田・飯田 1966) がある。これらの研究により、繁殖生態の全体像が明らかになった。しかし幼鳥の独立過程における親子間の対立については研究対象になっていなかった。本研究はハシボソガラスの1番いとその幼鳥を対象に、年間を通じて定期的に終日観察をして幼鳥の巣立ちから独立までの親子関係の変化を明らかにしようとしたものである。

調査地域と調査方法

大阪府高槻市郡家において、1989年2月より1992年2月まで、ハシボソガラスの1番いについて3年間にわたって調査を行なった。1989年の予備調査では、巣ヒナを手取りで、雌親を無双網で捕獲して色足輪により個体識別をした。この雌親は1990年と1991年にも同じなわばりで繁殖した。雄親には足輪をつけることができなかった。しかしハシボソガラスでは、つがいの一方がいなくなった場合、残った個体がなわばりを維持し新しい相手を得て繁殖を継続するのは困難であることが知られている (Cramp & Perrins 1994)。この個体識別された雌親が3年間同一のなわばりで繁殖したことから、この雄親も3年間同一個体であった可能性が高い。

調査地は市街地に隣接した農耕地で二毛作田が多い。すぐ近くまで宅地開発が進み、家庭用貸し農園が増加している。このつがいは高槻市でのカラス類2種の繁殖調査 (中村 準備中) からすると、比較的広いなわばりを持つつがいであった。すなわち近隣の繁殖つがいとの巣間距離は同様な環境の平均値に比べ長かった。なわばり内には営巣場所として利用可能な小緑地が含まれ、採餌場所として大切な農耕地が45%と他のなわばりに比べ広かった。

巣立ち後しばらくの間、幼鳥は不活発で樹冠でじっと動かないことが多く、見失うと発見するのが大変であった。そこで1990年には育雛期にヒナ3羽を捕獲して、個体識別の色足輪と同時に発信機を装着した。発信機は背負い式で髪結いのゴム紐で取りつけ、約1カ月半で脱落するよう工夫した。全重量は8.0gで幼鳥の体重の約1.5%に相当した。一般的には体重の2~3%が重量の目安であるので、この発信機は十分に軽く作られていたと思われる。幼鳥EGの発信機は、予定どおり6月上旬に脱落した。幼鳥EPとEBでは発信機が中途半端に外れた状

態が1カ月半続いたあと8月始めに脱落した。これは2羽の行動の発達をある程度制限したようである。1991年にも育雛期にヒナを捕獲して色足輪で個体識別したが、前年と比較するために発信機は装着しなかった。

観察は月1回の終日観察を基本にして、数時間の随時観察を組み込み、変化を見逃さないようにした。終日観察はつがいを中心に追跡したが、可能な限り親から離れているときの幼鳥も記録するように努力した。随時観察では幼鳥を中心に追跡することで、親のなわばりからの外出などを記録して終日観察の不備を補った。追跡を機動的に行なうためにマウンテンバイクを使用した。

行動観察では、観察された親子の距離とその距離での経過時間を記録した。さらに親子が5 m以内に接近したときの親の反応を雌雄別に記録した。接近時の親の反応を次のように5段階に分類した。

レベル0: 攻撃も攻撃の素振りも示さない。しつこく乞餌する幼鳥を無視したり避けたりする反応も含める。レベル1: 頭部から頸部の羽毛を逆立てる。更には腹部の羽毛を逆立てることもある。牽制気味に幼鳥に向かって嘴を軽く突き出すこともある。レベル2: レベル1に加えて、胸を張り首を高くし威圧的姿勢で幼鳥に接近してゆく。両翼を少し持ち上げる動作を付加することが多い。威嚇的に嘴を突き出すこともある。レベル3: レベル2のディスプレイがさらに強調され、幼鳥にずかずか接近し、追い立ててゆく。離れたところから飛来し幼鳥の頭上すれすれに飛んで威嚇してから着地することもある。レベル4: レベル3より強硬で、少しばかり逃げだした幼鳥をさらに執拗に追撃する。ただし、なわばり侵犯個体に本気で攻撃する場合ほど過激ではない。

このような親の反応に対して子は、レベル1では数秒の間、行動を抑制するが親からは離れない。レベル2では警戒して少し離れるが、1分もせずに親に接近してゆく。レベル3では多くの場合5 m以上離れるが怯えたり萎縮したりする様子はなく、数分もすると警戒しつつ親に接近してゆく。レベル4では25 m以上離れることが多く、再び接近するのに更に時間がかかる。

各発育段階内における、ある幼鳥に対する片親の反応レベルの平均値を求め、これをその親の攻撃性指数とする。

本論文では巣立ちの日は巣ヒナが全て巣の縁から1 m以上出た日とし、1990年は5月2日、1991年は5月8日であった。

結 果

巣立ち後の幼鳥が親のなわばり内で観察された時間を親の行動時間で割った百分率の値と、巣立ち後の日数との間には特徴的な傾向が両年とも認められた (Fig. 1)。始めのうちは80%前後の高い値を維持していたが、その後一様に減少していった。200日を切った後は同腹の幼鳥間で値がずれ始め、少々乱降下しつつ減少していった。

親子が5 m以内に接近したときの親の反応レベルにもとづいて親子関係の変化を1991年について調べたところ、巣立ち後しばらくは反応レベルは0のみで攻撃的反応はなかった。40日目頃から反応レベル1~2が雄親で目立つようになり穏やかな攻撃的反応が観察されるようになった。140日目頃からは反応レベル1~2に加えて、反応レベル3~4が急増し厳しい攻撃的

Fig. 1. Percentage of observed time in the parents territory for each juvenile in relation to days after fledging. Four stages in the process of offspring independence are shown below the horizontal axis. EG, EP, EB, R and O show individuals.

反応が観察されるようになった。200日目頃からは、反応レベル0が無くなり反応レベル1以上が観察されるようになった。これと同様の推移が1990年においても観察された。接近時における親の反応が著しく変化するところで区切ることににより、親子関係の変化を4段階に分けてまとめてみる (Fig. 2, Table 1)。

第1段階 両親は共に受容的で (Table 1 参照) 幼鳥の餌乞いに対して、多くの場合これに応え給餌していた。親は給餌のための餌の確保と幼鳥の安全への配慮で多忙であった。採餌の方法と幼鳥への関わり方の違いからか、雄親は広域を機動的に動いて餌を調達してきた。雌親は幼鳥に近い位置で採餌していた。はじめのうちは幼鳥たちは木の茂みや屋上などの安全な場所に固まってじっとしていた。幼鳥の移動能力が未発達なので、親が幼鳥のところへ行って給餌していた。親は幼鳥から少し離れて休息と監視にあたる事が多く、親子の間隔は30m以上が多かった。

20日目頃からは幼鳥の移動能力が発達し、幼鳥は親の後をつきまとい餌をねだったり、餌の取り方を真似たりした。親子が30m以内で観察される時間が急増した。幼鳥の採餌能力も少しずつついてくるこの段階の終わり頃には、雄親は餌乞いに対して無視したり回避したりすることが多くなるが反応レベル1以上で応じることはなかった。幼鳥の餌と安全確保に多忙なこの段階の両親が、一緒に0~1mの至近距離で休息を取る時間は少なかった。幼鳥間では白い

Fig. 2. Percentage of time spent by each juvenile within 30 meters of its parent (open bars) and percentage of refusal by parents when the juvenile approached within five meters (open circles) in each stage of the development of offspring independence. During the 4th stage, the juvenile EP did not approach its parents within 30 meters.

Table 1. Aggressive response of parent to their juvenile offspring's approach within five meters for each stage of the development of offspring independence. Level of aggressiveness is defined as: 0—no aggression, 1—light threat, 2—threat, 3—attack, 4—heavy attack.

The index of parent's aggression is the mean value of the aggressiveness level for all approaches within five meters by each juvenile.

Stage	Juvenile (year)	Parent	Level of aggressiveness						Index of parent's aggression
			0	1	2	3	4	total	
1st	EP (1990)	male	76	0	0	0	0	76	0.00
		female	96	0	0	0	0	96	0.00
	EB (1990)	male	67	0	0	0	0	67	0.00
		female	85	0	0	0	0	85	0.00
	R (1991)	male	33	0	0	0	0	33	0.00
		female	39	0	0	0	0	39	0.00
	O (1991)	male	29	0	0	0	0	29	0.00
		female	40	0	0	0	0	40	0.00
2nd	EP (1990)	male	32	14	8	0	0	54	0.56
		female	76	3	0	0	0	79	0.04
	EB (1990)	male	42	19	11	0	0	72	0.57
		female	79	7	0	0	0	86	0.08
	R (1991)	male	46	9	2	0	0	57	0.23
		female	50	3	0	0	0	53	0.06
	O (1991)	male	59	8	5	0	0	72	0.25
		female	62	4	0	0	0	66	0.06
3rd	EP (1990)	male	6	21	16	11	3	57	1.72
		female	9	10	7	1	0	27	1.00
	EB (1990)	male	8	24	16	4	4	56	1.50
		female	11	11	5	0	2	29	1.00
	R (1991)	male	7	11	10	4	1	33	1.42
		female	13	10	4	1	0	28	0.75
	O (1991)	male	10	8	7	2	1	28	1.14
		female	19	8	2	1	0	30	0.50
4th	EP (1990)	(did not approach its parents within 30 meters.)							
	EB (1990)	male	0	1	3	0	0	4	1.75
		female	0	4	0	0	0	4	1.00
	R (1991)	male	0	0	4	0	0	4	2.00
		female	0	4	0	0	0	4	1.00
	O (1991)	male	0	2	4	0	0	6	1.67
		female	0	4	0	0	0	4	1.00

発泡スチロールの塊をめぐっておっかけっこをしたりする遊びが巣立ち後 30 日目頃から認められたが、給餌の順番をめぐって幼鳥間で争いになる場面は観察できず、順位確定的な行動はないように思えた。この時期のねぐらは営巣域の寺社林に家族ねぐらという形で取っていた。

第 1 段階は 1990 年は巣立ちから 70 日目頃まで、1991 年は巣立ちから 40 日目頃までだった。1990 年の幼鳥 EP と EB は発信機の脱落の不調でこの段階が長引いたと考えられる。しかし幼鳥 EG は早い時期に親のなわばりから消失した。6 月末から 7 月始めにかけての 12 日間に幼鳥 EP と EB はいつも観察されたが、幼鳥 EG は日によって在・不在を繰り返したあと、7 月中旬以降、二度と観察されなかった。

第 2 段階 この段階は雄親が子に対して穏やかな攻撃的反応をとるようになることで第 1 段階と区別できる。雄親は子の接近に対して無視や回避だけでなしに、牽制や威嚇といった反応レベル 1~2 の攻撃的反応を示し始めた。ところが雌親は始めのうちは第 1 段階とさして変わらず、引き続き受容的で餌乞いに対しても時として給餌していた。もっとも雌親も中期になると幼鳥の接近に対して、レベル 1 の牽制で応じる場面が観察されるようになった (Table 1)。この段階での幼鳥に対する攻撃性指数は雄の平均値が 0.40、雌の平均値が 0.06、で、雄のほうが攻撃性が強かった (U 検定 $U_{4,4}=0$, 両側 $P<0.05$)。この段階の始めにおける雄親の攻撃性の最初の高まりは、親子の間合いを広げることになった。間もなく幼鳥は適切な間合いを取るようになり、更に幼鳥がなわばり外で活動する時間が両年とも 80 日目頃より増加してゆくことで、親からの攻撃件数は減少した。

両年とも幼鳥 2 羽はこの段階では親のなわばり内にあっては一緒に行動することが多く、なわばり外への外出では、出てゆくときも戻ってくるときも一緒だった。この時期、幼鳥間で目立った止まり場をめぐって、順位確定的な遊びらしきものが観察された。ねぐらは営巣域を出て、なわばり内の送電鉄塔の上部に家族ねぐらという形で取った。雄親は昼間は幼鳥の接近に対して攻撃的に応じることが少くないが、夜間の家族ねぐらでは 1 m 前後の間合いを受け入れていた。親子の間合いが広がる反面、両親は一緒に至近距離 0~1 m で観察される時間が急増した。その多くは暑い季節なので樹冠や鉄塔の日陰部分での休息であった。

第 2 段階は 1990 年は 70 日目頃から 180 日目頃まで、1991 年は 40 日目頃から 140 日目頃までだった。

第 3 段階 この段階は両親による幼鳥への攻撃的反応の急激な高まりによって始まった (Table 1)。これまで観察されなかったより攻撃的な反応であるレベル 3 と 4 が、雄親においても雌親においても観察されるようになった。この段階での幼鳥に対する攻撃性指数は雄の平均が 1.45、雌の平均が 0.81、で雄の方が攻撃性が強かった (U 検定 $U_{4,4}=0$, 両側 $P<0.05$)。

なわばり内に侵入した他個体に対して追い出し行動をとった雄親が戻ってきたときに、電線に止まって様子を見ていたり、地上で採餌していた幼鳥にレベル 3~4 の強い攻撃を八つ当たり的にかけることがあった。このような雄親による幼鳥に対する攻撃事例が、幼鳥 EP には 3 回、幼鳥 EB には 4 回、幼鳥 R には 2 回、幼鳥 O には 1 回、観察された。第 2 段階と第 3 段階では雄親の不寛容は雌親より厳しいが、雌親が雄親から攻撃を受けている幼鳥を積極的にかばう場面はなかった。レベル 4 の攻撃といっても、繁殖期に同種の侵入個体に対して時として示す傷を追わせるほどに過激な攻撃は観察されていない。

親のなわばり内での幼鳥の観察時間は、この段階のはじめには 30~40% までに減少してい

たが更に減少してゆき (Fig. 1), 滞在中の親子の間合いは更に一段階広がった (Fig. 2)。幼鳥は親のなわばり外にねぐらを取るようになり, 家族ねぐらは消滅した。この中期になると滞在時間の減少と親子間の間合いの拡大により攻撃の反応件数は急減した。この段階のはじめには2羽の幼鳥は一緒に親のなわばりに出入りしていたが, 中期より別々に単独で立ち寄るようになった。一方, 両親が0~1 mの至近距離で観察される時間は年間で最も多くなった。

第3段階は1990年は180日目頃から250日目頃まで, 1991年は140日目頃から200日目頃までだった。

第4段階 幼鳥の接近に対して反応レベル0で応じることはなくなった (Table 1)。0~5 mの近距離への接近は例外的に, ゴミ捨て場で起こったが, 両親は決まって不寛容なレベル1~2の反応を示した。ゴミ捨て場で雄親だけが単独で採餌しているときには, 幼鳥は接近しなかった。接近時には雄親の正面は避け, 間に雌親が挟まれるような位置で採餌することが多かった。幼鳥の親のなわばりへの依存は更に減少し, 幼鳥間でも一緒に行動することはほとんどなくなった。

考 察

接近時における親の反応にもとづいて分けた親子関係の4段階を, 親子の対立についての仮説 (Trivers 1985) と照らし合わせてみる。第1段階は $B/C > 1$ の期間に相当する。両親が幼鳥に積極的に投資する段階である。親の方から接近して給餌する状態から始まって, 幼鳥が親に接近して給餌を受けるようになり, 終わりにには乞餌しても無視され, 接近すれば避けられることが多くなる。親は幼鳥の安全に注意して行動する。

第2段階は $1 > B/C > 1/2$ である期間の前半に相当する。穏やかな排除が雄親によるレベル1と2の接近拒否の反応で始まる。しかし雌親は始めのうちは子に対する投資を続ける。雄親と雌親で子への投資を減らし始める時期がずれているのは適応的と思われる。なぜなら雄親が独立を促し, 雌親が依存を受容する期間があることで急激な変化を避けることができる。雄親からの拒否にあうこの時期は餌が豊富なので, 採餌能力が未熟でもやってゆけるから独立の準備によい時期であろう。幼鳥は親のなわばり外での活動時間を徐々に増やしてゆき, 親への依存を徐々に低下させてゆく。親は, 親子関係からつがい関係に重心を移していく。

第3段階は $1 > B/C > 1/2$ の期間の後半に相当する。両親からのレベル3と4を含む厳しい排除反応の始まりは, 子への投資の打ち切りを示している。幼鳥はもはや保護の対象でなく, 危険ではないが邪魔者とみなされているようである。幼鳥の滞在時間ならびに親子が30 m以内に観察される時間が急減し, 幼鳥は生活の中心を親のなわばりの外に移す。

第4段階は $B/C < 1/2$ に相当する。翌年の繁殖開始までの, 完全な独立への調整期間である。この地方は無雪地とはいえ, 冬季は餌の存在量が少なくなる時期である。幼鳥の滞在は不規則で短い, これは親のなわばり外で調達しきれなかった餌の不足分を補う効果があるのかもしれない。良好な餌場である生ゴミ捨て場で親と出会った場合, 常にレベル1か2の反応で対応された。第3段階と比べて攻撃のレベルが低下している原因としては (1) 餌の不足している冬季, ある程度なわばり内の餌の利用を許すことで子の生存率が上がる, (2) 他の時期に比べて親のなわばり防衛の強度が落ちている (中村 準備中), (3) 子の滞在時間が短く不定期で, 親

から離れた場所を利用していることが考えられる。

親子関係の変化は1990年、1991年とも同じように4つの段階に区分できた。しかし両年で4つの段階が約1カ月半ずれていた。ずれた原因は1990年の幼鳥2羽の発信機の脱落の不調による発育の遅れと考えられる。このことは、親は幼鳥の発達に応じて次の段階への移行を調整しており、単純に巣立ち後の日齢に固定された融通のきかないものではないことを示している。

幼鳥の行動の発達をみると両年で一致しているところが2点あった。(1) 親のなわばり内で観察される時間が減少しはじめたのが80日目頃からであった。(2) 幼鳥が別々に親のなわばりを訪れるようになったのが200日目頃からであった。(1)は独立に向けての行動が開始されたときであり(2)は兄弟が別々に行動しはじめたときである。2つの節目の一致は幼鳥の独立過程を決定する要因が、親子間の対立(親の子に対する攻撃性の変化)だけではなしに、幼鳥自身や親のなわばりの外部に存在することをうかがわせる。

幼鳥が親のなわばりを去る時期は地方によって異なっている。夏の終わりから秋の始めに独立する地方としては信州(羽田・飯田1966)やドイツ南部・スウェーデン南部(Cramp & Perrins 1994)があり、冬の間に徐々に独立する地方としてはイングランド南部(Cramp & Perrins 1994)やスイス(Tompa 1975)がある。さらに半分は秋の始めに、残りは冬の間に独立するスコットランド(Picozzi 1975)のような地方もある。独立の基準が統一されていないので、単純に比較できないけれども、早い時期の独立の事例を見ると、巣立ち後4~8週間というものから9月になってからのものまで幅がある。これは本研究の第2段階に対応しており、この段階が独立への移行期であることを裏付けている。

幼鳥が第2段階以後のどこで完全に独立する(親のなわばりを利用しなくなる)かを決める要因としては、(1) 親のなわばりの餌条件と幼鳥が参加する非繁殖個体からなる群れの行動域の餌条件の違い (2) 親がなわばりをいつ放棄するか(夏の終わりか、秋の終わりか、通年維持するか)が考えられる。親の許容度は副次的要因であるように思われる。信州での記録では、ハシボソガラスの家族は8月になわばりを捨てて複合家族群を形成し、翌年春になわばりを確定してゆくという(羽田・飯田1966)。寒冷で積雪の多い地方でのことである。これに対して温暖で降雪の影響のほとんどない大阪での調査では、なわばりは一年中存在し、幼鳥の多くは4段階を経て冬の終わりに独立していった。

謝 辞

この調査を行なうためには、なわばりを持つハシボソガラスを個体識別する必要があった。信州大学の中村浩志氏には、無双網で成鳥を捕獲するための実践的心得を教えていただいた。本論文をまとめるうえで立教大学の上田恵介氏には、初期の段階より懇切なご指導をいただいた。本論文を校閲していただいた黒田長久氏、浦野栄一郎氏には多くの有益なご批判をいただいた。文献を収集する段階では大阪市立大学動物社会学教室の山岸哲氏ならびに院生諸氏、山階鳥類研究所の米田重玄氏のお世話になった。これらの方々のご好意とご配慮に、心からの謝意を表したい。

摘 要

1. 大阪府高槻市でハシボソガラスについて、1990年から1992年まで親子関係の変化を調べた。変化の過程は、4つの段階に分けることができた。

2. 第1段階：巣立ちから、幼鳥が独自に餌を取るようになるまで。親は子の接近を受容し、攻撃的反応を示さなかった。

3. 第2段階：まず雄親が幼鳥の接近に対して、牽制や威嚇で応じるようになり、親子の間に合いが広がった。雌親は始めは受容的だったが、後に雄親と同じ反応を示した。幼鳥は親のなわばりの外での活動時間を増やしてゆき独立に向った。

4. 第3段階：両親ともに幼鳥に対してにわかに攻撃的になり、幼鳥は家族ねぐらから出て、生活の中心を親のなわばりの外に移した。その後、同腹の幼鳥は別々に行動するようになった。

5. 第4段階：親のなわばりへの滞在は更に減少し不規則になり、接近時には必ず牽制や威嚇を受けた。次の繁殖開始までには、親のなわばりに寄り付かなくなった。

6. 雄親は第2段階と第3段階で雌親より攻撃性が高かった。第2段階の始めに雌親が受容的であったのは、急激な変化を避ける効果があった。第3段階で両親がそろって厳しい態度になったことが、幼鳥の独立を決定づけた。

7. 幼鳥の発達に応じて親は次の段階への移行を調節している可能性がある。また幼鳥が独立してゆく節目である、親のなわばり内での観察時間が減少し始めた時期と同腹の幼鳥が別行動を取るようになった時期が両年で一致していた。独立を決定する要因が親子間の対立だけではないことを示唆している。

8. 幼鳥が第2段階以降のどこで独立するかを決める要因としては、親のなわばりの餌条件や親がなわばりを保持する期間などが考えられる。

引用文献

- Cramp, S. & Perrins, C. M. (eds.) 1994. *The Birds of the Western Palearctic Vol. VIII*. Oxford, Oxford Univ. Press.
- Davies, N. B. 1976. Parental care and the transition to independent feeding in the young spotted flycatcher (*Muscicapa striata*). *Behaviour* 59: 280-295.
- Davies, N. B. 1978. Parental meanness and offspring independence: an experiment with hand-reared great tits, *Parus major*. *Ibis* 120: 509-514.
- Goodwin, D. 1986. *Crows of the World*. 2nd ed. London, British Museum.
- 羽田健三・飯田洋一 1966. ハシボソガラスの生活史に関する研究 I 繁殖期 (第1報). *日生態会誌* 16: 97-105.
- Koga, K. & Shiraishi, S. 1994. Parent-offspring relations during the post-fledging dependency period in the Black Kite (*Mirvus migrans*) in Japan. *J. Raptor Res.* 28: 171-177.
- 黒田長久 1975. 都会ハシボソガラスのなわばり繁殖観察 (続く). *山階鳥研報* 7: 569-602.
- Picozzi, N. 1975. A study of the Carrion/Hooded Crow in north-east Scotland. *Br. Bird.* 68: 409-419.
- 菅沼 繁 1975. ときに家畜を襲うハシボソガラス. 羽田建三監修 野鳥の生活: 104-107. 東京, 築地書館.
- Tomba, F. S. 1975. A preliminary investigation of the Carrion Crow *Corvus corone* problem in Switzerland. *Orn. Beob.* 72: 181-198.
- Trivers, R. L. 1985. *Social Evolution*. New York, Benjamin/Cumming. (邦訳『生物の社会進化』(中嶋康裕他訳), 1991年, 東京, 産業図書.).