

広島県の積雪地域におけるエナガの社会構造 I

上野 吉雄¹⁾・保井 浩²⁾

¹⁾ 広島県立広島北養護学校・²⁾ 日本ユニシス株式会社

Social Organization of Long-tailed Tits (*Aegithalos caudatus*) in a Snowy Area of Hiroshima Prefecture I

Yoshio UENO¹⁾ and Hiroshi YASUI²⁾

¹⁾ Hiroshima-Kita School for the Mentally Retarded Faculty of Education, Hiroshima 731-0212 and

²⁾ Nippon Unisys Co. Ltd, 2-7-10 Otemachi, Naka-ku, Hiroshima 730-0051

Abstract: The social organization of *Aegithalos caudatus* was investigated in a snowy area where the annual mean temperature is ca. 10, and mean snow cover is 1 m deep, in the northern part of Hiroshima Prefecture. In total 52 individuals, including 15 nestlings, were banded during the March to June period in 1997. Six of the pairs which were banded had found their partners in the member of winter-flock, and all of their nests were built within their home-range of winter-flock. Five nests in which the young reached the nestling stage had helpers; one helper in each of 4 nests, and 4 helpers in one nest. All of the helpers belonged to the same flock as their host pairs. At the nest which had 4 helpers, feeding was done more frequently by helpers than by the pair. This suggests that the individuals which had failed in reproduction could become helpers, changing from a life style of pairing to one of flocking. This would have the effect of increasing the survival rate of the helpers, improving the probability of reproduction in the following year.

© 1998 Geihoku-cho Board of Education. All rights reserved.

はじめに

エナガ *Aegithalos caudatus* はユーラシア大陸に広く分布しており (中村 1991), 森林, 林縁部, 市街地などの様々な環境に生息している。そして, その生息環境により様々な社会構造が報告されている。森林地域の個体群は定着性が高く, 冬の群れメンバーは血縁的であるという (Glen & Perrins, 1988 ; 中村 1991)。また, 林縁部の個体群は定着性が低く, 夏期に個体群の入れ替わりがあるという (中村 1988)。市街地においては夏から秋にかけての餌などの資源条件が良くないので, 個体群が一年を通じて安定維持されることはないという (Ezaki et al., 1991)。個体群の定着性については生息環境により差があるが, いずれの環境においても冬の群れメンバーは安

定している。森林地域に生息する定着性の高い個体群では、冬期群は基本的に家族由来で、繁殖期直前に主に雌が分散するという (Glen & Perrins, 1988)。

エナガでは定期的にヘルパーが現われることが知られており、いずれも繁殖に失敗した隣接つがいの個体がヘルパーになることが報告されている (Lack & Lack, 1958 ; Nakamura, 1972 ; Gaston, 1973 ; Greig-Smith, 1984 ; 山岸 1986 ; Brown, 1987)。森林地域に生息する定着性の高い個体群ではヘルパーは兄弟の巣を手伝い、ヘルパーになる要因として血縁淘汰が考えられている (Glen & Perrins, 1988)。また、Ezaki et al. (1991) は、手伝い行動は成鳥が他のグループに加わる機会を与えている可能性を指摘している。

エナガはユーラシア大陸の中央で進化したと考えられており (中村 1991)、厳しい冬を乗り切るために群れ生活が進化したと考えられる。そこで筆者らは、積雪地域におけるエナガの社会構造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、広島県北部の積雪地域におけるエナガの社会構造について報告する。

調 査 地

調査は1997年3月から1997年6月にかけて、広島県山県郡芸北町の八幡地区 (北緯34°41′, 東経132°10′, 標高800m) で行った。この地区は西中国山地の臥竜山 (1,223m) の山麓部にあたり、森林の周辺は農耕地となっている (図1, 図版1-A)。植生は高木および亜高木層としてアカマツ *Pinus densiflora*・コナラ *Quercus serrata*・リョウブ *Clethra barbinervis* などが見られ、林床部にはチュウゴクザサ *Sasa veitchii* var. *hirsuta* が優占し、低木層としてイヌツゲ *Ilex crenata*, ダイセンミツバツツジ *Rhododendron lagopus*, エゾユズリハ *Daphniphyllum macropodum* var. *humile* などが見られる (図版1-B)。調査地の年平均気温は10℃前後で、年間降水量は2,400~2,600mmと冷涼多湿な気候である。積雪量は例年約1mに達する (図版1-C)。

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、標識は色足環によった。標識を装着した個体は52個体 (うち、巣内雛15個体) であった。標識個体には通し番号をつけ、B57Uの様に表した。最初のアルファベットはその個体が属していた群れを、次の数字は個体番号を、最後に雌雄を記し、雌雄不明の場合はUで示した。標識の確認や行動の観察は主として双眼鏡 (×8) によって行った。

2. 性別の判定

雌雄の判定は繁殖期以外は難しく、日中抱卵している個体を雌と判断した。

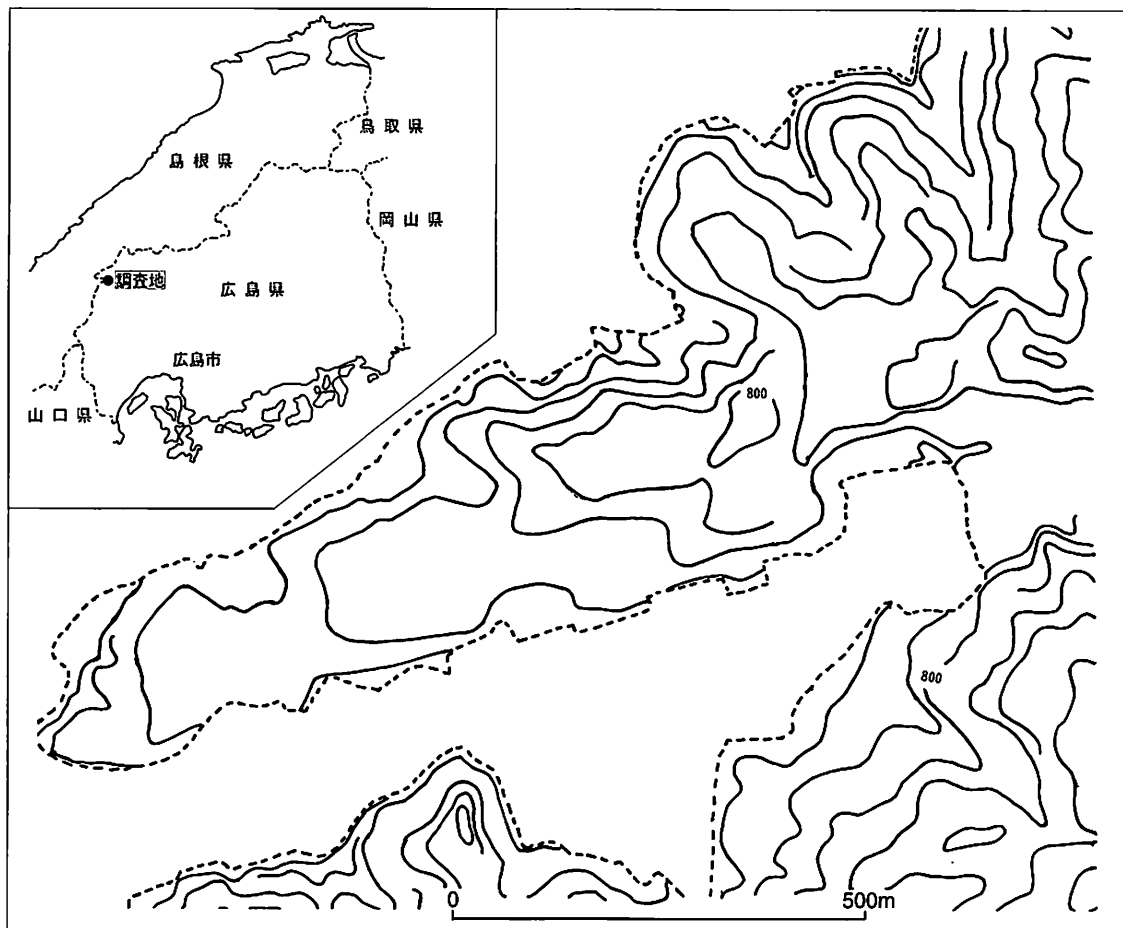


図1 調査地，白ぬきは農耕地

結 果

1. 冬期群の行動圏

1997年3月の冬期群の捕獲地点と行動圏を図2に示した。その最大羽数はY群が7羽，G群が10羽，B群が11羽である。Y群は7羽のうち4羽を3月9日に，1羽を3月24日に捕獲し標識した。G群は10羽のうち8羽を3月17日に捕獲し標識した。B群は11羽のうち10羽を3月30日に捕獲し標識した。

2. つがい形成と営巣

1997年の冬期群の行動圏と巣の位置を図3に示した。調査地内で営巣したつがいのうち個体識別できた6つがいはすべて，冬のメンバー同士でつがいを形成した。巣はそれぞれの冬の群れ行動圏の中に造られた。

3. 繁殖の経過

1997年の繁殖経過を図4に示した。第2巣は未標識個体同士のつがいで，3月27日に巣造りを

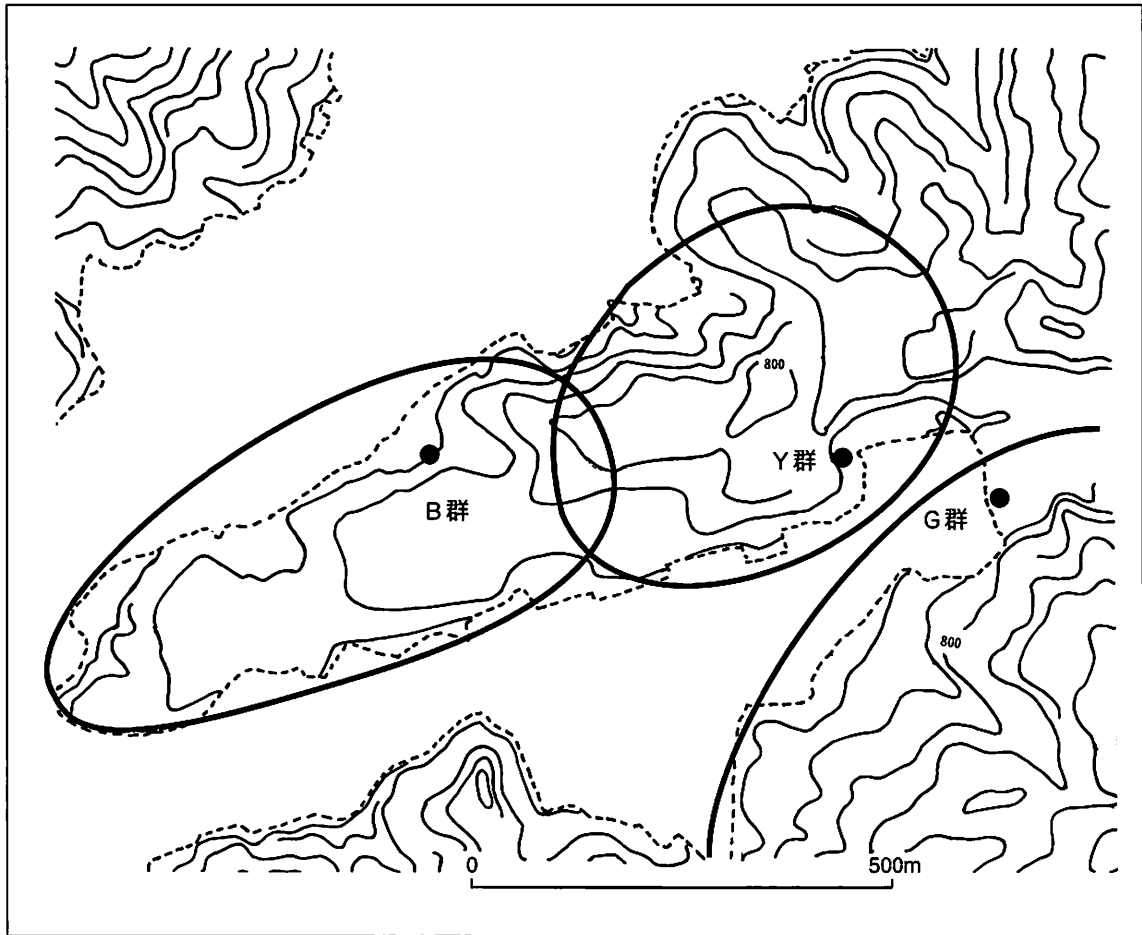


図2 冬期群の行動圏と捕獲地点、黒丸は捕獲地点

確認した。その後、巣が壊されて4月26日に約70m離れた場所で第12巣を再営巣していた。第12巣では5月24日には雛が孵化しており、未標識のヘルパー1羽が加わり3羽で育雛していた。その後、数日して雛が捕食された。

第3巣はY31♂とY29♀のつがいで、3月28日に巣造りを確認し、5月11日には足環不明のヘルパー1羽が加わり3羽で育雛していた。この巣はその後、破壊されず雛は巣立ったようである。

第8巣はG33♂とG34♀のつがいで、4月1日に巣造りを確認した。この巣はスギの高い位置に造られていたので、その位置を確認できなかった。その後、エナガの姿が見えなくなったので巣が壊されたようである。

第6巣はG37♂とG36♀のつがいで、3月30日に巣造りを確認した。その後、5月12日には巣が破壊されており、破壊された巣から巣材の羽毛を運び、約200m離れた場所で第13巣を再営巣していた。第13巣では6月4日には雛が孵化しており、第8巣で繁殖に失敗したG33♂がヘルパーとして加わり3羽で育雛していた。その後、6月6日には巣が破壊され雛が死亡していた。

第7巣はB58♂とB55♀のつがいで、3月31日に巣造りを確認した。5月11日には雛が孵化したようで2羽で育雛していた。5月17日には未標識のヘルパー1羽が加わり3羽で育雛しており、

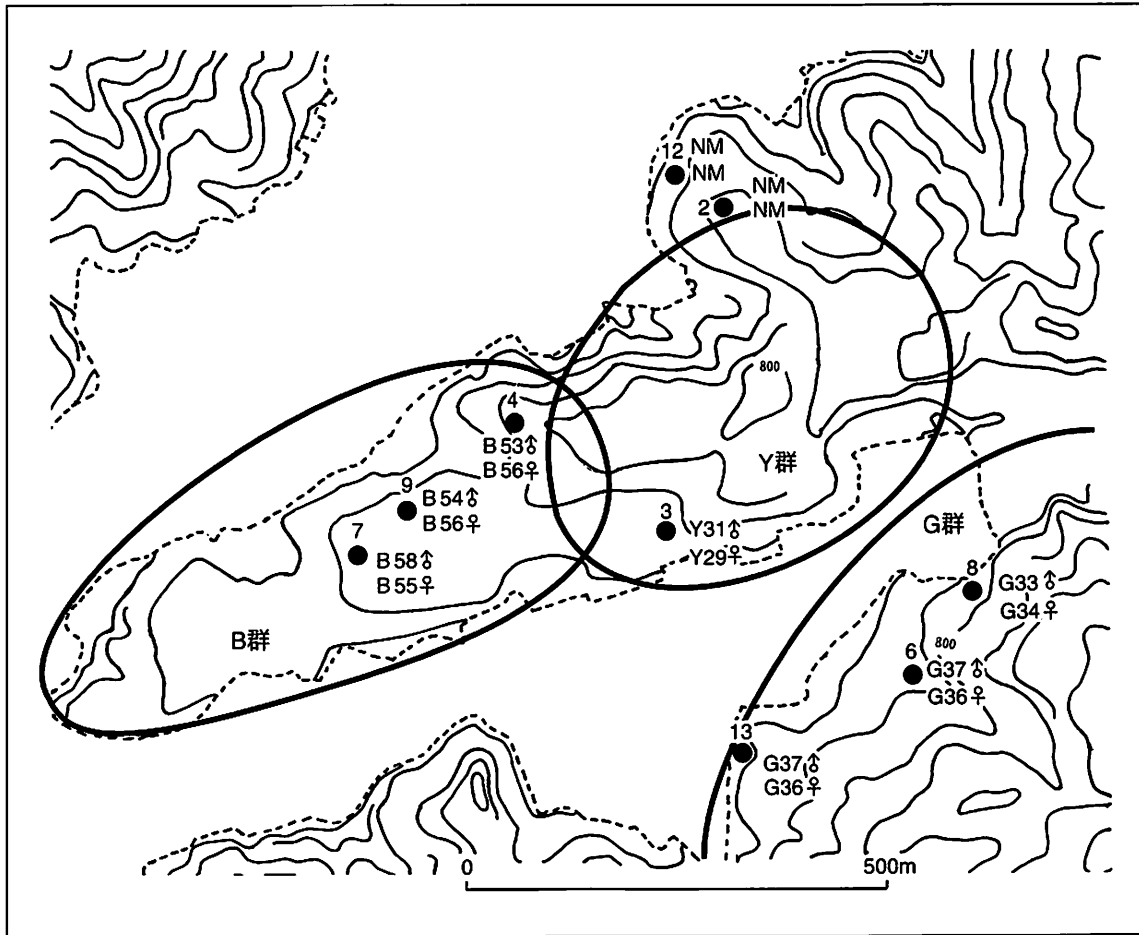


図3 冬期群の行動圏と巣の位置，数字は巣の番号

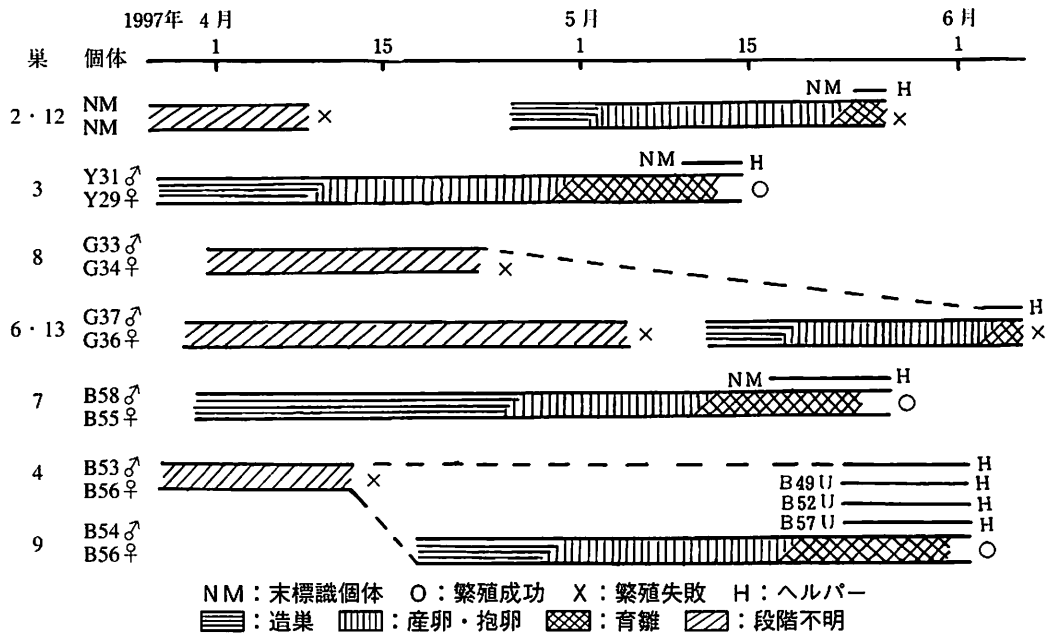


図4 繁殖経過，数字は巣の番号

5月24日には巣立ちを確認した。

第4巣はB53♂とB56♀のつがいで、3月28日に巣造りを確認した。その後、4月19日には巣が破壊されており、破壊された巣から巣材の羽毛を運び、約150m離れた場所で第9巣を再営巣していた。ところが、オスがB53♂からB54♂に入れ代わっていた。5月23日には雛が孵化しB56♀の前夫だったB53♂、B49U、B52U、B57Uの4羽がヘルパーとして加わり6羽で育雛していた。その後、6月1日には雛が巣立っており、第7巣の家族と合流して合同群を作っていた。

育雛に到った5巣のうちすべてにヘルパーが見られた、うち第12巣、第3巣、第13巣、第7巣では1羽のヘルパーが現れ、第9巣では4羽のヘルパーが現れた。これらのヘルパーのうち前歴がわかっているのは、第8巣で繁殖に失敗したG33♂が第13巣のヘルパーになった例と、第4巣で繁殖に失敗したB56♂が第9巣のヘルパーになった例である。このうちB56♂は手伝った巣のつがいメスであるB56♀の前夫であった。

4. 第9巣における育雛行動

第9巣に育雛に訪れたつがいと4羽のヘルパーの、5月23日7:00~10:00の3時間における個体ごとの給餌回数を図5に示した。給餌回数が1番多かったのはヘルパーであるB57Uの14回

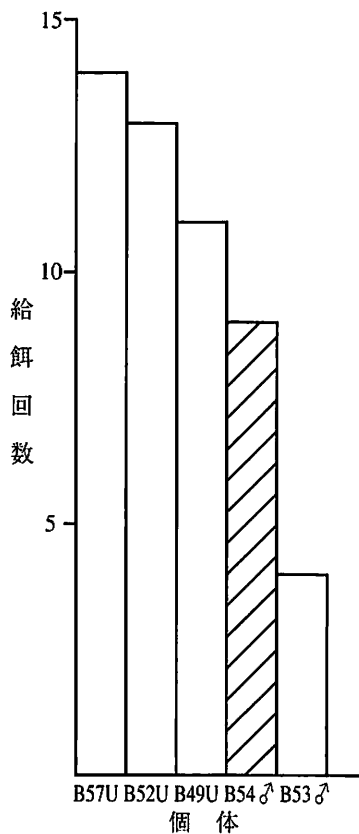


図5 第9巣のつがいおよびヘルパーの給餌回数、5月23日、7:00~10:00、斜線はつがい、白ぬきはヘルパー

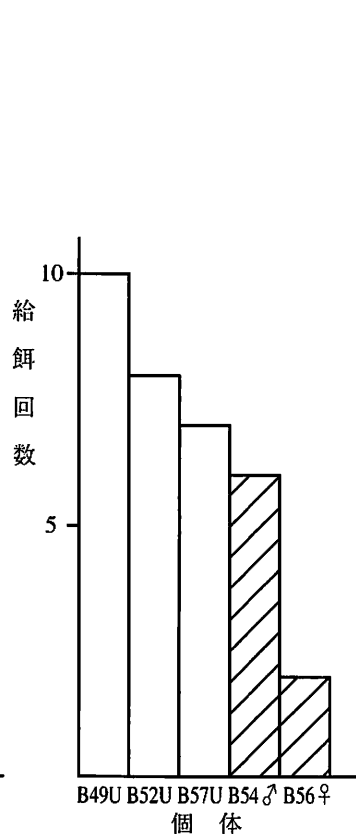


図6 第9巣のつがいおよびヘルパーの給餌回数、5月24日、7:45~10:10、斜線はつがい、白ぬきはヘルパー

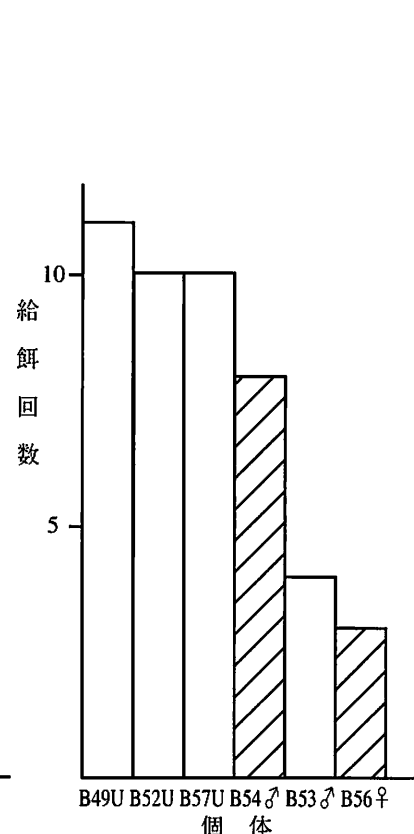


図7 第9巣のつがいおよびヘルパーの給餌回数、5月26日、12:45~15:00、斜線はつがい、白ぬきはヘルパー

であり、以下ヘルパーのB52Uの13回、B49Uの11回の順で、つがいオスであるB54♂は9回で4番めであった。同じヘルパーでもB53♂は4回と少なかった。つがいメスのB56♀は給餌に現れなかった。

5月24日7:45~10:10の2時間25分における個体ごとの給餌回数を図6に示した。給餌回数が1番多かったのはヘルパーのB49Uであり、以下ヘルパーのB52U、B57Uの順で、次につがいオスのB54♂、つがいメスのB56♀は2回と少なかった。ヘルパーのB53♂は給餌に現れなかった。

5月26日12:45~15:00の2時間15分における個体ごとの給餌回数を図7に示した。給餌回数の1番多かったのはヘルパーのB49Uであり、以下ヘルパーのB52U、B57Uの順で、次につがいオスのB54♂、ヘルパーのB53♂、つがいメスのB56♀の順であった。

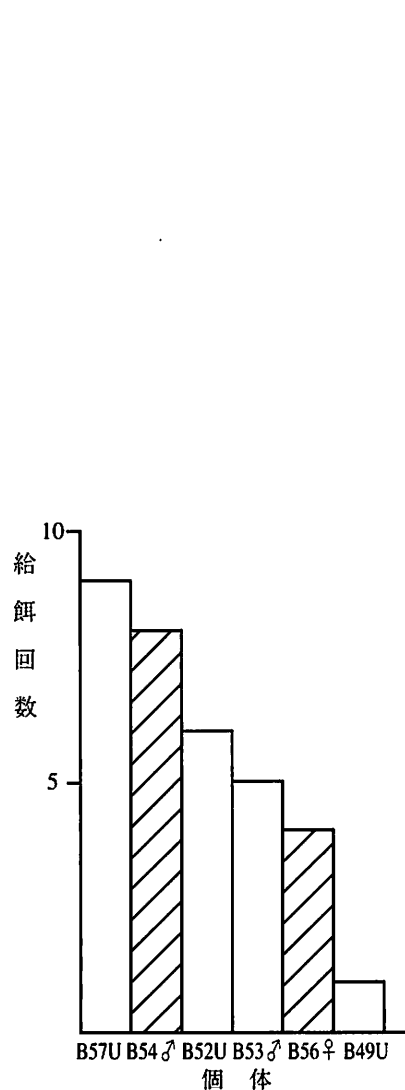


図8 第9巣のつがいおよびヘルパーの給餌回数, 5月31日, 13:00~15:35, 斜線はつがい, 白ぬきはヘルパー

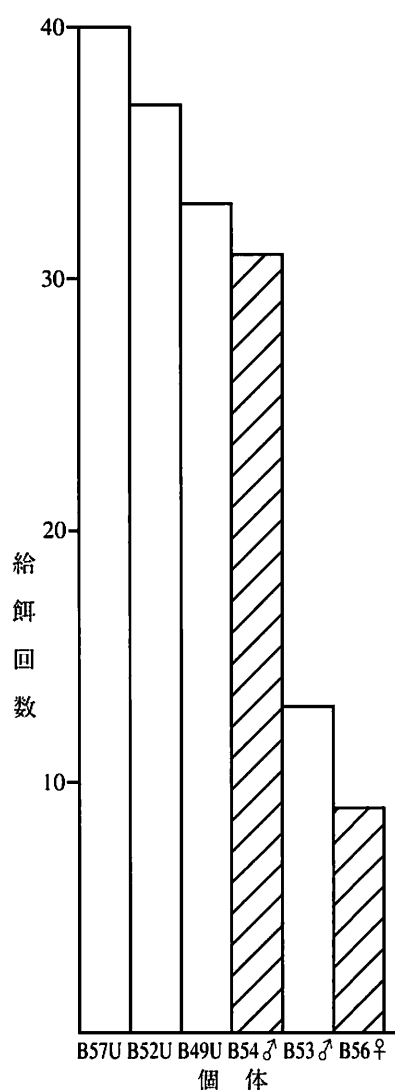


図9 第9巣のつがいおよびヘルパーの給餌回数, 斜線はつがい, 白ぬきはヘルパー

5月31日13:00~15:35の2時間35分における個体ごとの給餌回数を図8に示した。給餌回数の1番多かったのはヘルパーのB57Uで、次につがいオスのB54♂、ヘルパーのB52U、B53♂、つがいメスのB56♀の順で、ヘルパーのB49Uは1回しか給餌しなかった。

図5, 6, 7, 8の給餌回数を合計したものを図9に示した。給餌回数の1番多かったのはヘルパーのB57Uの40回で、以下ヘルパーのB52Uの37回、B49Uの33回、つがいオスのB54♂の31回、ヘルパーのB53♂の13回、つがいメスのB56♀の9回の順であった。給餌回数はヘルパーが多く、つがいオスがそれにつき、つがいメスは少なかった。ヘルパーのなかでもB53♂は給餌回数が少なかった。

考 察

広島県の積雪地域におけるエナガの繁殖開始は3月下旬頃からであり、広島県沿岸部におけるその2月下旬(上野 1996)よりも約1ヵ月遅い。このことは、本種における繁殖開始が日照時間のみではなく、温度にも影響されていることを示している。積雪地域での造巣場所はコナラやクヌギ *Quercus acutissima*, アカマツなどの地上7mから20mくらいの又や枝であった(図版1-D, E, F)。沿岸部ではコバノミツバツツジ *Rhododendron reticulatum* やヒサカキ *Eurya japonica* などの地上1.5~3mくらいの低い場所に造られることが多い(上野 1996)のと対照的である。これは、積雪地域では3月上旬くらいまで雪が残ることや、ヒサカキなどの常緑の低木が生育しにくいためであると考えられる。

積雪地域における冬期群の群れサイズは7~11羽で、沿岸部の平均10羽(上野 1996)と変わらなかった。つがい形成では、個体識別できた6つがいはすべて冬のメンバー同士の群れ内つがい形成であったが、沿岸部においては、異なる群れメンバーの間でつがいが形成される群れ間つがい形成が57%に達する。これは、沿岸部のような森林、宅地、農耕地などが複雑に入りこんだ林縁部では繁殖期直前に侵入してくる群れがあり、それらの群れメンバーとの間で群れ間つがい形成が見られるが、積雪地域では繁殖期直前に侵入してくる群れがなく、冬のメンバーのなかでつがいが形成されるものと思われる。したがって、巣も冬の群れ行動圏内に造られる(図3)。

育雛まで進行した5巣すべてにヘルパーが現れた(図4)。沿岸部におけるヘルパーの出現率は47%であり(上野 1996)、沿岸部よりも出現率が高かった。また、第9巣では4羽ものヘルパーが現れたが、沿岸部においては1羽の場合が多く、稀に2羽や3羽の例があった。このことは積雪地域のエナガの群れメンバーのきずなの強さを反映しているとも考えられる。

ヘルパーの前歴がわかった例は、第8巣で繁殖に失敗したG33♂が第13巣のヘルパーになった例と、第4巣で繁殖に失敗したB53♂が第9巣のヘルパーになった例である(図4)。B53♂は手伝った巣のつがいメスB56♀の前夫でもある。沿岸部におけるヘルパーの前歴は、ほとんどが繁殖に失敗した隣接つがいのオスであった。第9巣の残りのヘルパーであるB49U、B52U、B57Uについては前歴がわからなかったが、おそらく繁殖に失敗した個体であろう。これらのヘルパーはいずれもつがいと同じ冬の群れメンバーであった。沿岸部のヘルパーでは、群れ間つがい形成が多いこともあり、かならずしも同一群れメンバーを手伝うわけではなかった。

Ezaki et al. (1991) は、手伝い行動は成鳥が他のグループに加わる機会を与えている可能性

があると指摘している。また、エナガの定着性の高いイギリスのワイトムの森ではヘルパーは兄弟の巣を手伝い、血縁淘汰で説明している。もう一つの理由として、雛のいない個体がヘルパーになることにより、冬のテリトリーを獲得し、つぎの繁殖の機会を得ることを示唆している (Glen & Perrins, 1988)。本調査においては、ヘルパーとつがいの血縁関係は明らかでないが、つがいとヘルパーとは同一群れメンバーであった。

エナガは群れ生活を基本としており、ジュウカラなどのカラ類が群れを形成する意義として、翌年のつがい相手の獲得や繁殖成功の向上、捕食の危険の回避や採食効率の改善による生存率の上昇などの説明がなされている (Hogstad, 1988; Ekmcan, 1989)。これらのことはエナガにもあてはまるであろう。

群れが解体してつがいで生活するのは、本調査地においては繁殖期の3月下旬から5月下旬にかけてのわずか2ヵ月くらいである。3月下旬の巣造り期においてもつがいで活動するのは日中だけで、夕方からは群れにもどりねぐらを共にしている。つがいが完全に群れから独立するのは巣が完成し、交尾が始まるころである。この時期にはオスによるメスの配偶者防衛が見られるようになり、他の個体を寄せ付けなくなる。さらに、産卵期、抱卵期とつがいで過ごす。雛が孵化して育雛期に入ると、ヘルパーが現れ育雛に参加するようになる。

本調査においても、育雛期まで進んだ5巣のうち4巣でそれぞれ1羽のヘルパーが、1巣で4羽のヘルパーが観察され100%のヘルパー出現率であった。これらのことから育雛期に現れるヘルパーはつがい生活から群れ生活への移行過程ととらえられ、群れ生活に加わることにより生存率を高めていると考えられる。

なぜエナガでは他の鳥類のように繁殖失敗後も長期にわたり再営巣を繰り返さず、早い時期に自らの繁殖活動を放棄してヘルパーになるのであろうか。何度も繁殖活動を繰り返すことは、エナガのような小型の鳥類にとっては負担が大きく、生存率が低下するであろう。そこで、ヘルパーになることによって群れ生活にもどり、生存率を上昇させて翌年の繁殖にかけるのではないかと考えられる。

4羽のヘルパーが現れた第9巣においては、つがいよりもヘルパーの給餌回数が多い傾向が見られた (図9)。とくにつがいメスの給餌回数が少なかった。これは産卵、抱卵、抱雛などはすべてつがいメスが負担しており、複数のヘルパーの存在はつがいメスの育雛の負担を軽減している可能性がある。中村 (1991) はエナガのヘルパーは群れメンバー同士の関係と、繁殖に失敗した個体の繁殖衝動の解消とが結合したものであると説明しているが、第9巣で見られた、ヘルパーのつがいよりも積極的な給餌は繁殖衝動の解消を思わせるものであった。

本研究を行うにあたり、常日頃から多くの指導と助言を頂いている上越教育大学名誉教授の中村登流博士と京都大学大学院の山岸 哲教授に厚くお礼申し上げます。

摘 要

- 1 広島県北部の年平均気温10℃前後、積雪量約1 mに達する積雪地域において、1997年3月から6月にかけて、52個体（うち、巣内雛15個体）のエナガに標識して社会構造について調査した。
- 2 巣造りは3月下旬頃から開始された。個体識別できた6つがいはすべて、冬の群れメンバー同士でつがいを形成し、巣は冬の群れ行動圏内に造られた。
- 3 育雛期まで進んだ5巣すべてにヘルパーが現れ、うち4巣では各1羽が、1巣では4羽のヘルパーが見られ、ヘルパーはいずれもつがいとは同一の群れメンバーであった。
- 4 ヘルパーが4羽ついた巣では、ヘルパーの方がつがいよりも給餌回数が多かった。
- 5 繁殖に失敗した個体はヘルパーになることによって、つがい生活から群れ生活に移行し、群れ生活をするにより生存率を高め、翌年の繁殖にかけると考えられる。

参 考 文 献

- Brown, J.L. 1987 Helping and communal breeding in birds. Princeton Univ. Press
- Ekman, J. 1989 Ecology of non-breeding social system of Parus. Wilson Bull. 101(2) : 263-288
- Ezaki, Y., Miyazawa, N. and Sakikawa, A. 1991 Disintegration and reorganization of the flock of long-tailed tits *Aegithalos caudatus* in an urban district in Kyoto, Japan. Jpn. J. Ornithol. 40 : 1-13
- Gaston, A.J. 1973 The ecology and behaviour of the long-tailed tit. Ibis 115 : 330-351
- Glen, N.W. and Perrins, C.M. 1988 Co-operative breeding by long-tailed tits. Brit. Birds 81 : 630-641
- Greig-Smith, P.W. 1984 The significance of a hovering display at nests of the long-tailed tit *Aegithalos caudatus*. Behaviour 78 : 59-72
- Hogstad, O. 1988 Rank-related resource access in winter flocks of Willow tit *Parus montanus*. Ornis Scand. 19 : 169-174
- Lack, D. and Lack, E. 1958 The nesting of the long-tailed tit. Bird Study 5 : 1-19
- 中村こすも 1988 卯辰山におけるエナガの社会構造と共同繁殖について 金沢大学理学研究科修士論文
- 中村登流 1972 エナガの個体群の行動圏構造Ⅱ. 繁殖期の行動圏とテリトリアリズム 山階鳥研報 6 : 424-488
- 1991 エナガの群れ社会 269pp. 信濃毎日新聞社
- 上野吉雄 1996 エナガの群れ生活とヘルパー バーダー 3 : 28-31
- 山岸 哲 1986 鳥類の共同繁殖システムの起源 鳥類の繁殖戦略(下)(山岸 哲編) : 88-126 東海大学出版会

1997年9月13日受付; 1997年11月27日受理

図 版 1

A : 調査地	1997年 6 月
B : 調査地の植生	1996年 8 月
C : 積雪した調査地	1996年 3 月
D : 巣	1997年 5 月
E : 造巣	1997年 4 月
F : 育雛	1997年 5 月

图版 1

