

広島県の積雪地域におけるエナガの社会構造 II

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 II

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* in the snowy area of Northern Hiroshima was studied during the period from March 1997 to May 1998, by banding 111 birds including 25 nestlings. Pairs which had already bred in the area in the previous year started nest-building rapidly, while those which failed in the nest-building competition moved out to other areas. Females which bred in the home-range of the winter-flock, included some which had immigrated in the autumn of the previous year. An instance in which a one-year-old single male became a helper at his parents' nest was observed, indicating the possibility of kin selection in recruitment of helpers in *Aegithalos caudatus*. It is suggested that males of *Aegithalos caudatus* which fail in breeding, and also single males, would become helpers and stay in the same flock, strengthening the links to the locality and raising the birds' rank to the extent that they could achieve pairing and nest-building in the following year within the home range of the same flock.

© 1999 Geihoku-cho Board of Education. All rights reserved.

はじめに

エナガ *Aegithalos caudatus* は冬期には3~20羽の群れで行動し、群れなわばりを維持している(中村 1969)。また、育雛期には給餌を手伝うヘルパーが規則的に出現する(中村 1972)。このような社会構造をもつ鳥類は、国内ではほかにオナガ *Cyanopica cyana* が知られている。オナガは9~45羽、平均23羽の群れで生活し、周年群れなわばりを持っている(細野 1989)。オナガのヘルパーの出現要因については原田・山岸(1992)が詳しく分析している。それによると、オナガのヘルパーをA型とB型に区別している。A型ヘルパーは出生群にとどまり、つがいになれなかった1歳の雄の独身個体が両親や兄弟についてヘルパーになるもので、ヘルパーになる要因

を血縁淘汰で説明している。B型ヘルパーは年齢に関係なく、つがいの雄が、繁殖の成功・失敗にかかわらず自分の繁殖を終えたのち、自群にまだ育雛をしているつがいがあると手伝うものである。これも、群れ内の雄同士の血縁が高い可能性があることから、弱いながら血縁淘汰が働いているかもしれないとしている。一方で、オナガのオスは独身になってもそのまま群れにとどまることで、ヘルパーになるのであり、このことは、オナガはなぜ群れになるのかという基本的問題を問う事でもあるという。

Glen & Perrins (1988) は、エナガでもヘルパーの出現要因として血縁淘汰が重要である事を指摘しているが、もう一つの要因として、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。

筆者らは先に、広島県の積雪地域におけるエナガの社会構造について報告した(上野・保井1998)。その中で、積雪地域のエナガでは、繁殖に失敗した個体が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示唆した。今回の調査でもこの考えを指示する結果を得たので報告する。

なお、本稿の一部は1998年度日本鳥学会大会(福岡)においてポスター発表された。

調 査 地

調査は1997年3月から1998年5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850m)で行った。気象条件や植物相については上野・保井(1998)に述べたので、ここには省略する。調査地内にはツキノワグマ *Selenarctos thibetanus* やヤマネ *Glirulus japonicus* などが生息し、鳥類ではミヤマホオジロ *Emberiza elegans* が毎年繁殖している。冬期には1 m前後の積雪があり、県内でも有数の積雪地域である(図版1-A)。

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111個体(うち、巢内雛25個体)であった。標識個体には通し番号をつけ、B49♂のように表した。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倍)によって行った。

2. 年齢および性別の判定

その年生まれの幼鳥は11月頃まで脛が橙色であり、脛が黄色である成鳥と区別した。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した(Lack & Lack, 1958; 中村1962)。

3. 行動圏の設定方法

冬期群の行動圏は、10月から翌年の3月にかけて群れを捕獲・観察した位置を地図上にプロットし、その最外郭を直線で結んだ範囲とした。

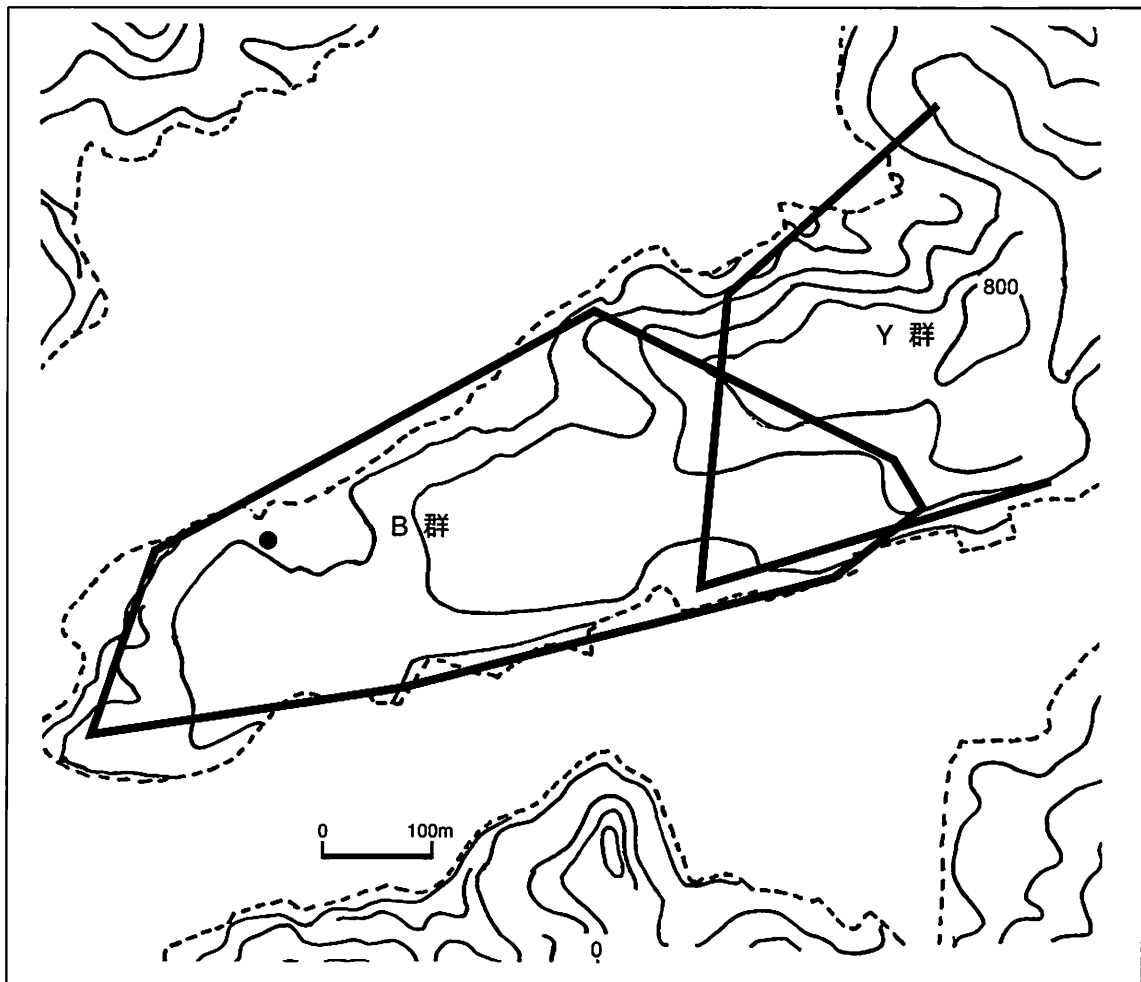


図1 B群の冬期行動圏とねぐら，黒丸はねぐらの位置，白ぬきは農耕地

結 果

1. B群の群れ行動圏とねぐら

1997年10月から，B群を中心に観察した．1997年10月から1998年3月にかけてのB群の群れ行動圏とねぐらの位置を図1に示した．行動圏は約0.2km²であり，その最大羽数は19羽であった．B群の行動圏の北，西，南側はそれぞれ，農耕地や宅地で近隣の山林と分断されており，調査期間を通して農耕地を越えて近隣の山林に移動することはなかった．また，行動圏の東側は1997年10月25日に新たに捕獲標識した15羽からなる侵入群のY群が行動圏としていた．

ねぐらは，1998年2月7日に確認した．林縁部のカラマツ *Larix leptolepis* の地上約10mの高所の枝にあった（図版1-B，C）．

2. B群のメンバーの消長

B群のメンバーのうち，調査地内に一ヵ月以上留まっていた個体の，1998年3月から1998年5

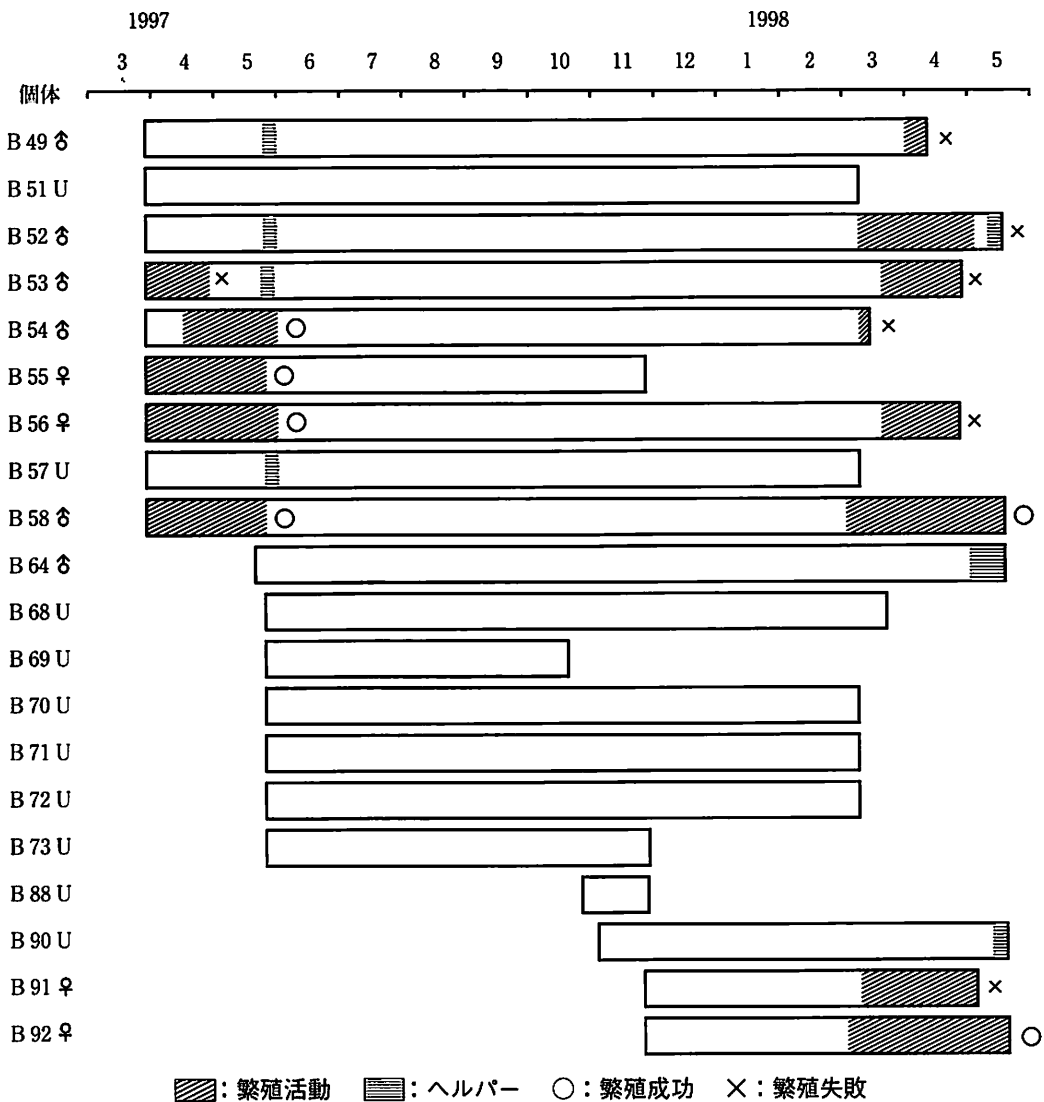


図2 B群のメンバーの消長（一ヵ月以上観察された個体）

月にかけての消長について図2に示した。

繁殖期に入った1998年3月8日には、B49♂、B51U、B52♂、B53♂、B56♀、B57U、B58♂、B64♂、B68U、B70U、B71U、B72U、B91♀、B92♀の14羽を捕獲して色足環を確認した。このうち、B51U、B57U、B70U、B71U、B72Uの5羽はこの日を最後に群れ行動圏内から消失した。B51Uは、前年には調査地内での繁殖活動が確認されていない個体である。B57Uは、前年、調査地内でヘルパーになった個体である。

図2の中で、B68UからB73Uまでの6羽は98年の第9巣で出生した8羽の雛のうち、調査地内に残っていたものである。したがって、3月8日を最後に消失したもののうち、B70U、B71U、B72Uの3個体は前年生まれの子である。同じ兄弟のB68Uも3月22日を最後に群れ行動圏内から消失した。また、1998年の第7巣で出生した7羽の雛のうち、調査地内に留まっていたのはB64♂の1個体のみであった。

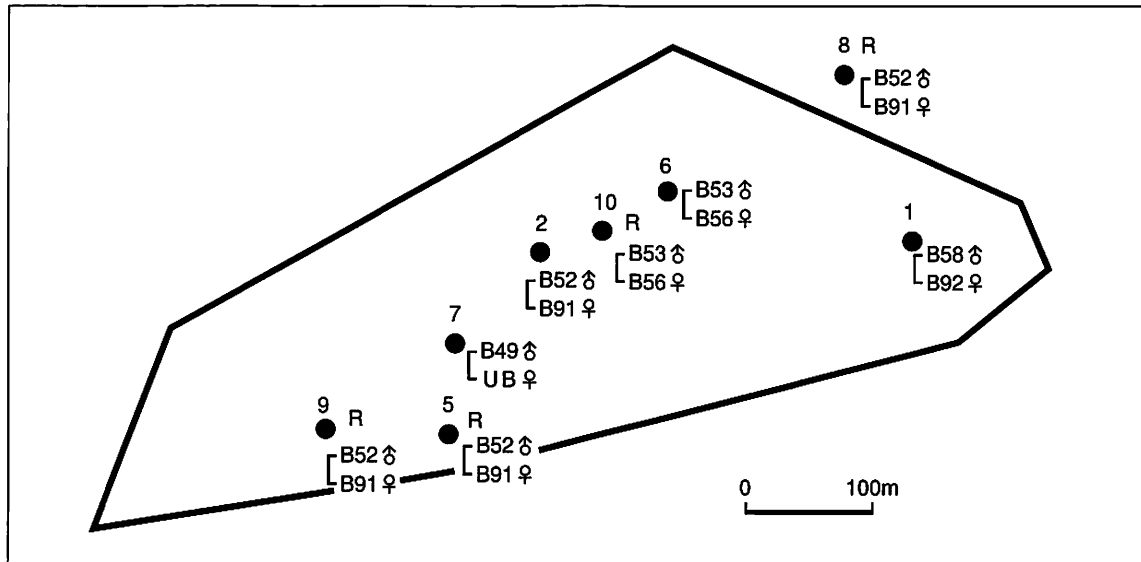


図3 B群の冬期行動圏と巣の位置，数字は巣の番号 R：再営巣

1998年に群れ行動圏内に留まって繁殖活動に入った，B49♂，B52♂，B53♂，B54♂，B56♀，B58♂の6羽は前年に調査地内で繁殖したか，またはヘルパーになった個体であった。このうち，B49♂，B52♂，B53♂の3羽は前年ヘルパーになった個体である。また，B91♀とB92♀の2羽の雌は11月29日に調査地内で捕獲した移入個体であった。

3. つがい形成と営巣

1998年の繁殖期に調査地内で営巣したB群のメンバーは4つがいであり，冬期行動圏内に第1・2・5・6・7・8・9・10巣の8巣が造られた。1997/1998年のB群の冬期行動圏と巣の位置を図3に示した。群れ行動圏内で営巣したB58♂とB92♀，B53♂とB56♀，B52♂とB91♀の3つがいは群れメンバー同志でつがいになった。B49♂は繁殖期に入り調査地内に移入してきた未標識の雌とつがいになった。巣はそれぞれ，群れ行動圏内に造られた。

4. 繁殖の経過

1998年のB群の繁殖経過を図4に示した。第1巣はB58♂とB92♀のつがいで，3月5日に巣造りを確認した。B58♂は，前年の第7巣で繁殖に成功した雄である。B92♀は，1997年11月29日に調査地内で捕獲標識した移入個体である。その後，雪の日があつたりして巣造りが長引いたが，4月15日頃から抱卵が開始された。雛が孵化して2～3日後の5月2日にはB64♂がヘルパーとして給餌していた。B64♂はB58♂が前年の第9巣で育てた雛である。さらに，育雛後期の5月13日には，B90UとB52♂の2羽がヘルパーに加わっていた。B90Uは1997年11月5日に調査地内で捕獲した移入個体であり，B52♂は第7巣で繁殖に失敗した雄である。5月17日には雛が巣立っていた。

第6巣は，B53♂とB56♀のつがいで，3月22日に巣造りを確認した。その後，第6巣は放棄され，4月5日には約100m離れた位置に第10巣を再営巣した。この巣では抱卵まで進行したが，

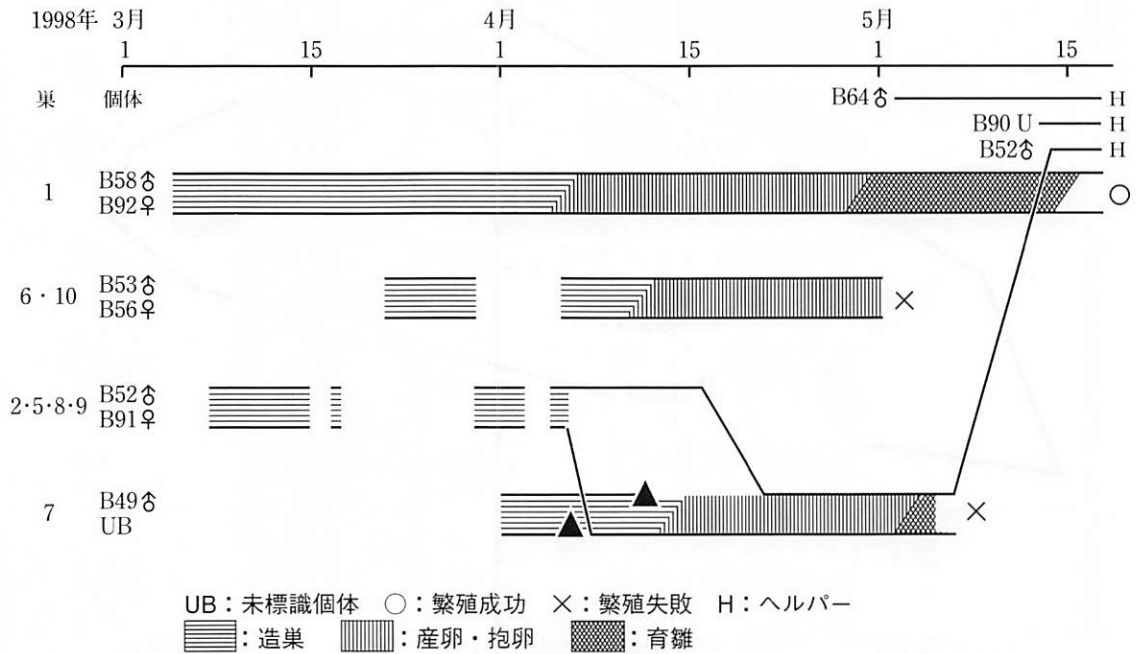


図4 繁殖経過，数字は巣の番号

4月29日を最後に放棄された。

第2巣は，B52♂とB91♀のつがいで，3月8日に巣造りを確認した。B91♀は1987年11月29日に調査地内で捕獲標識した移入個体である。第2巣はその後，積雪などで放棄され，3月17日には約200m離れた位置に第5巣を再営巣した。次に，第5巣も放棄され，3月31日には約400m離れた位置に第8巣を再営巣した。さらに，第8巣も放棄され，4月4日には第5巣から約100m離れた位置に第9巣を再営巣した。

第7巣は，B49♂と未標識個体のつがいで，3月31日に巣造りを確認した。すでに巣の外側は完成しており，中に羽毛を運び込んでいた。ところが，4月7日にはB49♂と約100m離れた地点で第9巣を造っていたB91♀と一緒に第7巣に羽毛を運び込んでいた。B49♂のつがい相手の未標識個体は消失し，B91♀のつがい相手のB52♂は，独身雄のB64♂と行動を共にしていた。したがって，第9巣は放棄されていた。4月11日には依然としてB49♂とB91♀が第7巣に羽毛を運んでいた。4月16日には第7巣のそばにエナガの姿がなく，産卵期に入ったようであった。ところが，4月21日には第7巣で抱卵しているB91♀のもとにB52♂が餌を運んでおり，B91♀とともに巣造りをしてきたB49♂は消失していた。B52♂はB91♀のものつがい相手である。その後，第7巣では5月4日までB52♂とB91♀のつがいが抱卵していたが，5月13日には何者かに巣が破壊されていた。

5. B52♂とB91♀つがいの営巣位置の移動

B52♂とB91♀のつがいの営巣位置の移動を図5に示した。このつがいは冬期行動圏の中で，

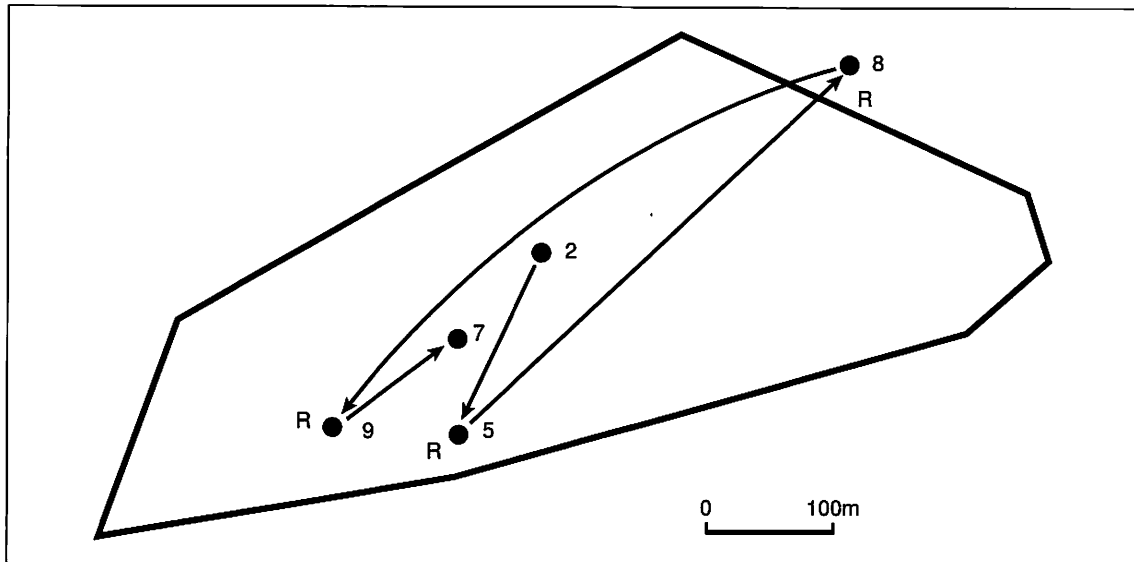


図5 B52♂とB91♀つがいの営巣位置の移動, R:再営巣

第5・8・9巣と再営巣を3回試み、最後にはB49♂と未標識個体の造った第7巣に産卵し、抱卵した。

考 察

広島県沿岸部においてはエナガのねぐらは、灌木やタケ藪などの地上1～3m位の低い位置にとる。一方、積雪地帯においてはカラマツ、アカマツ *Pinus densiflora*, スギ *Cryptomeria japonica* などの針葉樹の地上約5～10mの横枝にとる事が多い。これは、積雪に対する適応と考えられる。

本調査地では、冬期群は家族由来で、雌の一部は前年の秋に他から移入してくる個体があることが明らかになった(図2)。同様に、群れの定着性が高いイギリスのワイト島の森のエナガでも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)。一方、宅地や山林が入り組んだ林縁部である金沢県卯辰山のエナガは夏期に全個体群が入替わり、定着性が低い(中村 1988)。京都市の市街地のエナガも、個体群が一年を通じて安定維持されることはない(Ezaki et al., 1991)。これらのことから、エナガの社会構造は環境の影響を受けやすいことがわかる。

繁殖期に入る3月上旬には前年、調査地内の第9巣で出生した兄弟の、B68U, B70U, B71U, B72Uなどは調査地から消失した。また、前年の第7巣で出生した7羽の雛では、B64♂の1羽のみが調査地内に残り、その他の個体は早い時期に調査地内から消失した(図2)。調査地のエナガの幼鳥の分散期は繁殖期の直前の3月上旬であることが明らかになった。このことは、幼鳥が分散することにより近親婚を回避するのに役立っていると考えられる。また、翌年の繁殖期直前まで幼鳥が分散せずに家族群を維持することは、エナガのような小型の鳥類では稀である。

エナガの営巣開始時期は、順位の高い個体ほど早いといわれている(中村 1972)。一般に鳥類の群れ内における順位は、雄や年長の個体、その土地に先にすみついている個体などが高い傾向

にある。

これらの点から、冬期行動圏内で営巣した個体について見ると、第1巣のB58♂は前年も調査地内で繁殖に成功している。第6、第10巣のB53♂とB56♀は前年につがいになり造巣し、その後離婚したつがいである。また、B54♂は前年、調査地内でB56♀とつがいになり繁殖に成功したが、1998年は調査地の近くで他の雌とつがいになり営巣していた(図4)(上野・保井1998)。これらのことから、前年に調査地内で繁殖経験のあるつがいや雄などの順位の高いつがいから巣造りを開始し、B68U、B70U、B71U、B72Uなどの前年生まれの順位の低い個体は他の地域に分散するものと考えられる(図2)。また、B52♂とB91♀のつがいによる、B49♂と未標識個体のつがいの巣への産卵については、まず、B91♀がB52♂と離婚してB49♂と再婚したのち、前夫のB52♂と再びつがったことにより、結果的に巣を乗っ取ったようになったものと考えられる(図4、5)。

エナガの定着性の高いイギリスのワイタムの森ではヘルパーは兄弟の巣を手伝い、ヘルパーの起源を血縁淘汰で説明している(Glen & Perrins, 1988)。第1巣のヘルパーになった独身雄のB64♂は、手伝った巣のB58♂の息子であった(図4)。これは、オナガにおけるA型ヘルパーに相当するもので、エナガにおいてもヘルパーの起源に血縁淘汰が働いている可能性を示唆している。また、第1巣でヘルパーになったB52♂は第7巣で繁殖に失敗した個体で(図4)、オナガにおけるB型ヘルパーに相当するものである。

Emlen(1994)は手伝い行動がヘルパーにどのような利益をもたらすのかについて考察し、4つの基本的なカテゴリーに分類している。すなわち、(1)生存の可能性を高める、(2)将来、繁殖者になる可能性を高める、(3)繁殖者となったときの生産力を高める、(4)直系でない血縁者の生産を増やす、などである。

第6、10巣のB54♂は前年にB56♀と離婚したあと調査地内でヘルパーになった個体である。また、第2、5、8、9巣のB52♂も前年に調査地内でヘルパーになった個体である。さらに、第7巣のB49♂も前年に調査地内でヘルパーになった個体である(図2、図4)(上野・保井1998)。これらのことは、前年ヘルパーになった雄は、翌年に手伝った巣の近くで営巣することができることを示している。すなわち、繁殖に失敗した雄はそのまま繁殖失敗者からなる少数の群れで生活するよりも、ヘルパーなることにより、育てた雛とともに大きな群れサイズで生活する方がより生存率が高まるであろう。また、土地への結びつきを強めることなどを通して群れ内での順位を上げ、翌年には群れ行動圏内で営巣することが出来るようになると考えられる。これは、前述のEmlen(1994)の手伝い行動によりヘルパーが得る利益の(1)と(2)に該当するものである。

オナガの雄が独身となっても群れにそのままとどまってヘルパーになるのと同様に、エナガでは繁殖に失敗しても群れにとどまる過程として、手伝い行動を位置付けることができる。

謝 辞

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 広島県北部の積雪地域において1997年3月から1998年5月にかけて、111個体（うち、巢内雌25個体）のエナガに標識して社会構造について調査した。
- 2 つがいの雄が前年、その地域で繁殖経験があるような順位の高いつがいから巣造りを開始し、巣造りできなかった個体は調査地内から消失した。
- 3 冬の群れ行動圏内で繁殖した雌には、前年の秋に群れに移入してきた個体が含まれていた。
- 4 1歳の独身雄が父親の巢のヘルパーになった例が観察され、エナガにおいてもヘルパーの起源に血縁淘汰が働いている可能性が示唆された。
- 5 エナガでは繁殖に失敗した雄や独身の雄はヘルパーになることにより、その群れ内に留まり、土地への結びつきを強める事などを通して群れ内での順位を上げ、翌年には群れ行動圏内で営巣することができるようになると思われる。

参 考 文 献

- Brown, J. L. 1987 Helping and communal breeding in birds. Princeton Univ. Press
- Emlen, S. T. 1994 鳥類と哺乳類における協同繁殖の進化 進化からみた行動生態学 (J. R. クレブス, N. B. デイビス編) (山岸 哲・巖佐 庸監訳) : 369-410 蒼樹書房
- Ezaki, Y., Miyazawa, N. & 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. & 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
- 原田俊司・山岸 哲 1992 オナガの共同繁殖 動物社会における共同と攻撃 (伊藤嘉昭編) : 161-184 東海大学出版会
- 細野哲夫 1989 オナガの群れ生活の特質 日鳥学誌 37 : 103-127
- Lack, D. & 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 1969 エナガの個体群の行動圏構造 I 冬期群の行動圏と群れテリトリー 山階鳥研報 5 : 433-461
- 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 文一総合出版
- ・保井 浩 1998 広島県の積雪地域におけるエナガの社会構造 I 高原の自然史 3 : 87-99
- 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

1998年9月13日受付; 1998年11月12日受理

図 版 1

| | |
|-----------------------|-----------|
| A : 冬の調査地 | 1998年 2 月 |
| B : 冬のねぐらのカラマツ林 | 1998年 3 月 |
| C : ねぐらのカラマツ (矢印がねぐら) | 1998年 3 月 |
| D : 羽毛を運ぶエナガ | 1998年 4 月 |

図版 1



A



B



C



D