

厚岸湖・別寒辺牛温原学術奨励補助研究報告書

タンチョウの繁殖期における 利用環境と社会性

新潟大学大学院自然科学研究科 大石 麻美
北海道大学大学院地球環境科学研究科 長谷川 理

はじめに

北海道東部に生息するタンチョウ(*Grus japonensis*)の個体数は、ここ数年増加傾向がやや頭打ちではあるものの、現在では約600羽にまで回復した。しかし個体数の増加に伴い、本来利用していなかったであろう人工的な環境を新たな繁殖地として選んだり(正富ら 1994、富山ら 1997他)、他のつがいとかなり近接してなわばりを持つものが増えてきているようだ。厚岸湖に注ぐ別寒辺牛川の河口域も、数つがいのなわばりが隣接し互いに干渉が生じている繁殖地の一つである。

タンチョウのなわばりは、抱卵期・育雛期は概して行動圏より広く、潜在的に存続している(正富 1969a)。なわばりを“防衛された地域”(Noble 1939)とすると、はっきりした防衛行動のおこる頻度の低いタンチョウではなわばりのラインを引くことは極めて難しい。本報告書では、隣り合って繁殖する二組のつがいの行動圏が一部で重なっており、そこで二組の間に対立行動が生じる場合、それを“なわばり争い”だと考える。よって対立する二組のなわばりは隣接または重なり合っていることになり、ここでは“なわばりの隣接”という表現を用いる。

本調査では第一に、こうしたなわばり隣接地でどのようななわばり争いが起きているのか、その特徴を把握することを目的とした。これ以降、なわばりを所有するつがいの間で生じたなわばり争いを「ケンカ」と呼ぶことにする(後述する「追い払い」と区別)。タンチョウに限らず、ツル科に属する他の種においても、隣接つがい同士のケンカについてはほとんど報告がない。これまでは単に、行動追跡が困難なため十分な目撃例がなかつただけだという可能性もある。しかし、北海道のタンチョウ個体群においては、この隣接つがい同士のケンカが、個体数の増加と生息可能地の不足による繁殖地の過密化によって、頻繁に生じているという可能性も考慮しなければなら

ない。

第二に、タンチョウのなわばり防衛行動の中でも、特に雌雄間のなわばり性の違いを明らかにすることを目的とした。なわばり性とはなわばりを形成する習性のことをいう(森下 1961)。なわばり隣接地は、他個体からの干渉が多い分だけなわばり防衛行動も多く観察できるため、タンチョウのなわばり性を調べるのに適している。タンチョウはなわばり内に侵入者を発見すると、だいたい両性が共同で鳴き合い、飛行または歩行による接近、威嚇・誇示ディスプレイ、攻撃といった行動により、防衛にあたる。ここでなわばり内の侵入者というのは、なわばりを持たず放浪している個体(主に繁殖前の若い個体)のことを指す。なわばり内の侵入者をなわばり外へ排除するなわばり防衛行動を「追い払い」と呼ぶことにする。侵入者の追い払いに関しては、概ね雄のほうが積極的で、攻撃性も高いことがカナダヅル(Bennett&Bennett 1988他)や越冬期におけるナベヅル(Ohshako 1989)で報告されている。しかし、タンチョウを含め、つがいの二羽がいつも連れ添って採餌、移動、休息などの諸行動をとるツル科の鳥では、直接の追い払い行動以外に雌雄間にどのようななわばり防衛行動の違いがあるのかははっきりしていない。そこで今回、雌雄が別々に一羽ずつ行動する抱卵期に着目した。タンチョウは雌雄が交代で抱卵し、抱卵していない方の個体はなわばり内で採餌などを行うと同時に、なわばりへの侵入者に対し追い払いを行う。このように雌雄が単独で行動する際の行動圏や行動の特徴から、そのなわばり性の違いを明らかにしようと考えた。

なわばり隣接地で調査を行いタンチョウのなわばり性について解明していくことは、今後タンチョウの個体数がさらに増えたとき、どのように生息環境を確保していくかを考えるうえでも重要であろう。

調査地および調査方法

調査地：

調査は北海道東部厚岸町の別寒辺牛川と大別川が合流する河口域で繁殖するつがいAと、別寒辺牛河口域より2-3km上流部の河川流域で繁殖するつがいBの二つがいを対象とした(図.調査地)。つがいAとつがいBのなわばりは隣接しており、つがいAのなわばりはさらに大別川流域で繁殖しているつがいCのなわばりとも隣接している。別寒辺牛川流域の湿原は、釧路湿原や根室の風蓮湖と共に繁殖地として従来より利用されている地域であり、厚岸湾に面した河口と両サイドを標高50m程の山に挟まれている。山の麓にはハンノキ林が点在し、潮の満ち引きの影響により水位が変動する河川・干潟と、ヨシ、スゲが主に生えている環境である。

調査方法：

調査はタンチョウが越冬地を離れ繁殖地に戻った3月下旬から、育雛後期である10月上旬までの期間に行なった。調査時間は基本的に、日の出約30分前から日没までの終日とした。つがいAについては、厚岸水鳥観察館の遠隔操作カメラを用いて観察を行い(遠隔操作カメラ機種は下に記す)、カメラからの観察が不可能である別寒辺牛川河口上流のつがいBについては、行動域を望める高台から目視・双眼鏡(8倍)・望遠鏡(20-45倍)を用いて直接観察を行った。5分毎の瞬間サンプリング法によってつがいの行動、利用環境を記録すると共に利用地点を地図にプロットした。また、つがい間の干渉行動に関しては厚岸水鳥観察館のビデオ設備または8mmビデオカメラを用いて録画し、後ほどさらに詳細な行動を記録した。行動の分類は正富(1982)およびMasatomi & Kitagawa (1975)を参考にした。

雌雄の判別は、鳴き合いのときの二羽の姿勢とくちばしの動きから行った。鳴き合い時、オスの方が羽を持ち上げる姿勢をとることが多い。また、オスの一声に対し、メスが二～三声発するためくちばしの開閉速度が雌雄で異なる。ケンカなど他個体との干渉の際や抱卵交替の際には、高い頻度で鳴き合いが起こるので、それらのシーンをビデオに録画し後ほど雌雄判定に用いた。

操作盤：Canon U-4 Operating Unit OP-40A（カメラ遠隔操作ユニット）

カメラ：Panasonic AQ-20D改良型（3CCDデジタルプロセスカメラ）

雲台：HU-40（全天候型カメラハウジング，全天候型ヘッドユニット，ウォッ

シャーユニット付，動作範囲 パン 320° min チルト $\pm 45^{\circ}$ min，動作速度 パン 8° /sec

以上 $\sim 0.1^{\circ}$ /sec以下 チルト 5.3° /sec以上 $\sim 0.1^{\circ}$ /sec以下）

レンズ：CANON J33ax15B4 SX12（EXT×2付，最高倍率66倍）

ビデオ：Panasonic Digital Video cassette Recorder AJ-D340（D-3），Panasonic

Video cassette Recorder AG-DS850（S-VHS）

結果と考察

隣接してなわばりを持つつがい同士のケンカ

-1 つがいの定着

今回調査した個体は全て標識がついていないため、個体識別ができなかった。調査地においてつがいを終日追跡できるようになったのは3月25日からである。これ以前にも個体の姿は見かけており、つがい同士の争いも起こったが、越冬地から繁殖地への移動の途中に立ち寄っただけの個体か、なわばりに戻ってきた個体かの判断はでき

ない。今回は3月25日を調査対象つがいのなわばりへの帰還日だとし、これ以降に生じたつがい間の争いをケンカとして分析した。

-2 ケンカの長さ

対立しあう個体同士が初めて5m以内に接近したときをケンカの開始、5m以上離れたときを終了とした。つがい同士のケンカは計12回観察できたが、そのうちケンカの開始から終了まで通して観察できたのは8回だった(表1)。ケンカに費やされた平均時間は65.6分だった。これは侵入者への追い払いにかかる時間の平均がだいたい2~3分程度であったのに対し非常に長い。ケンカは、互いが歩行によりゆっくり接近して始まることもあれば、片方が飛行中に相手の個体を発見、もしくは発見してから飛行によっていきなり相手の目の前に着地することで始まることもあった。飛行中に相手を発見した場合を除いて、ほとんどの場合はある程度離れた位置から既に相手を認識していたはずである。このこと、離れたところから鳴き合いや背曲げなどの威嚇行動によって対立相手を牽制していたことから分かる。したがって実際には今回求めたケンカの平均時間よりもさらに長い時間、お互いに干渉しあっていることになる。

-3 ケンカ中の行動

ケンカの様子はビデオに録画し、後ほど詳細に行動を観察した。行動の分類と名称は正富(1982)およびMasatomi & Kitagawa(1975)のエソグラム(行動目録)に従った。いくつかの主な行動を図1に示した。観察された諸行動は以下にあげる8つのカテゴリーに分け、それぞれが一回のケンカあたりどのくらいの割合を占めるのか、平均割合を求め図2に表した。

攻撃：つつきや飛びげりといった相手に直接向かっていく攻撃行動は、わずかしが観察されなかった。攻撃が起こる場合、ほとんどケンカが始まって直後であり、それ以外では見られなかった。

背曲げ等：攻撃、威圧歩行以外の威嚇を表す対立行動（転位行動も除く）をこのカテゴリーにまとめた。背曲げをはじめ、おじぎや足踏みといった行動が観察された。時間の短い行動ばかりなので全体に占める割合は小さいが、特にケンカの前半では多回数観察された。ケンカが長引くにつれあまりこうした動作をとらないようになった。

鳴き合い：一方のつがいの鳴き合いに反応してもう一方も鳴き合うことが多く、頻繁に観察された。

威圧歩行：この体を大きく見せるゆっくりした大股の歩き方はケンカの始終見られた。相手の周りを一周したり、相手と歩調をあわせるように歩いたりした。雄の後ろを追従して歩く雌の歩き方を除いて、ケンカの際中に場所移動する際は全てこの威圧歩行だった。

羽づくろい：このカテゴリーには転位性の羽づくろいも含まれる。判断の基準になる頭頂の赤い部分がはっきり見えないことも多かったため、転位性の対立行動と平常行動とを区別するのが困難だった。しかし、少なくともケンカの後半はほとんど平常行動の羽づくろいで、それは頭搔きやあぶら塗りなど、転位行動にはない羽づくろいのタイプが見られたことから分かる。

注視：羽づくろいなどの途中で短く頭を持ち上げる場合や、相手が鳴き合いなどをしたときにじっと見ている場合があった。さらに各行動の変わり目にはかならずこの行動がはいるためかなりの頻度あった。

地つつき：ほとんどケンカの後半にのみ見られた、転位の地つつきとは明らかに早さ

が違い、餌探しだと思われる。

うづくまり：ケンカの開始時にのみ2回観察された。これは休息ではなく転位うづくまりであろう。

回避行動はまったく観察されなかった。

- 4 位置関係とケンカの終了

対立している二組の位置関係をみると、ケンカをしている時間の86%で、相手に対し、自分のなわばり側に立っていた。ケンカの前半には互いの周りを威圧歩行で回ることもあったが、後半になり羽づくろいなどの時間が長くなるにつれ顕著に相手を自分よりなわばり側にいかせないような行動をとった。

ケンカは最終的にどちらか一方が自分のなわばり側にゆっくり歩いて戻っていくことで終わる。このとき残った一方のつがいは、鳴き合いをすることはあるが、追いかけるようなことはなく、羽づくろいなどを続けるだけである。回避（逃避）行動が全く起こらないのは注目すべき点である。これらのことから考えて、隣接つがい同士のケンカでは明確な勝敗はつかないといえる。

-5 まとめ

隣接つがい同士のケンカは、長い時間を要する、直接的な攻撃がめったに起こらない、自分のなわばり（行動圏）側に位置する、そしてはっきりした勝敗がつかないといったことが主な特徴である。これらから考えると、対立相手を自分のなわばり付近から追い払うというよりは、自分のなわばり内に入れさせないように「遠いせんぼ」しているように感じられる。しかし、今回の調査では、個体識別ができなかったた

め、繁殖地に移動して直後の様子は把握できなかった。移動直後にはもっとはげしい争いがおこり、はっきりした勝敗がつくことも考えられる。今回の結果は、なわばり確保が一段落してからの特徴だといえる。しかしこのような行動が、元々タンチョウが持つ本来の姿なのか、生息地の過密化がもたらしたもののなのかは分からない。他のつがいから孤立してなわばりを形成しているつがいと比較するなどして、なわばりの隣接とそれによる個体間の干渉が、繁殖や生活にどのような影響を与えているかを調べていく必要があるだろう。

・ 雌雄のなわばり性の違い

- 1 抱卵期間

タンチョウの抱卵期間は、概ね32日間である(正富 1972a)。抱卵期間中は雌雄が交代で卵を抱き、抱いていない方の個体は一羽で採餌、休息などの諸行動をとる。このため抱卵期は、雌雄を別々に一羽ずつ観察するのに適している。タンチョウの抱卵時期は年によって、またつがいによって異なるが、だいたい3月初旬から6月下旬である。繁殖は年一回だが、比較的早い時機に抱卵に失敗した場合、もう一度抱卵を試みることが多い。今回観察した別寒辺牛川河口のつがいAは4月12日前後に抱卵を開始したが、5月5日に何らかの理由で抱卵を放棄、営巣場所を変えて5月23日前後に新たに抱卵を開始した。雛を最初に確認したのは6月28日であるが、つがいの行動から推測して孵化したのは6月25日あたりだろう。本報告書ではつがいAについて、4月12日から5月5日までを初回抱卵期、5月23日から6月25日までを再抱卵期としてまとめた。つがいBは、4月13日前後に抱卵を開始した。5月20日には雌雄二羽共に営巣地点から移動しているのでこの数日前が孵化日だと推測される。抱卵期間が概ね32

日間であることも考えてつがいBについては、4月16日から5月18日を抱卵期とした。

-2 ケンカ、追い払い、飛行の回数

抱卵期に雌雄一羽ずつの行動を観察したところ、隣接個体とのケンカや、侵入者への追い払いといった直接的ななわばり防衛行動において、その観察回数に雌雄で違いがみられた(表2)。つがいA、B共に雄で観察回数が多く、雌ではほとんど観察されなかった。雌は、侵入者に対して威圧歩行などの追い払い行動を示すものの、効果がなかったり逆に侵入者に追われることもあった。このような場合に、雌が巣に戻って雄と抱卵を交代し、その雄が雌の代わりに侵入者を追い払うという行動が計3回観察された。加えて、飛行によって移動する回数も雌雄間で差が見られた。特に抱卵交替直後、雄がしばしば飛行によって巣を離れるのに対し、雌はほぼいつも歩いて移動した。雄で飛行による移動の頻度が多いことが、侵入個体の発見率を高めることに関係し、よって追い払い回数も雄の方で多くなったとも考えられる。

-3 パトロール

次に飛行行動について、着地した際の行動について着目した。つがいAの雌雄について着地してから5分間の頭上げ(注目)行動の時間を累積したところ、二つのタイプに分けることができた(図3)。タイプAは着地してからしばらく、もしくは頻繁に頭をあげた場合で、これは雄についてのみ観察された。これに対してタイプBは着地してからすぐに採餌を始めた場合だといえる。タイプAに分類された頭上げ行動が観察された地点を図4上に示した。同時に隣接つがいの行動圏、隣接個体とのケンカ

が起こった地点、侵入個体への追い払いが起こった地点、そして観察者が侵入個体の存在を確認した地点を図4上に表した。これら他個体からの干渉が生じた場所と、タイプAの頭上げ行動をした場所はかなり一致している。このことからこの頭上げ行動は、侵入者に対するパトロールではないかと考えられる。

-4 利用場所

つがいAについて、雌雄の利用場所の比較を行った。初回抱卵期、再抱卵期に先立つ営巣地選定期をそれぞれ初回営巣選定期、再営巣地選定期と呼ぶ。この営巣地選定期に雌雄が二羽で連れ立って利用した場所を図5に示した。さらにこの時期の行動圏を最外殻方で求めた。このつがいは繁殖期を通してこの行動圏を出ることはほとんどなかった。次に抱卵期に雄が利用した場所を図6に、雌が利用した場所を図7に示した。まず雄と雌の利用場所の分布を比較すると、雌はかなり偏った狭い場所を利用していることが分かる。雄は営巣準備期と同じように行動圏の端の方まで広く利用した。このことから二羽で連れ添って移動している際の移動の決定権は主に雄が握っており、雄のいない状況では、雌はそれほど広い範囲を動き回らず、限られた場所だけ利用するのではないかと考えられる。雌雄の場所利用の特徴をさらに細かくみるため、利用した地点の巣からの距離を頻度分布に表した。雄のほうが雌よりも遠い場所を頻繁に訪れている。雌も巣から遠い場所を訪れることもあり、また巣のすぐ近くを利用しているわけではないが、ある一定の距離にある場所をかなり高い頻度で利用している。このことから雌の利用場所が集中していることが分かる。

-5 まとめ

まず、隣接個体とのケンカや侵入者の追い払いが雄が多かったことはこれまでいわれていた通りだといえよう。その他雄の特徴としては、飛行回数が多いこと、そしてなわばり内のパトロールをしていることがあげられる。また巣から遠い場所も訪れ、広く分散させた場所利用をしている。これらによって、雄は方侵入個体の発見率をあげているのではないだろうか。一方、雌も侵入者に対して排他行動をとるが、近距離の相手に限られており、「なわばり」という一定の空間を防衛する役割は雄に比べて低いのではないだろうか。以上のことから、タンチョウの雌雄間ではなわばり性に違いがあると考えられる。他個体の干渉が多い、環境下では、こうした雌雄差が行動の違いとして表れるのではないだろうか。

おわりに

将来タンチョウの個体数がさらに増加したとき、それに伴う新たな繁殖可能地も必要である。今以上に牧草地などの人工環境を利用することも考えられるし、特定の生息地で過密化が進むかもしれない。なわばりの隣接、それによるつがい同士のケンカがタンチョウの一般的な行動か、生息地の過密による不自然な行動かは判断できない。しかしこの先、今よりさらになわばりを隣接させて持つつがいが増えていく可能性は十分にある。そこでタンチョウのなわばり性を明らかにすると共に、なわばりの隣接がタンチョウの繁殖や生活にどう影響を与えるのかを評価していく必要があるだろう。また、なわばりが隣接するような場所の特徴を環境の面からも解明する必要もあるだろう。

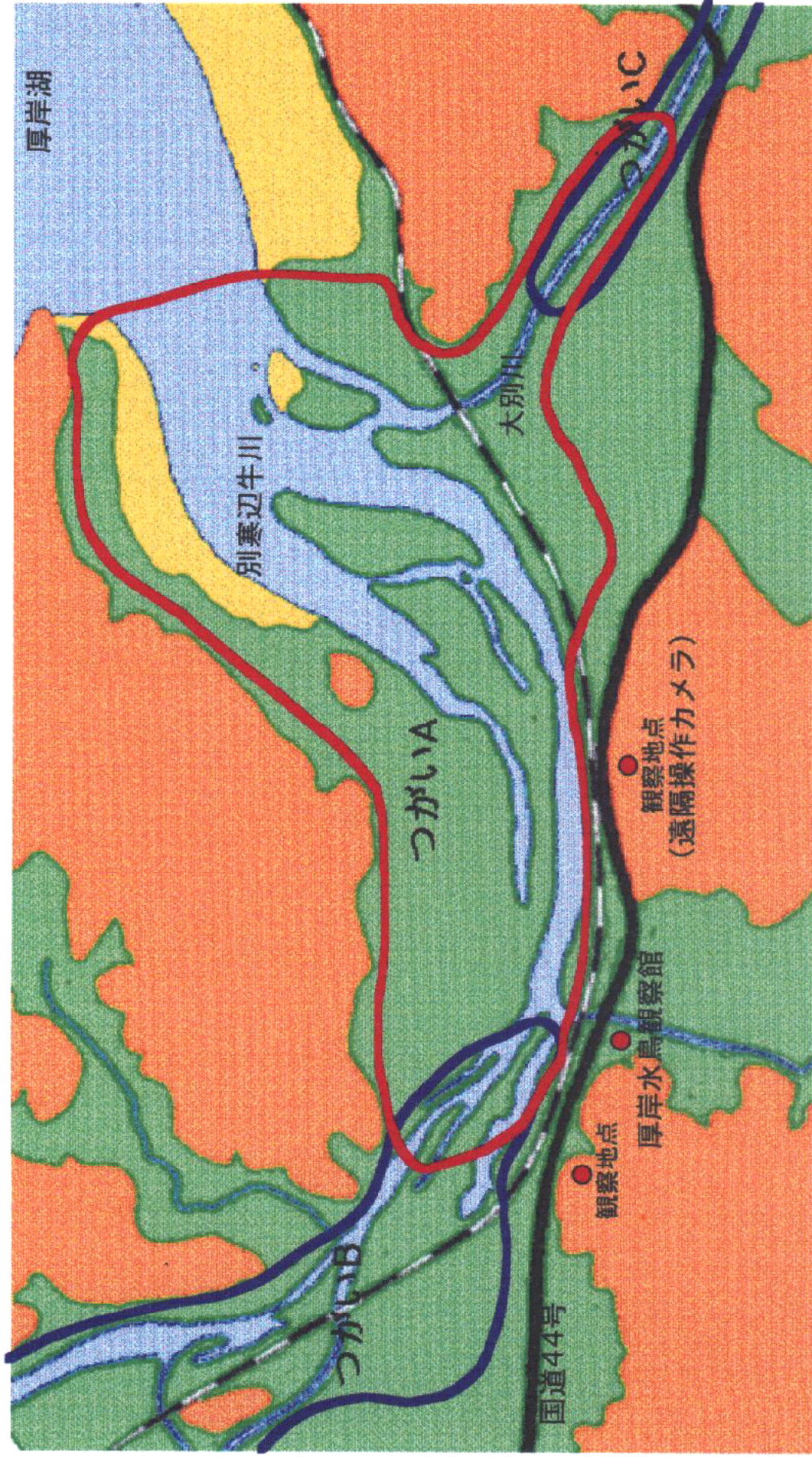


図 調査地その2 抱卵期・育雛期における調査対象つがいのおおまかな行動圏

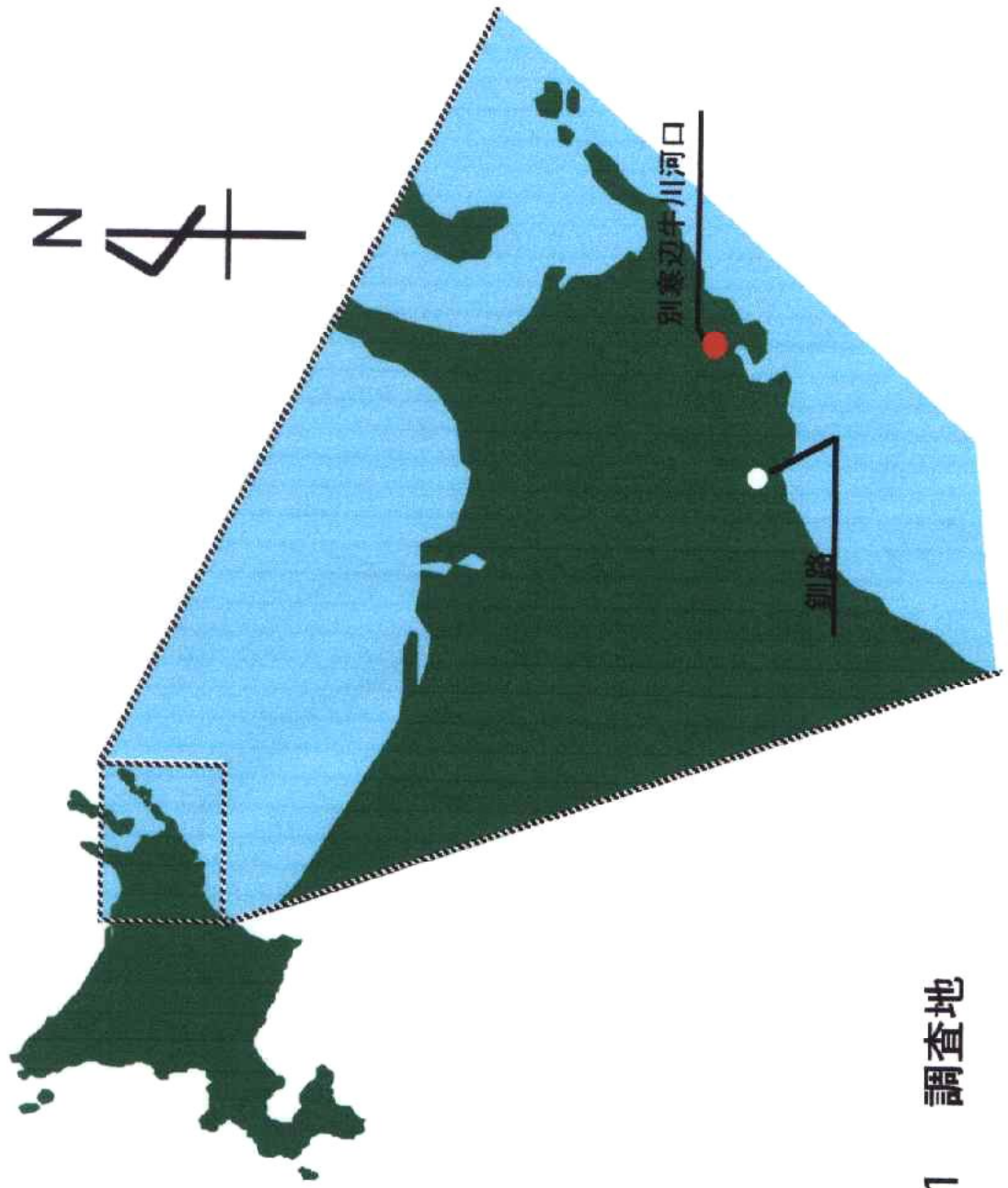


図1 調査地

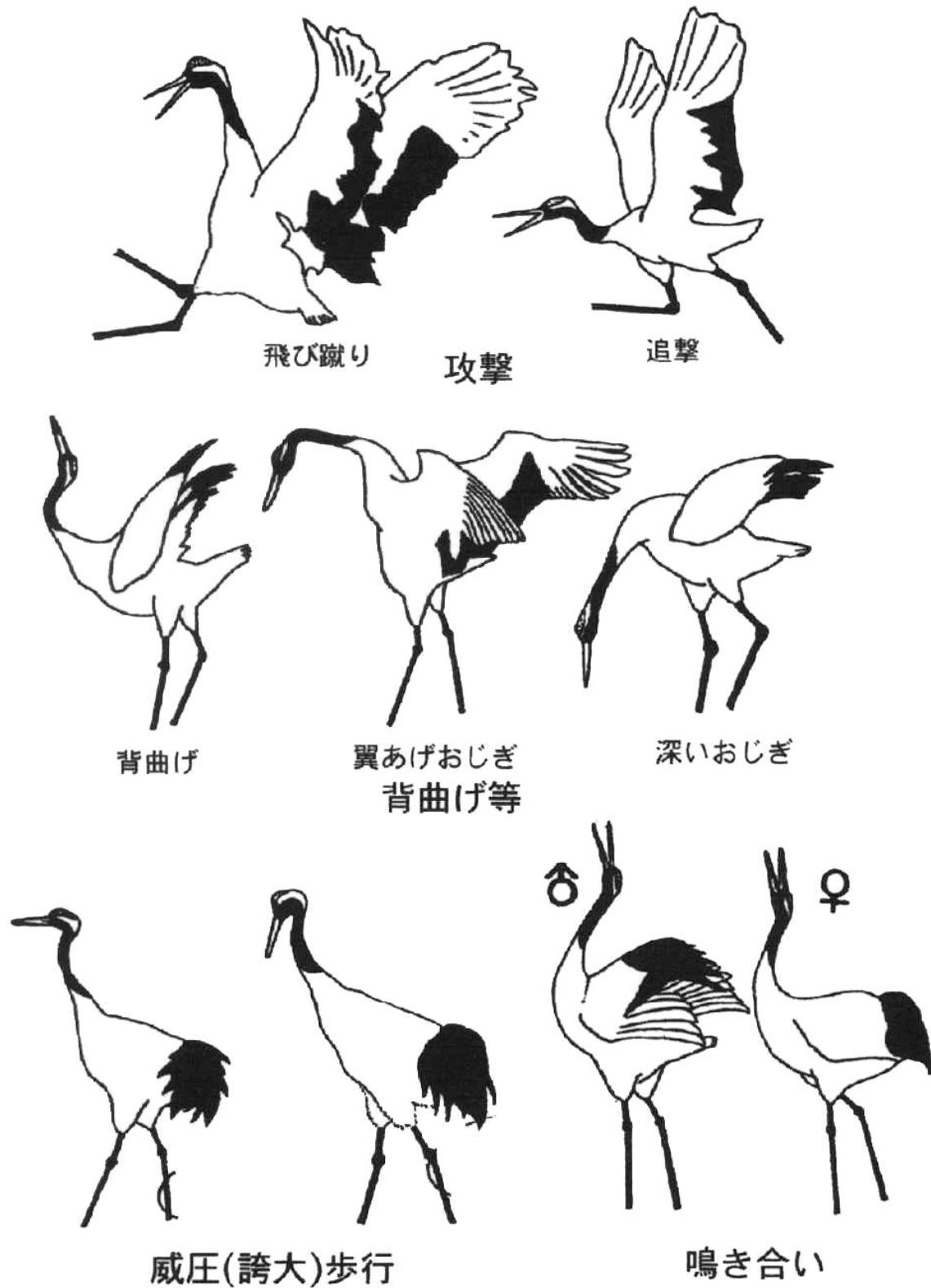


図 1-1 ケンカの中で見られた主な行動1
 (Masatomii&Kitagawa 1975, 正富 1983より改編)

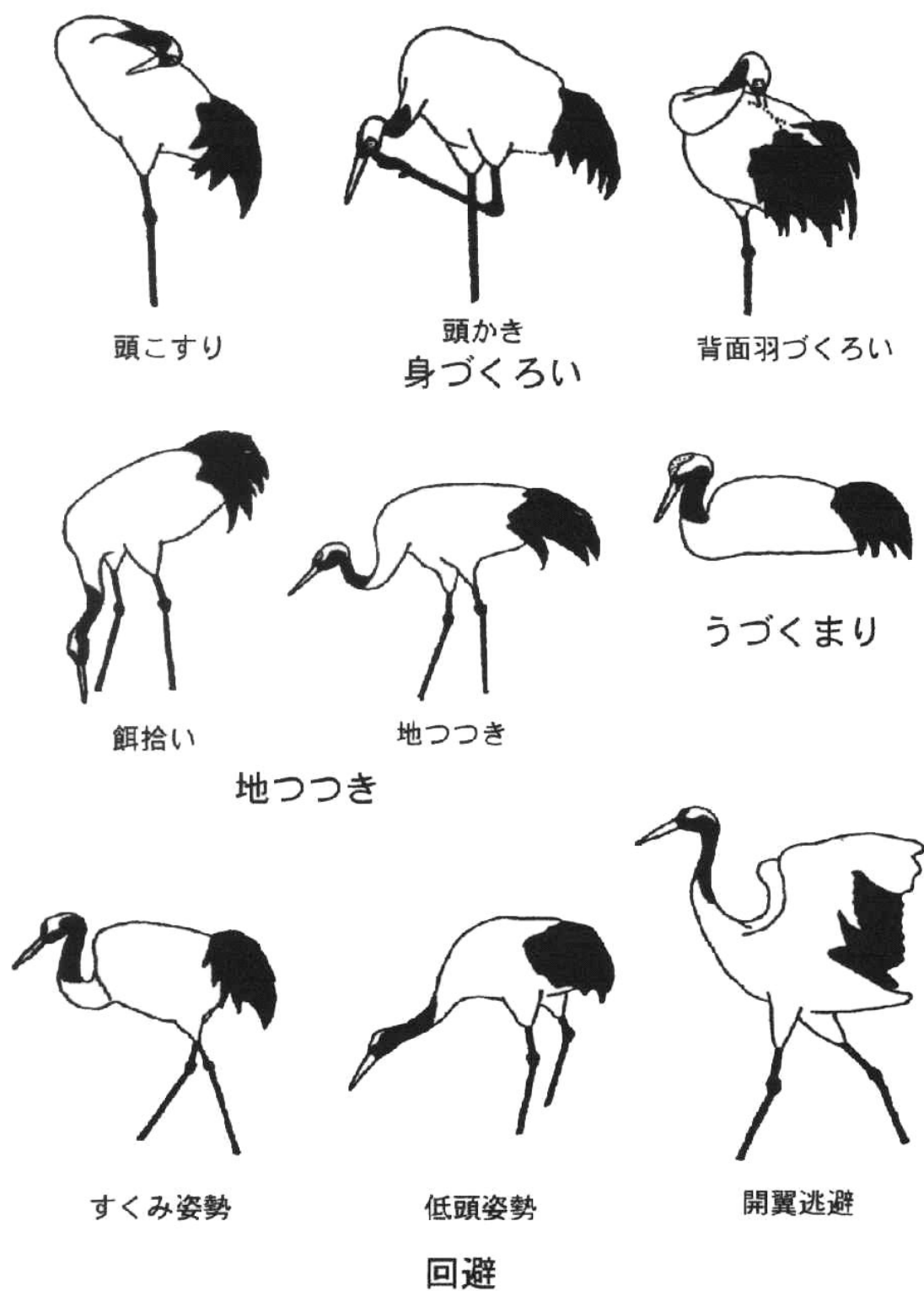


図1-2 ケンカの中で見られた主な行動2

(Masatomii&Kitagawa 1975, 正富 1983より改編)

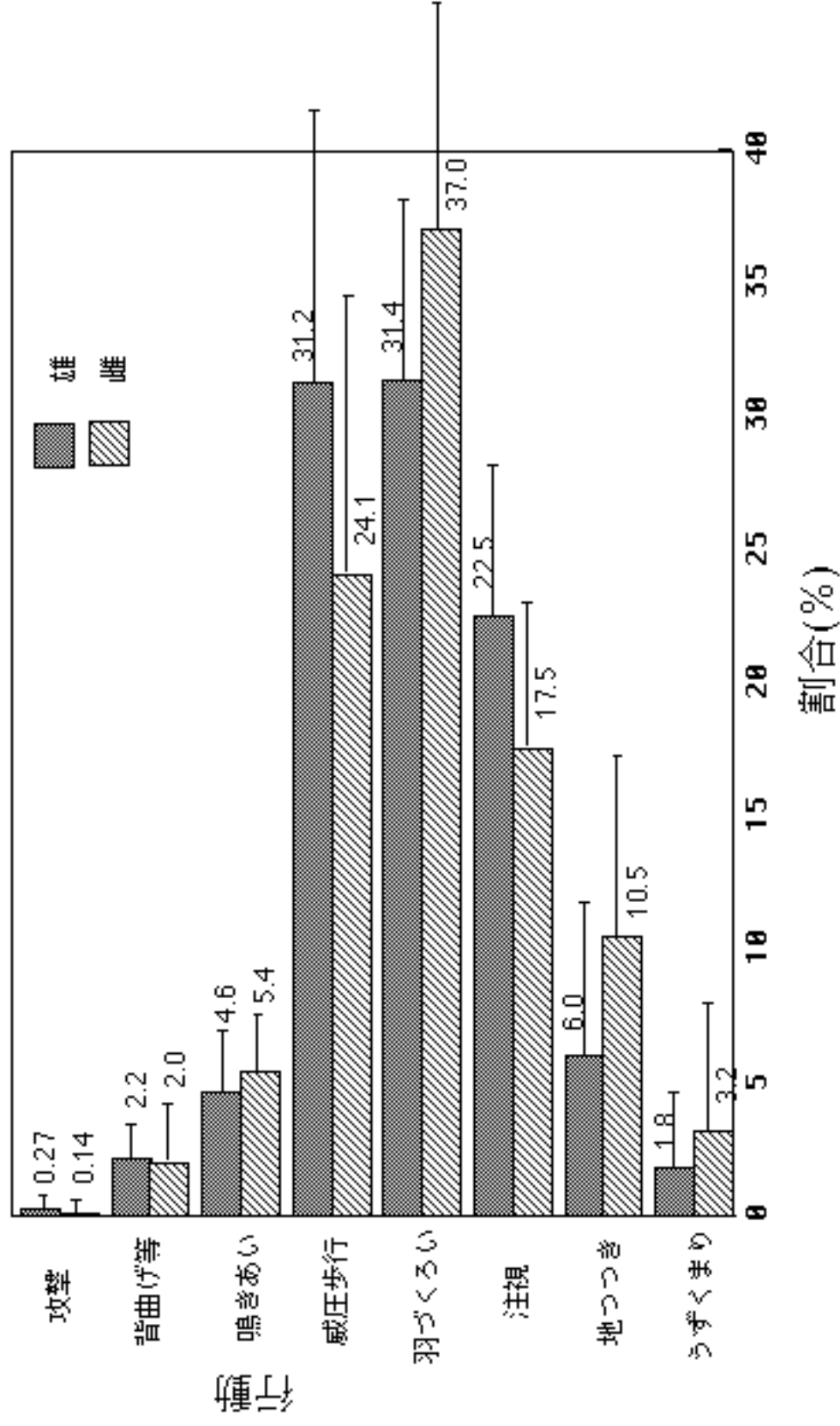


図2 ケンカ中に見られた各行動の平均割合(%)(N=5)

表1 隣接つがいの間で生じたケンカ

番号	日付	開始時間	状況*	継続時間(分)
1	3月25日	1412	(A) × (B)	42
2	4月2日	1613	(A) × (B)	64
3	4月6日	0622	(A) × (C)	17
4	4月18日	1020	(A) × (B)	62
5	4月24日	0945	(A) × (C)	70
6	5月20日	1115	(A) × (B)	69
7	5月28日	1523	(A) × (C)	73
8	6月26日	1215	(A) × (B)	128

注：*A, B, CはそれぞれつがいIA, つがいIB, つがいICを表す。

表2 抱卵期における観察時間となわばり防衛行動の観察回数

	観察時間(hr)		侵入者への 追い払い(回)		隣接個体と のケンカ(回)		飛行による 移動(回)		
	雄	雌	雄	雌	雄	雌	雄	雌	
つがいA	初回抱卵期	20.4	17.7	7(2) [*]	2	3	0	15	4
	再抱卵期	21.1	21.8	5(1) [*]	0	2	1	18	4
つがいB		10.3	12.2	2	0	1	0	5	3

Notes: * () 内は、雌が侵入者の追い払いに失敗したあと、抱卵を交替した雄が
追い払った例

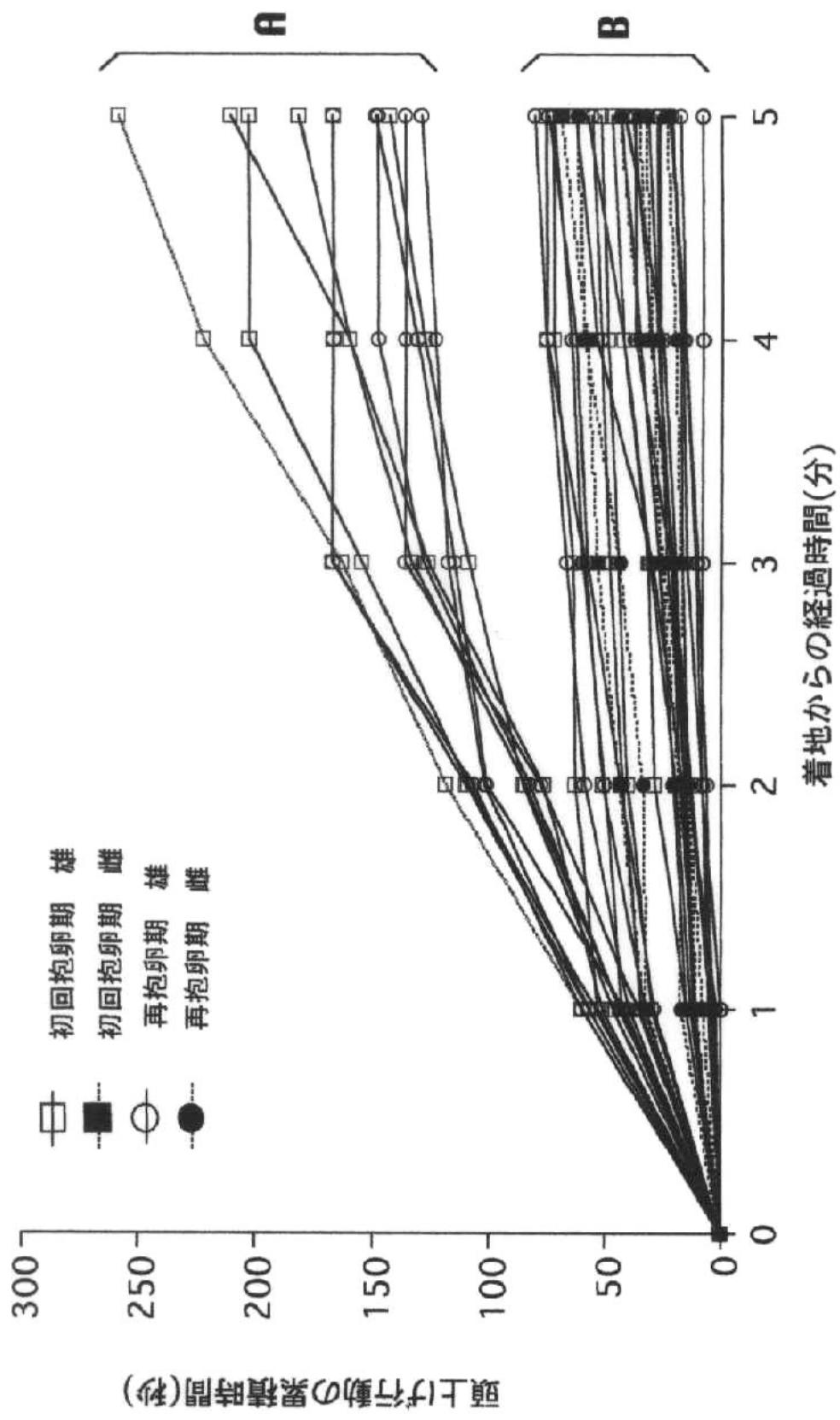
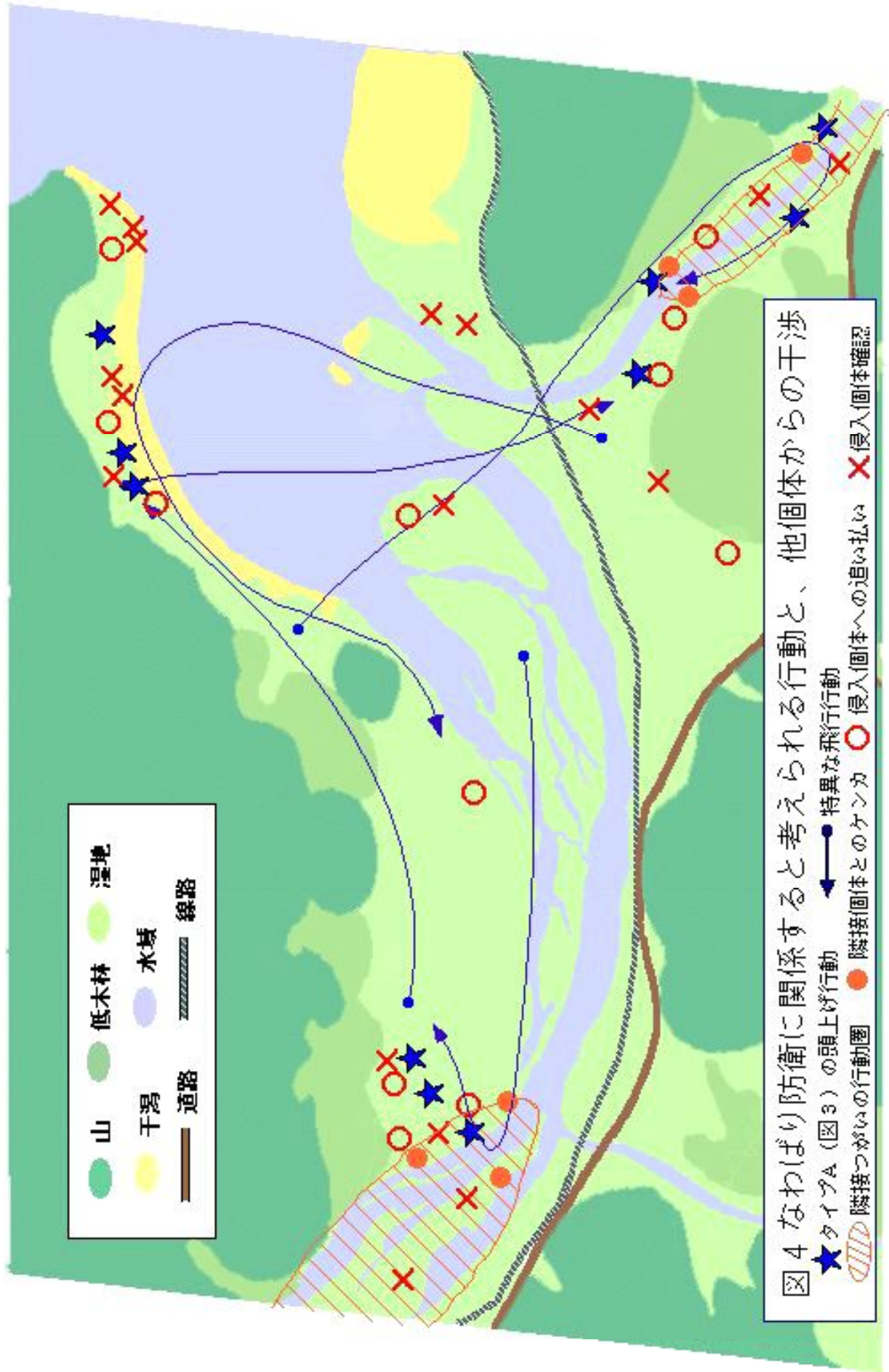


図3 着地後5分間の頭上げ(注視)行動の累積時間



- 山
- 低木林
- 湿地
- 干潟
- 水域
- 道路
- - - 線路

図4 なわばり防衛に関係すると考えられる行動と、他個体からの干渉
 ★タイプA (図3) の頭上げ行動 ← 特異な飛行行動
 ○ 隣接つがいの行動圏 ● 隣接個体とのケンカ ○ 侵入個体への追い払い × 侵入個体確認

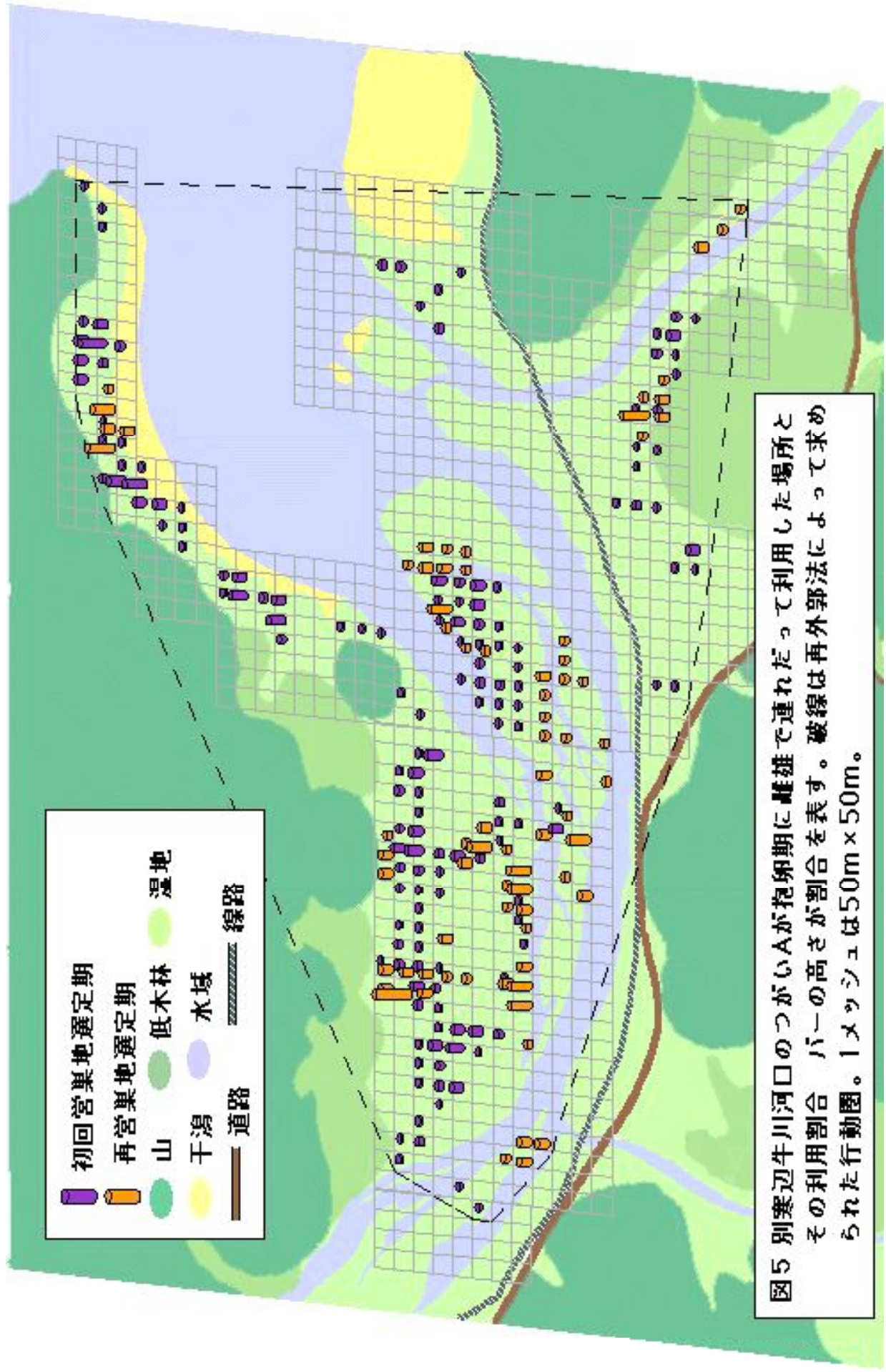
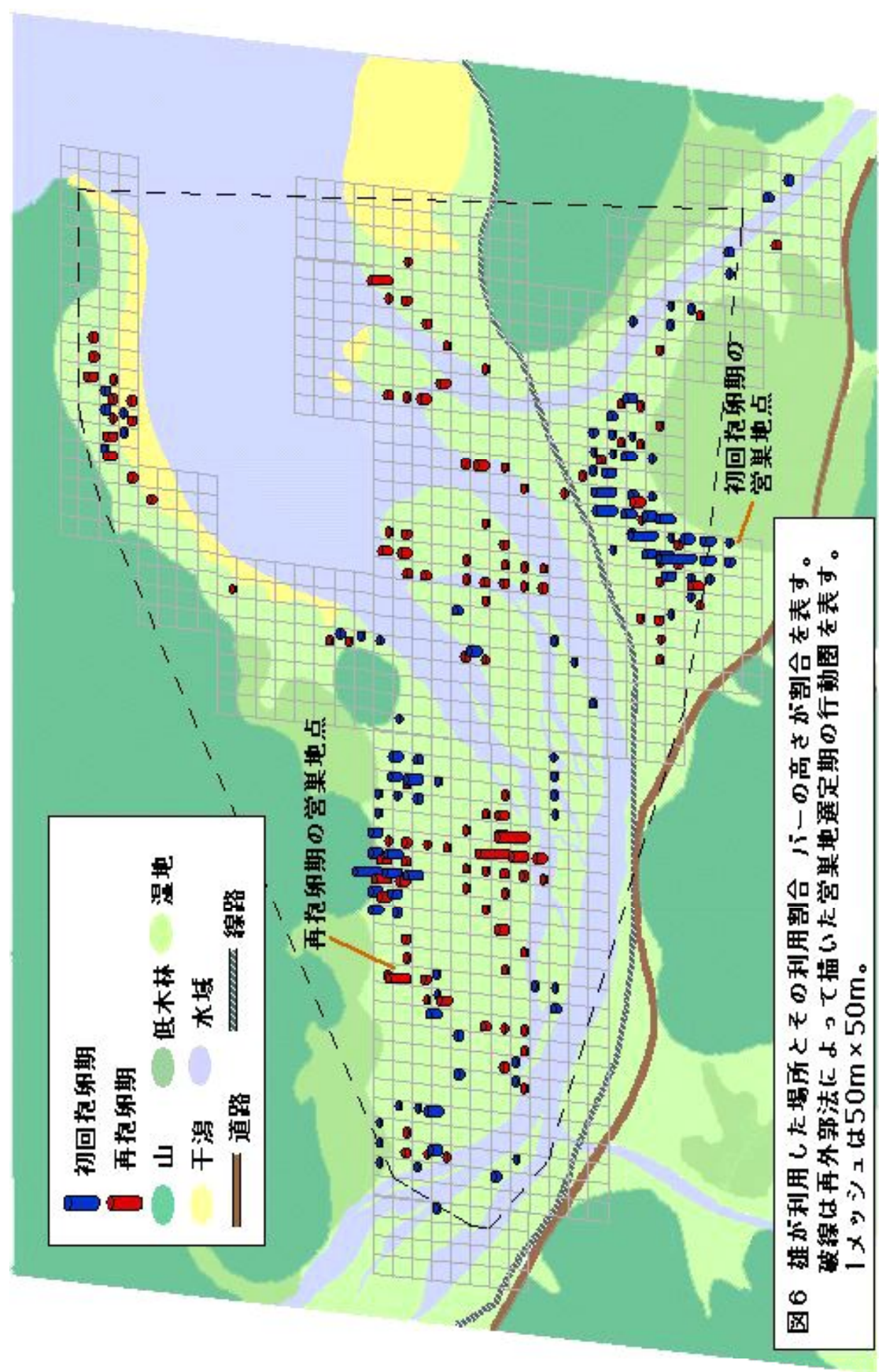


図5 別寒辺牛川河口のつがいAが抱卵期に雌雄で連れだって利用した場所とその利用割合。バーの高さが割合を表す。破線は再外郭法によって求められた行動圏。1メッシュは50m×50m。



初回抱卵期
 再抱卵期
 山
 低木林
 湿地
 干潟
 水域
 道路
 線路

図6 雄が利用した場所とその利用割合 パーの高さが割合を表す。
 破線は再外郭法によって描いた営巣地選定期の行動圏を表す。
 1メッシュは50m×50m。

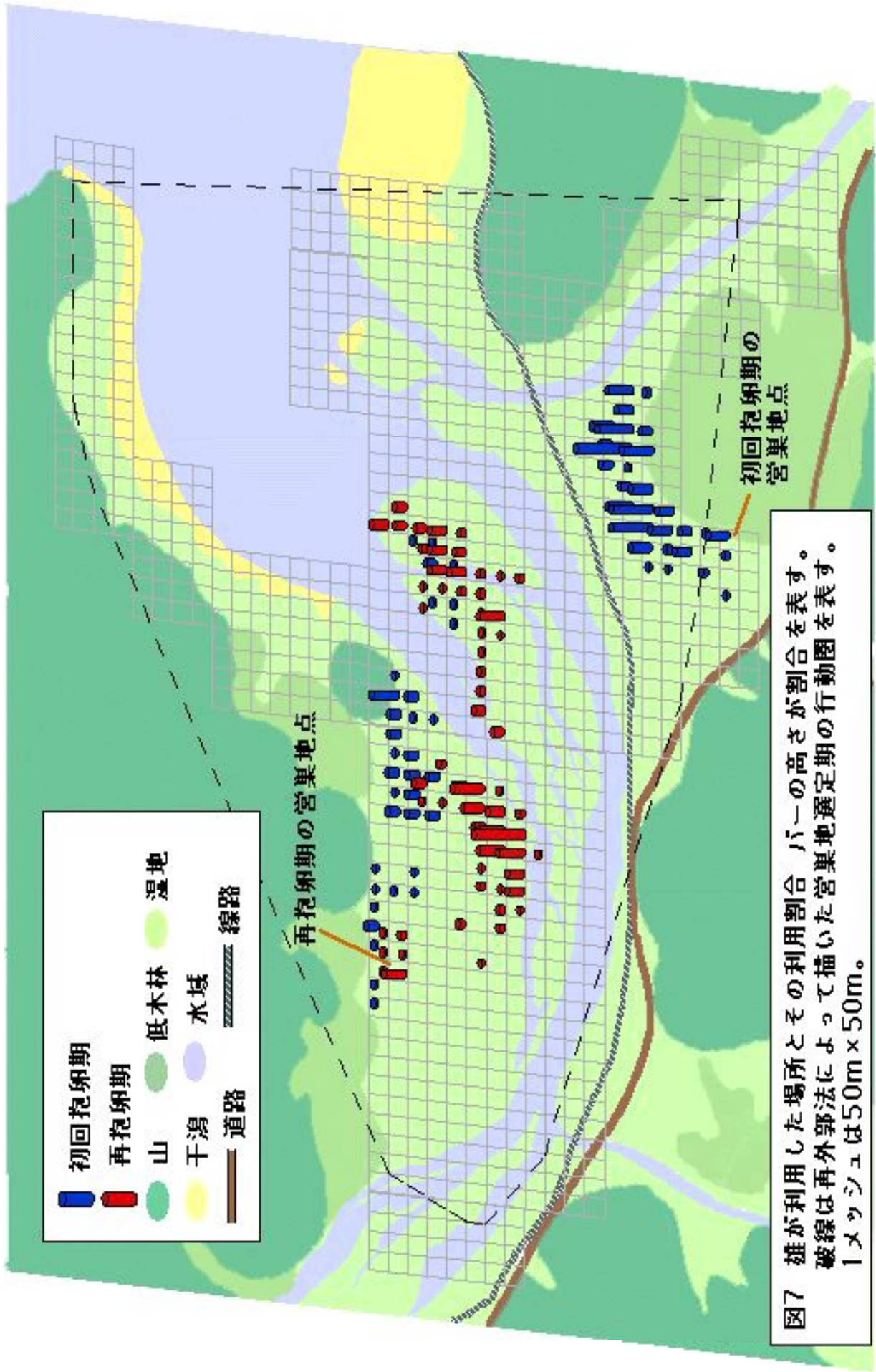


図7 雄が利用した場所とその利用割合 パーの高さが割合を表す。
 破線は再外郭法によって描いた営巣地選定期の行動圏を表す。
 1メッシュは50m×50m。

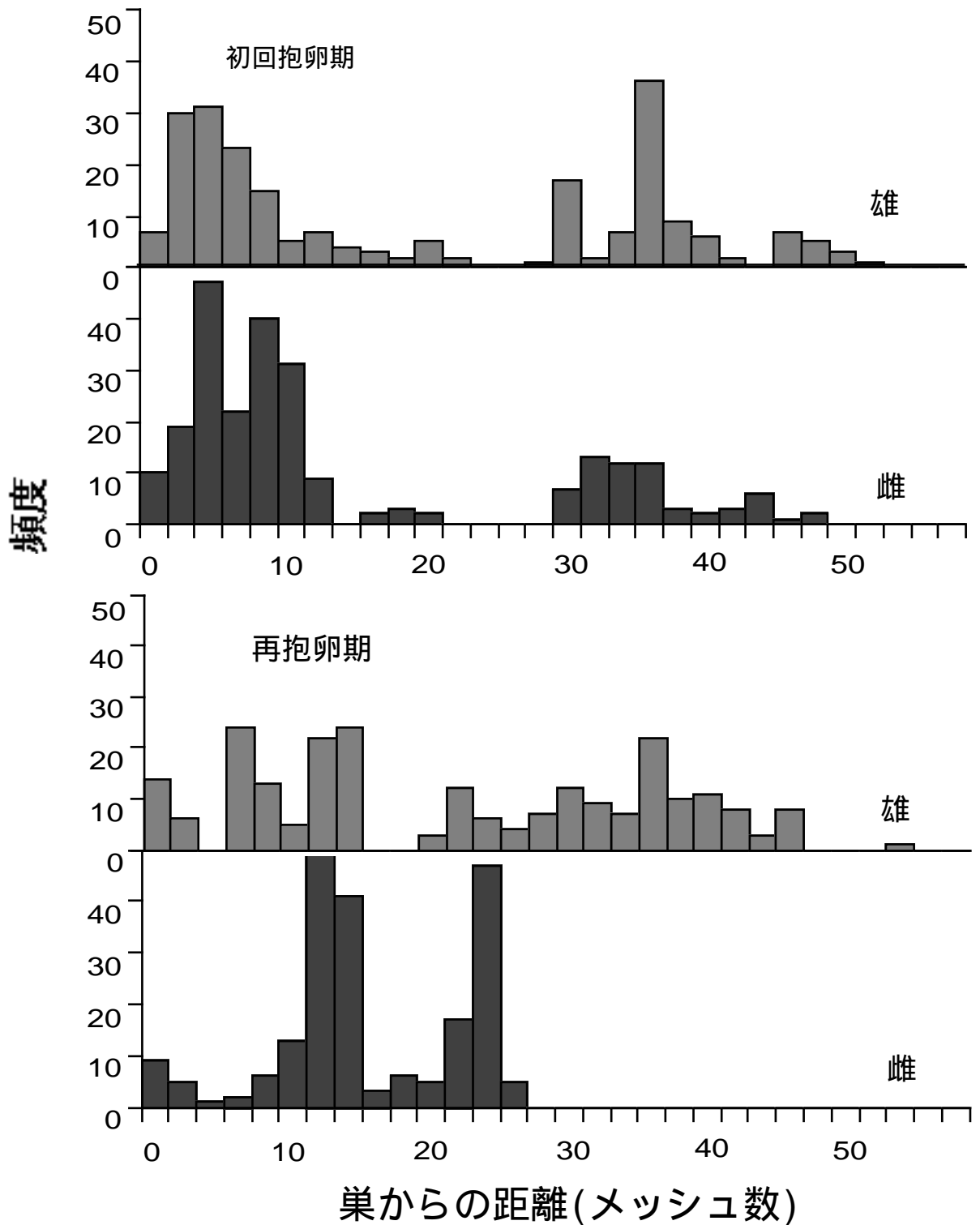


図8 つがいAにおける巣から雌雄それぞれの利用場所までの距離の頻度分布
距離は50×50mメッシュの個数で表す。