

南西諸島に生息するダイトウウグイス *Cettia diphone restricta* のなわばり性： 電波発信器を用いた調査結果*

濱 尾 章 二**

Territoriality of the Island Population of the Japanese Bush Warbler
Cettia diphone restricta, Using Radio-telemetry*

Shoji Hamao**

はじめに

島嶼では一般に本土や大陸 (mainland) に比べ、同種の鳥が高密度で生息することが知られている (Cody, 1971; Yeaton & Cody, 1974; Higuchi, 1976)。島における高い密度は一腹卵数の減少 (Cody, 1971) やニッチェの拡大 (MacArthur *et al.*, 1972) と相互に関係があると言われ、島の鳥のさまざまな生態と深く関わっている。

ウグイス *Cettia diphone* は島嶼を含む日本全土に広く分布している (日本鳥学会, 2000)。その中で小笠原諸島の個体群 (亜種ハシナガウグイス *C. d. diphone*) は本土の個体群 (亜種ウグイス *C. d. cantans*) に比べてなわばり面積が小さく、高密度で生息している (Hamao & Ueda, 1999)。このことは、両個体群の間で見られる一腹卵数や子の世話の様式の違いとも関係をもつ可能性が考えられている (濱尾, 1997)。しかし、ウグイスの他の島嶼個体群について生息密度や繁殖生態は明らかにされていない。南西諸島に通年生息するウグイスは形態的、遺伝的に分化が見られ (梶田, 2002; 梶田ほか, 2002)、亜種ダイトウウグイス *C. d. restricta* に分類されている。この島嶼個体群は、本土のものとは異なった生息密度、さらには繁殖生態をもつ可能性がある。本研究の目的の一つは、ダイトウウグイスの生息密度をなわばり分布から明らかにすることである。

生息密度やなわばり分布の調査には、テリトリーマッピング法 (なわばり記図法) が用いられることが多い。この方法は、調査地内のルートを歩きながら雄がさえずっている地点を地図上に記録し、その分布と、同時鳴きや闘争が起きた場所の情報とを合わせてなわばりを描くものである (図 2, 4

*この研究は、国立科学博物館総合研究「変動する環境下における生物多様性の成立とその変遷」の中の「南西諸島固有の鳥類個体群の成立・維持機構に関する生態学的研究」の一環として行われた。

**国立科学博物館附属自然教育園, Institute for Nature Study, National Museum of Nature and Science, Tokyo. Email: hamao@kahaku.go.jp

を参照)。しかし、個体を特定して記録する方法ではないので、なわばりはある程度主観的に描かれる。例えば、結果の地図上でさえずり地点が離れて存在する時、同時鳴きの情報がない場合、それらを同一個体のものとするか別個体のものとするかの基準はない。また、複数個体のなわばりが一部で重複することはしばしばある(例えば、羽田・岡部, 1970)が、テリトリーマッピング法ではなわばりが重複しているかどうかは同じ個体の移動を観察した時にしかわからない。同時鳴きの情報からは、なわばり重複部分に別個体(存在しない第三の個体)のなわばりが描かれることが起こり得る。このように、テリトリーマッピング法ではなわばりの境界や数を誤って認識してしまう可能性がある(Anich *et al.* (2009a) も参照)。

生息密度やなわばりを正確に把握するためには、標識によって識別した個体を継続観察することが必要である。ウグイスでも長野県(羽田・岡部, 1970)、新潟県(濱尾, 1992)、小笠原諸島(Hamao & Ueda, 1999)で色足環を装着した雄の追跡観察からなわばりの配置や面積が明らかにされている。しかし、ダイトウウグイスは色足環を確認して個体を特定することができない。おそらく亜熱帯のやぶが密に茂っていることと、密なやぶを好みそこから外に出ない習性のため、さえずりを再生して誘引しない限り雄の姿を見る機会はほとんどない(濱尾, 個人的観察)。また、本州の個体はさえずりの特徴から個体識別することも可能である(濱尾, 1993)が、ダイトウウグイスはしばしば隣接するなわばりの雄が同じさえずりパターンを共有しており、さえずりによる個体識別も困難である(濱尾, 個人的観察)。そこで、本研究では雄に電波発信器を装着し、個体を特定してさえずり地点を記録することでなわばりを明らかにする。また、発信器を用いた調査結果をテリトリーマッピング法で得た結果と比較し、テリトリーマッピング法によるなわばり推定の妥当性を検討する。

本州のウグイスでは、なわばりをもたない雄(フローター, floater)や近隣のなわばり所有雄によるなわばり侵入が頻繁に起きる(濱尾, 1992)。フローターの存在の有無は、なわばり性を理解する上で必要な情報である。また、なわばりへの他雄の侵入は、一般になわばり雄のつがい相手とのつがい外交尾を起こすと考えられており(Pitcher & Stutchbury, 2000; Hamao & Saito, 2005)、配偶システムに関わる重要な要素である。しかし、なわばり侵入時に雄は声を発しないので、発見が難しい。電波発信器を用いた追跡は、なわばり侵入を発見するためにも有効である。本論文では、発信器と捕獲によって明らかとなったなわばり侵入例についても報告する。

なわばりの維持期間もなわばり性を理解するために必要な情報である。本州では、なわばり雄の置換が頻繁に起こり、67%のなわばり雄が1ヶ月以内になわばりを失う(濱尾(1992)の図3に基づく)。本研究では、発信器による調査の約1ヶ月後にさえずり再生によってなわばり雄を特定し、なわばり置換の状況を把握したので合わせて報告する。

方 法

1. 調査地

調査は鹿児島県奄美諸島の喜界島中里地区(北緯28° 18', 東経129° 55'; 標高25m)で2009年5月20~26日と同年6月9~22日に行った(図1)。面積33.0haの調査地は、モクマオウ *Casuarina stricta* を交えた常緑広葉樹林が広い面積を占める。そのほか、シチヘンゲ(ランタナ) *Lantana camara* を主体とする低木林、野生化した牧草ネピアグラス *Pennisetum purpureum* の草原、畑地、公園の芝生も含まれる。

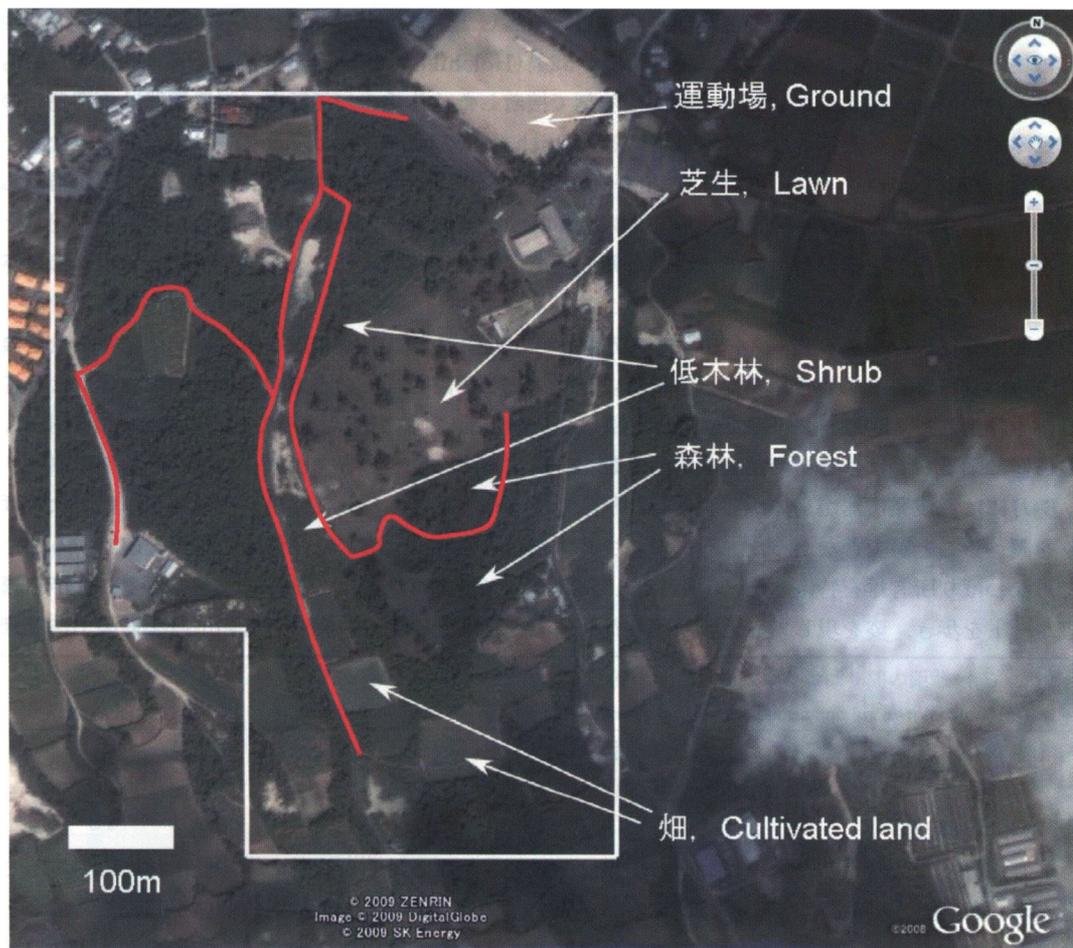


図1. 調査地. 赤線で示したのが、調査ルート.

Fig. 1. Study area. Red lines show the census-route.

2. テリトリーマッピング

なわばりをもつ雄の密度を測定するためテリトリーマッピング法（なわばり記図法）による調査を行った。まず、調査地内のウグイスのさえずりがよく聞かれる地域を通るように1,834mのルートを設定した（図1）。これをゆっくりと（平均1.67km/時, $n = 12$ ）歩き、ウグイスのさえずり地点を地図上に記録した。なわばり境界を推定するために、個体の移動や、同時に複数の個体がさえずった地点はそれがわかるように記録した。この調査を5月は20, 21, 22, 23, 25, 26日に、6月は12, 13, 15, 17, 20, 22日に行った。5月、6月とも、それぞれの調査期間中になわばりが変化したと思われる観察はなかったので、それぞれ6日分の記録を重ね合わせて各月のなわばり配置を推定した。

3. 電波発信器を用いた調査

調査地では5月21, 23, 24, 25, 26日、及び6月19日に、さえずっている雄がいる場所がかすみ網を用いてウグイスを捕獲した（九州地方環境事務所第11-95号許可証に基づく）。捕獲個体は、個体

ごとに異なる色の組み合わせで色足環を装着し、放鳥した。また、5月23, 24, 25日に捕獲した7個体の雄には電波発信器を装着した。発信器は0.52g (Holohil Systems, LB-2; Ontario, Canada) のものを、背の羽毛の生えてない部分に瞬間接着剤で接着した。体重の3.6%までの発信器は小型鳥類の行動や生残に影響を及ぼさないとされている (Anich *et al.*, 2009b; Vukovich & Kilgo, 2009)。今回、発信器を装着したウグイスの雄は体重20.0~21.2gであり、発信器は体重の2.5~2.6%にしか当たらなかった。なお、7個の発信器のうち5個は、6月の調査において鳥体から脱落したことを確認した (再捕獲した雄に発信器が付いていない、電波発信地点が長期間移動しない、発信地点でウグイスが確認できないなどによる)。

電波の受信には、5エレメント八木アンテナ (第一電波工業, A144S5R; 東京) を接続した受信機 (ICOM, IC-R20; 大阪) を用いた。2カ所以上で電波が発信されている方向を求め、周波数によって個体を特定して、地図上に個体の位置を記録した。その際、個体がさえずっていたか否かも記録した。発信器によるなわばり分布の調査は、5月25, 26日に行った。

6月には電波発信器が鳥体から脱落したり、電池寿命が尽きたりしたため、発信器を用いてなわばりを調べることができなかった。そこで、さえずりを再生して反応した個体の色足環を確認することで、なわばり所有雄を特定した。6月18, 19, 22日にダイトウウグイスのさえずりを再生しながら調査ルートを歩き、姿を現してさえずり返した個体の色足環を確認した場合、その位置を地図上に記録した。

結 果

1. なわばり密度

5月に行ったテリトリーマッピングの結果は、雄のさえずる地点が森林の縁や低木林に集中することを示した (図2; 図1も参照)。雄間の身体的闘争は観察されなかった。ある個体が移動した場合は同一なわばり内であり、また同時に複数個体のさえずりを聞いた場合はそれぞれのさえずり地点を別のなわばり内にあるとすると、調査地内に9なわばりが認められた (図2)。

同じ時期に発信器を装着した7個体のさえずり地点を調べた結果は、これらの個体のなわばり境界がテリトリーマッピング法で推定されたものとほぼ一致することを示した (図3)。しかし、テリトリーマッピングで、さえずり地点集中部分が複数あるものの同時鳴きが記録されなかったため一つのなわばりであると推定されたd (図2) は、GG雄, PW雄, 未標識雄の3個体のなわばりを含むことが発信器による調査から明らかとなった (図3)。また、VW雄は、さえずり地点集中部分が二カ所に離れて分布することが発信器によって明らかとなった (図3) が、テリトリーマッピングでは二カ所は別々のなわばりと推定されていた (図2のg, h)。発信器によって個体を特定できない未標識個体のさえずり地点は、調査地に広く分布していた (図3)。未標識個体が1~3個体であったとすると、発信器を装着した7個体と合わせ、8~10個体がなわばりをもっていた。

6月に行ったテリトリーマッピングの結果も、さえずり地点が林縁や低木林に集中することを示した (図4; 図1も参照)。5月の結果と同様に、個体の移動と同時鳴きを基準になわばり境界を描くと、13なわばりが認められた (図4)。このなわばり数は5月のものよりも多い。しかし、調査地の周辺部 (図4右と右下部分) で少ない回数記録されたさえずりによって認められたなわばりがあり、直ちになわばり数が増加したとは言えない。

6月にさえずり再生によって色足環を確認した雄は6個体であった(図5)。さえずっている個体の中には再生に対して顕著な反応を示さず、足環を確認できない個体もいたため、この調査からなわばりの配置やなわばり雄の個体数はわからなかった。

以上をまとめると、調査地には5,6月に8~13個体の雄がなわばりをもっており、なわばりの密度は24.3~39.4/km²であった。

2. なわばりへの他個体の侵入

発信電波の追跡とかすみ網での捕獲から、さえずることなく他のなわばりに侵入していた雄が発見された(表1)。侵入雄のうち5個体は調査地内になわばりをもっていた。侵入は隣接するなわばりに対して行われた例が多かった(GY雄, VW雄, SW雄, BS雄)が、他のなわばりを越えて行われた例もあった(RO雄による2例)。また、他の3個体(YS雄, BR雄, YR雄)は捕獲によって発見されたが、捕獲時以外に足環を確認することがなかったため、調査地内になわばりをもっている個体であるかどうかはわからなかった。

表1. なわばりに侵入した雄

Table 1. Territorial intrusion by male Japanese Bush Warblers.

侵入雄 Intruder	侵入されたなわばり雄 Territory owner	侵入地点と侵入雄なわばり間の距離* (m) Distance between the point and his own territory (m)
YS	GY	—**
BR	GY	—**
GY	RO	88
RO	SW	209
YR	SW	—**
VW	SW	30
VW	SW	24
RO	VW	308
SW	VW	88
BS	VW	65

* 侵入地点と、それに最も近い侵入雄のさえずり地点の間の距離。

Distance between the intrusion point and the nearest singing point of the intruder.

** なわばりを確認できなかった雄。

The territory of the intruder was not detected.

3. なわばり置換

6月にさえずりの再生によって個体を特定できた6個体のなわばり雄は、いずれも5月からなわばりをもっていた個体であった(図5; 図3も参照)。これらの個体のなわばりの配置は大きく変化していなかった。ただし、5月になわばりをもっていたGY雄は調査地から消失したか、他の場所になわばりを移したものの標識を確認されなかった。5月にGY雄がなわばりをもっていた場所は、隣接したなわばりを構えていたRO雄が占めていた。5月にRO雄がなわばりとしていた場所は、隣接していたPW雄が占めていた。

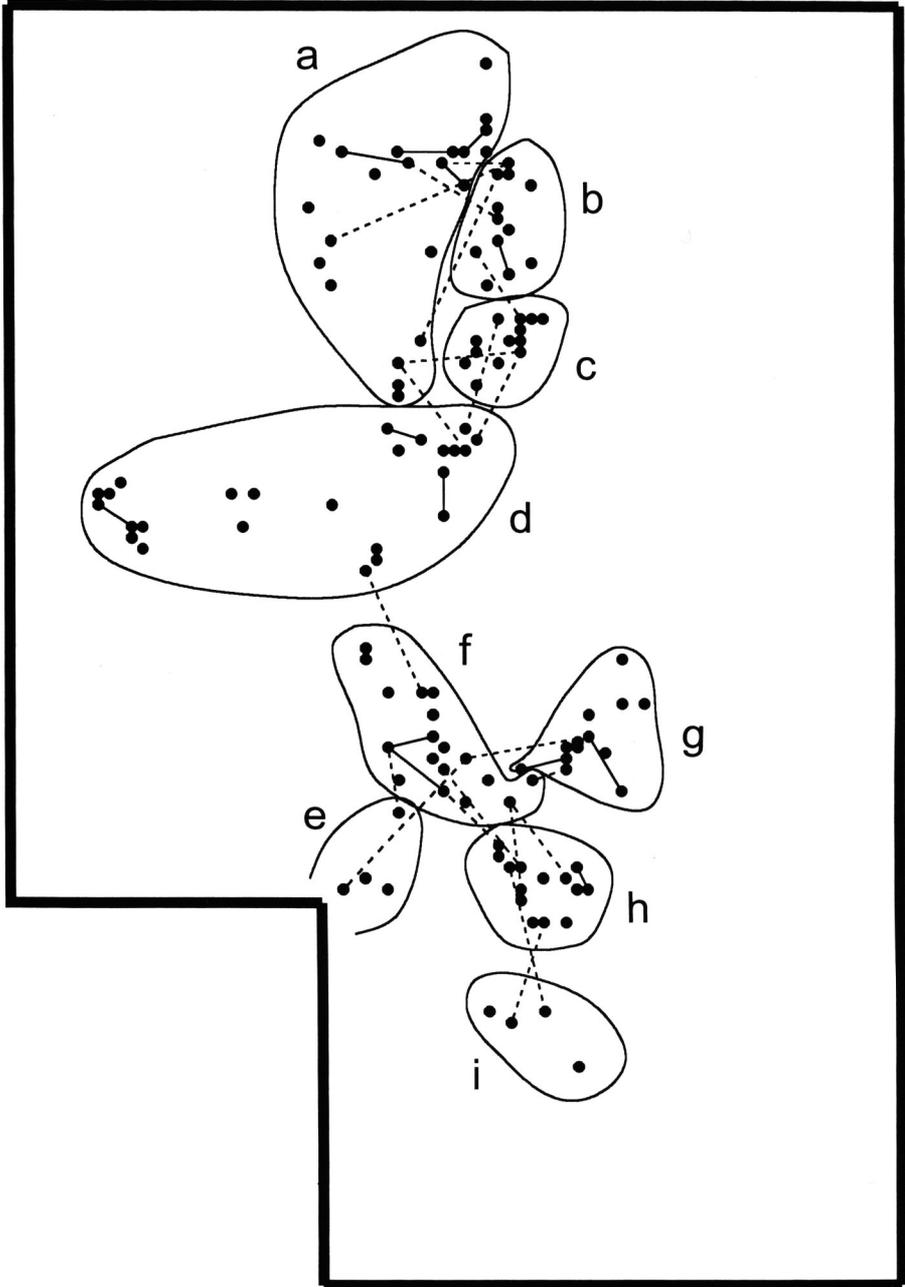


図2. テリトリーマッピング法によって調べた5月のなわばり. 黒丸はさえずり地点, 実線は同一個体の移動, 点線は二つの地点で同時にさえずりが聞かれたことを示す. なわばりに付したアルファベットは特定の個体を表すものではない.

Fig. 2. Distribution of territories in May, using territory mapping method. Dots show song posts. Solid and dotted lines show movement of an individual and simultaneous singing, respectively. Alphabets indicate assumed territories (not identified male code).

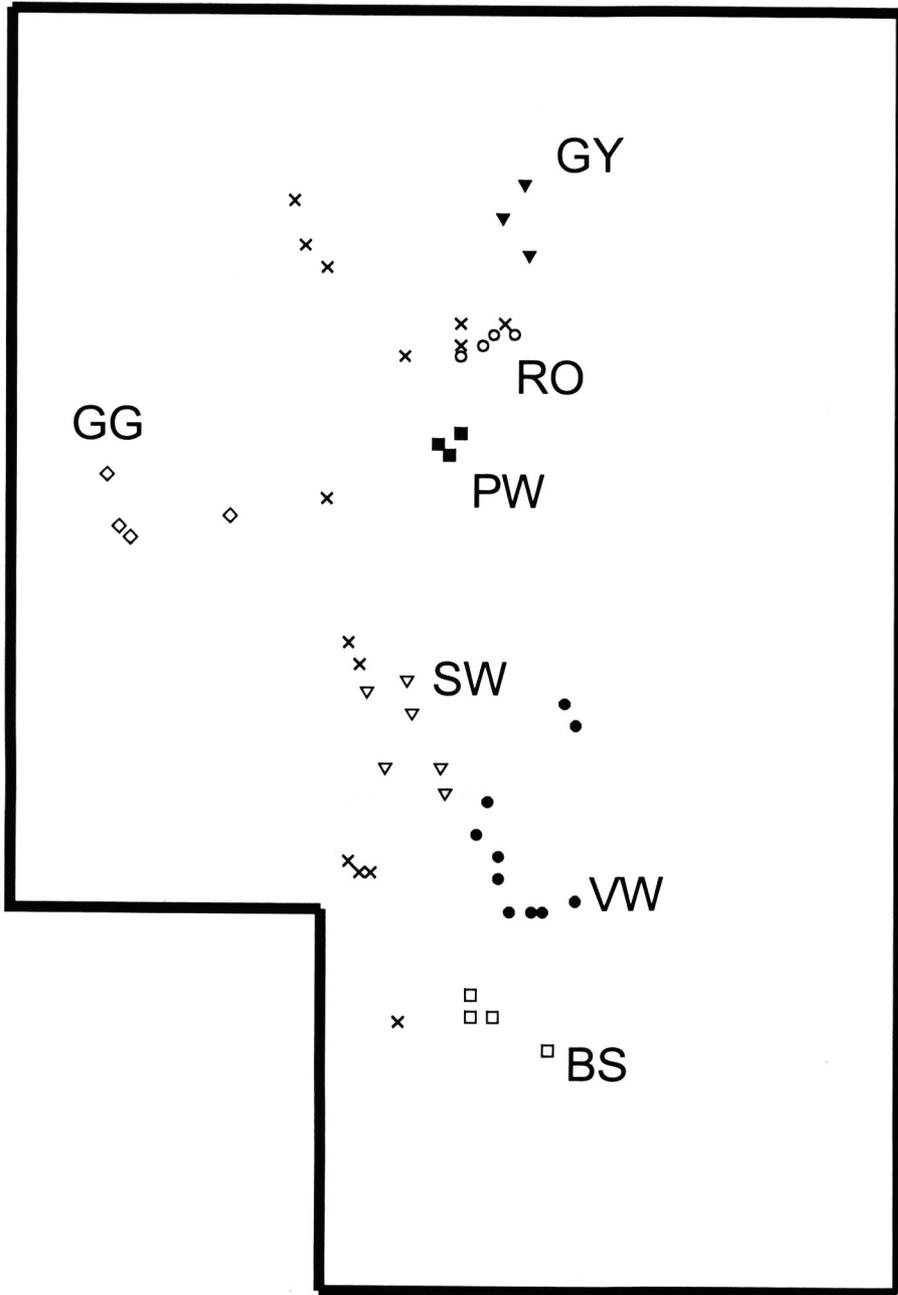


図3. 電波発信器によって調べた5月のなわばり. さえずり地点は雄によって異なる印で表してある. ×印は発信器が装着されておらず, 個体識別できなかった雄のさえずり地点.

Fig. 3. Distribution of territories in May, using radio-telemetry. Song posts of the same individual are shown with the same symbol. X-marks indicate song posts of unidentified males that were not attached radio-transmitters.

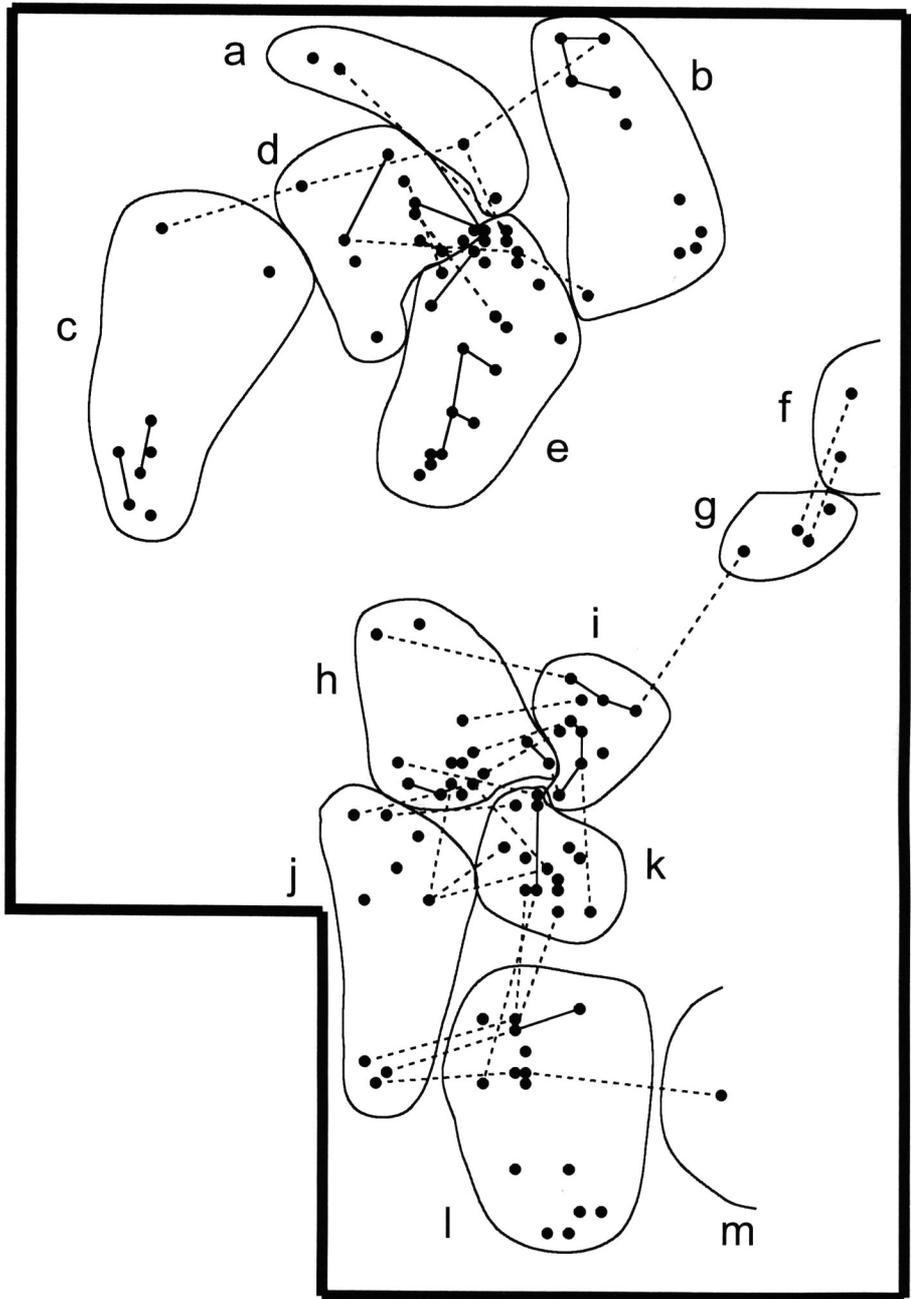


図 4. テリトリーマッピング法によって調べた 6 月のなわばり. 説明は図 2 を参照.

Fig. 4. Distribution of territories in June, using territory mapping method. See Fig. 2 for illustrations.

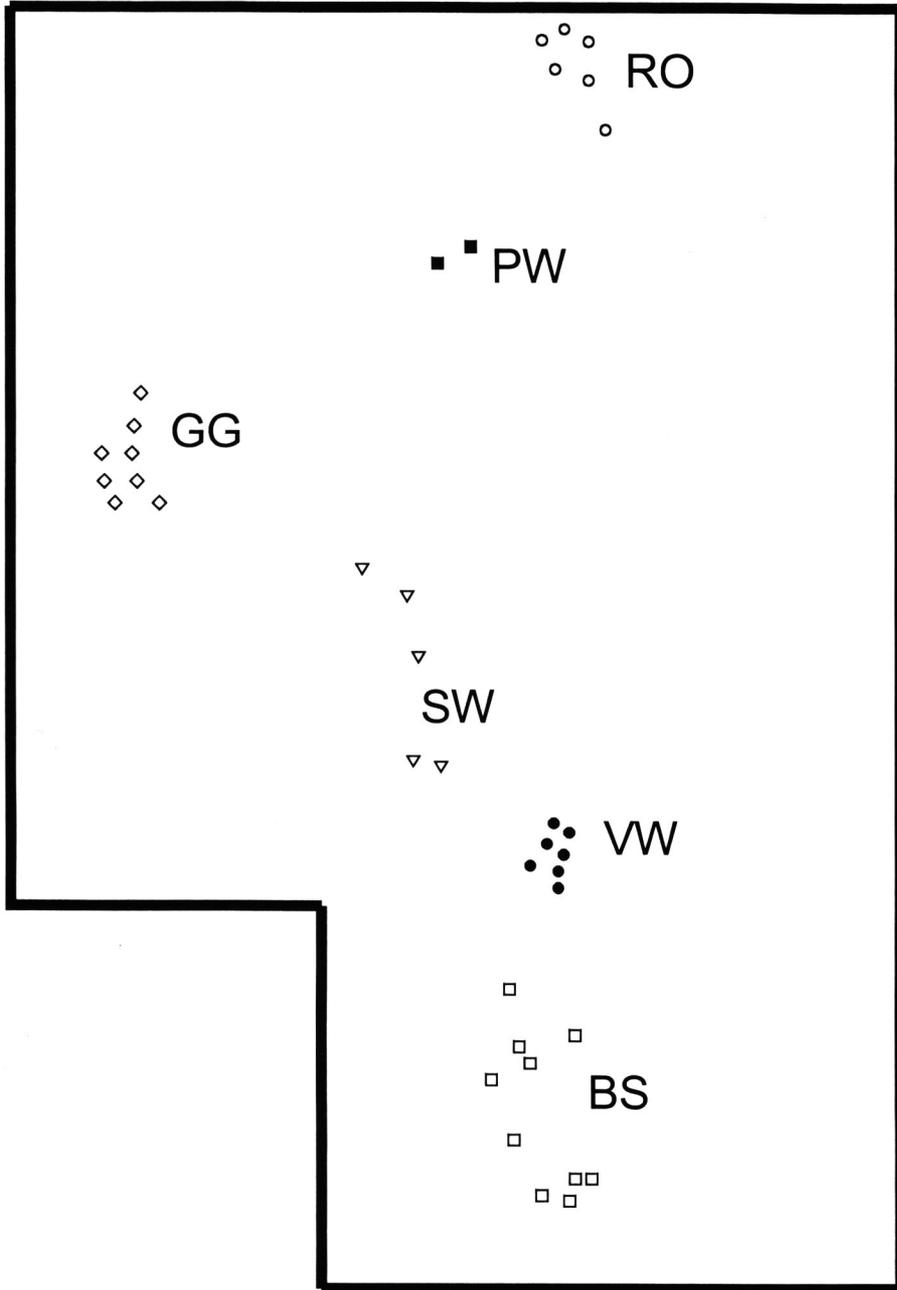


図 5. 音声再生によって調べた 6 月のなわばり雄. さえずり地点は雄によって異なる印で表してある.

Fig. 5. Distribution of territorial males in June, using song playback. Song posts of the same individual are shown with the same symbol.

考 察

テリトリーマッピング法で得たデータからなわばりを推定する際には、二つの問題があると考えられる。一つは、複数個体のなわばりが重複している場合に、そのことを把握できない可能性があることである。今、A, B の二個体のなわばりが重複しているとする。重複部分で B がさえずり、同時に A が重複部分ではない自らのなわばり内でさえずっていた場合、重複部分は A のなわばりではないと認識される。逆に、重複部分で A がさえずり、同時に B が自らのなわばり内でさえずっていた場合、重複部分は B のなわばりではないと認識される。これらのデータからは、重複部分には第三の個体のなわばりが描かれることになる。このような場合、なわばり数を多く見積もってしまい、実際よりもなわばり密度が高く評価されることになる。なわばり重複があることを知ることができるのは、A, B それぞれの個体を追跡観察することができて、重複部分と重複部分ではない自らのなわばりを行き来していることを確認した場合だけである。テリトリーマッピング法のもう一つの問題は、さえずり地点の集中する部分が離れて存在していて、その間で同時鳴きが記録されていない場合に、それぞれの部分は同一個体のなわばりか、異なる個体のなわばりかが主観的に判断されることである。

今回、電波発信器を用いてなわばり境界を正確に知ることができたので、テリトリーマッピング法によって正しくなわばりが描かれていたかどうかを検討する。5月のテリトリーマッピングの結果を電波発信器による結果と比べてみると、調査地内のなわばりは個体間で重複が認められなかった(図3)ので、これについては同時鳴きによって正しくなわばり境界が描かれていた(図2)。一方、さえずり集中部分が離れて存在する場合には、テリトリーマッピング法で描いたなわばり境界は実際のものとなっていた。複数個体のなわばりを一つにしてしまったり(図2のd)、同一個体の二つのさえずり集中部分を異なる個体のなわばりとしてしまったり(図2のg, h)していた。前者の誤りはマッピングの調査回数を増やすことで同時鳴きを記録することができれば避けられるが、後者の誤りは同一個体の移動(行き来)を観察しない限り避けることができない。テリトリーマッピングではこのような誤りが起こり得るので、なわばりの分布や密度が正しく評価されないことがあるのは十分注意すべきだろう。

本研究では、調査地内のすべてのなわばり雄に発信器を付けることができなかったため、テリトリーマッピングと発信器による調査結果からおおよそのなわばり密度を求めた。なわばりの密度は $24.3 \sim 39.4/\text{km}^2$ であった。これは小笠原諸島の $158/\text{km}^2$ (Hamao & Ueda (1999) 図1から算出) よりも低く、本州の $8.5 \sim 11.9/\text{km}^2$ (濱尾 (1992) の記述から算出) よりも高いものであった。一般に、島では本土に比べて同種の鳥の生息密度が高いことが知られている (Cody, 1971; Yeaton & Cody, 1974; Higuchi, 1976)。調査地、喜界島のダイトウウグイスも本土よりもなわばり密度が高かった。調査地内にはウグイスが生息できない公園の芝生や畑地も含まれているので、実際には本土よりもかなり生息密度が高いと言える。喜界島で繁殖するスズメ目鳥類は、イソヒヨドリ *Monticola solitarius*, ウグイス, セッカ *Cisticola juncidis*, サンコウチョウ *Terpsiphone atrocaudata*, メジロ *Zosterops japonicus*, スズメ *Passer montanus*, ハシブトガラス *Corvus macrorhynchos* の7種に過ぎないと見られ(濱尾, 個人的観察), 少数の種が資源を独占し高密度で生息している可能性がある。また、人為的に移入されたネズミ類やイタチ *Mustela itatsi* による捕食はある(濱尾, 2009; 坂上ほか, 2009)ものの、捕食性の動物が少なく、渡りも行わないため、ウグイスの死亡率が低く、それが高密度を生み出しているのかも知れない。

今回の調査で、約1ヶ月の間になわばりを失った雄は、7個体中1個体だけであった。多くの個体が1ヶ月以上の期間はなわばりを維持していた(図3, 5)。本州で67%のなわばり雄が1ヶ月以内になわばりを失うこと(濱尾(1992)の図3に基づく)と比べると、喜界島ではなわばりが維持される期間が長いものと思われる。一方、なわばりをもたないフローターと思われる個体によるものを含め、なわばりへの侵入は一定の頻度で起きていた(表1)。他雄によるなわばり侵入が、つがい外交尾やなわばりの置換に結びつくのかどうかはさらに調査が必要である。

まとめると、喜界島のダイトウウグイスは本土のウグイスよりも高いなわばり密度で生息していた。テリトリーマッピング法によって描かれたなわばりは、特にさえぎり集中部分が離れて存在した場合に、発信器による調査で明らかになったなわばりと合致しない場合があった。なわばりが維持される期間は本土のウグイスよりも長いと考えられたが、なわばりへの侵入はある程度の頻度で起きていた。今後、このようななわばり性が繁殖生態とどのような関係があるか調査が必要である。

謝 辞

現地調査にご協力頂いた坂上舞(帝京科学大学)、鳥飼久裕(奄美野鳥の会)、水田拓(環境省奄美野生生物保護センター)、西海功(国立科学博物館)、岩見恭子(同)の皆さん、そして電波発信器・受信機についてご助言を頂いた阿部晴恵(日本モンキーセンター)、植田睦之(バードリサーチ)、渡部良樹、山口恭弘(農業・食品産業技術総合研究機構)、内田博(比企野生生物研究所)の皆さんに御礼申し上げます。また、調査に便宜を与えて下さった喜界町役場に感謝します。

要 約

南西諸島に分布するダイトウウグイス *Cettia diphone restricta* のなわばり性を明らかにするため、2009年の5、6月に奄美諸島喜界島で調査を行った。調査では雄に発信器を付けて追跡することで、テリトリーマッピング法の結果を検証し、また他雄のなわばりへの侵入をも記録した。雄のさえぎり地点は林縁や低木林に集中していた。テリトリーマッピング法では、同一個体のさえぎり地点集中部分が離れている場合、なわばりを正しく評価できなかった。なわばりの密度は24.3~39.4/km²であり、本州でのものよりも高かった。なわばり所有者以外の雄によるなわばりへの侵入が、8雄10例発見された。なわばりの置換は少なく、1ヶ月後に7雄中6雄がなわばりを維持していた。このようななわばり性と繁殖生態との関連を今後明らかにしていく必要がある。

引 用 文 献

- Anich, N. M., Benson, T. J. & Bednarz, J. C. 2009a. Estimating territory and home-range sizes: do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? *Auk*, 126: 626-634.
- Anich, N. M., Benson, T. J. & Bednarz, J. C. 2009b. Effect of radio transmitters on return rates of Swainson's Warblers. *Journal of Field Ornithology*, 80: 206-211.
- Cody, M. L. 1971. Ecological aspects of reproduction. Farmer, D. S. & King, J. R. (eds.) *Avian Biology*, Vol. 1. 586pp. 461-512. Academic Press, New York.

- 濱尾章二. 1992. 番い関係の希薄なウグイスの一夫多妻について. 日本鳥学会誌, 40: 51-66.
- 濱尾章二. 1993. さえずりによるウグイスの個体識別. 日本鳥学会誌, 41: 1-8.
- 濱尾章二. 1997. 一夫多妻の鳥, ウグイス. 63pp. 文一総合出版, 東京.
- 濱尾章二. 2009. 巢内に設置した温度データロガーによるダイトウウグイスの繁殖経過の推定. 自然教育園報告, (40): 73-81.
- Hamao, S. & Saito, D. S. 2005. Extrapair fertilizations in the Black-browed Reed Warbler (*Acrocephalus bistrigiceps*): effects of mating status and nesting cycle of cuckolded and cuckolder males. *Auk*, 122: 1086-1096.
- Hamao, S. & Ueda, K. 1999. Reduced territory size of an island subspecies of the Bush Warbler *Cettia diphone*. *Japanese Journal of Ornithology*, 47: 57-60.
- 羽田健三・岡部剛士. 1970. ウグイスの生活史に関する研究. 1. 繁殖生活. 山階鳥類研究所研究報告, 6: 131-140.
- Higuchi, H. 1976. Comparative study on the breeding of mainland and island subspecies of the Varied Tit, *Parus varius*. *Tori*, 25: 11-20.
- 梶田学. 2002. ウグイスの種内系統と生物地理. 遺伝, 56(2): 42-46.
- 梶田学・真野徹・佐藤文男. 2002. 沖縄島に生息するウグイス *Cettia diphone* の二型について—多変量解析によるリュウキュウウグイスとダイトウウグイスの再評価—. 山階鳥類研究所研究報告, 33: 148-167.
- MacArthur, R. H., Diamond, J. M. & Source, J. R. K. 1972. Density Compensation in Island Faunas. *Ecology*, 53: 330-342.
- 日本鳥学会. 2000. 日本鳥類目録, 改訂第6版. 345pp. 日本鳥学会, 帯広.
- Pitcher, T. E. & Stutchbury, B. J. M., 2000. Extraterritorial forays and male parental care in Hooded Warblers. *Animal Behaviour*, 59: 1261-1269.
- 坂上舞・濱尾章二・森貴久. 2009. 喜界島における鳥の巢の捕食: 営巣環境による捕食率の違いと捕食者の特定. 日本鳥学会 2009 年度大会講演要旨集: 136.
- Vukovich, M. & Kilgo, J. C. 2009. Effects of radio transmitters on the behavior of Red-headed Woodpeckers. *Journal of Field Ornithology*, 80: 308-313.
- Yeaton, R. I. & Cody, M. L. 1974. Competitive release in island song sparrow populations. *Theoretical Population Biology*, 5: 42-58.

Summary

I investigated the territoriality of an island population of the Japanese Bush Warbler *Cettia diphone restricta* using radio-telemetry on Kikai Island of the Amami Islands, during the breeding season in 2009. Males sang at the forest edges and shrubs. Radio-telemetry revealed that territories drawn by territory mapping method were incorrect when singing points were clustered at two or more separate areas. The density of territories was 24.3 – 39.4/km², which was higher than previously reported density in the mainland. Ten territorial intrusions by eight males were detected. Six out of seven males maintained their territories during one month (May – June).

Further study is required to understand the relation between the territoriality and breeding ecology of the population.