

Short Note (短 報)

ケリの配偶システムと営巣場所への帰還性

脇坂英弥^{1,*}・脇坂啓子²・中川宗孝³・江崎保男⁴

Mating System and Nest Site Fidelity of the Grey-headed Lapwing *Vanellus cinereus*

Hideya Wakisaka^{1,*}, Keiko Wakisaka², Munetaka Nakagawa³ and Yasuo Ezaki⁴

Abstract. We studied breeding ecology of the Grey-headed Lapwing *Vanellus cinereus* by tracing nesting of 31 banded adults and their precocial chicks in Ogura-ike Farmland, Kyoto, for five breeding seasons from 2007 to 2011. From incubation to chick-rearing periods, banded males and females of seven pairs took care of their offspring cooperatively and the monogamous mating system of this species was confirmed. The pair relationship was maintained over years, notably in two pairs which remained stable for four and five years, respectively, even after failure in breeding. Thirteen birds (four males, eight females, one bird sex-unknown) returned to the study area and nested on the same block of the paddy field. Thus, nest site fidelity in this species can be strong.

Key words: Breeding ecology, Grey-headed Lapwings, Mating system, Nest site fidelity, Pair-bond.

キーワード: 繁殖生態, ケリ, 配偶システム, 営巣場所への帰還性, つがいのきずな.

Received 11 May 2014, Revised 12 September 2014, 2nd Revision 19 January 2015, 3rd Revision 20 February 2015, Accepted 3 March 2015.

¹ 兵庫県立大学大学院環境人間学研究科, 〒670-0092 兵庫県姫路市新在家本町1-1-12.

E-mail: hk-wakisaka@nifty.com

² 京都工芸繊維大学大学院応用生物学部門, 〒606-8585 京都市左京区松ヶ崎橋上町1.

³ 巨椋野外鳥類研究会, 〒610-0111 京都府城陽市西富野南垣内13.

⁴ 兵庫県立大学大学院地域資源マネジメント研究科, 〒668-0814 兵庫県豊岡市祥雲寺128.

* 責任著者

¹ Graduate School of Human Science and Environment, University of Hyogo, Shinzaike-Honmachi, Himeji, Hyogo 670-0092, Japan. E-mail: hk-wakisaka@nifty.com

² Department of Applied Biology, Kyoto Institute of Technology, Matsugasaki, Sakyo-ku, Kyoto 606-8585, Japan.

³ Ogura Wild Bird Research Club, Minami-Kakiuchi 13, Nishi-Tono, Joyo, Kyoto 610-0111, Japan.

⁴ Graduate School of Regional Resource Management, University of Hyogo, Shounji 128, Toyooka, Hyogo 668-0814, Japan.

* Corresponding author.

はじめに

チドリ目の鳥類には一夫一妻、一夫多妻および一妻多夫を含む様々な配偶システムが知られており、鳥類の配偶システムを研究する上で興味深い材料である (Liker & Székely 1999)。比較的研究の進んでいるタゲリ *Vanellus vanellus* では、識別個体の追跡により、配偶システムと営巣場所への帰還に関する研究がなされており、一夫一妻以外にも一夫多妻が存在することや、成鳥が営巣場所に強い執着性をもつこと、ヒナが生まれた場所へ帰還する傾向の強いことが明らかになっている (Thompson *et al.* 1994, Byrkjedal *et al.* 1997, Parish *et al.* 1997)。

日本で繁殖するケリ *V. cinereus* は水田を主たる営巣場所とし、本州から九州にかけて繁殖する (日本鳥学会 2012)。早成性である本種のヒナはふ化後すぐに歩行し、親鳥から給餌を受けずに自ら餌を採る。また「一夫一妻の配偶システムをもつ」との定性的な記載があるものの (中村・中村 1995)、これまでおこなわれた研究 (奥川ほか 1970, Ohno 1996, Takahashi & Ohkawara 2007) で個体を識別したものはなく、配偶システムに関する研究はない。また本種の移動や分散、ならびに繁殖地への帰還に関する知見も得られていない。

本稿では、圃場整備済み水田において色足環により個体識別したケリ成鳥を対象とし、産卵から育雛に至る繁殖経過および親によるヒナの世話を5年間にわたって調査した結果に基づき、ケリの配偶システムの解明を試みた。また、本個体群は繁殖期が終わると必ず一度は調査地内から姿を消し、翌年の繁殖期に帰還するパターンを示す (脇坂ほか 未発表) ことから、年を隔てたつがいの継続、ならびに繁殖個体の営巣場所への帰還性についても論じた。

方 法

調査は2007年から2011年の5繁殖期に、京都府南部の巨椋池干拓地 (京都市、宇治市、久世郡久御山町、約700 ha) でおこなった。調査地を、一般車両が通行可能な大きな農道 (幅3~5 m) を境界とする10の調査区に分け、それぞれに調査区名をつけた (Fig. 1)。調査地は、大部分を占める圃場整備済み水田と、点在する畑地やビニールハウスなどにより構成されているが、全ての田面は水路 (幅0.5~1 m, 高さ0.3~1 m, 水深0~0.3 m) と農家の使用する軽トラックが通行できる農道 (幅2 m以上) に必ず面しており、農道はコンクリートで舗装されたものとそうでないものが混在している。調査地の水田では6月上旬に田植えが始まり、ケリは3月から6月の間に産卵するが、田植えのために湛水が開始される前までは、ほとんどの巣が田面上につくられる (脇坂ほか 未発表)。仁部 (1979) は「ケリは地上の砂地に窪みを掘って枯れ草や木片などを敷く」と述べているが、本調査地のケリも同様に田面の地上に皿形の凹みをつくり、そこに枯れたイネ科草本を敷き詰めた産座を設けていた。

2007年の繁殖期に色足環による個体識別のため、巣に括り罫を設置して、抱卵に戻った親鳥を捕獲した。本種はつがいの雌雄が交代で抱卵する (中村・中村 1995) と考えられていることから、1個体目の親鳥を捕獲した後、それを綿製の袋に入れて30分間保持しながら、2個体目の親鳥が抱卵に来るのを待った。そして2個体目が巣に戻った場合はこれを捕獲し、速やかに後述する処置をおこなった後に2個体を同時に放鳥した。ただし、抱卵放棄を避けるため、1個体目を捕獲してからの30分間にもう1個体が巣に戻らなかった場合は、捕獲した個体をすみやかに放鳥して罫を回収し、その後の捕獲をおこなわなかった。その結果28個体を捕

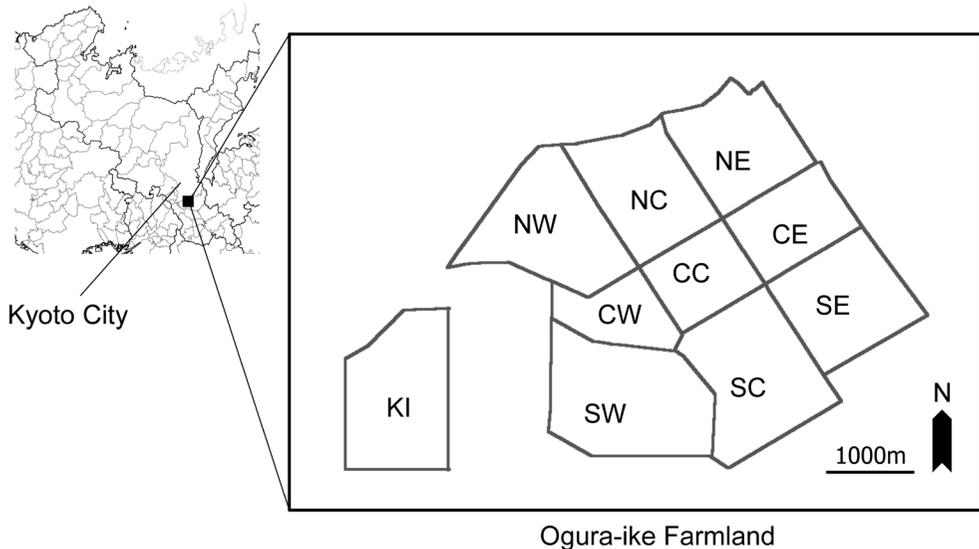


Fig. 1. Study area. Thick lines indicate farm roads serving as the border between sub-study-sites.

獲でき、放鳥後に全個体の行動を観察したところ、全ての親鳥が巣に戻って抱卵し、抱卵放棄は1例もなかった。捕獲した個体には、右脚に環境省金属足環1個を装着後、右脚に1個、左脚に2個の色足環を、組み合わせを違えて装着し、個体識別を可能にした。また各個体から採血をおこない、血液から得たDNAを用いて、Fridolfsson & Ellegren (1999) に従って性判別をおこなった。性判別法の詳細はWakisaka *et al.* (2006) を参照されたい。ただし、一部の個体は、血液サンプルの劣化により性判別ができなかった。括り罫を用いた捕獲、色足環と環境省金属足環の装着、ならびに血液採取にあたっては、環境省および京都府からそれぞれ許可を得た。

標識した28個体のうち両親とも捕獲標識できたのは6つがい12個体、片親のみ捕獲標識できたのが16つがい16個体であった。また、今回、色足環を装着した28個体以外に、中川（未発表）が1995年と2003年に足環を装着したケリ成鳥3個体が調査地内で確認された。そこでこの3個体を合わせた計31個体を本研究の対象とし、筆者らが標識した28個体には1から28、中川が標識した3個体には29から31の個体番号 (ID) を与えた。

2007年から2011年の3月から6月に、7日から14日に1回、調査地全体を網羅するルートセンサスをおこなった。その際には、航空写真を基に作成した、個々の田面区画まで判別できる地図を用意し、ケリを発見する毎に地図に個体の位置をプロットすると同時に、その行動をできるだけ詳しく観察記録した。田面に座っているケリを発見した際は、その場所に近づいてケリを立たせ、巣の有無、および巣があった場合は巣内の卵数を記録した。こうした調査を毎回おこない、調査地全域における標識個体とそれらの巣の分布を把握した。

卵が存在することを確認した巣は、次回以降の調査時には必ずその存在を確認し、繁殖の経過を記録した。ただし、前回の調査で卵があることを確認した巣に親鳥が座っていた場合は、

抱卵の継続と考え、巣への接近を控えた。一方、前回の調査で親鳥が抱卵していたにもかかわらず、当該調査で親鳥が巣に座っていなかった場合は、巣に近づきその中を確認した。巣内に卵がない場合は、巣付近で親鳥とヒナを探した。ヒナはふ化後2週間までは、巣のあった田面もしくは、これに接する周囲8枚の田面にいることが分かっている（脇坂ほか 未発表）、この範囲を双眼鏡（8倍）と望遠鏡（30倍）を用いて入念に探索した。

結 果

Figure 2に標識31個体による計46巣の産卵期、卵数およびふ化の成否を示す。産卵期を月別にまとめると、3月が16巣、4月が17巣、5月が11巣、6月が2巣であった。1巣あたりの卵数は1から4の範囲（4卵25巣、3卵13巣、2卵3巣、1卵4巣、不明1巣）で過半数が4卵、平均（±標準偏差）は 3.3 ± 1.0 卵（ $n=45$ ）であった。

両親とも捕獲標識できた6つがい12個体のうち、2つがい4個体（ID 8/9, 22/23）が複数年にわたって営巣した（Fig. 2）。ID8/9つがいは2007年から2010年にかけて4年連続してKI区内の同じ田面で営巣したが、いずれの年も繁殖に失敗した。また、2011年にはID9オスが引き続き同一田面で営巣し、調査期間中においては初めてヒナをふ化させたが、相手は未標識個体であった。この年、ID8メスは調査地では確認されなかった。次に、ID22/23つがいは2007年5

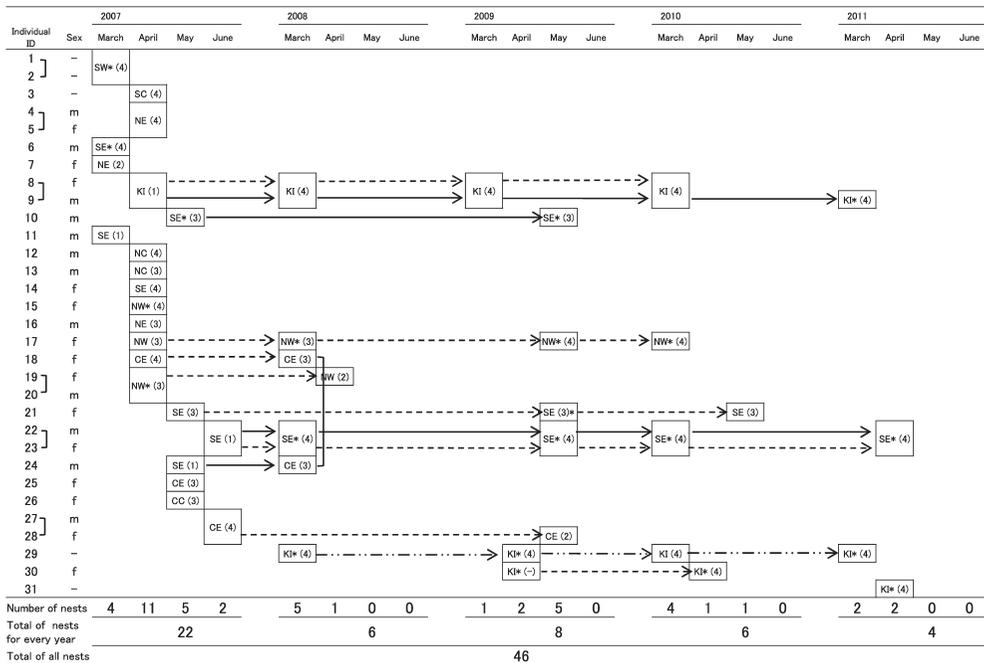


Fig. 2. Egg-laying months and hatching success of banded lapwings. Squares represent nests with the sub-study-site name and the number of eggs in parentheses. Two birds connected by vertical lines indicate pairs. Arrows indicate repeated nesting over years by the same individuals: solid for males, dashed for females, and the other for sex-unknown birds. Asterisks are added when hatching was successful.

月にSE区の田面で営巣し、抱卵途中で繁殖に失敗したが、翌2008年の3月にも再びSE区と同じ田面で営巣し、ヒナをふ化させた。以後、2009年から2011年にかけても、毎年SE区と同じ田面で営巣し、いずれの年もヒナをふ化させた。このように、年を隔てて調査地内での生息が確認された2つがいは、少なくとも4年間はずがいは関係を維持し、同じ田面で営巣を繰り返した。これら以外の4つがいは(ID1/2, 4/5, 19/20, 27/28)は2007年に営巣が確認され、ID1/2つがいは3月、ID4/5およびID19/20は4月、ID27/28は6月にそれぞれ営巣したものの、全て抱卵途中で繁殖に失敗した。これら4つがいは8個体(オス3, メス3, 性不明2)のうち6個体(ID1, 2, 4, 5, 20, 27: オス3, メス1, 性不明2)は翌年以降、調査地内で再び記録されることはなかった。残り2個体のうち、ID19メスは翌年の2008年4月に未標識個体とつがいとなり、前回と同じ田面(NW区)で営巣したが、繁殖途中で失敗し、その後消失した。ID28メスは2008年には調査地内で目撃されず、2年後の2009年5月に未標識個体とつがいとなり、2007年と同じ田面(CE区)で営巣したが、繁殖途中で失敗し、その後消失した。これら雌雄とも標識された6つがいは12個体のなかで、双方が調査地内に滞在しているにもかかわらず配偶者を替えた例は認められなかった。

次に、2007年に未標識個体とつがいになった標識個体16個体のうち複数年にわたって営巣したのは5個体、単年のみ営巣したのは11個体であった(Fig. 2)。前者のうち、ID18メスは2007年にはCE区で未標識個体と営巣したが、翌2008年には前年にSE区で繁殖に失敗したID24オスとつがいになり再びCE区と同じ田面で営巣した。また、この2個体以外の3個体(ID10オス, ID17メス, ID21メス)は2~4回にわたって、年を隔てても同一田面で営巣した。なお、ID24オスは、本研究中で唯一、年を隔てた営巣場所の移動が確認された個体である。

中川が2006年以前に捕獲標識した3個体(ID29, 30, 31)のうちID29は2008年3月、ID30は2009年4月、ID31は2011年4月に初めて営巣しているのが確認されたものであり、それまでのそれぞれ1年、2年、4年の間、調査地での生息ならびに営巣は確認されなかった。ID29は2008年から2011年にかけてKI区の同一田面で4年続けて営巣し、2008, 2009, 2011年の3年はふ化成功であったのに対し、2010年のみ抱卵途中で失敗した。ID30は2009, 2010年の2年続けてKI区の同一田面で営巣してふ化に成功した。ID31は2011年4月にKI区で営巣してふ化に成功した。

以上をまとめると、複数年繁殖した13羽の標識個体のうち、オス1個体を除いた12個体は、同一田面で継続的に営巣した(Fig. 2)。12個体の内訳はオス4個体、メス7個体、性不明1個体であり、雌雄ともに年を隔てて、同一場所で営巣する傾向が認められた。なお、複数年同一田面で営巣した12個体のうち3個体(ID10オス, ID21メス, ID28メス)と中川が2006年以前に標識した3個体、計6個体には、同一田面での繁殖の間に調査地での生息も営巣も確認できない空白年があった。

年毎の標識個体の帰還率(各年の繁殖個体のうち、翌年に同一田面へ帰還して繁殖した個体の割合)は、2007-2008年が28個体中9個体(0.32)、2008-2009年が9個体中6個体(0.67)、2009-2010年が10個体中8個体(0.80)、2010-2011年が8個体中4個体(0.50)であり、年によるばらつきが見られた。

5繁殖期間中に、両親がともに標識個体であった7つがいによる延べ14巣を計30回訪問して抱卵中の個体を記録したが、抱卵中の標識個体は全て当該巣の親鳥のいずれかであった。この

うち、抱卵していたのはオスが16例、メスが12例で、残りの2例は性別ができなかったつがいによるものであった。またこれら30回の訪問時、必ず巣の近傍（巣のある田面か、それに隣接する田面）にはもう1羽の標識個体があり、それは例外なく当該巣のもう1羽の親鳥だった。なお、周辺に当該つがい以外の個体が認められることはなかった。一方、1個体のみが標識個体であった22つがいによる延べ32巣を計50回訪問したところ、巣のある田面内あるいはその隣接田面のいずれかで、毎回成鳥2個体が確認された。そして標識個体が抱卵しているとき、その個体は必ず当該巣の片親であり、巣の周辺には未標識個体が認められた。逆に未標識個体が抱卵しているときは、標識個体はその近傍に滞在しており、その個体は必ず当該巣の片親であった。またこの場合も、これら2個体以外の成鳥が巣周辺もしくは隣接田面に認められることは一度もなかった。

5繁殖期間中に確認した46巣のうち、ふ化に成功したのは21巣で、確認したヒナの総数は41個体であった。また、1巣あたりの確認ヒナ数は1~3個体であり、1巣あたりの平均は 2.0 ± 0.8 個体となる。これら21巣からふ化したヒナ集団を総計44回観察したが、抱卵期と同様に、成鳥2個体が必ずヒナの近傍で記録された。このうち、両親とも標識された巣での13回の観察の全てにおいて、ヒナの近傍にいた2個体は、当該巣の両親であることが確認された。また、つがいの片方のみが標識されていた巣での31回の観察においては、必ずヒナの近傍には標識個体と未標識個体があり、前者は例外なく当該巣の親であることが確認された。また、これら21巣のヒナの初認日に、調査者がヒナのいる田面に進入した際（初認日以外、調査者は田面に進入しなかった）、全巣において2個体の成鳥が、調査者に対してケケケと激しく鳴く行動をとり、さらに、このうち19巣で調査者の頭上を旋回する威嚇行動をとった。

論 議

本研究の結果は、両親とも捕獲標識した巣では、抱卵、ふ化後のヒナへのつきそい、およびヒナに近づく調査者（捕食者）への警戒・威嚇を両親が協力しておこなっていることを示している。また片親のみ標識した巣で得られた結果もこのことに矛盾しない。これらのことは、本種が産卵、抱卵からヒナのふ化後の育雛に至る1繁殖期中、両親でヒナの世話にあたる、社会的な一夫一妻の配偶システムを有することを示している。また、同一つがいによる複数年の営巣を確認できた2つがいの記録から、本種では少なくとも5年間つがい関係が継続する場合があることも明らかになった。

一方、近縁のタゲリでは一夫一妻だけでなく、一夫多妻・一妻多夫の配偶システムの存在が知られており（Parish *et al.* 1997）、Byrkjedal *et al.*（1997）はノルウェー南西部での5年間にわたる研究により、23-41%のオスが一夫多妻、50-77%が一夫一妻となり、残りの0-21%がつがいになれなかったことを明らかにしているので、ケリについても一夫一妻以外の配偶システムが存在する可能性を否定できないが、このことを明らかにするには、今後のさらなる研究が必要である。

巨椋池干拓地で繁殖するケリは非繁殖期には調査地から姿を消すが（脇坂ほか 未発表）、本研究において複数年営巣した13個体（オス4個体、メス8個体、不明1個体）のうち12個体（0.92）が、年を隔てて同一田面で営巣し続けたことから、本種は年を隔てても同じ営巣場所を利用し続ける、帰還性の強い鳥という側面を持つと言える。一方、Thompson *et al.*（1994）

は、色足環で標識したタゲリの繁殖成鳥183個体のうち、翌年の繁殖期に同じ営巣場所へ帰還して営巣したのが147個体(0.80)であったことから、タゲリの繁殖成鳥には営巣場所への強い帰還性があることを明らかにした。観察例数が少ないものの、本研究からケリも同属のタゲリ同様に帰還性を持つことがわかった。しかしその一方で、年を隔てて同一田面で営巣し続けた12個体のうち6個体(オス2個体、メス2個体、不明2個体)には、調査地内で個体も巣も確認されなかった空白年が認められており、これらの標識個体が年によっては調査地以外の場所で繁殖期を過ごしていた可能性が高い。

以上のことから、ケリ成鳥には毎年定期的に同じ営巣場所で営巣する帰還性の強い個体がいる一方で、営巣地に必ずしも毎年戻らずに、空白年を経て帰還する個体が存在すると考えられる。しかし、これまで本調査地で放鳥したケリの標識個体が他の地域で確認された例は一度もなく、この空白年にケリがどこにいるのかは不明である。

本研究では、つがいの雌雄が生き残っているにもかかわらず、つがいが替わった離婚の例は認められなかった。加えて、わずか2つがいの記録ながら本種のつがい関係が継続している間は、繁殖の成否にかかわらず翌年以降も続けて同じ場所に帰還し営巣することが示された。繁殖期の帰還の正否がつがいの継続に影響している可能性がある。

謝 辞

京都工芸繊維大学応用生物学応用ゲノミクスの伊藤雅信教授には、ケリのDNAによる性別判定の手法をご指導いただいた。調査地である巨椋池干拓地の農家の皆様には、調査へのご理解とご協力をいただいた。おふたりの査読者ならびに編集幹事には有益なコメントをいただいた。以上、お世話になった方々に心より御礼申し上げる。

引用文献

- Byrkjedal, I., Grønstøl, G. B., Lislevand, T., Pedersen, K. M., Sandvik, H. & Stalheim, S. 1997. Mating systems and territory in Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* **139**: 129–137.
- Fridolfsson, A. K. & Ellegren, H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology* **30**: 116–121.
- Liker, A. & Székely, T. 1999. Mating pattern and mate choice in the lapwing *Vanellus vanellus*. *Ornis Hungarica* **8–9**: 13–25.
- 中村登流・中村雅彦 1995. 原色日本野鳥生態図鑑(水鳥編). 保育社, 東京.
- 仁部富之助 1979. 野の鳥の生態1巻. 大修館書店, 東京.
- 日本鳥学会 2012. 日本鳥類目録改訂第7版. 日本鳥学会, 三田.
- Ohno, Y. 1996. Effects of nesting Grey-headed Lapwings *Microsarcops cinereus* on the intensity of the artificial nest predation by Carrion Crows *Corvus corone*. *Japanese Journal of Ornithology* **45**: 91–99.
- 奥川一之助・石井照昭・三野 衛 1970. 京都府巨椋干拓農地に繁殖するケリ(チドリ科)の生態調査資料. 京都教育大学紀要 **37**: 3–87.
- Parish, D. M. B., Thompson, P. S. & Coulson, J. C. 1997. Mating systems in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* **139**: 138–143.
- Takahashi, M. & Ohkawara, K. 2007. Breeding behavior and reproductive success of Grey-headed Lapwing *Vanellus cinereus* on farmland in central Japan. *Ornithological Science* **6**: 1–9.
- Thompson, P. S., Baines, D., Coulson, J. C. & Longrigg, G. 1994. Age at first breeding, philopatry and breeding site-fidelity in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* **136**: 474–484.
- Wakisaka, H., Nakagawa, M., Wakisaka, K. & Itoh, M. 2006. Molecular sexing and sexual difference in carpal spur length of the Gray-headed Lapwing *Vanellus cinereus* (Charadriidae). *Ornithological Science* **5**: 133–137.