



ツミの交尾行動 —多数回交尾の適応的意義の検討—

植田睦之¹・平野敏明²

1. 日本野鳥の会自然保護室. 〒191-0041 東京都日野市南平2-35-2

2. 〒320-0838 栃木県宇都宮市吉野2-3-15 戸室方

鳥類の中には1回の繁殖あたりの交尾回数が数10回から100回以上と非常に多い種がいる(Moller & Birkhead 1991, 上田 1994). そのような鳥は集団繁殖を行なう種や猛禽類に多い. Birkhead & Moller (1992)は, このような回数の多い交尾(以下 多数回交尾)は雄が自らの父性を守るための行動であると示唆した. つまり, このような種では, 採食地と営巣地が離れており, 雄が採食のためなどに雌を営巣場所に残して遠くに離れる必要があり, 雌を常時, ほかの雄から防衛することができない. そこで, つがい外交尾がおきる頻度がほかの鳥に比べて高くなると考えられ, つがい外交尾がおこった場合でも父性を確保する確率を高くするために多数回交尾を行なっているのだと考えた(父性の確保仮説). 猛禽類の交尾行動の研究には, ミサゴ *Pandion haliaetus* (Birkhead & Lessells 1988, Widén & Richardson 2000), オオタカ *Accipiter gentilis* (Moller 1987), アフリカチュウヒ *Circus ranivorus* (Simmons 1990), トビ *Milvus migrans* (Koga & Shiraishi 1994), エジプトワシ *Neophron percnopterus* (Donazar et al. 1994), アメリカチョウゲンボウ *Falco sparverius* (Villarroel et al. 1998)などがあり, この仮説を中心に議論が進められてきている. 「父性の確保仮説」は, つがい外交尾の危険性が高いと予想される種あるいは個体で交尾頻度が高いこと(Moller 1987, Simmons 1990, Widén & Richardson 2000)などにより支持されているが, Negro et al. (1996)やVillarroel et al. (1998)のように, つがい外交尾やつがい外受精の頻度が低いことにもとづく否定的な結果も出されてきている. ツミ *A. gularis* もつがい外交尾の頻度が低く(植田・平野 1999), 「父性の確保」はほかの猛禽類と比べて重要性が相対的に低いことが予想される. そこで, ツミの交尾行動について調査を行なったので報告する.

調査地および調査方法

調査は東京都と栃木県で行なった. 東京では1991年から1994年と2000年に, 国立市, 国分

2002年7月10日 受理

キーワード: 精子競争, 多数回交尾, ツミ

寺市、府中市の住宅地に囲まれて孤立した 7か所の雑木林で10つがいのツミを対象に行なった(図 2のa~jつがい)。1か所の雑木林では 3回、もう 1か所では 2回の調査を行なった。3回の調査を行なった調査地では 1回目は成鳥羽の雄を調査し、2回目は幼鳥羽の雄を調査したので、少なくとも雄に関しては、別個体を調査したと考えられ、3回目はその 8年後に調査を行なったので別個体を調査したと考えられる。もう 1か所については、2回とも成鳥羽の雄だったので同一個体を調査した可能性がある(aとcつがい)。

栃木では宇都宮市の住宅地に囲まれて孤立した 4か所の林で 7つがいを対象に調査を行なった(k~qつがい)。このうち、1か所では 3年連続で調査を行なったため、同じつがいを調査した可能性がある(m~oつがい)。一方、別の 1か所では1993年と1996年に調査を行なったが、身体的特徴から少なくとも雄は別個体であった。調査地の詳細については、植田(1992a)と平野・君島(1992)を参照されたい。

調査を行なうにあたり、調査を行なう時間帯を決めるために、1991年に東京都の 1か所の緑地で抱卵31日前に、別の緑地で23日と 9日前に、日の出から日の入りまでの終日調査を行なった。その結果、交尾の頻度は 5時台、6時台、7時台は安定して高かったが、その後は減少し、断続的に交尾が行なわれるだけだということがわかった(図 1)。そこで調査時間を 5時から 8時のあいだとし、この時間内に少なくとも30分間以上にわたって雌雄を同時に観察できたものを解析に使用し、雌雄が一緒にいる 1時間あたりの交尾回数として集計した。葉のかげなど調査者から見えない位置で交尾を行ない、交尾が総排泄腔の接触を伴ったか伴わなかったか判断がつかないことも多かったため、本論文での交尾とは雄が交尾声を発しながら雌の上に数秒間以上乗ったものをさし、総排泄腔の接触の有無は問わないものとした。

多くの鳥類において、受精可能期に雄が雌をほかの雄から防衛することが知られている(Birkhead & Møller 1992)。そこでこの調査では、ツミの受精可能期を知る 1つの指標として、雄と雌が一緒にいる時間の割合を調べた。それぞれのつがいごとに割合を算出し、それを 1サンプルとして解析にもちいた。この時期のツミは、雌は自分自身では狩りを行わず、食物はすべて雄がもってきたものを利用する。営巣場所と採食場所は離れているので、雄は狩りのために雌のそばを離れなくてはならず、その間は、雄が雌を防衛することは不可能である。そこで、雄の営巣場所を不在にしたのちに獲物をもって戻ってきた場合は、狩りのために雌から離れていたと判断し、その場合の雄の不在時間は解析に含めなかった。

以上の調査結果は、ツミの雌が観察時間中巢から出てこなくなった日を抱卵開始した日とし、その日を 0日とした繁殖ステージをつかって集計した。

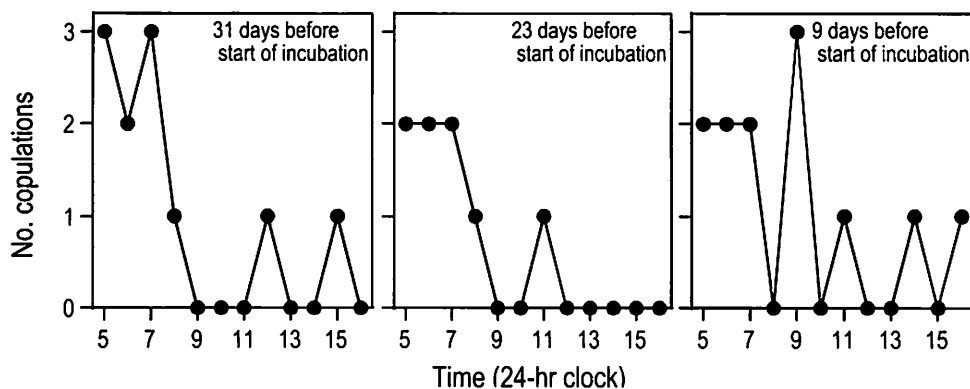


図 1. 交尾頻度の日周変化

Fig. 1. Daily pattern of copulations in Japanese Lesser Sparrowhawks.

また、交尾と引き換えに雌が食物を得る種がいることから(Cronin & Sherman 1976, Wolf 1975, 鳥羽 1989)、多数回交尾の意味として、雌が食物を得るために交尾をするということも考えられるので、交尾のどれくらいの割合が雄から雌への給餌と関係しているのかについても検討した。この解析については、東京の 7 緑地 11 つがい、宇都宮の 5 緑地 8 つがいのデータを使用し、それぞれのつがいごとにその割合を算出し、それを 1 サンプルとして解析にもちいた。

多数回交尾の意味として、雌が雄あるいは雄が雌の質を評価するという説がある(Villarrol et al. 1998)。つがい相手を評価し、相手の質が低かった場合にはつがい相手の解消が行なわれると考えられるので、つがい関係を解消して相手をかえることがあるかどうかについても記録した。調査地のツミは足環やタグによる個体識別は行なわれていないが、胸の斑などにより短期間の個体識別は可能だった。

結 果

ツミの繁殖の進行に伴う交尾回数の変動を図 2 に示した。この変動は個体による差が大きい。おもに抱卵 10 日前に頻度が低くなり、それ以前と以後に頻度の高い時期がある 2 山型のもの、抱卵 20~30 日前に山があつて、その後産卵に向かって減少していくもの(1 山型)が多かつた。抱卵開始以前の観察日数が少なく交尾頻度の変化を読み取ることのできなかつた 15 つがいを除いた 15 つがいのうち、2 山型のパターンが見られたものが 7 つがい(b-f, i-j)、1 山型のパターンが見られたのが 6 つがい(a, k, o-q)、1 山とも 2 山とも判断がつかないものが 1 つがい(h)、明確な傾向が見られないものが 1 つがい(n)だった。

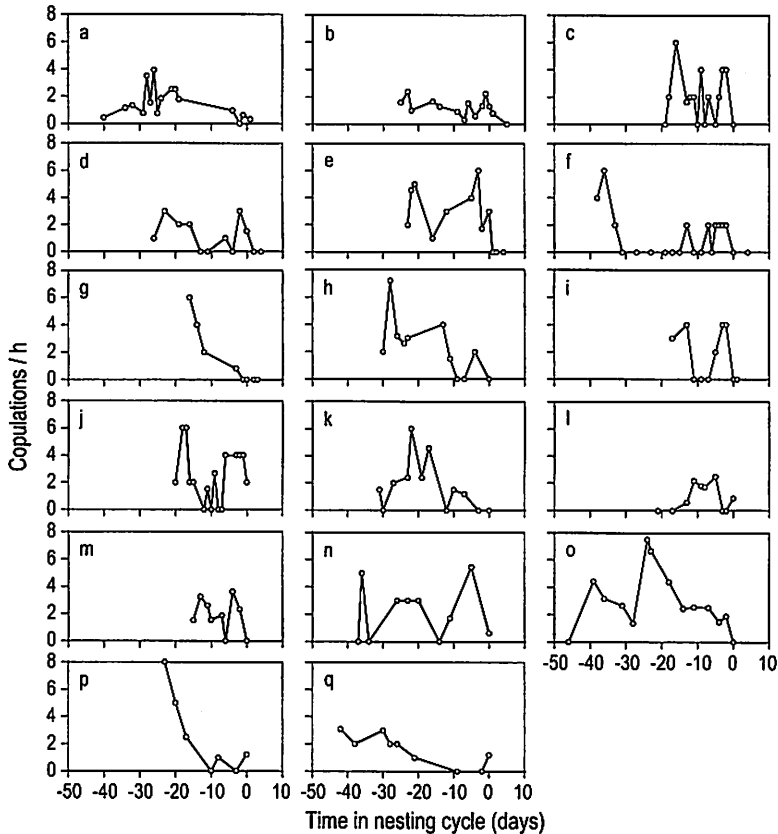


図 2. 交尾頻度の繁殖の進行にともなう変化. 0は抱卵開始日を示す.

Fig. 2. The number of copulations in relation to the breeding cycle in Japanese Lesser Sparrowhawks. Day 0 is the day when incubation was started.

雄と雌が一緒にいる時間の割合を図 3 に示した. 抱卵10日前を谷とした 2山型のものが見られたこと, ツミは4~5卵目を産卵してから抱卵を開始し(植田 未発表), 産卵直前の交尾が受精に最も影響するので(中村 2002), 抱卵10日前くらいからが最も受精に影響する時期と考えられるので, 抱卵10日前までとそれ以前との雄と雌が一緒にいる時間を比較した. その結果, 抱卵10日前までの方が有意に雄と雌が一緒にいる時間の割合が高かった(Wilcoxonの符号化順位検定 $T=6$, $P=0.02$, $N=11$). また, 抱卵20日前までとそれ以前とを比較すると, 有意な差は認められなかった($P=0.20$).

全体の交尾に対する雄から雌への給餌時あるいは雌の摂食時およびその直後の交尾の割合は 13.00 ± 8.14 ($N=16$)と給餌に関する交尾は少なかった.

繁殖期間中につがい相手を交代したことが確認された例は, 東京では69つがいのうちの 1

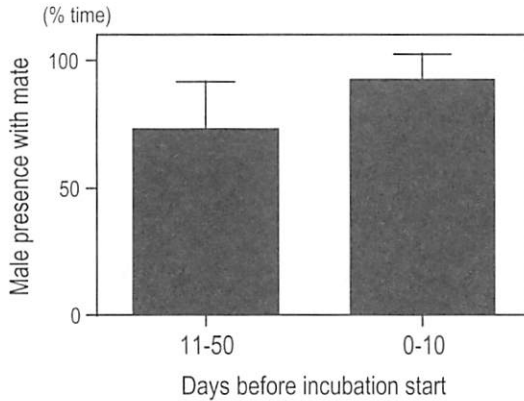


図 3. 産卵直前とそれ以前での雄と雌が一緒にいる時間の割合の比較

Fig. 3. The comparison of male presence with female between 0-10 and 10-50 days before start of incubation.

例, 宇都宮では66つがいのうち 1例のみであった。

考 察

以上の得られた結果をもとに, 今までに出されている多数回交尾の理由に関する仮説, 「父性の確保」(Moller 1987), 「つがい相手の評価」(Villarroel et al. 1998), 「つがい相手を保持する」(Petrie 1992), 「食物との引き換え」, 「つがいのきづなを深める」(Birkhead & Lessells 1988, Simmons 1990)について検討してみる。

1. 父性の確保

雄と雌と一緒にいる頻度は抱卵10日前以降に高くなった。ツミの一腹卵数は通常 5卵で, 毎日産卵し, 4か5卵目から抱卵する(植田 未発表)。産卵前の最後の交尾が最も受精に影響するので(中村 2002), この期間は最も受精に影響する期間にあたる。この時期に雄が雌と一緒にいる時間が長いことは, 多くの種でみられており(Birkhead & Moller 1992), つがい相手をつがい外交尾から守るために行なっている行動と考えられる。また, 7つがいで抱卵10日前から抱卵開始までのあいだに交尾回数の山がみられたが, これらの交尾は「父性の確保」のために頻度が高くなっている可能性がある。一方, 抱卵10日前以前の交尾は, 時期的に受精に影響する可能性が低いこと, また雄が雌と一緒にいる頻度も低く, 雄も雌が受精期でないことを認識している可能性があるにも関わらず, 頻繁に交尾が行なわれることから, それらの交尾は「父性の確保」以外の意味を持つものと思われる。交尾は抱卵の45日以上前から行なわれるので, 抱卵10日前以前の方が交尾を行なっている日数は長く, 2山型の交尾パターンをもつものではこの最初の山の方が交尾頻度が高いか同じくらいだった。したがって, 累積交尾回数は抱卵

10日前以前の方が多く、ツミの多数回交尾の主要な意味は「父性の確保」とは別のものだと考えられる。

今まで繁殖ステージごとの交尾頻度が記載されているものを見てみると、少なくともオオタカ (Møller 1987) とアメリカチョウゲンボウ (Villarroel et al. 1998) は受精に影響する可能性の低い時期にも交尾が多い。したがって、これらの種でも「父性の確保」ではない別の目的で交尾が行なわれていると考えられる。またツミのつがい外交尾の頻度は低く (植田・平野 1999)、父性の危険性自体もあまり高くないと考えられる。同様のことはヒメチョウゲンボウ *F. naumanni* (Negro et al. 1996) やアメリカチョウゲンボウ (Villarroel et al. 1998) でも指摘されている。

2. つがい相手の評価

ツミと同様に父性の危険性が低く、受精にあまり関係しない時期に最も頻繁に交尾をするコウノトリ *Ciconia ciconia* で、交尾頻度の高い雄の方が給餌回数が多いなど、交尾を多くすることのできる雄の方が質が高いのではないかと示唆されている (Tortosa & Redondo 1992)。これは雌が、交尾によってつがい相手の質を評価しているという仮説である。

つがい相手を評価して、もし相手の質が低かった時につがい関係の解消を行なうとすると、それに適しているのはつがいの形成時期である。この時期に交尾が多くなされる点は、本研究の結果とこの説による予測と一致する。しかし、この調査地のツミの場合は、営巣可能な林は断片的に残っているだけで、営巣可能な場所は絶対的に少なく、そこは、ほかのつがいに占められている。つがい相手の質が低いと判断した場合でも、つがい相手をかえて、別の場所に移動する余地はほとんどないと考えられる。また、調査地は食物が豊富な地域なので (平野・君島 1992, 植田 1992b)、つがい相手の質は食物の供給といった直接繁殖にかかわる要因には大きく影響しないと考えられる。また、食物の供給のためにつがい相手の質を計るならば、交尾行動などの間接的な方法よりも、つがい形成時の求愛給餌の頻度などで計った方が確実だろう。

実際に、つがい相手を交代したことが確認された例は、東京では69つがいのうちの1例、宇都宮では66つがいのうち1例のみであった。ただ、胸の斑紋から一時的にはある程度の個体識別ができていたとはいえ、足環などで正確な個体識別はできていないので、著者らが認識できていないだけでつがい相手の変更が起きている可能性がある。また、本調査の結果からは否定されるものの、調査地は1980年代になってツミが分布を拡大してきた市街地であり (遠藤ほか 1991)、ツミの交尾行動が進化してきた本来の生息地とは環境が違ふ可能性がある。したがって、この説については、可能性は低いと思われるが、今後もさらに検討する必要があるだ

ろう。

3. その他の仮説

「つがい関係を保持するため」については、「つがい相手の評価」と同じように、つがい相手を交代した例が少なく、かつ、他の場所へ移動する余地が少ないのであまりその必要性は高くないと考えられる。

「食物との引き換え」は雄から雌への給餌に関する交尾の割合は15%程度と低かった。したがって、交尾をすることによって食物を得るといった重要性は低いと考えられた。少なくとも、ツミにおける多数回交尾の理由としては重要でないと考えられる。

「つがいのきづなを深める」については検証が難しく、否定も肯定もできない。しかし、つがいのきづなを深めることが重要な時期と考えられる営巣林への定着後早い時期に交尾が多く、その後、減少したという時期的な変化から、この仮説の可能性はある。

以上のことより、「父性の確保」は交尾の産卵直前の一部についてはあてはまっている可能性が高いが、多数回交尾の主要な理由とは考えにくい。今まであげられている他の仮説についても否定的な状況証拠が多いが、「つがいのきづなを深める」のみ、肯定も否定もできなく可能性が考えられた。

要 約

猛禽類は交尾回数が多いことが知られている。その多数回交尾の適応的意義を考察するために、東京都多摩地域および栃木県宇都宮市でツミの交尾行動を観察した。交尾頻度は抱卵10日前に頻度が低くなりそれ以前と以後に頻度の高い時期がある2山型のもと、抱卵20～30日前に山があつて、その後産卵に向かって減少していくもの(1山型)が多かった。

今までに出されている多数回交尾の理由に関する仮説には「父性の確保」「食物との引き換え」「つがい相手の評価」「つがい相手を保持する」「つがいのきづなを深める」があるが、「父性の確保」は受精への影響が小さいと考えられる抱卵10日前以前の方が交尾回数が多いことから、少なくとも多数回交尾の主要な理由とは考えられない。「食物との引き換え」は、食物と関係しない交尾が約75%とほとんどを占めることから、重要でないと考えられる。「つがい相手の評価」「つがい相手を保持する」は調査地ではつがい相手を変更することが、ほとんどないので、あまり重要でないと考えられる。「つがいのきづなを深める」に関しては、肯定も否定もできなかった。

引用文献

- Birkhead, T.R. & Møller, A.P. 1992. Sperm Competition in Birds. Academic Press, London.
- Birkhead, T.R. & Lessells C.M. 1988. Copulation behaviour of the Osprey *Pandion haliaetus*. Anim. Behav. 36: 1672-1682.
- Cronin, J.W. & Sherman, P.W. 1976. A resource-based mating system: the Orange-rumped Honeyguide. Living Bird 15: 5-32.
- Donazar, J. A., Ceballos, O. & Tella, J.L. 1994. Copulation behaviour in the Egyptian Vulture *Neophron percnopterus*. Bird Study 41: 37-41.
- 遠藤孝一・平野敏明・植田睦之. 1991. 日本におけるツミ *Accipiter gularis* の繁殖状況. Strix 10: 171-179.
- 平野敏明・君島昌夫. 1992. 宇都宮市の住宅地付近におけるツミ *Accipiter gularis* の繁殖状況と食物. Strix 11: 119-129.
- Koga, K. & Shiraiishi, S. 1994. Copulation behaviour of the Black Kite *Milvus migrans* in Nagasaki Peninsula. Bird Study 41: 29-36.
- Møller, A.P. 1987. Copulation behaviour in the Goshawk, *Accipiter gentilis*. Anim. Behav. 35:755-763.
- Møller, A.P. & Birkhead, T.R. 1991. Frequent copulations and mate guarding as alternative paternity guards in birds: a comparative study. Behaviour 118: 170-186.
- 中村雅彦. 2002. 鳥類における乱婚の意義. これからの鳥類学. pp. 162-190. 裳華房, 東京.
- Negro, J.J., Villarroel, M., Tella, J.L., Kuhnlein, U., Hiraldo, F., Donazar, J.A. & Bird, D.M. 1996. DNA fingerprinting reveals a low incidence of extra-pair fertilizations in the Lesser Kestrel. Anim. Behav. 51: 935-943.
- Petrie, M. 1992. Copulation frequency in birds: why do females copulate more than once with the same male? Anim. Behav. 44: 790-792.
- Simmons, R. 1990. Copulation patterns of African Marsh Harriers: Evaluating the paternity assurance hypothesis. Anim. Behav. 40: 1151-1157.
- 鳥羽悦男. 1989. コアシサシにおけるつがい外交尾. 日鳥学誌 38: 67-77.
- Tortosa, F.S. & Redondo, T. 1992. Frequent copulations despite low sperm competition in White Storks (*Ciconia ciconia*). Behaviour 121: 288-315.
- 上田恵介. 1994. 拡張された精子競争 -鳥の社会行動の進化と同性内選択. 山階鳥研報 26: 1-46.
- 植田睦之. 1992a. ツミ *Accipiter gularis* が繁殖期に捕獲する獲物数の推定. Strix 11: 131-136.
- 植田睦之. 1992b. ツミ *Accipiter gularis* にとって都市近郊の緑地はよい環境か? -都市近郊と山地部の採食環境の比較-. Strix 11: 137-141.
- 植田睦之・平野敏明. 1999. ツミのつがい外交尾の観察. Strix 17: 173-176.
- Villarroel, M., Bird, D.M. & Kuhnlein, U. 1998. Copulatory behaviour and paternity in the American Kestrel: the adaptive significance of frequent copulations. Anim. Behav. 56: 289-299.
- Wolf, L.L. 1975. "Prostitution" behavior in a Tropical Hummingbird. Condor 77: 140-144.
- Widén, P. & Richardson, M. 2000. Copulation behavior in the Osprey in relation to breeding density. Condor 102: 349-354.

Multiple copulations in Japanese Lesser Sparrowhawks

Mutsuyuki Ueta¹ & Toshiaki Hirano²

1. Research Center, Wild Bird Society of Japan, 2-35-2 Minamidaira, Hino, Tokyo 191-0041, Japan

2. c/o Tomuro, 2-3-15 Yoshino, Utsunomiya, Tochigi 320-0838, Japan

It is known that raptors copulate more frequently than other bird species. In order to examine the reason for the frequent copulation in raptors, we studied the copulation behavior of Japanese Lesser Sparrowhawks *Accipiter gularis* in Tokyo and Utsunomiya, central Japan.

There were two types of seasonal fluctuation pattern in copulations in the hawks: Type 1: the hawks frequently copulated immediately after their arrival at the nesting site, then the frequency decreased and then increased again 0–10 days before the start of incubation. Type 2: hawks frequently copulated when they arrived at the nesting site then the frequency decreased but there was no second peak of copulation frequency 0–10 days before the start of incubation.

The rate of male presence with mate was significantly higher during the 10 days immediately before the start of incubation than prior to this period. This result and the frequent copulation during 0–10 days before start of incubation (Type 1) seems to support the paternity assurance hypothesis, which suggests that males copulate frequently to avoid being cuckolded, but since most copulations were observed before the fertile period, this would seem not to be the main reason of frequent copulation in the hawk. The immediate material benefits hypothesis, which suggests that females trade copulations for food, cannot be a major reason because 75% of copulations occurred without food transfers. The ‘mate secure’ hypothesis and ‘mate assessment’ hypothesis were refuted because few mate changes occurred (1.5%, $N=135$). Only the pair-bond function hypothesis was not rejected.

Key Words: *Accipiter gularis*, *frequent copulation*, *mate guard*