

Strix 7: 149-158 (1988)

キジのなわばりの特徴

丸武志¹

はじめに

キジ (*Phasianus versicolor*) の生息環境は林と草地の入り混じった林縁部や河原、農地などである。古来から狩猟鳥の代表でもあり、比較的人目にふれ、春から夏には「ケン・ケン」と大きな目立つ声で鳴くので、よく知られた鳥である。だが、その生態についてはあまり知られていない。おそらく、地上性で容易に接近できないことや、狩猟の影響で人間に対する警戒心が強いことが、観察をむずかしくしているためと思われる。

なわばりに関しても、キジ属 (*Phasianus*) は一般になわばり制がある、という同意があり、その同意に基づいて研究や議論がなされてはいるが (Taber 1949, Hill & Robertson 1988), 防衛行動のようななわばりの存在を明らかにする証拠が示されているわけではない (Johnsgard 1986)。わが国でも、黒田 (1981) がキジの研究からなわばりについて報告しているのだが、キジにはなわばり制のあることを前提としており、その存在を明らかにしてから議論を進めてはいない。

著者は、1981年と1982年にそれぞれ軽井沢および伊豆七島の式根島で (図1)、キジの社会構造を明らかにすることを目的として研究を行なったが、そのなかで明らかになった繁殖期の雄のなわばり構造について報告したい。

調査地および調査方法

1. 調査地

標高約1000mの高原に位置する軽井沢の調査地は面積が約100haで、中央が少し小高くなっていたが、その斜面を除くと他は比較的平坦な土地である。植性は一部にカラマツの混じる落葉樹の林に草地が散在し、畑なども点在していた。また、別荘の住宅が中央に集中し、一部に舗装道路が横切っていた。だが、別荘は庭が広く、夏期の一部を除くとほとんど空き家であり、道路もキジがしばしば横断していたので、それらによってキジの行動域が制約されていることはなかった。樹林は多くが別荘住宅の庭となっていたために、樹木は密生しておらず、内部は比較的明るく観察の障害になることは少なかった。林床や草地の草本は6月になると急速に背丈が高くなったが、それまでは比較の見通しがよく、地上にいるキジもかなり遠方からでも観察することができた。ただし、6月後半になると、10~20mに接近しても姿を追い続けることはむずかしかった。

東京から南に約150kmに位置し、面積が約3.8km²の式根島はテーブル状で、周囲の海

1988年12月5日受理

1. 〒191 東京都日野市程久保7-1-1 多摩動物公園内 東京動物園協会

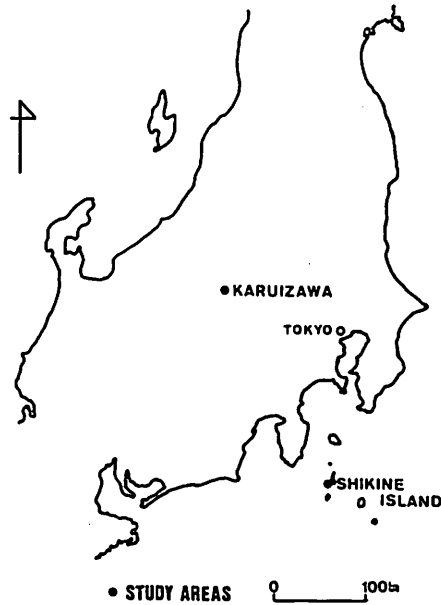


図1. 調査地の位置.

Fig.1. Location of study areas.

岸の斜面を除くと、内部は比較的平らな島である。この島にはキジが1968年に放鳥され、その後野生化して生息している。調査地は標高約40m、面積が約25haの平坦地である。ツバキ、シイなどの常緑樹の林と畑がモザイク状に存在し、人家はない。樹林内はかなり暗く、また畑の周辺—樹林の縁—にある草地の草の背丈もキジを覆い隠すのに充分であり、草刈りをした直後を除くと、畑に出ている時を除いてキジを直接目視しながら観察し続けることはむずかしかった。

このように両地域とも調査地内には住宅や畑などがあったが、観察中、そこにやって来る人間によってキジの行動を変えられてしまうことは非常に少なかった。

2. 調査方法

調査は、軽井沢では1981年4月13日から7月18日までの73日間、合計290時間、式根島では1982年2月1日から7月30日までの97日、合計323時間行なった。個体を識別するためにはキジの雄の鳴き声、「ケーンケーン」という音声の個体による違いを利用した。一時間に20回以上も聞かれることがあったので(図2)、観察しながら、あるいは直接みることができなくても近辺に留まっていれば、各個体の鳴き声は容易におぼえることができた。観察中のキジとの距離は10~50mである(一箇所に留まり、同時に2羽以上の鳴き声位置を記録することも可能であった)。識別した個体の鳴いた場所は、2500分の一の地図上に記録した。また、接触行動などのあった場所も同時に地図上に記録していった。接触行動では、その前後、少なかったが最中にもキジは鳴き声を発したので、観察中の個体の識別はすることができた。

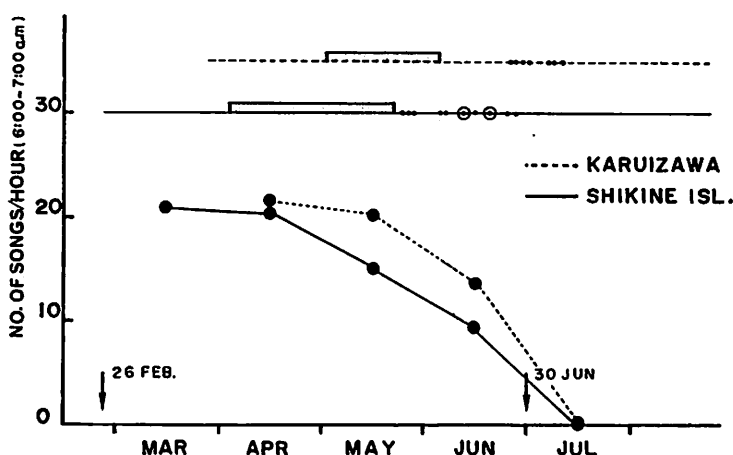


図2. 軽井沢と式根島でのさえずりの季節変化(折れ線), およびヒナの観察から推定された交尾期間(網棒). 横棒の・(一例), ○(二例)は孵化後2週間以内と思われるヒナの観察日を示す.

Fig.2. Seasonal fluctuation in the number of songs (lower), and the periods of copulation (upper) in Karuizawa and on Shikine-jima. Arrows show the start and finish of the song season on Shikine-jima. Shaded parts on a bar stand for the period of copulation, inferred from the period of the appearance of downy chicks. Small dots (one observation/day), and doubled dots (two observation/day) on a bar indicate the day downy chicks appeared.

結 果

1. 雄のさえずり

雄の個体識別に利用した「ケン・ケン」という鳴き声は、鳴いた直後に羽ばたきをとまなうものだが、早春から夏にかけて聞くことができる(黒田 1981). 軽井沢では、調査を始めた4月13日にはすでに鳴き始めており、その後7月に調査を終えるまでずっと聞くことができた. 式根島では、調査を行なった年、この鳴き声を最初に聞いたのは2月26日で、最後が6月30日であった(図2).

調査期間中、各個体はこの鳴き声によってはっきりと識別できたので、すくなくとも1「ソングシーズン」の間、個体の音声は大きく変わらないものと思われる.

6:00~7:00amの間に発したさえずり頻度は、式根島では3月と4月にもっとも高く、その後7月に聞かれなくなるまで、5月、6月と月を経るにしたがって低くなっていった. 軽井沢では、同じ時刻の間に4月と5月に最も高く、その後6月には減少し、最後の鳴き声を聞いたのは、7月10日であった. 7月はデータ不足であったが、全体に式根島と同じ傾向を示していた(図2).

鳴き声の減少し始めた時期は、ヒナの観察され始めた時期と一致していた(図2). 孵化して二週間以内と思われるヒナを連れた雌が初めて観察されたのは、軽井沢では6月24日、式根島では5月23日であり、最後はそれぞれ7月10日と6月24日であった. それ以後

もヒナは観察され続けたが、どれも上記のヒナよりも大きかった。キジの抱卵日数は24日である。一腹卵数が6～12個であることと考え合わせ、ヒナが観察され始めた時期から交尾の行なわれた時期を推定すると、雄が鳴き声を発していた期間は交尾期であり、この鳴き声は交尾期にだけ出されるさえずりであることを示していた。

2. ソングエリア (crowing area)

雄がさえずった場所は、主に地上で、非常に少ないが樹上であることもあった。また、1時間以上も同じ場所であることもあった。しかし、移動しながらの場合もあり、決まった場所というわけではなく、特定のソングポストはなかった。その地点は地図上に記入し、調査期間中に観察した各個体の最外点を結んだのが、図3と図4である。一軽井沢ではHN N、式根島ではCに、さえずり地点が示してある。これを山岸(1971)に従って「ソングエリア」とした。ただし、さえずった直後に他の個体によって追い払われた場合は除いた。また、さえずりは天候など条件がよければ1km遠方からでも聞くことができたが、個体識別が可能で、さえずった地点がはっきりと分かるもの(観察者から10～50m以内にいるもの)以外は除いた。

「ソングエリア」は、図3と図4に示したように、多少の重なりがあり、また、空き地もあったが、少なくとも繁殖期の間、各個体は排他的に占有していた。点線で示したエリアは、7月にさえずりの聞かれなくなった個体のものである。聞かれなくなると同時に、周辺の個体がそこに侵入し、さえずりを発するようになり、自分のエリアを拡張した。また、軽井沢のHWとHSの重なるの部分は、初めはHWのエリアであったが、HWがその範囲にほとんど来なくなると、HSが自分のエリアを拡張したものである。同時期に2個体以上が同じ地点でさえずった例は、後述のソングエリアの境界で争いが起こった場合を除いて観察していない。

「ソングエリア」の広さは、2500分の一の地図を実際の広さ2.5m×2.5mに区画して、それを総計することで算出した。周辺部を他の個体のもに囲まれていることわかっているものだけをみると、その広さは軽井沢では6個体平均 7.46 ± 2.26 haで、式根島では16個体平均 0.28 ± 0.1 haであり、軽井沢では式根島の約27倍であった。ただし、両調査地でもさえずりの聞かれなくなった個体のエリアに、周囲の個体が自分のエリアを拡大したことからみると、各個体は常に自分のエリアを大きくしようとしていたと思われる。

3. 拮抗的な接触

雄同士が接触した時にとる拮抗的な行動には二つのタイプがあった。

一つは隣接する「ソングエリア」の占有者の間にみられ、エリアの境界で相互に争いを行なうものである。このタイプの接触は21例(軽井沢では6例、式根島では15例)観察し、そのうち6例は10分以上続き(5時間、2時間、1.5時間、30分、10分、10分)、3例では始まりから終わりまで観察することができた。他の例でも、始まりは不明だが争いの結末は観察している。だが、21例のいずれも勝敗が決することはなかった。

図5は雄間の拮抗的な争いを模式化したものであるが、基本的には、Taber(1949)の示したクビワキジ(*P. colchicus*)のものと同じである。始まりから終わりまで観察された3例から、その様子を示してみる。始まりは、「ソングエリア」の境界付近でB雄が数回さえずると、すぐに隣接した「ソングエリア」のA雄がB雄に近づいてくる。すると、両雄は境界に沿って10～30mの距離を、1～数mの距離を隔てて並び行ったり来たりに移

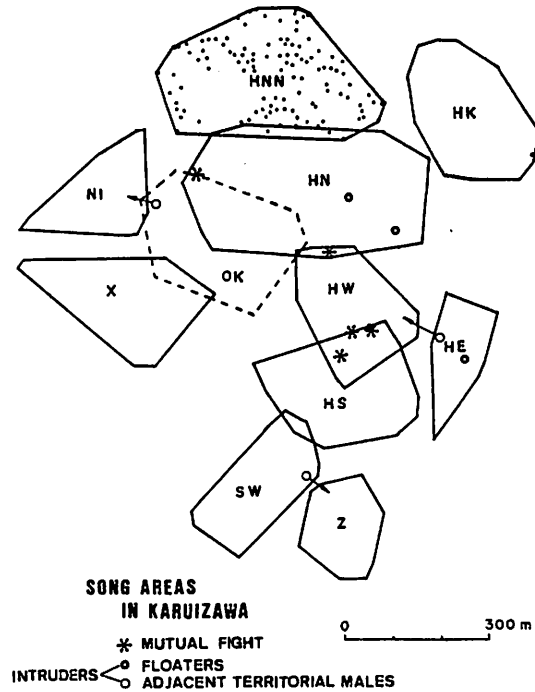


図3. 軽井沢の調査地におけるなわばり分布と雄間の拮抗行動。矢印は侵入を示す。

Fig.3. The distribution of territories and the points of mutual fights in Karuizawa. A dotted area indicates the song area of a male that disappeared late in the song season. Small dots in the HNN area are the places where HNN uttered songs in his territory.

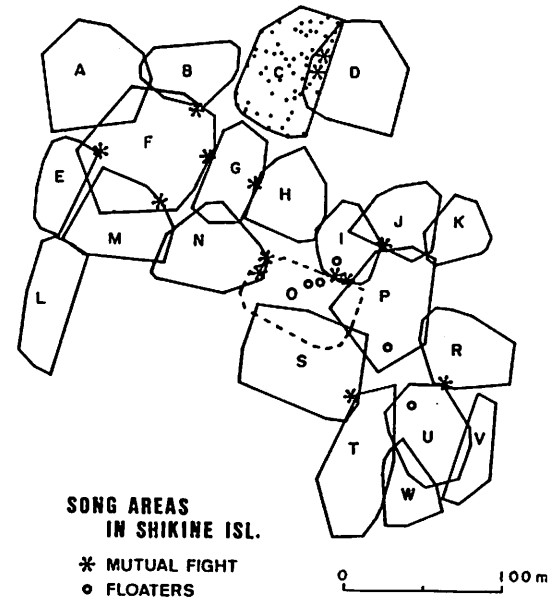


図4. 式根島の調査地におけるなわばりの分布と雄間の拮抗行動。

Fig.4. The distribution of territories and the points of mutual fights on Shikine-jima. A dotted area indicates the song area of a male that disappeared late in the song season. Small dots in the C area are the places where C uttered songs in his territory.

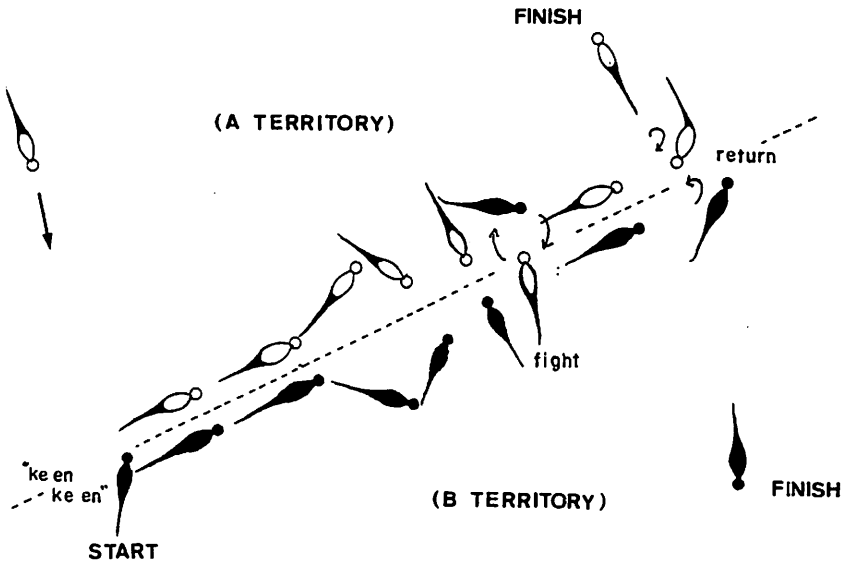


図5. 隣接なわばりの雄間の拮抗行動。

Fig.5. Agonistic behavior between the males of adjacent song areas.

動をする。1m位に接近したときには、互いに尾羽を広げ、翼を半開きにして姿勢を低くした威嚇行動をすることがあった。また、時に移動するのをやめ、姿勢を低くして互いに向かい合い、同時に飛び上がって相手に攻撃をした。向かいあった時には、威嚇行動をしたり、地面を足でけったり、「クラーラー・クラーラー」と聞こえる、威嚇と思われる鳴き声を発した。草をむしる、地面をつつくなどの転移行動も観察された。飛び上がって攻撃をしたとき、互いの位置が相手の「ソングエリア」側になってしまうと、両者とも即座に位置を入れ換え、自分のエリア側に移動した。これから、雄が自分の「ソングエリア」がどこであるかを認識していることは明らかであり、この行動が隣接エリアの個体の侵入を防いでいることを示していた。終わりは、一方がゆっくりと自分のエリアに引っ込むものであった。だが、境界に残された個体がさえずると引っ込んだ個体は即座に舞い戻って再び以上の行動を続けることがあった。

この行動の観察頻度の月別変化を図6に示した。式根島では3～6月まで観察され、雄がさえずっていた時期とほぼ一致している。また、3月に最も多く、7月に向かって減少していた。軽井沢でも、同じ傾向を示している。これは、雄のなわばり行動の変化、つまり繁殖行動の低下を表していると思われた。

雄どうしの拮抗的な行動の二つ目は、「ソングエリア」の占有者と侵入者の間にみられたもので、威嚇行動と逃走行動がともなった。軽井沢では6例、式根島では5例、計11例観察された。軽井沢の6例のうち3例は、「ソングエリア」の占有者が隣接した個体のエリアに10～20m侵入したもので、侵入個体がさえずった時、そのエリアの占有者が接近すると侵入者はすぐに自分の「ソングエリア」に戻った。他の8例では、「ソングエリア」の占有者とそれを持たない個体（フローター）との接触行動である。そのうち5例では、

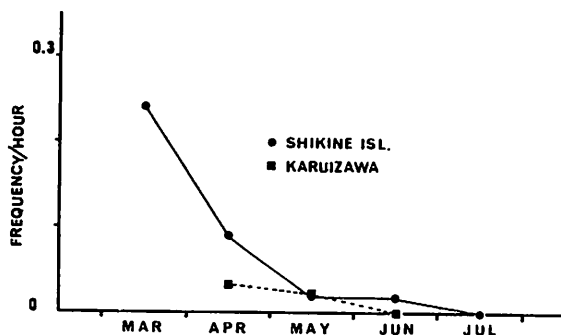


図6. 隣接なわばりの雄間の拮抗行動の季節変化。

Fig.6. Seasonal changes in agonistic encounters between the males of adjacent song areas.

占有者が威嚇行動をすると、侵入者は反撃することなく飛び去った。残りの3例では、侵入者は占有者が近づくと走って逃げた。占有者の威嚇行動があったかどうかは不明であった。

フローターであることは、その個体を観察中に侵入個体のいるエリアばかりでなく、周囲に「ソングエリア」を持つ個体のさえずりも聞かれていたことから判断した。占有者との接触行動は観察されなかったが、調査地内に「ソングエリア」を持たない雄の個体を3例観察している。接触行動が観察されなかったのは、その時占有個体は50m以上離れた所にいたので（さえずりがその距離から聞かれた）、侵入個体に気づかなかったと思われる。キジ雄は繁殖期に肉垂が大きく膨張する。フローターは、それが赤く膨張していず、冬季の雄のようであった。

考 察

キジの雄のさえずりは、*Phasianus* 属の種ではよく似ているが (Delacour 1951), Kozolowa (1947) は、すでにこの音声の個体による違いで雄のクビワキジ (*P. colchicus*) の個体識別が可能であることを示唆している。本研究では、さえずりで雄の個体識別は十分に可能であった。ソナグラム (図7) を詳細に分析したわけではないが、高さ (周波数) や2要素の間隔とそれぞれの強さによって、個体を区別することができたようだ。音声による個体識別が有効だったのは、単独でいるキジ雄のさえずり地点を何羽か同時に知ることができ、個体間の距離が近い時には、例えば拮抗的な行動のように、両者の存在や位置をすぐに知り、その後の接触行動を追跡できたことであった。だが、最も効果的であったのは、いったんさえずれば、たとえ姿がみえなくても識別した個体の位置を知ることができたことである。ただし、繁殖期以外の、あるいは年を経て調査を行なうときには、マーキングと併用しなければならないだろう。

図3と図4に示したように、各個体のさえずる場所は一定の範囲であり、そこに侵入した他の個体は攻撃され、追い出し行動を受ける。したがって、この占有地は、Noble (1939) の「占有される排他的な地域」という定義に基づくなわばりであることがわかった。

ただし、本研究からでは、キジのさえずりがなわばりの防衛行動なのか、雌を引きつけ

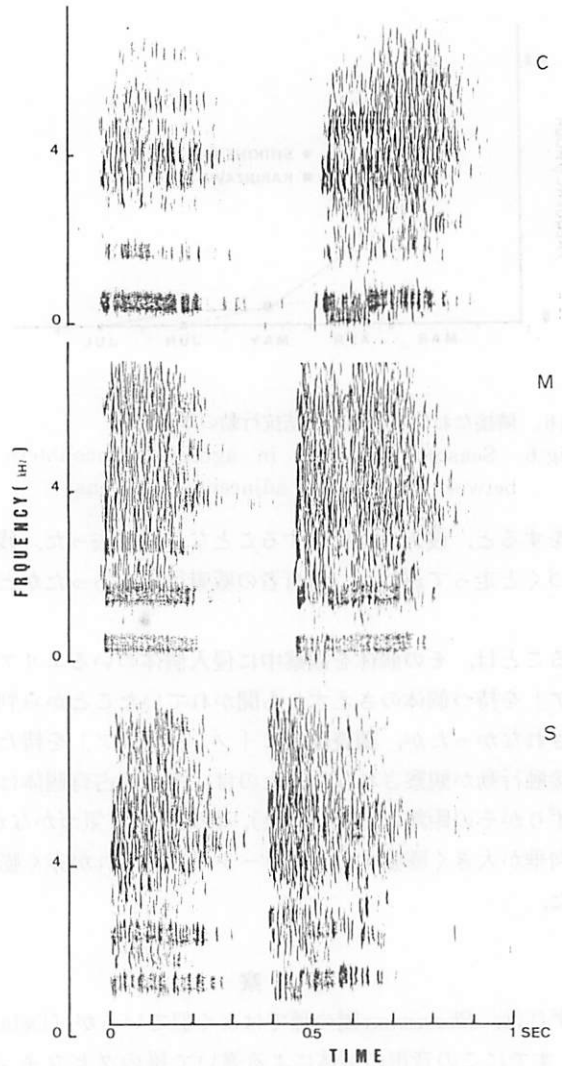


図7. キジのさえずりのソナグラム。

Fig.7. Sonagram of the songs of the Green Pheasant.

C, M and S were uttered by three different males on Shikine-jima.

る求愛行動なのか、その意味は明らかではない。だが、観察中なわばりを占有している雄は、たとえ雌とグループになっている時でも頻繁にさえずっていた。このことは、さえずりが雌を引きつける求愛行動よりも、他の雄へのなわばり占有の宣伝行動であることを示唆していた。また、死亡したのか繁殖活動を終えたのかその理由は不明だが、さえずりの間かれなくなったなわばりはすぐに周囲の個体に侵入され、完全にではないがその個体の拡張されたなわばりとなったことより、さえずりが他の個体の侵入を防いでいるのは確かであると思われる。けれども、なわばり占有個体間の接触行動の際には、さえずりはほとんど発せられていない。それゆえ、威嚇などの意味はないようだ。

なわばりの広さは、軽井沢より式根島の方がはるかに小さかった。これは、島という環

境のなかでキジの個体数密度が高くなり、各なわばり占有者が隣接占有個体からの圧力を大きく受けて、なわばりの広さに影響を与えられたためと思われる。近縁のクビワキジでは、研究者によりその広さに0.3~7.5haの大きな違いがあり (Edminster 1954)、境界を接する個体が多くなると、つまり個体数密度が高くなればなわばりの広さは減少することが示されている (Bill & Robetson 1988)。ただし、境界は繁殖期のあいだに大きく変化することも知られているし、個体数密度ばかりでなく雌の行動範囲や植生、地形などもなわばりの広さに影響すると思われる (Taber 1949)。

本研究では、なわばりは繁殖期の間、かなり明確に区画されているが、とくに軽井沢のように広い面積を所有している場合は、短期的にみると全占有地をすべて、どの個体も使用しているのではなかった。ただし、境界の大きな変化はみられてはいない。さえずらなくなると、周囲の個体がなわばりを拡張したのは、生息地では個体数の多少にかかわらず、繁殖期には各雄がなわばりを常に広げようとしていることを示している。個体数密度が高まれば、この圧力も大きくなるだろう。だが、ほとんど占有個体のやってこない地域には、他の個体が侵入してはいなかった。これに関しては、Taber (1949) が示唆したように、雌の行動が大きく影響を与えているようだ (丸準備中)。

また、軽井沢でも式根島でも明らかになわばりを持たない雄が存在していた。クビワキジでは冬期に雄の間に順位のあることが示されているが (Nicholas & Taber 1951)、そういった順位がキジでも繁殖期のなわばりの所有に影響し、その低いもの (おそらく若い個体) は、繁殖期になわばりを所有できず、フローターになるのかもしれない。

以上のことをまとめると、キジ類のなわばりは環境や社会構造により、かなり可塑的にその広さが変化すると考えられる。なわばりの存在が、これまではっきりと確認されなかったのは、観察のむずかしさと同時に、そのためによるのだろう。今後機能を明らかにするには、個体数変動や雄と雌の社会関係の解明が重要と思われる。キジは狩猟の対象でもあり、保護管理のためには、キジの暮らしぶりを知らなければ大きな間違いを侵すかもしれない。

謝 辞

この研究は大阪市立大学の大学院修士課程に在学中に行なったものである。指導教官である山岸哲博士をはじめ、同研究室の川道武男博士、その他研究室の皆さん、さらに慶応大学の岸由二博士、当時東大におられた樋口広芳博士には、調査を進める上で、また論文の作成にあたり、いろいろと御指導いただいた。また、調査地では、軽井沢の星野温泉の故星野嘉助氏、その後を継いでおられる児氏には調査上での便宜をはかっていただき、相談にもっていただいた。式根島では、民宿洋一郎の夫婦、現地の人々に生活面などでたいへんお世話になった。これらの方々に厚くお礼申しあげる。

要 約

1. 各雄の鳴き声の違いを利用して個体識別を行ない、1981年と1982年にそれぞれの軽井沢と式根島でキジの雄のなわばりの存在を明らかにするために調査を行なった。
2. 各雄の鳴く範囲は、排他的に区画され、侵入者に対して防衛されていたので、なわばりの存在を明らかにすることができた。
3. 軽井沢と式根島では、なわばりの広さがそれぞれ 7.76 ± 2.26 haと 0.28 ± 0.1 haで大きく異なり、

個体数密度や生息環境、雌との関係が、それに影響を与えていることを示唆した。

引用文献

- Bill, D & Robertson, P. 1988. The pheasant, p. 54-71. BSP Professional Books.
- Collias, N. E. & Taber, R. D. 1951. A field study of some grouping and dominance relations in Ring-necked Pheasants. *Condor*, 53: p. 265-275.
- Delacour, J. 1951. The Pheasant of the world, p. 229-265. Allen Publishing Company, Salt Lake.
- Edminster, F. C. 1954. American game bird of field and forest, Charles Scribners Sons, New York.
- Johnsgard, P. A. 1986. The pheasant of the world, p. 200-217. Oxford U. P.
- Kozlova, E. V. 1947. On the spring life and breeding habits of the pheasant *Phasianus colchicus* in Tadzikstan. *Ibis*, 89: p. 423-429.
- Kuroda, N. 1981. The Green Pheasant *Phasianus versicolor* in Japan. *World Pheasant Ass. J.* 6: p. 60-72.
- Noble, G. K. 1939. The dominance in the social life of birds. *Auk*, 56: p. 264-273.
- Taber, R. H. 1949. Observations on the breeding behavior of the Ring-necked Pheasant. *Condor*, 51: p. 153-175.
- Yamagishi, S. 1971. A study of the home range and territory in the Meadow Bunting *Emberiza cioides*. *Yamashina inst. Ornith.* 6: p. 355-388.

The territory of the Japanese Green Pheasant *Phasianus Versicolor*

Takeshi Maru¹

1. The territory and territorial behavior of Japanese Green Pheasants were studied in Karuizawa from mid-April to mid-July 1981, and on Shikine-Jima from February to July 1982.
2. The males were identified individually by differences in their songs. In both study areas, the song area of each male was clearly bordered with that of adjacent males and the area was defended or occupied exclusively by the owner males through the song season for 3-4 months. Thus, the song areas constituted territories.
3. The mean size of the territories was different in the two study areas: 7.46 ± 2.26 ha in Karuizawa and 0.28 ± 0.1 ha in Shikine-jima. It is suggested that territory size may depend on population density, environmental conditions or the relationship to females.

1. Tokyo Zoological Park Society, Tama Zoological Park, 7-1-1 Hodokubo, Hino-shi, Tokyo 191