

新潟県佐渡島中部で非繁殖期に群れ生活を営む放鳥トキ *Nipponia nippon* の環境利用と日周行動

* 中津 弘¹・永田尚志¹・山岸 哲²

Habitat use and daily behavior of Crested Ibises *Nipponia nippon* flock-living in the non-breeding season, on Sado Island, Niigata

* Hiromu Nakatsu¹, Hisashi Nagata¹ and Satoshi Yamagishi²

¹ Center for Toki and Ecological Restoration, Niigata University, 1101-1, Niibokatagami, Sado City, Niigata Prefecture 952-0103, Japan

² Hyogo Park of the Oriental White Stork, 128, Shounji, Toyooka City, Hyogo Prefecture 668-0814, Japan

* E-mail: buteobuteobuteo@gmail.com

Abstract We studied daily behavior and habitat use of Crested Ibises living in a flock of five birds in a central part on Sado Island, Niigata, from July 2011 to January 2012. The birds spent the daytime foraging at several different localities of farmlands and resting on perches. Time the birds spent perched decreased from summer to winter, probably in order to maintain foraging time given shorter daylight hours in winter. The sizes of the birds' composite range and mean daily range were 1,100 ha and 130 ha, respectively, during the study period. Although the birds foraged on rice paddies after harvest from autumn to winter, they searched set-aside paddies flooded with no rice cover in summer; this is because heavily grown rice excludes birds from paddies. In autumn, the birds visited three localities of rice paddies most frequently, but at these sites they did not seem to catch prey more effectively than at others. We think that the birds' criteria for choosing among foraging sites may be somewhat biased towards avoiding risks of attacks from predators and human and to stick to localities they are familiar with near perch sites, which could be indicative of their vulnerabil-

ity to predation.

Key words Crested Ibis *Nipponia nippon*, Foraging sites, Rice paddy, Habitat management

はじめに

絶滅のおそれのある野生動植物の種の保存に関する法律（種の保存法）に基づいて策定された「トキ保護増殖事業計画」（農林水産省ほか 2004, 付記参照）の一環として、2008年9月以降、延べ108羽のトキが新潟県佐渡島で放鳥されてきた（2012年10月20日現在）。国内の野外環境におけるトキについては、野生絶滅前の能登半島と佐渡島での定性的な観察記録は存在するものの（村本 1972；佐藤 1978）、生態の情報は不足しているのが実状であり（山階・中西 1983；永田 2012）、放鳥個体の観察によって、多くの知見が蓄積できるようになったと言える。トキの生態を明らかにすることは、本種についての理解を深め、野生復帰に資すると期待される。加えて、佐渡市（2012）は、豊かな自然環境のシンボル種としてトキをとらえ、トキの生息が、生物多様性への市民の関心や理解を深める機会になっていると指摘している。トキの生息環境の評価は、地域の自然環境や生物多様性の保全を考える上で重要であろう。

本研究では、佐渡島中部で群れ生活を営む、非繁殖期のトキの環境利用と日周行動について記述・考察する。トキが採餌場所を利用するパターンに特に注目し、行動学的な観点から議論する。

調査方法

1. 調査地と調査対象個体

本研究の調査地は、佐渡島（新潟県佐渡市）の中部地域である。この地域の地形は、丘陵地から低平な沖積平野である国中平野へと変化する。平野部の主な土地利用は水田などの農耕地で、人家集落や樹林地が点在している。丘陵地の大部分には樹林地が広がり、谷部分は水田耕作に利用され、一部は耕作放棄地や休耕地となっている。

¹ 新潟大学 朱鷺・自然再生学研究センター
952-0103 新潟県佐渡市新穂潟上1101-1

² 兵庫県立コウノトリの郷公園
668-0814 兵庫県豊岡市祥雲寺字ニヶ谷128

* E-mail: buteobuteobuteo@gmail.com

調査対象のトキは、M33 (雄, 2008年生, 2009年10月放鳥), F38 (雌, 2007年生, 2010年11月放鳥), M68 (雄, 2009年生, 2011年3月放鳥), M72 (雄, 2009年生, 2011年3月放鳥), M74 (雄, 2009年生, 2011年3月放鳥) の5羽である。M68にはハーネス型の発信機 (ARGOS GPS PTT) が装着されており, 1日あたり数回の位置情報が定期的にダウンロードできた。個体識別のために, 放鳥トキの脚部には, それぞれの個体に特徴的な, プラスチック製のカラーリングと, 個体番号を記したナンバーリングが装着され, 風切羽にも塗色マーキングが施されている (ただし, この塗色マーカーは, 換羽による風切羽の脱落や脱色のために塗色後数ヶ月から1年経つと識別に利用できなくなる)。

これら5羽は, 2011年6月下旬にはこの地域で, 群れで生活するようになっていた。

2. 調査方法

トキの1年の生活は, 2月から6月の繁殖期と7月から翌年1月の非繁殖期の2つに大まかに分けられる (丁2007)。本研究では, 2011年7月上旬から2012年1月下旬にかけ, 上記したトキの群れを対象に非繁殖期の調査を行った。原則として調査は週1回, 日出時刻の10分以上前から日没時刻まで行った。調査を実施した日数・時間の合計は, 25日・260時間23分であった。

トキを警戒させないために, 主として車両内から7倍と10倍の双眼鏡, 20-60倍の望遠鏡を利用して観察した。個体ごとの行動とその時刻を調査用紙に記入するとともに, 飛翔経路や止まり (停留) の場所, 採餌場所などを1:5,000地図上にマッピングした。長距離を飛翔した場合などは, 必要に応じて1:25,000地図を用いた。1:5,000地図は住宅地図をもとに作製され, 水田や畑等が1筆単位で読み取れるものであった。トキは歩き回って採餌を行うため, 直径10mの円形を最小単位として, 採餌場所を1:5,000地図に面的に記録した。畦での採餌の場合は, 線として記録した。

トキが地上の採餌場所に滞在している場合には, 可能な限り次の2種類のデータを収集した。即ち, (1) 5分間隔での群れのスキャン (瞬間) サンプルング法 (Martin and Bateson 2007) による利用環境と行動内容についてのデータ, (2) 同一個体を3分間追跡するフォーカルアニマルトラッキング法 (Martin and Bateson 2007) による, 単位時間あたりの餌飲み込み数 (採餌効率) の記録である。群れのスキャンサンプルングでは, 5分間隔で各個体の利用環境と行動のタイプを記録した。スキャンサンプルングのデータから, 各環境の利用頻度と, 採餌場所

での各行動の頻度を解析した。スキャンサンプルングでは, 群れの中の1羽ごとにどの環境でどう行動していたかを瞬間的に記録できないことが多かったため, 個体ごとのデータは収集しなかった。他方の採餌効率の観察では, 餌動物の識別にも努めたが, ミミズ類やドジョウ類などの比較的大きな餌以外, 識別は困難であった。水田や調整水田, 休耕田での採餌効率の観察時は, トキの利用場所の, 畦に囲まれた区画 (1筆) ごとに, 登記された地番に基づいて記録しておき, 3分間のうちに, 複数の地番や, 水田と畦のように異なる微環境にまたがって採餌する場合は記録しなかった。畦や農道での採餌では, 地番に関わらず記録した。単位時間あたりの餌の飲み込み数と採餌場所の餌量は相関すると仮定し, 頻繁に利用された場所と, 低頻度で利用された場所の間で採餌効率に違いがあるか解析した。これら2種類のデータは観察時に均等な時間配分で交互に収集するように努め, 1時間の観察の場合には, スキャンサンプルングと採餌効率の観察を30分間ずつ行うようにした。

樹木などに止まっているトキについても, 可能な限りスキャンサンプルングによって行動内容を調べた。

3. データ処理と解析

3-1) 日周行動

まず, 得られたデータを, 朝の離峙から夕方の就峙まで, 少なくとも1羽のトキを見失わずに連続観察できた終日追跡日 (計14日分) と, それ以外の部分追跡日 (計11日分) に分けた。部分追跡日に得られたスキャンサンプルングと採餌効率のデータを解析に用い, マッピングデータは積算行動圏解析にのみ利用した。終日追跡日のデータは, スキャンサンプルングと採餌効率データの解析以外に, 日周行動や日あたり行動圏, 採餌場所の利用パターンなど, 1日の活動パターンの記述にも利用した。終日追跡日は2011年7月1, 5日, 8月19, 31日, 9月7日, 10月7, 13, 19日, 11月1, 9, 29日, 12月6, 20日, 2012年1月31日であり, 部分追跡日は2011年7月15日, 8月3, 12, 24日, 9月13, 26日, 11月22日, 12月13日, 2012年1月11, 17, 24日であった。

トキの日周行動の概要を記述するために, 終日追跡日における, 地上の採餌場所での滞在時間と, 止まり場所での滞在時間を集計した。ここでは, 日出時刻の10分前以降に観察された, 峙からの最初の飛び立ちを離峙, 日没時刻前の峙への最後の進入を就峙と定義した (ただし, 日没時刻を過ぎても採餌や飛翔などの活動が続いた場合には, 日没後の峙への進入を就峙とした)。離峙後で就峙前の止まりを日中の止まりと定義し, 日中に峙の林

で止まっている場合も含めた。トキが1日のうちに訪問して時間を過ごす止まり場所や採餌場所に着目して日周行動を記述するために、ひとつひとつの止まり・採餌場所での一連の活動を1つのバウトと定義し、各日のバウト数を集計した。日中の止まり場所から飛び立って、他の場所を訪問することなく、同じ場所に再び止まった場合は、同じ1回の止まりバウトとみなした。同様に、ある採餌場所からいったん飛び立った後で、他の場所で採餌したり止まったりすることなく、そのまま同じ場所に戻った場合も、同じ1回の採餌バウトが連続しているとみなした。地上に降下したトキが採餌せずに短時間で移動した場合は、採餌バウトの時間と回数についての集計には含まない。

3-2) 行動圏と採餌場所、止まり場所

マッピングデータをもとに、トキの利用する空間を Google Earth Pro (Google 社) を利用して解析した。トキのマッピング位置を囲む最外郭の多角形を行動圏とし、その面積を測定した (MCP 100%)。終日追跡各日のデータから、連続して追跡できた特定の1羽あるいは群れの1日あたりの行動圏 (日レンジ、高槻 1998) の面積を計算し、部分追跡も含めた全てのマッピングデータからは調査期間中の積算行動圏を求めた。後者は、群れ単位の観察データをもとに得られる行動圏であるから複合レンジ (composite range) に相当するが (たとえば、高槻 1998)、以下では単に積算行動圏とする。

終日追跡各日にトキが利用した採餌場所についても、以下の方法で面積計算等を行った。トキが観察された区域の1:5,000地図をパソコンに取り込み、グラフィックソフトの Photoshop 6.0 (Adobe 社) を利用して、地図画像上にトキが採餌を行った水田や休耕田、農道などをパッチとして塗色した。ただし、トキが利用した畦の面積は、採餌場所面積の計算では無視できる程度に小さいと考え、塗色しなかった。塗色した個々の採餌場所パッチを構成するピクセル総数を、地図上で1 ha に相当するピクセル数で除して、採餌場所パッチの面積を算出した。このようにして得られた、日あたりの行動圏内に分散した複数の採餌場所パッチから、1日あたりの採餌場所の合計面積を計算し、調査期間中の採餌場所の積算面積も算出した。また、各日にトキが利用した採餌場所パッチ数も調べ、複数バウトにわたって、採餌が繰り返されたパッチ (日内の再訪採餌場所) も特定した。さらに後述する時期ごとに、複数の終日追跡日にわたって、採餌が繰り返されたパッチ (期内の再訪採餌場所) を調べた。日内・期内の再訪採餌場所は、中津ほか (2011) と同じ次の基準にしたがって定義した。すなわち、(1)

あるバウトでの採餌範囲が、同日の別の時間帯に観察された採餌バウト、あるいは次回以降の調査日で得られた採餌範囲と少なくとも部分的に重複する場合や、外縁が接する場合には同じ採餌場所への再訪とみなし、(2) 隣接する水田などへの訪問でも、マッピング位置が離れている複数のパッチは別の採餌場所の利用とみなした。なお、多くの採餌場所パッチは、水田と畦のように複数の微環境が含まれる不均質な区画である。ここでいうパッチは、たとえば Charnov (1976) が指しているパッチよりは広域スケールで用いている。

連続した樹林において直径 100 m の円内に収まる複数の畦や止まり場所は、同じ場所の利用とみなし、各樹林で最も多く観察された止まり位置を代表点とし、地図上での表示や距離計算に利用した。ただし、多くの場合で外からの観察が困難であった畦の樹林 (図3のD) については、M68のGPS位置情報を参考にして、林の中心部分を代表点とした。畦位置としてこれらの樹林の代表点を用い、朝に飛び出した畦から、その終日追跡日に利用された最も遠い採餌場所の最遠端部分までの距離を最大採餌距離として計測した。同じ時間帯における止まりや採餌の場所が個体によって異なるケースが稀に見られたが、その場合には連続的に追跡できた個体に着目してその利用位置を集計した。

3-3) 採餌場所利用のパターンと特性

スキャンサンプリングについては、3回 (少なくとも、2回のインターバルを含む10分間) 以上連続して記録されたデータを利用して集計した。止まり場所と採餌場所のそれぞれで得られた、合計1,510回・羽、1,679回・羽のデータを、毎月の採餌場所での各行動タイプの観察頻度、各環境の利用頻度について解析した。ただし、7月については、連続的に目視観察できた時間が限られたため、データが得られなかった。採餌場所にいるトキの行動は、嘴で地面や水面をつついたり餌を飲み込んだりする採餌、歩行、頸部を伸ばし頭部を持ち上げて周囲を見回す警戒、頸部を縮めて静止する休息、羽繕い、嘴を背面に乗せて休む睡眠 (背眠) などの頻度を集計した。植生等に遮られて見づらい場合や、行動のタイプが識別できない場合は、不明として扱った。利用環境は、水田、調整水田、休耕田、江、畦、水路、農道など、農耕地に含まれる微環境ごとに頻度を集計した。調整水田とは、生産調整のために、翌年以降の稲作が可能なよう湛水された不作付地である。江は、畦と田面の間に設けられた小さな水面 (承水路。たとえば、森本 2012) で、水田の中干し時期に水生生物の避難場所となるよう深く掘削されている (江の設置は佐渡市が推奨し

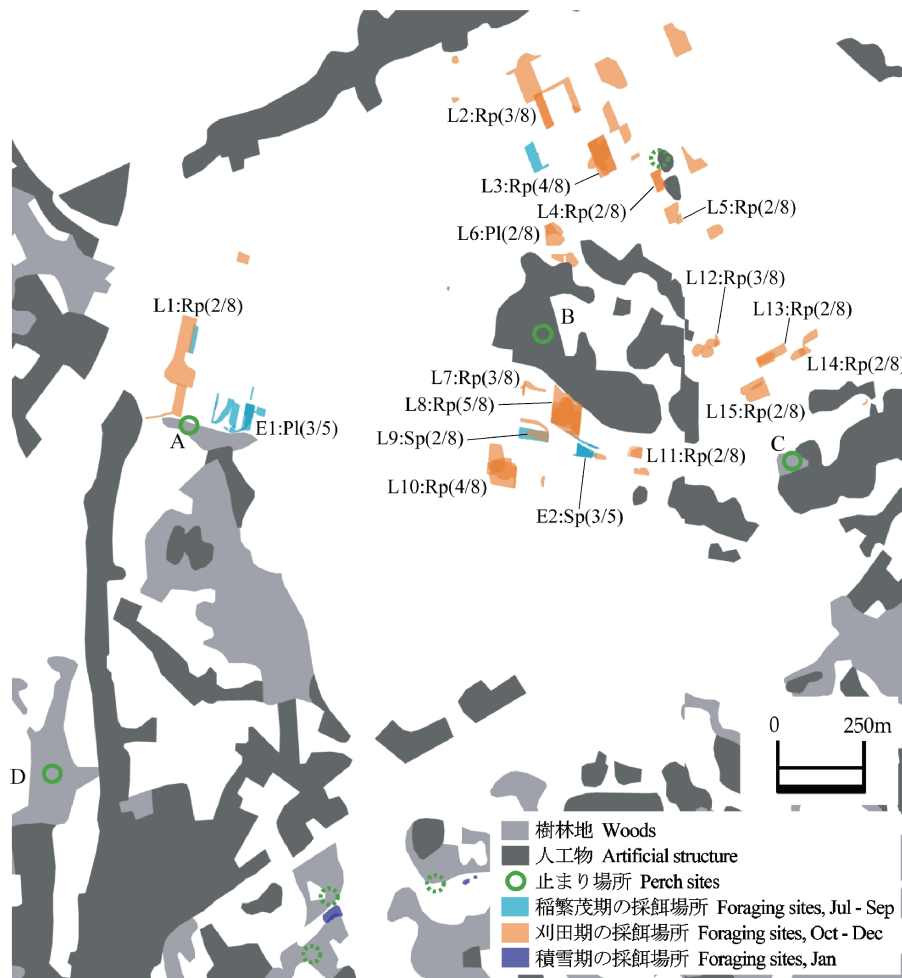


図3. 止まり場所と採餌場所の分布。終日追跡で得られた止まり場所と採餌場所の分布を示す。時期ごとに、利用日数が多い採餌場所ほど色を濃くして示し、再訪場所は符号を付けて区別した。Eは7-9月、Lは10-12月を意味し、連番を付して場所の名称にした。場所の属性として、Rpは水田、Spは調整水田、Plは水田・調整水田・休耕田の混在を指す。()内の数は、各期の利用日数比率を示す。破線の止まり場所は1日の利用のみであった。

Fig. 3. Distribution of perch and foraging sites in the study area. The map shows perch and foraging sites based upon data collected by the focal tracking method for whole days. The darker patch shows a more frequently revisited site. A unique code was assigned for the foraging sites revisited: first character, E or L, denoted the early period (Jul-Sep), or the later period (Oct-Dec), respectively. An attached abbreviation shows the attribute of patches as follows: Rp, rice paddies, Sp, set-aside paddies, and Pl, a mixed type of patch consisting of rice paddies, set-aside paddies and fallow lands. The proportion of visiting days to the successful tracking days is indicated in the parentheses. Patches illustrated with broken lines are perch sites used for only a single day.

ている)。止まり場所にいるトキの行動タイプについても、解析を行った。

採餌効率のデータは、1分間あたりの餌飲み込み数に換算した上で時期・場所間で違いがあるか解析した。得られた435回(1,305分間)のデータを、(1)水田と調整水田、休耕田(366回)、(2)畦と農道(60回。得られたデータは全て7-9月のもの)、(3)水路と江(9回)に分けて扱った。(1)の採餌効率データのうち7月のものは1回得られたのみであったため、解析から除いた。

トキは同じ場所を、同日内あるいは複数日にわたっ

て、再訪して採餌するため(中津ほか2011)、再訪の状況と採餌効率との関係を解析した。多くの採餌効率データが得られた10-12月について、8日間の終日追跡での訪問(期内再訪)が観察された場所に含まれる水田(刈田)の解析を行った。採餌効率の解析には、終日追跡日に加えて、部分追跡日のデータも含めた。

調査地の農耕地は、9月下旬から10月上旬にかけて稲刈りが行われ、12月末からは積雪と融雪が繰り返した。このため、7-9月を稲繁茂期(終日追跡5日間)、10-12月を刈田期(同8日間)、1月を積雪期(同1日)と分

けた。積雪期に得られた終日追跡データは1日分のみであったため、他の時期との詳細な比較検証には用いなかった。調査期間中に観察できたトキの群れは、止まり場所・採餌場所でのスキャンサンプリングのデータから、平均4.06羽であったこと、5羽の群れで行動していた時間が観察時間中54.5%であり、5羽以外の個体の合流は認められなかったことから、得られたデータセットは群れとして活動する際のものであると考えた。また、解析結果に影響を及ぼすような顕著な個性はなく、個体による行動の偏りは見受けられなかった。以下の結果で平均値を示す際には、全て括弧内に標準偏差を付す。

結果

1. 日周行動

終日追跡データから得られたトキの離・就峙時刻はそれぞれ日出・日没に近い時間帯であったが、7-10月の就峙時刻は、8日間のうち6日間で日没より1時間以上早かった(図1)。離峙の後、就峙するまでの日中の平均活動時間は、7-9月の稲繁茂期に11.90時間(±0.92, n=5)、10-12月の刈田期に9.72時間(±0.92, n=8)であった。日中の止まりが観察されなかった11月9日以外の終日追跡日には、トキは採餌場所と止まり場所を行き来して日中を過ごした。1日のうちに観察された各行動タイプの平均バウト数は、止まりが稲繁茂期3.40回(±1.14, n=5)、刈田期1.88回(±1.13, n=8)、採餌が稲繁茂期5.80回(±2.77, n=5)、刈田期に9.38回(±3.62, n=8)であった。1日のうちの採餌場所と止ま

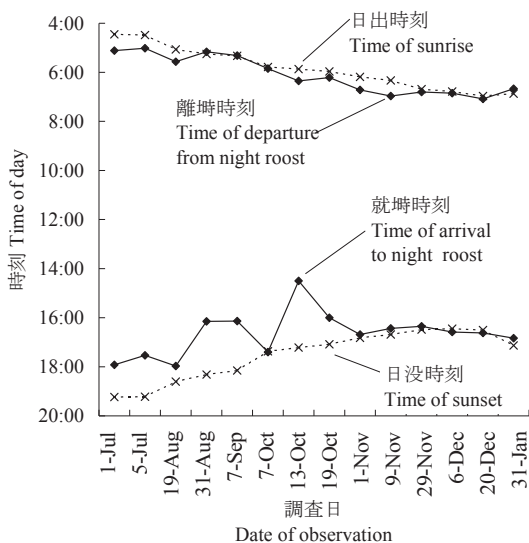


図1. 離・就峙時刻の季節変化。

Fig. 1. Seasonal changes in timing of departure from and arrival to the roost.

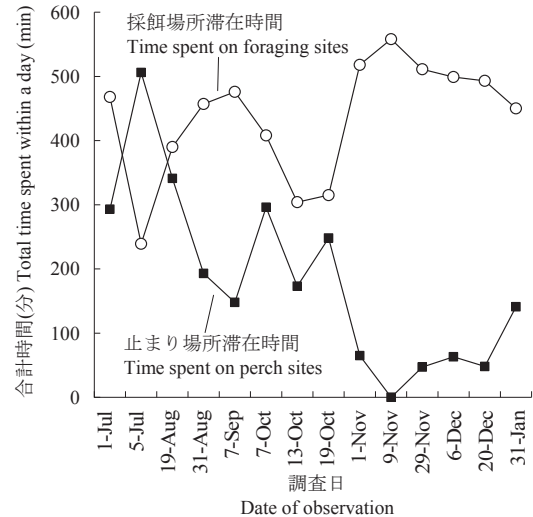


図2. 日中の止まり場所と採餌場所での滞在時間の推移。

Fig. 2. Changes in total time spent on perch and foraging sites in a day.

り場所での滞在時間は、時期によって変化した(図2)。日出から日没までの日中時間の変化につれて、止まり場所での滞在時間は有意に変化する傾向が見られたが、採餌場所での滞在時間には有意な変化は認められなかった(それぞれ、 $r=0.825$, $p<0.01$, $r=-0.482$, $p>0.05$, いずれも $n=14$)。日内の滞在時間の平均は、止まり場所が稲繁茂期4.93時間(±2.33, n=5)、刈田期1.95時間(±1.78, n=8)、採餌場所が稲繁茂期6.76時間(±1.65, n=5)、刈田期7.50時間(±1.60, n=8)であった。人工物などの樹木以外の構造での止まりは観察されなかった。

2. 行動圏と採餌場所、止まり場所

全調査期間を通じてのトキの積算行動圏は1,126 haで、その範囲内には、水田や畑地などの農耕地以外に、人家集落、樹林地などが含まれた。稲繁茂期と刈田期の積算行動圏は378 ha重複しており、これは各期の積算行動圏の約70%であった。刈田期の日あたり行動圏の平均は176.5 haで、稲繁茂期の2.1倍であった(表1)。日あたりの行動圏と採餌場所面積、および最大採餌距離は、稲繁茂期では刈田期より有意に小さかった(Wilcoxon rank sum test, いずれも $p<0.05$, $n=13$)。しかし、1日の採餌場所数や再訪採餌場所数、再訪採餌場所割合については両期の間で有意差は見られなかった(Wilcoxon rank sum test, いずれも $p>0.05$, $n=13$)。稲繁茂期を通して終日追跡データで得られた採餌場所の積算面積は1.56 haで、その内訳は調整水田70.5%、休耕地12.8%、水田10.3%、農道6.4%であった。同様に刈田期の採餌場

表 1. トキの行動圏面積と日あたりの採餌場所・止まり場所の数と面積. 平均±標準偏差を示す.

Table 1. Homorange sizes and numbers daily foraging and perch sites used by Crested Ibises. The values are shown in Mean ± SD.

	Jul - Sep (n=5)	Oct - Dec (n=8)
行動圏 (MCP 100%)		
Homorange (MCP 100%)		
積算行動圏 (複合レンジ) 面積 (ha) ⁽¹⁾	548	570
Cumulative size of composite range (ha) ⁽¹⁾		
日あたり行動圏面積 (ha)	81.9 ± 63.1	176.5 ± 60.9 *
Mean size of daily range (ha)		
日あたりの利用採餌場所		
Foraging sites used within a day		
採餌場所数	3.60 ± 1.14	7.00 ± 4.07 ns
Total no. of foraging sites visited		
日内再訪採餌場所数 ⁽²⁾	1.20 ± 0.45	1.63 ± 0.52 ns
No. of foraging sites revisited within a day ⁽²⁾		
日内再訪採餌場所割合 ⁽³⁾	0.36 ± 0.14	0.35 ± 0.30 ns
Proportion of foraging sites revisited ⁽³⁾		
採餌場所面積 (ha) ⁽⁴⁾	0.39 ± 0.11	1.70 ± 0.91 **
Total area of foraging sites (ha) ⁽⁴⁾		
最大採餌距離 (m)	1,208 ± 715	2,282 ± 826 *
Maximum distance from roost to foraging site		
日あたり利用止まり場所		
Perch sites used within a day		
止まり場所数	1.80 ± 0.45	1.25 ± 0.71 ns
No. of perch sites		

7-9月(稲繁茂期)と10-12月(刈田期)の間で各値に差があるか, Wilcoxon rank sum test を利用して調べた. *は $0.01 < p < 0.05$, **は $p < 0.01$ を示す.

- (1) 各期で得られた積算面積. 7ヶ月の全データでは1,126 haであった.
- (2) 同じ日に利用した, 地図プロット上で連続した採餌範囲の個数.
- (3) 日内再訪採餌場所割合 = その日の再訪採餌場所数 / その日の採餌場所数
- (4) 採餌場所面積の計算には, 畦は含まない.

We examined differences between Jul-Sep and Oct-Dec using Wilcoxon rank sum test; * and ** denote $0.01 < p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively.

- (1) The cumulative homorange size for the whole period was 1,126 ha (Jul 2011-Jan 2012).
- (2) We regarded foraging sites as a single site, if they were overlapped with a previous ones.
- (3) Proportion of revisited foraging sites was defined as the number of revisited foraging sites divided by the total number of foraging sites within a day.
- (4) Paddy levees were excluded from total area of foraging sites, because they were treated as lines.

所の積算面積は9.79 ha, そのうち水田が92.1%, 調整水田3.9%, 休耕田4.0%であった. 終日追跡で採餌が観察された地番(水田と調整水田, 休耕田)は, 稲繁茂期に12筆, 刈田期に88筆であった. トキは1日のうちに2ヶ所以上のパッチで採餌したが, 稲繁茂期と刈田期のいずれにおいても, 1日のうちに利用された採餌場所のパッチ個数の約3分の1が再訪されていた(日内再訪).

トキは期間中に3ヶ所の林を峙とし, 日によって使う峙を変える場合や, 群れが分裂して複数の林に就峙する場合もあった. 峙となった林は, 1ヶ所がクロマツ *Pinus thunbergii* の優占する二次林(図3のD付近), 2ヶ所がスギ *Cryptomeria japonica* やケヤキ *Zelkova serrata* などが混在する屋敷林(同B, C付近)であった. 3ヶ所の

峙は, 互いに800 m以上離れていた. 稲繁茂期には, 図3中のA, Bでの日中の止まりが多く, この期間の終日追跡で観察された日中の止まり合計17回のうちA, Bともに7回を占め, Dは2回であった. また, 止まり木での日中滞在時間はAが全体の37.1%, Bが35.7%, Dは26.6%であった. 刈田期には, Bでの日中の止まりが合計15回のうち11回であり, 合計滞在時間の79.4%を占めた. 7-12月の終日追跡では, 1回しか利用されなかった止まり場所は1ヶ所(図3中L4付近)であった. 稲繁茂期に多く利用されたAは, 刈田期の終日追跡日には利用されなかった. 稲繁茂期の終日追跡日に観察された全ての採餌場所は, Aを中心とする半径300 mの圏内, あるいはBを中心とする半径600 mの圏内のいずれかに

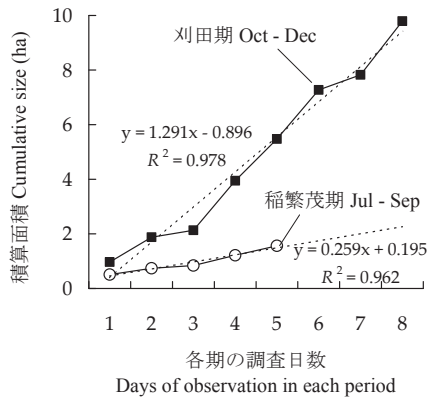


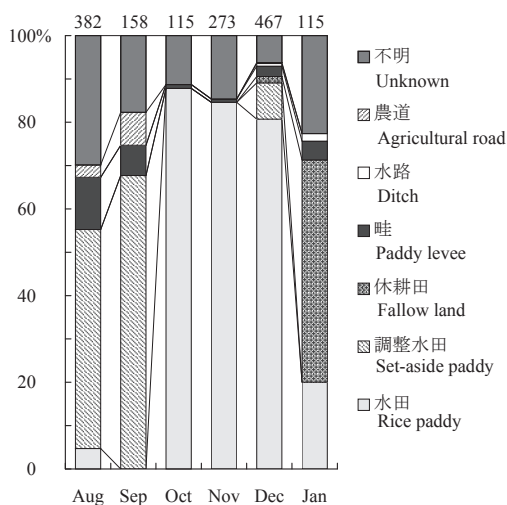
図4. 採餌場所の積算面積の増加速度. 稲繁茂期5日間と、刈田期8日間の終日追跡データから、採餌場所の積算面積の推移を示す. 面積の増加は、単回帰近似で当てはまったが、稲繁茂期の採餌場所面積の増加速度は刈田期の5分の1であった.

Fig. 4. Cumulative range sizes of foraging sites. Cumulative range sizes of the foraging sites were shown for five days in the early period (Jul-Sep) and for eight days in the late period (Oct-Dec). Simple linear regression models show that daily increase rate of range size was five times faster in the late period than in the early period.

分布していた. 他方、刈田期には2ヶ所・計 2.02 ha (同期の積算採餌場所面積の20.7%) を除く全ての採餌場所が、Bを中心とした半径 900 m の圏内に含まれていた (図3).

トキが刈田期に利用した採餌場所の積算面積は、稲繁茂期の約5倍の速度で増加した (図4).

3. スキャンサンプリングによる行動と環境利用の頻度
期間中の止まり木での各行動の観察頻度は、休息が



43.5%と最も多く、羽繕い20.9%、背眠4.5%、警戒2.8%と続き、枝上での歩行や発声などのその他の行動が1.5%、不明が26.7%であった. 期間中の採餌場所での各行動の観察頻度は、採餌が最も多く61.0%であり、歩行9.1%、警戒9.0%、羽繕い1.7%、休息1.5%、背眠0.3%、水浴びなどのその他の行動が0.5%、不明が17.0%となり、時期による変動は小さかった (図5).

採餌場所での各環境の利用頻度は、時期により大きく変動した. 稲繁茂期の8、9月の利用環境は調整水田が50%以上を占めた. 水田の利用は8、9月にはほとんど観察されず、8月の4.7%のデータでの水田利用は、青田刈りが実施された場所の一時的な利用のみであった. 刈田期には、水田 (刈田) が80%以上を占めた. 積雪期の1月には、休耕田の利用頻度が高かったが、全データの67.8%が同じ1日で収集されていたため、偏りが生じているかもしれない. 江の利用は稀に観察されたが、スキャンサンプリングのデータでは記録されなかった (以上、図5).

4. 採餌場所利用のパターンと特性

トキは、稲繁茂期の7-9月には、調整水田ではドジョウ類など、畦ではミミズ類などを捕食するのが観察され、9月下旬には刈田でのドジョウ類の捕食が見られ始めた. 刈田期の10-12月には畦でのミミズ類の捕食は稀になり、刈田でドジョウ類を食べるのが多く観察された. 積雪期の1月の餌内容は識別できなかった. カエル類の捕食もあり、9月に調整水田でツチガエル類 *Rugosa* sp. (注) を、10月には刈田で体長 7-8 cm のウシガエル

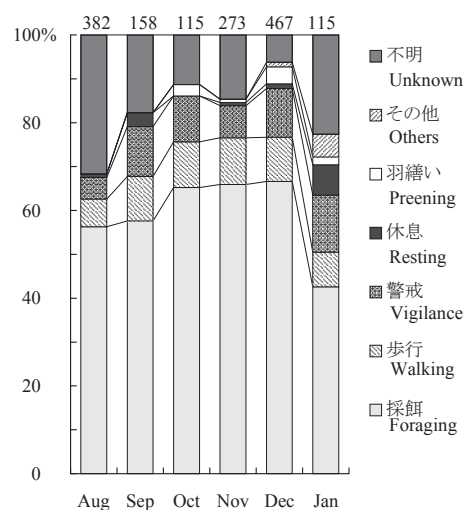


図5. 採餌場所で観察された各行動と環境利用の頻度の月別変化. 上部に各月のサンプルサイズを記す. 7月はデータが収集できなかった.

Fig. 5. Monthly changes of proportion of foraging habitats and behaviors observed at foraging sites. Numerals at the top of columns show sample sizes. We could not collect data in July.

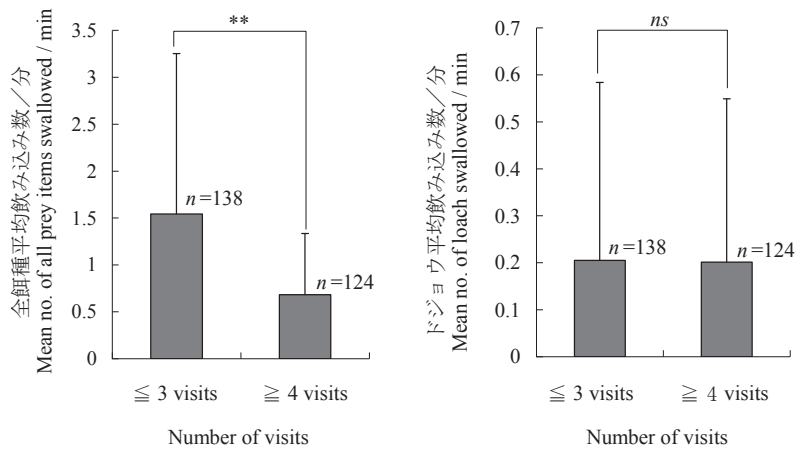


図6. 再訪採餌場所での採餌効率. 刈田期の終日追跡で4日以上利用した採餌場所(図3のL3, L8, およびL10)と, 3日以下の利用の場所での採餌効率を示す. 縦棒は標準偏差を, **は $p < 0.01$ を示す(Wilcoxon rank sum test).

Fig. 6. Comparisons of foraging efficiencies between revisited sites. Comparisons of foraging efficiencies between sites revisited frequently (≥ 4 days) and sites visited infrequently (≤ 3 days) in the late period (Oct-Dec). Vertical bars show SD, and ** denotes $p < 0.01$ (Wilcoxon rank sum test).

Rana catesbeiana を食べるのがそれぞれ1回ずつ観察された. 調査期間を通して, 識別できない微小な餌の飲み込みが多かった. 期間中の平均餌飲み込み数は, 水田, 調整水田および休耕田で1.14 (± 1.31)/分 ($n=366$), 畦と農道1.89 (± 1.26)/分 ($n=60$), 水路と江0.81 (± 0.80)/分 ($n=9$)であった. 水田, 調整水田および休耕田での平均採餌効率は8月に1.86 (± 1.45)/分 ($n=18$), 12月に1.76 (± 1.85)/分 ($n=79$)と最も高くなり, 10月には0.53 (± 0.61)/分 ($n=106$)で最も低かった. しかし, 分あたりの餌飲み込み数に占めるドジョウ類の比率は10月に0.37 (± 0.38)/分 ($n=106$)と最も高く, 他のどの時期と比べても2倍以上の採餌ペースとなっていた.

トキは, 日内あるいは期内で同じ採餌場所を再訪し(表1, 図3), いずれの終日追跡日においても, 少なくとも1ヶ所の採餌場所を再訪した. 期内で再訪した場所は, 稲繁茂期の終日追跡(5日間)には2ヶ所であり, そのうち1ヶ所は調整水田, 休耕田および水田が混在した区画で(図3のE1, 止まり木Aから300m以内の範囲), 1ヶ所は調整水田(同E2, Bから500m以内の範囲)であった. トキは, これらのいずれの場所でも周囲の畦や農道も利用した. 刈田期の終日追跡(8日間)では, 期内再訪した採餌場所は15ヶ所存在したが, 調整水田が含まれたのは2ヶ所であり(図3のL6とL9), 残りの13ヶ所はいずれも水田(刈田)と周囲の畦や農道から構成されていた. 稲繁茂期の終日追跡では, いずれの日においても, E1とE2のうち少なくとも一方が必ず利用

されていた. E1の面積は稲繁茂期の積算採餌場所面積の50.7%, E1での滞在は採餌場所滞在合計の59.7%を占めた. 刈田期の終日追跡では, いずれの日においても, 期內再訪が最も多かった3ヶ所の採餌場所(図3のL3, L8, およびL10. いずれも止まり木Bから600m以内の範囲)のうち少なくとも1ヶ所は必ず利用されており, これら3ヶ所の面積を合わせると刈田期の積算採餌場所面積の24.3%であったが, 合計滞在時間は全体の38.6%を占めていた. また, 終日追跡データから地番ごと(1筆ごと)で利用回数をみると, 刈田期では, 期內再訪の日数が多い地番ほど, 日内再訪の回数が有意に多かったが($r_s=0.478, 0.01 < p < 0.05, n=88$), 稲繁茂期には同じ傾向は認められなかった($r_s=0.331, p > 0.05, n=12$). 刈田期の終日追跡でトキが4日以上再訪した場所(図3のL3, L8, およびL10)に含まれる水田での採餌効率と, それ以外の, 訪問が4日未満の場所に含まれる水田での採餌効率を比較すると(図6), 採餌効率は, 全餌種合計では前者で有意に低く(Wilcoxon rank sum test, $U=5873.5, p < 0.01$), ドジョウ類の飲み込み数のみでは両者の間に有意差はなかった(Wilcoxon rank sum test, $U=8810, p > 0.05$).

考察

1. 日周行動と行動圏

トキは, 嘴の感覚で餌動物を探りあてる接触型の採餌を行うため(村本1972; 佐藤1978), 暗い条件でも採餌

できそうであるが、日出前後に罫から飛び立ち、また日没前後には罫に就いているという日周行動を繰り返した。日中の時間帯を選んで活動していたのは、外敵発見が容易な状況で採餌するためかもしれない。夏期から冬期にかけて減少する日中時間は、活動時間の短縮をもたらすが、トキは、止まり時間を減らし、地上で短時間休息しつつ、採餌を行う戦略をとっていると考えられる。

1日のうち鳥類が採餌に投入する時間の長さは、エネルギーの要求量と、供給速度（採餌効率）によって決まる（Gill 2007）。10月の採餌効率は、全餌種合計の飲み込み数では最も低かったが、ドジョウ類の割合は最も高かった。トキは10月にはドジョウ類を選択的に捕食していたのかもしれない。ドジョウ類は、調査地でトキが日常的に捕食する中では最も大型で、高カロリーの餌動物であると考えられる。トキの採餌場所での滞在時間は10月に最も短かったが（図2）、この事実はドジョウ類の捕食と関係しているであろう。この時期の温暖な気象条件もトキの日周行動のあり方に影響しているかもしれない。8、9月には、水田、調整水田および休耕田での分あたりの餌飲み込み数自体は多かったが、ドジョウ類以外の微小な餌の捕食が多くなり、エネルギー効率は高くなかったのかもしれない。11、12月には、餌飲み込み数は増加したが、ドジョウ類の割合は低下した。この時期の気象条件の寒冷化に加えて、小型・低カロリーの餌を主に捕食したために、トキの採餌が長時間になった可能性がある。

日中の止まりがなかった11月9日を除く他の全ての終日追跡日で、トキは樹上に数時間止まって休んでいた。樹上で得られる広い視野は、外敵の発見や回避を容易にするであろうが、止まり木への移動には、採餌を中断して飛翔するというコストを払う必要がある。猛禽類などの捕食者、人や車両などの接近がないのであれば、トキは満腹になっても止まり場所へ動かないかもしれないし、止まり場所から離れた採餌場所を利用している場合も、容易には止まり木へと飛翔しないのかもしれない。日中の止まり場所と採餌場所の距離については、後で議論する。

トキが利用する止まり木と採餌場所の分布は対応していそうである。最も多く利用された再訪採餌場所は止まり木の近くであり、他の採餌場所も多くが止まり木から900 m以内にあった。一過性の止まり木の利用は少なく、止まり木に対する強い選好がうかがえる。トキが止まり木と採餌場所のセットになった区域を好んで利用する可能性が示唆される。

非繁殖期に単独で生活する放鳥トキ（M33）の行動を

調べた中津ほか（2011）は、行動圏面積として日あたりで平均約30 ha、積算で約100 ha（いずれもMCP100%法）を報告している。中国の陝西省でトキの繁殖ペアを調べたLiu et al.（2003）は、1羽あたりの積算行動圏（MCP100%法）が平均約100 haであったとしている。今回5羽の群れで得られた日あたり行動圏の平均は、M33単独時のケースに比べると4倍程度、積算行動圏については、M33で得られたサイズ、Liu et al.（2003）が繁殖個体について算出したサイズの10倍以上であった。非繁殖期のトキは、卵や雛の防衛、餌の運搬のために営巣木近くで採餌を行う必要がない上、繁殖ペアの縄張り分散（Shi et al. 1989；丁 2007）によって活動場所が制限されることもない。また、群れでの行動時には、単独行動に比べて餌の要求量が大きくなる。これらが、積算行動圏が広くなった要因と考えられる。加えて、群れ内では、特定の採餌場所や止まり場所の選択や忌避などについて、個体ごとに同じとは限らない意思を包含して行動するため、意思決定の複雑化や争いが起こり、結果的により広大な領域で活動することになるのかもしれない。2011年秋の段階で、この地域の群れと隣接する群れの行動圏は、その外縁部分で3,000 m程度隔たっており（未発表データ）、トキの生息密度は比較的低かったと考えられる。今後、放鳥の継続と繁殖による生息密度の上昇や群れサイズの増加につれてどのような変化が起こるか、情報を蓄積する必要がある。

2. 採餌場所の選択と利用

スキャンサンプリングのデータは、トキの採餌場所での主な利用環境が、稲繁茂期には調整水田、刈田期には水田（刈田）と変わることを示していた。稲繁茂期に水田での採餌が減少することは、永田（2010）や中津ほか（2011）が報告している。稲繁茂期と刈田期のいずれにおいても調整水田や畦、農道の管理状態は変わらず、行動圏は大きく重複しているにもかかわらず、両期の間で採餌場所の利用は大きく異なった。これは、稲が繁茂するとトキが水田に入って採餌を行うのが困難になり、稲刈り後は水田での採餌が容易となることを示しているであろう。稲繁茂期の1日あたりの採餌場所面積が刈田期に比べて有意に小さくなったのは、水田以外の限られた場所での採餌が主体となるためである。今回は7月に得られたデータが少なかったが、8、9月については、農耕地の利用や管理のあり方がトキの採餌場所の入手しやすさに大きな影響を及ぼすであろう。採餌場所の積算面積と調査日数との関係は直線的であったが（図4）、より多くの調査日数を設ければ、積算面積は、Odum and Kuenzler

(1955) が示した観察時間-面積曲線を描くと考えられる。このような両期の曲線についての情報が増えれば、8、9月の採餌場所創出を計画する上での面積的な目安になるかもしれない。積雪期の採餌場所利用については、雪の影響で観察が困難なこともあり、情報は不足している。今後もデータを蓄積していくことが重要である。

Fujioka et al. (2001) は、稲の繁茂する8月に関東平野で調査を行い、サギ類やシギ・チドリ類などの水辺性鳥類にとって、湛水された休耕田が重要な環境であると指摘している。筆者らがこれまで佐渡で行ってきた調査(未発表データ)では、稲繁茂期に、トキと一緒に調整水田で採餌するアオサギ *Ardea cinerea*、ダイサギ *Ardea alba*、チュウサギ *Egretta intermedia*、タシギ *Gallinago gallinago*、アオアシシギ *Tringa nebularia* などが観察されている。特に稲が繁茂して開放的な水辺の環境が少なくなる時期に、トキが利用する採餌場所として調整水田のような環境を計画的に創出・維持することは、他の鳥類種の保全にも利益となるであろう。

刈田期の積算行動圏面積の約60%は水田であったが、その採餌利用は均質ではなかった。終日追跡データからは、期内・日内に再訪される採餌場所がいくつか存在しながら、大半の農耕地は調査時に利用されなかった。この事実は、トキが何らかの基準で採餌場所をランクづけして選好すること、好ましい採餌場所の位置を正確に記憶して繰り返し利用することを示しているであろう。採餌場所選好の基準の1つは、すでに述べたように、稲繁茂期には、調整水田などのオープンな空間を提供する属性であろう。同様に、その場所で実現できる採餌効率も重要であろう。しかし、刈田期にトキが最も多く再訪した場所での採餌効率は、他の採餌場所に比べて高くなかった。

採餌効率を最大化するためには、餌の少ない場所を繰り返して利用するよりも、餌の多い他の場所を使ったほうが、トキに利益をもたらさそうである。たとえばCharnov (1976) の限界値理論では、最適な効率で採餌するために動物は、餌が少ないパッチを短時間の滞在で放棄し、収益の大きなパッチで長時間を過ごそうとすると予測する。しかし、実際に野外で生活する動物は、採餌効率を最大化させようとする選択圧と同時に、被捕食危険の回避など別の要求にもさらされる (Begon et al. 1996)。Brown et al. (1998) は、メンフクロウ *Tyto alba* がいる条件では、ポケットネズミ科に属する3種の齧歯類が採餌効率を犠牲にして捕食を回避しようとすることを、実験で示した。Schneider (1984) は、アメリカでノドジロシトド *Zonotrichia albicollis* の群れを観察し、群れで優

位にある個体が、餌密度が高い場所よりも、捕食者から隠れられる茂みに近い場所で採餌しようとすることを報告している。トキは、捕食者などの外敵に対する脆弱さのために、止まり木に近い場所、繰り返しの利用を通じて順化した環境を好んで採餌するのかもしれない。今後もこのような性質について検証することが、トキの生態の特徴を知り、野生復帰を考える上で重要であろう。

注

佐渡島に生息するツチガエル類として、従来から知られていたツチガエル *Rugosa rugosa* に加え、最近サドガエル *Rugosa susurra* が記載された (Sekiya et al. 2012)。筆者らは、トキがサドガエルを捕食の様子を観察しているが(未発表データ)、今回の調査でトキが捕食したツチガエル類はいずれの種であるか不明であった。

謝辞

本研究にあたって、放鳥トキのモニタリングに参加されているボランティアの金子邦明氏、近藤敬一氏、笹野正光氏、土屋正起氏、山本一夫・ひとみ夫妻からは数多くの有益な観察情報を頂いた。地域住民の多くのみなさまには、農耕地や住宅地近辺での観察実施に理解・協力を頂いた。新潟大学朱鷺・自然再生学研究センターの小林頼太特任助教、京都産業大学ミツバチ産業科学研究センターの遠藤千尋研究員、環境省佐渡自然保護官事務所の長田啓首席自然保護官には有益な助言を頂き、Ben Scofield 氏には英文要旨の作成に協力頂いた。みなさまに厚くお礼申し上げます。

摘要

佐渡島中部で、非繁殖期に群れを形成して生活する放鳥トキの観察を行った。トキは1日のうちに複数の採餌場所を複数回に分けて利用し、また、止まり木に滞在して過ごしていた。調査期間中の行動圏面積(複合レンジ)は約1,100 ha、日あたり行動圏面積は約130 haであった。トキが複数日にわたって利用し、また同じ1日のうちに繰り返して採餌を行う場所が認められたが、このような再訪採餌場所で、他の採餌場所に比べて採餌効率が有意に高いとは認められなかった。10-12月には水田(刈田)が主要な採餌環境であったが、8-9月には調整水田が多く利用された。トキの生息には、稲が繁茂する夏期に、調整水田などの開放的な環境があること、止まり木と採餌場所が近接して存在することが重要であろう。

キーワード トキ、採餌場所、水田、生息環境の管理

引用文献

- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1996) Ecology: Individuals, Populations and Communities. Wiley-Blackwell, Oxford, 1068 p.
- Brown JS, Kotler, BP, Smith RJ, Wirts WO (1988) The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia*, 76: 408–415.
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, 9: 129–136.
- Fujioka M, James WA, Yoshida H, Maeda T (2001) Value of fallow farmlands as summer habitats for waterbirds in Japanese rural area. *Ecological research*, 16: 555–567.
- Gill (2007) *Ornithology*. W. H. Freeman and Company. New York, 763 p.
- Martin P, Bateson P (2007) Measuring behaviour: An Introductory Guide. Cambridge UP, Cambridge, 176 p.
- 村本義雄 (1972) 能登のトキ. 北国出版社, 金沢, 188 p.
- 森本幸裕 (編) (2012) 景観の生態史観. 京都通信社, 京都, 223 p.
- 永田尚志 (2010) 佐渡島における放鳥トキの移動分散と採餌行動. *環境研究*, 158: 69–74
- 永田尚志 (2012) トキ (*Nipponia nippon*) の野生絶滅と野生復帰への道程. *日本鳥学会誌*, 61: 89–91.
- 中津 弘・上野裕介・永田尚志・山岸 哲 (2011) 新潟県佐渡島における放鳥トキ *Nipponia nippon* 単独個体の環境利用. *野生復帰*, 1: 63–70.
- Odum EP, Kuenzler JK (1955) Measurement of territory and home range size in birds. *Auk*, 72: 128–137.
- 佐藤春夫 (1978) はばたけ朱鷺. 研成社, 東京, 220 p.
- Sato N, Maruyama N (1996) Foraging site preference of Intermediate Egrets *Egretta intermedia* during the breeding season in the eastern part of the Kanto Plain, Japan. *Yamashina Inst. Ornithol.*, 28: 19–34.
- 佐渡市 (2012) トキと暮らす島 生物多様性佐渡戦略. 佐渡, 121 p.
- Schneider KJ (1984) Dominance, predation, and optimal foraging in White-Throated Sparrow flocks. *Ecology*, 65(6): 1820–1827.
- Sekiya K, Miura I, Ogata M (2012) A new frog species of the genus *Rugosa* from Sado Island, Japan (Anura, Ranidae). *Zootaxa*, 3575: 49–62.
- Shi D, Yu X, Chang X (1989) The breeding habits of the Crested Ibis. *Zoological Research*, 10(4): 327–332.
- 高槻成紀 (1998) 哺乳類の生物学 5 生態. 東京大学出版会, 144 p.
- 丁 長青 (編)・蘇 雲山・市田則孝 (訳)・山岸 哲 (監) (2007) トキの研究. 新樹社, 406 p.
- 山階芳麿・中西悟堂 (1983) トキ *Nipponia nippon* 黄昏に消えた飛翔の詩. 教育社, 東京, 301 p.

付 記

トキ保護増殖事業計画 改訂版 (2004) URL: <http://www.env.go.jp/nature/yasei/hozonho/toki2.pdf>

(2012年12月15日受理)