

ツバメのルースコロニー形成に関わる 行動プロセスの解明

藤田 剛

目次

摘要

1 章 序論 … 1

2 章 調査地 … 5

3 章 複数スケールにわたる巣の空間パターン解析 … 6

はじめに … 6

方法 … 9

結果 … 10

考察

1. 「コロニー」内の空間パターン … 11

2. 「コロニー」間および「単独巣」のスケールでの空間パターン … 13

4 章 コロニー内のパターン形成に関わるプロセス: コロニー内で生じる不利益 … 16

はじめに… 16

方法

1. 隣巣から見えない営巣場所への選好性 … 18

2. 見えない場所に営巣することの適応的機能 … 20

結果

1. 隣巣から見えない営巣場所への選好性 … 24

2. 見えない場所に営巣することの適応的機能 … 24

考察 … 25

5 章 コロニー間および単独巣のパターン形成に関わるプロセス 1: 営巣可能場所と食

物分布の影響 … 28

はじめに … 28

方法

1. 潜在的な営巣場所の分布の影響 … 29

2. 食物分布の影響 … 30

結果

1. 潜在的な営巣場所の分布の影響 … 32

2. 食物分布の影響 … 32

考察 … 33

6 章 コロニー間および単独巣のパターン形成に関わるプロセス 2: 雌による選り好み が巣の分布とつがい形成率の関係におよぼす影響 … 36	
はじめに … 36	
方法	
1. 巣の空間パターンと雄のつがい形成率の関係 … 40	
2. 現実の巣の空間パターンとの対比 … 44	
結果	
1. 巣の空間パターンと雄のつがい形成率の関係 … 48	
2. 現実の巣の空間パターンとの対比 … 49	
考察	
1. 巣の空間パターンと雄のつがい形成率の関係 … 51	
2. 現実の巣の空間パターンとの対比 … 52	
7 章 総合考察 … 56	
1. 「コロニー」内スケールでのパターン形成に関わるプロセス … 57	
2. 「コロニー」間および「単独巣」スケールでのパターン形成に関わるプロセス … 59	
謝辞 … 63	
引用文献 … 65	

摘要

鳥類や哺乳類などの複雑な社会性をもつ動物を対象とした空間パターンの研究では、社会行動の適応的機能や進化そのものが興味を中心となり、空間パターンの定量的記載が遅れている。しかし、このような動物こそ、空間パターン研究の興味深い対象であると考えられる。その様々な個体間相互作用によって、空間パターンがスケールに依存して変化する可能性が高いからである。本研究では、ルースコロニーと呼ばれる緩やかな集中パターンをもつツバメ巣を対象とし、複数スケールにわたる空間パターン解析を行った。ツバメでは、種内托卵や子殺しなど同種個体による不利益が報告されていることから、コロニー内では巣が間置きしていると考えられたが、調査したすべてのコロニーで1 - 3 mのスケールでランダム分布していた。不利益の可能性があるにも関わらず間置きしなかった理由として、ツバメが隣巣から見えない位置を選好して営巣していることが示された。また、その適応的機能として、種内托卵が生じる可能性を下げていることが示唆された。コロニー間および単独巣のスケールで、ツバメの巣は一貫して集中パターンを示していた。この大スケールでの集中は、潜在的営巣場所や食物の分布の影響だけでは説明できなかった。大スケールでの集中を生じさせる要因として、つがい形成に関わる行動プロセスに注目し、シミュレーションモデルを構築した。その結果、雄の巣なわばり(つがい形成のため雄が営巣したい場所につくるなわばり)の空間パターンは、以下の3要素に依存する形でつがい形成率に影響することが分かった。1. 巣なわばりの発見率、2. 雌による雄探索域の広さ、3. 雌による雄の選り好みの有無。そして、このモデルによって生成した巣なわばりの空間パターンを調査地の巣のパターンと対比したところ、雄の選り好みが存在しない条件ではランダムに営巣場所を選ぶモデルと同程度の適合度だったのに対し、選り好みのある条件ではより高い適合度を示した。ツバメのルースコロニーという巣の空間パターンは、これらの行動プロセスを通して生じていると考えられた。さらに、隣巣から見えない位置に営巣する行動や雌の選り好みによる雄のつがい形成率への影響は、本調査地のツバメだけでなく、他地域のツバメや同様の行動プロセスをもつ鳥類の営巣様式にも関わっている可能性があると考えられた。

1章 序論

哺乳類や鳥類など複雑な社会性をもつ動物には、群れを形成するものから単独生活するものまで、個体群内の空間パターンに様々な様式が存在することが知られている (Lack 1968, Alexander 1974, Krause & Ruxton 2002). そして、その様式は近縁系統間や同種個体群間などでも変異することが広く認められおり、とくに哺乳類の霊長類や偶蹄類では群れ構成やサイズ (Alexander 1974, Clutton-Brock 1979, Smuts et al. 1986), 鳥類ではコロニー営巣や単独営巣などの営巣様式 (Lack 1968) やねぐら形成時の群れサイズなど (Lack 1968, Skutch 1993) で様々な様式が見られることが知られている.

たとえば鳥類の営巣様式を見てみると、単系統と見られる同じ科や亜科の中に単独営巣性の種から数千もの巣が一か所に密集するコロニーを形成する種までも含む例が、サギ科 Ardeidae やシギ科 Scolopacidae, ツバメ科 Hirundinidae, ハタオリドリ亜科 Ploceinae など複数存在する (Lack 1968). さらに同種であっても、ツバメ科のニシイワツバメ *Delichon urbica* やコシアカツバメ *Hirundo daurica* などでは、国や地域によって非常に小さなコロニーか単独巣しか見られない場所から、数百巣以上のコロニーが普通に存在する場所もあるなど、営巣様式に地理的変異が見られる例も多い (Turner & Rose 1989). さらにサンショクツバメ *H. pyrrhonota* のように、数巣のごく小さなコロニーから2000 巣以上からなる大きなコロニーまでが同じ地域内に存在する例もある (Brown & Brown 1996). また、これほど極端なグループサイズの変異はないまでも、地域内のグループサイズのばらつきは広くさまざまな種や個体群に普遍的に見られる現象である (Safran 2004).

これら社会性をもつ動物の空間パターン研究では、社会性そのものに興味が集まったため、対象動物がなぜ集まるのかなど行動の究極要因解明のみが注目されてきた (総説として Wittenberger & Hunt 1985, Siegel-Causey & Kharitonov 1990, Richner & Heeb

1995, Danchin & Wagner 1997, 藤田 2002, Wagner & Danchin 2003). そのため, 空間パターンはごく単純なものとみなされ, 問題とする巢の分布をあるひとつのスケールのみで固定した研究が多数行われてきた. 空間パターンの定量的解析は鳥類の繁殖コロニー内での巢の分布をのぞきほとんど行われていない (鳥類巢の総説として Bartlett 1975). その結果, たとえばコロニーと単独営巢の中間の営巢様式をとる種がいた場合, 巢の空間パターンはどのようなもので, そのパターンがもつ適応的機能は何なのかといった研究課題が軽視されることになった. たとえばコロニー営巢の適応的機能を説明するもっとも有名なモデルとして, 情報センター仮説 (Ward & Zahavi 1973) と大スケールの局所強調仮説 (Pöysä 1992) がある. これらのモデルを定量的予測が可能な形に再定義した研究では, 食物の分布パターンはさまざまな値の解析を行っているにもかかわらず, 巢の分布は極端な集中とランダムといった特定パターンに固定している (Barta & Szép 1992, Buckley 1997). したがって, たとえば巢の集中度の違いがコロニーの機能にどう影響するのかといった課題にはまったく触れられていない.

一方, これら哺乳類や鳥類などの研究とは別に, 空間パターンそのものに注目した研究は, 個体の位置が測定しやすい植物や昆虫などを対象に進み, 空間パターンがスケールに依存して変化することが広く知られている (Pielou 1969, Dale 1999). たとえば, 大スケールでは集中しているが, 小スケールでは間置きしているというパターンは, 集中傾向を示す生物に普通に見られることが古くから指摘されている (たとえば Morisita 1959, Pielou 1969). スケールに依存して空間パターンが変化することは, 特定の要因効果がスケールに依存して変化している可能性を示している (Dale 1999).

筆者はコロニーや群れを形成するような社会性をもつ動物の空間パターンこそ, このスケールの視点を入れた研究の興味深い対象だと考えている. なぜなら, これらの動物ではさまざまな個体間相互作用が認められており (総説としてたとえば Alexander 1974, Clutton-Brock 1979, Brown & Brown 1996, Krause & Ruxton 2002), 複数の要因がそ

れぞれ違ったスケールで影響を与え、植物や非社会性昆虫には見られない特徴的なパターンが存在する可能性が高いからである。もしそうであれば、これまで単純にコロニーや群れとされてきた空間パターンの中にも、複数スケールにわたって解析することによって違うパターンに分類されるものが存在する可能性があり、逆に、別のものと考えられてきたものが同じパターンの一部に整理できる可能性もある。さらに、これらのパターンを生じさせている行動プロセスの研究にとっても新しい課題を提供できる可能性がある。

本研究では、このような社会性をもつ動物を対象に、複数スケールにわたる空間パターン解析を行うとともに、そのパターン形成に関わるプロセス解明を目的とした。そして、その題材として鳥類のツバメ *H. rustica* の巣に注目した。

ツバメの巣は、以下の点でこの目的に適した題材である。まず、本種はコロニー営巣と単独営巣の中間的な営巣様式をもち、コロニー内の巣が密集せず、かつ同じ地域内にコロニー営巣する個体と単独営巣する個体の両方が存在する (Turner 1994)。このような営巣様式は、ルースコロニー性と呼ばれる (Lack 1968, 偶発的コロニー性 facultative coloniality, セミコロニー性 semicoloniality とされることもある)。また、この巣の空間パターンに地理的変異が存在することも知られている (Cramp 1988, Turner 1994)。たとえば英国ではほとんどのツバメが単独営巣しているのに対し (Turner 1994)、同じヨーロッパのフィンランドやデンマークでは2 - 3巣からなるごく小規模なコロニーを形成するのが普通とされ (Møller 1983)、さらにドイツのウェストファーレン地方で10巣程度の小さなコロニー、ポーランドではやや大きな50巣が多く、ドイツのウルム地方では280巣程度のコロニーが形成されることが知られている (Cramp 1988)。

またツバメでは、コロニー営巣の適応的機能の研究から (Snapp 1976, Møller 1987a,b, Shields & Crook 1987 など、詳細は3章の議論を参照) 繁殖生態に関わる基礎まで、種々の研究が進んでいる (藤田・樋口 1992, 藤田 1993, Møller 1994, Turner 1994)。さらに、ツバメの巣には空間パターンを調べやすいという利点もある。鳥類の巣は

固定点であり比較的発見が容易であるが、ツバメの巣は人工建造物につくられるためとくに見つけやすく、地域内のほぼすべての巣の位置を特定することができる。にもかかわらず、ツバメの巣を対象とした複数スケールに渡るパターン解析とその形成プロセスを解明した研究はこれまでにない。

本論文は以下の構成をとっている。本章につづく2章で調査地について概説したあと、3章ではツバメの巣の複数スケールにわたる空間パターン解析を行う。ここでルースコロニー性はコロニー営巣と単独営巣の中間的な様式であるため、複数スケールにわたる巣の解析が重要な役割を果たすことを示す。そこで明らかにした空間パターンの中で、4章ではコロニー内のスケール（小スケール）での結果に注目し、コロニー内の空間パターン形成にかかわる行動プロセスの解明を試みる。ツバメのコロニー内では、巣間距離が比較的大きく、かつ巣間距離や空間パターンに地域差が見られることが知られており、その説明も試みる。5章と6章ではコロニー間と単独巣のスケール（大スケール）で認められたパターンに関わる行動プロセスを検討する。まず5章では、資源分布の影響によって受動的に大スケールのパターンが生じているかどうかを検討し、6章ではそのパターンがもつ適応的機能に注目して検討を行う。最終章では、これらの章で得られた結論が他地域に生息するツバメの巣の分布や他種の営巣様式に適用可能かどうか検討する。

2 章 調査地

本研究は関東西南部、神奈川県平塚市の西部に位置する標高 20 - 40m の丘陵地帯、3 × 4 km の範囲で行った (図 2.1, 2.2). この範囲には、典型的なツバメの繁殖環境である農村環境と商店街、住宅地のすべての要素が含まれている。また、農村部と商店街には 3 巣程度から 50 巣ほどからなるツバメのコロニーがあることが知られていた (平塚市博物館 1983).

この地域の平地部では主に畑が優占しているが、一部水田が見られ、牛舎がこれら農地内に散在している。調査地の北部には国道を中心に小さな商店街があり、住宅地もその商店街周辺と調査地南部を中心に存在する。斜面は主にコナラ *Quercus serrata* やミズキ *Swida controversa* からなる二次林に占められているが、スギ *Cryptomeria japonica* などの植林地やモウソウチク *Phyllostachys pubescens* などの竹やぶも存在する。

調査地内には目的に応じて 2 つの調査区 A と B を設定した (図 2.2). 調査区 A (2.1 × 1.6 km) では集中的に調査を行い、この区画で繁殖したすべてのツバメ巣の位置、繁殖ステージを記録するとともに、区画内にある建築物すべての位置、特徴なども調べた。また、基礎情報として、繁殖したツバメ成鳥のほぼすべてを捕獲し個体識別用の足環を装着するとともに、各巣の一腹卵数、孵化雛数、巣立ち雛数を記録した。調査区 B は A を含む 3 × 4 km の範囲で、A 以外の地域では牛舎のみを対象に同様の調査を行った。野外調査の全期間は 1996 年から 1999 年までの 4 年間だが、項目によって実施した期間は異なっている。調査や野外実験の詳細は、各章の方法で説明する。

3 章 複数スケールにわたるツバメの巣の空間パターン解析

はじめに

鳥類にはコロニー営巣から単独営巣までさまざまな営巣様式が存在する (Lack 1968). しかし、これらの営巣様式を分類する定量的な定義はされておらず、比較的狭い範囲に繁殖巣が集まる場所をコロニーと呼び、個体群中のほとんどの個体がコロニー内に巣をつくる場合、その種はコロニー性の種とみなされる。一方、他巣から比較的離れた位置につくられた巣は単独巣と呼ばれ、多数の個体が単独巣で繁殖する種は単独営巣性の種とみなされる。ここでは、これらの名称を解析によって認められた集中や間置きパターンと区別するため、定量的定義なしに直感的に巣が集まっているとされる場所を「コロニー」、直感的に他の巣から離れた位置にあるとみなされている巣を「単独巣」と表記する。

鳥類の営巣様式に関する研究は、主に典型的な「コロニー」を形成する種を対象に進められてきた (Wittenberger & Hunt 1985, Siegel-Causey & Kharitonov 1990, Fujita et al. 1994, Richner & Heeb 1995, Brown & Brown 1996, Danchin & Wagner 1997, 藤田 2002, Wagner & Danchin 2003). 「コロニー」内の巣の分布は対象種の体サイズなどによっても変化するが、一般的に巣は互いに接するか、1m 以内の距離をおいて集中分布することが多い (Bartlett 1975, Hunt & Hunt 1975, 1976, Brown & Brown 1996, 2000). ルースコロニーも古くから知られていたものの (Lack 1968), その研究はツバメを除いてはほとんど行われていない。しかし、そのツバメの研究例もルースコロニーの特徴を重視したものではなく、「コロニー」と同じ様式とみなした研究しかされていない (Snapp 1976, Møller 1987b, Shields & Crook 1987, Brown & Brown 1996).

「コロニー」や「単独巣」と同様、これまでどのような巣の分布をルースコロニーとみなすかといった定義は行われていないが、ルースコロニー性の鳥類を対象とした研究や総説、記

載文献の説明を整理すると, (a) 「コロニー」内の巣間距離が比較的大きいこと (Snapp 1976, Shields & Crook 1987, Møller 1987b, Brown & Brown 1996), (b) 「コロニー」と「単独巣」が同じ個体群中に存在すること (Allen & Nice 1952, Muldal et al. 1985, Turner 1994) の 2 点が, この営巣様式の特徴だと考えられる. このことから, ルースコロニー性であるツバメの巣の空間パターン解析を行う上で重要になるのは (1) 「コロニー」内の巣の空間パターンを明らかにすること, および, (2) 「コロニー」外の「単独巣」も含めた複数スケールにわたる空間パターンを解析することの 2 つだと考えられる. 以下, (1) を「コロニー」内の空間パターン, (2) を「コロニー」間および「単独巣」の空間パターンと呼ぶ.

これまで, ルースコロニー性鳥類の「コロニー」内の巣の空間パターンに関しては, ツバメを対象とした 2 つの研究がある (Møller 1987b, Brown & Brown 1996). これらによると, デンマークの牛舎につくられたツバメの「コロニー」では巣が集中傾向を示していたのに対し (Møller 1983), 米国南部の橋の下面などに形成されたサンショクツバメとツバメの混合「コロニー」ではツバメの巣が間置きしていた (Brown & Brown 1996). このような空間パターン解析結果の差異を生じさせる問題としてもっとも可能性が高いと考えられるのは, 1 章でも述べたように, 解析に用いたスケールがこれらの研究でちがっていることである. たとえば, デンマークの「コロニー」でも解析スケールを小さくすればやがて間置き傾向が見られた可能性があり, 逆に, 米国南部の「コロニー」でもスケールを大きくとれば集中傾向が存在していた可能性もある. 残念ながら, これらの研究では解析に使われたスケールが明記されていない.

ツバメ科 Hirundinidae に属する 74 種の中で 36 種はツバメと同様に泥でできた巣をつくる. これらのツバメには, コロニー性とルースコロニー性, 両方の営巣様式をとる種が含まれている (Turner & Rose 1989). そして, コロニー性とされる種の「コロニー」内では巣が高密度に密集しており (Turner & Rose 1989), たとえば, 米国南部のサンショクツバメでは, 巣場所 1 m あたりの巣数が 10 を越える「コロニー」が全体の 4 割近く (100/254) を

占めている (Brown & Brown 1996). 巣間距離も小さく、隣巣と接触している巣の割合も高い。それに対し、ツバメのようなルースコロニー性の「コロニー」では、定量的な記述は限られているものの、巣と巣が接することは非常に稀であるとされている (Møller 1983, Turner 1994). 巣間距離も、上述の米国南部の「コロニー」内では平均 1.3 (± 1.0 SD) m, デンマークの牛舎の「コロニー」では 4.3 (± 2.51 SD) m だった。「コロニー」内の空間解析を小スケールから行うことで、「単独巣」と同様、なぜツバメの「コロニー」内では巣と巣が接することが稀で、典型的なコロニー性の種にくらべて巣間距離が離れているのかという課題を解くための重要な情報が得られる可能性がある。

ルースコロニー性の鳥類を題材に「コロニー」間および「単独巣」を対象とした大スケールでの空間解析はまったく行われてこなかった。「単独巣」の空間パターンは、ルースコロニー性の特徴のひとつ、一部の個体が「単独巣」をつくる要因解明の重要な情報になる。もし、「単独巣」が間置き傾向にあれば、それらの個体は集中することで不利益を被る可能性が示唆される (Dale 1999). 一方、集中傾向にあれば他巣と離れているにもかかわらず、「コロニー」個体と同様に集まることの利益を得ている可能性が考えられる。この場合、「コロニー」巣と「単独巣」は、単に集中の程度が違っているだけになる。ツバメの「単独巣」は一般的にひとつの建物に一巣だけつくられた巣を指す場合が多いが、2 巣が隣接する建物につくられる場合もあれば数 100m 以上離れた建物に存在する場合もある (たとえば Shields & Crook 1987, Turner & Rose 1989, Turner 1994). このような巣間距離のばらつきが大きな「単独巣」の空間パターン解析を行うためには、数 m の比較的小さなスケールから最大巣間距離より大きなスケールまでを含む広い範囲のスケールにわたり空間解析を行う必要がある (Dale 1999).

そこで本章では、まず、基礎情報として「コロニー」内の巣と巣が接している割合、平均巣間距離の記載を行った。そして、ルースコロニーの特徴を定量的に明らかにするため、複数スケールの空間解析が可能な L 関数法 (Ripley 1988) を用い、「コロニー」内の小さなス

ケールから調査地全域におよぶスケールまで、複数のスケールにわたる空間解析を行い、どのスケールでツバメの巣が集中しようとしているか、あるいは間置きしようとしているのかを検討した。

方法

本章の解析対象とするツバメの巣の位置データの調査は1997年に行った。主要な調査区は2.1×1.3 kmの範囲である。ツバメの繁殖期である3月下旬から9月上旬にかけ、3日に1度の頻度であらかじめ設定した調査区内の建物すべてを確認し、ツバメの巣の有無、巣とその周辺の成鳥の行動、巣内の卵数と雛数を記録した。調査地内の巣すべてを見落としなく見つけるため、繁殖期前の3月14日と15日、および調査地内の営巣数が最大だった時期の直後の5月28 - 30日には、調査地内すべての建物で建物の持ち主への聞き取り調査と、建物内部の営巣がないかどうかの確認も行った。さらに繁殖期終了後にも建物すべてについて同様の聞き取りと建物内部の調査を行い、見落としがなかったことを確認した。これによって調査地内のほぼすべての巣の位置が確認できたと考えられる。解析には、調査期間中もっとも巣密度が高かった5月18 - 21日の巣の配置をもちいた。

巣の空間パターン解析はL関数法 (Ripley 1988, Dale 1999) を用いて行った。L関数は以下の式で表される。

$$L(r) = \sqrt{K(r)/\pi} - r$$

r は各巣からの距離である。 $K(r)$ は近似値である $\hat{K}(r)$ を使って求めた。

$$\hat{K}(r) = A \sum_{j=1}^n \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq j}}^n w_{ij} \cdot I_r / n^2 HA$$

ここで A は調査地の面積, n は巣数, i と j は注目する 2 つの巣の番号, そして w_{ij} は周辺効果を補正するための変数である. I_r は, i と j の間の距離が r より小さい場合に 1, それ以外の場合は 0 の値をとる. 巣から特定の距離 r に他の巣が集中している場合, その r の K が大きくなる. 上の $L_{(r)}$ の式は, この $K_{(r)}$ がランダムの場合常に 0 周辺の値をとるように変換したものである.

ある r で正の大きな $L_{(r)}$ の値が得られた場合, 巣がそのスケールで集中していることを意味し, 負の大きな値が得られた場合, 巣はそのスケールで間置きしていることになる. 周辺効果の補正には translation correction (Haase 1995) を用いた. これらの L 関数が有意に集中, あるいは間置きしていることを検定するため, 調査地域内から巣数と同じ数だけの地点をランダムに選び, 同様に L 関数を求める作業を 100 回繰り返した. ここでは, この最大値よりも大きな値をとれば有意に集中, 最小値より小さければ有意に間置きしているとみなした.

解析は, (1) 「コロニー」内のみを対象とした範囲 0.1 - 4 m で 0.1 m ずつ r を増加させる解析と, (2) 「コロニー」間と「単独巣」を対象とする範囲 5 - 400 m で 5 m ずつ r を増加させる解析を行った. (1) の解析では, 牛舎内でのランダムな点からのずれを見るため, 牛舎サイズに合わせてランダム点の発生範囲を変えた. この解析には, 営巣数の多かった 3 つの牛舎の「コロニー」(確認された最大巣数は 12, 18, 27) を対象とした. 以上の解析は C++ で作成したプログラムによって行った.

結果

調査地内でもっとも早く営巣を始めたツバメの初卵日は 4 月 6 日, 最後の巣立ちは 9 月 11 日だった. 調査地内で確認されたのべ巣数は 125, もっとも営巣数が多かったのは 5 月

18 - 21 日で 103 巣(営巣密度 14.3 巣/km², 図 3.1) だった。確認された「コロニー」は 5 か所で、そのうち 4 か所が牛舎、1 か所が 5 階建てビル 1 階の駐車場だった。確認した 125 巣すべてが隣巣と接していなかった。巣密度最大時の「コロニー」内の巣間距離の中央値は 1.3 m、最小および最大値は 0.1 m と 3.9 m だった。1/4 および 3/4 分位はそれぞれ 0.25 m と 2.5 m だった。

L 関数法による解析では、「コロニー」内のツバメ巣の L 関数のほとんどが正の値を示していたが、ランダム点の最大値よりも小さい値だったことから、ランダム分布と判断された(図 3.2a-c)。ただし、「コロニー」c の 3 - 4 m の距離では有意な集中が認められた。

「コロニー」間および「単独巣」の解析では、5 - 400 m のすべてを通して有意に集中する傾向が認められた(図 3.3)。とくに約 10 - 100 m のスケールでは高い集中度を示した。つまり、ルースコロニー性であるとされるツバメ巣は、このスケールでは「コロニー」巣だけでなく「単独巣」でも集中傾向にあった。

考察

1. 「コロニー」内の空間パターン

本調査地の「コロニー」でもヨーロッパや北米と同様に巣どうしが接する例はまったくなく、巣間距離の中央値も 1.3 m だった。しかし、L 関数による空間パターン解析の結果から、「コロニー」内の 0.1 - 3 m の小スケールでツバメ巣は間置きしておらず、ランダムに分布することが示された。また 3 - 4 m の範囲でも、3 つのうち 2 つの「コロニー」でランダム分布であった。

間置きしていないにもかかわらず、典型的なコロニー性のツバメにくらべて巣間距離が大きいという現象は、どのような機構で生じるのだろうか。また、この結果は、「コロニー」内で

巣が間置きしているという米国南部の結果 (Brown & Brown 1996) とは矛盾しており、また、集中分布しているというデンマークの結果 (Møller 1987b) ととも完全には一致していない。これら他地域の結果と本調査地の結果が一致しない理由は何だろうか。

いわゆるコロニー性の種に比べて巣間距が大きいにもかかわらず、間置きしないパターンが生じる機構として最初に考えられるのは、「コロニー」内で生じる不利益が存在せず、かつ集中する利益も「コロニー」内のスケールでは消失していることである。しかし、ツバメの「コロニー」では同種個体によるいくつかの不利益が生じることが広く認められている (Turner 1994)。たとえば、ツバメの「コロニー」内での種内托卵率は、営巣例全体の 16.5% にのぼるという報告がある (Møller 1987a)。本調査地ではこれほど多くはないが、卵の模様と形、および卵の増加数から種内托卵と判断された営巣例が全体の 7.3% ($n = 151$, 1997 年) を占め、すべて「コロニー」巣で生じていた (藤田 未発表)。また、種内托卵された宿主の繁殖成功度は、されなかった個体よりも有意に小さくなることも知られている (Møller 1987a)。そして、この種内托卵の頻度は、「単独巣」よりも「コロニー」で高く、かつ「コロニー」サイズが大きいほど高くなること、さらに、この種内托卵が隣接巣の個体によって行われる可能性が高いこともツバメだけでなく、他種でも示されている (Møller 1987a,b, Brown & Brown 1996)。

同様に、婚外交尾も「コロニー」で頻繁に起こっており、その頻度は「コロニー」サイズに依存して高くなること、さらにつがい相手が他雄と婚外交尾した雄では繁殖成功が低くなることも知られている (ツバメで Møller 1994, サンショクツバメで Brown & Brown 1996)。さらに、ツバメの「コロニー」では、独身雄による子殺しが頻繁に起こることが知られている (Møller 1994, Turner 1994)。

これまで、「コロニー」内で起こる不利益が巣の間置きに結びついていることを示した研究は、主に不利益が生じる頻度が距離のみに依存することを前提としていた (たとえば Tinbergen et al. 1967, Hunt & Hunt 1975, 1976, Ewald et al. 1980, Møller 1987b,

Kilpi 1989, Brown & Brown 1996, Ghent 2001, Krause & Ruxton 2002). この場合, 不利益を避けるために個体は巣を間置きさせることになる. しかし, 不利益に結びつくような相互作用の頻度は, 距離以外の要因にも依存して変化する可能性がある. その場合, 距離のみに注目したパターン解析では, その要因の空間パターンに応じて巣が間置きや集中, そしてランダム分布することになる. また, デンマークや米国南部との巣間距離や巣の分布の違いも, 距離以外の要因の空間パターンの差によって生じている可能性が考えられる. しかし, 現時点で「コロニー」内の不利益の発生パターンに影響する要因として, 距離以外の要因に注目した研究はない.

2. 「コロニー」間および「単独巣」のスケールでの空間パターン

本調査地のツバメ巣は「コロニー」間および「単独巣」の大きなスケールでは, 5 - 400 m のすべてを通して集中していた. ルースコロニー性鳥類の「単独巣」が集中していることを定量的に示したのは, 本研究が最初である. これまで, ツバメ巣が集中分布する要因については, 大きく分けて 2 つの仮説が示されてきた. すなわち潜在的な営巣場所の分布の影響によって集まっているという仮説と (Snapp 1976, Møller 1987b, Shields & Crook 1987), 婚外交尾率が上昇するために集まっているという仮説 (Møller 1987b) である.

潜在的な営巣場所分布の影響に関する仮説は, 厳密にはさらに営巣場所の不足 (Snapp 1976, Shields & Crook 1987) と営巣場所が集中分布していることの影響 (Møller 1987b) の 2 つに分けられる. Snapp (1976) や Shields & Crook (1987) は, 「コロニー」巣の繁殖成功率が「単独巣」よりも有意に低くなっていることを示し, それでも「コロニー」が存在するのは, 潜在的に営巣可能な場所が不足しているためやむを得ず「コロニー」繁殖している個体がいるからだと結論している. しかし, 本調査地では, ツバメの潜在的な営巣場所と考えられる建物がツバメの営巣数の 10 倍以上存在しており (Fujita & Higuchi 印刷中, 5 章の結果と議論も参照), 営巣場所不足では本調査地の巣の集中を

説明することはできない。

Møller (1987b) はデンマークの「コロニー」営巣しか見られない地域を対象に、コロニーサイズと営巣場所である牛舎の梁長との間に正の相関関係が見られること、地域内の営巣数が増減した場合、各コロニーのサイズは増減してもこの営巣場所とコロニーサイズの相関関係は変わらなかったことから、営巣場所不足仮説を否定している。そして、潜在的な営巣場所の分布がツバメ巢の分布に影響しており、営巣場所の集中がツバメ巢の集中に関わっていると考察している。しかし、Møller が用いた方法を、本調査地に適用することはできない。なぜなら本調査地にはひとつの建物にひとつの巣しかつくられていない「単独巣」が存在するからである。このような「単独巣」の集中が営巣可能場所の分布の影響で生じているかどうかを検証するためには、営巣場所である建物の分布とツバメ巢の分布を比較する必要がある。もし営巣場所の建物が集中しているために「単独巣」も集中しているのであれば、営巣場所とツバメ巢は同じ空間パターンを示すと考えられる。

潜在的な営巣場所以外の資源で、鳥類巢の空間パターンに影響すると考えられるのは食物である。Møller (1987b) は、「コロニー」のある牛舎周辺の採食場所（防風林）の面積と「コロニー」サイズの間に正の相関があることを示している。このような例は、魚食性のサギ類などでも報告されている（たとえば Gibbs 1990）。魚と飛翔性昆虫は、パッチ状に分布することや、そのパッチの消失と出現が予測しにくいことなどが共通しているとされており（たとえば Buckley 1997）、ツバメ巢の大スケールでの集中が、食物の分布によって生じている可能性もある。

ツバメの「コロニー」に、これら資源分布の影響を示唆する状況証拠が多いこととは対照的に、「コロニー」の適応的機能については否定的な研究が多い（Snapp 1976, Shields & Crook 1987, Brown & Brown 1996）。Møller (1987b)は、デンマークの牛舎に形成される多数の「コロニー」を対象に、集団採食や情報センター（Ward & Zahavi 1971）など社会的採食の利益が存在するかどうかを調べている。しかし、雛への給餌速度は「コロニー」

サイズに影響していなかった。Shields & Crook (1987) も、雛の生存率が「コロニー」巣で低くなっていることを示しているため、少なくとも「コロニー」での給餌速度が繁殖成功を高める機能をもっていない可能性が高い。社会的採食の機能が認められている種の多くは、数百巣以上の大きなサイズの「コロニー」を形成し、繁殖が同調していることが一般的だとされている (Emlen & Demong 1974, Brown & Brown 1996)。しかし、ツバメの「コロニー」では繁殖の同調性が低く (Shields & Crook 1987, Cramp 1988, Møller 1987a, Turner 1994, Fujita 1997)、かつ「コロニー」サイズも小さいことから、社会的採食の機能が働いている可能性は低いと考えられる (Møller 1987b, Brown & Brown 1996)。捕食者防御に関しても否定的な報告のみしかなく、ヨーロッパや北米、そして日本でも捕食率が「コロニー」巣で低くなる傾向は認められていない (Møller 1987b, Shields & Crook 1987, Turner 1994, Fujita 1997)。

以上の結果と背景を踏まえ、次の 4 章では、小スケールである「コロニー」内での巣の空間パターン形成に関わる機構に注目する。そしてまず、(1) 距離以外の要因として隣巣から見えるかどうか注目し、ツバメ巣の空間パターンに影響しているかどうかを検討する。鳥類は情報伝達的手段として視覚に依存しているため、隣巣から見えるかどうか「コロニー」内の個体間相互作用に影響している可能性が考えられるからである。この点については 4 章でくわしく議論する。この 4 章では、それとともに (2) 隣巣から見えることによって生じる不利益が何であるのかも検証する。

つづく 5 章では、「コロニー」間および「単独巣」のスケールで巣の集中パターンを生じさせている要因としてまず可能性の高い、潜在的な営巣場所と食物分布の影響を検討する。

4 章 コロニー内のパターン形成に関わるプロセス: コロニー内で生じる不利益

はじめに

ツバメの「コロニー」内では、主に種内托卵や婚外交尾などの不利益が生じる可能性が高いにもかかわらず (Møller 1987a,b, 1994, Turner 1994), 本調査地では「コロニー」内のスケールではランダムかやや弱い集中傾向が認められた。

コロニー内の巣の空間パターン形成機構の解明は、コロニー性に関わる研究の主要課題のひとつである (Tinbergen et al. 1967, Lack 1968, Anderson & Wicklund 1978, Brown & Brown 1996, Krause & Ruxton 2002). これらの研究では、大きく分けて捕食者の影響と同種他個体の影響の 2 つが注目されてきた。捕食者に注目した研究では、ツグミ類などの地上に隠蔽された巣をつくり、かつ数 10 m 以上という大きな巣間距離をとるルースコロニー性の種を対象とし、巣間距離が大きくなることによって捕食率が低下することが報告されている (たとえば Anderson & Wicklund 1978). 一方、同種個体に注目した研究では、海鳥類など巣が高密度に分布し、目立つコロニーを主要な対象とした研究が多く (たとえば Tinbergen et al. 1967, Hunt & Hunt 1975, 1976, Ewald et al. 1980, Møller 1987b, Kilpi 1989, Brown & Brown 1996, Ghent 2001, Krause & Ruxton 2002), 主に隣巣個体によって引き起こされる子の捕食や種内托卵などの不利益に注目し、それらが巣間距離の増加にともない減少することを示している。

ツバメのコロニーはルースコロニーではあるものの、海鳥類の「コロニー」により近い条件を備えている。コロニー内の巣間距離は、3 章で述べたように約 1.3 m と上述のツグミ類よりは小さく、巣が地上に隠蔽されていないので、この巣間距離で捕食者による発見率が下がるとは考えにくい。また、上述したように、種内托卵など同種個体によって生じる不利益も数多く報告されており (Cramp 1988, Turner 1994, Møller 1994), とくに種内托卵は主に

隣巣個体によって行われること、それが宿主の繁殖成功を低下させていることなどが明らかにされている (Møller 1987a, b). さらに、ごく単純な解析であるが、種内托卵の発生率が 2 m 以内に隣巣があると高くなることも分っている (Møller 1987a).

隣巣個体の影響が強いとされるカモメ類では、コロニー内の巣が小スケールで有意な間置きをしていることが多く、それは隣巣個体による不利益が生じる可能性を小さくするために各個体が隣巣からある程度距離をおいて営巣した結果だとされている (Hunt & Hunt 1975, Ewald et al. 1980). この点から、単純にはこれら海鳥類の説明をランダム分布するツバメのコロニー巣には適用できないと考えられる. さらに、調査地の巣間距離は中央値が 1.3 m と小さな巣間距離をとる巣が多く、上述のツバメの種内托卵が起こりやすいとされる 2 m よりも小さな値をとる巣が多数を占め、0.1 m という小さな巣間距離の巣も多かった. なぜ本調査地のツバメは、隣巣個体による不利益が生じる可能性が高いにもかかわらず巣を間置きさせず、その不利益が生じるとされている距離に営巣する個体がいるのだろうか.

これまでの隣巣個体との相互作用に関わる研究では、ほとんどの場合、距離という要素のみが注目されてきた (たとえば Hunt & Hunt 1975, Ewald et al. 1980, Møller 1987b, Brown & Brown 1996). しかし、同種他個体との相互作用は、距離だけでなく他の要素によっても変化する可能性がある. とくに鳥類は主に視覚によってコミュニケーションをとるため、自分の巣が隣巣から見える位置にあるかどうかによって、隣巣との相互作用頻度や種類が変わる可能性が高い. つがい A がつがい B の巣から見える位置に営巣した場合、B は A の個体が巣にいるかどうかを巣にしながら確認できるため、A の個体が不在中に A の巣へ侵入することが容易になるだろう. それに対し、隣巣から見えない位置に営巣した個体は、このような隣巣個体による不利益が生じる可能性を減らしていることが予測できる. 種内托卵やその他の不利益を防ぐために、巣に滞在し巣を防衛する行動はツバメ科では広く認められている (Møller 1987a, Turner & Rose 1989, Brown & Brown 1996). この隣巣

から見えない位置に営巣することで、隣巣個体に対する巣の防衛などに費やす時間を節約するなどの利益を得ていることが予測できる。

もし、隣巣個体から見えない位置に営巣することにこのような機能があり、ツバメが隣巣から見えない位置に営巣することを選好しているのであれば、巣の配置は視界を遮る構造物の影響を受けることになる。その結果、巣間距離のみの基準で求めた空間パターンはランダムになる場合も生じる。さらに、遮蔽物の形状などによっては、より小さな巣間距離でも隣巣個体の不利益を被らない可能性もあると考えられる。しかし、これまでのコロニー内の巣の空間パターン形成に関わる研究の中で、隣巣から見えるかどうかという基準に注目し、それが巣の空間パターン形成に関わっているかどうか、そして、見えない位置に営巣することが利益につながっているかどうかを示したものはない。

そこで本章では、コロニー内での巣の配置にツバメが隣巣から見えない位置に営巣していることが関わっているかどうかを明らかにするため、(1) ツバメが隣巣から見えない位置を営巣場所として選好しているか、(2) 隣巣から見えない位置に営巣することが巣の防衛時間を減らす機能をもっているかの2点の検証を目的とした。そして、まず隣巣から見えない位置に営巣していることが関わっているかどうかを巣の定着パターンなどに注目して解析し、つぎに野外実験を通して、隣巣から見えない位置に営巣することが、巣の防衛時間を短縮させる機能をもっているかどうかを検討した。

方法

1. 隣巣から見えない営巣場所への選好性

a. 牛舎の構造とコロニーサイズの有無

調査地内には、平らな天井のない牛舎と天井のある牛舎があった。牛舎に平らな天井があ

る場合、その天井は梁で区切られた区画が多数存在し、別の区画につくられた巣どうしは、たとえ隣り合った区画であっても互いに見ることはできない（図 4.1）。つまり天井のある牛舎では隣から見えない巣場所が豊富にある。一方、天井のない吹き抜けの牛舎には、屋根のすぐ下に同様の梁は多数存在するものの、屋根の傾斜があるためそれぞれの梁につくられた巣から、ほとんどすべての範囲を見渡すことができる（図 4.2）。以上のことから、ツバメは天井のある牛舎に「コロニー」を形成し、そうでない牛舎にはコロニーが形成されないことが予想できる。

この検証のため、調査地内にある 24 の牛舎すべての巣数を調べた。調査期間は 1996 年と 1997 年の 2 年間で、巣数の調査方法は第 3 章の巣の空間パターン調査と同じである。各牛舎の巣数は、各シーズン内の最大巣数を用いた。もし複数の巣が平らな天井のある牛舎でのみ確認された場合、ツバメは隣巣から見えない位置を選好していると考えられる。

ツバメが「コロニー」場所として天井のある牛舎を選好しているかどうかを調べるため、コロニーを形成した牛舎とそうでない牛舎の比を天井のある牛舎とない牛舎の比と比較した。検定には Fisher の正確確率検定（ $\alpha=0.05$ ，両側検定）を用いた。また、牛舎の広さなどの影響を考慮するため、平らな天井の有無と牛舎面積を独立変数、営巣数を従属変数とする重回帰分析を行った。1996 年と 1997 年で牛舎数は同じであり、かつすべて同じ牛舎に「コロニー」が形成されたため、これらの解析には 1997 年のデータのみを用いた。

b. 同じ距離にある見えない場所への選好性

ツバメが隣巣から見えない位置を好んで営巣していることを示すためには、それぞれの巣が隣巣から見えない位置にあるという情報だけでは不十分である。庇や天井の梁などの遮蔽物が多い場所では、巣間距離を大きくとった結果、互いに見えない位置に営巣することになる可能性があるからである。この問題は、区画法を用いることで検証可能だが、天井の区画数に対して巣数が少ない場合には、第 II 種の過誤によって有意なパターンを検定で

きない可能性が高くなる。本調査地では、コロニーあたりの平均巣数（1996 年で 7.6 巣、 $n=15$ 。複数巣がみられた場所のみを対象とした値）は、天井の区画数（142.2 区画）よりも著しく少なかった。

そこで、天井のある牛舎につくられた巣から同じ距離にある梁につくられた巣に注目し、隣巣から見えない側と見える側、それぞれの梁への営巣頻度を比較した。そのために、まず、天井の梁で区切られた区画を用いた。図 4.3 では実際の巣（黒丸）から同じ距離にある梁は同じアルファベットで示し、その巣から見える位置にある梁が小文字、見えない梁は大文字で表わした。あるツバメが営巣し始めたあと 1 週間以内にこれらいずれかの梁に他のツバメが営巣し始めた例数を数えた。本調査地では、古巣の分布の影響をとり除くため、同じアルファベットで示した場所のすべてに古巣がある場合のみを解析の対象とした。検定には 2 項検定を用いた。この際、区画の 4 辺を構成する梁を 1 つの単位とし、対象とする距離にある梁を無作為に選んだ場合を期待値とした。

巣の定着パターンを記録するために、調査地内にある天井のある牛舎の中からコロニーサイズがもっとも大きかった 5 つを対象に巣の位置、営巣開始日を調べた。調査は、1996 年と 1997 年に行った。便宜的に初卵日を営巣開始日とした。巣の空間パターンと同じ方法で、牛舎内の巣の位置、巣内の内容物などを調べ、初卵日の推定を行った。

2. 見えない場所に営巣することの適応的機能

野外実験は 1998 年に行った。この年には 14 の牛舎でコロニーが確認された。この中から営巣数が 37 と 10 巣の 2 つのコロニーで実験を行った。両コロニーとも天井の高さ(2.6m)、天井の梁で区切られた区画の大きさ(2.7 x 0.42 m)、梁の形状（天井からの張り出し 20 cm、幅 7cm）は同じであった。これらに加え、15 巣からなる牛舎で実験デザインを決めるための予備実験を行った。

ここでは、巣の防衛に関わる時間の指標として、在巣時間に注目した。調査地としたコロ

ニーでは、巣の周辺にとどまる個体はほぼすべてが巣の上にとまっていたからである。巣の防衛行動として、巣にとどまる以外に、接近した個体へ威嚇声を発しながら体当たりしたりする行動も確認されたが、ここでは、その行動をとっている時間も在巣時間として記録した。

a. 繁殖期を通じた在巣時間の変化の記載

ツバメの在巣時間に関しては、種内托卵の頻度がもっとも高い産卵期間とその前後 5 日間の記載が行われている (Møller 1987a)。しかし、種内托卵が行われる可能性の低い期間の在巣時間は調べられていない。野外実験では、種内托卵以外の可能性も調べるため、種内托卵の不利益が小さい時期にも実験を行った。種内托卵が頻繁に起こるとされる期間の中からは産卵期を選び、さらに造巣期初期、抱卵期後期、育雛期の在巣時間を記載した。

各期間の定義は以下の通りである。造巣初期：造巣行動の初認から初卵日の 6 日前まで。造巣の初認が初卵日 5 日前より遅かった巣については、種内托卵の可能性が高い期間であるため、データから除外した。産卵期：初卵日から最終卵の産卵日まで。抱卵後期：抱卵開始後 7 - 12 日目。調査地の抱卵期間は 13 - 15 日だった。仮にこの期間に托卵されても、その卵は孵化しない可能性が高い。育雛期：最初の雛の孵化から 15 日目まで。

それぞれの期間に、2 - 5 回の観察を 5 分ずつ行った。各観察では 30 秒おきに 11 回の瞬間的な観察（スキャン）を行い、在巣時間はスキャン数で記録した。それぞれのスキャンでは、雌雄それぞれが巣にいるかどうか、巣防衛に関わる行動をとっているかどうかを記録した。これらの観察は 9:00 - 16:00 に行った。これは後述する実験実施時間と同じである。各巣の各繁殖段階の在巣時間として、上述した 2 - 5 回の観察結果の中央値を用いた。

b. 野外実験

ツバメの巣から見える範囲に隣巣が出現する状況を実験的につくり出すため、2 つの野外実験を行った。(1) 鏡設置実験と (2) 仕切り除去実験である。これらの実験で、同種個体や巣の存在が、ツバメの在巢時間に影響するかどうかを調べた。対応のある比較を行うため、次のようなデザインで実験した。実験対象とする巣（以下、対象巣）について、上述と同様の 5 分間の在巢時間の記録を、対照条件下と操作条件下の両方で 1 回ずつ行った。以下、この 2 つの観察の組み合わせを 1 観察セッションとする。この観察セッションを 1 対象巣あたり 1 日 1 回行った。各セッションでは、まず対照条件下の観察を行った後に、操作条件下の観察を行った。予備実験により、操作実験の影響が 30 分以上継続する場合があることが、鏡設置と仕切り除去、両方の予備実験で確認されたからである。対照条件の影響は、どちらの予備実験でも認められなかったが、念のために対照条件の観察を行ってから 15-45 分の間隔をおいてから操作条件下での観察を行った。対象巣ごとに各繁殖段階で 2-5 回の観察セッションを行い、各巣各繁殖段階の代表値としてそれらの繰り返しの中央値を用いた。各日に対象巣の中から実験可能期間にある巣を乱数表をもちいて選ぶことで、ランダムな順番に実験を行った。

実験は産卵期、抱卵後期、育雛前期に行った。上述したように、種内托卵は産卵期に頻繁に起こること、この期間の托卵が宿主に対してもっとも大きな不利益をもたらすとされている (Møller 1987a)。一方、抱卵後期と育雛前期には種内托卵があまり起こらないとされている。これとは別に、育雛前期には、子殺しが見られることが知られているが (Møller 1987b)、子殺しを行うのは主に繁殖していない独身雄であることが知られており、隣巣の鳥が行う可能性は低いと考えられる。以上のことから、野外実験の操作条件下では、産卵期にのみ在巢時間が延びることが予測される。

(1) 鏡設置実験

本実験では、操作条件として対象巣の前約 40 cm の距離に 15 x 6 cm の鏡を設置し、対照条件として同サイズの白い紙を同じ位置に設置した。この操作条件では、対象巣から 80cm の距離に巣がある状況を模倣している。80cm とは、調査地における実際の巣間距離の 1/4 分位(0.45m)と中央値(1.35m)のあいだの距離である。

(2) 遮蔽物除去実験

本実験を行うにあたり、繁殖期前に古巣 17 をそれぞれ別の 17 の古巣から見える位置に移動し、17 組の実験区画をつくった。各区画では互いに見える古巣のあいだに 45 x 15 cm の仕切りを設置した。これら実験区画にある古巣間の距離は 0.8-1.5 m に設定した。そして、両方の古巣がツバメに利用された場合にこの実験を行った。このうち、9 区画で両方の古巣が利用されたが、観察時間などの制約から、8 区画を無作為に対象として選び、その区画にある 2 つの巣の内のひとつをやはり無作為に選んで対象巣とした。

c. 解析

在巣時間の記載にあたっては、隣り合う 2 つの繁殖段階の間で在巣時間が変化しているかどうかを Mann-Whitney U 検定を用いて検定した。この際、有意水準は Bonferroni の方法で補正した ($\alpha = 0.05$, $k = 3$, $\alpha' = 0.017$, 両側検定)。野外実験の結果の解析には、Wilcoxon 符号化順位検定を用いた。まず、鏡設置実験と遮蔽物除去実験、それぞれの有意水準を求め、これら 2 つの有意性を meta-analysis で合わせて評価した。この際にも、有意水準は Bonferroni の方法で補正した ($\alpha = 0.05$, $k = 3$, $\alpha' = 0.017$, 両側検定)。

結果

1. 隣巣から見えない営巣場所への選好性

牛舎の構造とコロニーサイズの関係

調査地内に確認できたコロニー内のツバメ巣は、1996 年と 1997 年それぞれで 105 巣と 107 巣だった。そのうち隣巣から見える位置につくられた巣は 1996 年が 1 巣、1997 年も 2 巣のみでほぼすべて隣巣が見えない場所に位置していた。

天井があり、隣接しても互いに見えない区画が多数存在する牛舎は 15、そうでない牛舎は 9 あった。このうち、天井のある牛舎 14 でのみ、複数の巣(3 - 21 巣)が見られた(表 4.1)。天井のない巣はすべて巣が 1 つだけ確認された。複数巣がある牛舎は、有意に平らな天井のある牛舎に偏っていた (Fisher の正確確率検定, $p < 0.001$)。また、牛舎内の巣数に対して、平らな天井の有無は有意に影響していたが、牛舎の面積は有意に影響していなかった ($R^2 = 0.31$, $p = 0.008$, 牛舎面積: 標準偏回帰係数 = 0.155, $t = 0.892$, $p = 0.382$; 天井の有無: 標準偏回帰係数 = 0.597, $t = 3.442$, $p = 0.002$)。

b. 同じ距離にある見えない場所への選好性

ある巣から同じ距離にある梁のうち、見えない側の巣場所が 1996 年と 1997 年の両方とも有意に選好されていた (図 4.4a,b)。

2. 見えない場所に営巣することの適応的機能

a. 在巣時間の繁殖段階による変化

雌の在巣時間は繁殖段階によって変化していた。造巣初期と産卵期は短く、抱卵期に増加していた (図 4.5, Mann-Whitney $U = 478$, $n_1 = 25$, $n_2 = 27$, $p = 0.001$, 両側検定)。その後、育雛期には減少した (Mann-Whitney $U = 964$, $n_1 = 27$, $n_2 = 38$, $p < 0.001$, 両側検定)。

一方、雄の在巢時間には繁殖期を通して変化が認められず、在巢時間は常に短かった。

b. 野外実験

鏡実験と仕切り除去実験、2つの結果を合わせて評価すると、産卵期の雌のみが操作条件下で有意に在巢時間を延ばしていた（表 4.2, 図 4.6a, meta analysis, $\chi^2 = 15.313$, $d.f. = 4$, $p = 0.004$). 雄はどの繁殖段階でも操作条件と対照条件のあいだで違いが認められなかった(表 4.2, 図 4.6b).

操作条件下では、主に雌による攻撃的な行動も認められた。鏡設置実験では鏡に対して、仕切り除去実験ではもう一方の巣の個体に対して、威嚇声をともなった体当たりを行っていた。雄もごくまれに攻撃を行っていた。また、こういった攻撃行動がない場合でも、ほとんどの操作条件下では、鏡や相手の巣個体を見続ける行動が認められた。この行動は、雌雄ともに認められた。

考察

ツバメ巣が複数見られるのは、隣巣から見えない構造物が多数存在する牛舎のみであり、かつ、同じ距離にある営巣場所のうち、隣巣から見えない位置にある場所をツバメは選好していた。これらの事実は、「コロニー」営巣の不利益が存在するにもかかわらず巣が間置きせず、ランダム分布していた要因として、ツバメが隣巣から見えない位置に営巣していることが関わっていることを示唆している。鳥類のコロニーにおいて、隣巣から見えない位置への選好性を示唆する証拠を示したのは、本研究が最初である。

在巢時間の記載によって、隣巣から見えない位置に営巣している場合、産卵期間であっても在巢時間が雌雄ともに短く、巣から離れた場所で時間を費やしていることが分かった。

産卵期間中の日中の在巢時間が短いという結果は、デンマークでの研究結果とおおよそ一致している (Møller 1987a). Møller はこの期間、雌は卵形成のための食物を必要としており、採食に多くの時間を使っている可能性が高いと議論している。雄の在巢時間の短さは、つがい相手雌の防衛に時間を費やしているためだと考えられる。抱卵期間中、ツバメの雄は、主にその雌が他の雄と婚外交尾をするのを防ぐために多くの時間を雌の防衛に費やしていることが知られている (Birkhead & Møller 1992, Møller 1994).

2つの野外実験によって、巣から見える位置に他巣が出現した場合、雌だけが産卵期のみ在巢時間を延ばすことが示された。これは、見える位置に他巣が存在することで生じる不利益を巣の防衛時間を延ばすことで減らそうとしているためだと考えられ、隣巣から見えない位置に営巣することは、この在巢時間を短くするのに相当するだけの機能をもっている可能性がある。上述したように、ツバメでは隣巣個体によって引き起される不利益として、種内托卵が重要だと考えられる。

雌のみが在巢時間を延ばした理由として、巣の雛が実際に自分の子である確率が、雌に比べて雄の方が低くなっていることが考えられる。婚外交尾の頻度がコロニーサイズに依存して増加することが知られており、コロニーでは、とくに雌に選り好みされない形質をもつ雄では、巣の卵の父親である可能性が低くなる可能性がある (Møller 1987b, Møller 1994). さらに、雌に選り好みされる雄は婚外交尾を通して他巣に自分の子を持てる可能性もある。しかし、これほど大きな反応の違いがこの理由だけで説明できる可能性は低いと考えられ、今後のより詳細な研究が必要だと考えられる。

抱卵後期と育雛期には、操作条件下であっても雌雄ともに在巢時間が延びなかった。これは予測と一致しており、これらの繁殖段階では隣巣個体による不利益が生じる可能性が低いことを示唆している。造巣期初期には、実験の攪乱による巣の放棄の可能性が考えられたため、実験を行わなかった。しかし、コロニー性鳥類では、この造巣期間中に巣材盗みが起こることが知られている (Wittenberger & Hunt 1985). ツバメでこのような巣材盗み

が報告された例はないが、同属で泥の巣をつくるサンショクツバメでは巣材盗みが確認されており(Brown & Brown 1996)、ツバメでも同様の不利益が生じる可能性はあると考えられる。この時期は巣材である泥などを集める必要があり、さらに造巣後期には雌の授精期に入るため雄は雌の防衛をするようになる (Møller 1994)。これらのことから、造巣期には、隣巣から見えない位置に営巣することによって、巣材盗みを防ぐための巣の防衛時間をより短くすることが可能になっている可能性が考えられる。

Møller (1987a)は、デンマークの牛舎にコロニーを形成するツバメを対象に、2 m 以内に隣巣がある場合に種内托卵の発生率が高まることを示している。これらデンマークの牛舎の天井にどのような遮蔽物があるのかなどの記載はないが、本調査地の巣間距離が 2 m よりも小さい巣が多かった理由として、デンマークの牛舎と本調査地の牛舎の間で、遮蔽物の分布などがちがっていることが考えられる。また、Møller は種内托卵の起こった巣が、隣巣から見える位置にあるかどうか示していないが、筆者は種内托卵の起こった巣から 2 m 以内の隣巣は、托卵された巣から見える位置にあった可能性があると考えている。

本研究で行った仕切り除去実験では、種内托卵の発生までにはいたらなかった。これは、実験の影響を最小限にするため、仕切りを除去する時間を 1 時間以内に限ったためだと考えられる。この 1 時間は、実験に必要最小限の時間である。筆者は、実験の影響を最小限にするようにこの実験をデザインした。また、仕切り除去時に見られた雌の在巣時間の延長も、種内托卵の発生を妨げていたと考えられる。筆者は、つぎの段階として、近い将来、隣巣から見える位置に営巣することによって、実際に種内托卵が生じる確率が高まることを示す実験を行う予定である。

種内托卵は、「コロニー」性鳥類を含むさまざまな種で報告されている (Yom-Tov 1980, 2001)。このことから、隣巣から見えない位置に営巣する行動プロセスによって、ツバメだけでなく他のルースコロニー性、コロニー性鳥類の巣の空間パターン形成機構を説明できる可能性があると考えられる。この可能性に関する議論は 7 章で行う。

5 章 コロニー間および単独巣のパターン形成に関わるプロセス 1: 営巣可能場所と食物分布の影響

はじめに

L 関数によって明らかにされたツバメ巣の空間パターンに見られたもうひとつの重要な特徴は、大スケールで一貫して有意な集中傾向が認められたことである。鳥類巣が集中する要因に関しては、非常に多くの研究がある (Wittenberger & Hunt 1985, Siegel-Causey & Kharitonov 1990, Richner & Heeb 1995, Danchin & Wagner 1997, 藤田 2002, Wagner & Danchin 2003)。これらの研究のほとんどは、巣を集中させる行動の適応的機能にのみ注目したものであった。しかし、集まることで利益が生じない場合にも、資源分布の影響によって巣が集中する可能性がある (Lack 1968, Wagner & Danchin 2003)。以下、この資源の分布への単純な反応で生じる集中を受動的集中と呼ぶ。鳥類巣が集中するプロセスを明らかにする際には、まず、対象とする集中がこの受動的集中かどうかを検討することが必要である (Danchin & Wagner 1997, 藤田 2002)。そして、もし資源分布の影響を取り除いても集中パターンが生じている場合に、鳥類が巣を集中させることの利益を検討する必要がある。

3 章で議論したように、ツバメの「コロニー」は、まず、この受動的集中である可能性がある (Snapp 1976, Møller 1987b, Shields & Crook 1987, Turner 1994, Brown & Brown 1996)。したがって、今回認められた大スケールの集中パターンも、受動的集中である可能性が高い。ツバメ巣の分布に影響をおよぼす可能性がある資源として、まず、潜在的な営巣場所が考えられる。営巣場所になりそうな建物は、調査地内で一様に分布しておらず、特定の場所にパッチ状に分布しているように見える (図 2.2, 5.1)。大スケールの集中は、単にこの建物の分布を反映している可能性がある。

営巣場所以外の資源で巣の分布に影響する可能性が高いものとして、食物があげられる。鳥類では、食物の多い環境要素で繁殖密度が高くなるという現象が広く認められている（たとえば Cody 1985, Fujita & Nagata 1997）。ツバメの主要な食物は、体長 5 - 20 mm 程度の飛翔性昆虫である（Bryant & Tuner 1982, Turner 1994, 藤田 未発表）。これらは、草地や樹林地など特定の環境要素に偏って分布することが示されている（Bryant & Turner 1982, Møller 1987b, Brown & Brown 1996）。調査地内では、比較的広範囲に農地や樹林、草地が広がっているもののその分布は均一ではない。したがって、この食物分布がツバメの大スケールでの集中を生じさせている可能性がある。

そこで本章では、「コロニー」間および「単独巣」に見られる集中パターンが、潜在的な営巣場所で説明できるかどうかを検討するため、まずツバメの営巣場所になる建物の特徴を記載し、その条件を備えた建物とツバメ巣の空間パターンを、 L 関数を用いて比較した。さらに、食物分布によるツバメの巣への影響を検討するため、調査地内のさまざまな場所の巣数と採食環境の量の関係を調べた。

方法

1. 潜在的な営巣場所の分布の影響

潜在的な営巣場所の分布によってのみツバメ巣の大スケールの集中が生じているのかどうかを検証するため、ツバメ巣の L 関数と潜在的な営巣場所の L 関数を比較した。比較のスケールは、3 章の「コロニー」間および「単独巣」の空間解析と同じ 5 - 400 m の範囲に設定した。

巣の位置に関する情報は、3 章と同じ 1997 年繁殖期で営巣数が最大だった 5 月中旬の位置を用いた。潜在的な営巣場所を定義するため、これらのツバメ巣がつくられた建物

の特徴を、繁殖期および繁殖終了後の10月に調べた。この際、建物の種類、巣がつくられた壁表面の材質と形状、その壁上面にある庇の長さに注目して記録をとった。ツバメの営巣場所確認の方法は3章と同じである。ここで明らかになった特徴を備えた調査地内の建物すべてを潜在的な営巣場所と定義し、その位置を縮尺率 1:10000 地形図に記録した。

ツバメ巣と営巣場所の比較にあたっては、 L 関数をもとめたツバメ巣と同数 (103) の潜在的な営巣場所をランダムに選択して L 関数を求めるという作業を 100 回繰り返し、各距離での最大値と最小値を求めた。もし、潜在的な営巣場所の分布の影響によってツバメ巣の集中が生じているのであれば、この最大値と最小値の範囲内に、ツバメ巣の L 関数値が含まれることになる。この最大値よりもツバメ巣の L 関数値が大きければ、ツバメ巣は、営巣場所の分布を取り除いても集中していることになる。

2. 食物分布の影響

食物の分布に反応してツバメ巣が集中しているかどうかを検証するために、上で明らかにされた潜在的な営巣場所を中心としたツバメの採食域内の採食環境要素の面積と各営巣場所につくられた巣数との関係を調べた。ツバメの採食域については詳細な研究があり、いずれも巣から 500 m までであることが示されている (Bryant & Turner 1982, Møller 1987b)。さらに、本調査地でも断片的な観察ではあるが個体識別した個体が 500 m より離れた場所で採食していた例は確認されていない。そこでこの解析では、営巣場所から半径 500 m をツバメの採食域とし、その中に含まれる採食環境要素の面積を求めた。

ツバメは主に飛翔中の昆虫を採食する (Turner 1994)。採食地点はパッチ状に分布し、草地や樹林地、河川など特定の環境要素上空に限られることが多い (Bryant & Turner 1982, Møller 1987b, Turner 1994)。したがってここでは、採食環境要素の量とツバメの食物量の間には正の相関があることを前提にし、ツバメが採食場所として選好するハビタットの面積を食物量の指標とした。食物分布がツバメの巣数に影響していれば、巣と採食ハビタ

ットの間に正の相関が認められると予想される。

採食ハビタットを明らかにするための調査は、1993 年、本調査地から 30km 東にある藤沢市東部の農業地域で行った。この地域に牛舎はないが、本調査地と同様に主に畑からなる農地が広がり、二次林、住宅地と市街地が散在する。地域全体を走査できるよう調査経路を設定し、その経路沿いに移動しながら発見したツバメを見失うまで双眼鏡で追跡、ツバメが飛翔性昆虫を採食したことが確実に確認できた地点を地図に記録した。調査は 3-4 日に 1 度、5:00 - 8:00 に行った。データは、3 月下旬から 6 月上旬までのデータを用いた。これは 3 章で空間パターン解析を行った巣がすべて 1 回目の繁殖の巣であるため、両調査地の 1 回目繁殖の期間のみの採食地点のデータを用いることにしたためである。ハビタットは、植生などの景観的な特徴と地形にもとづき、水田・草地、畑、森林、河川・水路、住宅地の 5 要素に分類した。これらの要素が調査地内に占める面積に観察された採食の総数を乗じた値を期待値とし、各要素上空で観察された採食地点数と比較した。この比較には χ^2 検定を用いた。

各潜在的営巣場所の巣数にツバメの採食域内の採食ハビタット面積が影響しているかどうかを調べるため、ロジスティック回帰分析と回帰分析、2 つの解析を行った。ロジスティック解析では、従属変数は各潜在的営巣場所での巣の有無、独立変数には採食域内の採食ハビタット面積をもちいた。回帰分析では、すべての潜在的営巣場所数を対象としたものと、巣がひとつ以上あった営巣場所のみを対象とした解析の両方を行った。1 の結果で述べるように潜在的営巣場所数がツバメの巣数よりも著しく多く、巣数 0 のデータが多かった。巣がある営巣場所のみの解析は、この 0 データの影響を取り除いた場合に採食ハビタット面積が巣数に影響するかどうかを検討するために行った。

結果

1. 潜在的な営巣場所の分布の影響

ツバメが利用した建物の種類は、牛舎、住宅、商店が大半を占め、その他、企業用ビル、アパート、住宅等の車庫、であった（図 5.2）。巣がつくられた壁面の材質と形状は、未塗装の木材、表面の粗いコンクリート、表面の滑らかなコンクリートが多く、まれに突起のある金属製の壁にも営巣が見られた。ツバメの巣がつくられた壁の上面には必ず 30 cm よりも張り出した庇が存在していた。これらの特徴を備えた建物を、ツバメの潜在的な営巣場所とした。調査地内に存在した潜在的な営巣場所は 1,330 だった（図 5.1）。ツバメ巢の L 関数は、5 m から約 200 m の範囲で潜在的な営巣場所よりも大きな値だった（図 5.3）。つまり、営巣場所分布の影響を取り除いても、ツバメ巢は 5-200 m のスケールで集中パターンを示していた。

2. 食物分布の影響

ツバメが各環境要素上空で採食した頻度は、面積割合から求めた期待値と有意に違っていた（図 5.4, $\chi^2=49.77$, $d.f.=4$, $p<0.001$ ）。採食頻度が期待値よりも高い値を示した環境要素は、森林、水田・草地、河川・水路だった。これらの環境要素は、調査地全域に散在していた（図 5.1）。潜在的な営巣場所の巣の有無には、採食域内の採食環境面積は有意に影響していなかった（採食環境面積 Estimate: -1.41, SE: 5.85, p : 0.810, χ^2 の p 値: 0.808）。同様に、営巣場所の巣数に対する採食環境面積も、営巣場所すべてを対象とした場合も（図 5.5; 採食環境面積 β : -0.011, t : -0.416, p : 0.678; R^2 : 0.000）、巣があった営巣場所のみを対象とした解析でも（採食環境面積 β : -0.101, t : -0.784, p : 0.436; R^2 : 0.000）、有意な影響を与えていなかった。

考察

今回の結果から、ツバメ巢は潜在的な営巣場所の分布の影響を考慮しても、5 - 200 m のスケールでは集中傾向を示した。自然構造物で営巣する鳥類では、潜在的な営巣場所の基準を明らかにし、その分布の影響を取り除いても集中傾向があるかどうかを評価することは非常に困難である。このことが、営巣場所分布の影響を評価した研究は非常に少ない理由だと考えられる（わずかな例として Muldal et al. 1985, Brown & Brown 1996）。ツバメは人工建築物の壁面という調査しやすい構造物に営巣するため、より正確な結果を得ることができた。限られた年の情報を使うことで、潜在的に営巣可能な建物の種類を過小評価している可能性が考えられる。しかし、今回解析に用いた 1 年分のデータに同地でその前後に行った調査 3 年分のデータ（1996 年, 1998 - 99 年）や、別の地域で行った 4 年間（神奈川県横浜市西部から藤沢市東部, 1992 - 95 年）の情報を加えても、新しく加えられる条件は少なく、建物の種類では、歩道橋（建物数で 1 例）、学校の建物（4 例）、漁協の建物（2 例）、ガソリンスタンドの車庫（4 例）、壁面の特徴として台のついた滑らかな金属（7 例）、突起のあるガラス（2 例）が見られただけである。解析対象となる調査地内でこれらの条件を備えた建物は 11 戸しかなく、結果はほとんど変わることはない。よって、潜在的な営巣場所を過小評価している可能性は低いと考えられる。

ここでは草地や斜面林などの環境要素を単位とし、同じ種類の環境要素にはどこにでも同じ量の食物が存在することを前提とした。そして、食物量の指標として採食環境要素の面積を用いた。ツバメの採食の仕方に関する研究は限られているが、ツバメは採食地点を頻繁に変えるが採食を行う環境要素の種類は短期間では大きく変化させないことが知られており（Bryant & Turner 1982）、この前提はおおよそ正しいものと考えられる。また、断片的な観察しか行っていないが、結果で示された採食環境要素以外の採食は本調査地ではほとんど確認されていない。これ以外の環境要素で、ツバメの食物になる体長 5 - 20 mm

のハエ類などが生産されている可能性が高い場所として、牛舎と堆肥置き場が挙げられる。しかし、これらの場所でツバメが採食する例は少なくとも4月から6月にかけてはほとんど確認されていない。牛舎には「コロニー」や「単独巣」があるにもかかわらず、そこで営巣するツバメが牛舎内や牛舎周辺で採食する例は、1繁殖期に2-3例確認されたのみである。これは、牛舎周辺にはツバメが採食するために必要な空間があまりないことが原因だと考えられる。牛糞や鶏糞の堆肥置き場には、ツバメの食物となるアメリカミズアブ *Hermetia illuceus* などの大型ハエ類が発生する。しかし、これらの昆虫の発生時期は8月中旬以降 (Fujita & Higuchi 印刷中) である。調査地でも8月中旬に堆肥置き場周辺で採食するツバメが観察されているが、ここで解析した巣の分布に関わる4-6月に堆肥周辺で採食しているツバメはほとんど確認されていない。

以上のことから、ツバメ巣が大スケールで集中している現象は、潜在的な営巣場所や食物の分布の影響だけでは説明できない可能性が高いと考えられる。大スケールで巣を集中させることによって、ツバメは何らかの利益を得ている可能性がある。

3章で議論したように、ツバメの「コロニー」には情報センター (Ward & Zahavi 1973) や局所強調 (Pöysä 1992) など社会的採食による採食速度の上昇、集団防衛や薄め効果による捕食率の低下などの機能が存在しないことが示されている (Snapp 1976, Shields & Crook 1987, Møller 1987b, Brown & Brown 1996)。本調査地でも社会採食に関わる行動や、「コロニー」で雛の成長率が増加するような現象は認められなかった (「コロニー」巣の雛体重増加率: $0.51 (\pm 0.16)$ g/day, $n = 94$; 「単独巣」: $0.55 (\pm 0.27)$ g/day, $n = 37$, 藤田 未発表)。また、「コロニー」巣と「単独巣」で捕食率は違っていなかった (「コロニー」巣の卵または雛が捕食された割合: 0.25, 「単独巣」: 0.22, Fujita 1997)。

これらの要因以外に集中することの機能として、種内托卵できる機会の増加が考えられる。4章でも述べたように、ツバメの「コロニー」では種内托卵が起こる。そして、種内托卵した個体のシーズンあたりの繁殖成功度は、種内托卵しなかった個体よりも有意に高くなる

ことが示されている (Møller 1987a). しかし, 種内托卵は主に隣接巣の個体によって行われる現象であり (Møller 1987a, Brown & Brown 1996, 1997, 4 章も参照), ここで注目している 5 - 200 m という大スケールで集中することの利益に繋がる可能性は低い.

では, 「コロニー」間および「単独巣」スケールの集中にはどのような適応的機能があるのだろうか. 大スケール集中の機能は, 鳥類などを対象とした研究ではほとんど注目されてこなかった研究課題である (少ない研究例として Nuechterlein et al. 2003, Reich et al. 2004). つづく 6 章では, この大スケールでの集中を説明する新しいモデルを提唱し, シミュレーション実験による解析と, その予測と実際の巣の分布の対比を通して, そのモデルの妥当性を検討する.

6 章 コロニー間および単独巣のパターン形成に関わるプロセス 2: 雌による選り好み が巣の分布とつがい形成率の関係におよぼす影響

はじめに

5 章の結果から、受動的なプロセスのみではツバメ巣の大スケールでの集中を説明できないことが明らかになった。「コロニー」営巣の適応的機能については多くの研究があるが (Wittenberger & Hunt 1985, Siegel-Causey & Kharitonov 1990, Richner & Heeb 1995, Danchin & Wagner 1997, Wagner & Danchin 2003), ツバメの「コロニー」の機能として社会的採食や捕食者防御などは可能性が低いとされている (3 章と 5 章の議論を参照). したがって、ツバメの大スケールでの集中が生じるプロセスには、これらの研究が注目してきたもの以外のプロセスが関わっている可能性が高い.

これまで注目されてきた採食速度や捕食率は、主に生んだ子の生存率に関わる要因である (Danchin & Wagner 1997, 藤田 2002, Wagner & Danchin 2003). しかし、子の生存以外にも個体の適応度に関わる要素がある. そのもっとも重要な要素として、つがい形成が考えられる. 鳥類の多くは、造巣前に雌雄 1 羽ずつからなるつがいを形成し育雛などを共同で行う (Lack 1968). つがい相手が得られない場合、あるいはつがい形成が遅れた場合、その個体の繁殖成功が大きく低下する (たとえば Black 1996).

鳥類のつがい形成では、まず雄がこれから営巣したい場所に繁殖なわばりを構え、そのなわばりを訪れた雌がなわばり雄とつがうかどうかを決定するというプロセスをとる場合が多い (Turner 1994, Møller 1994, Black 1996, Brown & Brown 1996). このなわばりは、巣だけを防衛するごく小さなものから、採食場所なども含む大きなものまでさまざまである (Møller 1990). この雄のなわばりの分布が、雄のつがい形成率に影響する可能性がある. まず、なわばりを小さくしたり近づけたりすることで雄の密度が高くなると、雌に発見される

確率が上がる可能性がある (Wagner & Danchin 2003).

雄の繁殖なわばり密度に依存してなわばり発見率が高まるプロセスとして、たとえば以下のようなプロセスが考えられる。なわばりを形成した雄は頻繁にさえずりを行う (Lack 1968)。しかし、他の雄から遠くはなれた場所に巣なわばりを形成しても、採食などのためにさえずっていない時間に偶然雌が来た場合、発見されない可能性もある。他の雄がそばにいれば、いずれかの雄がさえずり、そのなわばり周辺に雌を引き留め、結果、一時そこにいなかった別の雄を見つける可能性も高まると考えられる。同様に、なわばりに出入りする雄を雌が発見する確率も、単独なわばりよりも近くに複数のなわばりがあるほうが高くなると考えられる。

一方で、他の雄の近くなわばりを形成することによる不利益も生じる。他雄と近接して繁殖なわばりを形成することによって、自分を見つけた雌が他の近接雄も同時に発見する確率が高まる。その結果、その雌が他の雄をつがい相手に選んでしまう可能性が高くなる。つまり、近接雄間で雌をめぐる競争が強くなるのである。この不利益の程度は、雌の探索域の広さに依存し、探索域が広いと 1 羽の雌が探索時に発見する雄数が増加するため、その雌とつがえる機会が減少する。すなわち、雄は他雄のなわばりからある程度あいだをにおいてなわばりを形成した方がつがい形成率が高くなる場合がある。

これに加え、多くの鳥類では雌がつがい相手を選び好みすること、その結果、雄間でつがい形成率に差が生じそれが雄間の繁殖成功の差に結びついていること、それが性選択の生じる重要なプロセスになっていることが分かっている (たとえば Andersson 1994, Møller 1994, Shuster & Wade 2003)。このような雌がつがい相手を選び好みする条件下では、上述した雄の不利益に個体差が生じる。雌の同じ探索域内にいる雄の中で、自分よりも好まれる度合い (以下、被選好度とする) の高い形質をもった雄が多いほど、その雌が自分とつがう可能性が下がる。したがって、被選好度の高い雄では、周りにどのような雄がいても常に優先されて相手に選ばれるため、この集まることによって生じる不利益を被る可能性

が小さいが、被選好度の低い雄が被る不利益の程度はより大きくなる。

さらに、この雌による雄の選り好みは、上述したような他のなわばりから距離を置くことで不利益を減少させることができない条件でも、それぞれの雄のつがい形成率に影響すると考えられる。たとえば、雌の探索域が非常に広く雄の位置をすべて知っている場合、上述したような他のなわばりから距離を置くことで不利益を減少させることはできない。しかし、被選好度の高い雄は常に被選好度の低い雄よりも先に選ばれるため、なわばりを近接させることで発見率を上げ利益を得る可能性が、被選好度の低い雄よりも高くなる。

以上のことから、雄の繁殖なわばりの空間パターンは、なわばりの発見率と雌による雄探索域の広さ、そして雌による選り好みの有無に依存する形で、雄のつがい形成に要する期間やつがい形成できるかどうかに影響していると考えられる。そして、それぞれの雄は以上のプロセスを通して決まるつがい形成率がより高くなる距離に繁殖なわばりを形成しており、今回認められた大スケールでの集中も、このプロセスを通して生じている可能性がある。しかし、これまで繁殖なわばりの分布とつがい形成率の関係は調べられていない。

一夫一妻制の鳥類を対象とした性選択の研究では、主に婚外交尾が行われているかどうか、その相手はどのような個体なのかなどが中心課題とされてきた（たとえば Birkhead & Møller 1992, Andersson 1994, Møller 1994）。婚外交尾も性選択上重要な要素であり、それが「コロニー」形成などにも関わっている可能性は考えられるが（Danchin & Wagner 1997, 藤田 2002）、一夫一妻制の鳥類にとって最初に重要になるのが、いかに早くつがい相手を得られるか、そしてより好適な相手とつがえるかといったつがい形成のプロセスである。つがい形成の遅れが繁殖成功の低下に関わっていたり、一夫一妻制がおもな個体群であってもわずかに一夫多妻が生じたり、性比が若干雄に偏っていることからつがい相手を得られない雄が少数生じることはツバメを含む多くの種で知られている（Andersson 1994, Møller 1994）。繁殖期のはじめにつがい相手を得られなかった雄は、婚外交尾や子殺しによるつがい相手の獲得など代替措置を試みるが、つがい形成できた雄にくらべ繁殖

成功率は著しく低くなる (Møller 1994, Brown & Brown 1997). しかし, 巣や繁殖なわばりの分布が雄のつがい形成にどう影響しているのかという課題は, ほとんど注目されてこなかった.

ツバメは, 性選択研究のモデル生物として多くの研究が進められてきた種である (総説として Møller 1994). 雌が雄の尾羽に関わる形質を選び好みしていること, その結果, 雄のつがい形成速度と婚外交尾率が雄の尾羽形質に依存して変化していることが, 複数個体群で実証されている (Møller 1994, Turner 1994). この事実から, ツバメの雄がなわばりを形成する際に, 上述した雄のなわばり位置決定に関するプロセスが関わっている可能性がある. ツバメの雄が形成するなわばりは営巣場所のみからなる平均 $2 - 4 \text{ m}^2$ の小さなものである, 雄が形成する繁殖なわばりの分布がおおよそ巣の分布になると考えてよい. 以下, このようななわばりを巣なわばりと呼ぶことにする. 今回発見された大スケールでの巣の集中も, 雄の巣なわばりの配置とつがい形成率の関係が影響している可能性がある.

これら, 巣なわばりの空間パターン, なわばり発見率, 雌による雄探索域の面積, そしてつがい形成率の関係を直感的に予測することは難しい. とくに雌の探索域の影響は, 上述した負の影響だけでなく逆の影響を与える可能性も考えられる. 探索域が広くなると, 仮に最初の雌とつがえなくても次々と別の雌が自分を発見する可能性が高まるからである. この様な関係を明らかにする場合, より厳密なモデルを作成し, これらの関係を明らかにする必要がある.

そこで本章では以下の 2 つを目的とした. (1) 巣なわばりの空間パターンとつがい形成速度の関係をコンピュータ・シミュレーションによって調べる. (2) このプロセスによって, ツバメの大スケールでの集中をどの程度説明できるかを検討する. (1) のシミュレーション実験では, ある程度広範囲のパラメータを用い, 巣なわばりの分布, 雌の探索速度, 巣なわばりの発見率, そして雌による雄の選り好み, つがい形成率にどのような影響を及ぼすのかを明らかにする. 上述したように, これらの関係はほとんど調べられていない. (2) では

構築したモデルを通して生成した巣の分布と実際のツバメの巣の分布を対比させ、実際の巣の分布をもっともよく説明できるモデルの構造とパラメータを明らかにする。そして、(1)のシミュレーション実験の結果も踏まえ (2) の結果の妥当性や解釈を検討する。

方法

1. 巣なわばりの空間パターンと雄のつがい形成率の関係

雄のつがい形成率が巣なわばり間の距離に依存してどう変化するかを調べるため、巣なわばりの配置と雌の選り好み雄のつがい形成率に影響するプロセスを組み込んだモデル (Model of effects of spatial patterns in nest-site territory and female-preference on pairing success of males, ENFS) を構築し、シミュレーション実験を行った。

a. ENFS の概要

ENFS モデルは、ツバメの巣なわばりを配置する範囲 (配置域) およびツバメの雌雄の 3 要素からなる。そのつがい形成プロセスとして、Turner & Rose (1989), Dale et al. (1992), Møller (1994), Turner (1994), Black (1996) らに記載されているもののなかで、ツバメをはじめとする多くの一夫一妻性のスズメ目鳥類に共通するプロセスを用いた。すなわち、配置域に到着した雄はまず繁殖なわばりを形成し雌を待つ。鳥類の繁殖なわばりはさまざまな広さをとるが (Møller 1990), ここではツバメの巣なわばりを想定し、なわばり面積は 1×1 m のごく小さな値にした。配置域に飛来した雌は、特定の範囲 (探索域) を一定時間 (モデルでは 1 時間ステップ) 独身雄を探索し、発見した独身雄の 1 羽をつがい相手として選ぶ。この際、雌が選り好みをしない条件と選り好みする条件、2 種類を想定した。独身雄を 1 羽も発見できなかったり、発見した雄とつがいになれなかったりした雌は、次の時間ステッ

プに同じ面積の探索域をランダムに設置, 探索を行う. 雄を発見しているにも関わらずつがい形成できない雌が生じる理由は以下の b-(3) で説明する.

以上のプロセスを通して雌が雄とつがう場合, 雄のつがい形成率は, (i) 雌に発見される確率と, (ii) 発見されたあとその雌につがい相手候補として選ばれる確率の 2 つに依存していると考えられる. そこでモデルでは, (i) の確率は雌の探索速度 (単位時間あたりの探索域の広さ) と巣なわばり発見率に依存しており, (ii) の確率は (ii-1) 選り好みのない条件では探索域に含まれる独身雄数, (ii-2) 選り好みのある条件では探索域内の独身雄数とその中での被選好度の順位に依存しているものとした.

モデル構築にあたり, 空間明示型の個体ベースモデル (DeAngelis & Gross 1992) と呼ばれる手法を用いた. 個体ベースモデルは, 種々の状態をもつ個体どうしが局所的な相互作用によって状態を変化させる場合, それぞれの状態変化を記述する場合に適した手法だとされている (DeAngelis & Rose 1992). ENFS の場合, (ii) に関わるプロセスが状態の個体差, 局所的な相互作用による状態変化というプロセスにあたる. モデルは C++ によって作成した.

b. モデルの核になるアルゴリズムと変数

(1) 雌による雄の探索

上述したように雌の探索域は, 雌がつがい相手を選ぶ前にその候補となる独身雄を探索する範囲である. このモデルでは, 雌が 1 時間ステップのあいだ探索域内の雄を探し, 発見した雄の位置と被選好度を記憶する. 各雌の探索域はランダムに配置される.

探索域の形状はプログラムの便宜上正方形とし, その 1 辺の長さは $(2 \times a) \text{ m}$ であるとした. この探索域内に巣なわばりを持つ雄は確率 c で発見される. c は以下の式で表わされる.

$$c = c'/d \quad (c'/d \leq 1 \text{ の場合})$$

$$c = 1 \quad (1 < c'/d \text{ の場合})$$

ここで c' は発見率係数で正の値をとり、この値が大きいほど発見率が高まる。 d は最近接巣なわばりまでの距離である。これは、隣接なわばりまでの距離が近いほど発見率が高くなることを意味している。直感的には発見率はこの隣接なわばりとの距離だけでなく、隣接するなわばり数にも依存すると考えられる。しかし、ここでは単純化のため、なわばり数が 2 つ以上になればほぼ同じ発見率になると考え、最近接巣なわばりまでの距離のみを用いることにした。

また、実際には a と c は逆依存している可能性もある。たとえば、探索域を広くすると見落としが生じやすくなる場合が考えられる。しかし、今回はこれら 2 変数の影響を独立に評価することが目的であるため、これらが依存して変化する関係は組み込まなかった。

(2) 雌によるつがい相手候補の選択

雌による選り好みのない条件では、発見した独身雄の中からランダムに 1 羽の雄をつがい相手候補として選ぶ。一方、選り好みのある条件では、発見した独身雄の中から被選好度のもっとも高い雄を選ぶ。

(3) つがい形成

つがい相手候補として選んだ雄が、他の雌の候補に選ばれていない場合、その雄とつがい形成する。しかし、同じ雄を候補として選んだ雌が他にいる場合、それらの雌の中からランダムに選ばれた 1 羽だけがその雄とつがい形成できる。つがえなかった雌は次の時間ステップで (1) の探索からやり直す。

c. シミュレーション実験

雄の巣なわばりの空間パターンと雄のつがい形成率の関係を調べるため、以下のようなシ

ミュレーション実験を行った。まず、雌が選り好みしない条件での実験を行ったのち、それと同じパラメータを用いて、選り好みのある条件下でさまざまな被選好度順位の高い雄と低い雄への影響を調べた。

巣なわばりの空間パターンに関わる変数としてなわばり間距離に注目した。このミュレーション実験では、正方形の辺上になわばりを配置した。なわばり数は一定に保ち、なわばり間距離のみを変化させ、つがい形成率の変化を記録した。正方形辺上の各雄の位置は試行ごとにランダムに配置し直した。

いくつかのパラメータ ($c' = 5, 10, 60$, $a = 100$) で、個体数を変えても被選好度の順位による影響はほぼ同じパターンを示すことが認められたため、実験は雌雄 8 個体ずつを対象に行った。ミュレーション実験する巣なわばり間距離 d は、10 m から 400 m に設定した。これは、ツバメ巢の分布との対比を行うことを考慮し、3 章と 5 章で行った空間パターン解析と同様の距離範囲に設定したためである。

雌の探索域の広さ a は、なわばり間距離 d と同様の雌を中心とした 10 m から 400 m までの範囲に加え、配置域全域を含む範囲（全知）もパラメータ値として用いた。上述したように探索域の形状は 1 辺が $(2 \times a)$ m の正方形であるので、最小探索域は $(2 \times 10 \text{ m})^2 = 400 \text{ m}^2$ となる。これは本調査地の牛舎とほぼ同じ面積であり、ツバメが短期間に探索可能な最小面積として妥当だと考えられる。巣なわばり発見率の係数 c' は抽象的な値であるため、今回は任意に 1 から 200 に範囲を設定した。

つがい形成や交尾相手として雌が雄を選択する戦術については、いくつかの様式が考えられている（たとえば Real 1990, Wade & Pruett-Jones 1990）。しかし、ここでは雌の選り好みの様式の影響解明が目的ではないため、必要パラメータ数がもっとも少ない様式をもちいた。すなわち、雌が探索域に含まれていた独身雄の中でもっとも被選好度の値が高い雄をつがい相手候補として選ぶという様式をとることにした。一般に best-of- n -males rule（以下 BNM）と呼ばれるものである。8 羽の雄には、被選好度として 0 - 7 の整数値を重複

のない形でランダムに割り当てた。

上述した b-(1) 雌による雄の探索から b-(3) つがい形成までの手順を 1000 時間ステップ続け、これを 1 繁殖シーズンとした。各変数条件での実験を 100 シーズンずつ繰り返し、各雄のつがい形成までの時間ステップ数を記録、その平均値を求めた。

2. 現実の巣の空間パターンとの対比

ツバメ巣に見られる大スケールの集中が ENFS モデルによってどの程度説明できるのかを検討するため、モデルの予測と実際の巣の分布を対比させた。そのために、まず ENFS を用いて各雄のつがい形成率を最大化するなわばり間距離を求め、その結果にしたがって調査地と同じ範囲に巣なわばりを配置し、その分布と実際の分布との適合度を求めた。この巣なわばりの配置にあたっては、雌による選り好みの有無、雄の形質と定着順の関係、定着個体数の季節変化のパターンの組み合わせによって 9 種類のモデルを構築した。そして、これらのモデルに種々のパラメータ値を代入し、実際の巣の分布にもっとも近い値を示すモデルとそのパラメータ値を調べた。

a. つがい形成率を最大化するなわばり間距離（最適なわばり距離）の計算

実際の巣数に近い雌雄それぞれ 104 個体を対象に、ENFS を用いてつがい形成率を最大化する距離を求めた。以下、この値を最適なわばり距離とする。実際の巣数 103 個体に設定しなかった理由は、正方形の辺上に等間隔になわばりを配置する際、プログラム上の制約があったからである。最適なわばり距離の計算にあたっては、各パラメータ条件での計算を 100 回繰り返しその平均値を用いた。

b. 繁殖地（配置域）への巣なわばりの配置

上で求めた最適なわばり距離を用い、以下のような手順で巣なわばりの分布を発生させた。

繁殖地に到着した雄は、先になわばりを形成している雄を、最適なわばり距離をとる対象としてランダムに選ぶ。この際、選んだ雄とは別になわばりを形成した雄に対しても最適なわばり距離以上の値をとるものとした。また、ツバメと同様に巣のみしか防衛しない場合を想定し、後から飛来した雄は自分の望む距離に自由になわばりを形成できるものとした。先に定着している雄がいない場合は、ランダムな位置になわばりを形成させた。

ツバメの場合、雌からの被選好度が高い形質（尾羽が長く左右対称性が高い）の雄が繁殖地へより早く定着することが示されている（Møller 1994）。雌の選り好みが存在する条件下では、被選好度の順位に応じて最適なわばり距離が変化することを想定している。したがって、どの順位の雄から定着するのは生成するなわばりの分布に影響を与える可能性がある。しかし、本調査地では形質の順位と定着順に関わる正確なデータが得られていない。そこで、ここでは以下の 2 つの定着プロセスを想定したモデルを作成し、結果を比較することにした。

A. 被選好度の高い雄から順番に定着する

B. 被選好度とは関係なくランダムな順番に定着する

さらに、実際のツバメでは全個体が同時に繁殖地に到着せず、平均 10 日前後、最大で 50 日程度到着日に個体差がある（Møller 1994）。この定着パターンは、以下の 2 つの機構で分布に影響すると考えられる。(1) あとから到着した個体の最適なわばり距離が先の個体よりも小さい場合、先住個体の最適距離よりも小さい値の距離になる。(2) 先に到着しすでにつがっている雄がいる場合、その雄は雌のつがい相手候補にならないため、その雄から最適なわばり距離をとる必要がない。

上述の定着順と同様に調査地では正確な定着パターンのデータが得られていないため、以下の 3 つの定着パターンを想定し、その結果を比較した。

- (a) 一山型の定着パターン: もっとも詳細な報告であるデンマークでの報告 (Møller 1994) と同じパターン (図 6.1). この分布はやや右に長く尾をひく一山型で, 最頻値は最初の個体が到着してから 15 - 20 日目, 最大は 50 日である. この頻度分布をもとに各日の相対頻度を求め, 103 を乗じることで各日に到着する個体数を決めた. 小数点以下は四捨五入した, 総数が実際数より多い場合は最終日から 1 羽ずつ引いた値を用いた.
- (b) 均一型: 期間中, 毎日同数の個体が定着する. この場合, 到着期間は 50 日までとし, $103 \text{ 羽} / 50 \text{ 日} = 2.06$ なので初日から 3 日目までは 3 羽, あとは毎日 2 羽ずつ定着させた.
- (c) 一斉型: 初日に全個体が定着する. 上述したようにツバメはこのパターンをとらない可能性が高いが, (b) の対極となる極端なパターンとして実験を試みた.

c. 雌によるつがい相手の選り好み

1 のシミュレーション実験と同様, 雌による雄の選り好みがない条件と選り好みのある条件の 2 種類を想定した.

d. 対比

以上の条件とプロセスを考慮し, 以下の 9 種類の ENFS モデルを作成した.

1. 雌による選り好みなし

- a. 一山型定着パターン
- b. 均一型定着パターン
- c. 一斉型定着パターン

2. 雌による選り好みあり

A. 形質順定着

- a. 一山型定着パターン
- b. 均一型定着パターン
- c. 一斉型定着パターン

B. ランダム順定着

- a. 一山型定着パターン
- b. 均一型定着パターン
- c. 一斉型定着パターン

これらのモデルによって、さまざまな値のパラメータ c' (巣なわばりの発見率係数) と a (雌による雄探索域、この対比モデルでは 1 日あたりの範囲に設定してある) を代入して巣なわばりの分布を発生させた。配置した巣なわばりの数は実際と同じ 103 で、配置域も実際と同じ 1.6×2.1 km とした。分布発生は 100 回繰り返し行った。

実際の巣の分布との適合度を調べるため、モデルの 1 回の試行ごとに各巣なわばりから最近接なわばりまでの距離を測定し、ヒストグラム (階級幅: 10 m, 最大階級: 390-400m, 階級数: 39) を作成した。そして 1000 回分の頻度を合計して各階級の相対頻度を求め、実際の巣数 103 を乗じてそのモデルの期待値とした。現実の 103 巣についても同様に最近接距離のヒストグラムを作成し、各モデルの予測値と対比させた。対比にあたっては、各階級における頻度の期待値と実測地の差の平方和を用いた。この値が小さいほど分布型が近く、適合度が高いと判断した。

また、9 種類の ENFS モデルの予測がどの程度の説明力があるのかを測る大雑把な目安として、営巣場所をランダムに選ぶモデルも作成した。このランダム抽出にあたっては、「コロニー」のような同じ建物を他個体が複数選ぶ場合も想定し重複可能な抽出を行った。

1000 回試行を繰り返し、上と同様のヒストグラムを作成した。

結果

1. 巣の空間パターンと雄のつがい形成率の関係

巣なわばり間の距離とつがい形成に要した期間の関係は、雌による選り好みがない条件でなわばり発見率が小さい場合は、雌の探索域の広さに関係なく、なわばり間距離が増加するにしたがいつがい形成が遅くなる右上がりの傾向を示した（図 6.2a 上段、ここでは例として発見率 $c' = 10$ の場合を示す）。しかし、なわばり発見率が高くなると雌の探索域が比較的小さい場合、なわばり間距離がやや大きい際につがい形成が最も早くなる J 字型に近くなる傾向を示し（図 6.2b 上左と上中、例として $c' = 60$ 、探索域 $a = 50, 100$ ）、探索域が全域の場合には、右上がりだがなわばり間距離が小さい場合に常に最短でつがい形成するという底打ち傾向が認められた（図 6.2b 上右、 $c' = 60$ ）。

選り好みがある条件の被選好度の高い雄は、どの条件でもなわばり間距離が増加するにしたがい、つがい形成が遅くなる右上がりの傾向を示した（図 6.2a, b 中段、ここでは例として最高位雄の結果を示した）。また、なわばり間距離がある程度小さくなると常に最短期間でつがいになるという底打ち傾向は、なわばり発見率の値が大きく、かつ雌探索域が広い場合に顕著に見られた（図 6.2b 中段中と右）。被選好度の低い雄では、なわばり発見率が低い場合でも、探索域が比較的小さい場合は J 字型に近い傾向が認められたが、探索域が全域の場合は高順位雄と同様に右上がりの傾向を示した（図 6.2a 下段、例として最下位個体の結果を示した）。発見率の値が大きく探索域が比較的小さい場合は J 字型の傾向が認められたが、全域探索の場合は高順位雄と同様に底打ちした右上がりの形が認められた。全域探索の場合につがい形成期間が最小値を保つ距離は、被選好度順

位の高い個体の方が大きかった (図 6.2b, 中下段, 右列). 被選好度が中順位の雄では, これら高順位と低順位雄の中間的な傾向が認められた.

種々の雌の探索域, なわばり発見率の条件で最適なわばり距離がどう変化するかを見てみると, 雌による選り好みがない場合, 主になわばり発見率に依存して最適なわばり距離が増加し, 雌の探索域はあまり影響を与えていなかった (図 6.3 左列). 一方, 選り好みがある条件では, なわばり発見率と探索域の両方が最適なわばり距離に影響していた (図 6.3 中, 右列). 発見率の値が大きいほど, また探索域が広いほど最適なわばり距離も増加する傾向が認められた. また, その傾向は被選好度の低い雄で顕著だった.

ただし, 探索域が全域の場合のみ, 被選好度の高い雄の方が低い雄よりも最適なわばり距離が大きくなっていた. そこで, 被選好度の値と最適なわばり距離の関係をみると, 雌の探索域が全域とそうでない場合で傾向が違っていた (図 6.4). 探索域が全域でない場合, 被選好度の高い雄ほど最適なわばり距離が小さくなっていたが, 全域探索の場合は, 高順位の雄ほど最適なわばり距離が大きくなっていた.

2. 現実の巣の空間パターンとの対比

現実の最近接巣距離の頻度分布は, 10m 以下の巣がもっとも多く全体の 6 割弱を占め, 次いで 10-20m が約 2 割弱を占めていた (図 6.5 最上段). ほとんどの最近接距離は 100 m 以下の値であったため, この図では 0 - 100 m の範囲の分布型のみ示した. 100 m よりも大きな距離の巣は 101 - 200 m に 5 例, 200 m より大きな範囲に 2 例見られた. このうち, 牛舎などにつくられた「コロニー」巣のほとんどは 10 m 以下の距離をとっていたが, 1 例のみ 11 - 20 m の例が認められた.

雌の選り好みがない条件下では, ENFS モデルと実際の巣の分布との適合度はそれほど高くなく, ランダムに営巣場所を選択するモデルよりも全般的に差の平方和の値が大きく, 適合度が低かった (図 6.6). 発見率 $c' = 1$ の場合は常に最適なわばり距離が 10 m だっ

たため、全個体の最近接距離が 10 m と同じ値をとり、巣の分布との類似度も同じ値を示した。定着パターンが一山型で全域探索の場合と、均一型定着で発見率 c' が 5 - 20 で探索域 a が 300 m より大きい場合に適合度は高くなっていた。選り好みのない条件下の ENFS モデルで現実巣の分布ともっとも高い適合度を示したのは、均一定着型で $c' = 20$, $a =$ 全域という条件で、生成した分布と現実巣との差の平方和は 585.23 だった。

雌による選り好みのある条件下の ENFS モデルの結果は、選り好みのない条件よりも全体的に現実巣の分布との適合度が高かった (図 6.7a,b. 太い横線で、選り好みのない条件下でもっとも平方和の小さかった条件値を示した)。また、一山型と均一型定着パターンに比べ、一斉型定着の適合度が低かった。一斉型定着パターンの場合、形質値順とランダム順定着モデル、それぞれの適合度には共通の傾向が認められた。すなわち、一斉型定着パターンのモデルが生成した分布の適合度は他の 2 つよりも低く、 $c' = 5$, $a = 100$ m と全域でもっとも適合度が高かった。

シミュレーションした条件全体の中で、選り好みのある条件下の一山型と均一型定着パターンをとる ENFS が生成した分布が、現実巣との適合度が高い傾向があった。いずれもなわばり発見率 c' が 1 あるいは 5 と小さい値をとる場合に現実巣との平方和も小さくなっていた。しかし、その適合度とパラメータの関係には、形質値順とランダム順定着モデルとの間で違いが認められた。形質値順モデルでは、 $c' = 5$ の場合に適合度が高く、探索域 $a = 100$ m か全域の場合に適合度がもっとも高くなっていた。一方、ランダム順モデルでは $c' = 1$ で $a = 300$ m, あるいは $c' = 5$ の $a =$ 全域で適合度が高かった。

全条件の中で、便宜的に平方和が 300 以下の条件に注目すると以下のものであった。括弧内の値はそれぞれの平方和を示している。形質値順モデルの一山型定着パターン: $c'=5$ の $a=100$ m (173.0) と全域 (113.4)。同均一型定着パターン: $c'=5$ の $a=100$ (159.6) と 全域 (162.9), 同型一斉型定着パターン: $c'=5$ の $a=100$ m (217.0)。ランダム順モデルの一山型定着パターン: $c'=1$ で $a=300$ -400m (279.0, 280.4), $c'=5$ で $a=$ 全域

(197.2). 同均一型定着パターン: $c'=1$ で $a=200-300\text{m}$ (290.5, 289.4), $c'=5$ で $a=\text{全域}$
 (217.3). 同一斉型パターン: $c'=5$ で $a=100\text{m}$ (220.7).

考察

1. 巣の空間パターンと雄のつがい形成率の関係

ENFS モデルを用いたシミュレーション実験を通して、雄の巣なわばり間の距離がつがい形成率に影響することが示された。また、雌による選り好みの有無によって、なわばり発見率の係数 c' や雌の探索域 a の影響が違っていることも明らかになった。すなわち、雌が選り好みをしない場合、最適なわばり距離は a の影響をあまり受けず、主に c' に依存して増加したのに対し、選り好みのある条件では c' と a の両方に依存して増加していた。また、 a が全域の場合を除き、被選好度の低い雄ほど c' と a の影響を受けやすい傾向が認められた。

雄の被選好度と最適なわばり距離の関係は、 a が全域でない場合は被選好度が高いほど最適なわばり距離も小さかったのに対し、 a が全域では逆の傾向が見られた。全知の場合に被選好度の高い個体ほど最適なわばり距離が大きくなった要因として以下のプロセスが考えられる。このモデルでは、他のなわばりから距離をとることの利益は、雌が他雄と同時にその個体を発見し、その結果雌が他雄とつがってしまう危険を防ぐことで生じる。しかし、雌が全知である場合はこの利益が生じない。したがって、つがい形成期間と巣なわばり間距離の関係が右下がりになる条件は存在しない。一方、近接することで発見率は高まるため、つがい形成期間はなわばり間距離が小さいほど低くなる。雌が全知であるため、被選好度の高い雄は低い雄よりも常にこの利益を得ることができる。その結果、つがい形成期間が最小になるなわばり間距離は、被選好度の高い雄の方が低い雄よりも大きくなる。

今回は雌が雄を選び好みする様式として、比較的単純な best-of- n -males rule (BNM) を用いた。BNM と違う主要な選択様式として、雌が雄を選ぶ基準になる閾値をもっており、その閾値を越えた最初の雄を選ぶという方法がある (Zuk et al. 1990)。これは threshold-criterion rule (以下 TC) と呼ばれる。雌がこの様式にしたがって雄を選ぶ場合でも、なわばりの見落としは同様に生じる可能性が高いため、発見率の影響は BNM と同様に働くと考えられる。一方、探索域は BNM では、選択対象とする雄をプールする範囲と探索速度という2つの形で影響するのに対し、TC では、主に探索速度という形でのみ影響を与える。しかし、この TC でもこれとは別の形で周囲の雄の分布がつがい形成率に影響すると考えられる。たとえば、自分が閾値を越えていても周囲に閾値を越えた雄が多ければ、つがい形成が遅れる可能性は高くなる。つまり周囲の雄の質に応じてつがい形成率が変化するという、BNM と同じプロセスが含まれている。これらのことから、TC の場合にも今回の結果と似た結果が得られる可能性が高いと考えられるが、今後より厳密な検討が必要である。

2. 現実の巣の空間パターンとの対比

現実の巣の分布との対比によって、各 ENFS モデルの差の平方和の最小値に注目し、適合度の高い順に並べると、以下のようなになった。

1. 選り好みあり・形質順モデルー山型定着パターン
2. 選り好みあり・形質順均一型
3. 選り好みあり・ランダム順ー山型
4. 選り好みあり・ランダム順均一型
5. 選り好みあり・形質順ー斉型
6. 選り好みあり・ランダム順ー斉型
7. 選り好みなし・均一型

8. 選り好みなし・一山型

9. 選り好みなし・一斉型

雌による選り好みのあるモデルの方が、そうでないモデルよりも現実巢の分布をよく説明できる傾向にあった。このことは、ツバメ巢の分布には雌による選り好み関わっている可能性がより高いことを示している。

選り好みのある条件で得た結果に注目すると、形質値順とランダム順定着モデル、どちらにも共通して、一斉型定着パターンの適合度が他の定着パターンの値よりも全体的に低かった。これは、すべての個体が同時に定着するため先につがい形成した雄が存在せず、全個体が最適なわばり距離をとるためだと考えられる。方法でも述べたように、実際にこのような定着をしている可能性は低く、この点でも今回の結果は妥当であると判断できる。

適合度の高かった 4 つのモデル、選り好みありの形質順一山型と均一型定着パターンのモデルと、同ランダム順一山型と均一型定着パターンのモデルに注目すると、 $c' = 5$ あるいは 10 の場合にもっとも実測値に近い分布が生成されていた。このことは、ツバメの巢なわばりの発見率は比較的低いことを示唆している。 c' はやや抽象的な係数であるが、雌が近くを通りかかった際に偶然見過ごされない程度を想定している。この係数が大きいと最近接なわばりまでの距離が遠くても、雌に発見される確率が高くなる。たとえば雄が常になわばりに滞在してさえずりやディスプレイを続けている場合などが、この条件に含まれると考えられる。ツバメは巢なわばりから離れた場所で採食を行うため (Bryant & Turner 1982)、雄が常になわばりに滞在し続けることは不可能である。屋内やおおいかぶさった庇の内側に造巢されることが多いため、仮に古巢があったとしても目立たない。このことから、ツバメの巢なわばり発見率 c' はそれほど大きくはなく、今回の結果が妥当である可能性は高いと考えられる。 c' を実測することは難しいが、さまざまな巢間距離の巢なわばりで 1 羽以上の雄のさえずりが聞こえる時間割合、声の強さなどを相対的に評価するとともに、雌がそこを訪れた頻度を測定することで、ごく大雑把な推定は可能だと考えられる。

雌による探索域 a が全域の場合、いずれのモデルでも適合度が高かった。このことは、ツバメの雌が雄を探索する範囲が非常に広く、調査地内の雄の形質と巣なわばりの分布を把握した上でつがい相手を選んでいる可能性を示唆している。一方で、形質順定着モデルの $a = 100$ m、ランダム順定着モデルの $a = 200 - 400$ m でも実測値に近い分布が生成されていた。実測値との対比に使った ENFS の a は、1 日あたりの探索面積を想定している。これらの a の値を面積に換算するとそれぞれ 4 ha と 16 - 64 ha になる。鳥類の雌の探索域などに関する実証研究は非常に遅れており、一夫一妻制の鳥類ではセグロヒタキ *Ficedula hypoleuca* などごく一部の例を除いて明らかにされていない (Dale et al. 1992)。このセグロヒタキでは、探索域はおおよそ 9 - 36 ha であることが示されており (Dale et al. 1992, Fig.1 から計算)、大よそこの範囲に一致してはいるが、ツバメを対象に、これらのモデル条件のいずれが正しいかを検討することは今後の重要な課題である。

これら実測値との対比結果から、本調査地で見られた大スケールでの集中パターンに以下の 2 つのプロセスが関わっている可能性が示された。(1) 雌による雄の選り好み、それぞれの雄のつがい形成率に影響している。(2) その影響が、巣なわばり間距離に依存して変化するため、雄は自分のつがい形成率をもっとも高くなる距離に巣なわばりをつくろうとする。今後はこれらを実証していく必要があると考えられる。

とくに (2) に関しては今回の ENFS によって初めて具体的な最適なわばり距離が予測可能になったものである。雌雄の定着パターン、雄の形質値の分布などの変数測定を行うことで、より詳細なモデル予測を導くことが可能になる。また実測値も巣の分布よりもつがい形成時期や形質となわばり間距離の関係などを用いることで、より厳密な対比が可能になると考えられる。

本章の結果は、ENFS モデルの注目するプロセスによって、ツバメ巣の空間パターンが説明可能であることを示しただけである。これまで述べてきたように、ツバメの「コロニー」に

は適応的な機能がないとする研究が優勢である (Snapp 1976, Møller 1987b, Shields & Crook 1987, Brown & Brown 1996). しかし, 現時点でこの ENFS がツバメの大スケールでの集中機構を説明できたとは結論できない. 今後, このモデルの実証を進めるだけでなく, 他の適応的機能に関する説明が関わっていないか, より厳密に検討し直す必要があると考えられる.

これとは別に, これら ENFS のシミュレーションとツバメ巢との対比の結果は, 同様の行動プロセスをもつ鳥類では, 巣が大スケールで集中している可能性が高いことを示していると考えられる. このような種として, (a) 長距離の渡りを行う, (b) 繁殖の同調性が低く個体群の一部が複数回繁殖を行うか一夫多妻制である, (c) 性的二型が発達している, という条件を備えた種が考えられる. ENFS では, 早くつがうことでシーズン中の繁殖回数が増えるなどの利益が存在することを前提としている. ツバメ以外の渡り鳥でも, 繁殖地に到着するタイミングに個体差があることが知られている (Alerstam 1990). しかし, 食物の発生時期が限定されているなど別の生態的要因によって繁殖の同調性が高い種では (Emlen & Demong 1974), つがい形成を早くする利益は小さくなる. しかし, その場合でも一夫多妻の場合は雌を早く獲得した方が有利である. そして, このような雌による選り好みが存在すれば性的二型が顕著になっている可能性が高い. このような条件を備えた種として, たとえばツバメ科ではミドリツバメやコシアカツバメなどルースコロニー性とされる種, ツバメ科以外ではセグロヒタキやキビタキ *F. narcissina* などのヒタキ類やムシクイ類, ホオジロ類などに広く見られると考えられる.

7 章 総合考察

本研究では、ルースコロニー性のツバメを対象に、複数スケールにわたる空間解析を行った。そして、「コロニー」内スケールと、「コロニー」間および「単独巣」スケール、それぞれの空間パターン形成プロセスに関し、以下のことを明らかにした。

ツバメ巣は、「コロニー」内のスケールでは間置きすることなくランダム分布かやや集中分布する傾向が認められたが、「コロニー」間および「単独巣」のスケールでは集中分布していた (3 章)。ツバメの「コロニー」では同種個体による不利益が生じる可能性が高い。鳥類の「コロニー」では、このような不利益が存在する場合、巣が間置きパターンを示すことが多い (たとえば Krause & Ruxton 2002)。にもかかわらずツバメの「コロニー」巣がランダムになる要因として、ツバメが隣巣から見えない位置に営巣していることが示唆された。そして、隣巣から見えない位置に営巣する行動の適応的機能として、種内托卵の発生率を下けている可能性が示された (4 章)。「コロニー」間および「単独巣」スケールでは、潜在的営巣場所の分布の影響をとりながらもツバメ巣は集中していた。同様に食物分布の影響でもツバメ巣の集中を説明できなかった (5 章)。この大スケールでの集中を生じさせる要因として、つがい形成に関わる行動プロセスに注目しシミュレーションモデルを構築した。その結果、雄の巣なわばりの空間パターンは、以下の 3 つの要素に依存する形でつがい形成率に影響することが分かった。(1) 巣なわばり (つがい形成のため雄が営巣したい場所につくるなわばり) の発見率、(2) 雌による雄探索域の広さ、(3) 雌による雄の選り好みの有無。そして、このモデルによって生成した巣なわばりの空間パターンを調査地の巣のパターンと対比したところ、雄の選り好みが存在しない条件ではランダムに営巣場所を選ぶモデルと同程度の適合度だったのに対し、選り好みのある条件ではより高い適合度を示した (6 章)。ツバメのルースコロニーという巣の空間パターンは、これらの行動プロセスを通して生じていると考えられた。本章では、これらの結論を他地域のツバメや他種へ適用し、普遍化の可

能性を議論する。

1. 「コロニー」内スケールでのパターン形成に関わるプロセス

「コロニー」内のツバメ巢は、1 - 3m の範囲ではランダム分布していると判断された。有意な集中あるいは間置きが認められなかった要因として、「コロニー」の巢数が少ないことによって第Ⅱ種の過誤が生じている可能性がある。第Ⅱ種の過誤が生じやすいことは、巢数の少ないルースコロニー性の鳥類の巢の空間パターン解析全体に共通する重要な課題である。この問題への対策として、より広い範囲で比較的巢数の多い牛舎などで調査を行うことで「コロニー」の例数を増やし、メタ解析などの手法で同様の傾向が生じているかどうかを評価することが考えられる。今後、より多くの「コロニー」を対象とした調査と解析が望まれる。

4 章でツバメは隣巢から見えない位置に営巢したがっていること、見えない位置に営巢することは種内托卵される可能性を下げる機能を持っていることが示された。種内托卵はツバメでは広く認められている現象である (Cramp 1988, Møller 1997a, Turner 1994)。したがって、他地域でも同様に種内托卵を防ぐため、隣巢から見えない位置を好んで営巢している可能性がある。ツバメの「コロニー」の多くは、ヨーロッパや北米、そしてロシアなど様々な地域で牛舎に形成される例が多い (Møller 1983, Shields & Crook 1987, Turner 1994, Møller 1994)。米国などでは他種のツバメとともに橋や高速道路の下、日本ではコンクリート製ビル 1 階の駐車場や歩道橋にコロニーがつくられた報告もある (平塚市博物館 1983, Turner & Rose 1989, Turner 1994, Brown & Brown 1996)。これらの牛舎や橋、歩道橋などの構造は不明であるが、これらの構造物の天井などが互いに見えない位置に営巢しやすい構造になっているために、「コロニー」形成が行われる可能が考えられる。

3 章で述べたようにツバメ科に属する種 72 種のうち 43 種は泥でできた巣をつくる

(Turner & Rose 1989). この泥の巣の形状は、大きく分けて開放型と閉鎖型の2つの型がある。開放型の巣はツバメに代表されるように椀状の形をしている。一方、閉鎖型の巣は天井まで巣の壁で塞ぎ入り口は小さな穴になる。そのため閉鎖型の巣では巣内の様子を外から見られないだけでなく、巣内から隣巣を見ることもできない。もしこれら43種がツバメと同様に隣巣から見えない位置に営巣する傾向がある場合、開放型の巣をつくる種は巣と巣のあいだに遮蔽物がない限り巣間距離を小さくできない。一方、閉鎖型の巣では隣巣と接することも可能になる。その結果、巣が密集する「コロニー」は閉鎖型の巣をつくる系統でしか見られないと予想できる。これら43種の巣の形態と営巣様式のちがいを整理したところ、巣どうしが接する「コロニー」を形成する種は閉鎖型の種しか見られず、開放型の巣をつくる系統はすべてルースコロニー性であった(表7.1)。ツバメ科は単系統であることが分かっている。今後、閉鎖型と開放型の泥巣がこれまでに何度進化したのか、そして巣が密集する「コロニー」とルースコロニーの進化が、巣の形状の進化とどう対応しているのかが分かれば、より厳密な検討も可能だと考えられる。

種内托卵はツバメだけでなく、広く230種以上の鳥類で確認されている現象である(Yom-Tov 1980, 2001)。雌は種内托卵によって一子あたりの時間とエネルギー投資を節約し、繁殖成功度を上げることができる(Zink 2000, 2003)。かつて種内托卵は、十分な営巣場所が確保できなかったり、育雛が下手だったりする質の低い雌がとる一種の代替戦略とみなされていた(Yom-Tov 1980, Eadie & Feryxell 1992)。しかし、近年、集中的な実証研究などによって質の高い雌が場当たりのに行い自らの繁殖成功度を大きく高めていることが示され始めている(Brown & Brown 1997, Åhlund & Andersson 2001)。ツバメの「コロニー」サイズに依存して種内托卵率が上昇していたことも(Møller 1987b)、このことを間接的に示唆している。ツバメの「コロニー」では営巣場所によって繁殖成功がちがっている例はほとんどない。また5章の結果から営巣場所は不足していないことが分かっている。したがって、良い営巣場所を確保できなかった質の低い雌が大きな「コロニー」に集まるとは

考え難い。一方、場当たりの種内托卵は、ホストになる可能性のある巣が多数ある「コロニー」で生じやすい。

もし、このような機会的な種内托卵が普遍的に存在するのであれば、ツバメに限らずさまざまな鳥類の「コロニー」で、この種内托卵が起こりやすい状況が生じていることになる。4章で議論したことからも、隣巣から見えない位置に営巣することは、このような場当たりの種内托卵を防ぐためにはとくに有効だと考えられる。隣巣が互いに見える位置にある場合、隣巣個体が在巣しているかどうか、そしてどの繁殖ステージにあるのかが時間やエネルギーをかけずに分かるからである。今後この隣巣から見えるかどうか注目した研究が進むことによって、隣巣から見えない位置に営巣する現象がより多くの種で見つかる可能性が高いと考えられる。

2. 「コロニー」間および「単独巣」スケールでのパターン形成に関わるプロセス

これまでの研究では、ツバメの「コロニー」は営巣場所の分布の影響など、受動的なプロセスで生じていると見られてきた (Snapp 1976, Møller 1987b, Shields & Crook 1987, Brown & Brown 1996)。本研究は、まず3章で「コロニー」間および「単独巣」のスケールで集中パターンが存在することを明らかにし、5章でその大スケールでの集中が受動的プロセスによって生じている可能性が低いことを示した。

単独営巣性の鳥類では、断片的にはあるが、この大スケールでの集中が報告されている (Bartlett 1975, Nuechterlein et al. 2003, Pyke & Lawes 2004, Reich et al. 2004)。しかし、これらの例は、受動的プロセスによる集中で説明されている。たとえば、アカエリカイツブリ *Podiceps grisegena* の巣の空間パターンは年によって大きく変化するのだが、数100-1000m もの大きな距離をあけていながら集中パターンを示す場合がある (Nuechterlein 2003)。この集中は、好適な営巣場所になるガマ類 *Typha angustifolia*

でできたマットが分断化してパッチ状になることで生じていた。同様にオオタカ *Accipiter gentilis* の巣に見られた数 100m のスケールの集中パターンは、オオタカの利用できる森の配置に依存して生じていた (Reich et al. 2004)。資源分布に単純に対応して生じる受動的集中は、鳥類に限らず広く種々の生物に普遍的に生じるパターンであり (Danchin & Wagner 1997)、応用分野も含め多くの研究がある (総説として Sutherland 1996, 藤田 2003)。本調査地のツバメ巣の場合、200m よりも大きなスケールで巣の L 関数がランダムな点よりも大きな値をとっていたが (図 3.3)、ランダムに選択した潜在的営巣場所の L 関数分散の範囲に含まれていた (図 5.3)。このことは、ツバメ巣に見られた大スケール集中のうち、200 m より大きなスケールでは潜在的営巣場所の影響で受動的な集中が生じていることを示している。

しかし、ここでより重要なことは、大スケールの集中にも受動的なプロセスで説明できない集中の存在が示されたことである。そして、筆者は 6 章で、雄のつくる巣なわばりの分布が つがい形成速度に影響することをシミュレーション実験によって示した。そして、本調査地のツバメ巣の分布もこのプロセスを取り入れた ENFS によって説明可能であることも示した。これらのことは、同様の行動プロセスをもつ鳥類の巣が、大スケールで集中している可能性を示唆している。

これまでの「コロニー」繁殖の適応的機能に関する研究では、多くの場合、集まろうとする要因だけに注目した例が多かった。この ENFS の特徴は集まることによって不利益が生じるプロセスも含めていることである。その不利益は、雌に好まれない低順位雄にかかるものであり、程度は雌の雄探索範囲と巣の発見率に応じて変化する。その結果、低順位雄の最適なわばり距離は、これら 2 つの変数に依存して変化する。

選り好みされない低順位雄の最適なわばり距離が小さくなるのは、雌の探索範囲が狭いか巣なわばりの発見率が低い場合だった。雌の探索範囲とは、雌がつがい雄を選択する前に雄の質をサンプリングする範囲である。雌が雄のサンプリングにかかるコストは、繁

殖開始が遅れると繁殖成功が下がる場合には小さくなると考えられている (Dale et al. 1992, Uy et al. 2001). たとえば他の雌もできるだけ早く繁殖を始めようとしている場合、サンプリングしている間に他の雌が高順位の雄とつがってしまう危険性が高くなる。このことから、早い繁殖がより有利になる種、たとえば食物生産量がある時期に一気に上昇し、その後漸減していくようなパターンを示す食物に依存している鳥類では、比較的小さなスケールでの集中が生じていると予測できる。一方、生産量が季節変化しない食物や、季節が進むにつれて増加する食物に依存する鳥類では、中程度の順位の雄も含め大きく距離をおいて巣なわばりを形成することになり、集中のスケールが大きくなるか集中が生じなくなる可能性が考えられる。

巣なわばりの発見率は、雄をサンプリング中の雌に見落とされない確率である。多くの鳥類の雄は巣なわばりを形成したあと頻繁にさえずりやディスプレイを行う (Gill 1989)。6章で議論したように、このような場合でも雌による見落としが生じる要因として、ツバメのように巣なわばり外で採食する場合、採食にかかる時間が長くなると雌に見落とされてしまう可能性が高くなるというプロセスが考えられる。この場合、発見率は雄が巣なわばりに滞在しさえずっている時間に比例することになる。また、巣なわばりの外で採食する鳥類は、そうでない鳥類よりも巣の発見率が下がることになる。このことから、採食に必要な範囲が広大で巣なわばり外で採食し、かつ、その採食に時間のかかる条件下では、低順位雄の最適なわばり距離も小さくなり、比較的小さなスケールでの集中が生じると予測できる。一方、巣なわばりの中やすぐ近くで採食を行う種では、中順位や低順位の雄が巣なわばり間の距離を大きくとるようになり、集中が生じるスケールがより大きくなるか、集中が生じなくなると予測できる。

本研究の意義は大きく2つある。ひとつは、複数スケールにわたる空間解析を通して、新しい空間パターンを発見したこと。「コロニー」内では同種個体による不利益を被る可能性

が高いにもかかわらず、まばらに分布する巣は間置きしていないことを示した。また、これまで間置きしているとみなされてきた「単独巣」が大スケールで集中していることを明らかにした。このことは、今後さまざまな種を対象とした研究が進めば、さらに多くの新しいパターンが見つかる可能性を示している。

もうひとつは、これらのパターン発生に関わっている可能性の高い行動プロセスを明らかにしたこと。「コロニー」内で同種個体による不利益が生じる可能性が高いにもかかわらず巣が間置きしていなかった理由として、ツバメが隣巣から見えない位置を選好して営巣することが関係していること、その営巣行動は種内托卵される危険性を下げる機能をもっている可能性があることを示した。隣巣から見えない位置を選好して営巣するという発見は、これまで距離という基準でのみ解析されてきた巣の空間パターンの研究に、隣巣から見えるかどうかという新しい基準を取り入れた解析を進める必要があることも示している。これまでランダムと見なされてきたパターンの中にも、隣巣から見えるかどうかという基準で解析した場合に、有意なパターンが見つかる可能性があるのである。

また、大スケールでの集中は資源分布の影響だけでは説明できないことを示し、そのような集中が、つがい形成に関わる行動プロセスを通して生じる可能性があること、さらに雌による選り好みが存在する条件で調査地内のツバメ巣と同じ分布が生じやすいことを示した。これらはいずれも、営巣様式の適応的機能に関わる新しい視点である。

鳥類の営巣様式の適応的機能と進化的起源は、古くから注目されてきた重要な課題であるが (Lack 1968, Alexander 1974, Wittenberger & Hunt 1985), 未だに統一的な説明がなされていない (藤田 2002, Wagner & Danchin 2003). 筆者は、スケールの視点を入れて鳥類の営巣様式をより定量的に記述することで、「コロニー」営巣から単独営巣までの多様な営巣様式を統一的に説明できる新しい視点が得られると考えている。さらに、ここでとりあげた行動プロセスに注目することで、その多様性の理解を深める可能性があると考えている。

謝辞

最初に、樋口広芳先生に感謝の意を表したい。樋口先生は、本研究の基礎になるツバメの研究を始めるきっかけをつくってくださっただけでなく、筆者が鳥の研究を始めたばかりの頃から現在まで、数え切れないほど多くの叱咤激励と助言、そしてさまざまな援助を下さった。研究者という道を進む上で、先生の実存は常に大きなものであった。宮下直先生は、本研究の重要な局面で有益な助言をくださっただけでなく、進化生態学、生態学の研究にかかわる新しい刺激を常に与えてくださっている。宮下先生には、研究という仕事の厳しさと楽しさについて身を以て示してくださったと思っている。高槻成紀先生には、とくに本研究の修士課程の時期に多くの厳しい意見をいただいた。また、研究や教育業務の上で、率直で厳しいご意見をくださっている。

これまで徳永幸彦氏と藤岡正博氏と行ってきた議論は、本研究の基本的なアイデアを整理する上で重要な役割を果たした。また、徳永幸彦氏には、コンピュータシミュレーションなどのプログラミング技術に関して、重要なアドバイスもいただいた。上田恵介氏には、ツバメの捕獲と計測、個体識別の方法について直接ご教示いただいた。また、筆者が研究を続ける上で、何度も助言と励ましの言葉をいただいた。

浜口哲一氏が中心になって進められた神奈川県平塚市でのツバメの調査がなければ、筆者はツバメのルースコロニーを研究テーマにできなかったかも知れない。浜口氏は本調査地のツバメに関する基礎情報を快く提供してくださっただけでなく、調査時のさまざまな便宜を図ってくださった。

藤田祐樹氏と天野達也氏は本論文の初期の原稿の一部に有益なコメントをくださった。深見理、松沢友紀、上田弘則、牛山克己、前園泰徳、国武陽子、Yinyin Wu、江田真毅、篠原由紀子、藤田薫の各氏には、野外実験や調査の補助をしていただいた。安藤大介氏には、4章の地理情報解析をお手伝いいただいた。北村亘氏には作図の一部を手伝って

いただいた。

最後に、屋内に立ち入ってツバメの観察や捕獲、実験などの作業を快く了解してくださった神奈川県平塚市金目、上吉沢、土屋地区の方々、そして、日々厳しくもやさしく筆者を支えてくれている妻、薫にも心から感謝の意を表したい。

引用文献

- Åhlund M, Andersson M (2001) Female ducks can double their reproduction. *Nature* 414: 600-601.
- Alerstam T (1990) *Bird Migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Alexander RD (1974) The evolution of social behavior. *Ann Rev Ecol Syst* 5: 325-383.
- Allern RW, Nice MN (1952) A study of the breeding biology of the Purple Martin (*Progne subis*). *Am Mid Nat* 47: 606-645.
- Anderson M, Wicklund CG (1978) Clumping versus spacing out: Experiments on nest predation in fieldfares (*Turdus pilaris*). *Anim Behav* 26: 1207-1212.
- Andersson M (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Barta Z, Szép T (1992) The role of information transfer under different food patterns: a simulation study. *Behav Ecol* 3: 318-324.
- Bartlett MS (1975) *The Statistical Analysis of Spatial Pattern*. Chapman & Hall, New York.
- Birkhead TR, Møller AP (1992) *Sperm Competition in Birds*. Academic Press, London.
- Black JM (ed) (1996) *Partnerships in Birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Brown CR, Brown MB (1996) *Coloniality in the Cliff Swallow: The Effect of Group Size on Social Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown CR, Brown MB (1997) Fitness components associated with alternative reproductive tactics in cliff swallows. *Behav Ecol* 9: 158-171.
- Brown CR, Brown MB (2000) Nest spacing in relation to settlement time in colonial

cliff swallows. *Anim Behav* 59: 47-55.

Bryant DM, Turner AK (1982) Central place foraging by swallows (Hirundinidae) - the question of load size. *Anim behav* 30: 845-856.

Buckley NJ (1997) Spatial-concentration effects and the importance of local enhancement in the evolution of colonial breeding in seabirds. *Am Nat* 149: 1091-1112.

Clutton-Brock TH (1979) Primate social organization and ecology. In: Sussman RW (ed). *Primate Ecology: Problem-Oriented Field Studies*. John Wiley & Sons, New York. pp 503-512.

Cody ML (ed) (1985) *Habitat selection in birds*. Academic Press, London.

Cramp S (ed) (1988) *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 5. Oxford University Press, Oxford.

Dale MR (1999) *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Dale S, Rinden H, Slagsvold T (1992) Competition for a mate restricts mate search of female pied flycatchers. *Behav Ecol Sociobiol* 30: 165-176.

Danchin E, Wagner RH (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Tree* 12: 342-347.

DeAngelis DL, Gross LJ (1992) *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall, New York.

DeAngelis DL, Rose KA (1992) Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? In: DeAngelis DL, Gross LJ (eds), *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall, New York. pp 67-87.

Eadie JM, Feyxell JM (1992) Density dependence, frequency dependence, and

alternative nesting strategies in goldeneyes. *Am Nat* 140: 621-641.

Emlen ST, Demong NJ (1974) Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: new hypothesis. *Science* 188: 1029-1031.

Ewald PW, Hunt GL Jr, Warner M (1980) Territory size in Western Gulls: Importance of intrusion pressure, defense investments, and vegetation structure. *Ecology* 6: 80-87.

藤田 剛 (1993) 営巣場所によるツバメの繁殖成功度の違い. *Strix* 12: 35 - 39.

藤田 剛 (2002) 鳥類の営巣様式の多様性 -集団営巣から単独営巣まで-. 山岸哲, 樋口広芳 (編). これからの鳥類学. 裳華房, 東京. pp.143 - 161.

藤田 剛 (2003) 個体群保全に対する行動学の有効性. *日本鳥学会誌* 52: 71-78.

藤田 剛, 樋口広芳 (1992) 長期間にわたる環境の変化がツバメに与える影響. *Strix* 11: 169 - 177.

Fujita G, Higuchi H (in press) A large scale clumping pattern in breeding Barn Swallows. *Ornithol Sci*.

Fujita G, Higuchi H (in press) Gregarious foraging in barn swallows after the breeding season. *J Ethol*.

Fujita G, Kawashima K, Andoh Y, Higuchi H (1994) Attraction of the Little Tern to artificial breeding sites using decoys. *Strix* 13: 187-197.

Fujita G, Nagata H (1997) Preferable habitat characteristics of male Japanese Marsh Warblers *Megalurus pryori* in breeding season at hotoke-numa reclaimed area, northern Honshu, Japan. *J Yamashina Inst Ornithol* 29: 50-56.

Fujita T (1997) Mechanisms governing the distribution pattern of nesting Barn Swallows *Hirundo rustica*. M.Sc. Tokyo: University of Tokyo.

Ghent AW (2001) Regular spatial patterns of bank swallow (*Riparia riparia*) tunnel

entrances, with some possible evolutionary implications. *Am Midl Nat* 146: 414-423.

Gill FB (1989) *Ornithology*. WH Freeman and Company, New York.

Haase P (1995) Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: introduction and methods of edge correction. *J Veg Sci* 6: 575-582.

平塚市博物館 (1983) みんなで調べよう。ツバメ。平塚市博物館, 平塚市。

Huels TR (1985) Cave Swallow paired with Cliff Swallows. *Condor* 87: 441-443.

Hunt GL Jr, Hunt MW (1975) Reproductive ecology of the Western Gull: the importance of nest spacing. *Auk* 92: 270-279.

Hunt GL Jr, Hunt MW (1976) Gull chick survival: the significance of growth rates, timing of breeding and territory size. *Ecology* 57: 62-65.

Kilpi M (1989) The effect of varying pair numbers on reproduction and use of space in a small Herring Gull *Larus argentatus* colony. *Ornis Scandinavica* 20: 204-210.

Krause J, Ruxton GD (2002) *Living in Groups*. Oxford University Press, Oxford.

Lack D (1968) *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.

Marchant S, Fullager PJ (1983) Nest records of the Welcome Swallow. *Emu* 83: 66-74.

Møller AP (1983) Breeding habitat selection in the Swallow *Hirundo rustica*. *Bird Study* 30: 134-142.

Møller AP (1987a) Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behavior in swallows, *Hirundo rustica*. *Anim Behav* 35: 247-254.

Møller AP (1987b) Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Anim Behav* 35: 819-832.

- Møller AP (1990) Changes in the size of avian breeding territories in relation to the nesting cycle and risks of cuckoldry. *Anim Behav* 40: 1070-1079.
- Møller AP (1994) *Sexual Selection and Barn Swallows*. Oxford University Press, Oxford.
- Morisita, M (1959) Measuring of the dispersion and analysis of distribution patterns. *Mem Fac Sci Kyushu Univ Ser E Biol.* 2: 215-235.
- Muldal AH, Gibbs HL, Robertson RJ (1985) Preferred nest spacing of an obligate cavity-nesting bird, the Tree Swallow. *Condor* 87: 356-363.
- Nuechterlein GL, Buitron D, Sachs JL, Hughes CR (2003) Red-necked Grebes become semicolonial when prime nesting substrate is available. *Condor* 105: 80-94.
- Pielou EC (1969) *An introduction to mathematical ecology*. John Wiley and Sons, Hoboken.
- Pöysä H (1992) Group foraging in patchy environments: the importance of coarse-level local enhancement. *Ornis Scandinavica* 23: 159-166.
- Pyke SR, Lawes MJ (2004) Female nest dispersion and breeding biology of polygynous Red-collared Widowbird (*Euplectes ardens*). *Auk* 121: 1226-1237.
- Real L (1990) Search theory and mate choice. I. models of single sex discrimination. *Am Nat* 136: 376-404.
- Reich RM, Joy SM, Reynolds RT (2004) Predicting the location of northern goshawk nests: modeling the spatial dependency between nest locations and forest structure. *Ecol Model* 176: 109-133.
- Richner H, Heeb P (1995) Is the information-center hypothesis a flop. *Adv Stud Behav* 24: 1-45.

- Ripley BD (1988) *Statistical inference for spatial processes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Safran RJ (2004) Adaptive site selection rules and variation in group size of barn swallows: individual decision predict population patterns. *Am Nat* 164: 121-131.
- Schmidt RK (1962) Breeding of the Larger Striped Swallow *Cecropis cucullata* in the south-west Cape. *Ostrich* 33: 3-8.
- Schmidt RK (1964) Incubation period of Rock Martins (*Ptyonoprogne fuligula* (Lichtenstein)). *Ostrich* 35: 122.
- Serle W (1954) A second contribution to the ornithology of British Cameroon. *Ibis* 96: 47-80.
- Shields WM, Crook JR (1987) Barn swallow coloniality: A net cost for group breeding in the Adirondacks? *Ecology* 68: 1373-1386.
- Shuster SM, Wade MJ (2003) *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, Princeton.
- Siegel-Causey D, Kharitonov SP (1990) The evolution of coloniality. In: Power DM (ed), *Current Ornithology* vol.7. pp 285-330. Plenum Press, New York.
- Skutch AF (1993) *Bird Asleep*. University of Texas Press, Texas.
- Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds) (1986) *Primate Societies*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Snapp BD (1976) Colonial breeding in the barn swallow (*Hirundo rustica*) and its adaptive significance. *Condor* 78: 471-80.
- Sutherland WJ (1996) *From Individual Behaviour to Population Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

- Tinbergen N, Impekoven N, Franck D (1967) An experiment on spacing out as a defense against predation. *Behaviour* 28: 307-21.
- Turner AK (1994) *The Swallow*. Hamlyn, London.
- Turner AK, Rose C (1989) *A Hand book to the Swallows and Martins of the World*. Christopher Helm, London.
- Uy JAC, Patricelli GL, Borgia G (2001) Complex mate searching in the Satin Bowerbird *Ptilonorhynchus violaceus*. *Am Nat* 158: 530-542.
- Wade MJ, Pruett-Jones SG (1990) Female copying increases the variance in male mating success. *Proc Natl Acad Sci USA* 87: 5749-5753.
- Wagner RH, Danchin E (2003) Conspecific copying: a general mechanism of social aggregation. *Anim Behav* 65: 405-408.
- Ward P, Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as 'information centres' for food-finding. *Ibis* 115: 517-534.
- Wittenberger JF, Hunt GL (1985) The adaptive significance of coloniality in birds. In: Farner JR, Parks KC (eds). *Avian Biology* 8: 1-78.
- Yom-Tov Y (1980) Intraspecific nest parasitism in birds. *Biol Rev* 55: 93-108.
- Yom-Tov Y (2001) An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143: 133-143.
- Zink AG (2000) The evolution of intraspecific brood parasitism in birds and insects. *Am Nat* 155: 395-405.
- Zink AG (2003) Intraspecific brood parasitism as a conditional reproductive tactic in the tree hopper *Publilia concava*. *Behav Ecol Sociobiol* 54: 406-415.
- Zuk M, Johnson K, Thornhill R, Ligon JD (1990) Mechanisms of female choice in red jungle fowl. *Evolution* 44: 477-485.

表 4.1. 調査区Bでの牛舎の構造とツバメの巣数

牛舎	天井 あり/なし	面積 (m ²)	巣数
1	あり	110	21
2	あり	126	15
3	あり	108	12
4	あり	99	11
5	あり	64	8
6	あり	85	7
7	あり	209	5
8	あり	81	5
9	あり	63	5
10	あり	90	4
11	あり	81	4
12	あり	81	4
13	あり	108	3
14	あり	70	3
15	あり	81	1
16	なし	144	1
17	なし	120	1
18	なし	120	1
19	なし	108	1
20	なし	108	1
21	なし	99	1
22	なし	81	1
23	なし	64	1
24	なし	63	1

表 4.2. ツバメの巣から見える位置に隣巣が出現した影響を示すために行った鏡設置実験と遮蔽物除去実験に関するメタ解析の結果.
鏡設置実験は、巣の正面に鏡を設置する実験. 仕切り除去実験は営巣中の2巣のあいだにある遮蔽物を除去する実験. 実験方法
の詳細は、本文の説明を参照.

<i>p</i>					
	繁殖段階	<i>p</i>		<i>d.f.</i>	<i>p</i>
		鏡設置実験	遮蔽物除去実験		
雌	産卵期	0.011	0.043	15.313	4 0.004
	抱卵後期	0.092	0.168	8.340	4 0.080
	育雛初期	0.627	0.596	1.969	4 0.742
雄	産卵期	0.042	0.458	7.902	4 0.095
	抱卵後期	0.498	0.465	2.926	4 0.570
	育雛初期	0.589	0.684	1.818	4 0.769

表 7.1. 泥で巣をつくるツバメ類の巣の形状と営巣様式. 営巣様式は大きく4つのクラスに分けた. 1. コロニー: ほとんどの個体が巣の密集したコロニーで営巣する. コロニー内で巣が互いに接する割合も多い. 2. コロニー/ルースコロニー: 密集したコロニーとルースコロニーの両方が見られる. 3. ルース/単独: ルースコロニーと単独営巣の両方が見られる. 4. 単独: ほとんどの個体が単独営巣する.

学名	巣の形状	営巣様式	文献
<i>Hirundo rupestris</i>	開放型	ルースコロニー	1*
<i>H. fuligula</i>	開放型	ルースコロニー	2, 3
<i>H. concolor</i>	開放型	ルースコロニー	1
<i>H. rustica</i>	開放型	ルースコロニー	4
<i>H. lucida</i>	開放型	ルースコロニー	1
<i>H. angolensis</i>	開放型	ルースコロニー	1
<i>H. tahitica</i>	開放型	ルースコロニー	1
<i>H. neoxena</i>	開放型	ルースコロニー	5
<i>H. albigularis</i>	開放型	単独営巣	1
<i>H. aethiopica</i>	開放型	ルースコロニー	1
<i>H. smithii</i>	開放型	ルースコロニー	1
<i>H. nigura</i>	開放型	単独営巣	1
<i>H. leucosoma</i>	開放型	単独営巣	1
<i>H. megaensis</i>	?	?	
<i>H. dimidiata</i>	開放型	ルースコロニー	5
<i>H. atrocaerulea</i>	開放型	単独営巣	1
<i>H. nigrorufa</i>	開放型	単独営巣	1
<i>H. cucullata</i>	閉鎖型	ルースコロニー	6
<i>H. abyssinica</i>	閉鎖型	ルースコロニー	1
<i>H. semirufa</i>	閉鎖型	ルースコロニー	1
<i>H. senegalensis</i>	閉鎖型	ルースコロニー	1
<i>H. daurica</i>	閉鎖型	dense/loose	1
<i>H. striolata</i>	閉鎖型	ルースコロニー	1
<i>H. preussi</i>	閉鎖型	コロニー	1
<i>H. rufigula</i>	閉鎖型	コロニー	1
<i>H. adecola</i>	?	コロニー	1
<i>H. nigricans</i>	?	コロニー/ルースコロニー	1
<i>H. spilodera</i>	?	コロニー/ルースコロニー	1
<i>H. perditia</i>	?	?	
<i>H. pyrrhonota</i>	閉鎖型	コロニー	7, 8
<i>H. fulva</i>	開放/閉鎖	コロニー	9
<i>H. fulvicola</i>	閉鎖型	コロニー	1
<i>H. ariel</i>	閉鎖型	コロニー	1
<i>H. fuliginosa</i>	閉鎖型	ルースコロニー	10
<i>Delichon urbica</i>	閉鎖型	コロニー	3
<i>D. dasypus</i>	閉鎖型	コロニー	1
<i>D. nipalensis</i>	閉鎖型	コロニー	1

*: 文献 1, Turner & Rose (1989); 2, Schmidt (1964); 3, Cramp (1988); 4, Møller (1995); 5, Marchant & Fullager (1983); 6, Schmidt (1962); 7, Emlen (1954); 8, Brown & Brown (1996); 9, Huels (1985); 10, Serle (1954)

図の説明

2 章

図 2.1. 調査地の位置

図 2.2. 調査地における調査区 A と B の配置

3 章

図 3.1. 神奈川県平塚市に設定した調査区 A 内のツバメの巣の位置

図 3.2. 調査地内 (調査区 B) の牛舎に形成されたツバメのコロニー内の巣とランダムに配置した点の L 関数

図 3.3. 調査地内 (調査区 A) のツバメの巣とランダムに配置した点の L 関数

4 章

図 4.1. 天井のある牛舎に形成されたツバメのコロニー

図 4.2. 天井のない牛舎の構造を示す断面図

図 4.3. ツバメがすでに営巣中の巣から見えない位置を選好しているかどうかを検証する方法を説明する模式図

図 4.4. 営巣中のツバメの巣から見えない位置と見える位置に営巣した巣数の観察値と期待値

図 4.5. 繁殖期を通したツバメの在巣時間の変化

図 4.6. 営巣中のツバメの巣から見える位置へ実験的に巣を出現させた場合の在巣時間の変化

5 章

図 5.1. 調査地内のツバメの巣, 潜在的な営巣場所および採食環境の分布

図 5.2. ツバメの巣がつくられていた建物の種類

図 5.3. 調査区 A のツバメの巣と潜在的な営巣場所の L 関数

図 5.4. 神奈川県藤沢市東部の農耕地を構成する環境要素上空でツバメが採食を行った頻度と期待値

図 5.5. 調査区 A の潜在的営巣場所で確認されたツバメの巣数とその営巣場所を中心としたツバメの採食域に含まれる採食環境の面積割合との関係

6 章

図 6.1. ENFS モデルのシミュレーションに用いた個体の繁殖地への定着パターン

図 6.2. ENFS モデルによって得られた巣なわばり間距離 (m) とつがい形成に要した期間 (モデル上の時間ステップ) の関係

図 6.3. ENFS モデルによって得られた雌の探索範囲 (m) と、つがい形成期間を最小化するなわばり間距離の関係

図 6.4. ENFS モデルによって得られた、雌に選好される度合いとつがい形成期間を最小化するなわばり間距離関係

図 6.5. 調査地のツバメの巣と ENFS 形質値順モデル, 同ランダムモデル, ランダムに営巣場所を選ぶモデルによって生成された巣なわばりの最近接距離の頻度分布

図 6.6. ENFS モデルの雌による選り好みなしの条件下で生成した巣なわばりの分布と調査地のツバメの分布の適合度

図 6.7. ENFS モデルの雌による選り好みがある条件下で生成した巣なわばりの分布と調査地のツバメの分布の適合度

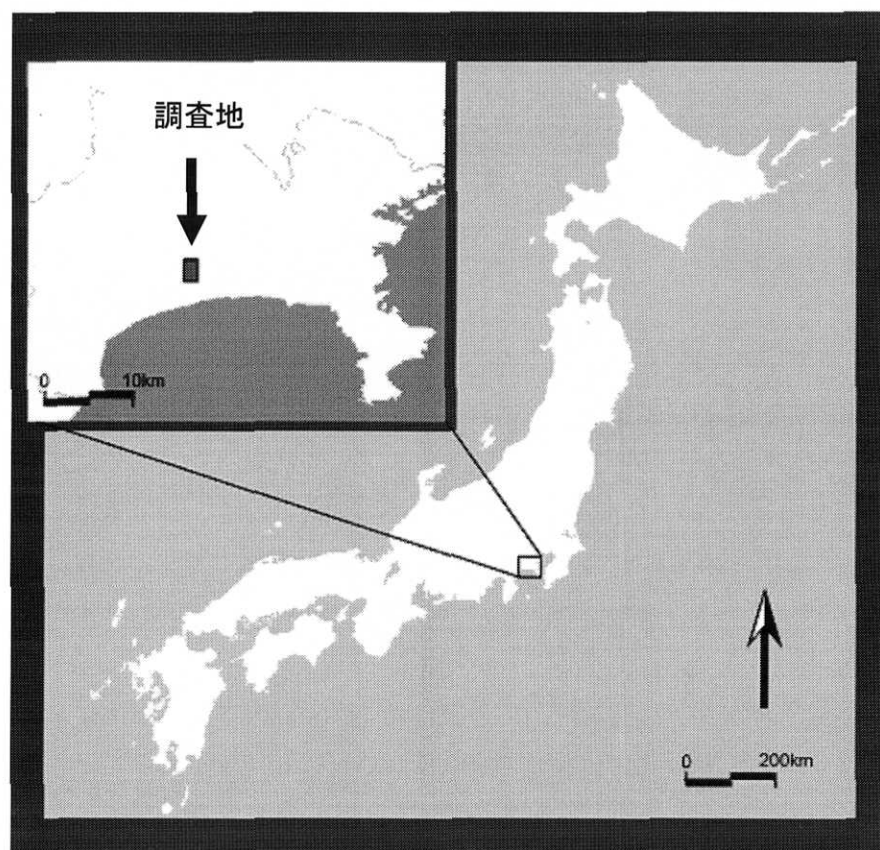


図 2.1. 調査地の位置

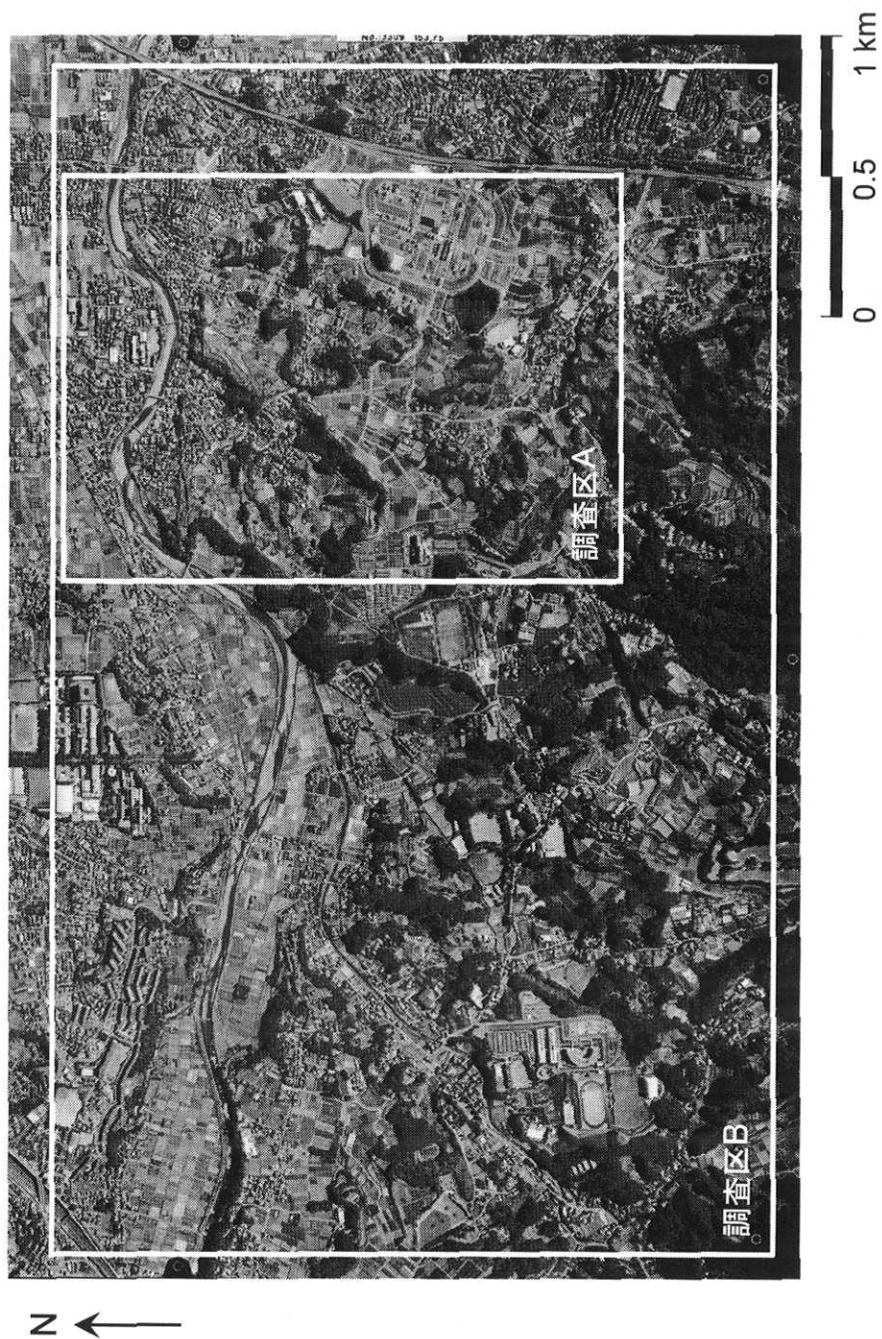


図 2.2. 調査地における調査区 A と B の配置

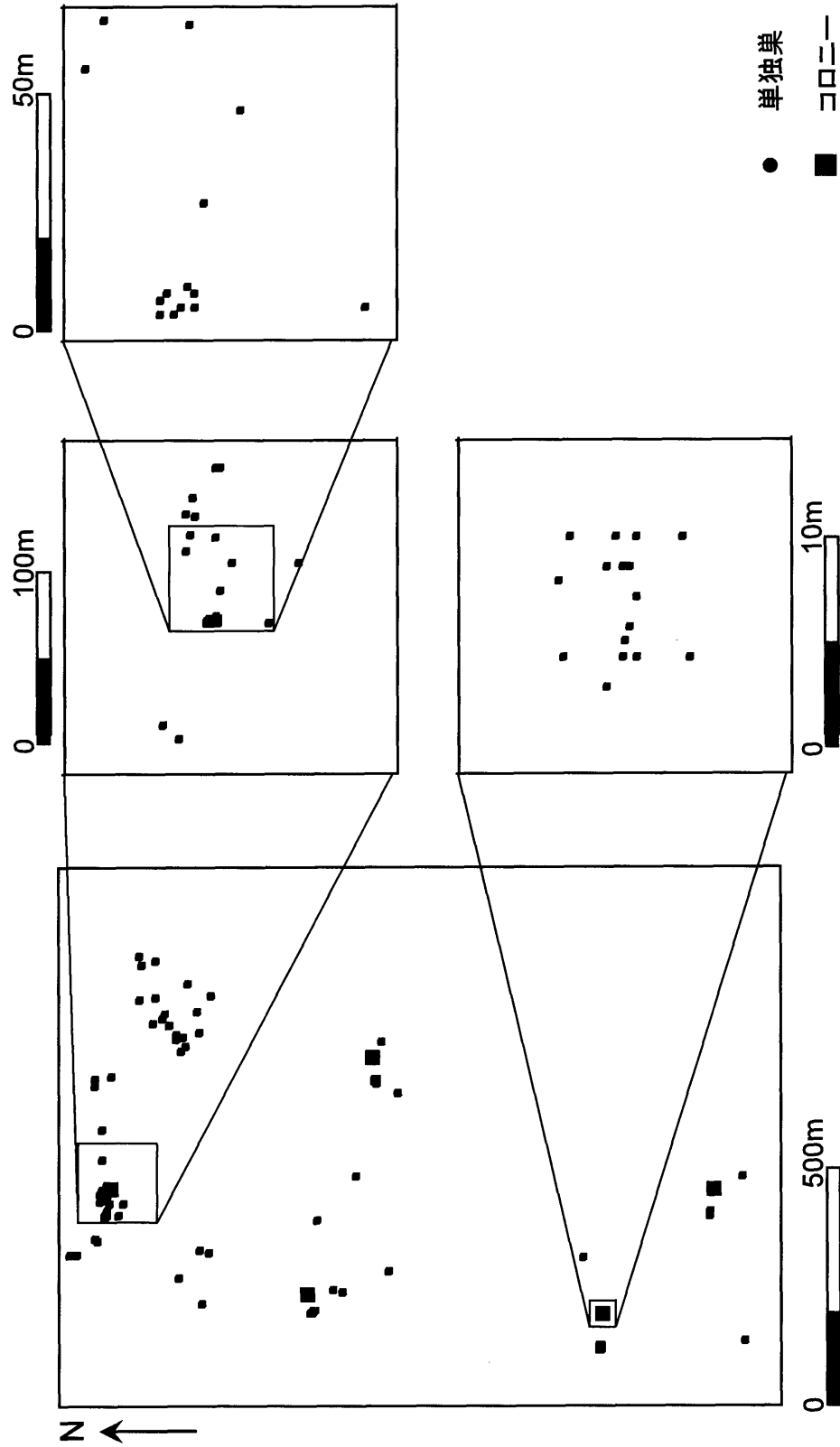


図 3.1. 神奈川県平塚市に設定した調査区 A 内のツバメの巣の位置. 1997年5月下旬

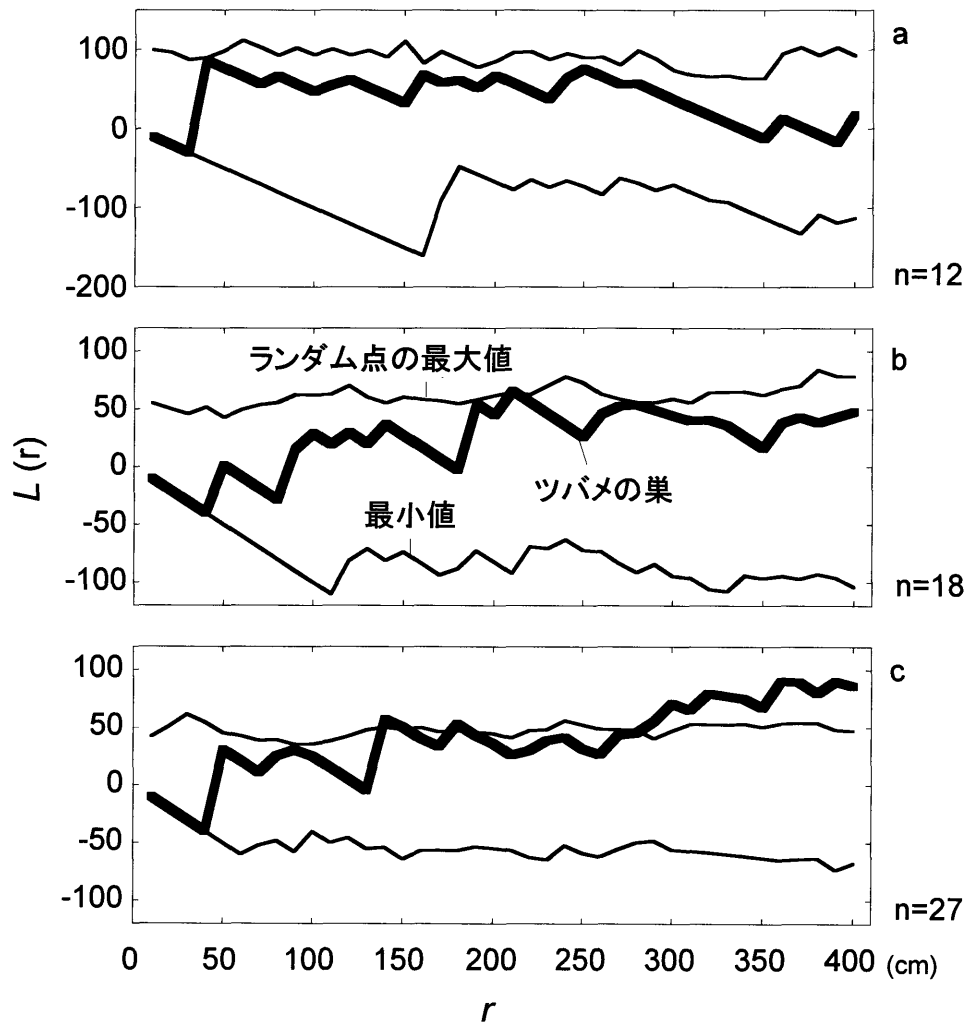


図 3.2. 調査地内 (調査区 B) の牛舎に形成されたツバメのコロニー内の巣とランダムに配置した点の L 関数. ランダム点の値は, 牛舎のサイズを最外郭として 100 回生成した点の最大値と最小値.

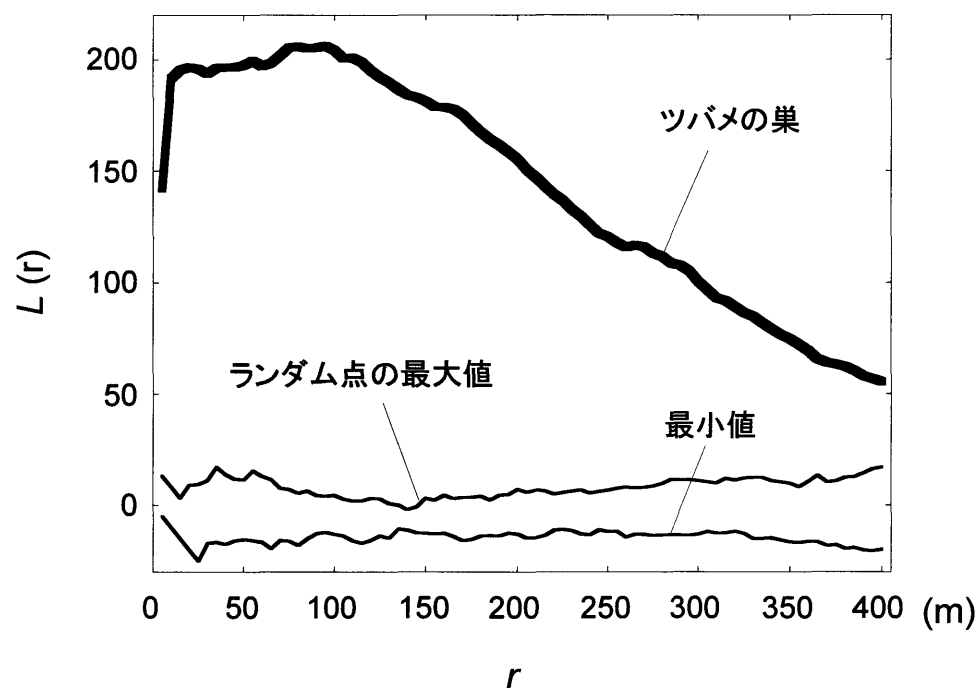


図 3.3. 調査地内 (調査区 A) のツバメの巣とランダムに配置した点の L 関数. ランダム点の値は調査区の範囲を最外郭とし 103 個の点を 100 回生成した際の最大値と最小値.

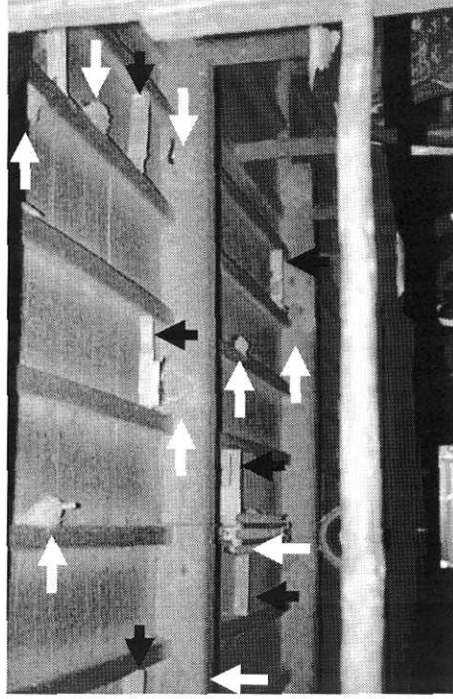


図 4.1. 天井のある牛舎に形成されたツバメのコロニー。天井下面にある梁の垂直面にツバメは巣をつくる。梁で囲まれた区画につくられた巣は、他の区画につくられた巣から直接見ることができない。白矢印は宮中の巣を、黒矢印は遮蔽物設置実験のために設置した遮蔽物の位置を示している。遮蔽物設置実験の詳細は本文参照。

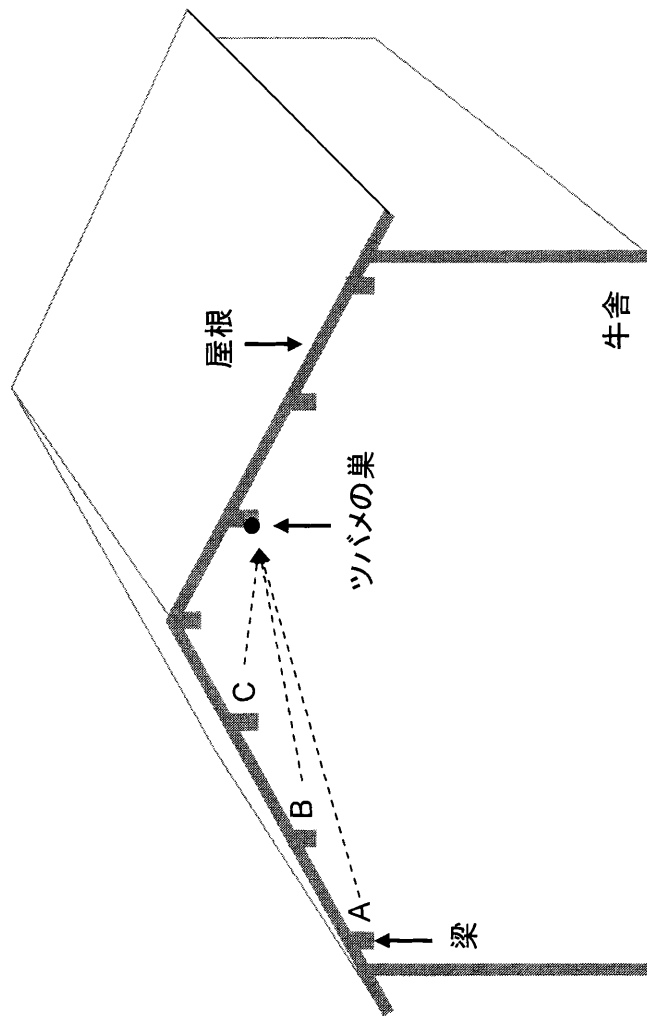


図 4.2. 天井のない牛舎の構造を示す断面図。屋根の下面に梁があり、ツバメはその梁の垂直面に営巣するが、屋根が水平でないため、他の区画の梁（例えば図中のA, B, C）から見える配置になる。

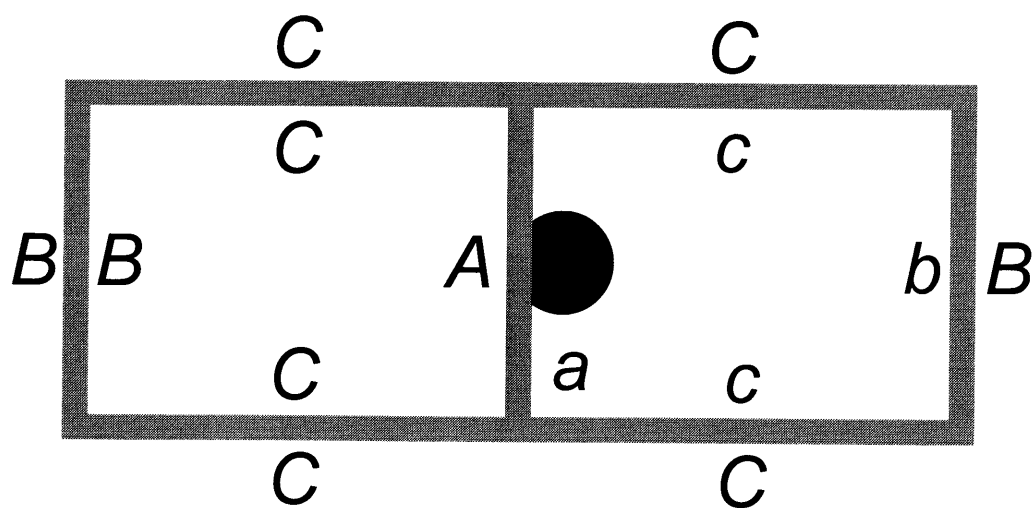


図 4.3. ツバメがすでに営巢中の巣から見えない位置を選好しているかどうかを検証する方法を説明する模式図。灰色の線は牛舎天井の梁、中央やや右の黒丸は営巢中の巣を示している。同じアルファベットの位置は、営巢中の巣から同じ距離にある。大文字の位置は見えない位置、小文字は見える位置を示す。ツバメが見えない位置を選好している場合、大文字の位置に営巢する割合がランダムに選んだ場合よりも多くなると予想できる。

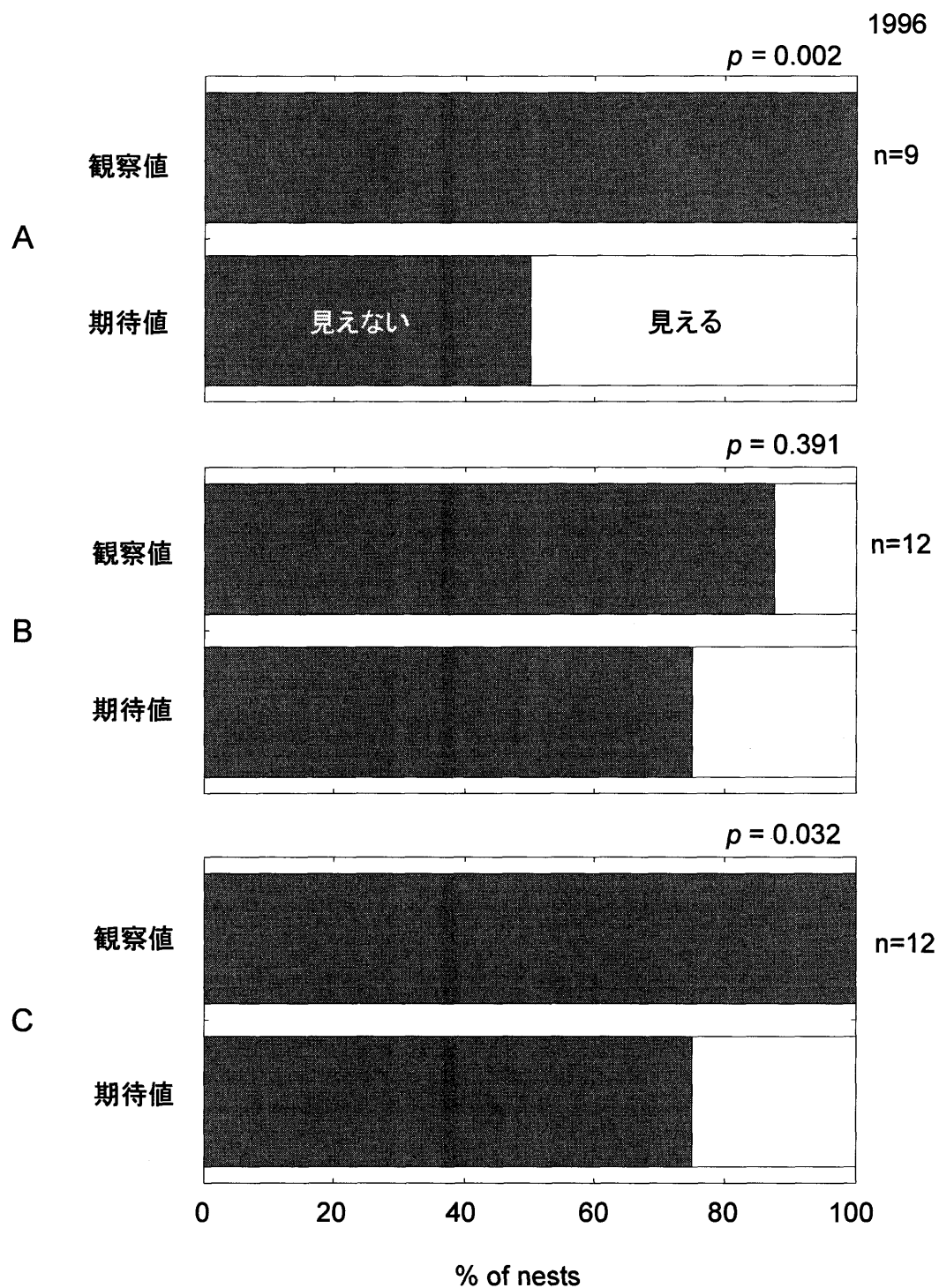


図 4.4a. 営巣中のツバメの巣から見えない位置 (灰色) と見える位置 (白) に営巣した巣数の観察値と期待値. 1996年. 期待値はツバメがランダムに巣場所を選んでいるとした場合の値. アルファベットはそれぞれ営巣中の巣からの距離を示しており, 図 4.3 のアルファベットに対応している. 詳細は本文と図 4.3 を参照. ツバメは営巣中の巣から見えない位置を有意に選好していた (meta-analysis, $\chi^2=21.3$, $d.f. = 6$, $p < 0.01$).

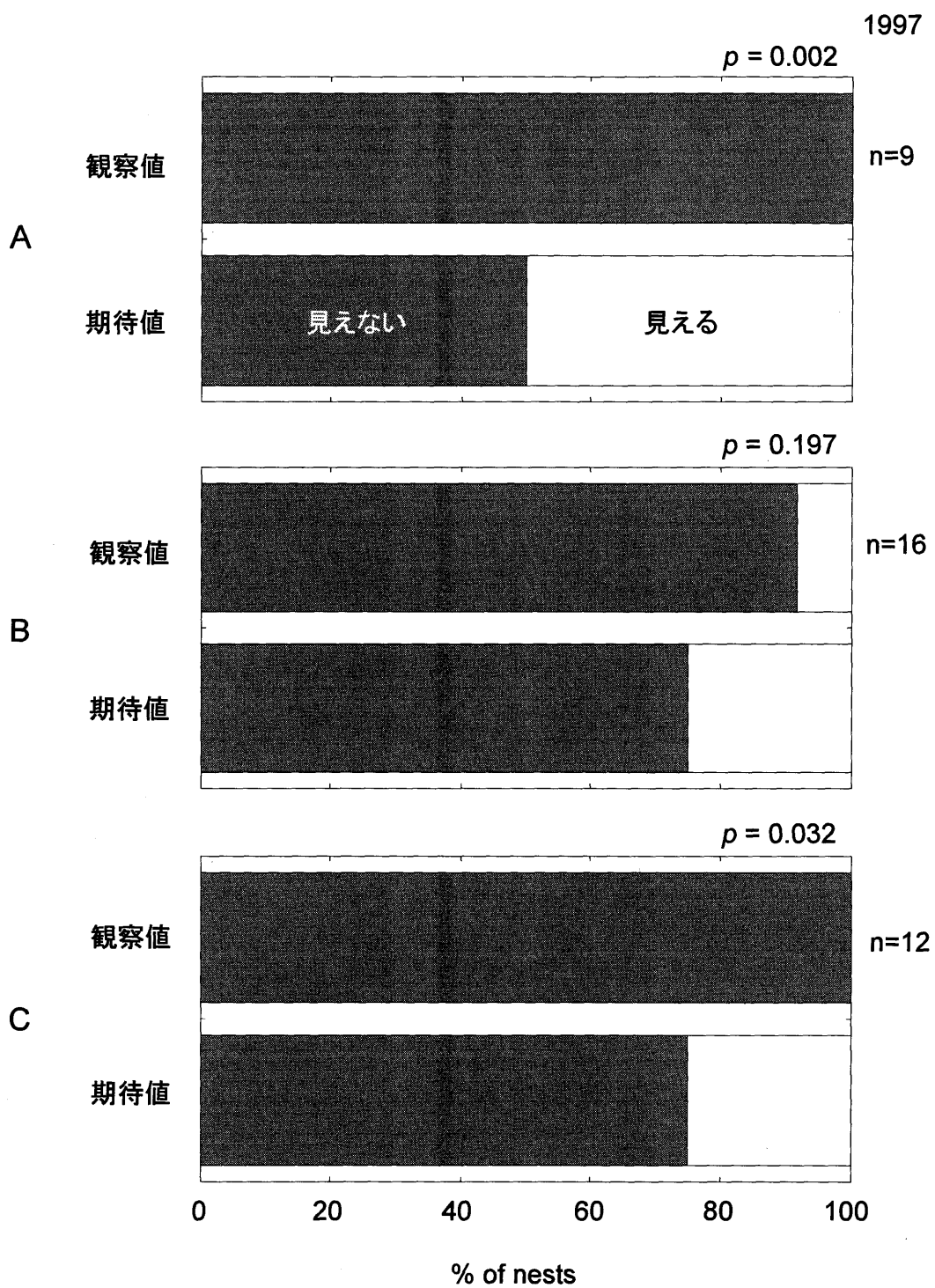


図 4.4b. 営巣中のツバメの巣から見えない位置 (灰色) と見える位置 (白) に営巣した巣数の観察値と期待値, 1997年. 期待値はツバメがランダムに巣場所を選んでいるとした場合の値. アルファベットはそれぞれ営巣中の巣からの距離を示しており, 図 4.3 のアルファベットに対応している. 詳細は本文と図 4.3 を参照. ツバメは営巣中の巣から見えない位置を有意に選好していた (meta-analysis, $\chi^2=22.0$, $d.f. = 6$, $p < 0.01$).

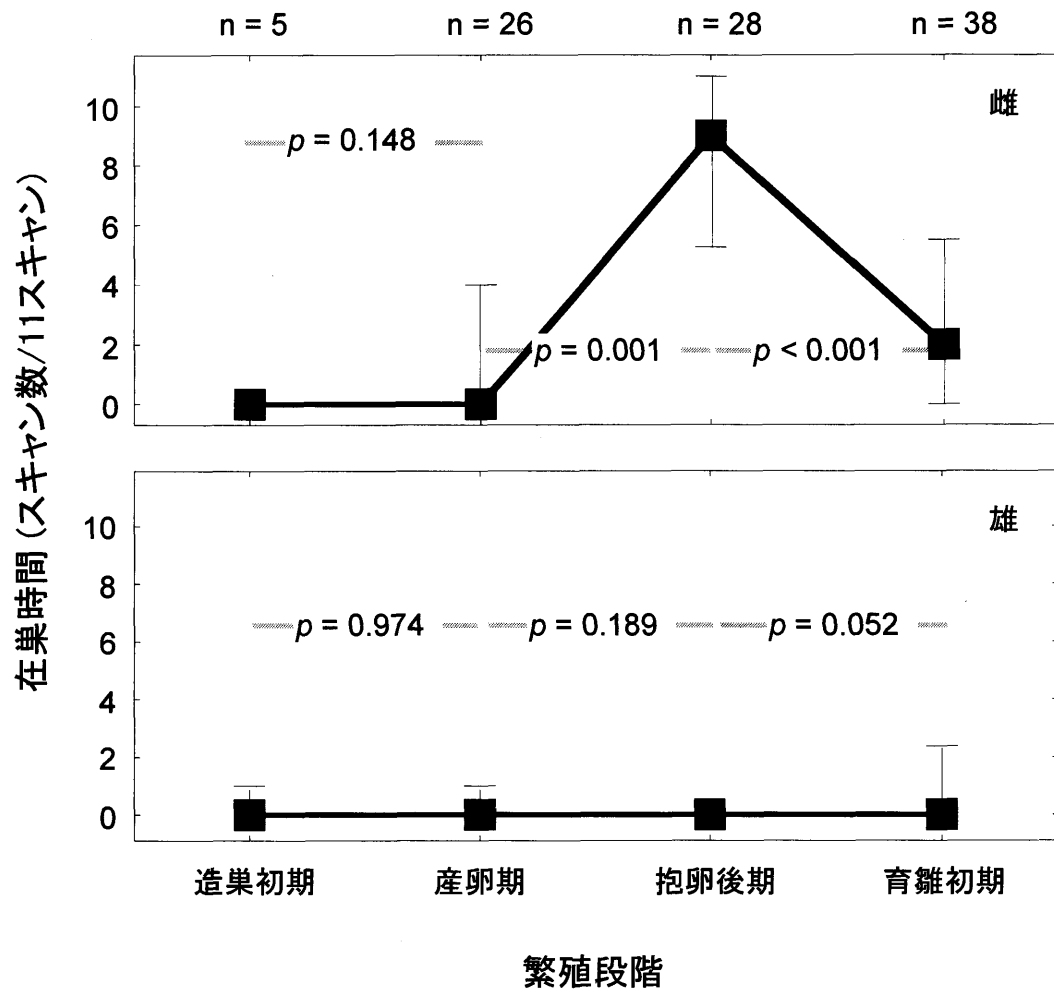


図 4.5. 繁殖期を通したツバメの在巢時間の変化

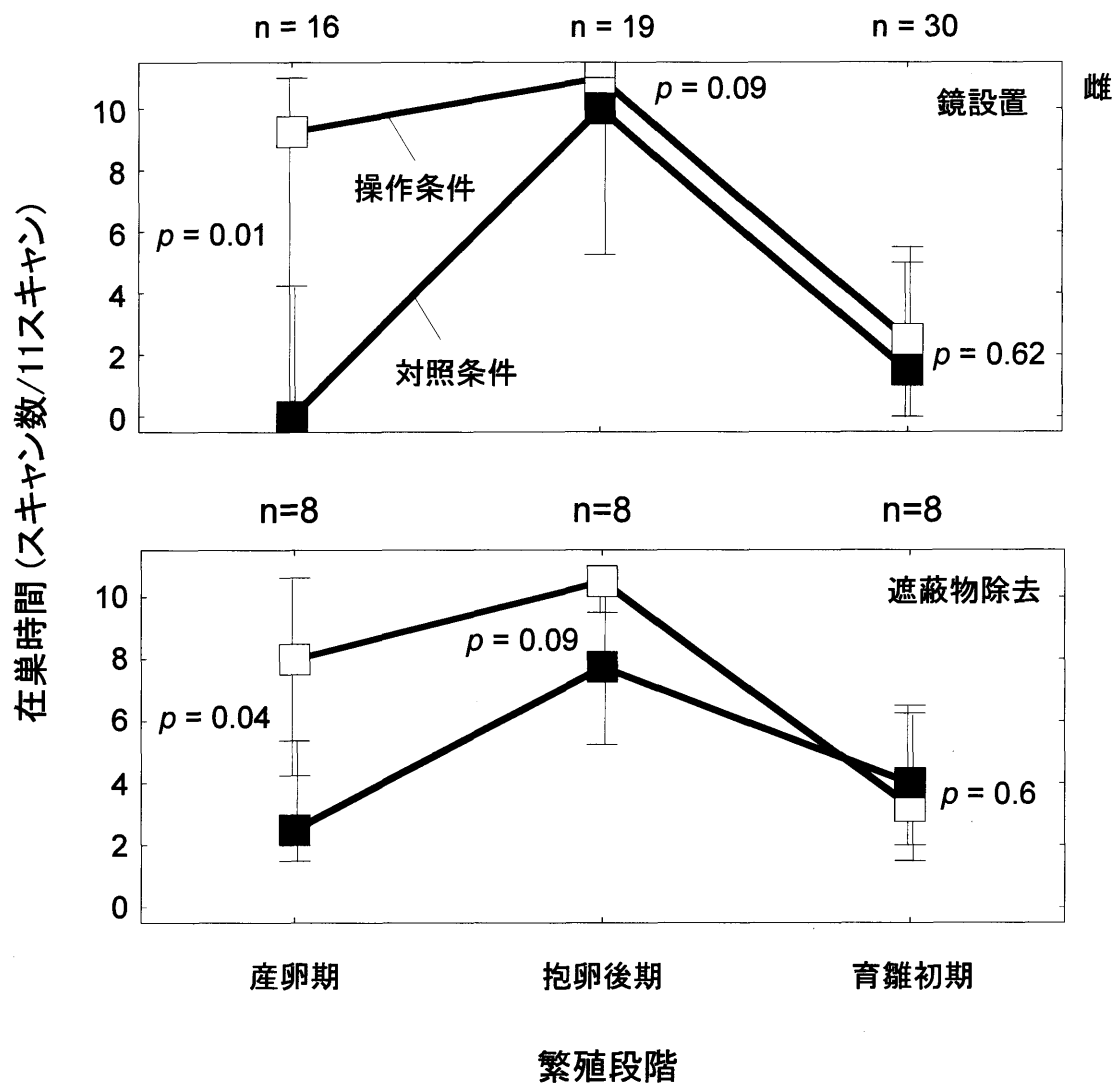


図 4.6a. 営巣中のツバメの巣から見える位置へ実験的に巣を出現させた場合の在巢時間の変化. 雌. 鏡設置実験では、ツバメの巣の正面に鏡を設置した. 遮蔽物除去実験では、営巣中の 2 巣の間にある遮蔽物を除去した. それぞれの実験の詳細は本文参照.

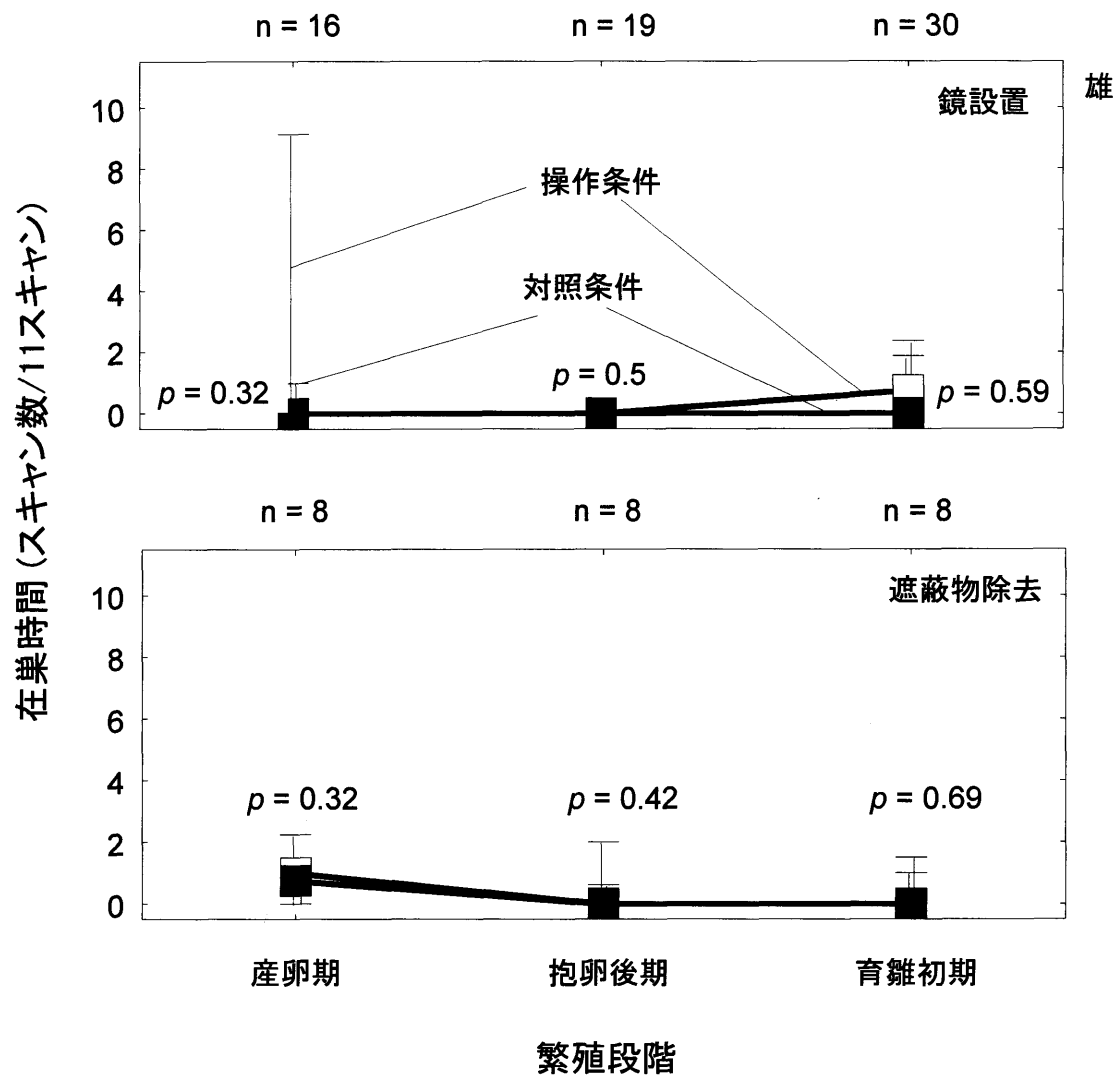


図 4.6b. 営巣中のツバメの巣から見える位置へ実験的に巣を出現させた場合の在巢時間の変化. 雄. 鏡設置実験では, ツバメの巣の正面に鏡を設置した. 遮蔽物除去実験では, 営巣中の 2 巣の間にある遮蔽物を除去した. それぞれの実験の詳細は本文参照.

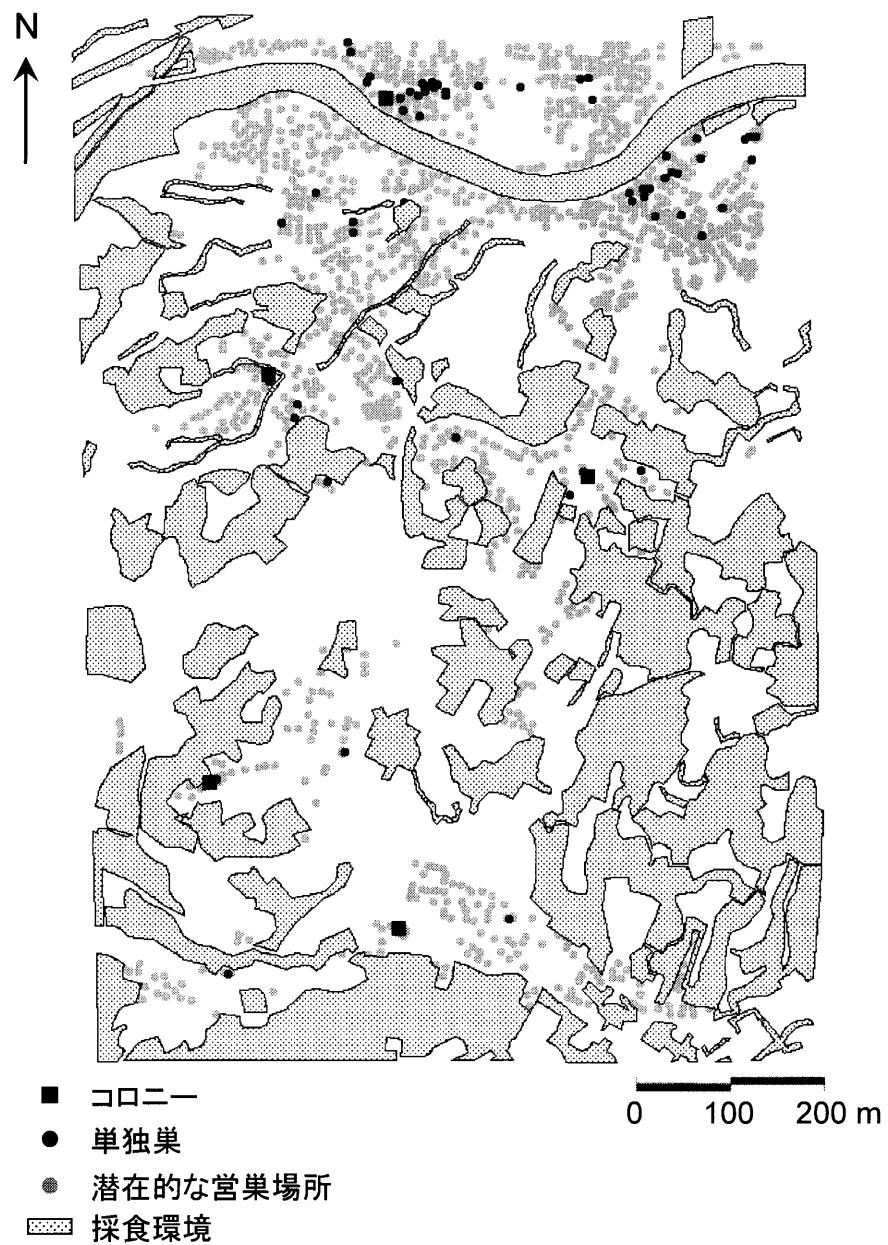


図 5.1. 調査地内のツバメの巣, 潜在的な営巣場所および採食環境の分布. 潜在的な巣場所は, 図 5.2 で示された条件を備えた建物. 採食環境は図 5.4 でツバメが採食場所として選好している環境要素.

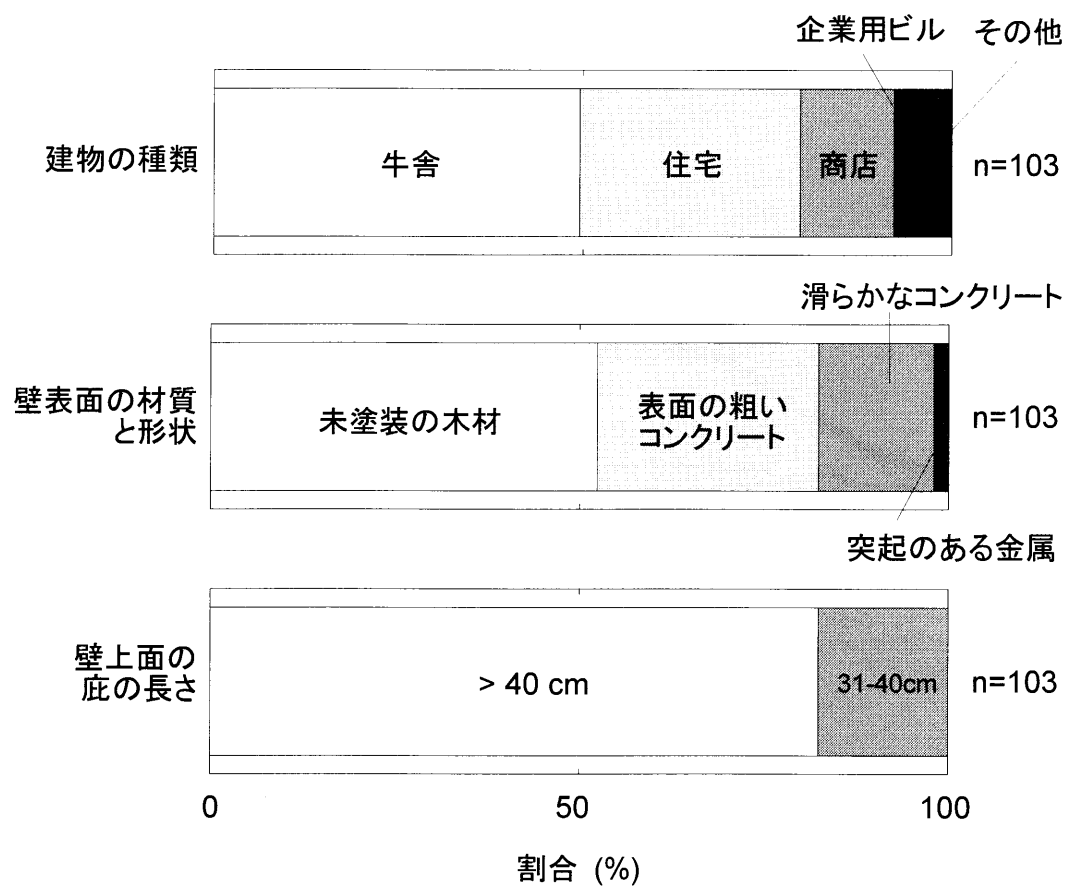


図 5.2. ツバメの巣がつくられていた建物の種類、巣がつくられていた壁面の材質と表面の形状、巣のあった壁面上部の庇の張り出し長。

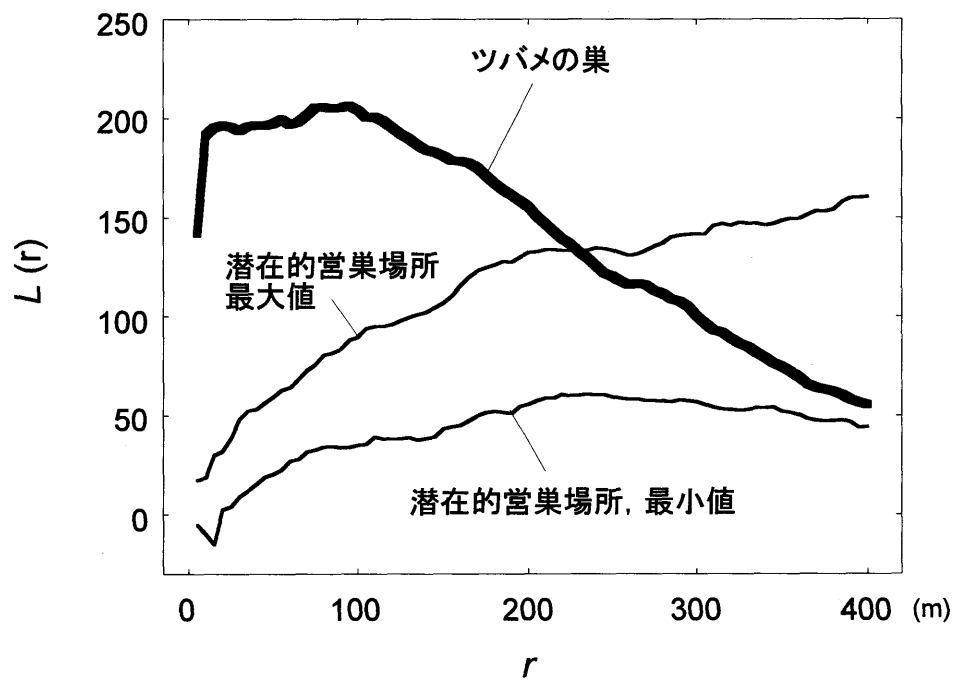


図 5.3. 調査区Aのツバメの巣と潜在的な営巣場所の L 関数. スケールの範囲は5 - 400 m. 巣の値は図 3.3 で示した巣の L 関数と同じ. 潜在的営巣場所は図 5.2 の条件を満たす建物で, 総数は 1,330. この中から ツバメの巣数 (103) と同数をランダムに抽出し, L 関数を計算する作業を 100 回繰り返し, その最大値 と最小値を示した.

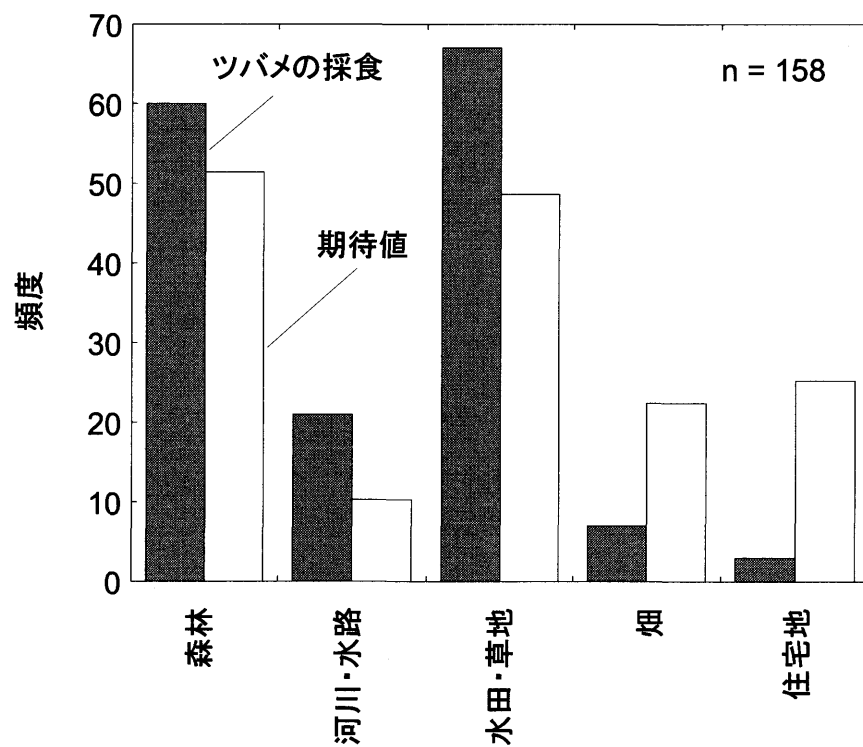


図 5.4. 神奈川県藤沢市東部の農耕地を構成する環境要素上空でツバメが採食を行った頻度と期待値。期待値は、観察された採食頻度の総数に、各環境要素の面積割合を乗じた値。各要素の上空高度 5 m 以内で、ツバメが食物である飛翔性昆虫を捕獲したことを確実に確認した場合のみを採食とした。

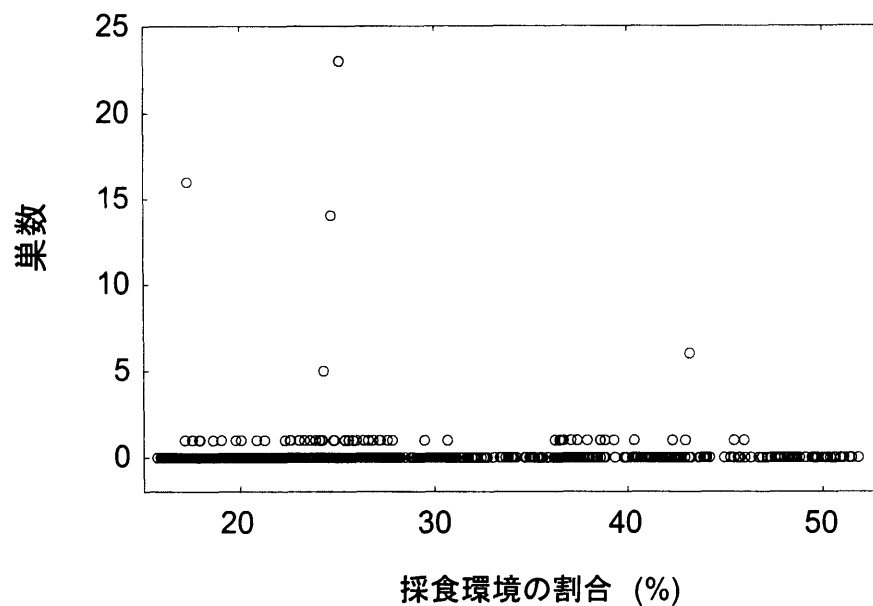


図 5.5. 調査区 A の潜在的営巣場所で確認されたツバメの巣数とその営巣場所を中心としたツバメの採食域に含まれる採食環境の面積割合との関係。採食域は先行研究 (Bryant & Turner 1982, Moller 1987a) と調査地での観察に基づき, 半径 500 m 以内とした。潜在的営巣場所は, 図 5.2 で示した条件を備えた建物で, 総数は 1,330。採食環境は, 図 5.4 でツバメが採食場所として選好していると判断された環境要素。

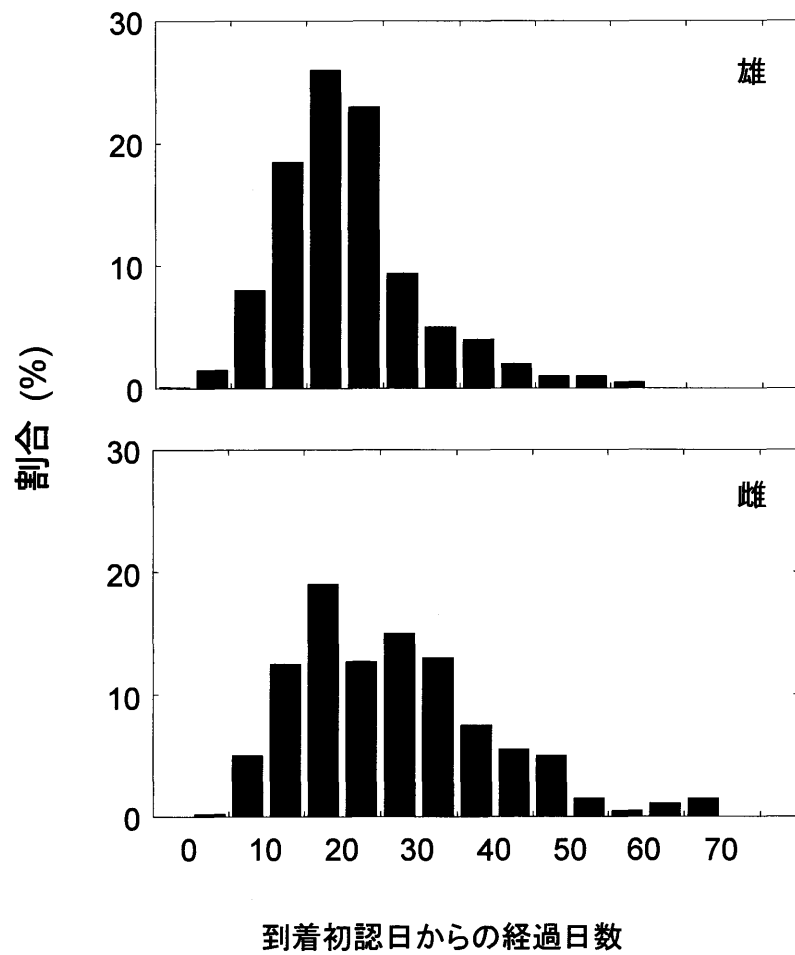


図 6.1. ENFSモデルのシミュレーションに用いた個体の繁殖地への定着パターン (Moller 1994, p186, fig.7.6を元に作成). ENFSモデルについては本文参照.

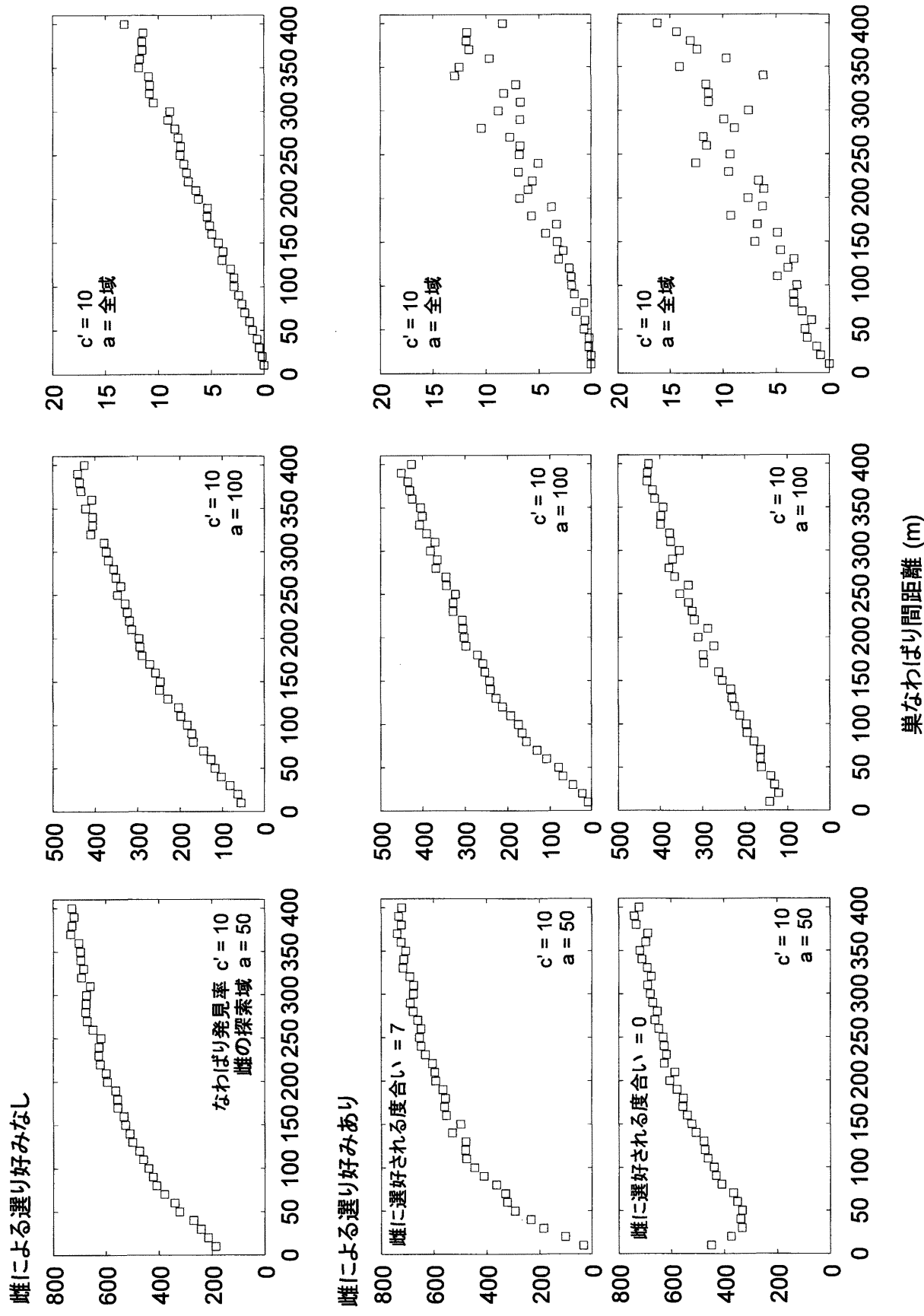
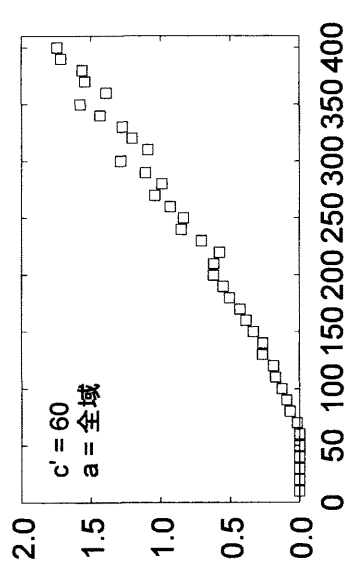
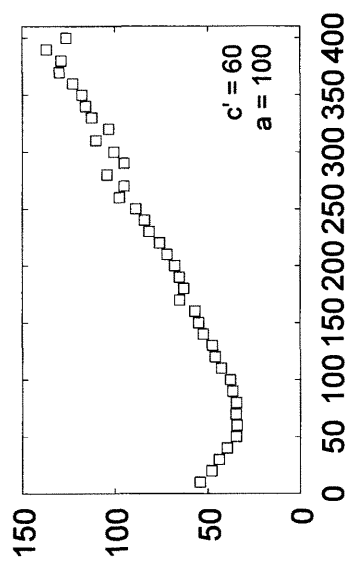
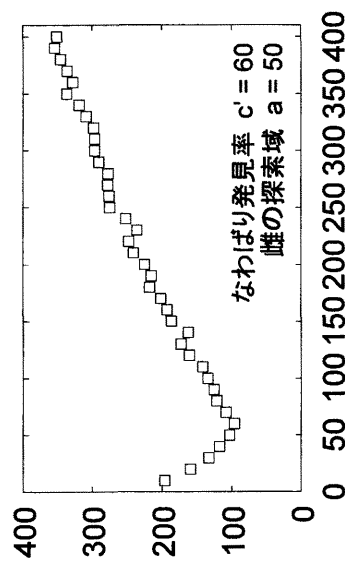
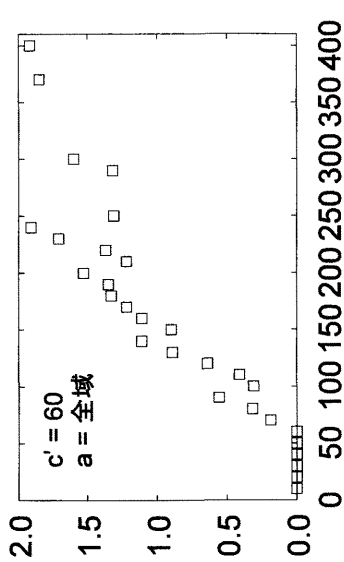
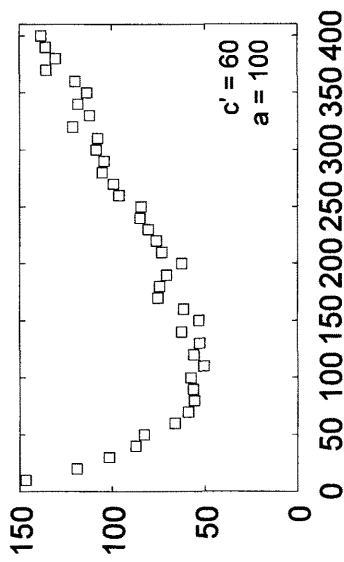
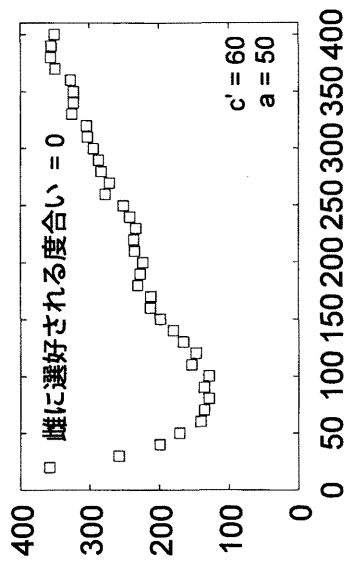
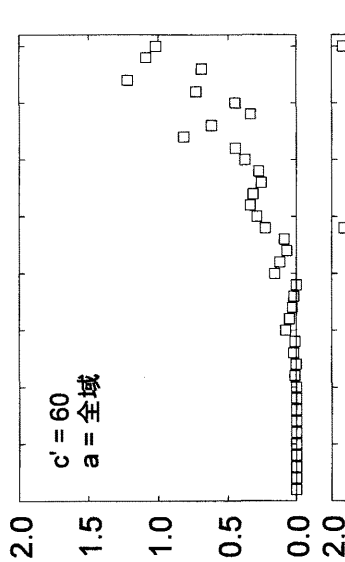
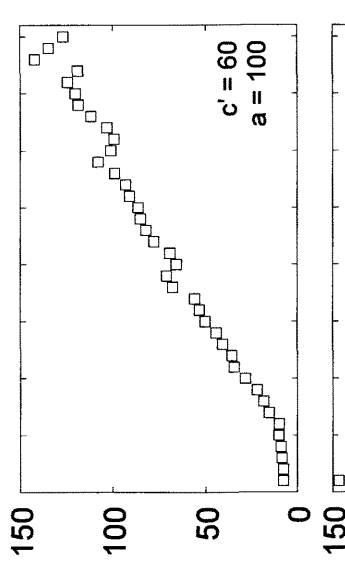
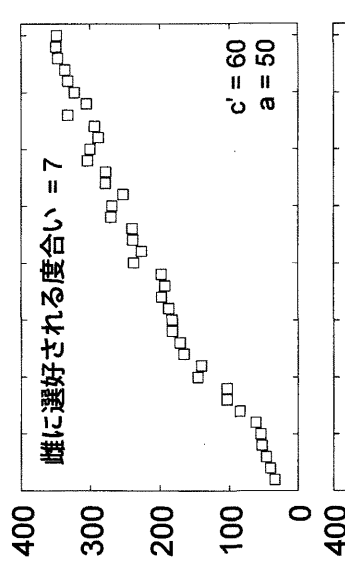


図 6.2a. ENFSモデルによって得られた巣なわばり間距離 (m) とつがいの形成に要した期間 (モデル上の時間ステップ) の関係. 巣なわばりの発見率係数 $c'=10$ の場合. 雌に選好される度合いの値が大きいほど優先されてつがいが相手に選ばれる. a: 雌の探索域 (m). ENFSモデルとシミュレーション条件の詳細は本文参照.

雌による選り好みなし



雌による選り好みあり



巣なわばり間距離 (m)

図 6.2b. ENFSモデルによって得られた巣なわばり間距離 (m) とつがい形成に要した期間 (モデル上の時間ステップ) の関係。巣なわばりの発見率係数 $c' = 60$ の場合。雌に選好される度合いの値が大きいほど優先されてつがい相手に選ばれる。a: 雌の探索域 (m)。ENFSモデルとシミュレーション条件の詳細は本文参照。

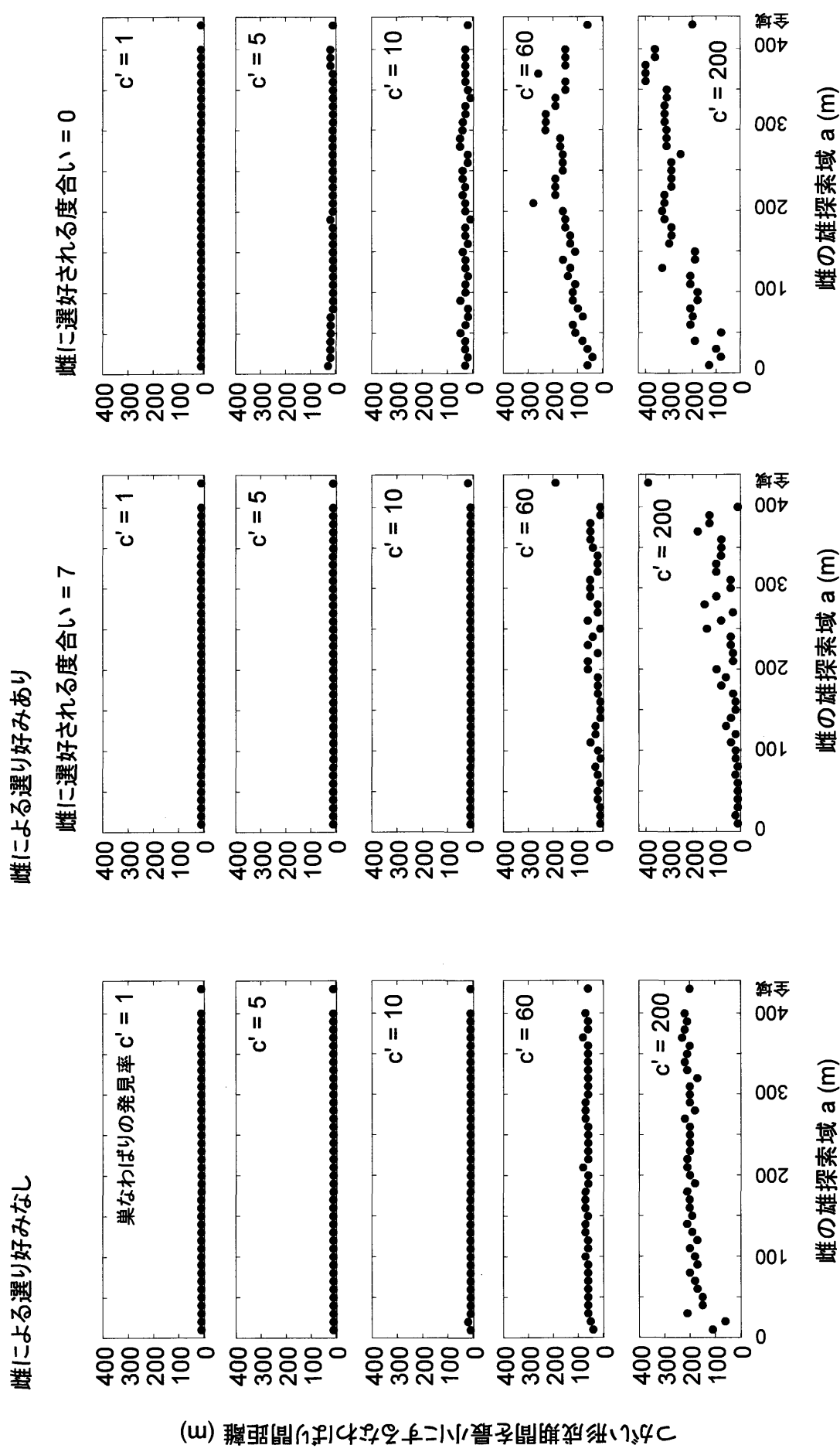


図 6.3 ENFSモデルによって得られた雌の探索範囲 (m) と、つかい形成期間を最小化するなわばり間距離の関係。雌に選好される度合いが大きいほど優先してつかい相手に選ばれる。ENFSモデルとシミュレーション条件の詳細は本文参照。

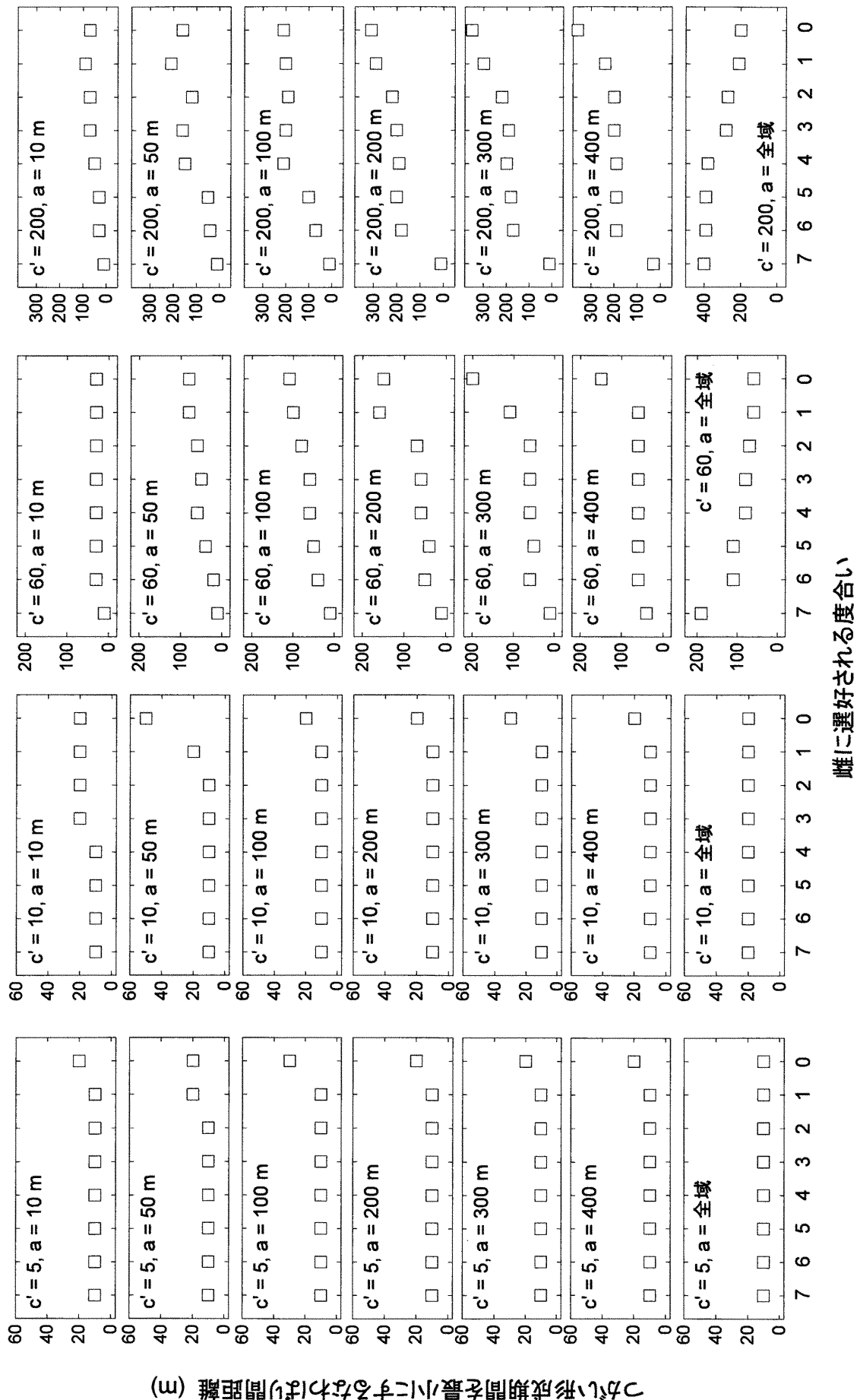


図 6.4. ENFSモデルによって得られた、雌に選好される度合いとつがい形成期間を最小化するなわばり間距離関係。雌に選好される度合いが大きいほどつがい相手に優先して選ばれる。 c' : 巣なわばりの発見率係数。 a : 雌の探索域 (m)。ENFSモデルとシミュレーション条件の詳細は本文参照。

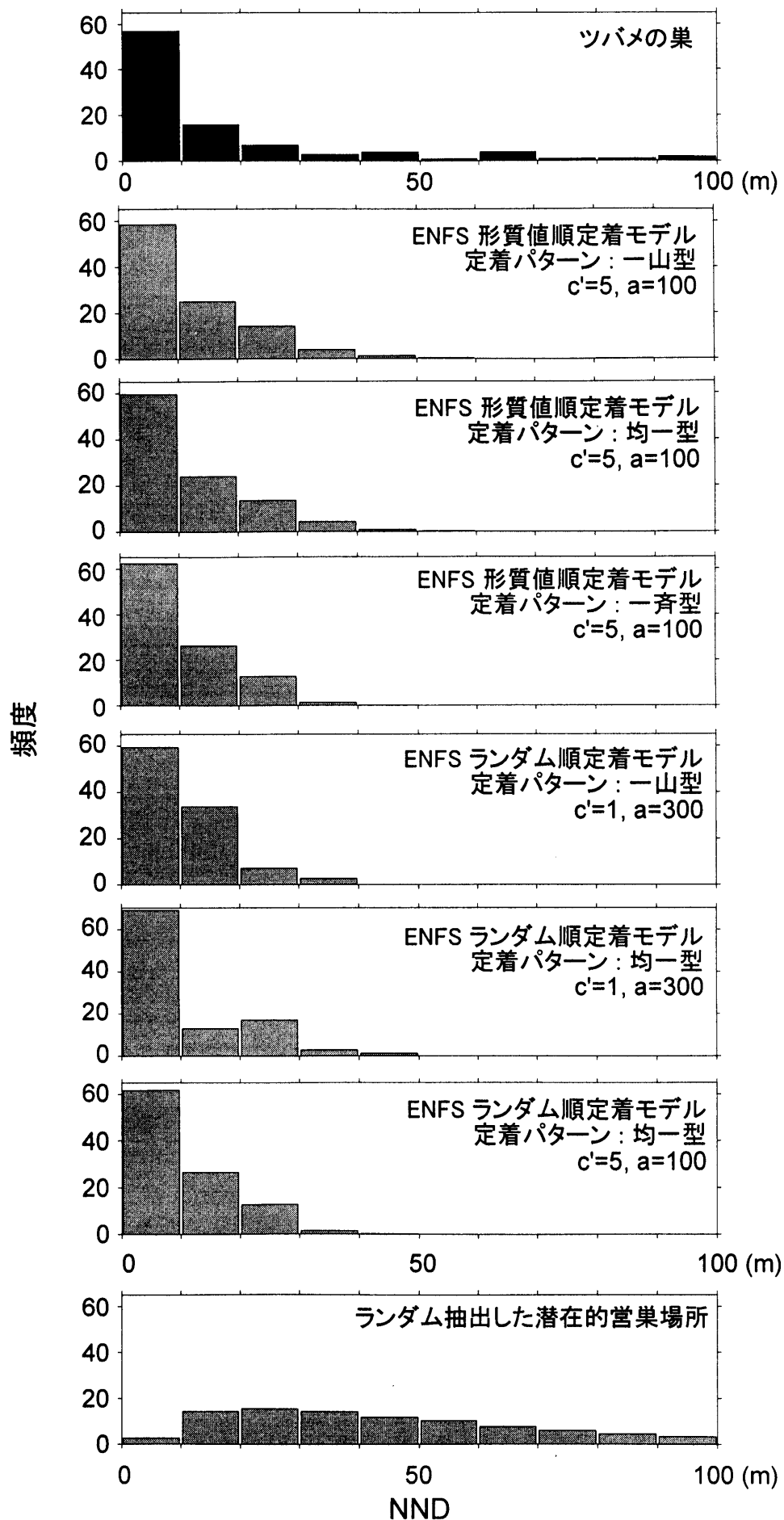
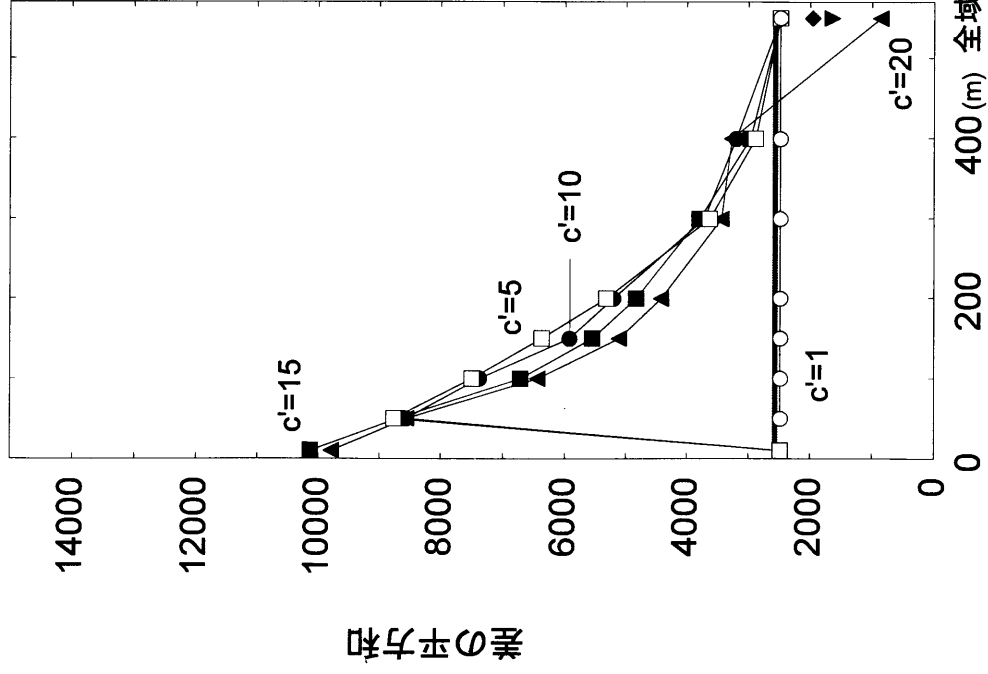
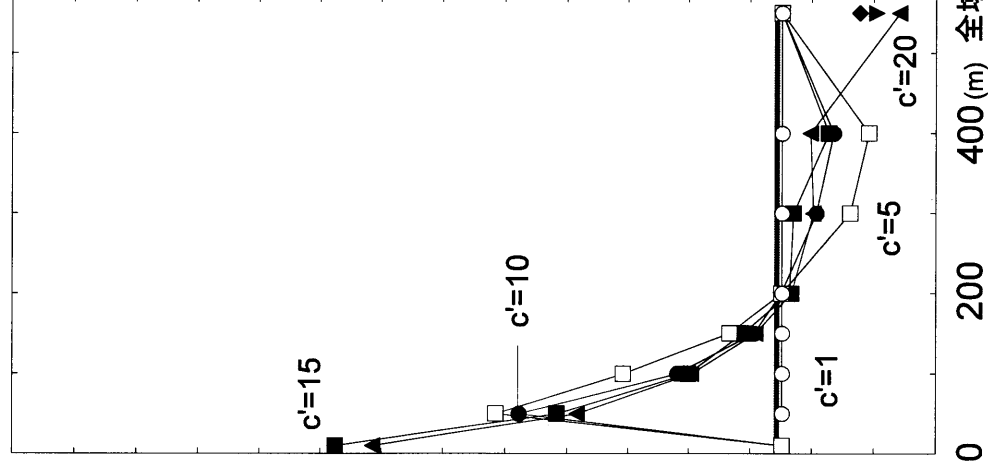


図 6.5. 調査地のツバメの巣とENFS形質値順モデル, 同ランダム順モデル, ランダムに営巣場所を選ぶモデルによって生成された巣なわばりの最近接距離の頻度分布. 100m以内のみの頻度を示した. ENFSの結果は, もっとも実測値に近い分布を示したパラメータ値の結果である. 100mより大きな最近接距離のデータは, 実際の巣では100-200mが5巣, 200m以上が2巣だった. ENFSは4つとも0, ランダム営巣場所モデルでは100-200mが10.4巣で200m以上が2.1巣だった. モデルと分布発生の手順は本文参照. a: 雌の探索範囲 (m), c': 巣なわばりの発見率係数.

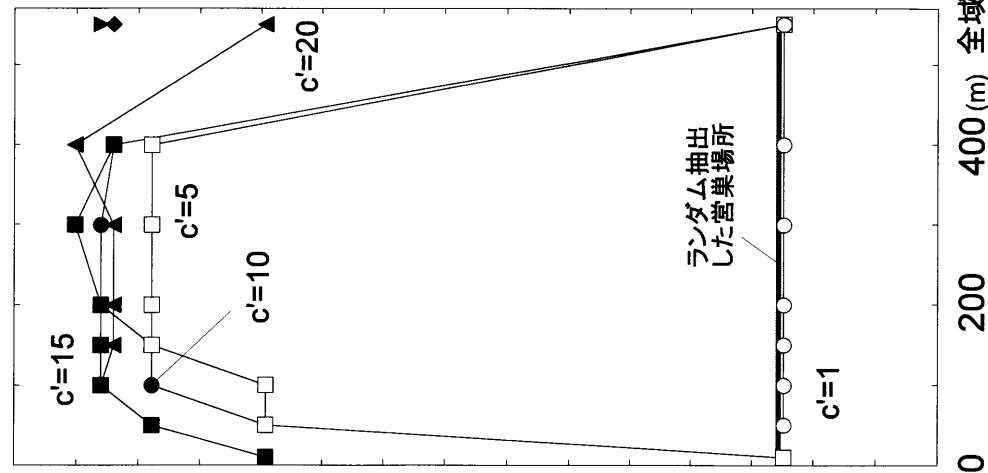
定着パターン: 一山型



均一型



一斉型



雌の雄探索範囲 (a)

図 6.6. ENFSモデルの雌による選り好みなしの条件下で生成した巣なわばりの分布と調査地のツバメの分布の適合度. 適合度の指標として, 最近接距離頻度分布の各階級の実測値とモデル予測値の差の平方和を用いた. この値が小さいほど適合度が高い. c' : 巣なわばりの発見率係数. モデルと定着パターンの詳細は本文参照.

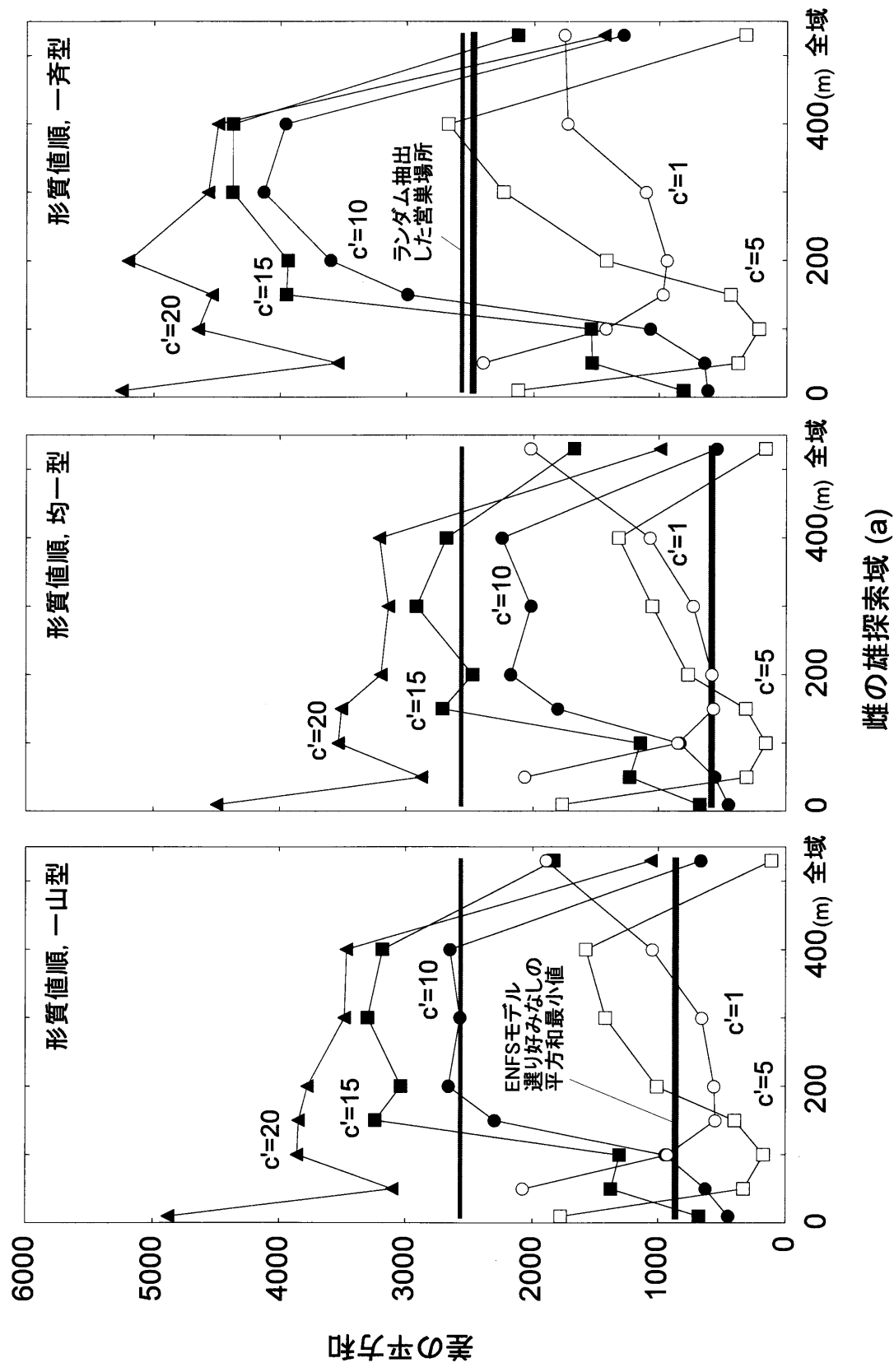


図 6.7a. ENFSモデルの雌による選り好みがある条件で生成した巣なわばりの分布と調査地のツバメの分布の適合度. 形質値の大きな(雌に選好される度合いの強い)順に定着した場合. 適合度の指標として, 最近接距離頻度分布の各階級の実測値とモデル予測値の平方和を用いた. この値が小さいほど適合度が高い. c' : 巣なわばりの発見率係数. モデルの詳細は本文参照.

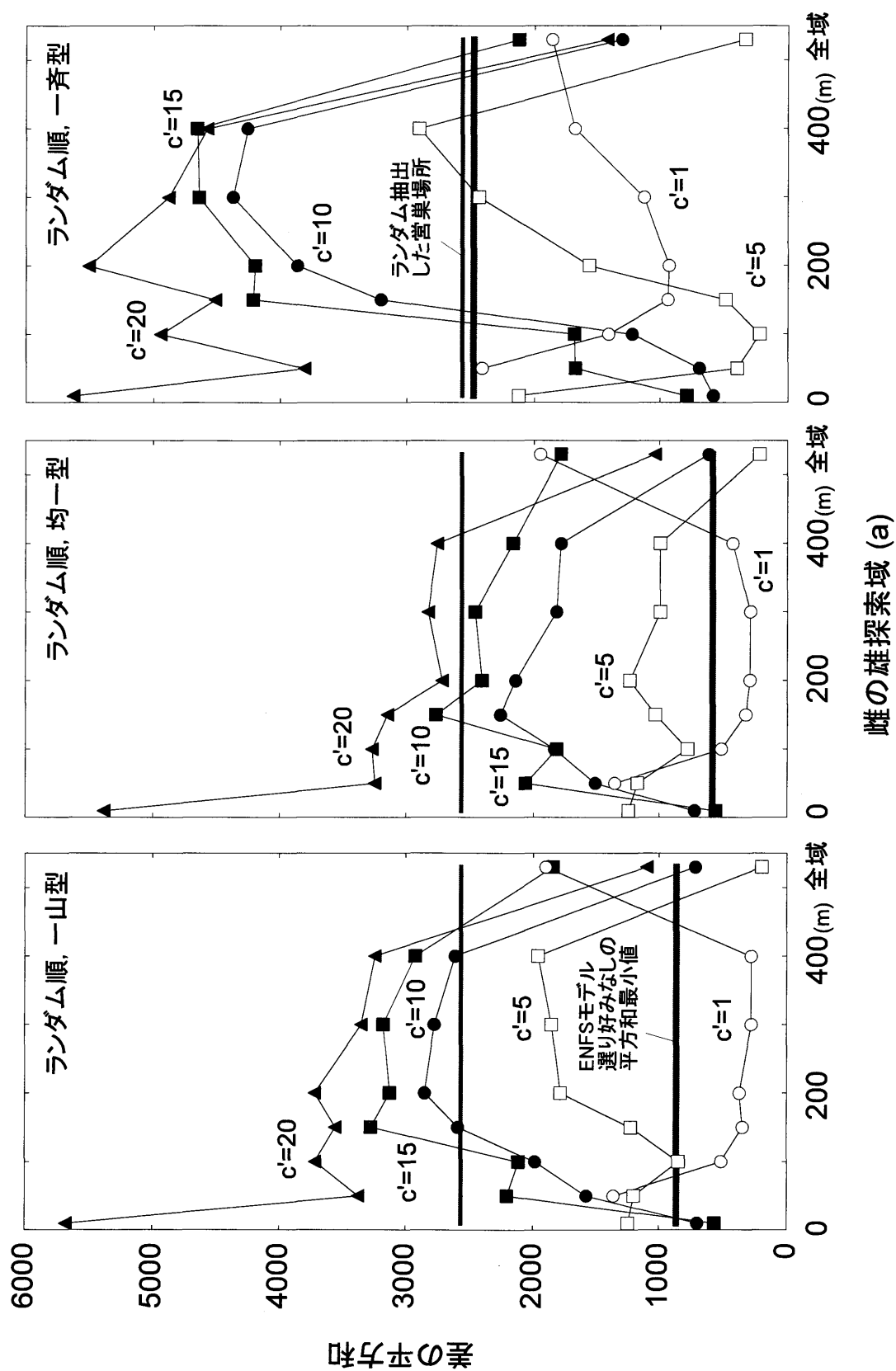


図 6.7b. ENFSモデルの雌による選り好みがある条件で生成した巣なわばりの分布と調査地のツバメの分布の適合度. 形質値に関係なくランダム順に定着した
場合. 適合度の指標として, 最近接距離頻度分布の各階級の実測値とモデル予測値の差の平方和を用いた. この値が小さいほど適合度が高い. c' : 巣な
わばりの発見率係数. モデルの詳細は本文参照.