関西自然保護機構会報 *21*（*2*）：*179－186, 1999*

ヨシ原の火入れがオオヨシキリの社会構造に及ぼす影響

国立科学博物館動物研究部　西　海　　功
京都大学大学院理学研究科　山　岸　　哲

IMPACTS OF REED BURNING ON SOCIAL STRUCTURE OF GREAT REED WARBLERS

Isao NISHIUMI　*Department of Zoology, National Science Museum*
Satoshi YAMAGISHI　*Department of Zoology, Graduate School of Science, Kyoto University*

はじめに

ヨシ原は中・下流河川域において鳥類との関わりが最も深い群集生態系の一つで，多くの鳥類がそこをねぐらや休息場所，営巣場所，採餌場所として利用している。また，私たち人とも密接に関わりをもってきた。ヨシ原は大きく分けると「水ヨシ」と呼ばれる水位数十センチまでの水中の群落と「陸ヨシ」と呼ばれる地下水位一メートルまでの陸上の群落とに分けられる。「水ヨシ」群落ではヨシは多くの場合純群落となり，競合する植物がいないという意味で安定した群落といえるが，「陸ヨシ」群落では地表の乾き具合（地下水位の深さ）に応じて様々な湿生植物や中生植物との競合が生じる。

「陸ヨシ」は多くの場合，屋根葺きの材料や煮炊きの燃料などとして利用される枯ヨシを確保するための茅場において人に管理され守られてきた。茅場では毎年冬期に枯ヨシが刈られ火が入れられることで他の植物の侵入が防がれ，ヨシ原は他の群落に置き代わることなく維持されてきた。今日でも枯ヨシはヨシズの材料などとして利用されるが，昔ほど人の生活に密着した存在でなくなっている。そのため，「陸ヨシ」の管理，つまり刈取りと火入れの規模や頻度を経済性の面からだけでなく，自然環境の面からも考察する必要性が近年強まっている。

ここでは，ヨシ原を主な営巣場所として利用し，その意味でヨシ原に対する依存性が最も高い鳥類の一つであるオオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus orientalis* を取り上げ，その営巣場所選択や社会構造に及ぼす火入れの影響を検討し，オオヨシキリにとっての理想的な火入れについて考察する。まず，オオヨシキリの一般的な社会構造を述べた後に，モザイク状に火入れがおこなわれたヨシ原での調査結果とその考察を述べ，最後に火入れが彼らの繁殖密度や社会構造に与える影響をまとめる。調査は1992年から1995年までの4年間，大阪府枚方市の淀川河川公園出口野草園でおこなわれた。調査地は主に「陸ヨシ」群落からなり，地下水位が比較的深かったため，オギ *Miscanthus sacchariflorus* が優占し，ヨシ *Phragmites australis* の割合は最大でも30%であった。

オオヨシキリの社会構造

オオヨシキリは東南アジアで越冬し，繁殖のた

めに日本に渡ってくる夏鳥で，主にヨシ原で繁殖する。我が国で最も代表的な一夫多妻繁殖の鳥類の一つである。一夫多妻雄の割合は繁殖地によっていくらかの違いがあるが，平均すると三羽以上の雌とつがうことのできる雄は数%ほどで，一夫二妻が25%，一夫一妻は60%，一繁殖シーズンを通して雌を得られない独身雄も15%程いる(Saitou 1976 ; Urano 1985 ; Ezaki 1990 ; 図1)。オオヨシキリは一般に早く渡来する雄ほどヨシ密度が高く営巣に適した場所をなわばりとして獲得し，複数の雌とつがうことができる。遅くに渡来してくる雄は通常良いなわばりを得ることができないため，一羽の雌としかつがうことができないか，場合によっては一羽も雌を得ることができない。春先は気候がまだ厳しく，それに耐え得る体力をもつ雄だけが早く日本に渡って来ることができるので，早く渡来した雄ほど多くの雌を獲得し，結果としてそのような質の高い雄が多くの子供を残すことができる社会構造であるといえるかもしれない。

雌は雄よりも少し（平均すると10日ほど）遅れて渡来してくるが，彼女らはヨシ密度の高い場所に定着して，そこをなわばりとする雄とつがう。しかし，遅くに渡来してくる雌は先に渡来した雌に既に良いなわばりをもつ雄をとられてしまっており，彼女は良いなわばりをもつ雄の第二雌に甘んじるか，あるいは，ヨシ密度が低く営巣場所として最適とはいえない場所をなわばりとする雄の第一雌となるかの選択を迫られることになる。前者を選ぶ（第二雌に甘んじる）ということは，自分の子供が卵から孵っても雄に子育て（餌運び）を手伝ってもらえないことを意味する。しかしながら第一雌のヒナが捕食者に食べられてしまった場合に限っては幸運にも雄に子育てを手伝ってもらえる。一方，後者を選べば，第一雌なので必ず雄に子育てを手伝ってもらえるが，ヨシ密度が低い場所に営巣することになるのでイタチやヘビなどの捕食者に巣を見つけられてヒナを食べられてしまう危険性が高まる。両者のどちらがよりましな選択かということを雌の定着の時点で評価することは，人にはほとんど不可能なことであるが，オオヨシキリの雌たちはより良い選択をかなり上手におこなっていることが知られている(Ezaki 1990)。

最初の雄たちが渡来するときにはまだヨシは芽を出したばかりなのでどこが良いなわばりになるのかを予測することはかなり困難で，彼らは目の前の枯ヨシを判断基準にしたり，記憶している前年の環境を判断基準にしたりして未来のヨシ原の質を評価していると考えられる（Bensch & Hasselquist 1991)。もし彼らの評価が完全に正確なものであったならば，渡来順と配偶における地位が完全に一致したかもしれない。つまり，最初に渡来した数%の雄が一夫三妻となり，次の25%の雄が一夫二妻，その次の60%が一夫一妻，残りが独身ということになったかもしれない。実際にはそれほど完全に両者が一致するわけではないが，それでも通常両者はかなり強く関連してい

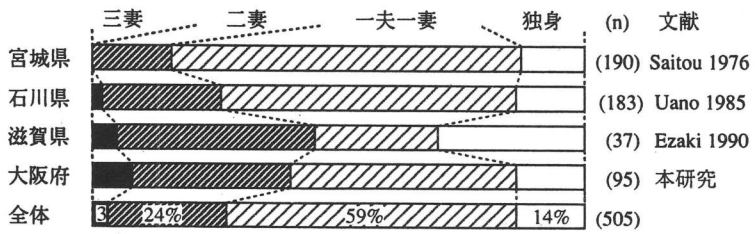


図 1　オスの配偶地位とその割合.

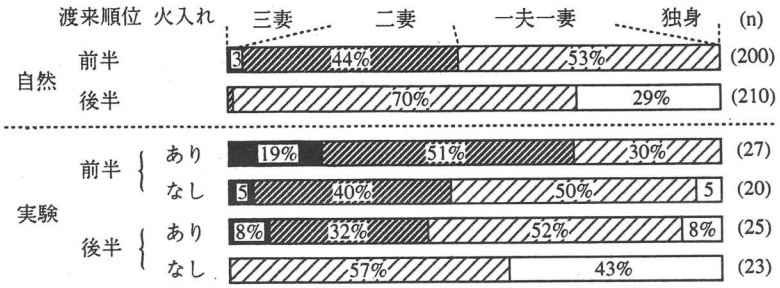


図2　渡来順位と火入れの有無に関連した雄の配偶地位.

ることが知られている。前半に定着した雄は一羽以上の雌を必ず得ることができるし，後半に定着した雄が二羽以上の雌を得ることは例外的な場合（極端に雌の比率が高い年）を除いてほとんどない（Saitou 1976；Urano 1985；Ezaki 1990；図2)。

火入れによる影響

繁殖密度に与える影響

図3に示すように，雄の密度は，1992年には調査地北部（図の右側）の火入れがなかった場所でそれ以外の場所と比較して高かったが，翌1993年には調査地北部は火入れがあったため逆に密度は低くなった。また，年別に比較しても，定着した雄の数は，焼けた面積の大きかった1992年と1993年にはそれぞれ21羽，19羽と少なく，焼けた面積が小さかった1994年と1995年にはそれぞれ26羽，29羽と多かった。冬にオギを焼くことで翌春の雄の密度が低下することが示唆された。

図4に示すように，焼けた場所と焼けなかった場所での単位面積あたりの年間営巣数を比較すると，1994年と1995年には焼けた場所での営巣数が多かったが，1992年と93年にはほとんど差がなかった。1994年と1995年は焼けた面積が少なかったため，1992年から95年までを総合して見ると両者の差は小さかった（図4：焼けた場所と焼けなかった場所でそれぞれ32巣/ha，25巣/ha)。また，巣立ちに成功した巣の数にはほとんど差はなかった（図4：焼けた場所と焼けなかった場所でそれぞれ8.1巣/ha，7.5巣/ha)。さらに，巣立ち雛数で比較すると焼けた場所と焼けなかった場所でそれぞれ29.2羽/ha，29.1羽/haとなり，全く差はなかった。つまり，火入れは翌春の営巣数にはほとんど影響を与えず，また巣立ち成功にも全く影響を与えないといえる。

オオヨシキリの巣場所として適したオギ群落の維持に，火入れがどの程度必要なのかを検討するために，焼けなかった場所をさらに最近1年間だけ焼けていない場所，2年間焼けていない場所，3年間以上焼けていない場所の3つに分けた。その結果，焼けない年が長く続くほど営巣場所として利用されにくくなることがわかった（図5)。特に3年以上火入れがなかった場所では，1年前に火入れがあった場所と比べて，営巣密度は1/5（1994年）及び1/8（1995年）に低下していた。これらのことからオオヨシキリの巣場所として適したオギ群落を維持するには少なくとも1年おきか2年おきには火入れをする必要があることが示唆された。

繁殖の時期に与える影響

焼けた場所での営巣は焼けなかった場所での営巣に比べて，時期が遅い傾向が見られた。初卵日の平均は，1992年には，焼けなかった場所で5/

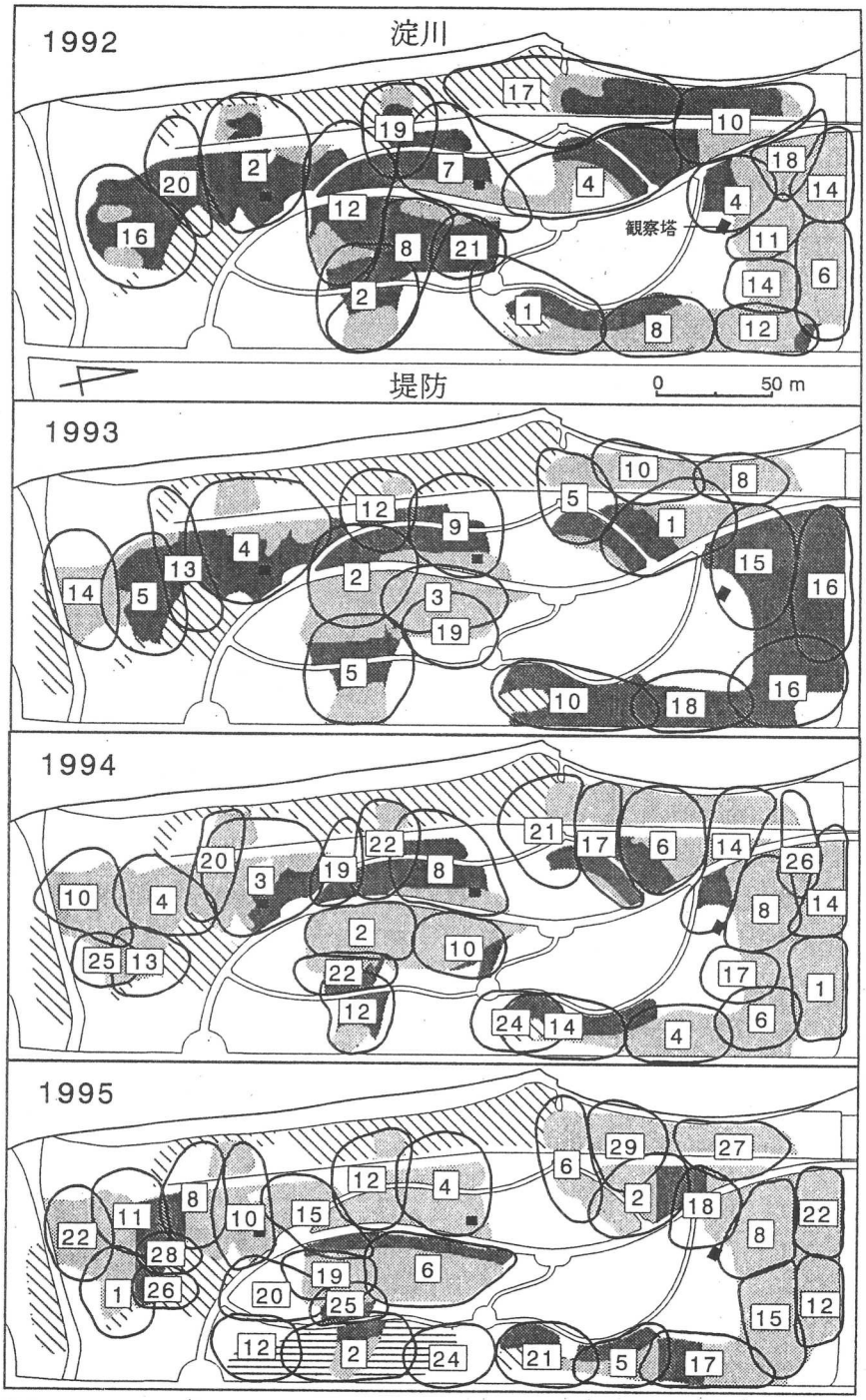


図3　雄の定着順序となわばりサイズに及ぼす火入れの影響.
数字は雄の渡来順序（同じ数字は同日渡来）を示す（西海・有水 1997 より引用).

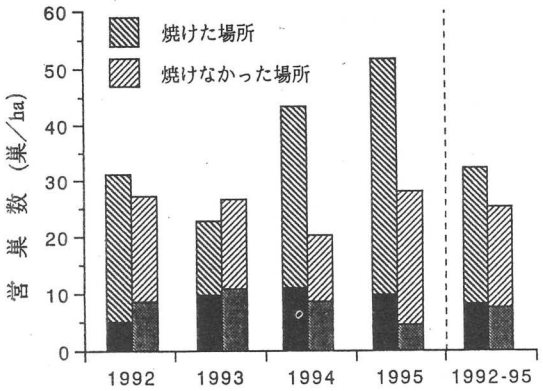


図4　焼けた場所と焼けなかった場所での営巣密度の違い.
黒棒はそのうち巣立ちに成功した巣を示す（西海・有水 1997 より引用）.

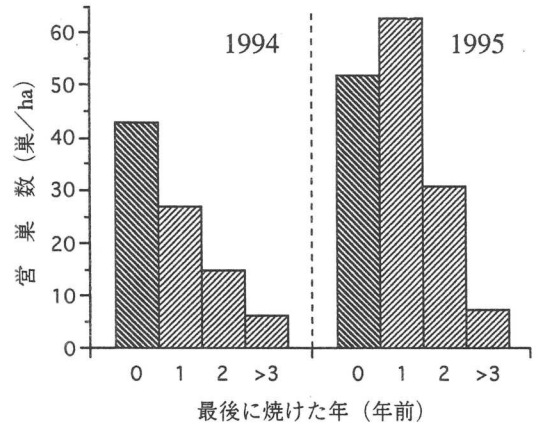


図5　オギが最後に焼けてからの年数と営巣密度の関係（西海・有水 1997 より引用）.

31（範囲 5/2－7/5, n = 22），焼けた場所で 6/16（範囲 5/21－7/21, n = 31），1993 年にはそれぞれ 6/7（範囲 5/23－6/27, n = 15）と 6/23（範囲 6/3－7/15, n = 21），1994 年にはそれぞれ 6/5（範囲 5/11－7/10, n = 26）と 6/9（範囲 5/20－7/6, n = 16），1995 年にはそれぞれ 6/3（範囲 5/12－6/30, n = 38）と 6/14（範囲 5/29－7/2, n = 16）だった。1994 年には両者で 4 日しか差はなかったが，それ以外の年には，2 週間程度の差があった。また，両地域で一番早く造られた巣の初卵日の差を見ても，平均して 2 週間（1992 年から 95 年までそれぞれ 19，11，9，17 日）焼けなかった場所で早かった。以上のことは，繁殖期前期（4 月～5 月）には，焼けなかった場所が巣場所として好まれ，繁殖期後期（6 月～7 月）には，逆に焼けた場所が巣場所として好まれることを示す。まだ当年のオギが十分に成長していない繁殖期前期には，オオヨシキリは巣をかけるのに枯オギを利用できるので焼けていない場所を好むが，当年のオギの成長は焼けた場所での方がよいので，当年のオギが利用できる繁殖期後期には焼けた場所を好むと考えられる。1994 年に焼けた場所と焼けなかった場所の間で差が小さかったのは，この年は雨量が極端に少なく，オギの成長がどちらの場所でも同様に悪く，繁殖期後半でも焼けた場所がよくならなかったことが主な原因と思われる。

雄の渡来順と配偶における地位との関係に与える影響

前半に渡来したほとんどの雄が最低でも一羽の雌を得ることができた。このことは他の場所での報告と一致する。しかし，後半に渡来した雄の中に，一夫多妻になる者が多数出現した。1992 年から 1995 年までそれぞれ 3 羽，3 羽，1 羽，3 羽の後半渡来雄が一夫多妻となった。これらの雄はすべて例外なく焼けた場所をなわばりの中に含んでいた。前半渡来雄のうち焼けた場所をなわばりの中に含んでいなかった雄（20 羽）が得た雌の数（平均 1.45 羽）は，焼けた場所をなわばりの中に含んでいた前半渡来雄（27 羽）の雌の数（平均 1.89 羽）より少なく，焼けた場所をなわばりの中に含んでいた後半渡来雄（20 羽）の雌の数（平均 1.40 羽）と同程度だった。後半渡来雄で，焼けた場所をなわばりの中に含んでいなかった雄（23 羽）は最も少なかった（平均 0.57 羽）。これらの

観察事実は一般にオオヨシキリで見られる雄の渡来順と配偶における地位との強い関係が，火入れによって若干の攪乱を受けることを示唆する。早く渡来することのできた体力のある雄でも焼けていない場所に定着すると一夫多妻になりにくいし，遅く渡来した体力のない雄でも偶然焼けた場所に定着すれば一夫多妻になれるかもしれないのである。

婚外交尾に与える影響

ヒナと親からごく少量の血液を取りDNAを分析することで，親子関係を調べた。ほとんどのヒナがそのヒナを育てているつがいの本当の子供であったが，75巣のヒナ302羽のうち9巣（12%）からの15羽（5%）のヒナがつがい外の交尾（EPC）によってできた子供であることがわかった。火入れのあった場所の雌も火入れのなかった場所の雌も同程度につがい外の雄との子供を産んでいた。交尾相手の雄については9例の内，相手の確定した6例についてはいずれも焼けていない場所をなわばりの中に含む雄たちであったが，このことは彼らが比較的高い所から（枯れたヨシの上から）回りを見渡せることが隣のなわばりの雄のすきやあるいは雌の居場所を伺うことにいくらか役立っていることを意味するのかもしれない。婚外受精（EPF）のあった9例の内，4例は不明であったが5例に関しては全ての雌が自分の夫よりも早く渡来した雄を婚外交尾の相手として選んでいた。また，これと関連すると思われるが，つがい外の雄との子供を産んだ雌の多くが遅く渡来した雄を夫としていた。上に述べたように火入れは遅く渡来した雄にもつがい形成の機会をより多く与えるので，結果として婚外交尾を増やすように働くかもしれない。

オオヨシキリにとっての火入れの役割

「陸ヨシ」群落をオオヨシキリの営巣場所に適した状態で維持するためには，定期的な火入れが重要であることがわかった（図5）。しかしながら，より短期的に翌春の繁殖への影響という点に限定して見てみると，火入れは雌の密度や営巣密度，巣立ち成功数にはほとんど影響を与えないが，雄の密度を低下させ，また，営巣の時期を2週間程度遅らせることがわかった。さらに社会構造におよぼす影響という観点からは，雄の渡来順と配偶における地位との相関を弱める働きをすることと婚外交尾の頻度を少し増加させる可能性が示唆された。これらの短期的な影響はオオヨシキリにとってあまり良いことではないと思われる。

火入れがおこなわれると，営巣密度は低下しないが雄の密度が低下する（雄のなわばりが広くなる）ことにより一夫多妻の割合が増加する。一夫一妻の雄はその雛に給餌をおこなうが，複数の雌とつがった雄は一番早く孵化した巣にだけ餌を運び，2番目以降の巣へは餌を運ばない（Ezaki 1990；Urano 1990）。そのため，一夫多妻の増加により母親のみで給餌する巣の増加が生じる。父親が給餌を手伝わない巣では幾分か母親が多く働きそれを埋め合わせるかもしれないが，完全には埋め合わされない（Urano 1990；Nishiumi *et al.* 1996）。その結果，母親だけで育てられた雛の巣立ち後の生存率は低くなるかもしれない。また，いくつかの鳥類で遅い時期の繁殖で育てられた雛は早い時期の雛と比べて巣立ち後の生存率が低いことが知られている（例, Hochachka 1990）。遅い繁殖もまた巣立ち後の生存率を低下させる要因になりうる。以上のことから，火入れは巣立ち雛数の減少はもたらさなくとも，巣立ち後の雛の生存率の低下によりオオヨシキリの生産率を幾分か低下させるかもしれない。また，火入れが雄の渡

来順と配偶における地位との相関を弱めたことは，社会構造に若干の人為的撹乱を与えたことを意味する。

以上のような火入れによる悪影響は，火入れを全くおこなわないことによる「陸ヨシ」群落の質の急激な悪化と比較するとオオヨシキリにとって遥かに小さな不利益であると思われるが，このような悪影響をさらに小さくするには，オギ群落の全体を焼いてしまうのではなく，モザイク状に枯ヨシを残しておくことが効果的であると思われる。およそ25 mから30 mの幅で火入れをし，同程度の幅の部分を焼かずに残せば，オオヨシキリの雄の多くはなわばり内に焼けていない場所ももつことができ，そこで早い時期に繁殖ができるので理想的だろう。さらに，毎年焼く場所を交互に入れ換えることで，オギ群落の質の低下を防止することができると思われる。

本研究から導かれる結論をヨシの優占するヨシ原にあてはめることは主に次の2点から慎重になる必要がある。第一にヨシの優占するヨシ原では，オギ群落と比べて一般に地下水位が高い（布谷知夫 1990）。本研究のオギ群落において，焼かない年が続くとオギの質が急激に悪化したのは，枯れオギが遮ることによる光量の減少と併せて，クズやセイタカアワダチソウなどの競合する植物の侵入も原因となったと思われるが，このような競合種の侵入は地下水位が高いと起こりにくいと思われる。したがって，火入れをしないことによるヨシの質の悪化がオギほど急速であるかどうかは不明である。第二に，ヨシとオギは成長の速度とパターンが違う。オギの方が芽を出すのは早いが，茎頂が出るのは遅く，茎の成長はヨシの方が速い（布谷知夫 1990）。オオヨシキリが巣をかけるには1 m以上の高さの茎が必要であるが，ヨシはオギよりも早くその高さに達するので，ヨシが優占するヨシ原では，火入れがあった場所でも造巣を開始できる時期がオギ群落ほど遅くならないと考えられる。したがって，ヨシが優占するヨシ原では火入れによる短期的不利益はオギ群落よりも低いと思われる。

ここではオオヨシキリの繁殖場所という観点からヨシ原における火入れの影響を考察してきたが，枯ヨシをいくらか残しておくことはオオヨシキリにとってだけでなく，アオジ，カシラダカ，ジョウビタキなど冬期にヨシ原を利用する鳥類にとっても必要であると思われる。

引用文献

Bensch, S. and Hasselquist, D. (1991): Territory infidelity in the polygynous great reed warbler Acrocephalus arundinaceus: the effect of variation in territory attractiveness, J. Anim. Ecol., 60: 857－871.

Ezaki, Y. (1990): Female choice and the causes and adaptiveness of polygyny in great reed warblers, J. Anim. Ecol., 59: 103－119.

Hochachka, W. (1990): Seasonal decline in reproductive performance of song sparrows, Ecology, 71: 1279－1288.

西海功, 有水さやか (1997): ヨシ原の火入れがオオヨシキリの繁殖密度と社会構造に与える影響, 関西自然保護機構会報, 19: 3－9.

Nishiumi, I., Yamagishi, S., Maekawa, H. and Shimoda, C. (1996): Paternal expenditure is related to brood sex ratio in polygynous great reed warblers, Behav. Ecol. Sociobiol., 39: 211－217.

布谷知夫 (1990): ヨシの観察記録. 関西自然保護機構会報, 12: 57－62.

Saitou, T. (1976): Territory and breeding

density in the eastern great reed warbler Acrocephalus arundinaceus orientalis, J. Yamashina Inst. Ornith., 8 : 157－173.

Urano, E. (1985) : Polygyny and the breeding success of the great reed warblers Acrocephalus arundinaceus, Res. Popul. Ecol., 27 : 393－412.

Urano, E. (1990) : Factors affecting the cost of polygynous breeding for female great reed warblers Acrocephalus arundinaceus, Ibis, 132 : 584－594.