

傾斜面におけるキセキレイの運動変化

藤 田 祐 樹 ・ 川 上 和 人

Gait Transition of the Grey Wagtail on the Inclined Substrate

Masaki FUJITA and Kazuto KAWAKAMI

沖縄県立博物館・美術館，博物館紀要 第1号別刷

2008年3月31日

Reprinted from the

Bulletin of the Museum, Okinawa Prefectural Museum and Art Museum, No.1

March, 2008

傾斜面におけるキセキレイの運動変化

藤 田 祐 樹¹⁾ 川 上 和 人²⁾

Gait Transition of the Grey Wagtail on the Inclined Substrate

Masaki FUJITA¹⁾ Kazuto KAWAKAMI²⁾

Abstract

Gaits of the Grey Wagtail *Motacilla cinerea* on the inclined substrates of 10°-70° were examined via video observation. Wild wagtails usually walk on the level substrate. On the substrates of < 30°, only walking was observed in our experiment. Both walking and hopping were observed on the inclined substrates of 30°-50°. On the substrates of 30°-40°, walking was observed more frequently than hopping, while hopping was more frequently observed on the substrate of 50°. On the substrates of 60°-70°, the wagtail did the climbing gait in which obvious forward inclination of the body and the tail bending was observed during stance phase.

はじめに

鳥類が平地で行う運動は、大きくウォーキング、ランニング、ホッピングの三様式に分けられている (Daanje, 1951; Hayes & Alexander, 1983; 藤田, 2005)。そして、急傾斜ないし垂直面で行われる運動として、木登り (climbing) がある (Fujita et. al., 2007, 2008)。ウォーキングは、比較的低速で行われる運動であり、ランニングとホッピングは、高速で行われる運動であると考えられている (Hayes & Alexander, 1983; Gatesy & Biewener, 1991; Verstappen & Aerts, 2000; Verstappen et. al., 2000)。例えば、カササギ *Pica pica* は、低速でウォーキングを行い、高速でホッピングとランニングを行うことが知られている (Verstappen & Aerts, 2000; Verstappen et. al., 2000)。また、小型の鳥がホッピングを行い、大型の鳥はウォーキングやランニングを行う傾向が強いと考えられている (Daanje, 1951; Hayes & Alexander, 1983)、小型の

鳥でもウォーキングを行う種や、ハシブトガラス *Corvus macrorhynchos* のように大型でもホッピングを好む種もあり、これらの運動が選択される理由は、明らかにはなっていない。

一方、鳥類が樹幹のような垂直面を利用する際には、木登りを行う (Norberg, 1986; Fujita et. al., 2007, 2008)。木登りは、両足をほぼ同時に離地する点でホッピングに似るが、力学的特性、運動学的特性からみてホッピングと木登りは異なる運動である (Fujita et. al., 2007, 2008)。木登りを行う鳥は、キツツキ目の鳥や、スズメ目のゴジュウカラ *Sitta europaea*、キバシリ *Certhia familiaris* など、一部の樹幹利用鳥類でよく知られている。コゲラ *Picoides kizuki* は、路面の傾斜角が 30 度以下ではホッピングを行い、40 度以上では木登りを行う (Fujita et. al., 2007)。この運動転換は、力学的な条件の変化に応じて、より効率のよい運動へと運動パターンを変化させるためと推測される。

※ 1) 沖縄県立博物館・美術館 〒900-0006 沖縄県那覇市おもろまち 3-1-1
Okinawa Prefectural Museum and Art Museum, 3-1-1, Omoromachi, Naha, Okinawa 900-0006, Japan

2) 森林総合研究所
Forestry and Forest Products Research Institute

キセキレイ *Motacilla cinerea* は、スズメ目セキレイ科の小型の鳥であり、河川流域や溪流など水辺でよく見られる(高野, 1982; 日本鳥類保護連盟, 1988)。通常は、比較的速度の速いウォーキングないしランニングを行っており、この鳥がホッピングや木登りをする例は、知られていない。サギ類やユリカモメ *Larus ridibundus* もウォーキングを行うが、これらの鳥では行動によってウォーキング時の首振りの有無や、歩長や歩調などの運動変数が変化する(Fujita & Kawakami, 2003; Fujita, 2006)。ウォーキングから、ランニング、ホッピング、木登りへの歩容の変化も、歩行速度や路面角度の変化によって認められることを考えると、キセキレイがウォーキング以外の運動を行う可能性もある。そこで本研究では、実験的な環境下においてキセキレイの運動が変化するかどうかを調べるため、路面を傾斜させた場合のキセキレイの歩容をビデオ観察によって調べた。

方 法

キセキレイの野生個体を捕獲し、アクリル製の箱に入れて路面を傾斜させ、この傾斜した路面上でのキセキレイの運動を側面からビデオ観察した。東京都八王子市にて捕獲した 2 個体を対象とした。

アクリルの箱は、全長 60cm、高さ 40cm、幅 10cm であり、この中でキセキレイが自由に運動する十分な空間がある。この箱内に木製の路面を設置し、この路面の角度を変化させた。木製路面の表面には、3mm 間隔で深さ 3mm、幅 3mm の溝が切ってある。この溝は、傾斜時に鳥が爪をひっかけて前進できるようにするためである。路面の角度は、水平面に対して 10 度、15 度、30 度、35 度、40 度、50 度、60 度、70 度の 8 段階に変化させた。10 度から 30 度について一個体、35 度から 70 度についてもう一個体を対象として観察を行った。なお、この二個体は脚輪によって個体識別をしてあり、二個体とも羽色から雄の成鳥と判断された。

このような実験的環境下で、路面の傾斜に応じてどのような運動が行われるかを側方から撮影したビデオ映像によって確認した。撮影には、デジタルビデオカメラ GR-DVL700 (Victor, Kanagawa, Japan) を用いて、毎秒 120 コマのハイスピード撮影を行った。

傾斜面でキセキレイが行う運動を、ウォーキング、ホッピング、木登りの三様式に分類し、各運動様式が観察された頻度をサイクル数で比較した。ウォーキングの場合には、1 ストライドを 1 サイクルとし、1 ステップを 0.5 サイクルとした。左右の脚の離地タイミングが、ほぼ反周期でずれる運動をウォーキングとし、このタイミングのずれが少なく両脚が路面から離れる期間がある運動をホッピングとした(Hayes & Alexander, 1983; Verstappen & Aerts, 2000; Verstappen et. al., 2000)。木登りは、stance phase に体を強く前傾させ、その際に尾羽を腹側に屈曲させる点で、ホッピングとは異なる(Fujita et. al., 2007, in press)。そこで、これら二つの動作が認められた場合を木登りとし、そうでない場合にはホッピングとした。

実験において、鳥がウォーキング的な運動で 1 ステップのみ脚を前に出す動作や、2 ステップ脚を前に出す動作ではあるが、2 ステップ目のステップ長が短いもの、あるいは、ホッピング的な運動で上方ないし前上方にジャンプする動作などは、実験中に頻繁に観察された。しかし、これらは移動のための運動であることが明確ではないため、こうした動作は全て観察例からは除外した。また、鳥におけるウォーキングとランニングの識別については、運動速度に十分な変異がない場合には困難である(Gatesy & Biewener, 1991; Gatesy, 1999)。そこで、本研究においては両者を区別しないこととし、速度によらず、左右の脚がほぼ反周期でずれる運動をすべてウォーキングとした。

結 果

キセキレイが斜面において行った運動を、表 1 にまとめた。10 度、15 度の路面では、キセキレイは

表 1: 路面角度ごとに観察された歩容のサイクル数

路面角度	ウォーキング	ホッピング	木登り	合 計
10°	2	0	0	2
15°	5	0	0	5
30°	6	3	0	9
35°	6.5	2	0	8.5
40°	20	10	0	30
50°	12.5	38	0	50.5
60°	0	0	11	11
70°	0	0	7	7

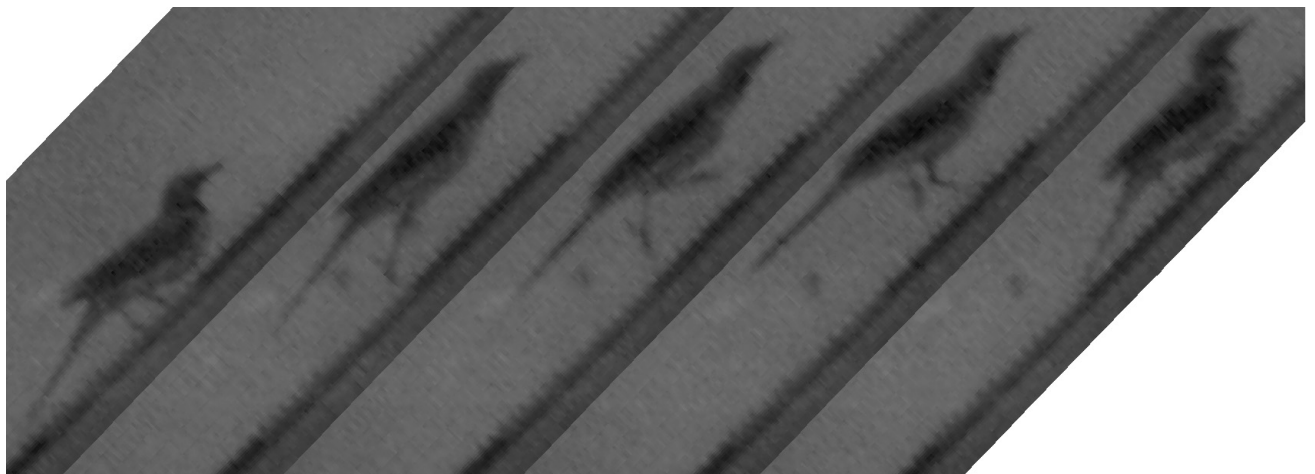


図 1：50 度の路面におけるホッピング

静止時には尾羽がやや屈曲し、体が前傾しているが、そのままの姿勢でジャンプしている。左右の足の離地がややずれる out of phase hopping を行っている。

ウォーキングのみを行っていた。30 度から 50 度の傾斜面では、キセキレイはウォーキングとホッピングの両方を行っていたが、路面角度 30 度および 40 度では、ホッピングよりもウォーキングのほうがより頻繁に観察された。

さらに、30 度、40 度路面におけるホッピングと 50 度路面におけるホッピングでは、姿勢に相違が認められた。30 度、40 度路面におけるホッピングでは、尾羽がウォーキングの場合と同じように路面に対して平行に近い角度で保たれていた。しかし、50 度のホッピングでは、体を前傾させた姿勢で静止しており、この姿勢からジャンプしていた(図 1)。この静止姿勢の際に、尾羽を腹側に屈曲させており、その先端は路面に接していた。しかし、stance phase

に静止姿勢からさらに体を前傾させたり、尾羽をさらに屈曲させる動作は認められなかった。左右の足をずらした out of phase hopping を行う場合が多かったが、両足を同時に踏み切る in phase hopping も認められた。

路面角度が 60 度、70 度になると、木登りのみが観察された。70 度において観察された 7 サイクル中 1 サイクルは、羽ばたきながらの木登りであったが、他の 6 サイクルは羽ばたきを伴わない木登りであった。60 度、70 度の木登りでは、stance phase に体を強く前傾させ、その際に尾羽を腹側に屈曲させていた。左右の足を前後にずらした姿勢をとることがあったが、左右の足をそろえた姿勢がより頻繁に認められた(図 2)。

考 察

傾斜角度が小さい状態では、キセキレイはウォーキングを行っていたことから、箱そのものや路面の性質は、キセキレイの運動には影響を及ぼしていないと考えられる。また、30 度以下と 35 度以上では、それぞれ別個体によって運動を観察したため、運動の選好性に個体による相違がある可能性を否定できない。しかしながら、30 度におけるホッピングとウォーキングの観察頻度が、別個体による 35 度での両者の観察頻度と類似している点を考慮すると、本実験においては個体による運動様式の選好性相違はほとんどないと考えてよい。運動様式の選好性に

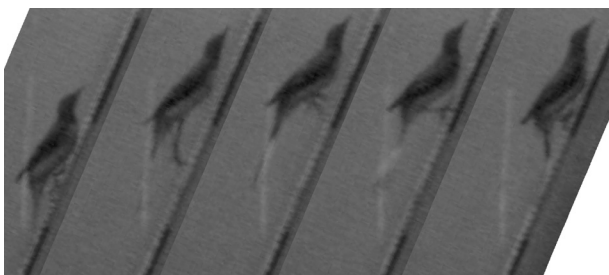


図 2：70 度の路面における木登り

静止時には体が前傾し、尾羽が腹側に屈曲し、先端が路面に接触している。ジャンプ直前の stance phase には、体の前傾と尾羽の屈曲がさらに強く行われる点で、50 度の路面におけるホッピングとは異なる。

個体による違いがないという前提に基づくと、キセキレイは 35 度以下の斜面ではウォーキングを好んで行うが、傾斜が大きくなるとホッピングを好んで行うようになると言える。すなわち、キセキレイは路面の傾斜角度によって、ウォーキングからホッピングへと歩容を変化させている。このように動物が傾斜によって歩容を変化させる例はあまり知られていない。

動物が傾斜面で運動をする場合、傾斜によって歩長や足を動かす速度（歩調）、エネルギー効率、筋活動パターンなどが変化する例が、ヒト (Leroux et. al., 2002; Prentice et. al., 2004) や ネコ (Carlson-Kuhta et. al., 1998)、爬虫類 (Jayne & Irschick, 1999; Higham & Jayne, 2004; Autumn et. al., 2006) で知られている。鳥でも、イワシャコの仲間で、傾斜が大きくなると羽ばたきながらの走行を行うという報告がある (Bundle & Dial, 2003; Dial, 2003)。しかし、これらの例は、ウォーキングなどの特定の歩容において、傾斜に応じて歩長等の運動変数が変化することを報告したもので、歩容の変化 (gait transition) を伴うものではない。

路面の傾斜角度によって歩容が変化する例は、一部の樹幹利用鳥類で知られている。小型のキツツキ類であるコゲラは、路面の傾斜角 30 度以下と 40 度以上の間で、stance phase や floating phase の長さ、体の前傾角度、尾羽の腹側屈曲角度などといった変数が急激に変化することから、ホッピングから木登りへと歩容の転換を行っていると考えられる (Fujita et. al., 2007)。また、同じく樹幹利用を頻繁に行う鳥であるゴジュウカラ *Sitta europaea* では、水平面と垂直面で運動が異なる (Fujita et. al., 2008)。これらの鳥の場合には、路面の傾斜が小さい間はホッピングを行っており、路面の傾斜が大きくなった場合にも両足をほぼ同時に離地するホッピング的な運動のまま、体の動きを変えて木登りを行う。キセキレイが、これらの樹幹利用種に比べて特殊であるのは、平地ではおもにウォーキングを行っているが、傾斜が強くなると左右の足を離地するタイミングが同時に近くなり、ホッピングに移行する点である。

この左右の足の動くタイミングが一致してくる点については、より強い推進力を出すことと関連して

いると推測される。路面の傾斜が強くなると、減速方向（尾の方向）に働く重力の分力が大きくなるため、鳥は前進するためにより大きな推進力を必要とする。そこで、鳥はより強く足を蹴りだして、より大きな推進力を得ようとする。傾斜が小さい段階では、片足による推進力で十分に対応できるが、傾斜が大きくなると片足による推進力では不十分になり、より大きな推進力を得るため、両足を同時に蹴りだすと考えられる。

50 度の斜面におけるホッピングは、stance phase における体の前傾や尾羽の腹側屈曲は認められなかったため、本研究ではこれをホッピングとみなした。しかし、静止姿勢では、40 度の斜面における静止姿勢よりも体の前傾が強く、尾羽の腹側屈曲も認められた。そこで、50 度のホッピングは、低い角度における木登りである可能性も否定できない。コゲラは、30 度から 40 度の間でホッピングから木登りへ移行することがわかっている (Fujita et. al., 2007)。キセキレイでも同程度の角度において運動の転換が行われるとすれば、40 度と 50 度の間が運動転換の角度である可能性も十分に考えられ、その場合には 50 度斜面における運動は木登りということになる。しかし、ホッピングと木登りの運動の相違や移行については、コゲラ以外の鳥では十分に調べられていないため、キセキレイにおける両者の運動の特徴や転換の角度は、今後、例数を増やして検討していく必要がある。現段階では、コゲラにおいて認められる stance phase の体の前傾と尾羽の腹側屈曲 (Fujita et. al., 2007) が認められるか認められないかによって、キセキレイの 50 度と 60 度以上の斜面での運動の相違が、ホッピングから木登りへの移行と判断することとする。

ホッピングから木登りへの移行については、コゲラやゴジュウカラと同じく、重力による減速方向分力の増大と、路面方向分力の減少に応じて、適切に体を動かすことによると考えられる。キセキレイは左右の足を前後に開いた姿勢での木登りをより頻繁に行っており、この姿勢はキツツキ類とは異なり、ゴジュウカラに似ている。この理由は、キセキレイの尾羽が支持機能を持たない点で、体の構造としてはキツツキ類よりもゴジュウカラに似ているためと考えられる。前に出した足の屈曲によって体を路面

方向に引き付け、後方に伸ばした脚の伸展によって体を前方に押し上げるにより、垂直面で体を支えていると推測される。この二つの作用は、多くの動物が垂直面ないしそれに近い急傾斜を利用するために必要な作用である。

木登りにおけるキセキレイの体の動きでは、尾羽の腹側屈曲が認められた点が注目される。これは、コゲラ (Fujita et. al., 2007) やキバシリ (Norberg, 1983) のような樹幹利用種では知られているが、同じく樹幹利用を頻繁に行うゴジュウカラでは必ずしも認められない (Fujita et. al., 2008)。これらの例のみから考えると、コゲラやキバシリのように、尾羽の羽軸が頑丈になっていて支持機能を持つ種において、樹幹適応のひとつとして尾羽の腹側屈曲という運動が獲得されたと考えることもできる。

しかし、キセキレイの尾羽は長いものの羽軸は頑丈でなく、十分な支持機能を持つとは考えにくい。また、通常の行動でキセキレイが垂直面を利用することはほとんどない。こうした形態的、行動的背景があるにもかかわらず、尾羽の腹側屈曲が認められたということから、このような体の動きが、鳥類に普遍的に行われる動作である可能性も考えられる。例えば、急傾斜面や垂直面において脚の屈曲によって体を上方に引き上げる際、神経学的な反射によって脚の屈筋群の収縮と同時に尾羽の腹側屈曲が生じてしまうという仮説を考えることができる。この仮説が正しいとすると、垂直面にとまった鳥類において、尾羽は羽軸の頑丈さにかかわらず路面に押し付けられることになる。こうした状況においては、羽軸が頑丈になることは、支持機能の点で効果的であるため、尾羽の羽軸頑丈化という形態適応を生じせしめる原因になると考えられる。この場合、尾羽の腹側屈曲が十分に認められないゴジュウカラでは、何らかの要因で尾羽が短くなった結果、腹側屈曲を行っても先端が路面につかないため、こうした動作が失われたと考える必要がある。

ここで論じた一連の仮説については、今後、尾羽の腹側屈曲がどのような神経学的機序、あるいは運動生成機序によって生じるのかを調べていく必要がある。それと同時に、他の多くの鳥においてもこうした動作が普遍的に認められるか、また、羽軸の頑丈さの違いなどによって運動の効率がどう変化する

のかなどについて、検討していく必要があろう。また、キセキレイは野生状態で急角度の斜面や垂直面等を利用することは知られていないが、カラ類では、森林の性質によって利用空間を変え、そのときに樹上を利用する姿勢も変化させることが知られている (Carrascal et. al., 1995; Park et. al., 2005)。こうした例を考えると、カラ類などの樹上利用性の鳥類では、食物資源分布の変化や森林構造の変化に応じて、利用空間や姿勢だけでなく、運動そのものを変化させる可能性は十分に考えられる。それらの運動の特徴を明らかにすることで、鳥類の異なる系統で独立にみられる、木登りへの形態適応が生じた理由を、推測していくことができると期待される。

謝 辞

調査個体の捕獲にあたっては、飯田裕美子、石川梓、片岡香織、平嶋裕治の各氏にご協力いただいた。各氏のご好意と惜しみないご助力に深謝する。

引用文献

- Autumn, K., Hsieh, S.T., Dudek, D.M., Chen, J., Chitaphan, C. & Full, J. 2006. Dynamics of geckos running vertically. *J. Exp. Biol.* 209:260-272.
- Bundle, M.W. & Dial, K.P. 2003. Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR). *J. Exp. Biol.* 206:4553-4564.
- Carlson-Kuhta, P., Trank, T.V., Smith, J.L. 1998. Posture, hindlimb kinematics, and motor patterns for upslope and level walking. *The Journal of Neurophysiology* 79:1687-1701.
- Carrascal, L.M., Moreno, E., Mozetich, I. 1995. Ecological plasticity of morphological designs. An experimental analysis with tit species. *Can. J. Zool.* 73: 2005-2009.
- Daanje, A. 1951. On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. *Behaviour* 3:48-98.
- Dial, K.P. 2003. Wing assisted incline running and the evolution of flight. *Science* 299: 402-404.

- Fujita, M., Kawakami, K. 2003. Head bobbing patterns, while walking, of black-winged stilts *Himantopus himantopus* and various herons. Ornithol. Sci. 2: 59-63.
- 藤田祐樹. 2005. 鳥とヒトの二足歩行. 化石研究会会誌 38: 32-42.
- Fujita, M. 2006. Head-bobbing and non-bobbing walking of black-headed gulls (*Larus ridibundus*). J. Comp. Physiol. A 192: 481-488.
- Fujita, M., Kawakami, K. & Higuchi, H. 2007. Hopping and climbing of Japanese Pygmy Woodpeckers *Picoides kizuki*. Comp. Biochem. Physiol. A 148: 802-810.
- Fujita, M., Kawakami, K., Moriguchi, S., Higuchi, H. 2008. Locomotion of the Eurasian Nuthatch on vertical and horizontal substrates. J. Zool. Lond. 274:357-366.
- Gatesy, S. M., 1999. Guineafowl hind limb function I: Cineradiographic analysis and speed effects. J. Morphol. 240: 115-125.
- Gatesy, S.M., Biewener, A.A. 1991. Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. J. Zool. Lond. 224: 127-147.
- Hayes, G. & Alexander, R.M. 1983. The hopping gaits of crows (Corvidae) and other bipeds. J. Zool. Lond. 200:205-213.
- Higham, T.E., Jayne, B.C. 2004. Locomotion of lizards on inclines and perches: hindlimb kinematics of an arboreal specialist and a terrestrial generalist. J. Exp. Biol. 207: 233-248.
- Higham, T.E., Jayne, B.C. 2004. *In vivo* muscle activity in the hindlimb of the arboreal lizard, *Chamaeleo calyptratus*: general patterns and the effects of incline. J. Exp. Biol. 207: 249-261.
- Jayne, B.C., Irschick, D.J. 1999. Effects of incline and speed on the three-dimensional hindlimb kinematics of a generalized iguanian lizard (*Dipsosaurus dorsalis*). J. Exp. Biol. 202: 143-159.
- Leroux, A., Fung, J., Barbeau, H. 2002. Postural adaptation to walking on inclined surfaces: I. Normal strategies. Gait & Posture 15: 64-74.
- 日本鳥類保護連盟. 1988. 鳥 630 図鑑. 財団法人日本鳥類保護連盟.
- Norberg, R.A. 1986. Treecreeper climbing: mechanics, energetics, and structural adaptations. Ornithol. Sci. 17:191-209.
- Park, C.R., Lee, W.S., Hino, T. 2005. Temporal changes in foraging niche among breeding tits (Paridae) in a Korean temperate deciduous forest. Ornithol. Sci. 82: 81-88.
- Prentice, S.D., Hasler, E.N., Groves, J.J., Frank, J.S. 2004. Locomotor adaptations for changes in the slope of the walking surface. Gait & Posture 20: 255-265.
- Takano, S. 1982. A Field Guide to the Birds of Japan. Tokyo, Japan: Wild Bird Society of Japan.
- Verstappen, M. & Aerts, P. 2000. Terrestrial locomotion in the Black-billed Magpie. I. Spatio-temporal gait characteristics. Motor Contr. 4:150-164.
- Verstappen, M., Aerts, P. & Damme, R.V. 2000. Terrestrial locomotion in the Black-billed Magpie: kinematic analysis of walking, running and out-of-phase hopping. J. Exp. Biol. 203:2159-2170.