

アオアシシギとアマサギに見られる採食中の歩行動作

藤田 祐樹*

Motion of walking during foraging in Greenshank and Cattle Egret.

Masaki Fujita*

Abstract

It is indicated that head bobbing is related to the foraging behavior in which bird look for small seeds or prey on the ground relatively near to the feet during walking. Greenshank *Tringa nebularia* and Cattle egret *Egretta ibis*, which perform above mentioned foraging behavior, usually walk with head bobbing. We observed these birds walked without head bobbing when they walked at relatively high speed and relatively long distance during foraging. This may be related to the foraging strategy of traveling between patch of prey and support the relationship between head bobbing and foraging behavior.

はじめに

鳥類の多様な歩行動作を生ぜしめる要因として採食行動が重要であることが、近年の研究で指摘されている(藤田, 2005; Fujita, 2006)。鳥類に限らず、多くの動物は採食のために地上を歩くが、採食と歩行の関連性を実証的に扱った研究は少ない。そうした中で、鳥類においては、首振りという動作を介在させて採食行動が歩行を変化させる例が知られている。

Fujita & Kawakami (2003)は、数種のサギ類において、採食行動を行っていないときには首を振らずに歩くことがあると報告した。また、Fujita (2006)は、ユリカモメが歩きながら足もとと近くの獲物を探索するときに首振り歩行を行うことがあり、非首振り歩行と首振り歩行で歩行の運動学的特性が変化することを明らかにした。

首振りは、生理学的には眼球運動を十分に行えない鳥類が注視する位置、方向を変化させるために行う動作である(Friedman, 1975; Frost, 1978; Walman & Leterier, 1999)。行動学的には、首振りが採食のために行われることは、サギ類やユリカ

モメ以外に、ツルの仲間 (Cronin et al., 2005, 2007)で報告されている。

一方、歩行時に首振りを行うと、歩行動作に運動力学的な影響を及ぼすであろうことは、昔から指摘されており(Daanje, 1951; Dagg, 1977)、最近の研究によって確かめられている(Fujita, 2002, 2003, 2004, 2006)。また、神経生理学的な運動生成メカニズムの点からも、首と脚の動作は関連性を持って制御されるはずであり、ハトにおいて実際にステップングと首の動きが、さまざまな動作で密接に関連していることが明らかにされている(Troje & Frost, 1999)。

このように、運動力学的、神経生理学的に首振り歩行と歩行が関連している結果、採食のための視覚的動作である首振りが、歩行にも影響を及ぼすのである(藤田, 2005; Fujita, 2006)。首振りを介在とした採食と歩行の関連性は、さまざまな鳥類に認められるはずだが、これまでの研究では数種のサギ類とユリカモメで確認されているにすぎない。そこで本稿では、新たに2種の鳥類に認められた首振り歩行と採食行動の関係を、整理して報告する。

*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, Omoromachi 3-1-1, Naha-shi, Okinawa, 900-0006 Japan.

方法

採食中のアオアシシギ *Tringa nebularia* とアマサギ *Egretta ibis* に対してビデオ観察を行った。ビデオはデジタルビデオカメラ DCR-TRV30 にテレコンバージョンレンズ VCL2030XS (Sony, Tokyo, Japan) を取り付けて用いた。アマサギ 3 個体 (個体 A, B, C とする) を多良間島南部の牧場で、アオアシシギ 1 個体 (個体 D とする) を伊良部島東南部の干潟で、それぞれ観察した。アオアシシギは単独で採食を行っており、アマサギは 6 羽で採食を行っていたが、そのうち観察しやすい 3 個体を順に追跡観察した。

観察項目は、足場環境、ステップ時間、歩数、首振りの有無である。足場環境は、砂地、水場、泥地の 3 区分である。Fujita & Kawakami (2003) の区分では、砂地は flatland、水場は water に相当する。泥地は、今回新たに定義した区分であり、干潟の水が干上がって泥が露呈した場所を示す。ステップ時間は、連続した歩行の平均ステップ時間を計測した。ステップ時間は、高い速度では短くなる傾向がある (Gatesy & Biewener, 1990; Fujita, 2004)。歩数は、同じ歩行で連続して歩くステップ数とした。立ち止まる場合と歩き始めの 2 ステップはカウントせず、3 ステップ目からを観察対象とした。また、一連の歩行のなかで、首振りとは非首振りを連続して行う場合が認められたが、この場合には、識別の困難な変換中の 1 ~ 2 ステップはどちらにも含めなかった。

結果と考察

アオアシシギもアマサギも、ある程度の距離をやや速い速度でまとめて移動する際に、非首振り歩行を行っていた。走行であるか歩行であるかは、判断が難しい。両脚支持期は認められたものの、鳥では両脚支持期の有無だけで歩行と走行を区別できない (Gatesy & Biewener, 1991)。そのため、本稿では歩行と走行を区別せず、高速歩行と表現する。

アマサギは、牧場内にある幅約 3 m の作業道を横切る際に、非首振り歩行を行っていた。この作業道以外は牧草地であり、そこでは、ほぼ常に首振り歩行が確認された。作業道は、乾燥し固くしまった砂地であり、アマサギの餌資源となる昆虫類など小動物は存在しない。そのため、探索の必要がなく、首振りを行わなかったと推測される。

アオアシシギは、干潟での採食行動において、やはりある程度の距離をやや速い速度でまとめて移動する際に、非首振り歩行を行っていた。アオアシシギがまとめた距離を移動する場所と、頻繁に採食を行いながら移動する場所では、足場環境として大きな違いは認められなかった。干潟には大小の水たまりが存在するため、その水深などに応じて局所的な餌資源量が異なるなど、なんらかの変異があったのかもしれないが、肉眼観察によって確認することは不可能であった。

アマサギの場合には、首振り歩行はステップ時間 0.33 ~ 0.60 秒であり、非首振り歩行は 0.20 ~ 0.25 秒と、明らかに非首振り歩行で小さく高速である。ア

表 1 : 歩行の観察データ

	種名	個体	歩行	路面	ステップ数	ステップ時間(秒)	備考
1	アマサギ	A	HB	砂地	10	0.33	1,5,2の順で連続
2	アマサギ	A	HB	砂地	6	0.39	1,5,2の順で連続
3	アマサギ	B	HB	砂地	7	0.41	9,3の順で連続
4	アマサギ	C	HB	砂地	5	0.60	
5	アマサギ	A	NB	砂地	6	0.25	1,5,2の順で連続
6	アマサギ	B	NB	砂地	7	0.20	
7	アマサギ	B	NB	砂地	9	0.25	9,3の順で連続
8	アオアシシギ	D	HB	水場	3	0.53	直後に採食
9	アオアシシギ	D	HB	水場	3	0.29	
10	アオアシシギ	D	HB	水場	2	0.34	
11	アオアシシギ	D	HB	泥地	4	0.42	
12	アオアシシギ	D	HB	水場	12	0.23	
13	アオアシシギ	D	HB	水場	3	0.27	
14	アオアシシギ	D	HB	水場	4	0.15	獲物を追いかける
15	アオアシシギ	D	NB	水場	10	0.32	
16	アオアシシギ	D	NB	泥地	20	0.18	
17	アオアシシギ	D	NB	水場	24	0.15	
18	アオアシシギ	D	NB	泥地	9	0.13	

HB:首振り歩行, NB: 非首振り歩行

オアシシギは、後述する観察No.14を除くと、ステップ時間は、首振り歩行0.27～0.53秒、非首振り歩行では0.13～0.32秒と、やはり非首振り歩行でステップ時間が短く、高速であった(表1)。

比較的、速い速度で移動した理由として、観察者に対する警戒が考えられる。アマサギの観察距離は約7mであり、観察者の存在がアマサギにストレスを与えた可能性はある。ただし、比較的速い速度で移動するのは、幅3mの道路の中央付近約2mであり、両端では減速して首振り歩行と採食を行っていた。アマサギと観察者の距離は、道路横断中と道路横断後でほとんど変化せず、また、アマサギの横断中に観察者が大きく姿勢を変えることはなかった。

アオアシシギでは、観察距離は約15mと比較的離れていたが、まとまった移動は観察者から離れる方向への移動が多かったため、観察者を意識していたかもしれない。しかし、撮影方向に直行する方向で移動することも少なくなかったため、警戒のみでなく、餌資源量の多寡に応じて、移動距離と速度を変化させている可能性も十分に考えられる。

また、アオアシシギが獲物を追いかけてながら、高速で首振り歩行を行う例が観察できた(表1-No.14, 図1)。ステップ時間は0.15秒と小さく、非首振り歩行時と同程度に高速であったが、獲物を認識する必要性から首振りを行っていたことは明らかである。このため、まとまった距離を移動するときに首振りをしない理由は、単に高速であるからではなく、探索を行っていないためと判断される。

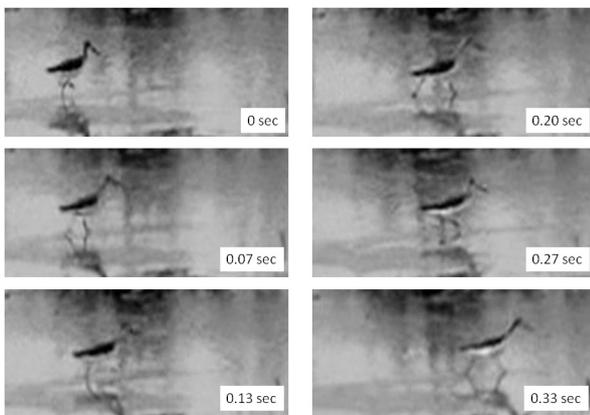


図1：高速の首振り歩行により獲物を追跡するアオアシシギ

ミゾゴイも、採食中にまとまった距離をやや高速で移動する際に非首振り歩行を行う(Fujita & Kawakami, 2003)。それぞれの種で足場環境は異なるが、いずれも地中の小動物を捕食している種である。餌資源の分布等によって、首振り歩行による探索と、非首振り歩行による場所移動を組み合わせた採食方法が効率的であるのかも知れない。

速度が首振りに影響する例は、ハト(Davies & Green, 1988; Green et al., 1998)でも知られている。ただし、ハトの場合には速度が非常に大きく、両脚支持期もない完全な走行のときに変化が認められている。今回のサギ類やアオアシシギの例では、速度はやや大きいものの、両脚支持期も認められたため、ハトの例とは状況が異なる。そのため、高速であることよりは、探索の必要性がないことが首振りの有無を決める主な理由となっていると考えられる。

首振りや歩行は、単純な理由で選択されるわけではなく、警戒行動、移動速度、採食行動、路面環境などの諸要因が複雑に関連して運動様式が決定されている。本報告においても、移動距離、警戒、採食など、いくつかの条件が同時に変化しているため、決定的な理由を認めることは困難であった。しかし、こうした観察事例を増やして多様な条件下での歩行を比較することで、主要な要因は特定できると期待される。また、より詳細な条件下における精密な観察、ないしは実験的環境下での観察によって検討していくことも効果的であるだろう。

引用文献

- Cronin TW, Kinloch MR, Olsen GH (2005) Head-bobbing behavior in foraging whooping cranes favors visual fixation. *Current Biology* 15: R243-R244.
- Cronin TW, Kinloch MR, Olsen GH (2007) Head-bobbing behavior in walking whooping cranes (*Grus americana*) and sandhill cranes (*Grus canadensis*). *J Ornithol* 148: S563-S569.
- Daanje A (1951) On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. *Behaviour* 3: 48-98.
- Dagg AI (1977) The walk of the Silver gull

- (*Larus novaehollandiae*) and of other birds. *J Zool Lond* 182: 529-540.
- Davies MNO & Green PR (1988) Head-bobbing during walking, running and flying: relative motion perception in the pigeon. *J Exp Biol* 138: 71-91.
- Friedman MB (1975) Visual control of head movements during avian locomotion. *Nature* 225: 67-69.
- Frost BJ (1978) The optokinetic basis of head-bobbing in the pigeon. *J Exp Biol* 74: 187-195.
- Fujita M (2002) Head bobbing and the movement of the center of gravity in walking pigeons (*Columba livia*). *J Zool Lond* 23: 373-379.
- Fujita M (2003) Head bobbing and the body movement of little egrets (*Egretta garzetta*) during walking. *J Comp Physiol A* 189:59-63.
- Fujita M, Kawakami K (2003) Head bobbing patterns, while walking, of black-winged stilts *Himantopus himantopus* and various herons. *Ornithol Sci* 2: 59-63.
- Fujita M (2004) Kinematic parameters of the walking of herons, ground-feeders, and waterfowl. *Comp. Biochem Physiol A* 139: 117-124.
- 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.
- Gatesy SM, Biewener AA, (1991) Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *J. Zool. Lond.* 224, 127- 147.
- Green PR, Davies MNO & Thorpe PH (1998) Headbobbing and orientation during landing flights of pigeons. *J Comp Physiol A* 174: 249-256.
- Troje NF & Frost BJ (2000) Head-bobbing in pigeons: How stable is the hold phase? *J Exp Biol* 203: 935-940.
- Wallman J & Letelier JC (1993) Eye movements, head movements, and gaze stabilization in birds. In Zeigler HP & Bischof HJ (eds) *Vision, Brain, and Behavior in Birds*. pp 245-263. The MIT Press, Cambridge.