

## ハシボソガラスの貝落とし行動における最適採餌戦略

立教大学大学院理学研究科 高木 憲太郎

### はじめに

鳥類が殻に包まれた食物を空から地面に落として、その殻を割り、中身を食べるという行動は、餌落とし行動 (prey-dropping behavior) と呼ばれ、カラス科 Corvidae, カモメ科 Laridae を中心によく知られている。餌落とし行動の報告については、Cristol & Switzer (1999) にまとめられている。餌落とし行動による採食では、飛翔などのために多くの時間とエネルギーを消費する。そこで、鳥はできるだけ消費を抑えて効率よくエネルギーを得ようとすると考えられている。餌落とし行動に対する初期の研究では、地面の硬さに対する鳥の選好性について議論された (例えば, Maron 1982, Oldham 1930, Siegfried 1977)。

また、地面の硬さだけでなく、投下高度の選択も重要な要素である。もし、鳥があまりに低い高さから餌を落としていると、割れるまでの投下回数が多くなるので、効率が悪くなる。必要以上に高い高さから餌を落としていると、その分無駄な消費をしていることになる。効率よくエネルギーを得ようとするならば、鳥はその中間の最も効率よくエネルギーを得ることができる高さ (最適投下高度) から餌を落とすだろう (Plowright *et al.* 1989, Zach 1978, 1979)。

餌落とし行動における最も重要な要素に、餌の性質がある。最適投下高度は、餌にかかる空気抵抗や重力、餌のエネルギー含有量、殻の割れ易さなどに影響されて変化することが知られている (Switzer & Cristol 1999)。しかし、複数種の餌を、同一の個体が採食している環境はあまり知られていない。鳥が最適投下高度の異なる複数の餌に対して、投下高度を使い分けられているのか、という疑問に対する研究は、まだ十分になされていない。

北海道厚岸町では、ハシボソガラス *Corvus corone* が複数種の巻貝を、頻繁に採食していたので、この疑問を解き明かす調査地として非常に適していた。そこで、本研究では、最も頻繁に採食されていた 4 種の巻貝を対象に、カラスの貝選択と、投下高度の使い分けを明らかにすることを目的とした。また、数理モデルによって、カラスの行動を説明しようと試みた。

## 方法

### 調査地

調査は2000年と2001年の2年間、繁殖期にあたる4月から6月にかけて、北海道厚岸町の若竹岸壁において行なった(図1)。本調査地では、刺網漁によって混獲された複数種の巻貝が、船着き場の斜面の海水中に放棄されていた。そのため潮が引くとハシボソガラスは巻貝を採食することができた。調査地周辺の丘陵地帯では、12巣のハシボソガラスの巣が確認され、全ての巣の近くに餌落とし行動のための投下場所が確認された。しかし、行動の観察は、餌落とし行動が頻繁に観察された、岸壁沿いの交通量の少ない道路で行なった。この道路の周囲には50cm間隔で足場の杭が打たれた電柱のほか、指標となる構造物が多数あり、カラスが巻貝を投下した高さを容易に記録することができた。

### 巻貝の特徴

ハシボソガラスによって採食されていた巻貝のうち、最も頻繁に採食されていた4種(アヤボラ *Fusitriton oregonensis*, エゾバイ類 *Buccinum* spp., エゾボラ類 *Neptunea* spp., チヂミボラ *Nucella heyseana*) を調査対象として同定した(図2)。それぞれの巻貝は、殻高、開口部の短径、殻も含めた全体の湿潤重量を測定した。さらに、中身を取り出して48時間80°Cで乾燥させて乾燥重量を測り、それにエネルギー変換係数をかけて、巻貝のエネルギー含有量を求めた(表1)。殻高、開口部の短径、全体の湿潤重量、およびエネルギー含有量のいずれについても、4種の巻貝の間に有意差が見られた(One-Factor ANOVA,  $p < .0001$ )。

飛翔時に巻貝にかかる空気抵抗を後で見積もるために、殻高と開口部の短径をかけたものを断面積の指標とした。さらに、殻を含めた全体の湿潤重量から断面積を予測するために、回帰曲線を求めた(図3)。4種の巻貝のデータは同一の曲線  $y = 10^{-5} \times 15.29x^{.66}$  に回帰することができた( $R = .97, p < .001, N = 120$ )。

殻の割れ易さを調べるために、それぞれの巻貝を1m, 2m, 4m, 8mの高さから人為的に落とす実験を行なった。投下は殻が割れるまで同じ高さから繰り返し、殻が割れるまでに必要な投下回数を記録した(図4)。投下回数に対する、投下高度と巻貝の影響を二元配置分散分析によって検定した。投下高度が低いほど、投下回数は急増した( $F = 84.1, df = 3, p < .0001$ )。また、巻貝の種によって投下回数は異なっていた( $F = 57.7, df = 3, p < .0001$ )。投下高度と巻貝の間に交互作用があり、投下高度が低いほど巻貝の種間の差は大きくなった( $F = 19.6, df = 9, p < .0001$ )。

## 時間の測定

貝落とし行動におけるハシボソガラスの消費エネルギーを計算するために、行動をいくつかのカテゴリーに分けて、それぞれの時間を巻貝の種ごとに測定した（図 5）。最初の投下では、巻貝を得た場所と割るための場所が離れていたため、移動する必要があった。一方、2 回目以降の投下では位置を変える必要がなく、水平方向の移動は少なかった。そこで飛行時間は、1 回目  $T_{1st}$  とそれ以降  $T_{sub}$  に分けて測定した。また、投下高度  $h$  と飛行時間の間には正比例の関係があったので、投下高度から飛行時間を見積もるために回帰直線を求めた。アヤボラ： $T_{1st} = 1.27 h + 4.56$  ( $R = .57, p < .01, N = 58$ ),  $T_{sub} = 0.85h + 0.76$  ( $R = .94, p < .001, N = 122$ )。エゾバイ類： $T_{1st} = 1.96 h + 0.19$  ( $R = .69, p < .01, N = 17$ ),  $T_{sub} = 0.89 h + 0.57$  ( $R = .91, p < .01, N = 37$ )。エゾボラ類： $T_{1st} = 1.06 h + 1.34$  ( $R = .71, p < .01, N = 17$ ),  $T_{sub} = 0.89 h + 1.17$  ( $R = .83, p < .001, N = 59$ )。チヂミボラ： $T_{1st} = 2.59 h - 1.97$  ( $R = .95, p < .05, N = 5$ ),  $T_{sub} = 0.76 h + 1.11$  ( $R = .92, p < .001, N = 16$ )。上昇中と降下中のエネルギー消費を別々の方法で計算するために、投下高度と降下時間の関係を回帰分析によって求めた ( $T_d = .24 h + .84, R = .68, p < .01, N = 17$ )。

投下と投下間の着地から飛び立つまでの時間  $T_h$ 、最後の投下後、中身を取り出して食べるまでの時間  $T_e$  をそれぞれ巻貝の種ごとに測定した。チヂミボラについてはこれらの時間を測定することができなかつたので、その他の 3 種だけを対象に、一元配置分散分析を行なった。投下と投下間の時間 ( $F = .32, df = 2, p > .7$ )、中身を食べるのにかかった時間 ( $F = .039, df = 2, p > .9$ ) の両方において、巻貝の種間に有意な差が見られなかつたので、これらの時間については、3 種のデータをプールして扱った。カラスが投下と投下の間にかけた時間は  $25.66 \pm 27.17$  秒 ( $\bar{x} \pm S.D., N=55$ )、中身を取り出して食べるのにかけた時間は  $67.25 \pm 34.65$  秒 ( $\bar{x} \pm S.D., N=50$ ) であった。

## 給餌実験

ハシボソガラスの巻貝に対する選好性を調べるために、給餌実験を行なった。実験はカラスが巻貝を得ていたのと同じ船着き場で行なった。巻貝をそれぞれの種ごとに 30 個ずつまとめて、並べて配置した。こうすることで、カラスがどの種の巻貝に対しても同じようにアプローチできるように、また、ある種の巻貝が減少した場合に発生する探索時間の増加という問題点を排除した。それぞれの巻貝が持ち去られた時間は、種ごとにビデオカメラを用いて記録した。巻貝は初めに給餌した後は追加しなかつた。

## 捕獲

2001年の5月5日～6月7日の期間、調査地近くの水産加工所に協力してもらい、ハシボソガラスを捕獲するためのトラップを2箇所を設置した(図1)。トラップは水産加工所のウニ殻の一時保管場所をネットで囲むことで造った。カラスがウニ殻に残されている可食部を食べるためにトラップの中に侵入した時、入り口を塞ぐことで捕獲できるようにした。捕獲したカラスは、体重を測定し、カラーリングで標識して、直ちに放鳥した。トラップによって、合計13羽のハシボソガラスが捕獲され、その体重は  $607.08 \pm 50.07\text{g}$  ( $\bar{x} \pm \text{S.D.}$ )であった。

## 行動の観察

行動の観察は、カラスが巻貝を得るところから開始した。そして、採食終了までのそれぞれの投下ごとに、その高度を記録し、採食に要した投下回数を記録した。採食終了後、残された貝殻を回収して、巻貝の種を特定した。また、標識された個体については、そのカラーリングの色を一緒に記録した。投下高度は電柱などの構造物を指標に、1メートル単位で記録した。観察の途中で、観察者がカラスを見失ってしまった場合と、観察していたカラスが他のカラスに邪魔されて採食が中断した場合は、データとして使用しなかった。

## 数理モデル

最適投下高度を予測するために、航空力学の概念を応用して飛行時の消費エネルギーを計算した。ある高さ  $h$  から投下された場合に、殻が割れる確立  $P(h)$  は次の式で求められる (Plowright *et al.* 1989) :

$$P(h) = 1 - \exp(-kh^{1.5}) \quad (1)$$

したがって、殻を割るために必要な投下回数  $D$  は、次の式で与えられる :

$$D = 1 / (1 - \exp(-kh^{1.5})) \quad (2)$$

ここで、 $k$  は重力加速度と巻貝の質量によって決まる定数である。投下実験によって得られたデータから、最小2乗法によって、巻貝の種ごとに  $k$  の値を見積もった。 $k$  の値は、アヤボラが 0.039 ( $R = .99, p < .01$ ), エゾバイ類が 0.11 ( $R = .94, p < .05$ ), エゾボラ類が 0.062 ( $R = .96, p < .01$ ), チヂミボラが 0.058 ( $R = .98, p < .01$ ) であった。

もし、ハシボソガラスがより効率よく採食しているならば、単位時間あたりの純利益  $R$

を最大にするように行動していると考えられる：

$$R = (B - C) / T \quad (3)$$

ここで、 $B$  はカラスが一つの巻貝から得られるエネルギー、 $C$  はカラスが採食のために消費したエネルギー、 $T$  は採食にかかった時間である。

動物は餌のエネルギーをすべて吸収できるわけではないので、カラスが巻貝から得られるエネルギー $B$ は、次の式によって求めた。

$$B = E a_e \quad (4)$$

ここで、 $E$  はそれぞれの巻貝のエネルギー含有量、 $a_e$  は消化吸收効率を意味している。ハシボソガラスの消化吸收効率は、巻貝を採食するヒメコバシガラス *Corvus caurinus* で用いられた 0.75 という値を使用した (Richardson & Verbeek 1986, 1987)。

餌落とし行動に関する研究では、飛翔時の消費エネルギー（飛翔コスト）を、休息時の消費エネルギー（基礎代謝量、 $BMR$ ）をもとに計算することが一般的であった（例えば、Richardson & Verbeek 1986, 1987, Zach 1979）。しかし、この方法では、餌にかかる空気抵抗と重力の影響を、モデルに組み込むことができなかった。航空力学の概念を応用した飛翔コストの算出方法は、餌の影響を組み込めるという点で、 $BMR$  をもとにした方法よりも優れている (Pennycuick 1989)。この方法は、渡り鳥の飛行速度や脂肪の積載量の研究に良く使われる方法である（例えば、Lindström & Alerstam 1992）。餌落とし行動の研究では、二枚貝を採食するカモメ *Larus canus* の研究で用いられた (Norris *et al.*, 2000)。しかし、Norrisらは、餌の影響を無視して飛翔コストを計算していた。本研究では、餌の影響をモデルに組み込んで、ハシボソガラスの飛翔コストを計算した。上昇時におけるエネルギーの消費速度  $P$  は次の式で与えられる：

$$P = 1.1 (P_{par} + P_{ind} + P_{pro} + P_{met} + P_c) / \eta \quad (5)$$

ここで、1.1 は肺呼吸と血液循環のための筋肉の運動を、 $P_{par}$  は鳥が胴体にかかる空気抵抗に逆らって前進し続けるために必要な筋肉の運動を、 $P_{ind}$  は重力に耐えて同じ高度を維持するために必要な筋肉の運動を、 $P_{pro}$  は羽ばたいている翼にかかる空気抵抗に対する筋肉の運動を、 $P_{met}$  は基礎代謝量の力学的要素を、 $P_c$  は上昇するために必要な筋肉の運動を、 $\eta$  は筋肉の運動効率を意味している (Norris *et al.*, 2000, Pennycuick 1989)。

巻貝を投下した後の降下時は、運動を必要としないので、基礎代謝量  $BMR$  の分だけカラスはエネルギーを消費する。その後、地面に激突することなく着地するために、鳥はその時点の運動エネルギーと同等のエネルギーを生み出して、降下を止めなければならない。そのためのエネルギー $C_{lan}$ は、着地時の運動エネルギーが降下を始めた高度  $h$  における位置エネルギーと等しいと仮定して、次の式から求めた：

$$C_{lan} = mgh / \eta \quad (6)$$

ここで、 $m$  はカラスの体重、 $g$  は重力加速度 9.81 を意味している。

投下と投下の間の時間  $T_h$ 、および最後の投下後、割れた巻貝から中身を取り出す時間  $T_e$  におけるエネルギーの消費速度は、2 BMR を用いた (例えば, Zach, 1979). したがって、ハシボソガラスが採食時に消費するエネルギー  $C$  は次の式で与えられた:

$$C = P(T_{1st} + T_{sub}(D-1) - T_d D) + (C_{lan} + BMR \times T_d) D + 2 BMR (T_h(D-1) + T_e) \quad (7)$$

ここで、 $T_{1st}$  は最初にカラスが飛び立ってから着地するまでの時間を、 $T_{sub}$  は 2 回目以降の飛翔時間を、 $T_d$  は巻貝を投下した後、着地するまでの時間を意味している (“時間の測定” を参照). また、一つの巻貝を採食するためにかかる時間  $T$  は、次の式で与えられた:

$$T = T_{1st} + T_{sub}(D-1) + T_h(D-1) + T_e \quad (8)$$

## 結果

### 巻貝に対する選好性

ハシボソガラスは 4 種の巻貝に対して、はっきりとした選好性を示した (図 6). カラスは、エゾバイ類を初めに持ち去り、それがなくなった後、アヤボラ、エゾボラ類、チヂミボラの順に巻貝を持ち去っていった. 給餌開始から 6 時間経過しても、チヂミボラは 30 個のうちの 6 個が給餌場所に残されていた. しかし、最もサイズの大きいエゾボラ類もあまり好まれていなかったため、カラスは単純にサイズの大きな巻貝を選んでいるわけではないことが示唆された.

### 投下高度の使い分け

ハシボソガラスは巻貝の種ごとに、落とす高さを使い分けていた (図 7). アヤボラは他の 3 種の巻貝よりも有意に高い位置から、エゾバイ類はエゾボラよりも有意に高い位置から落とされていた (Seffe's F-test  $\alpha=0.05$ ). この結果を裏付けるために、標識した個体についても、投下高度の使い分けについて検証した. 捕獲された 13 羽のうちの 3 羽について餌落とし行動が観察された. しかし、そのうちの 1 羽については、1 回しか餌落とし行動が観察されなかったため、残りの 2 羽のカラスと巻貝の種について二元配置分散分析を行った (図 8). 投下高度について、カラスの個体間に差があることが示された ( $F = 5.8, df = 2, p < .01$ ). また、同一の個体が貝の種類ごとに投下高度を使い分けていることが示された ( $F = 15.8, df = 1, p < .001$ ). カラス個体と巻貝の種の間には交互作用は見られなかった ( $F = .39, df = 2, p > .6$ ).

## モデルによる予測

チヂミボラについては、時間のデータが十分に取れなかったので、モデルを組むことができなかった。そこで、アヤボラ、エゾバイ類、エゾボラ類の3種について、予測を立てた(図9)。カラスが最も効率よくエネルギーを得られる最適投下高度を選択していると仮定すると、エゾボラ類からはアヤボラとエゾバイ類よりも、明らかに効率よくエネルギーが得られると見積もられた。つまり、モデルはカラスがエゾボラ類をアヤボラとエゾバイ類よりも好むと予測した。投下高度について見ると、アヤボラが最も高く13.5mから、次にエゾボラ類が11.7mから、エゾバイ類が最も低く7.0mから落とされるとモデルは予測した。さらに、カラスが選んでいた投下高度をモデルの曲線に代入して、カラスがそれぞれの巻貝から得ていた単位時間あたりの純利益を見積もった。この場合についても、エゾボラ類を採食した場合は776 J/secと、アヤボラの445 J/sec、エゾバイ類の472 J/secよりも効率よくエネルギーを得られていて、エゾボラ類が好まれるという予測に変化はなかった。

## 考察

給餌実験から、ハシボソガラスは巻貝の種の違いをはっきりと認識して、選択していることが明らかになった。さらに、ハシボソガラスが巻貝の種ごとに投下高度を使い分けているということがはっきりと示された。ハシボソガラスのそれぞれの個体がどのような最適投下高度を持つ餌に巡り合うかは、彼らの生息環境によって異なる。そこで、どの餌を選び、どの高さから落とせば良いのかという決定には、学習が大きな役割果たしていると考えられる。餌落とし行動について、さらに理解を深めるためには、ハシボソガラスの個体がどのように餌落とし行動を獲得していくのか、また、この行動は個体から個体へ伝播するのかといった問題についても研究されていく必要がある。

ハシボソガラスの実際の行動とモデルによる予測はいくつかの点で一致しなかった。巻貝に対する選好性では、モデルはエゾボラ類が最も好まれると予測したが、実際にはエゾボラ類はエゾバイ類とアヤボラよりも好まれなかった。投下高度についても、アヤボラに次いでエゾボラは高い位置から落とされるだろうと予測されたが、実際にはエゾボラは予測よりも明らかに低い高さから落とされていた。さらに、予測された最適投下高度は、どの巻貝についても、観察された投下高度よりも高かった。また、カラスが選んでいた投下高度をモデルに当てはめて、カラスの巻貝に対する選好性について再検討したが、エゾボラ類がエゾバイ類とアヤボラよりも好まれるとする予測は変わらなかった。

本研究では、カモメで行なわれた先行研究よりも一歩進めて、餌にかかる空気抵抗と重

力の影響をモデルに取り入れた。しかし、鳥は体のバランスを保つためや、餌を持ち上げて支えておくためにも、エネルギーを消費していると考えられる。これらの要素が含まれていないために、予測が正確に行なわれなかったのかもしれない。また、ある個体が巻貝を得た後、他のカラスたちによって追い駆け回されることがしばしば観察された。逃避のために消費するエネルギー量や、他の個体に巻貝を奪われる確立が種によって異なっているのかも知れない。ハシボソガラスの意思決定を、数理モデルによってより正確に予測するためには、個体間の相互作用についても調査する必要があると言える。

#### 引用文献

Lindström Å, Alerstam T (1992) Optimal fat loads in migrating birds: A test of the time-minimization hypothesis. *Am. Nat.* 140: 477-491.

Maron JL (1982) Shell-dropping behavior of western gulls (*Larus occidentalis*). *Auk* 99: 565-569.

Norris K, Freeman A, Vincent JFV (2000) The economics of getting high: decisions made by common gulls dropping cockles to open them. *Behaviour* 137: 783-807.

Oldham C (1930) The shell-smashing habit of gulls. *Ibis* 6: 239-243.

Pennycuik CJ (1989) *Bird Flight Performance: A Practical Calculation Manual*. Oxford: Oxford University Press.

Plowright RC, Fuller GA, Paloheimo JE (1989) Shell dropping by northwestern crows: a reexamination of an optimal foraging study. *Can J Zool* 67:770-771.

Richardson H, Verbeek NAM (1986) Diet selection and optimization by northwestern crows feeding on Japanese littleneck clams. *Ecology* 67: 1219-1226.

Richardson H, Verbeek NAM (1987) Diet selection by yearling northwestern crows (*Corvus caurinus*) feeding on littleneck clams (*Venerupis Japonica*). *Auk* 104: 263-269.

Siegfried WR (1977) Mussel-dropping behavior of Kelp Gulls. *South African J. Sci.* 73: 337-341.

Switzer PV, Cristol DA (1999) Avian prey-dropping behavior. I. The effects of prey characteristics and prey loss. *Behav Ecol* 10: 213-219.

Zach R (1978) Selection and dropping of whelks by Northwestern crows. *Behaviour* 67: 134-138.

Zach R (1978) Shell dropping: decision-making and optimal foraging in northwestern crows. *Behaviour* 68: 106-117.

表 1. 巻貝の測定値 ( $\bar{x} \pm S.D.$ ).

|                | エゾバイ類   |       | チヂミボラ   |      | エゾボラ類    |       | アヤボラ    |       |
|----------------|---------|-------|---------|------|----------|-------|---------|-------|
| 殻高(mm)         | 63.73 ± | 4.56  | 46.86 ± | 4.68 | 101.11 ± | 5.45  | 81.95 ± | 7.71  |
| 開口部短径(mm)      | 26.64 ± | 2.36  | 19.16 ± | 2.31 | 32.98 ±  | 2.86  | 26.63 ± | 2.60  |
| 全体の湿潤重量(g)     | 40.51 ± | 8.04  | 18.83 ± | 5.32 | 109.11 ± | 16.37 | 47.64 ± | 5.67  |
| エネルギー含有量(kJ/g) | 67.09 ± | 19.67 | 23.75 ± | 9.41 | 187.00 ± | 45.58 | 80.37 ± | 29.37 |

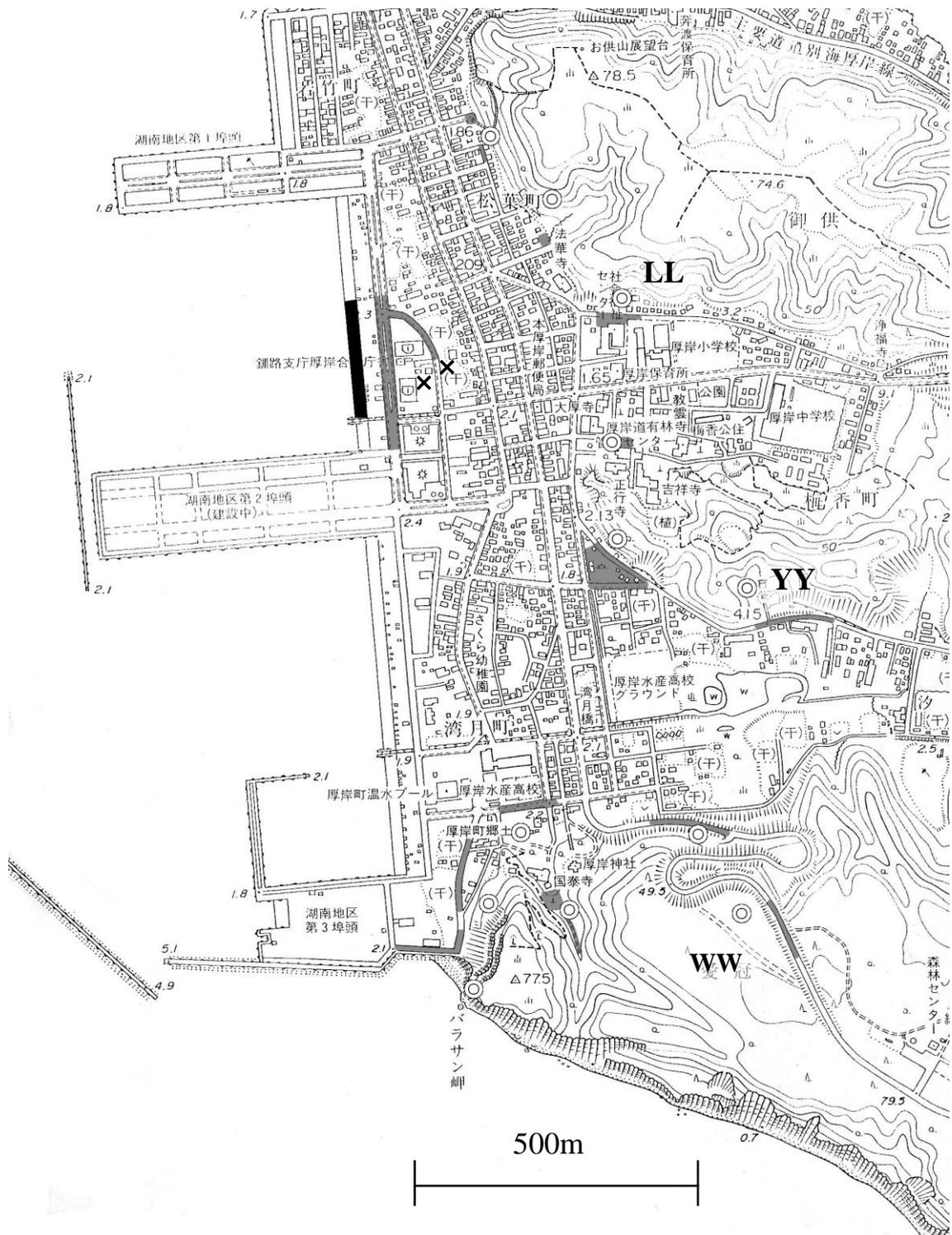


図1. 調査地の概要. ●は発見されたハシボソガラスの巣の位置. 黒塗りは, カラスが巻貝を得ていた場所. 罟掛けは, 餌落とし行動が観察された場所. Xはトラップの設置地点.

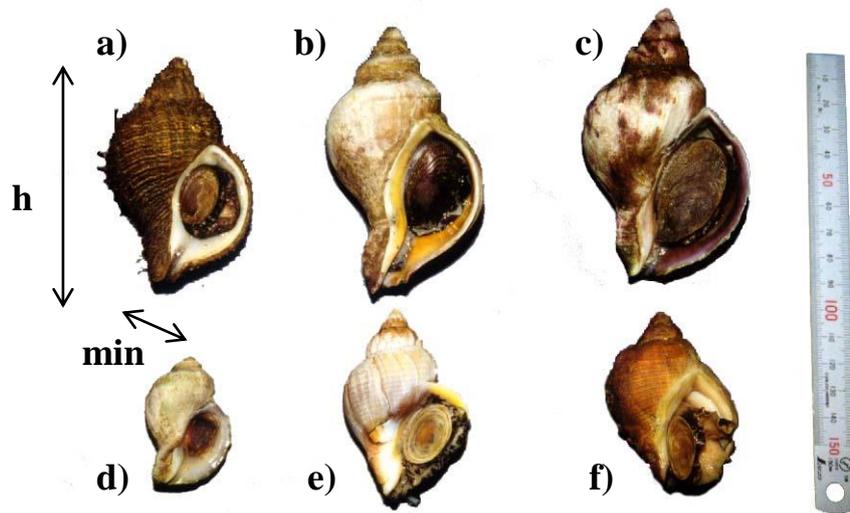


図2. ハシボソガラスによって採食されていた巻貝. a) はアヤボラ *Fusitriton oregonensis*, b)と c) はエゾボラ類 *Neptunea* spp., d) はチヂミボラ *Nucella heyseana*, e)と f) はエゾバイ類 *Buccinum* spp.. これらの巻貝は、殻高  $h$  と開口部の短径  $min$  を測定し、断面積の指標とした.

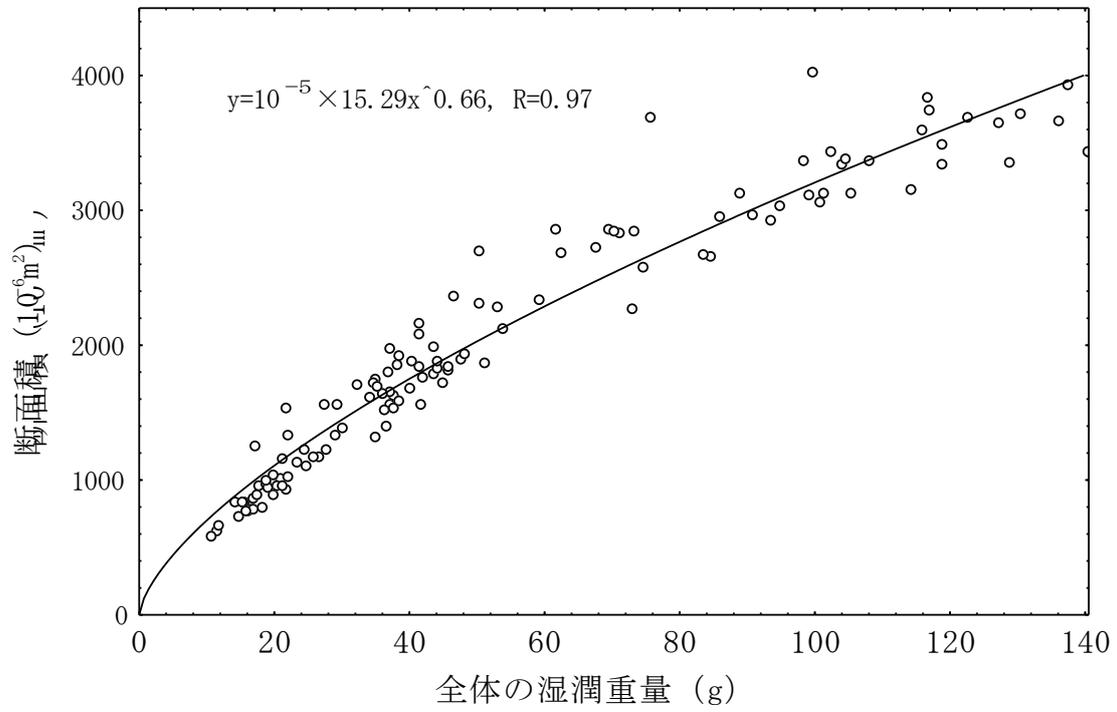


図 3. 巻貝の殻を含めた全体の湿潤重量と断面積の関係. プロットは 4 種の巻貝のデータを含んでいる(N=120).

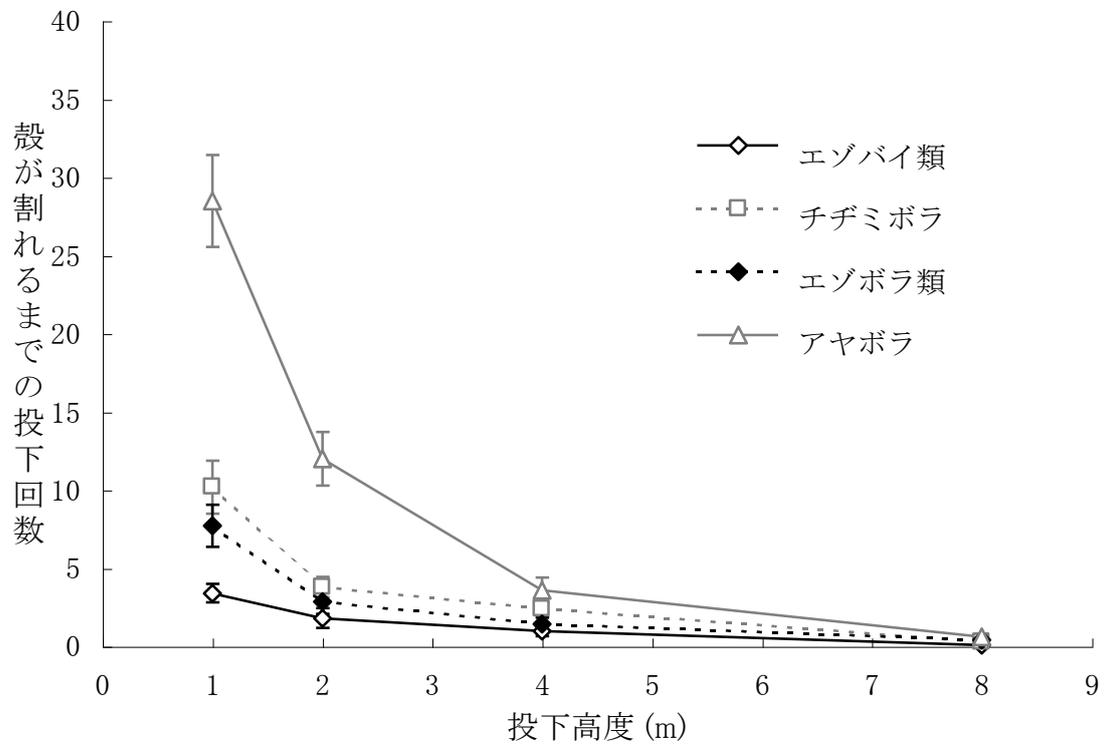


図 4. 投下実験によって、殻を割るために必要な投下回数を求めた。投下高度が低いほど、投下回数はたくさん必要であった。低い投下高度では、投下回数に種間の差が大きかった。

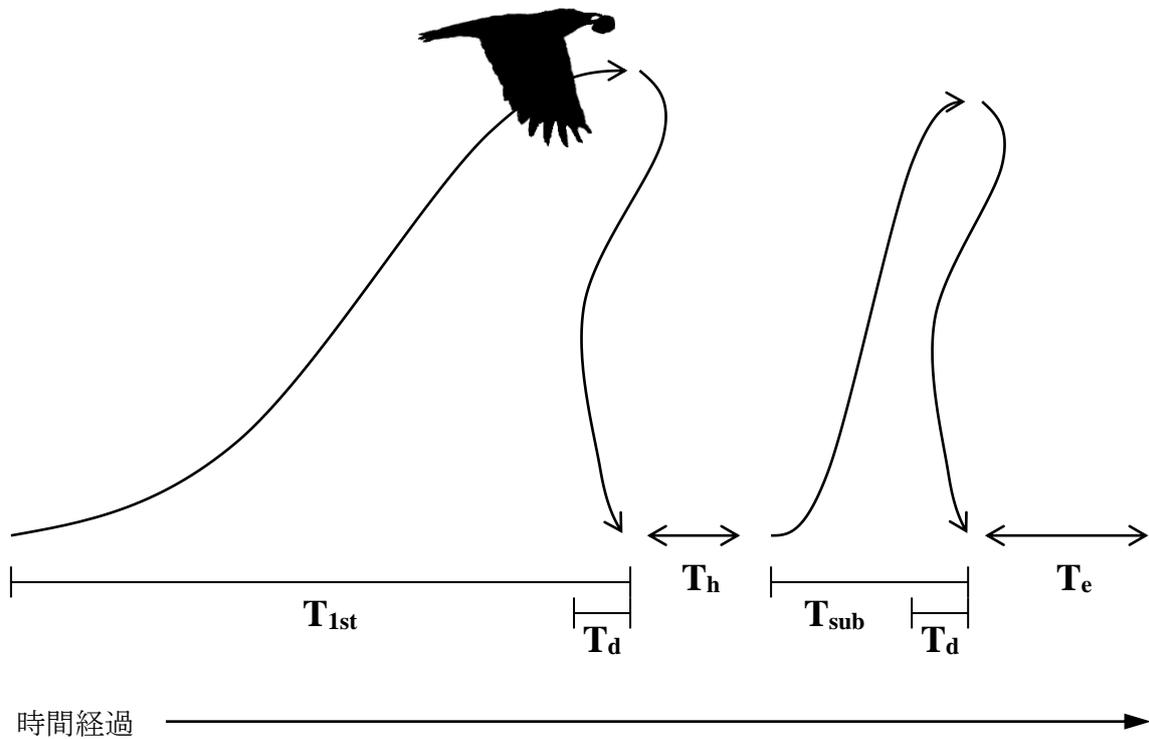


図 5. 餌落とし行動の模式図. 1 回で殻が割れることもあったが, 10 回以上続くこともあった. 投下が複数回に及んだ場合, すべての投下の平均を投下高度とした. 餌を得て飛び立ってから着地までの時間  $T_{1st}$ , 着地後次の投下のために飛び立つまでの時間  $T_h$ , 2 回目以降の投下のために飛び立ってから着地までの時間  $T_{sub}$ , 最後の投下の後, 割れた餌から中身を取り出して食べるのにかかった時間  $T_e$ , 餌を放してから着地までの降下にかかった時間  $T_d$  をそれぞれストップウォッチで測定した.

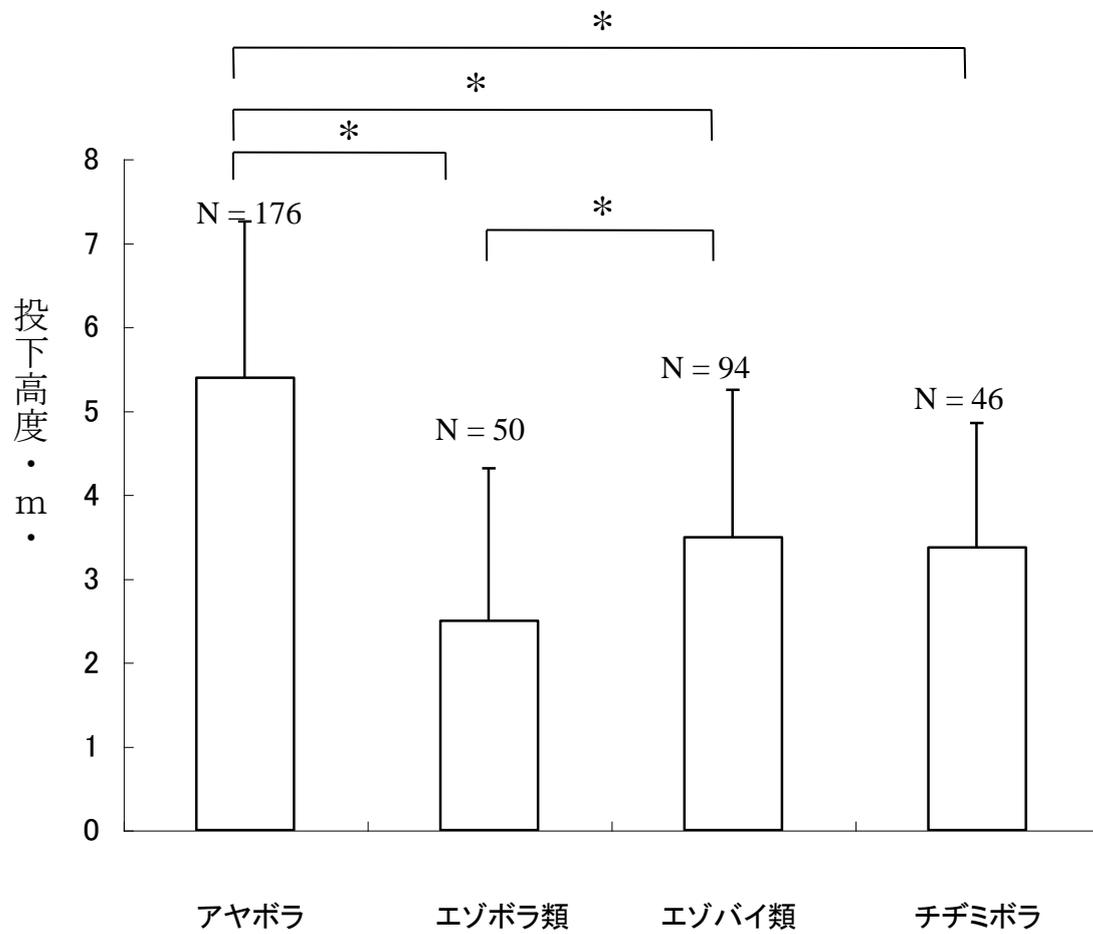


図 6. ハシボソガラスがそれぞれの巻貝を落としていた高さ. \*は Sheffe の多重比較検定において,  $\alpha=0.05$  で有意差が見られた組み合わせ.

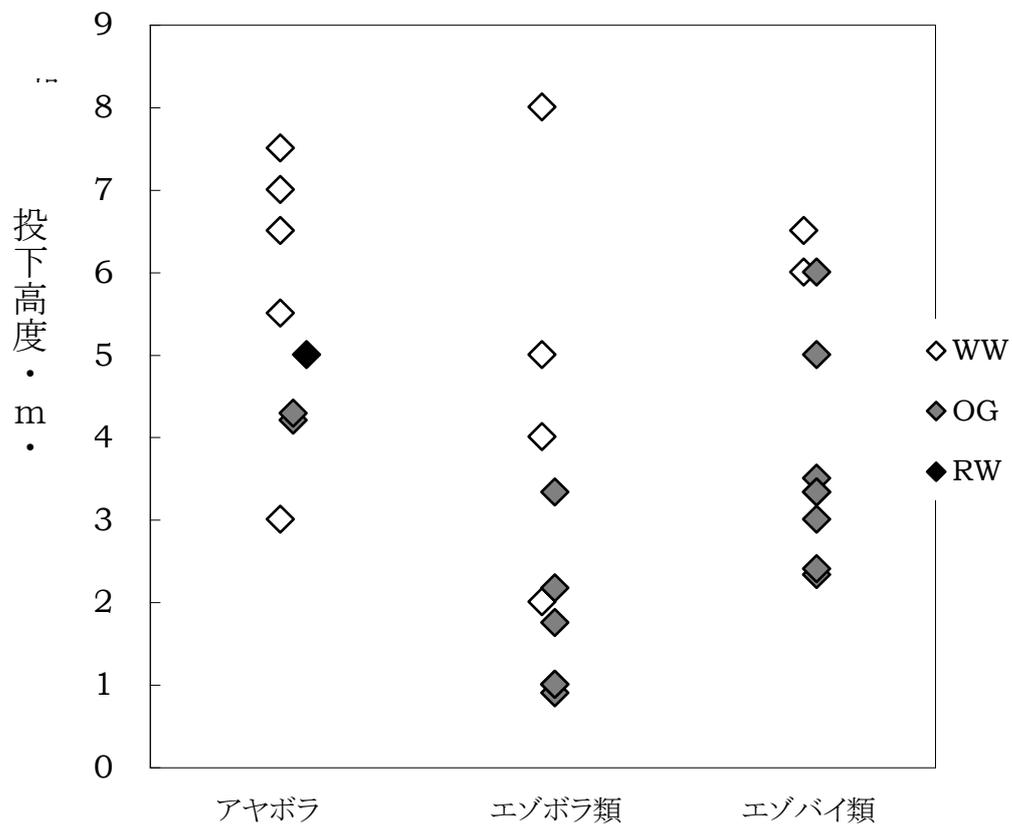


図 7. 標識した 3 羽のハシボソガラスが選択した投下高度. 3 羽のうち, 複数回観察された 2 羽について分析した (two-factor ANOVA). WW と OG は巻貝の種ごとに投下高度を使い分けていた. (本文を参照).

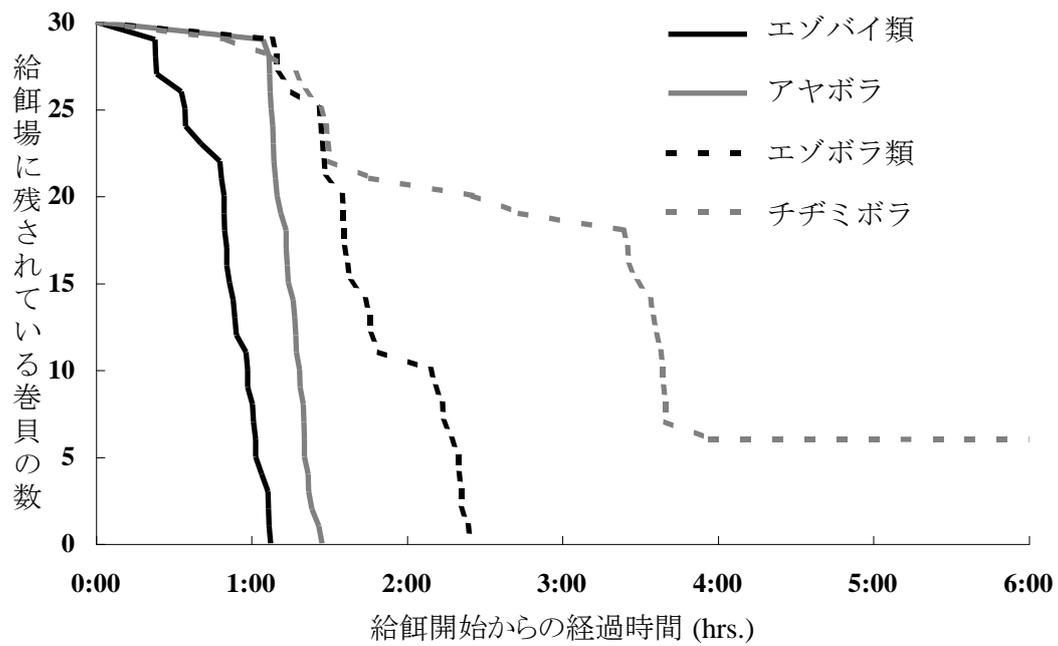


図 8. 時間経過と給餌した巻貝の減少. 4種の巻貝をそれぞれ 30 ずつ給餌し, ハシボソガラスが持ち去った時間を, ビデオカメラによって記録した. ハシボソガラスは, 巻貝の種を識別して, 選択的に持ち去っていた.

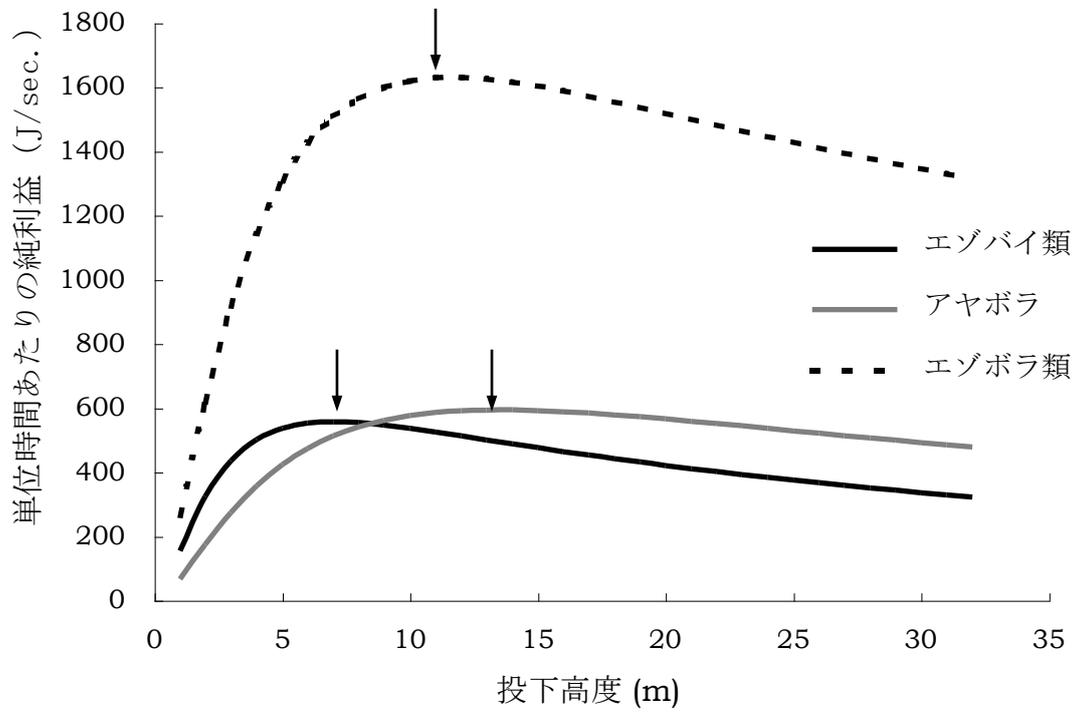


図9. 数理モデルによる投下高度と単位時間あたりの純利益の関係. 矢印はそれぞれの巻貝ごとに予測された最適投下高度.