

〈原著〉

長野県北部のチョウゲンボウ集団営巣地における
メス個体間の干渉回避本村 健^{*.1}・重岡昌子²・藤井 幹³・松永聡美³・出口翔大⁴・水谷瑞希⁵

Avoiding interference among females of colonial-nesting common kestrels in northern Nagano Prefecture.

Ken MOTOMURA^{*,1}, Masako SHIGEOKA², Takashi FUJII³, Satomi MATSUNAGA³, Shota DEGUCHI⁴, Mizuki MIZUTANI⁵
 (¹Nakano City Board of Education Secretariat, Miyoshi-cho, Nakano City, Nagano, 383-8614, ²Jusan-gake kestrels
 Conservation Group, ³Japanese Society for Preservation of Birds, ⁴Fukui City Museum of Natural History ⁵Institute of
 Nature Education in Shiga Heights, Faculty of Education, Shinshu University. *E-mail : motomura-ken@city.nakano.
 nagano.jp) *Bulletin of the Institute of Nature Education in Shiga Heights, Shinshu University* 60 : 1-7 (2023).

From March to June 2022, we investigated the interference and home range overlap between two female common
 kestrels (IDs : “Northeast” and “Southeast”) of neighborhood pairs in a colony in northern Nagano Prefecture.
 Individual behavior of the kestrels around the nest was recorded using binoculars and a telescope. Each pair of
 kestrels was observed for two hours at three-day intervals. The survey time was gradually shifted from 5 : 00 in the
 morning to 19 : 00 in the evening. The home range sizes of two adult female kestrels were surveyed by radio-tracking.
 We recorded the locations obtained from the radio-tracking on a 1 : 3000 map. Sizes of the home range were
 estimated by the Minimum Convex Polygon, the 95 % Kernel Method, and the 50 % Kernel Method (for core areas).

The total survey time of kestrel behavior was 40 hours for the female of the “Northeast” pair and 20 hours for the
 female of the “Southeast” pair. The “Northeast” female interfered only with the females of the “Northwest” pair, which
 accounted for 0.04 % of the total observation time. The “Southeast” female interfered only with the “Southwest” paired
 females, accounting for 0.67 % for the total observation time. The estimated home range sizes of individual
 “Northeast” was 29.39 ha (the Minimum Convex Polygon), 17.06 ha (95 % Kernel), and 3.05 ha (50 % Kernel). The
 estimated home range sizes of individual “Southeast” was 13.41 ha (the Minimum Convex Polygon), 13.44 ha
 (95 % Kernel), and 2.02 ha (50 % Kernel). The Minimum Convex Polygon size for each breeding stage of the two
 individuals was the largest at the late nestling stage. During the courtship and nestling stages, when two individuals
 were observed and tracked at the same time, the home ranges estimated by the Minimum Convex Polygons of the two
 individuals did not overlap. We found that females in colonial-nesting of kestrels interfered less spatially and
 temporally, although their home ranges overlapped with neighborhood pairs during the entire breeding season. Our
 results suggest that female kestrels are partitioning their home ranges spatially and temporally and avoiding
 interactions with neighborhood nesting individuals to reduce their cost of inter-individual interferences in a colony.

Keywords : Common kestrel, colony, female, interference, home range

はじめに

群れで生活する動物には、採食や捕食に関する利益がある。その一方で、しばしば同種の他個体を排除して資源を守ろうとする。そのため、群れの中での最も近隣の個体との距離は、群れ生活することの利益とコストのバランスで決まっていると考えられている (Krebs & Davies 1987)。群れ生活の中でも

鳥類の群れ生活のコストの一つは、群れが大きくなると、鳥の出会いが頻繁になり攻撃に使う時間が増加し、警戒や採食に使う時間が減少することである (Krebs & Davies 1987)。そして鳥類の集団営巣の形成については、採餌効率や天敵からの捕食率、そして婚外交尾率などの社会的な利益とコストの関係から最適サイズが決定されることが報告されている (藤田 2002)。そのため、集団営巣においてそのコストを減少させるためには、近隣で営巣する個体との接触を回避し行動圏を分離させることが有利であると推察される。

チョウゲンボウ *Falco tinnunculus* は、ハヤブサ科の小型猛禽類である。チョウゲンボウは、一般的に

¹ 中野市教育委員会 (〒383-8614 中野市三好町一丁目 3 番 19号)

² 十三屋チョウゲンボウ応援団

³ 公益財団法人日本鳥類保護連盟

⁴ 福井市自然史博物館

⁵ 信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設

は他の多くの猛禽類と同じように単独のつがいで営巣を行うが、希に集団営巣を行うことが報告されている。チョウゲンボウの集団営巣は、スペイン、ドイツ、日本、ノルウェー、ロシア、オーストリア、南アフリカ共和国で記録されているが (Village 1990)、その密度が最も高いのは日本であると考えられている (本村 2009)。チョウゲンボウの集団営巣は崖や人工建造物の横穴等で行われ、巣間距離は1 m～約300 mである (中野市教育委員会 2005, Cade 1982)。営巣数は、年や営巣地ごとに2つがいがから28つがいまで変動することが知られている (Village 1990)。チョウゲンボウの集団営巣は他の種の集団営巣と異なり、集団採餌や集団防衛等の明確な利益が見られない (本村 2009)。そのため、集団営巣のコストを抑えるために、個体間の行動圏を分離して干渉を回避している可能性がある。しかし、チョウゲンボウの集団営巣地における隣接するつがいと干渉や行動圏の重複については明らかにされていない。

そこで本研究では、長野県北部のチョウゲンボウの集団営巣地における隣接するつがいにおいて、メス個体の干渉や行動圏の重複の有無について明らかにした。今回メスに着目したのは、主にヒナへの給餌と防衛のためオスよりも巣場所付近に長く滞在するためである (Village 1990)。

調査範囲と調査方法

調査は2022年の繁殖期である3月から6月に、長野県の北部に位置する長野市、須坂市、上高井郡小布施町にまたがる平野部において行った (図1)。調査範囲には水田、果樹園、河川、河川敷の草地等があり、平均標高は約330 mである。調査では、定点観察による隣接つがいと干渉時間と、個体の追跡による行動圏の重複について確認した。



図1. 調査地の範囲。背景図は地理院タイル

定点観察では、隣接つがいと干渉は攻撃行動とし (Village 1990)、2時間の定点観察を3日間以上の間隔で行い (Gaibani *et al.* 2005)、干渉時間を時刻とともに記録した。個体の確認には、8倍の双眼鏡と60倍の望遠鏡を使用した。

個体の追跡は、捕獲した個体に電波発信機を装着し、その電波を追跡するラジオテレメトリー法とした (Bustamante 1994)。今回は、チョウゲンボウの個体の行動に影響がないとされる体重4 %以下の電波発信機を、中央の尾羽2本に接着材と糸で装着した。また同時に個体識別用のカラーリングも両脚に装着した (4森推鳥第1号の7)。放鳥後、発信される電波を追跡し、調査個体の測位を行った。電波追跡には、方向探査用指向性アンテナ (4素子八木アンテナ) と携帯用電波受信機 (八重洲無線株式会社製 FT-290mkII) を使用した。個体の確認には、8倍の双眼鏡と60倍の望遠鏡を使用し、位置は3000分の1の地形図に時刻とともに記録した。個体が移動した場合は、移動した位置、時刻を記録し、個体を確認できなくなるまで継続した。行動圏の推定は、最外郭法とカーネル法の2つの手法でおこなった。最外郭法については、他の報告でもっとも多く用いられている100 %最外郭領域とした (例えば Village 1982)。カーネル法による行動圏面積の推定には、統計解析パッケージ R ver.4.2.2 (R Development Core Team 2022) およびその追加ライブラリである AdehabitatHR (Calenge 2006) を用いた。カーネル法については定法に従い、存在確率95 %の範囲を行動圏、50 %の範囲をコアエリアとした (尾崎・工藤 2002)。確認間隔は藤田ら (2015) にない30分以上とした。行動圏は、各個体について追跡期間全体で推定した。また、チョウゲンボウは繁殖ステージが遅れるつがいも存在し (本村ら 2018)、時間的な行動圏重複の有無を確認するため、最外郭行動圏は繁殖ステージごとに位置の確認と面積を算出した。なお、繁殖ステージにおける巣内育雛期については、メスが抱雛を行う時期を前期、抱雛を行わなくなった時期を後期とした (Village 1990)。

調査対象の個体は長野県北部の人工建造物の集団営巣地に営巣するメス2個体で、いずれの個体にも発信機およびカラーリングを装着し放鳥した。この集団営巣地では、2022年は6つがいが営巣した。調査対象の2個体は、巣の位置から北東つがいメス、南東つがいメスとした。この2個体の巣間距離は約60 mであった。北東つがいの巣から南東つがいの次

に近い巣は北西つがいとし、巣間距離は約70mであった。南東つがいは北東つがいよりも北西つがいの巣が近く、巣間距離は約40mであった。南東つがいの巣から3番目に近い巣は南西つがいとし、巣間距離は約100mであった（図2）。

結果

北東つがいメスは、2022年3月12日に放鳥した成鳥であり体重は214g、同年6月28日まで定点観察と追跡を行い、観察時間は40時間、追跡時間は59時間23分で測位地点数は102であった。この個体は3月22日につがいのオスが捕食されたことが確認され、再びつがい形成を行った。その影響であるのかは明らかではないが、繁殖ステージの進行が他のつがいより遅れた。南東つがいメスは2022年3月13日に放鳥した成鳥であり体重は244g、同年5月22日まで定点観察と追跡を行い、観察時間は20時間、追跡時間は31時間34分で測位地点数は54であった。なお南東つがいメスは、抱卵期から巣内育雛期前期にかけて巣内から発信される電波受信が不可能となり、さらに巣外育雛期後期に巣を放棄し繁殖地から移動した。

北東つがいメスと南東つがいメスの定点観察時間における隣接するつがいとの干渉時間および観察時間に対する割合を表1に示した。北東つがいメスは

観察中に北西つがいのメスと1分間の干渉があり、全観察時間に対する割合は0.04%であった。それ以外の隣接つがいとの干渉は観察されなかった。南東つがいメスは観察中に南西つがいのメスと8分間の干渉があり、全観察時間に対する割合は0.67%であった。それ以外の隣接つがいとの干渉は観察されなかった。

追跡期間全体の北東つがいメスの測位地点における最外郭行動圏と、行動圏（95%カーネル）およびコアエリア（50%カーネル）を図3に、面積を表2に示した。北東つがいメスは、最外郭行動圏面積は29.39ha、行動圏面積（95%カーネル）は17.06ha、コアエリア面積（50%カーネル）は3.05haであった。追跡期間全体の南東つがいメスの測位地点における最外郭行動圏と、行動圏（95%カーネル）およびコアエリア（50%カーネル）を図3に、面積を表2に示した。南東つがいメスは、最外郭行動圏面積は13.41ha、行動圏面積（95%カーネル）は13.44ha、コアエリア面積（50%カーネル）は2.02haであった。この2個体の最外郭行動圏、行動圏（95%カーネル）およびコアエリア（50%カーネル）はいずれも重複していた（図3、表2）。

北東つがいメスと南東つがいメスの、繁殖ステージごとの最外郭行動圏面積と重複の有無を表3に示

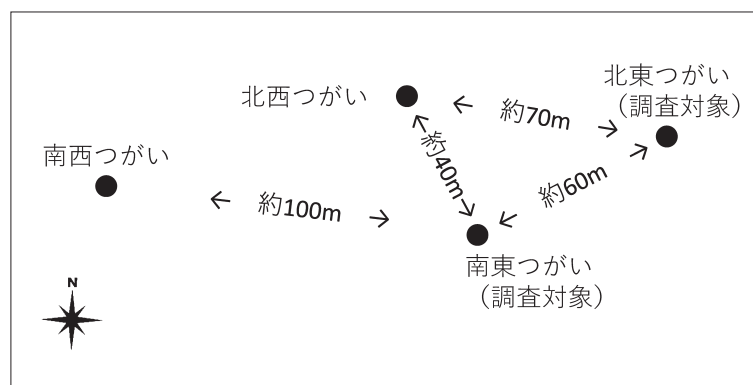


図2. 調査対象つがいと隣接するつがいの巣の位置（●は巣の位置）

表1. 北東つがいメスと南東つがいメスの定点観察時間における隣接するつがいとの干渉時間（上段左；分）、干渉回数（上段右；回）および観察時間に対する割合（下段；%）

調査個体	干渉対象個体			
	北東つがい メス	南東つがい メス	北西つがい	南西つがい
北東つがい メス	—	0 (0) 0.00	1 (1) 0.04	0 (0) 0.00
南東つがい メス	0 (0) 0.00	—	0 (0) 0.00	8 (2) 0.67

した。3月13日から3月16日の期間はいずれの個体もつがい形成期であり、最外郭行動圏面積は北東つがいメスが0.94ha、南東つがいメスが1.29haで

あった。最外郭行動圏の重複は確認されなかった（表3、図4）。4月24日から5月10日の期間は北東つがいメスは抱卵期で、最外郭行動圏面積は

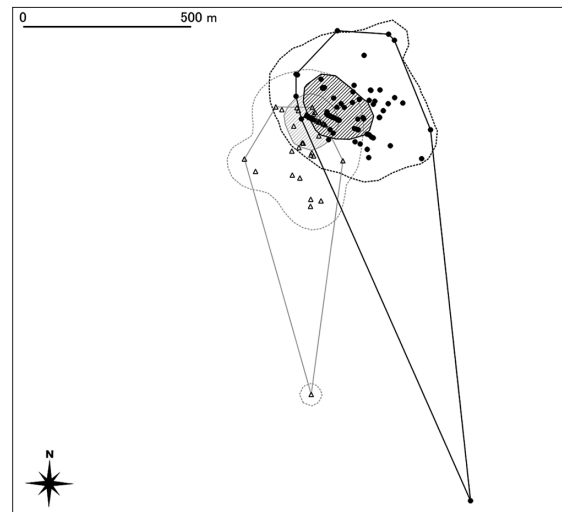


図3. 全調査期間における北東つがいメス（●）と南東つがいメス（△）の測位地点、最外郭行動圏（実線）、95%カーネル（点線）と50%カーネル（網掛け）により推定された行動圏。黒線は北東つがいメスの、灰色の線は南東つがいメスの行動圏をそれぞれ表す。

表2. 追跡期間全体の北東つがいメスと南東つがいメスの測位地点における最外郭行動圏、行動圏（95%カーネル）、およびコアエリア（50%カーネル）の面積（ha）と重複の有無

調査個体	最外郭行動圏	行動圏 (95%カーネル)	コアエリア (50%カーネル)
北東つがいメス	29.39	17.06	3.05
南東つがいメス	13.41	13.44	2.02
重複	あり	あり	あり

表3. 北東つがいメスと南東つがいメスの繁殖ステージごとの最外郭行動圏面積（上段；ha）、測位地点数（下段；点）と重複の有無

調査個体	調査期間				
	2022年3月13日 ～3月16日	2022年4月24日 ～5月10日	2022年5月12日 ～5月22日	2022年5月25日 ～6月12日	2022年6月15日 ～6月28日
北東つがいメス	つがい形成期	抱卵期	巣内育雛期前期	巣内育雛期後期	巣外育雛期
	0.94 10	0.46 8	0.58 13	24.26 59	4.54 12
南東つがいメス	つがい形成期	—	巣内育雛期後期	—	—
	1.29 9	—	12.45 45	—	—
重複	なし	—	なし	—	—

0.46haであった。この期間は南東つがいメスは発信電波が受信できず、抱卵期から巣内育雛期前期と推定されたが、確認はできなかった。なお、抱卵期の北東つがいメスの最外郭行動圏は、つがい形成期に記録された南東つがいメスの最外郭行動圏との重複は確認されなかった（図5）。5月12日から5月22日の期間は北東つがいメスが巣内育雛期前期で最外郭行動圏面積は0.58ha、南東つがいメスは巣内育雛期後期で最外郭行動圏は南側に拡大し、面積は12.45haであった。最外郭行動圏の重複は確認されなかった（表3、図6）。5月25日から6月12日の期間は北東つがいメスは巣内育雛期後期で最外郭行

動圏は南側へ拡大し、面積は24.26haであった（表3、図7）。南東つがいメスは巣を放棄し繁殖地から移動したため行動圏の確認はできなかった。なお、巣内育雛期後期の北東つがいメスの最外郭行動圏は、つがい形成期と巣内育雛期後期に記録された南東つがいメスの最外郭行動圏との重複が確認された（図7）。6月15日から6月28日の期間は北東つがいメスは巣外育雛期で最外郭行動圏面積は4.54haであった（表3、図8）。なお、巣外育雛期の北東つがいメスの最外郭行動圏は、つがい形成期と巣内育雛期後期に記録された南東つがいメスの最外郭行動圏との重複が確認された（図8）。

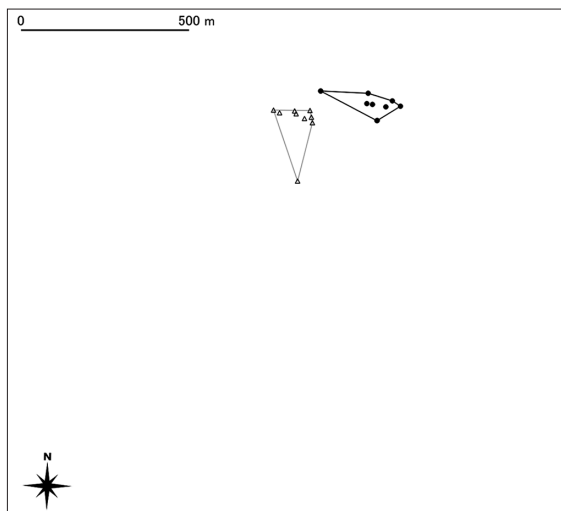


図4. 3月13日から3月16日の期間（つがい形成期）の、北東つがいメス（●）と南東つがいメス（△）の測位地点と最外郭行動圏（黒線：北東つがいメス、灰色線：南東つがいメス）

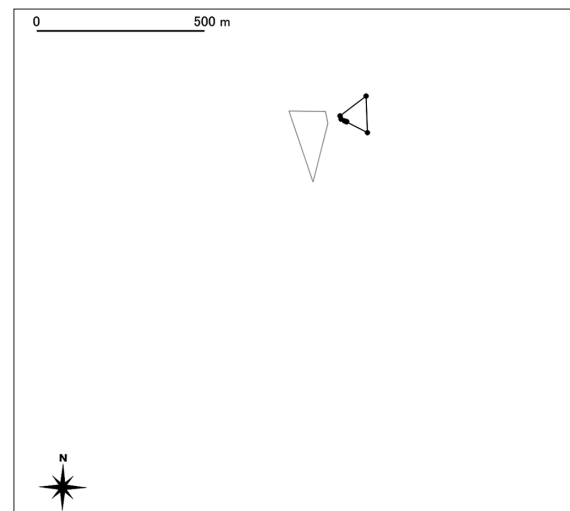


図5. 4月24日から5月10日の期間の、北東つがいメスの抱卵期における測位地点（●）と最外郭行動圏（黒線）、南東つがいメスのつがい形成期における最外郭行動圏（灰色線）を併せて示した

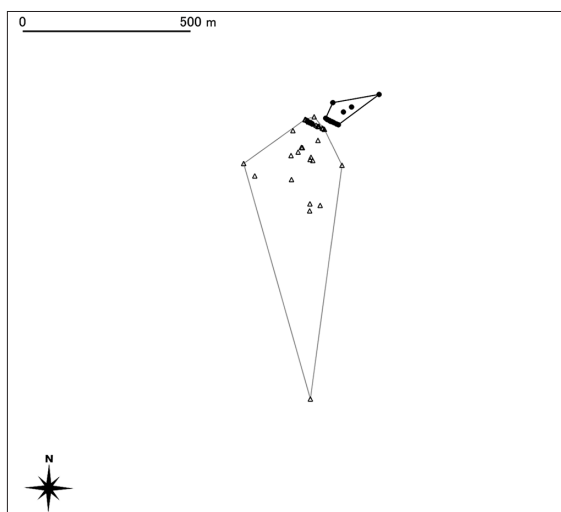


図6. 5月12日から5月22日の期間の、北東つがいメス（巣内育雛期前期）の測位地点（●）と最外郭行動圏（黒線）、および南東つがいメス（巣内育雛期後期）の測位地点（△）と最外郭行動圏（灰色線）

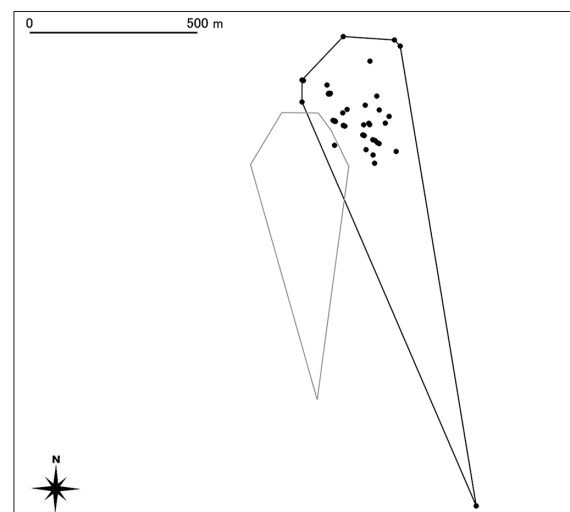


図7. 5月25日から6月12日の期間の、北東つがいメス（巣内育雛期後期）における測位地点、最外郭行動圏（実線）、南東つがいメスの最外郭行動圏（灰色線）を併せて示した

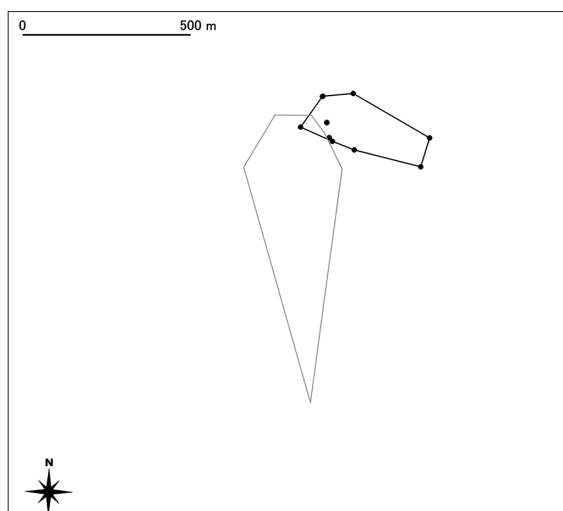


図8. 6月15日から6月28日の期間の北東つがいメス（緑点）の巣内育雛期後期における測位地点（●）と最外郭行動圏（黒線）、南東つがいメスの最外郭行動圏（灰色線）を併せて示した

考察

北東つがいメスは北西つがいのメスと干渉があり、全観察時間に対する割合は0.04%であった。それ以外の隣接つがいの干渉は観察されなかった。北東つがいと北西つがいの巣間距離は約70mであったが干渉時間の割合は低く、また他のつがいの干渉もなく、干渉行動は少ないと考えられた。南東つがいメスは南西つがいのメスと干渉があり、全観察時間に対する割合は0.67%であった。それ以外の隣接つがいの干渉は観察されなかった。南東つがいと南西つがいの巣間距離は約100mであったが干渉時間の割合は低く、また他のつがいの干渉もなく、干渉行動は少ないと考えられた。この2個体の観察結果からは、集団営巣を行うチョウゲンボウのメス個体は、隣接個体との干渉が少ない可能性がある。

追跡期間全体の、北東つがいメスの追跡位置における最外郭行動圏面積は29.39ha、行動圏面積（95%カーネル）は17.06ha、コアエリア面積（50%カーネル）は3.05haであり、同じく南東つがいメスの最外郭行動圏面積は13.41ha、行動圏面積（95%カーネル）は13.44ha、コアエリア面積（50%カーネル）は2.02haであった。長野県中野市における2020年と2021年の単独営巣のメス2個体の最外郭行動圏面積は115.7haと90.2ha、行動圏面積（95%カーネル）は52.9haと61.3ha、コアエリア面積（50%カーネル）は7.5haと5.8haであり（本村ら 2021, 本村ら 2022）、いずれも集団営巣を行った今回のメス2個体より大きい。チョウゲン

ボウの行動圏面積は内部環境の餌場としての質が高い場合に狭くなるため（本村ら 2022）、今回調査対象の集団営巣を行ったメス個体は巣周辺の餌場環境の質が高いことが考えられた。また、集団営巣のため、隣接つがいの巣間距離の短さが行動圏面積が小さいことに関係している可能性もある。そして調査対象の2個体の追跡期間全体の最外郭行動圏、行動圏（95%カーネル）およびコアエリア（50%カーネル）はいずれも重複していた。その中でもコアエリアは、動物の生息場所内で特に利用頻度の高い場所であるため（三田村 2015）、今回の結果では2個体の繁殖活動における重要な範囲が重複した。

北東つがいメスと南東つがいメスの繁殖ステージごとの最外郭行動圏面積は、いずれも巣内育雛期後期が最大であった。巣内育雛期後期にメス個体は抱雛を行うことがなくなり、オスの餌搬入量が少ない場合に巣から離れた餌場に採餌に行く（Wiehn & Korpiimäki 1997）。今回のいずれのメスも同様の理由で、巣外育雛期後期に最外郭行動圏が拡大したと考えられた。同時に2個体の追跡が可能だった3月13日から3月16日と5月12日から5月22日の期間は、最外郭行動圏の重複は確認されなかった。5月12日から5月22日の期間は、北東つがいメスは巣内育雛期前期であり巣外での活動も観察されており、いずれの個体もつがい形成期であった3月13日から3月16日とともに、最外郭行動圏が重複しなかったことから干渉を回避していたことが推察された。また、南東つがいメスの3月13日から3月16日の期間のつがい形成期に記録された最外郭行動圏と4月24日から5月10日の期間の北東つがいの抱卵期の最外郭行動圏が重なっていなかったことと、南東つがいメスのつがい形成期と巣内育雛期後期に記録された最外郭行動圏に北東つがいの5月25日から6月12日と6月15日から6月28日の期間の最外郭行動圏が重複したことから、南東つがいメスが巣を放棄し移動したため干渉の可能性がなくなり、北東つがいメスがその後の行動圏を拡大したと考えられた。

以上から、チョウゲンボウの集団営巣におけるメス個体は、繁殖期全体としての行動圏は隣接するつがいと重複する部分はあるものの、空間的および時間的に干渉を回避していることが明らかになった。それは、集団営巣における個体間干渉によるコストを減少させるために、近隣で営巣する個体との接触を避け行動圏を空間的および時間的に分離させていると考えられる。チョウゲンボウは一般的には単独つがいで営巣し、集団営巣は希なケースである

(Village 1990)。集団で営巣するためには大きな人工建造物や崖面が必要であり、また周辺には複数つがいがい利用できる広い餌場が必要である（本村ら 2001）。そして今回の結果からは、近隣で営巣するつがいとの干渉を回避しても、繁殖が可能な行動圏が確保できる餌場の質が必要なことも示唆された。チョウゲンボウの集団営巣は集団採餌や集団防衛を行わず、その形成要因は不明とされている（Village 1990）。またその集団営巣は、日本でのみ記録が多い（本村 2009）。今回の結果からは、集団営巣を行うチョウゲンボウのメスがコストの低減を行っていることが示唆されたが、チョウゲンボウの集団営巣の利益の解明が形成要因を理解するうえで必要である。長野県中野市に所在する天然記念物「十三崖のチョウゲンボウ繁殖地」は、崖地の集団営巣地として世界的に希少であるものの、2020年からチョウゲンボウの営巣は確認されていない（本村未発表）。今回の結果であるメス個体が近隣つがいとの干渉を回避するというコスト低減と、これから解明が期待される集団営巣の利益を考慮に入れながら営巣場所や周辺環境の保全を実施することで、今後「十三崖のチョウゲンボウ繁殖地」の集団営巣が再生することが期待される。

謝辞

本研究を実施するにあたって、信州大学の中村浩志博士と東京大学の久野真純博士には様々なご助言をいただいた。常田英士氏と古平幸正氏には、調査におけるご配慮をいただいた。感謝申し上げます。本調査は文化庁天然記念物再生事業の一部である。

引用文献

- Bustamante, J. (1994) Behavior of colonial common kestrels (*Falco tinnunculus*) during the post-fledging dependence period in southwestern Spain. *J Raptor Res.* **28** (2) : 79-83
- Cade, T. J. (1982) *The falcons of the world*. Cornell University Press, New York.
- Calenge, C. (2006) The package adehabitat for the R software : a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, **197**, 516-519
- 藤田紀之・服部俊宏・東 淳樹・尾上 舞・矢澤正人・瀬川典久 (2015) ハシブトガラスの行動圏特性の把握と個体数調整対策のための計画圏域の検討. *農村計画学会誌* **34** : 160-166
- 藤田 剛 (2002) 「鳥類の営巣様式—集団営巣から単独営巣まで—」これからの鳥類学 山岸 哲・樋口 広芳共編. 裳華房, 東京.
- Gaibani, G., Csermely, D., & Korpimäki, E. (2005) Parental care of kestrels living in stable and varying environmental conditions. *J Ethol* **23** : 63-67
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1987) *An introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific publications Ltd.
- 三田村啓理 (2015) バイオテレメトリーを用いた水圏動物の回帰・固執行動に関する研究. *Nippon Suisan Gakkaishi* **81** : 651-654
- 本村 健 (2009) 営巣地と採食地を回復する—チョウゲンボウ—. 「日本の希少鳥類を守る」(山岸哲編), pp. 205-223. 京都大学出版会, 京都.
- 本村 健・関島恒夫・堀藤正義・大石麻美・阿部 學 (2001) チョウゲンボウの営巣密度と営巣場所条件および周辺環境の関係. *日本鳥学会誌* **50** : 17-23.
- 本村 健・重岡昌子・常田英士・藤井 幹・松永聡美・水谷瑞希 (2021) 長野県中野市で繁殖するチョウゲンボウメス個体の行動圏と環境利用. *信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績* **58** : 1-7
- 本村 健・重岡昌子・常田英士・藤井 幹・松永聡美・水谷瑞希 (2022) 長野県中野市におけるチョウゲンボウの行動圏面積と内部環境割合の関係. *信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績* **59** : 1-7
- 本村 健・常田英士・藤井 幹・松永聡美 (2018) 長野県中野市で夏期まで繁殖したチョウゲンボウの環境利用. *信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績* **55** : 1-4
- 中野市教育委員会 (2005) 平成16年度チョウゲンボウ繁殖地環境整備計画報告書. 中野市教育委員会, 中野.
- 尾崎研一・工藤琢磨 (2002) 行動圏：その推定法、及び観察点間の自己相関の影響. *日本生態学会誌* **52** : 233-242
- R Development Core Team (2022). R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Village, A., (1982) The home range and density of Kestrels in relation to vole abundance. *J. Ani. Ecol.* **51** : 413-428.
- Village, A. (1990) *The Kestrel*. T & AD Poyser, London.
- Wiehn, J. & E. Korpimäki. (1997) Food limitation on brood size : experimental evidence in the Eurasian kestrel. *Ecol-ogy* **78** : 2043-2050.