— 総 説 —

鳥類における生活史研究の最新動向と課題

堀江明香 *

大阪市立大学大学院理学研究科 〒558-8585 大阪府大阪市住吉区杉本 3-3-138

(2013 年 10 月 29 日受付；2014 年 7 月 8 日受理)

キーワード：鳥類生活史，一腹卵数の進化，地理的変異，カロテノイド，密度効果。

日本鳥学会誌

*Japanese Journal of
Ornithology*

© The Ornithological Society
of Japan 2014

Sayaka HORIE*. 2014. Research trends and current issues in life-history studies of birds. *Jpn J Ornithol* 63: 197–233.

Abstract. The Class Aves is a traditional subject for studies of life-history evolution, yet the evolutionary mechanisms contributing to their diverse life-histories are still under discussion. Ricklefs (2000a) divided the history of research into life-history evolution into two periods; during the first period natural selection was established as the primary formative mechanism of life-history evolution, and during the second period (continuing until the present day) the idea that the evolutionary response to selection provided the basis for understanding variation in life-history traits among organisms was examined. In about 2000, several new perspectives were provided on life-history evolution: i.e. the evolution of life-history traits other than clutch size (e.g. developmental rate), the exploration of new selection pressures affecting life-history, and understanding the intrinsic mechanisms of the evolution of life-history. Thus more recent studies are useful in creating a foundation for the comprehensive explanation of evolutionary mechanisms of varied life-histories. In this review, I have listed and organized almost all of the environmental factors that are believed to have an evolutionary effect on avian life-history traits. Studies are separable into two types, those that detect the effects of environmental factor on individual or intra-population life-histories, and those that evaluate evolutionary change of life-history traits by means of inter-specific or inter-population comparisons. The latter approach is relatively scarce. Finally, I discuss future issues for studying avian life-history evolution and the effectiveness of studying these issues in Japan.

Key words: Avian life-history, Evolution of clutch size, Geographic variation, Carotenoid, Density dependence.

Department of Biology and Geosciences, Graduate School of Science, Osaka City University, 3-3-138, Sugimoto-cho, Sumiyoshi-ku, Osaka 558-8585, Japan.

はじめに

生活史進化 (life-history evolution) は、生活史の多様性を進化生物学や量的遺伝学の観点から説明を試みる学問分野である (Roff 1992; Stearns 1992; Flatt & Heyland 2011)。生活史自体の把握は生物の研究の基礎であり、個体群生態学や群集生態学、行動生態学や保全生態学などあらゆる生態学研究のベースとなるが、この生活史進化の学問

的ゴールは種間・個体群間の生活史の多様性を複合的に説明することであり (Lack 1968; Roff 1992; Ricklefs 2000b)、生物学の本質的な課題と位置づけられる。その研究手法は遺伝学的なアプローチと表現型的なアプローチに大きく分けられており、前者は生活史形質の表現型を量的遺伝の観点で評価する手法、後者は適応度を最大にする生活史の組み合わせを環境要因と対応させて探る手法である (Lessells 1991)。遺伝学的なアプローチでは、生活史形質 (表現型値) を遺伝子型値と環境偏差とに分離してその進化的動向を定式化することを目的としている (Lande 1982)。一方、表現型的ア

* E-mail: zosterops_sayaensis@yahoo.co.jp

doi:10.3838/jjo.63.197

JOI:JST.JSTAGE/jjo/63.197

プローチでは、生活史形質間のトレードオフや、生活史形質にはたらく物理的・生理的・系統的制約を明らかにした上で、各環境下での最適生活史を議論する。前者は育種学分野で発達してきた集団遺伝学的手法であり、遺伝的な影響と環境が繁殖開始年齢や老化時期の個体間・個体内変異をどのように説明するかといった研究が、近年、野生の鳥類個体群を用いて急速に進みつつある (Merilä & Sheldon 2001; Brommer et al. 2005; Charmantier et al. 2005, 2006)。それに対して、後者は生活史の研究としてより一般的なアプローチである。

現在、生活史形質として重要視されているものには出生時の体サイズ、成長パターン、性成熟時の年齢、性成熟時の体サイズ、子の数・サイズ・性比、年齢や体サイズ依存的な繁殖投資、年齢や体サイズ依存的な死亡率、寿命が挙げられる (Stearns 1992; Flatt & Heyland 2011)。各生活史形質はそれぞれの種・個体群に特有な年齢依存的死亡パターンのもとで、生涯を通じた適応度が最大になるようなバランスで進化する (Schaffer 1974; Hirshfield & Tinkle 1975; Michod 1979; Reznick 1990; Stearns 1992)。生活史形質の間には互いにエネルギー的なトレードオフの関係が成り立つことが多い (例えば、成長と繁殖、繁殖と生存、現在の繁殖投資と将来の繁殖投資など)、最適なエネルギー配分は各年齢群での死亡率に強い影響を受ける。この、各年齢での死亡率および投資エネルギー量に影響を与える環境要因こそが生活史の進化を駆動する選択圧である。

生活史形質に影響する環境要因の特定には3つのステップがあると考えられる。まず、生活史形質の変異に存在する一定のパターンを見つけること。次にそのパターンを説明する選択圧の候補を絞り込み、生活史との対応関係を検証するための作業仮説を立てること。そして、作業仮説を検証するために、単一の環境要因だけを変動させて生活史形質の応答をみる実験や、複数の要因を考慮したモデルの構築などを行うことである。それぞれのステップは連続的であり、相補的である。生活史進化に関わる研究はこれら3つのステップのいずれかに分類可能であり、種内変異・種間変異それぞれを対象に行われてきた。Martin (1995) は、生活史形質が環境要因に応じて進化的な応答を見せるかどうかには、種間比較が重要だと主張している。各選択圧候補が実際に生活史に影響するかどうかを一個体群内でのみ検証した場合、主に検出されるのは環境変量に対する可塑的な応答

であり、その環境要因が進化的な駆動力を持つかどうかまでは確かめられないからである。そのため、実際に各環境要因が進化的な駆動力を持つかどうかを確かめるには、異なる生活史特性を持つさまざまな種を比較すべきだとした (Martin 1995)。しかし当然ながら、種間比較には系統学的な類縁関係の考慮を必要とする。近年では、分子データの蓄積や手法の改善などにより、種間の系統関係を知るのは難しいことではない。そこで、異なる環境に生息する同属種をペアにした上で比較する方法や (高次分類群内比較法, Stearns 1983)、既存の系統樹の情報から分岐点の種の形質を推定し、枝分かれ直下の分岐点の種あるいは現存種のペアを比較する方法 (独立比較法, Felsenstein 1985; Grafen 1989) などの系統種間比較法を用いて、系統を考慮した種間比較が行われつつある (Harvey & Pagel 1991; 粕谷 1995 など)。しかし、系統関係の異なる幅広い分類群で一貫した比較を行うことはやはり難しい。個体や個体群レベルでの比較や、長期的なモニタリングなど、複数のスケールで相補的な検討を行うことが重要である。

鳥類は生活史進化の研究が古くから行われている分類群のひとつである。中でも、1940年代に Reginald Moreau, David Lack, Alexander Skutch の3名が発表した鳥類の一腹卵数の進化に関する論文は、生活史理論に関する議論の発端となった (Ricklefs 2000a)。彼らによる初期の研究は、生活史の違いを自然選択の視点で説明することの重要性を認識させた点や、注目すべき数多くの仮説を派生させた点で、生活史進化の分野の礎石と言えるだろう (Ricklefs 2000a, b; 永田 2002 など)。

しかしこれらの研究、特に一腹卵数に関する Lack の一連の研究 (Lack 1948, 1954, 1968) が鳥類の生活史進化の分野に強い影響力を持っているために、研究の視野が制限されているという意見もある。Martin (2004) は、鳥類における生活史進化の研究が、(1) 一腹卵数の進化、(2) 餌資源量の制限、(3) 北部温帯域での進化システム、の3つの視点を中心に行われてきたことを指摘し、これらを越えた視点で研究を行うことが鳥類の生活史進化の発展につながると述べた。その上で、これまで北部温帯域で重要視されてきた餌資源量・巣での子の捕食という選択圧が熱帯域や南半球に生息する鳥たちの生活史を説明できないことを指摘し、生活史に影響する様々な外的・内的要因の関係を代替仮説として提唱した (図1)。また

図1. 鳥類の生活史と環境要因の相互作用の仮説。四角でかこった斜体が環境要因。Martin (2004) を改変。A: 抱卵期, B: 育雛期

Fig. 1. Hypotheses explaining the interaction among various life-history traits and environmental factors. Italics indicate environmental factors. A: Incubation period, B: Nestling period. Drawing modified from Martin (2004).

Ricklefs & Wikelski (2002) は、生活史形質の決定機構として、環境に応じた表現型可塑性とその生理的基盤の解明が非常に重要だと強く主張した。彼らは、生物が変動環境に応答して形態や生理機能・行動の転換を行う際には、常に生理学的機構がその仲介として存在することを指摘し、今まで議論されてきた外的な環境要因のみではなく、個体内の免疫機構、代謝、内分泌機構といった生理学的な制約が生活史形質の進化に影響することを考慮すべきだと述べている (Ricklefs & Wikelski 2002)。

これらの研究の流れを受け、現在、鳥類の生活史進化の分野は 1) 餌資源や捕食圧以外の新たな選択圧の検証、2) 内分泌系や生理学的側面、抗酸化物質の関与を含めた至近的な機構の解明、というふたつの新しいアプローチを通して、生活史形質の進化機構を総合的に明らかにしようとする段階にある。研究の切り口の多様化と共に、これまであまり着目されていなかった生活史形質の進化機構についても研究が始まりつつある。具体的には、成長率や成長パターン、渡りの動態、卵への投資以外の繁殖投資などが生活史戦略として検討されている。これら、新たな要因の進化的影響の検討や要因間の相互作用、さらには至近的な機構の解明はまだ始まったばかりであり、生活史戦略の包括的な理解に向けて精力的に研究が進められている。

日本は南北に連なる列島群からなり、緯度・標高・島特性などの異なる多様な環境を内包している。このような地理的特性は、環境の違いと生活史形質の対応関係を表現型的なアプローチで調べるのに格好の場所である。しかし、日本において鳥類の生活史進化の研究を行っている例は非常に少なく、広域にわたる生活史の地理的変異についても関心は低い。そこで本稿は、生活史の変異パターン、およびそれらのパターンを導く主な選択圧候補を新旧の研究から網羅することで、日本の鳥学者にこの分野への関心を喚起することを目的とする。特に、生活史形質の変異が著しく、研究例も多いスズメ目鳥類を中心に概説する。生活史の変異パターンを説明しうる選択圧候補としては、1) 餌資源量、2) エネルギー源以外の必須資源、3) 卵・雛の捕食、4) 気候条件、5) 病原体および寄生者、6) 種内および種間の密度効果について概説した。また、生活史進化の至近的な機構として 7) 生活史形質間の相互作用の項を設け、さらに、活性酸素に代表されるフリーラジカルの影響と、

免疫機構の影響について、関連のある選択圧の項に概説した。これらの作業を通して各選択圧と生活史形質の関連を整理し、鳥類を材料とした生活史研究の今後の展望について議論したい。

生活史形質の変異パターン

1) 緯度勾配に沿ったクライン

世界的な規模で見られる鳥類生活史のバリエーションとしては、緯度勾配に沿った一腹卵数の変異が最も有名である (Moreau 1944; Lack 1947; Skutch 1949; Cody 1966; Stutchbury & Morton 2001; Jetz et al. 2008)。低緯度地方に生息する種ほど一腹卵数が少なく、高緯度になるにつれて一腹卵数が増加する。種間の傾向だけでなく、広域に分布する同種内でも同様の傾向が得られており、この傾向は開放巣をつくるスズメ目鳥類に特に顕著である (Koenig 1986; Donazar 1990; Young 1994; Dunn et al. 2000)。個体群中の一腹卵数は季節の進行と共に減少することが知られているが (seasonal decline)、その程度が緯度によって異なることも知られている。高緯度地域に生息するイエミソサザイ *Troglodytes aedon* では、繁殖期の進行と共に次第に一腹卵数が減少するが、低緯度地域の個体群ではそのような傾向は見られない (Young 1994)。

緯度に沿った生活史形質の違いは一腹卵数以外にも報告されており、熱帯域や南半球に生息する鳥ほど代謝率が低く、子の成長率が遅くて親による養育期間が長く、複数回繁殖する傾向が強く、成鳥の生存率が高いといった傾向が知られている (Skutch 1949; Lack 1968; Fogdon 1972; Russell 2000 など)。

すべての生活史形質は互いに影響しあっており、その種がもつ生活史形質の組みあわせは生活史戦略と呼ばれる。Pianka (1970) は両極にある生活史形質の組みあわせを示し、短寿命だが成長率が高く早熟で、生産性の高い生活史戦略を進化させる自然選択を r -選択 (r は内的自然増加率を示す)、長寿命で成長率や生産性が低く、他個体との競争力が高くなるような生活史戦略を進化させる自然選択を K -選択 (K は環境収容力を示す) と名付けた (表 1)。また、Martin (2004) は寿命の長短が他の生活史形質の基盤となると考え r -選択的な生活史戦略を短寿命型の生活史 (Fast life-history)、 K -選択的な生活史戦略を長寿命型の生活史 (Slow life-history) と表現した。緯度との関係で言うと、低緯度ほど長寿命型で K -選択的、

表 1. r -選択と K -選択の対応関係. Pianka (1970) より転載.
Table 1. Some of the correlations of r - and K -selection. From Pianka (1970).

	r -選択	K -選択
気候条件 Climate	変化に富むが, 予測不可能な場合が多い Variable and/or unpredictably	安定しており, 予測可能な場合が多い Constant and/or predictable
死亡 Mortality	破壊的に起こり, 密度に依存しない Often catastrophic, density-independent	密度依存的 Density-dependent
個体群サイズ Population size	変化しやすく, 環境収容力に達しない Variable in time, usually well below carrying capacity	安定していて, 環境収容力に近い高密度 Fairly constant in time, at or near carrying capacity
種内・種間競争 Intra- and interspecific competition	様々だがおおむね緩い Variable, often lax	厳しい Usually keen
生活史形質への自然選択の か 方 Selection favors	1) 早い成長 Rapid development	1) 遅い成長 Slower development
	2) 高い内的増加率 (r) High r	2) 競争力強い Greater competitive ability
	3) 早熟 Early reproduction	3) 晩熟 Delayed reproduction
	4) 体サイズが小さい Small body size	4) 体サイズが大きい Larger body size
	5) 1 回繁殖 Semelparity	5) 多数回繁殖 Iteroparity
	6) 短寿命 Short life	6) 長寿命 Longer life
選択される形質 Leads to	高い生産性 Productivity	高い競争力 Efficiency

つまりスローペースな生活史を, 高緯度ほど短寿命型で r -選択的, つまりハイペースな生活史を持つと言える (Ricklefs & Wikelski 2002; Wikelski et al. 2003; Wiersma et al. 2007).

これら, 緯度勾配に沿った生活史形質の違いを生み出す選択圧としては, 餌資源量・捕食圧・巣のサイズ・気温そのもの・寄生虫の多さなど, さまざまな要因が検討されているが (各選択圧の項目を参照), いまだ包括的な結論は出ていない。

2) 標高との対応

標高と生活史形質との対応もまたよく知られている (Cody 1966; Badyaev 1997; Bears et al. 2009 など). Badyaev & Ghalambor (2001) は文献情報を集めて, 近縁な 2 種で高所と低所に生息するペアを 24 ペアつくり, 生活史形質を比較した. その結果, 高所に生息する種は一腹卵数と繁殖回数が少なく, 造巣期間・抱卵期間・育雛期間・巣外育雛期間が長かった (ただし, これらの形質に影響

を与える可能性のある体重等での補正はしていない). つまり, 高所に生息する種は低所に生息する近縁種に比べて少なく子を産み, 長く保護すると言える (Badyaev & Ghalambor 2001).

Bears et al. (2009) は標高の高い場所と低い場所でユキヒメドリ *Junco hyemalis* の生活史を比較した. 高所の個体群は低所に比べて精巣や抱卵斑の発達が遅かった. また, 高所と低所で一腹雛数や雛の生存率は変わらなかったが, 高所では繁殖期が短く, 繁殖回数が少なかった. そのため全体としての年間巣立ち雛数は高所の方が少なかったが, 雛の体重は高所の方が重く, 若鳥の生存率や成鳥の生存率も高所の方が高かった. 高所では, 成鳥の生存率が高いため密度が高く, 幼鳥の分散先が少ない, といった特徴的な個体群特性を持つ可能性が高い. これらの結果は, 高所に生息する鳥類は低所の個体群に比べて, 少ない子を競争力高く育てる, スローペースな生活史をもつことを示している (Badyaev & Ghalambor 2001;

Sandercocock et al. 2005; Bears et al. 2009; Martin et al. 2009; Camfield et al. 2010; Wilson & Martin 2010).

標高の高い場所での繁殖は主に気候条件とそれに伴う餌の発生フェノロジーに制限されていると考えられている。高所での寒冷な気候や春まで残る積雪、それらに伴う餌の発生遅延は、繁殖開始の遅延、短い繁殖期、シーズン内の低い生産性などに対応があることが報告されている (Coulter & Bryan 1995; Stevenson & Bryant 2000; Martin & Wiebe 2004; Naef-Daenzer et al. 2004; Weggler 2006 など)。

3) 島嶼の効果

隔離された島嶼に生息する鳥類は大陸産の鳥類に比べて一腹卵数が少なく (Lack 1954, 1968; Cody 1966; Klomp 1970; Higuchi 1976), K 選択的な生活史特性を持つと考えられている (MacArthur & Wilson 1967; Grant 1998; Blondel 2000)。さらに、島嶼に生息する鳥類は大陸に生息する近縁種に比べて採餌ニッチや巣場所などが多様化し (Ecological release), 群れになりにくく、巣立ち後の雛の餌乞い行動が激しく長く続いたり、親による雛の保護期間が長くなる、種内・種間関係に関わる行動が変化するなど、大陸とは異なる特性を持つ (Diamond 1970; Higuchi & Momose 1981; Alatalo & Gustafsson 1988; Higuchi et al. 1995; McNab 2002; Scott et al. 2003; Beauchamp 2004; Whittaker & Fernández-Palacios 2007)。Clegg & Owens (2002) は、哺乳類で知られていた、体サイズへの“島の効果”を鳥類で検出し、哺乳類と同様、大きい種は島嶼で小さく、小さい種は島嶼で大きくなることを示した。著者らは、島嶼での体サイズの変化が体温の維持効率に影響を受けている可能性や、種内競争の激しさが島嶼での体サイズの進化に影響を与えている可能性を示している (Clegg & Owens 2002)。

これら島嶼に生息する生物に特有の生活史戦略が進化する機構には以下の4つの仮説がある (Whittaker & Fernández-Palacios 2007)。1) Cody の仮説: 島嶼では温暖で安定した気候によって個体群サイズに変動が少なく、密度は常に高く種内競争が激しい。その結果、子の数ではなく子の質や親の生存に多く投資する K -選択的な生活史戦略が進化する。2) Ashmole の仮説: 各個体の生産性は、餌資源量の季節性 (繁殖期と非繁殖期の餌資源量の差) によって決まるとする仮説で、季節性が大きいほど非繁殖期の成鳥の死亡率が高く

なり、結果的に繁殖期に1ペアあたりが獲得できる餌資源量が増加する。そのため、環境が安定していて季節性の少ない島嶼では生産性が下がる。

3) 密度補償仮説: 孤立した島嶼では大陸からの競争種の移入が妨げられる上に、面積が小さいので生息可能種数が少なく、1種あたりの密度が大陸よりも高くなる。これを密度補償といい、その結果、種内競争が激化し、 K -選択的な生活史戦略が進化する。4) 捕食者・寄生者の少なさに関する仮説: 孤立した島嶼には大陸由来の捕食者・寄生者が侵入しづらく、その結果、成鳥の生存率が高いため種内競争が激化し、 K -選択的な生活史戦略が進化する。これら4つの仮説のうち、2) Ashmole の仮説以外は、成鳥の生存率を高める機構が異なるだけで (1) は安定した気候、3) は競争種の少なさ、4) は捕食者・寄生者の少なさ)、同種密度が高く種内競争が激しいことが、 K -選択的な生活史戦略を進化させるとする点で共通している。現時点では、いずれの機構が島嶼の生活史戦略を進化させているのか結論は出ておらず、それに加え、以下の課題も残っている。

島嶼の特性 (島面積や大陸からの距離、地史的な特性、島内の森林面積や生物相など) は非常に多様であり、上記のような気候条件・生態的特性がどのような鳥なら当てはまるのか、また、それらの特性が実際に生活史形質と対応しているのかといった点はまだまだあまり明確にはなっていない。哺乳類では、鳥自体の特性と体サイズの関係が報告されており、島と大陸 (または大きな島) との距離がリスの体長と負の相関を示すこと、また、島の面積とコウモリの前腕長と正の相関を示すことが知られている (Lomolino 2005)。鳥類においても、島と大陸との比較のみでなく、鳥自体の特性と生活史形質の相関関係は今後の研究対象として重要だと考えられる。

島嶼に生息する鳥類の生活史は低緯度に位置する大陸に生息する鳥類と大きく重複する。同緯度であっても、大陸より島の方で一腹卵数が少ないことも報告されているが (Lack 1947; Cody 1972; Blondel 1985)、両地理的変異パターンの切り分けはまだ明確ではなく、課題として残っている。Jetz et al. (2008) は世界中に生息する鳥類の一腹卵数の分布を地図上に示し、複数のパラメーターから算出した予測値と実測値を比較した。全世界的に見た鳥類の一腹卵数の実測値はおおむね予測値と一致する結果が得られているが、オセアニアの島嶼に生息する鳥類では一腹卵数の実測値が予測値

図2. 大陸および島に生息する鳥類の一腹卵数への緯度の効果。大陸に生息する鳥類の一腹卵数は島に比べて4.5倍のペースで緯度とともに増加した。図中のM、Iはそれぞれ、大陸および島に生息する種を示す。Covas (2012) より転載。

Fig. 2. The interaction between latitude and avian clutch size on mainlands and on islands. Clutch size increased with latitude at a pace that was ca 4.5 times higher on mainlands (solid line) than on islands (dashed line). The letters 'M' and 'I' correspond to the data points for the mainland and island species used. Drawing modified from Covas (2012).

よりも少なく、島嶼性鳥類特有の生活史戦略が低緯度でも存在する可能性を示唆している (Jetz et al. 2008)。Covas (2012) は島嶼という地理的特性が生活史形質に与える影響は低緯度より高緯度地域の方が強いことをおおまかな解析から示し、緯度と島の影響が興味深い相互作用を示すことを指摘している (図2)。

4) 沿岸と内陸の違い

ヌマウスズメ *Melospiza georgiana* など、いくつかの種では、沿岸域の方が内陸よりも一腹卵数が少ないという傾向が報告されている (Murray 1976; Greenberg & Droege 1990; Olsen et al. 2008)。Murray (1976) は7種のフクロウ類について一腹卵数の地理的変異を調べ、緯度に沿ったラインと共に、経度に沿ったラインも報告している。これは生息地が東の個体群より西の個体群の方で一腹卵数が多いというものだが、一部の昆虫食の種では沿岸より内陸の方で一腹卵数が多くなっていると報告している (Murray 1976)。著者はこれらの傾向のほとんどを、気候条件を通した餌資源量の違いによって説明している (Murray 1976)。Olsen et al. (2008) はヌマウスズメにおいて、内陸の個体群より沿岸の塩性湿地に生息する個体

群の方が一腹卵数が少ないことを報告しており、地域間の捕食圧と気温が生活史形質の違いを進化させたのではないかと結論づけている。Cody (1966) は、内陸に比べて沿岸域は気候が安定していることを指摘し、熱帯や島嶼と同じ方向に生活史進化が起こるのではないかと考察している。しかしこれ以上の検討は進んでいない。

生活史形質に影響を与える選択圧

1) 餌資源量

餌資源量は鳥類の生活史形質に影響する環境要因として最も重要視されてきた選択圧である (Martin 1987, 1995)。餌資源量と生活史形質の関連に関する議論は Lack clutch と呼ばれる一腹卵数の決定理論として始まった (Lack 1947, 1948)。Lack (1947) は、熱帯域に生息する鳥の一腹卵数が温帯に比べて著しく少ないことに関して、一腹卵数は親が育て上げる雛数が最大になるように決定されるとし、その雛数は利用可能な餌資源量もしくは親の採餌能力によって規定されると考えた。その後、このアイディアを元に多くの仮説が立てられ、一腹卵数と緯度の関係の検証が進められた (Ricklefs 1980)。

個体が獲得できる餌由来のエネルギーには限りがあるため、それを生涯の各ステージで繁殖や生存・成長に振り分けねばならない。この仮説を餌の制限仮説と言う (Food limitation hypothesis: Lack 1948; Willams 1966; Charnov & Krebs 1974; Murphy & Haukioja 1986; Nur 1990)。このような、生活史形質間に働くエネルギー的なトレードオフは生活史理論の中核をなし (Stearns 1992 他)、それぞれのステージへのエネルギー投資は背反の関係にあると考えられている (生活史形質間の相互作用の項も参照)。餌資源量が実際に鳥の一腹卵数や雛数を決定するかどうかは、主に生活史の種内変異についての研究によって確認されてきた。餌の現存量と一腹卵数の対応関係を年間比較したもの、なわばりに内包される餌資源量と雛が産む卵や雛の数の対応関係をみたものなど (Murphy 1968; Bryant 1975; Sealy 1978; Dijkstra et al. 1982)、個体群内の餌資源量の違いに着目した研究以外に、野外実験も多く用いられている。例えば、ある調査対象個体群に対して餌の付加実験を行い、繁殖開始時期の変化や、一腹卵数や巣立ち雛数が増大したかどうかを確かめるものなどである (Davies & Lundberg 1984; Nakamura 1995; Kelly & Van Horne

1997; Nakamura & Kubota 1998; Scheuerlein & Gwinner 2002; Nagy & Holmes 2005 など)。Martin (1987) は餌資源量が種内の生活史変異を説明するかを総説としてまとめ、餌資源量が多いほど(人為的な操作も含む)繁殖開始時期が早くなり(21/22 例)、一腹卵数が多くなり(21/31 例)、繁殖成功度が高くなる(19/20 例)ことを示している。また、雛数が多く(人為的な操作も含む)1 雛あたりの餌量が少ないほど巣立ち雛体重が軽く(28/35 例)、雛の死亡率が高くなる傾向(37/43 例)も報告している。その他にも、抱卵行動や非同時孵化の有無や程度、成鳥の死亡率などにも餌資源量が影響することを紹介しており、餌資源量が生活史形質の個体群内変異をある程度説明することを示した(Martin 1987)。

一方で、生活史形質の個体群間変異や種間変異と餌資源量の対応関係はあまりはっきりとしない。Murphy (1989) は北アメリカに生息するタイランチョウ類について生活史と生態の違いを比較し、種間での一腹卵数の違いには、繁殖開始時期や緯度と共に採餌場所の違いが強く影響しており、空中採餌(フライングキャッチ)を行う種では一腹卵数が少ないことを明らかにした。空中採餌を行う種は、飛翔性昆虫の発生量に身体的コンディションが左右され、頻繁に餌資源量の減少や雛の餓死を経験することが知られている(Bryant & Hails 1983; Murphy 1983 など)。また、Blondel et al. (1993) はヨーロッパ各地に生息するアオガラ *Parus caeruleus* 個体群の一腹卵数および繁殖開始時期の地域差を、餌となる鱗翅目幼虫の発生と関連づけて議論した。繁殖環境を大陸の落葉広葉樹林、大陸の常緑樹林 2 タイプ、島(コルシカ島)の常緑樹林、の 4 環境に分け、それぞれの環境で餌の発生時期やその量と繁殖パラメーターを比較した。大陸の落葉広葉樹林では、餌の鱗翅目幼虫の発生は他地域より早くてその量も多く、アオガラの繁殖開始は最も早くて一腹卵数も最も多かった。常緑樹林(大陸も島も)では、落葉広葉樹林に比べて展葉が 3 週間おそく、餌の発生も少なかった。コルシカ島のアオガラは他地域に比べて 3 週間おそく繁殖を開始し、一腹卵数は 30% 少なかった(Blondel et al. 1993)。このことから、アオガラでは繁殖開始時期と一腹卵数は餌資源量に大きな影響を受け、島と大陸の生活史の違いも餌資源量によって説明可能とされた。Martin (1995) は、しかし、採餌場所の違いよりも捕食率に関わる営巣場所の方が生活史形質を説明できることを

示し、繁殖と生存のトレードオフが餌資源の制限によって生じるとしても、餌単独では繁殖-生存の関係を説明できない、とした。その上で、餌資源量が説明できるのは繁殖および生存率の可塑性な変化が主であり、種間で異なる生活史形質に対する進化的な影響は小さいと結論づけている(Martin 1995)。

上記の研究例はいずれも、繁殖期の餌資源量が生活史に影響する可能性を議論したものであるが、Ashmole (1963) は、重要なのは餌資源量そのものではなく、個体あたりに利用可能な餌資源量だと考え、一腹卵数の緯度勾配を餌資源量の季節変化と個体群密度で説明した。温帯域では季節変化が大きいので、気象条件の季節変化によって餌資源量にも季節変化が生じる。餌の少ない冬季には種内競争が激化して死亡率が上昇し、その結果、繁殖期には個体群密度が抑えられる。さらに温帯域では春先になると爆発的に昆虫量が増加するため、親鳥 1 ペアあたりに利用可能な餌量が多くなる。その結果、餌資源量に季節性が大きい地域では多くのエネルギーを卵生産に投資でき、さらに孵化した雛にも多くの餌を運ぶことができる。一方、低緯度の熱帯域や南半球では季節変化が乏しいため、餌資源量に大きな季節変化が生じず、冬季に成鳥の死亡率が上がらない。そのため、繁殖期の個体群密度は環境収容力に達し、結果的に親鳥 1 ペアあたりに利用可能な餌量は少ないと予想される。つまり、1 個体あたりに利用可能な餌量はむしろ温帯域より熱帯域の方が少なく、それが一腹卵数の違いを生んでいるのではないか、という仮説である。ただし、餌資源を防衛するなわばりの密度や大きさなどが温帯と熱帯でどの程度異なるのかは考慮されていない。

この Ashmole の仮説はさまざまな研究によって検証されており、おおむね支持されているが(Ricklefs 1980; Koenig 1984; Bell 1996)、支持されないもの(Martin et al. 2000a)もある。Skutch (1949, 1985) は、1) 熱帯域の鳥類において卵を追加する実験を行っても育て上げることができること、2) 熱帯域では片親のみで雛を育て上げていること、3) そもそも餌種が鳥の種によってずいぶん違うこと、を挙げ、熱帯域の鳥類は餌資源に制限がなく、少ない一腹卵数は餌資源以外の要因で決まっているとした。しかし、Class & Moore (2013) は、熱帯に生息するアカエリシトド *Zonotrichia capensis* に給餌を行うと、換羽を早く行うことを報告し、給餌を受けなかったコント

ロール群の個体は換羽に十分な餌資源がないのではないかと述べている。つまり、熱帯域の鳥類であっても餌資源に制限がある可能性があり、一腹卵数の決定に寄与している可能性は残されている。Ricklefs (1980) は蒸発散量を純一時生産量の指標として Ashmole の仮説を検証し、単位面積・ペア当たりの蒸発散量は高緯度地域ほど多く、さらにそのような地域の鳥類ほど一腹卵数が多いことを示してこの仮説を支持した。近年の研究でも、一腹卵数を決定する複数の要因のひとつとして、Ashmole の仮説の有効性が示されている (Jetz et al. 2008; Griebeler et al. 2010)。

Griebeler et al. (2010) はコンピューターシミュレーションを用いて、餌資源量の季節変化、捕食

圧、繁殖期の長さの3つの要因が生活史形質をどう説明するか解析を行った。その結果、餌資源量の季節変化が大きいほど成鳥の生存率が低下し、一腹卵数は増加した。また、その傾向は捕食率が高いほど、また、繁殖期が短いほど顕著になった (図3)。彼らは、餌資源量の季節性も生活史形質に影響する重要な要因だが、今まであまり検討されてこなかった繁殖期の長さをもっと考慮すべきだと述べている (Griebeler et al. 2010)。繁殖期の長さは生活史形質のひとつであり、他の生活史形質と強い相互作用を持つと考えられる。

個体が獲得できる餌資源量は、生活史形質にどの程度エネルギーを投資できるかをある程度決定するし、繁殖開始や渡りの時期の決定要因

図3. コンピューターシミュレーションによって検討された、餌資源量、繁殖期間、巣における子の捕食が生活史形質に与える影響。図中のシンボルは子の捕食率の違いに基づいており、白い丸は捕食率0.1、黒い三角は0.5、黒い四角が0.8としてそれぞれ計算されている。Griebeler et al. (2010) より転載。

Fig. 3. Estimated effects of seasonality of resources, length of breeding season and nest predation on life history traits using computer simulation. $P_{predation}$: open dots 0.1, filled triangles 0.5, filled squares 0.8. Drawing modified from Griebeler et al. (2010).

でもある。不十分な餌資源は成鳥のみならず、雛や若齢個体の初期死亡要因としても重要であるし、免疫機能を制約することも知られている (Norris & Evans 2000; Hoi-Leitner et al. 2001 など)。Martin (1996a) は、餌資源量の制約は一腹卵数よりもむしろ、繁殖回数ややり直し繁殖の可能性に強く影響する可能性もあること、そしてなにより、給餌頻度や餌サイズなど、定量的な餌資源量の指標を用いた研究が望まれる、と指摘している。異なる採餌生態をもつ種同士で実際の餌資源量を比較することは難しいため、現在、広範な種間比較には衛星による光量データなどから算出される、純一次生産や気温の季節変化などが用いられている (Sitch et al. 2003; Jetz et al. 2008)。これらの値は大まかな比較には適当だが、より詳細な検討のためには今後、餌種や採餌生態の異なる種同士で直接的に餌資源量を比較するための何らかの手法を開発した上で検討することが必要となる。

2) エネルギー源以外の必須資源

鳥類が生存・繁殖を行う上で必要な資源はエネルギー源のみではない。餌は単にエネルギー源になるばかりではなく、その中に含まれるさまざまな有機・無機物が鳥類の生命活動に関わっている。カロテノイドは植物で作られ、餌を通して取り込まれることで、鳥類の体内でさまざまな機能を果たしている。鮮やかな羽色発現を通してシグナルとして機能する以外にも、抗酸化力や免疫細胞の活性化、プロビタミンとしての働きなど、重要な生化学機能を持つ (Surai et al. 2001 など)。鳥も他の脊椎動物と同様、自身でカロテノイドを合成することは出来ず、餌からカロテノイドを得ているため (Goodwin 1986; Brush 1990)、カロテノイドは限られた資源として、複数の機能に分配されている。草食の無脊椎動物は植物由来のカロテノイドを豊富に含み、直接植物を食べない昆虫食の鳥類にとって重要なカロテノイド源となる (Partali et al. 1985; Slagsvold & Lifjeld 1985; Tummeleht et al. 2006; Isaksson & Andersson 2007; Eeva et al. 2008)。

鳥類は、餌から取り込んだカロテノイド由来の色素をそのまま、あるいは代謝して羽に沈着させる能力を持ち、鮮やかな羽色は性選択の分野で特に注目されてきた (Hill 2006a, b; McGraw 2006; Schaefer et al. 2008)。カロテノイドは外界から摂取しなければならず、免疫機能の維持などにも重要

である。そのため、色素としてカロテノイドを多く投資できる個体は身体的コンディションがよく、羽色の鮮やかな個体ほどダニなどの外部寄生虫に寄生されにくいと言われている (Hill 2006a など)。

Chui et al. (2011) はアメリカキクイタダキ *Regulus satrapa* において、性的二型の見られる冠羽 (雄はオレンジ色、雌は黄色) に含まれるカロテノイド色素と羽の色彩学的特徴、身体的コンディション、渡りのタイミングを対応づけて検討した。雄では、早く繁殖地に渡来した個体ほど、赤やオレンジなど長波長の光を強く反射する羽を持ち、そのような羽にはケトカロテノイド類が多く含まれていた。赤やオレンジのケトカロテノイド類は餌に含まれるカロテノイドから代謝してつくられるため、コストの高い色素である。早く渡来した雄ほど鮮やかな羽を持っていたことから、羽色は雄の質を正直に示すと考えられたが、羽色の鮮やかな個体は胸筋が少なく、冠羽の鮮やかさは身体的コンディションとは関連していなかった (Chui et al. 2011)。このことは、アメリカキクイタダキの羽色発現と他の生理的機能には何らかのトレードオフがあることを示しており、繁殖や生存など、生活史形質とも関連する可能性をもつ。

産み直し産卵を促すことによって繁殖に負荷をかけられたアオガラ雌は、コントロール群の雌に比べて翌年の羽色 (UV 反射する冠羽と腹の黄色) を悪くした (Doutrelant et al. 2012)。ただし、多くの卵を産み足すことができた実験雌ほど色の変化が少なかった (Doutrelant et al. 2012)。これより、カロテノイド由来の羽色発現は繁殖にかかるコストと強く連動していると考えられる。カロテノイドの代謝や、羽毛への沈着にどの程度のコストがかかるかは議論が続いているが (Olson & Owens 1998; Hill 2006a)、鳥類の餌資源中に含まれる赤色色素は黄色色素に比べて量が少ない上に (Goodwin 1980, 1984)、同化コストも高い (Hudson 1991; Hill 1996) ことなどから、羽衣に用いる色素によって利用コストは異なると考えられている (Hill 1996)。つまり、羽色発現のコストは種によって、あるいは性によっても異なり、生活史形質へのエネルギー投資配分にも影響する可能性がある。

限られた資源であるカロテノイドが生活史に及ぼす影響は、近年、活性酸素などのフリーラジカルへの抗酸化能力として大きく注目されている (Catoni et al. 2008 など)。フリーラジカルとは、電子的に安定しておらず、反応性の高い原子

や分子のことであり、その強い酸化力によって細胞や組織を傷つけることが知られている (Slater 1984 など)。これらのフリーラジカルの酸化作用を抑制する抗酸化物質はカロテノイドだけではなく、ビタミン C や E、ポリフェノールなど、多くの抗酸化物質が餌を通して摂取される。これらの抗酸化物質とフリーラジカルの間のバランスは多くの生理学的機能を律している (Halliwell & Gutteridge 2006)。フリーラジカルは酸化-還元酵素反応の副産物として生成され、エネルギー供給や化学シグナル、解毒作用に関連する重要な分子である。しかし反応性が非常に高いため、フリーラジカルに強く暴露されるとタンパク質や脂質、核酸が過度に酸化され、老化や変性疾患が誘発される (Finkel & Holbrook 2000)。成長や繁殖、免疫などといった体内の化学作用は適応度を高めるために必須のものであるが、一方で、活発な酵素反応はフリーラジカルを生じさせてしまう。その過剰な酸化作用を抑制するには、限られた資源である抗酸化物質を投資せねばならないため、投資を受ける複数の生命活動、つまり成長と繁殖、繁殖と免疫などに拮抗作用が生じると考えられる。このように、活性酸素に代表されるフリーラジカルは生活史形質間にはたらくトレードオフの至近要因ではないかと考えられており、生活史の制約になるかどうか、精力的に研究が進められている (Dowling & Simmons 2009; Metcalfe & Alonso-Alvarez 2010 など)。

鳥類は卵黄部分に多くのカロテノイドを投資している (Blount et al. 2000)。卵の中では、胚発生が進むにつれて代謝が活発になり、その結果、卵黄に含まれる不飽和脂肪酸の過酸化リスクが高まる。卵黄に投資されたカロテノイドは組織の過酸化に抵抗することができるため重要であり、カロテノイドが制限されると卵生成のコストとなる可能性が指摘されている (Blount et al. 2000)。カロテノイドを添加したニワトリ *Gallus gallus* やニシセグロカモメ *Larus fuscus* では卵に含まれる脂肪の過酸化が抑制された (Haq et al. 1996; Surai & Speake 1998; Blount et al. 2002a, b, 2004)。ニシセグロカモメの研究では、カロテノイドを添加した餌を与えたグループと脂肪のみの餌を与えたコントロール群の間で繁殖パラメーターが比較された。その結果、繁殖に参加した個体の割合や繁殖開始時期、卵の大きさや重さに違いは見られなかったが (Blount et al. 2002a, b)、一腹卵を除去して生み直しを促した場合、カロテノイドを添加した給餌群の方で再産卵率が高かった (Blount et al. 2004)。

Catoni et al. (2008) は餌に含まれる抗酸化物質と生活史形質のトレードオフとの関係を総説としてまとめ、それぞれの抗酸化物質が、雄の生産性・雌の生産性・成長・免疫力・老化・カロテノイド依存の性的シグナル・他の性的シグナルにどのような影響を与えるか考察している (表 2)。要約すると以下ようになる。1) 繁殖能力や生産性と抗酸化物質の関係では、主に抗酸化物質の摂

表 2. 抗酸化物質と生活史形質の関連性。Catoni et al. (2008) より転載。

Table 2. Relevance of antioxidants for various life history traits. From Catoni et al. (2008).

形質	ビタミン E Vitamin E			ビタミン C Vitamin C			カロテノイド Carotenoids			ポリフェノール Polyphenols		
	F	B	M	F	B	M	F	B	M	F	B	M
雄の生産性 Fecundity, male	0	+	+	+	+	+	+	0	+	?	?	?
雌の生産性 Fecundity, female	?	+	?	?	?	?	0	+	?	?	?	?
成長 Growth	+	+	+	+	±	+		+	?	?	?	?
免疫力 Immunity	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	?
老化 Aging	?	?	+	?	?	+	?	+	?	?	?	+
カロテノイドベースの性的信号 Carotenoid-based Sexual signals	+	?	NE	+	?	NE	+	+	NE	?	?	NE
その他の性的信号 Other sexual signals	?	?	?	?	?	?	?	+	?	?	?	?

F: 魚 fish; B: 鳥 birds; M: 哺乳類 mammals; +: 正の効果 traits affected positively by this antioxidant; ±: ストレス下でのみ正の効果 trait affected only under condition of extreme stress; +?: 正の効果の可能性が高いが情報不足 traits probably positively affected by these antioxidants, but only little information is available; 0: 影響なし no effect on this trait for this antioxidant; NE: この分類群には存在しない形質である traits not existent in this class; ?: 研究されていない no studies found.

取量が多いと精子や卵の質や量が多くなるかという検討がなされており、多くの場合、抗酸化物質は配偶子の質や量に対して正の効果を持っていた。2) 早く成長することにはさまざまな利点もあるが、代謝反応が活発な分、多くのフリーラジカルが生産される。魚や哺乳類ではビタミンEやCが成長を促進することが知られており、鳥類ではヨーロッパヤマウズラ *Perdix perdix* において、 β カロテンを添加した餌を与えた雛の成長が早くなることが知られている (Cucco et al. 2006)。3) 免疫反応も多くのフリーラジカルを生産するため、餌から多くの抗酸化物質を摂取すると免疫能力を増強することができる。4) フリーラジカルは核DNAやミトコンドリアDNAにも損傷を与えるため、繁殖能力などの適応度成分を減退させ、老化を促進する。昆虫では抗酸化物質を添加した餌を与えると寿命が延びることが確認されたが、哺乳類ではそのような効果はなく、鳥では検討されていない。5) カロテノイドの摂取量が多いと、全カロテノイド量のうちで色素として羽に沈着させられる割合が増加するため、性的シグナルは増強されると考えられているが、カロテノイド以外の抗酸化物質が性的シグナルとどのような関係にあるかは検討されていない。6) キンカチョウ *Taeniopygia guttata* やホシムクドリ *Sturnus vulgaris* では抗酸化物質を多く与えると成長途中の酸化ストレスが緩和されるために脳の構造に影響を及ぼし、求愛歌の複雑性が増加することが報告されている (Buchanan et al. 2003; Spencer et al. 2003, 2005)。以上はすべて、抗酸化物質が生活史形質に与える至近的な影響を示している。しかし Catoni et al. (2008) は、利用できる抗酸化物質は生息環境や餌の選択などによって異なることを示し、抗酸化物質の利用様式には種間差があること、それらが生活史の種間変異に関与している可能性を示唆している。例えば、利用できる抗酸化物質の質や量の劣る地域に生息している鳥類では、急激な成長や繁殖が寿命の減少に直結するため、長寿的でスローペースな生活史が進化しやすい、といった可能性が考えられる。

鳥類は卵生であり、卵は水、炭水化物、脂質、タンパク質、カルシウムからできている (Perrins 1996)。いずれの資源が供給されなくなっても、卵形成に支障が生じると考えられる。産卵期の鳥類は卵生成期の爬虫類や妊娠期の哺乳類に比べて10–15倍ものカルシウムが必要だと考えられており (Simkiss 1967)、いくつかの研究でカルシウム

と卵生成の関係が検討されている。例えば、シジュウカラ *Parus minor* に実験的にカルシウム源を供給した Graveland & Drent (1997) では、供給した地域のシジュウカラの方がコントロール群よりも、産卵できた雌の割合が高く、子の遺棄が少なく、正常な卵殻をもつ雌が多く、孵化率が高かった。他にも、土壌の酸性化によってカタツムリ類が減少し、鳥類の卵殻や卵生成に影響するとの研究もある (Graveland et al. 1994; Graveland & van der Wal 1996)。

Patten (2007) はカルシウムの地理的変異が一腹卵数を決定づけるのではないかと考えた。土中に含まれるカルシウムのうち、植物に吸収されやすい交換性カルシウムの量を地図上に図示すると、概ね赤道から極に向かって増加する傾向を示した。さらに、緯度と交換性カルシウム量の関係にハシボソキツツキ *Colaptes auratus* の一腹卵数を重ねると非常によく一致した (図4)。彼は、多くの要因が一腹卵数の決定に関わっているとしながらも、利用可能なカルシウム量は一腹卵数を決定する至近のかつ究極的な要因ではないかと考察している (Patten 2007)。また、Pabian & Brittingham (2011) は酸性雨による土壌のカルシウム喪失が、鳥類に与える影響を調べるために、実験的に森林土壌のカルシウム量を調節し、カマドムシクイ *Seiurus aurocapillus* の密度や一腹卵数、卵の形質との関係を調査した。その結果、実験的にカルシウム量を増加させた調査区の方が繁殖密度が高く、一腹卵数も多く、繁殖回数も多かった。彼らはこの理由として、多くの鳥類がカルシウム源としてカタツムリを摂食することを挙げ、土壌のカルシウム量

図4. 緯度と土壌のカルシウム量およびハシボソキツツキの一腹卵数の相互関係。黒丸がカルシウム量を、白丸が一腹卵数を示す。Patten (2007) より転載。

Fig. 4. The relationship among latitude, mean Ca^{2+} (filled circles) and clutch size (open circles) of the northern flicker. Drawing modified from Patten (2007).

はカタツムリの存在量を通してカマドムシクイの卵形成能力に影響したのではないかと考察している。ただし、卵殻自体の形質は土壌のカルシウム量とは関係していなかった (Pabian & Brittingham 2011)。

栄養素以外にも必須の資源がある。樹洞営巣種にとって、利用可能な樹洞は繁殖可能性に直接的な影響を与える資源である。Martin (1993a) は、樹洞営巣種の中で、自身で巣穴を掘ることの多い穿孔性の種と、すでにある樹洞を利用することの多い二次利用種では、二次利用種の方が有意に多くの卵を生むことを明らかにした。これは、二次利用種の方が営巣場所の確保に制限がかかりやすく、繁殖機会が不安定なためだと考察されている。穿孔性の種でも身体的コンディションが悪いときや、材の硬い木が多い場合はすでにある樹洞を利用するため、この仮説は種間だけでなく、生息環境となる林分の違いなどを通して個体群間での生活史の違いを説明する可能性もあるが、営巣場所の相対量が生活史に与える影響はこれ以上検討されていない。

3) 卵・雛の捕食

鳥類の生活史形質に影響を与える環境要因として、餌資源量に次いで古くから着目されているのは巣における卵・雛の捕食である (Skutch 1949, 1985; Lack 1954; Martin 1993b, 1995)。生活史理論のモデルは、年齢依存または体サイズ依存の死亡率の違いが生活史の進化の根源となることを示しており (Cole 1954; Williams 1966; Godgil & Bossert 1970; Roff 1992; Charlesworth 1994)、鳥類では卵・巣内雛・若鳥・成鳥の時期が考慮すべき年齢群として重要となる。巣における卵や雛の捕食は鳥類の繁殖失敗の主要因だと考えられており (Lack 1954; Ricklefs 1969; Martin 1993b, c)、初期死亡要因として非常に重要である。実測値および理論から、初期死亡率が高いほど1回の繁殖投資量が少なくなることが示唆されており (Skutch 1949; Nice 1957; Cody 1966; Slagsvold 1982; Martin 1992, 1995; Martin et al. 2006a)、捕食が生活史に与える影響は強いと予想される。

巣における子の捕食率に影響する要因には、1) 巣のタイプ、営巣場所など“巣自体の脆弱さ”と、2) 抱卵・抱雛などのために親が滞巣することや、給餌のための巣への出入り頻度、捕食者からの巣の防衛などの“親の行動”、3) 雛による餌乞い行動などが影響すると考えられている。営巣場所の

タイプは地上、下層植生、樹冠、樹洞 (穿孔性)、樹洞 (二次利用) などに大きく分けられ、これら営巣場所タイプによって巣内の卵・雛の捕食率が異なる (Lack 1948, 1954; Martin 1988, 1995; Martin & Li 1992)。Martin (1995) は、巣での捕食率が樹洞 (穿孔性)、地上、樹冠、下層植生の順で高くなることを示すと共に、年間の一腹卵数、繁殖回数、総巣立ち雛数、および親鳥の生存率がこの営巣場所タイプと強く対応することを示した。つまり、捕食率の高い営巣場所タイプで繁殖する種ほど、一腹卵数が少なく、年に複数回の繁殖を行う傾向が強く、総巣立ち雛数が多く、親の生存率は低かった (Martin 1995)。営巣場所タイプは、巣における捕食率の違いの一部のみを説明する要因だが、捕食圧が生活史の進化に関与している証拠の一つと考えられている。

巣における子の捕食率は高緯度地域より熱帯域の方が高いと言われ、熱帯域に生息する鳥類の少ない一腹卵数を説明しうる環境要因候補のひとつだと考えられてきた (Skutch 1949, 1985; Lack 1954; Ricklefs 1969; Stutchbury & Morton 2001)。Slagsvold (1982) は、巣における子の捕食圧が高い場合に少ない一腹卵数が有利になる機構を、一腹卵数あるいは一腹雛数そのものが捕食率に影響する場合と、影響しない場合に分類した上で整理した。前者の例としては、1) 捕食者に見つかりにくいように巣の大きさが小さくなり、一腹卵数はその結果として少なくなる、2) 巣での捕食率が高い環境では、リスクにさらされる期間は短い方が適応的だと予想される。卵数が少ないと産卵期間が短くて済み、雛数が少ないと1雛あたりが獲得できる餌量が増えるので成長が早く、育雛期間を短くできる、3) 雛数が少なくて1雛あたりの獲得餌量が増えると雛の餌乞い頻度が低くなるので、捕食者に見つかりにくい、4) 雛数が少ないと給餌のために巣へ出入りする頻度も低くできるため、捕食者に見つかりにくい、といったものがある。後者、つまり一腹卵数あるいは一腹雛数そのものが捕食率に影響しない場合の例としては、たとえ一腹卵数自体と捕食率に関係がなかったとしても、1) 1回の繁殖投資量が少ない方が、捕食されてもやりなおし繁殖が容易、2) 1回の繁殖投資量が少ないので親の生存率が高くなり、子を捕食されても翌年に降に挽回できる、といった面で、捕食率が高い場合には一腹卵数が少ないことに利益があるとしている。また、Martin & Briskie (2009) は、巣における子の捕食が生活史に与える可塑的・進

化的影響を表にまとめ(表3)、今後の研究の方針を示した。これらはいずれも古典的な仮説だが、実際の検証例には以下に紹介する例などがあるが、

表3. 巣における子の捕食が進化的な影響を与えると予想される形質と、その進化の方向性の仮説。捕食による形質への正の影響を+, 負の影響を-とし、表現型への究極的/至近的な影響を分けた上で記載した。単一の符号しかついていない場合は、究極的/至近的な影響が同じ方向を示す。Martin & Briskie (2009) より転載。
Table 3. Traits hypothesized to be influenced by predation on dependent offspring, plus the hypothesized direction of ultimate/proximate (a single sign indicates direction is the same for both) phenotypic changes (evolved mean change and plastic responses). From Martin & Briskie (2009).

形質 Traits	究極的/至近的な影響 Ultimate/proximate relationship
一腹卵数 Clutch size	-
卵サイズ Egg size	-
繁殖回数/やりなおし繁殖率 No. of broods/renewing rate	+
抱卵開始時期 Timing of the onset of incubation	-
雄による抱卵雌への給餌 Rates males feed incubating females	-
抱卵時の活動性 Incubation activity	-
滞巣時間 Nest attentiveness (% time on nest)	+
両親での抱卵 Biparental incubation	+
給餌頻度 Parental trips to feed offspring	-
餌の質 Prey loading (quality of food/trip)	+
雌のみの子育て Female-only parental care	+
養育期間 Development periods	-
成長率 Development rates	+/-
雛の餌乞い強度 Nestling begging intensity	-
巣のサイズや目立ちやすさ Nest size and conspicuousness	-

それほど多くない。

捕食率の高い熱帯域で一腹卵数が少ないのは、捕食者から見つかりにくい小さなサイズの巣に入るよう、卵数が制限されるからだという仮説を検証するために、Biancucci & Martin (2010) は開放巣を作るスズメ目鳥類を対象として3つの仮説を検討した。すなわち、巣の大きさと捕食率に関するものか、体サイズを考慮しても捕食率の高い熱帯の鳥の方が温帯より小さい巣を持つものか、巣の大きさによって一腹卵数が規定されているものか、の3つである。調査地は北部温帯域であるアメリカ合衆国アリゾナ州と熱帯域であるベネズエラである。ベネズエラで行われた巣の交換実験では、手を加えていない自然巣(コントロール巣)と、それを営巣木の枝から取り外し、代わりに別種が作った、大きさの異なる巣(実験巣)を取り付けた場合とで、中に入れたウズラの卵の捕食率が比較された。その結果、コントロール巣に対して実験巣の表面積が相対的に大きいほど捕食率は高かった。しかし、巣の表面積が大きいほど巣の捕食率が高いという傾向は熱帯域に限られたものではなく、温帯域であるアリゾナ州でも同様であった。さらに、体サイズを考慮した上での巣の大きさはアリゾナ州とベネズエラで差がなく、巣のサイズと一腹卵数にも関係がなかった。したがって著者らは、巣の大きさは捕食率と関連してはいるが、そのために熱帯域で一腹卵数が制限されているとは言えず、温帯域と熱帯域での一腹卵数の違いは巣の大きさでは説明できないと結論づけている(Biancucci & Martin 2010)。

雛への給餌など、巣への出入り頻度が高いほど捕食者に見つかりやすいため、捕食率の高い熱帯域の鳥は少ない一腹卵数で繁殖する、というSkutch (1949) の仮説はいくつかの研究により検証が試みられている。雛への給餌の必要ない抱卵期と、頻繁に給餌する育雛期とで捕食率を比較したものや(Roper & Goldstein 1997 など)、訪巣頻度そのものと捕食率の相関をみたもの(Martin et al. 2000a; Schaefer et al. 2005)、また、営巣場所のみの影響で重みづけを行い、親の出入り頻度へ捕食が影響するかどうか間接的に検討したもの(Martin et al. 2000b; Muchai & Plessis 2005) などがあるが、結果は複雑である。Martin et al. (2000a) は、北部温帯域であるアメリカ合衆国アリゾナ州と熱帯域であるベネズエラに生息するスズメ目鳥類の比較から、親の訪巣頻度と捕食率、さらには一腹卵数との関係を検討した。対象種のうちムシ

クイ類3種では、捕食された巣の親は巣立ちを成功させた同種の親よりも頻繁に巣を訪れていたことが分かった。また、系統の影響を除いた種間比較からは、巣での捕食率の高い種ほど訪巣頻度が低く、一腹卵数も少ない傾向が認められ、Skutchの予測は強く支持された (Martin et al. 2000a)。ただし、捕食圧は同緯度地域に生息する鳥類間の一腹卵数の違いは説明できたが、アリゾナとアルゼンチンでの一腹卵数の違いは説明できなかった。同程度の捕食圧でも常に熱帯域の一腹卵数の方が温帯域よりも少なかったからである (図5A)。筆者らは捕食圧に代わる選択圧の検討として、Ashmoleの仮説 (餌資源量の項を参照) も検討しているが (図5B)、やはりアリゾナとアルゼンチンでの一腹卵数の違いを説明できず、一腹卵数の緯度勾配は捕食圧や餌資源量のみでは説明できないとしている (Martin et al. 2000a)。

捕食者にさらされる時間を最小限にするために、巣における子の捕食率が高い種ほど子の養育期間は短くなると考えられている (Lack 1968; Bosque & Bosque 1995; Martin 1995, 2002)。Remeš & Martin (2002) は北アメリカに生息する115種のスズメ目鳥類のデータを用いて、雛の成長率と育雛期の長さに親の体サイズ、巣の捕食率 (Daily predation rate)、餌の取り方 (空中採餌とそれ以外) がそれぞれ影響するかを調べた。系統を考慮した解析の結果、雛の成長率に最も強く影響していたのは捕食率であり、巣の捕食率が高いほど雛の成長率が高く、育雛期の長さが短かった (Remeš &

Martin 2002)。さらに、Cheng & Martin (2012) は体重や翼長、跗蹠長など、雛の部位別の成長率と捕食率の関係を調べた。巣を捕食される確率の高い種ほど、体重の成長率に対して翼長の成長率が高く、親鳥の体重の70%まで成長した時点での相対翼長が長い、巣立ち雛の相対体重が軽いなどの傾向が認められ、捕食率が高いと体重増加よりも翼長の成長を優先させるような成長戦略をとることが示されている (Cheng & Martin 2012)。この研究では、雛を10℃の低温条件にさらす実験も行っており、捕食率の高い種ほど雛が恒温性を獲得する日齢が早いことが示されている (Cheng & Martin 2012)。

さらに、Martin et al. (2011) は、北部温帯域・南部温帯域・熱帯域を調査地として、捕食圧が雛の成長率に影響するかどうかを検討した。その結果、いずれの地域でも捕食率の高い種ほど給餌頻度が低くなり、それにも関わらず成長率は高くなることが分かった (Martin et al. 2011)。彼らは、少ない餌量でどのように成長率を高めるのか、その機構までは分からないが、おそらく雛の質に関わる体内器官 (脂肪の蓄積など) の発達を抑えることで成長率を増加させようのだろうと述べている。

以上より、捕食率の高い状況下では、やり直し繁殖が容易な少ない一腹卵数が進化すると考えられ、かつ、雛が自力で動けるようになるタイミングが早く、なるべく早く捕食リスクの高い巣から巣立てるような成長戦略が進化すると考えられた。このように、捕食圧は鳥類の繁殖戦略に強く影響

図5. 温帯と熱帯で異なる、給餌頻度と一腹卵数、子の捕食率と一腹卵数の関係。A: 給餌頻度と一腹卵数の関係、B: 子の捕食率と一腹卵数の関係。黒丸が温帯域のアリゾナ、白丸が熱帯域のアルゼンチンの種を示す。Martin et al. (2000a) より転載。

Fig. 5. The relationship between food delivery rate and clutch size, or between daily predation rate and clutch size of two different regions: temperate Arizona (filled circles) and tropic Argentina (open circles). Drawing modified from Martin et al. (2000a).

しているが、一腹卵数や雛の成長率の種間変異を一括して説明することはできていない。熱帯域の鳥類は、温帯域に比べて巣での捕食率が高いと推定されるにも関わらず、温帯域に比べて雛の成長率が低いことが知られている (Martin 1996a, 2002)。一腹卵数と雛の成長率を温帯域と熱帯域で比較すると、同程度の捕食率であっても常に熱帯域の方で一腹卵数が少なく、雛の成長率が低いという結果が得られており、捕食圧は一腹卵数・成長率の地域間(緯度)変異までは説明できていない (Martin et al. 2000a, 2011)。

島嶼に生息する鳥類は、大陸に生息する同種個体群や近縁種とは異なる生活史戦略をもつ。その機構の一つとして、捕食者の少なさが生存率、ひいては個体数を押し上げ、長寿命的でスローペースな生活史形質を進化させる、というものがある。実際に島嶼と大陸で卵・雛の捕食率を比べた研究はいくつかあるが、結果はまちまちである (Loiselle & Hoppes 1983; Nilsson et al. 1985; George 1987)。Higuchi (1976) は本州の伊豆半島と三宅島でヤマガラ *Parus varius* の生活史を比較し、卵捕食・雛捕食はいずれも三宅島で観察されず、伊豆半島より三宅島の方で巣立ち率が高いことを報告している。三宅島は本州や他の陸塊と地史的につながったことのない海洋島であり、もともとネコ目などの大型哺乳類やヘビ類が分布しない(現在はニホンイタチ *Mustela itatsi* およびヒバカリ *Amphispiza bilineata* が移入種として存在する)。しかし、捕食者の種数や個体数には島の面積や大陸と島との距離、地史的な要因が大きな影響を与えると考えられるため、島嶼であればすべて卵・雛の捕食率が低いとは限らない。例えば、Yamaguchi & Higuchi (2005) は伊豆諸島の神津島に生息する亜種ナミエヤマガラ *P. v. namiyei* は巣の 83% をヘビに捕食されており、三宅島や日本本州のヤマガラよりも育雛日数が短いことを報告している。今後の比較が求められる。また、同種個体群間の比較によって、標高の高い繁殖地の方が捕食率が低い可能性も指摘されているが (Slagsvold 1982)、そのような違いが見いだされていない種もあり (Bears et al. 2009 など)、高地における特徴的な生活史に捕食が進化的な影響を及ぼすかどうかに関してはほとんど研究されていない。

4) 気候条件

多くの生物にとって、繁殖に適した時期は限られている。鳥類の繁殖時期は気温や雨量などの気

候条件によって左右され、多くの鳥は雛を巣立たせるのに必要な餌資源量が確保できる時期に繁殖を行うと考えられている (Lack 1950, 1954; Perrins 1970; Visser et al. 1998; Buse et al. 1999)。餌の発生時期や繁殖する上で最低限必要な温暖さなどを通して、気候条件は生活史進化と強く結びつくことが予想される。このように従来、気候条件の違いはそれによって変化する別の選択圧を通して生活史進化に関わっていると考えられてきた。餌資源量の項で前述した Ashmole の仮説でも、気候条件の季節性の大きさが 1 個体あたりの餌資源量に影響することで、鳥類の生活史進化を促すとしている (Ashmole 1963)。しかし、冷温帯域など、気温が低い中で抱卵・抱雛を行う場合、雌親はより多くの熱エネルギーを投資せねばならない (Haftorn 1978; Haftorn & Reinertsen 1985; Ardia et al. 2009; Nord et al. 2010)。降雨や短い日照時間は雛への給餌可能時間を制限する (Lack 1947; Takagi 2001)。これらの事実は、気候条件が直接的にも生活史へ進化的な影響を与える可能性を示唆している。特に気温は、親鳥や卵・雛の体温調節への影響から鳥類生活史に影響を与える潜在性が従来より指摘されており、検証例が増加している。その内容としては、巣内の微気候が親鳥の抱卵・抱雛コストや卵の孵化率、卵の発生過程に影響する例 (Zerba & Morton 1983; Visser 1998; Eggers et al. 2006) や、それらを通して一腹卵数や卵サイズ、雛の成長率の進化に関与する可能性が示唆されている (Cooper et al. 2005; Martin 2008 など)。また、緯度上昇と共に体サイズが増加するベルグマンの法則の再検討 (Ashton 2002; Meiri & Dayan 2003) とその生活史への影響などが挙げられる。

鳥類は巣内で卵を温めて孵すため、巣内外の気候は親鳥の抱卵・抱雛コストや卵の発生速度・孵化率に影響する。営巣場所は巣内温度に大きな影響を与え、特に寒冷地では抱卵・抱雛コストを減らすための営巣場所選択が重要になる (Webb & King 1983; Walsberg 1985; Gloutney & Clark 1997)。樹洞営巣種では、営巣木の枯死程度や幹の太さによって巣内温度が異なり、生きた木ほど、また大きな木ほど温度変化がゆるやかで暖まりにくく、巣内が低温になりやすいことが知られている (Wiebe 2001)。開放巣をつくる種でも、地上から高い位置に造られた巣は風当たりが強いなどの理由で巣内温度が低く、親鳥の体温維持にコストがかかることや、卵の孵化率が下がることが報告されている (Zerba & Morton 1983; Fostmeier & Weiss

2004; Eggers et al. 2006). また、地上に開放巣をつくるアカエリツメナガホオジロ *Calcarius ornatus* では巣の向きが重要で、親鳥は植生に開いた出入り口の方向が南東を向いている巣を好んでつくり、そのような巣では巣内温度が高いことが示されている (Lloyd & Martin 2004).

これら、巣形質や営巣場所によって異なる巣内の微気候は、親鳥の抱卵・抱雛コストや繁殖成功度に影響を与え (Dawson et al. 2005; Ardia et al. 2006, 2009; Hepp & Kenamer 2012), さらに一腹卵数や卵サイズ、抱卵・育雛期間の進化に關与する潜在性を持つ (Martin 2008 など). 例えばホシムクドリ *Tachycineta bicolor* を用いて巣の加温を行った実験でも、加温巣の方が巣立ち率・巣立ち雛数・雛の体重・翼の成長率などが高くなっており (Dawson et al. 2005), 低い気温は熱エネルギーの投資を通して雛の生存率や雌親の繁殖投資量に影響している. さらにハシボソキツツキでは、産卵時期と樹洞面積、親の年齢を考慮して一腹卵数と巣内温度の關係が調べられており、樹洞内の気温が高い巣ほど一腹卵数が多いことが報告されている (Wiebe 2001).

Royama (1966) は、シジュウカラの給餌行動と一腹雛数の關係を詳細に観察し、1 雛あたりの給餌頻度が一腹雛数と負の相関を示す理由を、雛数が少ない場合ほど雛の集合の表面積が相対的に大きくなるため熱損失が大きく、親が給餌頻度でそれを補っているためだと考えた. さらに、熱損失を抑えるには雛数が多い方がよいというこの考えを、一腹卵数の緯度勾配が生じる理由の一つとして捉え、緯度に沿ったヨーロッパコマドリ *Erithacus rubecula* の雛数の違いを、気温に依存する変数 (放熱率や一腹雛全体の代謝量) と、雛の平均体重、日長と採餌効率を考慮した一日あたりの獲得餌量などで説明しようと試みた (Royama 1969). その結果、気温の関数として雛のエネルギー要求量が決まり、それと親鳥の給餌効率 (日長と餌資源量が関連) のバランスが一腹卵数を決めるのではないかと結論した (Royama 1969). 生活史進化に關わる複数の仮説を組み合わせた理論研究であり、大変興味深い.

Cooper et al. (2005) は気温と生活史形質に關する 2 つの重要な仮説を総説としてまとめると共に

その検証を試みた. ひとつは、一腹卵数が多い方が放熱を防ぎやすく、低気温下での抱卵に適している、とする Reid et al. (2000b) の卵冷却率仮説 (Clutch cooling rates hypothesis) である. もうひとつは、高気温下では抱卵前にも関わらず卵の発生が開始されてしまい、卵の生存率が下がるために、低緯度地域では少ない一腹卵数が選択される、とする Stoleson & Beissinger (1999) の卵生存率仮説 (Egg viability hypothesis) である. 卵冷却仮説から予測される作業仮説として、1) 卵の孵化率は産卵順ではなく、抱卵時の巣内状況 (湿度や病原体、雌の滞巣時間など) に依存する、2) 抱卵コストは気温と負の相関を示し、一腹卵数によってコストが大きく異なるので、寒冷的環境ほど一腹卵数が多いことが有利となる、3) 一腹全体の抱卵期間は一腹卵数によって変化し、寒冷的環境では一腹卵数が少ない巣より多い巣の方が抱卵期間が短い、4) 親鳥は気温条件に敏感であり、一腹卵数の多い巣の方が抱卵を中断して休憩する頻度が少ない、といったものを挙げている. 卵生存率仮説から予測される仮説としては、1) 抱卵前に 26–36°C の気温に頻繁にさらされると孵化率が下がるので (Veiga 1992), 雌親は産卵して間を開けずに抱卵を開始する方がよい、2) 初めに産まれた卵の方が孵化率が低い、3) 抱卵前に卵を放置している時間の割合は緯度や季節と共に変化する、4) 晩成性の鳥類のように、孵化タイミングを同調させる機構を持たない種ほど、低緯度地域において一腹卵数が少ない、といったものを挙げている. 彼らは、4 種の鳥類を用いてこれらの仮説を検証し、両方の仮説が共に支持されることを示している. これら両仮説は、気温が要因となって非適応的な結果 (卵冷却率仮説では低気温による親の抱卵コスト増大や抱卵期間の延長、卵生存率仮説では高気温による抱卵前の不完全な卵発生など) を引き起こすこと、さらには一腹卵数の地理的変異がその非適応的な結果を避けるために進化しうること示唆している.

一方、Martin (2008) は外気温ではなく、抱卵努力量の違いによる卵温度が卵サイズや抱卵日数の変異を生むのではないかと報告している. 72 種の種間比較により、熱帯域の鳥は滞巣時間が短いためにむしろ温帯域の近縁種より卵温度が低く、抱卵日数が長いことを示した. その上で、低緯度地域に生息する鳥類は低い卵温度を補償するために卵サイズを大きくしており、それが長寿命的でスローペースな生活史の進化につながるのではな

いかと考察している (Martin 2008)。ただし、卵サイズと一腹卵数には卵温度の影響を除いてもトレードオフの関係があることも示し、低緯度地域の鳥類が1雛あたりの投資量を多くすることで少ない子を強く育てる K -選択的な生活史戦略をとる、という従来の仮説も残している。いずれにしても、温度は直接的にも鳥類生活史に影響を与える可能性が高く、他の環境要因との複合的な解析など、今後の研究が期待される。

ベルグマンの法則は、気温の低い高緯度地域に生息する恒温動物は、温暖な気候帯に生息する同属種よりも体サイズが大きい、というものであるが、後に種間だけではなく、同種の個体群間における体サイズの緯度変異も指すようになった (Mayr 1963; Graves 1991; Blackburn et al. 1999)。恒温動物は、筋肉等からの熱生産量と皮膚表面からの熱の放出量を調節して、体温をほぼ一定に保っている。熱生産量は体積に比例して多くなり、熱放出量も皮膚表面積に比例して多くなるため、寒冷地に生息する動物は、体サイズを大きくすることで体積に対する表面積を小さくすべきであると考えられている (Mayr 1963; Ashton 2002 など)。

体サイズは熱効率や代謝量を介して成長率や生産性と密接な関わりを持つと予想されるため、緯度が上昇するにつれて体サイズが大きくなるベルグマンの法則も緯度勾配に沿った生活史形質の変異パターンと強く関連する可能性がある。例えば変温動物においては、高緯度などの低温環境では成長や繁殖開始が遅い代わりに繁殖開始時の体サイズは大きくなることが知られており (Temperature-size rule)、成長が制限された条件では小さい体サイズで早く繁殖を開始する、とする生活史理論との矛盾が指摘されている (Berrigan & Charnov 1994; Angilletta et al. 2004a; Arendt 2010)。このパターンを説明する理論は現在も議論中であるが、体サイズと死亡率の関係、あるいは体サイズと生産性の関係が温度と共に変化し、一見矛盾したパターンを作るのではないかと考えられている (Sibly & Atkinson 1994; Angilletta et al. 2004a; Arendt 2010)。恒温動物である鳥類において変温動物と同様な視点での研究はなく、今後、生活史形質への体サイズの影響を考慮する必要があると考えられる。

そもそも鳥類にもベルグマンの法則が当てはまるのかどうかについては、いくつかの検討が行われている (Meiri & Dayan 2003; de Queiroz & Ashton

2004; Olson et al. 2009)。Meiri & Dayan (2003) は14目42科94種の鳥類について、緯度勾配に沿った体サイズの種内変異があるか検討を行った。その結果、42科のうち32科において、その科に属する種の50%以上がベルグマンの法則に当てはまることが分かり、全体では検討した種の72.34%が緯度の上昇に伴って体サイズが大きくなる傾向が認められた (Meiri & Dayan 2003)。彼らはさらに、5クラスに分類した体重 (7–20 g, 21–100 g, 101–500 g, 501–2,500 g, >2,500 g)、巣のタイプ (開放巣、樹洞、地中の穴、ドーム)、渡り特性 (渡り鳥、留鳥) がそれぞれ、ベルグマンの法則と関係するかを検討した。体重クラスと巣のタイプの違いによって法則に当てはまる種の割合が異なることはなかったが、渡り鳥と留鳥では留鳥の方がベルグマンの法則に当てはまる種が有意に多かった (Meiri & Dayan 2003)。恒温性の維持効率に体サイズが影響するのは主に厳冬期であるため、年中同じ場所に生息する留鳥の方が生息地の気候に強く影響を受けるためだろう、と彼らは考察している。

鳥類の体サイズは生活史形質としてそれほど注目されていないが、基礎代謝量や水分消失量などの生理機構や (Bartholomew & Cade 1963; Walsberg 1983 など)、巣・なわばりのサイズ (Schoener 1968; Biancucci & Martin 2010) などと強く対応している。実際に体サイズは卵サイズ、育雛期間、成鳥の寿命など、他の生活史形質と強い相関をもつ (Blueweiss et al. 1978; Christians 2002; Sibly et al. 2012 など)。Samaš et al. (2013) は、ヨーロッパからニュージーランドに移入されたウタツグミ *Turdus philomelos* では、もとの個体群に比べて小さな卵サイズの卵を産むことを報告し、この理由として南半球に移入された個体群の方が体サイズが小さくなったためではないかと述べている。いずれにしても、生活史進化を考える上で体サイズは無視できない形質であり、種間の比較生態学的研究に積極的に組み込むべきである。

昼行性の鳥類の活動時間は日長に比例するため、繁殖期の日長が長い高緯度地域の鳥類は低緯度地域に比べて雛への給餌活動を長く行えると予想される。この給餌可能な時間の違いによって、高緯度地域の鳥類は多くの雛を育て上げることができるのではないかとという仮説が Lack (1947) による日長仮説である。Rose & Lyon (2013) はアラスカとカリフォルニアの2地点でミドリツバメの一腹卵数・雛の体重を調べ、親が雛への給餌活動を

行っていた時間や給餌頻度、餌サイズなどを比較した。一腹卵数は高緯度であるアラスカの方が多く、雛の体重も重かった。給餌頻度や餌サイズは両地点で有意な違いはないが、親鳥の給餌活動時間はアラスカで長く、総給餌量もアラスカの方が多かった。このことから著者らは、両地点で生活史形質が異なるのは餌資源量の違いが原因なのではなく、親鳥が活動できる時間を規定する日長の緯度変異が重要であると結論づけ、日長仮説を支持している (Rose & Lyon 2013)。しかし、熱帯域の鳥たちは、実際に採餌に使える時間よりも少ない時間しか使っていないという指摘もあり (Foster 1974)、今のところ、この仮説はほとんど検証されていない (他に Hussell 1972; Sanz 1999)。日長に伴う活動時間の違いが生活史にどの程度影響するのか、さらなる実証研究が必要である。特に、この仮説が正しいのであれば、同地域に生息し、同じ繁殖期をもつ昼行性鳥類と夜行性鳥類では、生活史の緯度勾配が逆の傾向を示すことになるため、興味深いテーマに発展する可能性もある。

5) 病原体および寄生者

鳥類は他の生物と同様、さまざまな病原体・寄生者から影響を受けている。細菌やウイルスなどの病原体や、外部・内部寄生虫と宿主の関連は従来、病理学として発達してきたが、感染への抵抗にかかるコストが他の生活史への資源分配とトレードオフの関係にあるのではないか、という視点で生活史進化の分野に関わるようになった (Sheldon & Verhulst 1996; Norris & Evans 2000; Zuk & Stoehr 2002 など)。

Lochmiller & Deerenberg (2000) は、病原体や寄生虫に抵抗する免疫機構にどのようなコストが考えられるかを総説としてまとめ、1) 感染への抵抗による食欲不振によって栄養摂取が制限されること、2) 免疫機構にかかる代謝エネルギー、3) 必要な代謝タンパク量の増大、などをコストとして挙げている。生活史進化の研究への生理学的研究の重要性を総説としてまとめた Ricklefs & Wikelski (2002) も免疫のコストに触れており、免疫機構の構築や維持にエネルギー的なコストがかかること、免疫反応に伴うフリーラジカルの発生がコストになりうることなどをまとめている。いずれにしても、病原体や寄生者は宿主に負の影響を与えることが多いため、感染への抵抗や感染時の宿主の体調維持はコストがかかったとしても重要な生理的反応である。免疫機構と他の生活史形質にト

レードオフの関係が成り立つのかという仮説については、感染強度と生活史形質の関係をみたものや (Møller 1991; Gustafsson et al. 1996; Marzal et al. 2005; Knowles et al. 2010)、免疫力の高さと生活史形質の関連をみたもの (Tieleman et al. 2005; Martin et al. 2006b) などによって、確かめられている。免疫機構はテストステロンなど、他のホルモンと拮抗作用をもつことが知られているため (Sheldon & Verhulst 1996; Lawniczak et al. 2007)、免疫機構はそれらのホルモンの作用とも生理学的なトレードオフを持つと考えられる。

Martin et al. (2001) は、寄生者が生活史に与える影響も、個体群内比較による可塑的な応答だけでは進化的な影響を検出できないとして、外部寄生虫による選択圧が一腹卵数の変異を進化させたという仮説を、25 種の鳥類を用いた種間比較から検証した。理論的には、成鳥の死亡率が高い場合は一腹卵数が多くなり、幼鳥の死亡率が高い場合は少なくなる。そのため、外部寄生虫による死亡率が幼鳥時と成鳥時の免疫力とどう関係するか、検討を行った。免疫力の指標としては PHA (フィトヘマグルチニン) への T リンパ球の応答を用いている。まず、外部寄生虫による雛の死亡率の高い種ほど幼鳥時の免疫力が高かったことから、免疫力の高さは外部寄生虫のリスクの高さに対応していると考えられた。その上で、免疫力と一腹卵数の関係を検討したところ、成鳥の免疫力 (≡ 感染による成鳥の死亡率) は一腹卵数と正の相関を示したが、幼鳥の免疫力 (≡ 感染による幼鳥の死亡率) は一腹卵数と負の相関を示した。彼らはこれらの結果から、寄生虫による感染リスクも年齢ステージごとの生存率を通して生活史進化を引き起こすと結論している (Martin et al. 2001)。

免疫細胞はその種類によって生産コストが異なるという前提のもと、Lee et al. (2008) はハイペースな生活史をもつ鳥類 (短寿命で成長が早く、一腹卵数が多い) と、その逆のスローペースな生活史をもつ種 (長寿命で成長や繁殖開始が遅く、一腹卵数が少ない) で免疫細胞の種類と数を比較した。系統関係の分かっている 70 種の鳥類について検討した結果、コストの高い自然抗体 (刺激なしで血中に存在する抗体) の濃度は抱卵日数と正の相関があり、免疫細胞への投資量が多い種では相対的な成長速度が遅いことが分かった。さらに、比較的成本の低い生体防御物質である補体 (抗体によって活性化され、細菌の細胞膜溶解を行うタンパク質) の活動性は一腹卵数と正の相関があ

り、卵への投資量が多い種では安価な免疫機構で病原体に対処していることが示された (Lee et al. 2008). 寄生者の感染強度は緯度低下に伴って上昇することが知られており (Calvete 2003; Merino et al. 2008), いくつかの研究では低緯度地域に生息する種の方が免疫力が高いことを報告している (Owen-Ashley et al. 2008). 雛や成鳥だけでなく、熱帯域では卵殻に感染する細菌の影響が大きく、抱卵前に卵を長く放置すると感染による卵の死亡率が上昇すると言われている (Cook et al. 2003, 2005; Godard et al. 2007). 病原体・寄生者と、それに対する宿主の防御反応は、緯度に沿った鳥類生活史の違いを説明する新たな選択圧のひとつとして脚光を浴びている。まだ検討は始まったばかりであり、複雑な免疫機構がどのように生活史形質と関連するのか、また、他の環境要因を含めた複合的な影響評価や、広範な種間・個体群間比較が求められる。

鳥類や一部の魚類、昆虫類では、自身の子を他者に預けて子育てを任せる托卵が知られている。鳥類の托卵には種内托卵と種間托卵があり、種間托卵には自分では一切子育てを行わない真性托卵鳥と、自身でも子育てを行うがときどき托卵も行う条件的托卵鳥が含まれる (Payne 1977, 1998; Davies 2000 など). さらに、真性托卵鳥にも、カッコウ *Cuculus canorus* のように宿主の卵・雛を完全に排除する種と、コウウチョウ *Molothrus ater* のように、宿主の雛と同時に養育されながらも、強い餌乞いによって宿主の雛から餌を奪取する種がいる (Davies 2000; Kilner et al. 2004 など). さらに同じ托卵鳥と宿主であっても、托卵の強度 (多重托卵が起こるかどうかなど) が両種の密度などで異なり、その托卵形態は非常に多様である。

Krüger (2007) は真性托卵鳥と宿主の共進化について総説にまとめ、托卵鳥側の適応について、産卵前、卵の時期、雛の時期に分けた上で記述している。托卵鳥は宿主個体をランダムに選ぶのではなく、攻撃性の強さや巣の目立ちやすさなどで選んでおり、相対的に小さなサイズの卵を1シーズンに数多く産み、胚発生や雛の成長が著しく早いなどの特徴的な生活史を持つことを示した (Payne 1974; Krüger & Davies 2002, 2004). この総説の中で Krüger は、托卵が宿主側の生活史に与える影響の解明を今後の課題のひとつに挙げている。托卵が宿主に与える負の影響には、宿主の卵の抜き取りや排除、宿主卵の孵化率減少、雛間競争による宿主雛の成長不良や生存率の低下、給餌コス

トの上昇などが挙げられる (Hoover 2003 など).

宿主の生活史への托卵の影響はいくつかの研究で調べられているが、まだそれほど研究例は多くない。Hauber (2003) は、托卵によって宿主の初期死亡率が上がることから、托卵される宿主の一腹卵数は減少方向に進化するという仮説を種間比較によって検証した。宿主の雛と共に育つコウウチョウに托卵される宿主鳥類について検討を行ったところ、托卵による巣内雛の死亡率が高い種ほど一腹卵数が少なかった。Soler et al. (2001) は、やはり宿主の雛と共に育つマダラカンムリカッコウ *Clamator glandarius* とその宿主であるカササギ *Pica pica* について、托卵と一腹卵数の関係を調べた。コウウチョウの結果とは異なり、マダラカンムリカッコウに托卵されながらも1羽以上の雛を巣立たせたカササギの親は、マダラカンムリカッコウの雛のみしか育てられなかった親より一腹卵数が多く、マダラカンムリカッコウと同所的に生息するカササギの方が、カッコウのいない地域のカササギより一腹卵数が多く卵サイズが小さいという結果が得られた。マダラカンムリカッコウの雛は強い競争力によって宿主雛から餌を奪うが、宿主の卵を排除しないため、宿主の雛 (の一部) は巣立ちを迎えることができる。一方、マダラカンムリカッコウは托卵時に卵の抜き取りや捕食を行わないものの、巣内の巣の一部を破壊することが知られており、この卵の破壊が、宿主にとって最も大きな損失だと考えられている (Soler et al. 2001). マダラカンムリカッコウに卵を破壊される地域のカササギは、托卵による負の影響を軽減することができるような、大きな一腹卵数が進化したと考えられる (Soler et al. 2001).

Lloyd & Martin (2003) は、托卵頻度が高い種ほど抱卵期間が短いことを報告しており、宿主にとって雛間競争を激しくする托卵は成長速度を増加させるとしている。Lyon & Eadie (2008) は鳥類の種内托卵についての総説の中で托卵個体に対する宿主個体の抵抗について触れ、宿主となる個体の一腹卵数が少ない方が托卵に対処する際に有利であるとする仮説を紹介した上で、個体の質の影響や別の要因との切り分けが必要であるが、検討すべき仮説であると述べている。托卵には宿主との軍拡競争という視点での研究が多いが、多様な托卵の選択圧が生活史の進化にどう関わっているのか、今後の課題として興味深い。

6) 種内および種間の密度効果

密度効果の原理はダーウィンの進化理論である自然選択の中にある。つまり、資源は有限であるために生物は指数関数的に増えることはなく、個体間あるいは他種との間に競争が起きる、というものである (Darwin 1859; Gustafsson 1987)。鳥類における生活史進化の歴史の中では、Moreau (1944)、Lack (1947, 1948, 1966 など)、Skutch (1949)、Ashmole (1963) といった、初期の研究ですでに密度が生活史に与える影響が議論されている (Ricklefs 2000b)。資源をめぐる種内あるいは種間競争は生態学の大きな一分野であり、さまざまな分類群で、競争が繁殖形質や生存率などの生活史形質に影響を与えることが報告されてきた (Clutton-Brock et al. 1987; Sinclair 1989; Griffith & Poulson 1993; Newton 1998)。

資源をめぐる競争は消費型 (同じ資源を奪い合う間接的な競争) と干渉型 (他個体の資源利用を直接妨げる競争) に分類されるが、経路は違っても餌資源や繁殖適地、捕食リスクの低い環境などの限りある資源を多くの個体で取り合うことで競争は起きる。鳥類においても、個体群密度と繁殖成功や生存率の関係は広く調査されており、個体群密度の増加と共に一腹卵数が減少する (Perrins 1965; Lack 1966; Dhondt et al. 1992; Both 1998, 2000; Both et al. 2000; Ahola et al. 2009)、密度が高い場合は分散率が高くなったり分散距離が長くなる (Matthysen 2005)、密度が高い場合は早く繁殖を開始 (Ahola et al. 2012)、密度が高いと冬季の成鳥の生存率が下がる (Stenning et al. 1988; Baillie & Peach 1992; Norman & Peach 2013)、巣立ち後の密度が高いと幼鳥の生存率が下がったり、遅く産まれた雛の出生地分散距離が長くなる (Nilsson 1989; Tinbergen 2005) といった傾向が報告されている。これらの関係はいずれも、個体群密度が何らかの資源利用の制限を通して生活史形質に影響した結果だと推察されている。つまり密度効果は、生活史進化に影響する選択圧そのものというよりは、資源が生活史に与える影響の強弱を決定づける機構のひとつだと言える。しかし、資源が密度の増加によって実際に制限されているのか、その詳細まで明らかにされている研究例は少ない (Silllett et al. 2004)。

密度と生活史形質の相関関係はあきらかであるが、資源をめぐる競争を生活史進化の枠組みで考える場合、大きな問題点がひとつある。それはこれらの研究が主に個体数調節の機構を探る観点で

進められてきたため、密度が生活史形質の“可塑的な変化”を引き起こすかどうか研究の焦点だったことである。つまり、密度が個体群内の生活史形質の幅をある程度説明できることは確かであるが、種間・個体群間の生活史の変異に対して、密度が進化的な影響力を持つかどうかといった検討は、以下に紹介する例を除いてそれほど多くない。

Both (2000) は留鳥であるシジュウカラと渡り鳥であるマダラヒタキ *Ficedula hypoleuca* において、一腹卵数への密度効果のかかり方を検討した。年ごとの密度の違いと一腹卵数の関係をみると、留鳥であるシジュウカラの一腹卵数は成鳥の密度と共に低下したが、渡り鳥であるマダラヒタキの一腹卵数は密度と有意な関係を示さなかった。著者はこの理由については今のところ不明であるとし、実験的に一腹卵数や一腹雛数を操作するなどして確かめる必要がある、と述べている (Both 2000)。

Samaš et al. (2013) はヨーロッパからニュージーランドに移入されたスズメ目鳥類のうち、1863 と 1879 年に移入されたクロウタドリ *Turdus merula* とウタツグミを対象に 2004–2010 年に繁殖調査を行い、一腹卵数と卵サイズをもとの生息地と比較した。両種ともに一腹卵数はヨーロッパよりニュージーランドで小さくなっており、ウタツグミでは卵サイズもニュージーランドでは小さくなっていた。彼らは、この 100 年で起きた一腹卵数の変化を捕食率と密度の関係で説明しようと試み、ニュージーランドではヨーロッパよりも捕食率が低く、密度が高いことを挙げて、一腹卵数の減少は個体群密度の増加が要因ではないかと考察している (Samaš et al. 2013)。

Lloyd & Martin (2003) は、雛間競争が激しければ孵化までの期間が短くなるとする Ricklefs (1993) の予測を検証した。多くの鳥類では、同じ巣内で成長する一腹雛間には餌をめぐる競争が存在する。著者らは、70 種の鳥類について、巣内につがい外子がいる割合、種内・種間托卵の頻度、非同時孵化の程度を調べ、それぞれと抱卵期間の対応関係を調べた。つがい外子の割合と托卵頻度は雛間競争を激化させる要因であり、非同時孵化は餌需要のピークをずらすという意味で競争を緩和させる要因であると予想している。その結果、托卵の頻度が高い種ほど抱卵期間が短く、非同時孵化の程度が大きな種ほど抱卵期間が長い傾向が認められたが、両者は系統の影響を考慮すると統

計的に有意でなくなった。一方、つがい外子が巣に含まれる割合が高いほど抱卵期間は短く、つまり成長率が高くなり、その傾向は系統を考慮しても有意であった。このことから著者らは、雛間競争の激しさとしての巣内雛間の血縁度は卵の時期の成長率に進化的な影響を与えると結論している (Lloyd & Martin 2003)。雛間競争の程度としては一腹雛数の影響も無視できず、さらなる検討が必要である。

いくつかの種では、密度と対応した繁殖成績の低下が検出されておらず (Atatalo & Lundberg 1984; Török & Tóth 1988; Dhondt et al. 1992; Soutullo et al. 2006)、密度の違いが生活史進化に及ぼす影響を明らかにするために検討すべき要因はまだいくつもあると考えられる。例えば、Nicolaus et al. (2012) はシジュウカラを用いて、実験的に雄偏りにした実験区には多くの幼鳥が定着することを示し (他雄の定着をなわばりの質の指標にしているのではと考察されている)、局所的な性比が分散様式、ひいては競争の程度を変化させる可能性を報告している。他にも、単独性か群れで過ごすかなどの社会性や、渡りを行うかどうかなど、それぞれの種の生態・行動を基盤とした比較研究が望まれる。密度は常に変動するが、その幅が低密度に偏っている環境下で適応的な遺伝的形質が、高密度に偏っている環境下でも適応的であるとは考えにくく、密度の違いは生物の生活史形質に進化的な影響を与えると推察される。

個体群密度は、資源利用に関する競争以外にも生活史に影響する可能性がある。それは、密度と共に生物同士の相互作用が増加し、それが生活史に影響する、という可能性である。生物同士の相互作用としては、捕食者や寄生者との相互作用 (Martin 1996b; Hochachka & Dhondt 2000 など)、あるいは同種他個体との相互作用が想定されている。前者は個体あたりの捕食・感染リスクが密度によってどの程度変化するかという点で、限りある資源の分配と同様、生活史進化に影響する選択圧そのものというよりは、外的要因が生活史に与える影響の強弱を決定づけている。群れなどの局所的な密度の増加は、捕食者への集団防衛の強化が可能な点や、捕食者に対するうすめの効果が働く点で、個体にとって有利な効果を持つ (Caro 2005 など)。しかし、巣における捕食については、負の密度効果が知られている。いくつかの研究により、鳥類の巣を襲う捕食者が巣の密度が高い場所を好んで訪れることが報告され (Larivière & Messier

2000, 2001; Phillips et al. 2003, 2004)、巣における子の捕食率が巣の密度と共に増加する傾向が報告されている (Major & Kendal 1996; Schmidt & Whelan 1999; Caro 2005; Gunnarsson & Elmberg 2008)。しかし一方で、その傾向が弱い例や、傾向が認められない例もあり (Clark & Wobeser 1997; Ringelman et al. 2012)、巣の密度と捕食率の関係は一義的ではない。多くの場合、捕食者は複数の餌動物を利用しているため、密度依存的な捕食率の増加が起こるかどうかには他の餌の存在量が影響を与えるし (捕食者側の最適採餌戦略)、捕食者がどのような指標を使って巣を探しているか、巣自体がどの程度見つかりやすいか、といった面も影響を与えると考えられる。Schmidt & Whelan (1999) は人工巣を異なる密度で設置する実験において、地上巣には密度依存的な捕食率の増加が認められるが、下層植生につくられた巣では密度と巣の捕食率に対応関係がなかったと報告しており、密度と捕食率の対応がどのような状況で生じるのか、さらなる研究が求められている (Ringelman et al. 2012 も参照)。

疫学では、宿主個体群の密度が高い、あるいは宿主の体サイズが大きい方が寄生する病原体の種数が多くなると予想されている (Anderson & May 1978 など)。哺乳類ではいくつかの研究でこの傾向が支持されており (Arneberg et al. 1998; Arneberg 2002)、鳥類においても病原体や寄生者のリスクは密度と共に上昇する可能性がある。ただし、これら密度依存的な寄生者との相互作用が生活史形質の進化とどの程度関わってくるのかは分かっていない。

なわばり性の種での密度上昇は同種他個体との敵対行動などを増加させると考えられており、それに伴って採餌行動やさえずり頻度を変化することが報告されている (Bruno et al. 2003; Sillett et al. 2004 など)。また、密度は配偶成功の上昇やつがい外交尾の増加といった繁殖上の利益や、繁殖地の査定時の情報源になる、といった正の効果も持つ (Hatchwell 1988; Möller 1991; Westneat & Sherman 1997; Owens 2002)。これらはいずれも密度依存的な行動の変化であり、鳥類の生活史形質が密度と共に変化する機構となりうるが、生活史進化との関連で捉えられている実証研究は今のところない。

島嶼、特に隔離された小島嶼に生息する鳥類は、成長がゆっくりで少産、子を長く保護すると考えられている (Cody 1966; Higuchi 1976; Stamps

& Buechner 1985 など)。さらに、大陸と島では体サイズにも違いがあることが報告されており、体サイズの大きな種では大陸に比べて島嶼個体群で体サイズが小さく、体サイズの小さな鳥は逆の傾向があることが知られている (Clegg & Owens 2002)。さまざまな分類群で確認されているこの島嶼シンドロームの進化機構のひとつとして、種内競争の影響が広く議論されてきた。島嶼では捕食者や寄生者が少なく季節性も低いために親鳥の生存率が高く、しかも個体の移出入がある程度制限されている (Whittaker & Fernández-Palacios 2007 など)。そのため、同種密度が環境収容力に達しており、餌資源や営巣場所を巡る種内競争が大陸よりも激しいと考えられている (Cody 1966)。よく調べられているカラ類では、実際に大陸よりも島嶼 (コルシカ島) の方が密度が高いことが知られている (Blondel & Aronson 1999)。日本に生息するヤマガラでも本州の伊豆半島と三宅島では後者の方が密度が高いことが報告されている (Higuchi 1976)。また、小笠原諸島に生息する亜種ハシナガウグイス *Cettia diphone diphone* は本州に生息する亜種ウグイス *C. d. cartans* よりなわばりが狭いことが報告されており、密度が高いと考えられている (Hamao & Ueda 1999)。

Stamps & Buechner (1985) は、島に生息する脊椎動物では普遍的に、なわばりサイズの縮小、隣接個体とのなわばり重複の増加、下位個体のなわばり侵入の許容、攻撃性の減退などが起こることを総説としてまとめ、その機構を資源利用となわばり防衛コストのふたつで説明しようと試みた。資源利用の仮説は、なわばり行動の強さが資源量によって規定されるとする仮説であり、競争種の少ない島では多くの資源が利用可能になり、なわばりサイズが縮小される、という説である。一方、防衛コストの仮説は、温暖な気候や捕食者の少なさによって、なわばりを持たない個体の生存率が増加し、なわばり保有者の防衛コストが上昇するとする仮説であり、利益に見合わない防衛よりも、他の機能にエネルギーを投資する、とする説である (Stamps & Buechner 1985)。著者らは、資源利用の仮説の妥当性も認めつつ、なわばり防衛コストが島嶼シンドロームの進化要因になる可能性が強いとしている。しかし、現在のところこれらの仮説のどちらか (あるいは両方) が島嶼におけるスローペースな生活史を進化させたのかは不明であり、他の仮説 (生活史形質の変異パターン: 島嶼の効果の項を参照) も含めて総合的な検討が待

たれる。

7) 生活史形質間の相互作用

Martin (2004) は環境要因の種類に関わらず、年齢別の死亡率が生活史形質の進化に寄与する最も重要な要素だと主張した。繁殖努力と生存との間には負の関係 (トレードオフ) が働くため、外的要因による親個体の死亡率が低い場合は、繁殖努力量を低くすることで親の生存率に与える負の影響を軽減させた方が、生涯繁殖成功度を高めることができる。一方、外的要因による親個体の死亡率が高ければ、繁殖努力量は増大する。生活史形質間のトレードオフは、限りある資源を複数の機能に分配することで生じると考えられており、この制約のもとでさまざまな選択圧が年齢別の死亡率を調節し、生活史の最適化を促すと考えられる (Reznick 1985; Roff 1992; Stearns 1992; Rose et al. 1996)。トレードオフは生活史進化を考える上で重要な前提であり、鳥類では、繁殖投資と生存率、一腹雛数と雛体重、成長率と老化抑制、繁殖開始時期と換羽時期や身体的コンディションなどの間にトレードオフの関係が知られている (Roff 1992; Vander Werf 1992; Styrsky et al. 2005; Ricklefs 2010; Dmitriew 2011)。

生活史形質間のトレードオフがどのような機構で起こるのか、という問いは生活史進化の研究の中心的な課題のひとつであり、古くから研究が進められている (Fisher 1930; Tinkle & Hadley 1975; Dunham et al. 1989; Stearns 1992; Zera et al. 1998)。その最も基本的な考え方は限りある資源の分配である。鳥類は他のどの脊椎動物よりも体内部の中核体温が高いにも関わらず、飛翔が体サイズに制約を与えるため、エネルギーの蓄積は制限される (Nagy 1987; Calder 1984)。そのため、エネルギーの分配機構は鳥類の生活史形質に強く影響を及ぼすと予想される (Walsberg 1983; Paladino 1989; McNab 1997 など)。

Zera & Harshman (2001) は生活史形質間のトレードオフの生理的機構についての総説の中で、限りある資源 (エネルギー) を複数の生活史形質に分配する場合に働くトレードオフについて、Y字型の分配ルールを提示している (図6)。例えば繁殖と体の維持のふたつにエネルギーを分配する場合、獲得エネルギー量と両形質に分配可能なエネルギーの上限によって、トレードオフのかかり方は異なる。図中のA-Eでは、ふたつの形質に15ずつの資源が分配できるとして、さまざまな獲

図6. トレードオフの概略図. Y字下部に利用可能な資源量を示し、それぞれの表現型（あるいは遺伝子型）への分配量を各枝に示している. Y字の左枝がR: 繁殖への投資, 右枝がS: 自身のメンテナンスへの投資. 解説は本文参照. Zera & Harshman (2001) より転載. Fig. 6. Diagrammatic representation of trade-offs. Each “Y allocation tree” illustrates the amount of resource input (acquisition; number at the base) and the pattern of resource allocation (numbers at the tips of the branches) for a particular phenotype or genotype. R: resource for reproduction, S: resource for soma. From Zera & Harshman (2001).

得資源量に応じた分配様式を模式化している. 図中のFは、獲得した資源量が、両形質に分配できる資源の上限より多かった場合を示しており、Gは逆に、両形質に分配できる資源の上限より獲得資源量が少なかった場合を示している. Fの場合、両形質は正の相関を示すが、Gの場合は負の相関を示す. 実際は2形質ではなく複数の生活史形質への資源分配を想定せねばならず、その分配モデルは図中のHのようになる. 枝上のどのポイントでどの程度の資源が輸送されているかによって、両形質の相関関係は正になったり負になったりするため、生活史形質同士の相関関係を解釈するには注意が必要である (Zera & Harshman 2001). さらに彼らは、これらのトレードオフには形質によって優先ルールがあること、資源を利用する際に蓄積されたものを使うのか、そのつど摂取するのか (Capital model と Income model, Drent & Daan 1980) によってトレードオフのかかり方が異なることなど、さらに研究が必要である点を挙げ、制限ある餌資源の配分が生活史形質間のトレードオフの主要因だとは言えていないとしている. そして、生活史形質間のトレードオフの生理的機構の解明のためには、資源の分配の詳細についてさら

なる研究を進めると共に、近年検証が進められているホルモンや免疫力と生活史形質の関係をさらに掘り下げるべきだと指摘している (寄生者の項も参照).

Angilletta et al. (2003) は、温度と変温動物の表現型可塑性についての総説の中で、トレードオフを1) 分配のトレードオフ、2) 獲得のトレードオフ、3) スペシャリスト-ジェネラリストのトレードオフ、の3タイプに分類した (図7). 分配のトレードオフは上記で説明したような、限りある資源を2つ以上の機能に分配する際のトレードオフである. 一方、獲得のトレードオフは、採餌頻度と捕食者からの見つかりやすさのように、エネルギー獲得のための行動とその行動に伴う死亡リスクのトレードオフである. 獲得のトレードオフでは、エネルギーを必要とする2つの機能への投資量の比は一定であり (図7中のXとYの比)、その絶対量が全エネルギー獲得量に伴って増加する. スペシャリスト-ジェネラリストのトレードオフは、利用できる環境の幅を広げた場合のコストベネフィットと、狭めた場合のコストベネフィットのどちらをとるかのトレードオフで、食性や営巣場所、活動時間などに働く (Angilletta et al. 2003).

図7. 3パターンのトレードオフの概念図。A: 分配のトレードオフ。限られた資源を異なる機能XとYへ分配するため、片方が多ければもう片方は少なくなる。B: 獲得のトレードオフ。エネルギー獲得のための行動とその行動に伴う死亡リスクのトレードオフ。2つの機能XとYへの分配比率は一定だが、絶対量に変化する。C: スペシャリスト-ジェネラリストのトレードオフ。利用できる環境の幅と表現型が負の関係を示す。Angilletta et al. (2003) を改変。

Fig. 7. Three classes of tradeoffs. A: allocation trade-off. Given a fixed quantity of resources, a difference in the allocation of resources between functions X and Y (e.g. growth and reproduction) can cause a difference in phenotype. B: acquisition trade-off. A difference in the acquisition of resources can cause a difference in phenotype. C: specialist-generalist trade-off. A genotype can function less efficiently within a broad range of environment or more efficiently within a narrower range. Drawing modified from Angilletta et al. (2003).

彼らは、この3タイプのトレードオフはいずれも生物の表現型の進化の制約なのに、研究者は分野によって単一のトレードオフにしか着目してこなかったことを指摘した。例えば、進化生理学者はスペシャリスト-ジェネラリストのトレードオフを初期の対象としていたのに対し、生活史進化の研究者は主に分配のトレードオフに着目してきた。行動生態学者は上記2つのトレードオフを拡充し、獲得のトレードオフも含めて3タイプ全てのトレードオフを理解することが重要だとしている (Lima 1998 も参照)。生活史進化の研究においても、分配のトレードオフ以外の制約として、獲得のトレードオフやスペシャリスト-ジェネラリストのトレードオフを考慮した上で、生活史形質の進化への影響を考える必要があるだろう。例えば、親による給餌頻度が高いと巣での捕食率が高まるとする Skutch (1949) の仮説は獲得のトレードオフにあたると考えられ、雛の時期に獲得できる餌量と巣での捕食リスクの間のトレードオフが、一腹卵数や卵・雛の成長期間などの種間差に影響する可能性が考えられる。獲得のトレードオフやスペシャリスト-ジェネラリストのトレードオフは、分配のトレードオフにおける獲得資源量 (分配前の総量) を規定する制約にあたる。これからの生活史進化の研究では、今まで意識しなかったこれらの制約に目を向けることが重要になると考えられる。

まとめと課題

Ricklefs (2000a) は生活史進化の研究史を2つの時期に分けている。ひとつは1944–1966年で、Moreau (1944), Lack (1947, 1948, 1968 など), Skutch (1949), Ashmole (1963) が生活史進化を自然選択の枠組みで捉え、議論を始めた時期である。もうひとつは1966年から現在までとしており、種ごとに異なる生活史形質を、限りある資源の分配や年齢依存的な死亡率・生産性で説明し、その進化要因を検討してきた時期である (Ricklefs 2000a)。この第2期の研究動向は確かに現在にまで続いているが、ちょうどこの論文と同時代の2000年代初め、生活史進化の研究はさらに新たな時期に入ったと言えるのではないだろうか。鳥類生活史の研究者は Lack clutch 中心の考え方から脱して、成長率や老化、子育て行動など、研究対象を多様化させ、さらには生活史進化の制約となる内的機構の解明が具体的に研究の視野に入った (Ricklefs & Wikelski 2002; Martin 2004 など)。複数の要因の影響を同時的に検討する統計手法の発達にも影響され、2000年代初めから始まった第3期では、表現型的なアプローチによって生活史進化の総合的な機構を明らかにする時期に入ったと位置づけることができる。

本稿で示してきたのは、鳥類生活史の変異パターンと対応のある環境要因のリストアップとその概要である。全く環境が違うにもかかわらず、

低緯度地域と高地、島嶼に生息する鳥類はスローペースでK-選択的という類似した生活史を持っていた。環境要因はその組み合わせによって複雑に相互作用し、全く異なる環境・種にも似たような生活史を進化させうると考えられる。今回示した環境要因には、現時点では検証が不十分なものも多く、現在まだ見つけ出されていない環境要因が新たな選択圧として重要性を帯びてくる可能性も十分ある。さらに、環境要因が生活史進化に与える影響は個別のものではなく、各要因への適応にトレードオフが働いたり、相乗効果を示したりする可能性がある。環境要因間の相互作用として、巣における子の捕食が親による餌運びと強く関連して生活史に影響を与えている可能性や (Martin 1996a)、湿度の高さが外部寄生虫の感染リスクに影響を与えることなどが知られている (Moyer et al. 2002)。今回リストアップした環境要因が生活史形質に与える進化的影響の検討はまだ道半ばであるし、さらには要因同士の連関が生活史進化とどう関わるのか、今後整理してみる必要があるだろう。生活史形質はすべてが相互に影響しあうため、環境要因との因果関係が見分けにくい。例えば、多くの鳥類で繁殖開始が遅くなると一腹卵数が少なくなることが知られているが、これが、雌親の質によって決まるのか、餌量の変動によるのか、その相互作用によるのかなど、分離の難しい複雑な関係性で結ばれている。環境要因と生活史形質、また生活史形質同士が影響しあう経路を明らかにすること、またこれらの遺伝基盤の解明が重要となる。また本稿では、環境要因の進化的応答を制限する内的機構の一部についても触れた (活性酸素・免疫機構の影響)。これら以外にも、成長ホルモンや性ホルモンなどの内分泌系や代謝能力など、表現型を制御する生理学的制約が生活史に与える影響は、現在最も重要視されている課題のひとつである (Zera & Harshman 2001; Ricklefs & Wikelski 2002; Hau 2007; Schwabl et al. 2007 など)。これらの研究は、外的な環境要因の違いに鳥類が適応する機構の一端でもあり、生活史進化の仮説に具体性を与える点で今後ますます重要になる課題である。

生活史に影響を与える環境要因の検証にしても、その内的機構の検討にしても、重要なことは生活史形質の可塑的な応答を見るのではなく、各要因が持つ進化的な駆動力を検出しなければならないことである。Martin (1995) が、「大切なのは可塑性そのものではなく、“環境に対する可塑性の幅”

が種間で異なる機構であり、環境要因に対する生活史の進化的応答を調べるためには異なる生活史特性を持つ種間で比較を行うべきだ」と提言したことは冒頭でも述べた。つまり、個体群内比較では、要因に対する生活史の可塑的な応答が主要な結果であるため、生活史進化の選択圧を探る手法としては短所を含む。環境と生活史の対応を橋渡しする内的機構にしても、生活史進化の学問的枠組みの中では、個体や個体群内だけではなく、種や個体群間の生活史の違いも説明できる包括性があるかどうかが問題となる。そのため、個体群内比較だけでは生活史の進化機構を明らかにすることはできない。ただしこの手法には、比較の際に条件を揃えやすく、ある生活史形質が自然選択の上でなぜ有利なのかを単純化して検討できるという利点もある。Martin (1995) が述べたように、系統関係を考慮した種間比較は環境要因と生活史形質の対応関係をより広い幅で比較でき、かつその進化的な効果を推定することができる点で非常に有効な方法である。しかし種間比較には、要因と生活史形質の相関関係を示すことはできても因果関係を確かめることはできないという欠点もある。このように、個体群内比較と種間比較は共に長所と短所をあわせ持っており、私はこの両者の中間スケールでの比較が生活史の進化機構を検討する上で重要になるのではないかと考えている。つまり、地理的変異をもつ単一種を対象とした個体群間比較である。鳥類ではカラ類やツグミ類、ライチョウ類などにおいて精力的に個体群間比較が行われており、系統や生態の違いといった条件を可能な限り揃えた上で環境要因と生活史形質の対応関係が調査されている (Lambrechts et al. 1997; Tremblay et al. 2003; Ferretti et al. 2005; Sandercock et al. 2005; Martin et al. 2009)。

種内の地理的変異に着目した研究は、環境要因と生活史形質の関係を進化的に捉えることができる上、複数個体群で同様の実験的操作を行って生活史形質の変化の幅を比べるような実験を行えば、異なる生活史形質が発現する条件を種間比較より明確にすることができる。野外観察と実験によって生活史形質の地理的種内変異を検討してきた研究例としては、生活史形質の異なる複数個体群のアオガラを用いた Blondel らによる一連の研究などがある (Blondel 1987; Blondel et al. 1991, 1993, 1998, 2000; Simon et al. 2005; Caro et al. 2009 など)。その中には異なる個体群の個体で同様の実験を行ったものもあり、例えば、繁殖開始時期が大

大きく異なる大陸とコルシカ島の個体群からそれぞれ数ペアを捕獲し、同様の緯度・エサ条件で日長変化の条件だけを変えた禽舎で飼育した実験がある (Lambrechts et al. 1997)。大陸と島のペアはいずれも日長変化の条件によって初卵日に変化した、同じ日長条件でも常に大陸のペアより島のペアの方で初卵日が遅かった。アオガラの繁殖時期決定には、雛の主要な餌である鱗翅目幼虫の発生時期が強い選択圧となっており、日長はその指標だと考えられる。つまり、アオガラの繁殖開始時期は至近要因である日長条件によって可塑的に変化するが、その反応の幅を決定しているのは生息地における幼虫の発生時期と日長の関係であり、餌資源の発生時期と繁殖時期の合致が究極要因だと著者らは考えている (Lambrechts et al. 1997)。

同種内で生活史形質の地理的変異を扱った研究はそれほど少ないわけではない。しかし、多くは地域間の形質と環境の相関関係を見るにとどまり、複数個体群で同様の実験を行い、比較した Lambrechts et al. (1997) のような研究は現在のところ非常に少ない。同種内の地理的変異を幅広く検討する方法には、種間比較と同様、各個体群の遺伝的な歴史や遺伝子交流の程度を考慮しなくてはならないという課題も抱えているが、いずれにしても、生活史の種内地理変異は種間比較によって提唱された仮説を検証する非常に強力な武器であり、鳥類の生活史進化の研究にとっても大きな役割を果たすと考えられる。

生活史進化の表現型のアプローチの究極的な目的は、生活史の発現への生理的・時空間的あるいは系統的な制約への理解を深め、各年齢ステージでの死亡率と生活史イベントへの投資戦略を決定づけてあらゆる種の生活史パターンを説明するのに足る、最小公倍数となる要因群を見つけ出すことである。Dobson (2012) は、鳥類の生活史が最終的には生態と系統と体サイズの関連によって決まるとし、成長特性・渡るかどうか・食性・配偶形態・巣の特性・海洋性かどうか、といった生態の組み合わせ次第で、異なる系統の種にも似たような生活史形質が進化するだろうと述べている。本稿では主にスズメ目鳥類を対象とした研究例を紹介したが、カモやチドリ類など早生性の種や、カモメ類など海洋性の種も含めて考えた場合、鳥類生活史の多様性を共通の要因によって複合的に説明することは容易ではない。しかし鳥類には、形態・生活史・生態の変異が大きくて比較的観察しやすく、繁殖投資量が定量化しやすいという利

点があり、野外生物学として生活史進化を研究するのに非常に適した動物である。分野横断的なこれからの課題を通して、生物の生活史進化にみられる一般法則の解明が進むことを祈っている。

おわりに

日本は南北に長く連なった島国であり、北の北海道は亜寒帯に、南の沖縄は亜熱帯に属している。大きな陸塊である北海道・本州・四国・九州以外に、大きさや島間距離の異なる多くの小島嶼があり、さらには標高にも大きな変異がある。これら多様な地理的条件は、それぞれ異なる環境を生み、鳥類の生活史にも大きな影響を与えると予想される (Higuchi et al. 1995; 高木 2009 も参照)。このように、多様な地域間比較が可能な点で、日本で生活史進化の研究をすることには大きな利点があると考えられる。日本での生活史進化の研究例、あるいは生活史の環境適応を研究した例はネズミ類やトカゲ類、サンショウウオ、魚類、ヤドカリ類などに見られるが (阿部 1975; Hasegawa 1994; Misawa & Matsui 1997; Yamahira et al. 2007; Yamahira & Takeshi 2008; 和田 2000)、鳥類においては、環境要因と繁殖成績の関係を検討したものがほとんどである (Takagi 2003, 2004; Deguchi et al. 2004; Mizuta 2009; Watanuki & Ito 2012 など)。個体群間の生活史の違いを調べたものには、ヤマガラを用いた樋口広芳らの一連の研究や (Higuchi 1976; Higuchi & Momose 1981; Higuchi et al. 1995; Yamaguchi and Higuchi 2005)、メジロ *Zosterops japonicus* の一腹卵数の地理的変異を記述した上田ら (1993) などがあるが、他に生活史進化の視点を持った研究はほとんどなされていない。

しかし、ツバメ *Hirundo rustica* やスズメ *Passer montanus*、キジバト *Streptopelia orientalis*、メジロなど、日本全国に繁殖分布している鳥は多く、繁殖に関する生活史データをとりやすい種も多い。これらの種を用いて、地理的な環境の違いと生活史との対応関係を調べることは、日本において鳥類の生活史進化を研究する第一歩として大いに成果が期待される課題である。それ以外にも、生活史は生物学の全分野と関わっているため、進化学・生態学・行動学・遺伝学・生理学など、どのような分野からもアプローチ可能である。現在さらに活発化している生活史進化に関する研究に日本の鳥類学研究者が目を向け、地理・環境の多様さという日本の利点を生かした研究が進められていくことを大いに期待したい。

本稿は日本鳥学会 2012 年度大会の自由集会「生活史戦略 再考！」における講演に基づいて執筆した。企画にあたり、貴重なコメントをくださった高木昌興氏、講演者として活発な議論を行ってくださった江口和洋氏、長谷川雅美氏、松井 晋氏、および大変意義深いご意見をいただいた 2 名の査読者に厚く御礼申し上げる。

摘 要

鳥類は生活史進化の研究において最も古い研究対象であるが、今なおその進化機構の解明には議論が続いている。Ricklefs (2000a) は生活史進化の研究史を 2 つに分けた。第 1 期は Lack を初めとする鳥類学者が生活史を自然選択の枠組みで捉え、その進化について議論を開始した時期、第 2 期は生活史理論が成熟してその進化機構を実証しようと研究が進められてきた時期である。この第 2 期の流れは現在も続いているが、2000 年前後を境に生活史進化の分野には新たな視点が加わり、研究は次のステージに入ったと考えられる。つまり、一腹卵数以外の生活史形質への研究拡大、餌資源の制約や捕食以外の新たな選択圧の探索、そして生活史を規定する内的機構の解明といった視点である。これらの研究によって、生活史進化を複合的・総合的に説明する土台が築かれつつある。本稿では、このような研究の転換から 10–15 年経った現時点において、新旧の選択圧が生活史に与える影響はどの程度検証されているか整理した。それぞれの選択圧についての検討には、個体や個体群内での影響を評価した可塑的なものと、種間比較や個体群間比較などから進化的な影響を推察したものがあつたが、後者については検証が不十分なものが多かった。これらの問題点を含めて鳥類における生活史進化の現状と課題を議論し、日本における生活史研究の方向性について述べる。

引用文献

- 阿部 永 (1975) 日本産小哺乳類の生活史研究の現状と課題。哺乳類科学 31: 59–80.
- Ahola MP, Laaksonen T, Eeva T & Lehikoinen E (2009) Great tits lay increasingly smaller clutches than selected for: a study of climate- and density-related changes in reproductive traits. *J Anim Ecol* 78: 1298–1306.
- Ahola MP, Laaksonen T, Eeva T & Lehikoinen E (2012) Selection on laying date is connected to breeding density in the pied flycatcher. *Oecologia* 168: 703–710.
- Alatalo RV & Lundberg A (1984) Density dependence in breeding success of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *J Anim Ecol* 53: 969–977.
- Alatalo RV & Gustafsson L (1988) Genetic component of morphological differentiation in coal tits under competitive release. *Evolution* 42: 200–203.
- Anderson RM & May RM (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory processes. *J Anim Ecol* 47: 219–247.
- Angilletta Jr. MJ, Steury TD & Sears MW (2004a) Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integr Comp Biol* 44: 498–509.
- Angilletta Jr. MJ, Wilson RS, Navas CA & James RS (2003) Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *Trends Ecol Evol* 18: 234–240.
- Angilletta Jr. MJ, Niewiarowski PH, Dunham AE, Leache AD & Porter. WP (2004b). Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with Sceloporine lizards. *Am Nat* 164: E168–E183.
- Ardia DR, Pérez JH & Clotfelter ED (2006) Nest box orientation affects internal temperature and nest site selection by Tree Swallows. *J Field Ornithol* 77: 339–344.
- Ardia DR, Pérez JH, Chad EK, Voss MA & Clotfelter ED (2009) Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behavior. *J Anim Ecol* 78: 4–13.
- Arendt JD (2010) Size-fecundity relationships, growth trajectories, and the temperature-size rule for ectotherms. *Evolution* 65: 43–51.
- Arneberg P (2002) Host population density and body mass as determinants of species richness in parasite communities: comparative analyses of directly transmitted nematodes of mammals. *Ecography* 25: 88–94.
- Arneberg P, Skorping A, Grenfell B & Read AF (1998) Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proc R Soc Lond B* 265: 1283–1289.
- Ashmole NP (1963) The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458–473.
- Ashton KG (2002) Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecol Biogeogr* 11: 505–523.
- Badyaev AV (1997) Avian life-history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia* 111: 365–374.
- Badyaev AV & Ghalambor CK (2001) Evolution of life histories along elevational gradients: trade-off between parental care and fecundity. *Ecology* 82: 2948–2960.
- Baillie SR & Peach WJ (1992) Population limitation in Palaearctic-African migrant passerines. *Ibis* 134: 120–132.
- Bartholomew GA & Cade TJ (1963) The water economy of land birds. *Auk* 80: 504–539.
- Bears H, Martin K & White C (2009) Breeding in high elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species. *J Anim Ecol* 78: 365–375.
- Beauchamp G (2004) Reduced flocking by birds on islands with relaxed predation. *Proc R Soc Lond B* 271: 1039–1042.
- Bell CP (1996) Seasonality and time allocation as causes of leap-frog migration in the Yellow Wagtail *Motacilla flava*. *J Avian Biol* 27: 334–342.

- Berrigan D & Charnov EL (1994) Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: A puzzle for life historians. *Oikos* 70: 474–478.
- Biancucci L & Martin TE (2010) Can selection on nest size from nest predation explain the latitudinal gradient in clutch size? *J Anim Ecol* 79: 1086–1092.
- Blackburn TM, Gaston KJ & Loder N. (1999) Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Divers Distrib* 5: 165–174.
- Blondel J (1985) Breeding strategies of the Blue Tit and the Coal Tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: a comparison. *J Anim Ecol* 54: 531–556.
- Blondel J (1987) From biogeography to life history theory: a multithematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates. *J Biogeogr* 14: 405–422.
- Blondel J (2000) Evolution and ecology of birds on islands: trends and perspectives. *Vie Et Milieu* 50: 205–220.
- Blondel J & Aronson J (1999) *Biology and Wildlife in the Mediterranean Region*. Oxford Univ Press, Oxford.
- Blondel J, Perret P & Galan MJ (2000) High divorce rates in Corsican blue tits: how to choose a better option in a harsh environment. *Oikos* 89: 451–460.
- Blondel J, Dervieux A, Maistre M & Perret P (1991) Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia* 88: 9–14.
- Blondel J, Dias PC, Maistre M & Perret P (1993) Habitat heterogeneity and life-history variation of mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*). *Auk* 110: 511–520.
- Blondel J, Maistre M, Perret P, Hurtrez-Boussès S & Lambrechts MM (1998) Is the small clutch size of a Corsican blue tit population optimal? *Oecologia* 117: 80–89.
- Blount JD, Houston DC & Møller AP (2000) Why egg yolk is yellow. *Trends Ecol Evol* 15: 47–49.
- Blount JD, Houston DC, Surai PF & Møller AP (2004) Egg-laying capacity is limited by carotenoid pigment availability in wild gulls *Larus fuscus*. *Proc R Soc Lond B* 271: S79–S81.
- Blount JD, Surai PF, Houston DC & Møller AP (2002a) Patterns of yolk enrichment with dietary carotenoids in gulls: the roles of pigment acquisition and utilization. *Func Ecol* 16: 445–453.
- Blount JD, Surai PF, Nager RG, Houston DC, Møller AP, Trewby ML & Kennedy MW (2002b) Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*: a supplemental feeding study of maternal effects. *Proc R Soc Lond B* 269: 29–36.
- Blueweiss L, Fox H, Kudzma V, Nakashima D, Peters RH & Sams S (1978) Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia* 37: 257–72.
- Bosque C & Bosque MT (1995) Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. *Am Nat* 145: 234–260.
- Both C (1998) Density dependence of clutch size: habitat heterogeneity or individual adjustment? *J Anim Ecol* 67: 659–666.
- Both C (2000) Density dependence of avian clutch size in resident and migrant species: is there a constraint of the predictability of competitor density? *J Avian Biol* 31: 412–417.
- Both C, Tinbergen JM & Visser ME (2000) Adaptive density dependence of avian clutch size. *Ecology* 81: 3391–3403.
- Brommer JE, Merilä J, Sheldon BC & Gustafsson L (2005) Natural selection and genetic variation for reproductive reaction norms in a wild bird population. *Evolution* 59: 1362–1371.
- Bruno JF, Stachowicz JJ & Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol* 18: 119–125.
- Brush AH (1990) Metabolism of carotenoid pigments in birds. *FASEB J* 4: 2969–2977.
- Bryant DM (1975) Breeding biology of House Martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. *Ibis* 117: 180–216.
- Bryant DM & Hails CJ (1983) Energetics and growth patterns of three tropical bird species. *Auk* 100: 425–439.
- Buchanan KL, Spencer KA, Goldsmith AR & Catchpole CK (2003) Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proc R Soc Lond B* 270: 1149–1156.
- Buse A, Dury SJ & Woodburn RJW (1999) Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of Pedunculate Oak, Winter Moth and Tits. *Func Ecol* 13: 74–82.
- Calder WA (1984) *Size, Function and Life History*. Harvard Univ Press, Cambridge.
- Calvete C (2003) Correlates of helminth community in the red-legged partridge (*Alectoris rufa* L.) in Spain. *J Parasit* 89: 445–451.
- Camfield AF, Pearson SF & Martin K (2010) Life-history variation between high and low elevation subspecies of horned larks *Eremophila* spp. *J Avian Biol* 41: 273–281.
- Caro SP, Charmantier A, Lambrechts MM, Blondel J, Balthazart J & Williams TD (2009) Local adaptation of timing of reproduction: females are in the driver's seat. *Func Ecol* 23: 172–179.
- Caro T (2005) *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago Univ Press, Chicago.
- Catoni C, Peters A & Schaefer HM (2008) Life history trade-offs are influenced by the diversity, availability and interactions of dietary antioxidants. *Anim Behav* 76: 1107–1119.
- Charlesworth B (1994) *Evolution in age-structured populations*. Cambridge Univ Press, Cambridge.
- Charmantier A, Perrins C, McCleery RH & Sheldon BC (2005) Quantitative genetics of age at reproduction in wild swans: Support for antagonistic pleiotropy models of senescence. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 6587–6592.
- Charmantier A, Perrins C, McCleery RH & Sheldon BC (2006) Age-dependent genetic variance in a life-history trait in the mute swan. *Proc R Soc B* 273: 225–232.
- Charnov EL & Krebs JR (1974) On clutch-size and fitness. *Ibis* 116: 217–219.
- Cheng YR & Martin TE (2012) Nest predation risk and

- growth strategies of passerine species: Grow fast or develop traits to escape risk? *Am Nat* 180: 285–295.
- Christians JK (2002) Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biol Rev* 77: 1–26.
- Chui CKS, McGraw KJ & Doucet SM (2011) Carotenoid-based plumage coloration in golden-crowned kinglets *Regulus satrapa*: pigment characterization and relationships with migratory timing and condition. *J Avian Biol* 42: 309–322.
- Clark RG & Wobeser BK (1997) Making sense of scents: effects of odour on survival of simulated duck nests. *J Avian Biol* 28: 31–37.
- Class AM & Moore IT (2013) Effects of food supplementation on a tropical bird. *Oecologia* 173: 355–362.
- Clegg SM & Owens PF (2002) The ‘island rule’ in birds: medium body size and its ecological explanation. *Proc R Soc Lond B* 269: 1359–1365.
- Clutton-Brock TH, Major M, Albon SD & Guinness FE (1987) Early Development and Population Dynamics in Red Deer. I. Density-Dependent Effects on Juvenile Survival. *J Anim Ecol* 56: 53–67.
- Cody ML (1966) A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174–184.
- Cody ML (1972) Territory size, clutch size, and food in populations of wrens. *Condor* 74: 473–477.
- Cole LC (1954) The population consequences of life history phenomena. *Quart Rev Biol* 29: 103–137.
- Cook MI, Beissinger SR, Toranzos GA, Rodriguez RA & Arendt WJ (2003) Trans-shell infection by pathogenic micro-organisms reduces the shelf life of non-incubated bird’s eggs: a constraint on the onset of incubation? *Proc R Soc Lond B* 270: 2233–2240.
- Cook MI, Beissinger SR, Toranzos GA, Rodriguez RA & Arendt WJ (2005) Microbial infection affects egg viability and incubation behavior in a tropical passerine. *Behav Ecol* 16: 30–36.
- Cooper CV, Hochachka WM, Butcher G & Dhondt AA (2005) Seasonal and latitudinal trends in clutch size: thermal constraints during laying and incubation. *Ecology* 86: 2018–2031.
- Coulter MC & Bryan AL (1995) Factors Affecting Reproductive Success of Wood Storks (*Mycteria americana*) in East-Central Georgia. *Auk* 112: 237–243.
- Covas R (2012) Evolution of reproductive life histories in island birds worldwide. *Proc R Soc B* 279: 1531–1537.
- Cucco M, Guasco B, Malacarne G & Ottonelli R (2006) Effects of β -carotene supplementation on chick growth, immune status and behaviour in the grey partridge, *Perdix perdix*. *Behav Processes* 73: 325–332.
- Darwin C (1859) *On the Origin of the Species by Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 1st ed. John Murray, London.
- Davies NB (2000) *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. T & AD Poyser, London.
- Davies NB & Lundberg A (1984) Food distribution and a variable mating system in the dunnoek, *Prunella modularis*. *J Anim Ecol* 53: 895–912.
- Dawson RD, Lawrie CC & O’Brien EL (2005) The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia* 144: 499–507.
- Deguchi T, Takahashi A & Watanuki Y (2004) Proximate factors determining age and mass at fledging in Rhinoceros Auklets (*Cerorhinca monocerata*): intra- and interyear variations. *Auk* 121: 452–462.
- de Queiroz A & Ashton KG (2004) The phylogeny of a species-level tendency: species heritability and possible deep origins of Bergmann’s rule in tetrapods. *Evolution* 58: 1674–1684.
- Dhondt AA, Kempenaers B & Adriaensen F (1992) Density-Dependent Clutch Size Caused by Habitat Heterogeneity. *J Anim Ecol* 61: 643–648.
- Diamond JM (1970) Ecological consequences of island colonization by Southwest Pacific birds. I. Types of niche shifts. *Proc Natl Acad Sci USA* 67: 529–536.
- Dijkstra C, Vuursteen L, Daan S & Masman D (1982) Clutch size and laying date in the kestrel *Falco tinnunculus*: effect of supplementary food. *Ibis* 124: 210–213.
- Dmitriew CM (2011) The evolution of growth trajectories: what limits growth rate? *Biol Rev* 86: 97–116.
- Dobson FS (2012) Lifestyles and phylogeny explain bird life histories. *Proc Natl Acad Sci USA* 109: 10747–10748.
- Donazar JA (1990) Geographic variation in clutch and brood size of the eagle owl *Bubo bubo* in the Western Palearctic. *J Orn* 131: 439–443.
- Doutrelant C, Grégoire A, Midamegbe A, Lambrechts A & Perret P (2012) Female plumage coloration is sensitive to the cost of reproduction. An experiment in blue tits. *J Anim Ecol* 81: 87–96.
- Dowling DK & Simmons LW (2009) Reactive oxygen species as universal constraints in life-history evolution. *Proc R Soc Lond B* 276: 1737–1745.
- Drent RH & Daan S (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.
- Dunham AE, Grant BW & Overall KL (1989) Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiol Zool* 62: 335–355.
- Dunn PO, Thusius KJ, Kimber K & Winkler DW (2000) Geographic and ecological variation in clutch size of tree swallows. *Auk* 117: 215–221.
- Eeva ET, Sillanpää S, Salminen JP, Nikkinen L, Tuominen A, Toivonen E, Pihlaja K & Lehtikoinen E (2008) Environmental pollution affects the plumage color of great tit nestlings through carotenoid availability. *EcoHealth* 5: 328–337.
- Eggers S, Griesser M, Nystrand M & Ekman J (2006) Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proc R Soc Lond B* 273: 701–706.
- Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *Am Nat* 125: 1–15.
- Ferretti V, Llambías PE & Martín TE (2005) Life-history variation of a neotropical thrush challenges food limitation

- theory. *Proc R Lond Soc B* 272: 769–773.
- Finkel T & Holbrook NJ (2000) Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature* 408: 239–247.
- Fisher RA (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Flatt T & Heyland A (2011) *Mechanisms of life history evolution: the genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. Oxford Univ Press, Oxford.
- Fogdon MPL (1972) The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114: 307–343.
- Foster MS (1974) A model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution* 28: 182–190.
- Forstmeier W & Weiss I (2004) Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104: 487–499.
- Gadgil M & Bossert WH (1970) Life historical consequences of natural selection. *Am Nat* 104: 1–24.
- George TL (1987) Greater land bird densities on island vs. mainland: relation to nest predation level. *Ecology* 68: 1393–1400.
- Gloutney ML & Clark RG (1997) Nest-site selection by Mallards and Blue-winged Teal in relation to microclimate. *Auk* 114: 381–395.
- Godard RD, Wilson CM, Frick JW & Bowers BB (2007) The effects of exposure and microbes on hatchability of eggs in open-cup and cavity nests. *J Avian Biol* 38: 709–716.
- Goodwin TW (1980) *The biochemistry of the carotenoids. Vol. I. Plants*. Chapman & Hall, London.
- Goodwin TW (1984) *The biochemistry of the carotenoids. Vol. II. Animals*. Chapman & Hall, London.
- Goodwin TW (1986) Metabolism, Nutrition, and Function of Carotenoids. *Annu Rev Nutr* 6: 273–297.
- Grafen A (1989) The phylogenetic regression. *Phils Trans R Soc Lond B* 326: 119–157.
- Grant PR (1998) *Evolution on Islands*. Oxford Univ Press, Oxford.
- Graveland J & Drent RH (1997) Calcium Availability Limits Breeding Success of Passerines on Poor Soils. *J Anim Ecol* 66: 279–288.
- Graveland J & Van der Wal R (1996) Decline in snail abundance due to soil acidification causes eggshell defects in forest passerines. *Oecologia* 105: 351–360.
- Graveland J, Van Der Wal R, Van Balen JH & Van Noordwijk AJ (1994) Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368: 446–448.
- Graves GR (1991) Bergmann's rule is invalid. *Can J Zool* 65: 1035–1038.
- Greenberg R & Droege S (1990) Adaptations to tidal marshes in breeding populations of the swamp sparrow. *Condor* 92: 393–404.
- Griebeler EM, Caprano T & Böhning-Gaese K (2010) Evolution of avian clutch size along latitudinal gradients: do seasonality, nest predation or breeding season length matter? *J Evol Biol* 23: 888–901.
- Griffith DM & Poulson TL (1993) Mechanisms and consequences of intraspecific competition in a carabid cave beetle. *Ecology* 74: 1373–1383.
- Gunnarsson G & Elmberg J (2008) Density-dependent nest predation - an experiment with simulated Mallard nests in contrasting landscapes. *Ibis* 150: 259–269.
- Gustafsson L (1987) Interspecific competition lowers fitness in collared flycatchers *Ficedula albicollis*: an experimental demonstration. *Ecology* 68: 291–296.
- Gustafsson L, Nordling D, Andersson MS, Sheldon BC & Qvarnström A (1996) Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. In: Hamilton WD & Howard JC (eds) *Infection, Polymorphism and Evolution*: 53–61. Springer, New York.
- Haftorn S (1978) Energetics of incubation by the Goldcrest *Regulus regulus* in relation to ambient air temperatures and the geographical distribution of the species. *Ornis Scand* 9: 22–30.
- Haftorn S & Reinertsen RE (1985) The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living blue tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 102: 470–478.
- Halliwell B & Gutteridge JMC (2006) *Free Radicals in Biology and Medicine, 4th ed*. Oxford Univ Press, Oxford.
- Hamao S & Ueda K (1999) Reduced territory size of an island subspecies of the Bush Warbler *Cettia diphone*. *Jpn J Ornithol* 47: 57–60.
- Haq A, Bailey CA & Chinnah A (1996) Effect of β -Carotene, canthaxanthin, lutein, and vitamin E on neonatal immunity of chicks when supplemented in the broiler breeder diets. *Poult Sci* 75: 1092–1097.
- Harvey P & Pagel MD (1991) *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford Univ Press, Oxford.
- Hasegawa M (1994) Insular radiation in life history of the lizard *Eumeces okadae* in the Izu Islands, Japan. *Copeia* 1994: 732–747.
- Hatchwell BJ (1988) Intraspecific variation in extra-pair copulation and mate defence in common guillemots *Uria aalge*. *Behaviour* 107: 157–185.
- Hau M (2007) Regulation of male traits by testosterone: implications for the evolution of vertebrate life histories. *Bio Essays* 29: 133–144.
- Hauber ME (2003) Hatching asynchrony, nestling competition, and the cost of interspecific brood parasitism. *Behav Ecol* 14: 227–235.
- Hepp GR & Kenamer RA (2012) Warm Is Better: Incubation Temperature Influences Apparent Survival and Recruitment of Wood Ducks (*Aix sponsa*). *PloS One* 7: e47777.
- Higuchi H (1976) Comparative study on the breeding of mainland and island subspecies of the Varied Tit, *Parus varius*. *Tori* 25: 11–20.
- Higuchi H & Momose H (1981) Deferred independence and prolonged infantile behaviour in young varied tits, *Parus varius*, of an island population. *Anim Behav* 29: 523–528.
- Higuchi H, Minton J & Katsura C (1995) Distribution and ecology of birds of Japan. *Pacific Science* 49: 69–86.
- Hill GE (1996) Redness as a measure of the production cost

- of ornamental coloration. *Ethol Ecol Evol* 8: 157–175.
- Hill GE (2006a) Environmental regulation of ornamental coloration. In: Hill GE & McGraw KJ (eds) *Bird coloration. Vol. I: Mechanisms and Measurements*: 507–560. Harvard Univ Press, Cambridge.
- Hill GE (2006b) Female mate choice for ornamental coloration. In: Hill GE & McGraw KJ (eds), *Bird coloration. Vol. II: Function and Evolution*: 137–200. Harvard Univ Press, Cambridge.
- Hirshfield MF & Tinkle DW (1975) Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proc Natl Acad Sci USA* 72: 2227–2231.
- Hochachka WM & Dhondt AA (2000) Density-dependent decline of host abundance resulting from a new infectious disease. *Proc Natl Acad Sci USA* 97: 5303–5306.
- Hoi-Leitner M, Romero-Pujante M, Hoi H & Pavlova A (2001) Food availability and immune capacity in serin (*Serinus serinus*) nestlings. *Behav Ecol Sociobiol.* 49: 333–339.
- Hoover JP (2003) Multiple effects of brood parasitism reduce the reproductive success of prothonotary warblers, *Protonotaria citrea*. *Anim Behav* 65: 923–934.
- Hudon J (1991) Unusual carotenoid use by the western tanager (*Piranga ludoviciana*) and its evolutionary implications. *Can J Zool* 69: 2311–2320.
- Hussell DJT (1972) Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecol Monog* 42: 317–364.
- Isaksson C & Andersson S (2007) Carotenoid diet and nestling provisioning in urban and rural great tits *Parus major*. *J Avian Biol* 38: 564–572.
- Jetz W, Sekercioglu CH & Böhning-Gaese K (2008) The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *Plos Biol* 6: 2650–2657.
- 粕谷英一 (1995) 最近の比較生態学の方法の発展：種間比較には系統関係が必要である。日生態会誌 45: 277–288.
- Kelly JF & Van Horne B (1997) Effects of food supplementation on the timing of nest initiation in belted kingfishers. *Ecology* 78: 2504–2511.
- Kilner RW, Madden JR & Hauber ME (2004) Brood parasitic cowbird nestlings use host young to procure resources. *Science* 305: 877–879.
- Klomp H (1970) The determination of clutch-size in birds: a review. *Ardea* 58: 1–124.
- Knowles SCL, Wood MJ & Sheldon BC (2010) Context-dependent effects of parental effort on malaria infection in a wild bird population, and their role in reproductive trade-offs. *Oecologia* 164: 87–97.
- Koenig WD (1984) Geographic variation in clutch size in the Northern Flicker (*Colaptes auratus*): support for Ashmole's hypothesis. *Auk* 101: 698–706.
- Koenig WD (1986) Geographical ecology of clutch size variation in North American woodpeckers. *Condor* 88: 499–504.
- Krüger O (2007) Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. *Phil Trans R Soc B* 362: 1873–1886.
- Krüger O & Davies NB (2002) The evolution of cuckoo parasitism: a comparative analysis. *Proc R Soc Lond B* 269: 375–381.
- Krüger O & Davies NB (2004) The evolution of egg size in the brood parasitic cuckoos. *Behav Ecol* 15: 210–218.
- Lack D (1947) The significance of clutch-size. *Ibis* 89: 302–352.
- Lack D (1948) The significance of clutch-size. Part III.-some interspecific comparisons. *Ibis* 90: 25–45.
- Lack D (1950) The breeding seasons of European birds. *Ibis* 92: 288–316.
- Lack D (1954) *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- Lack D (1966) *Population studies of birds*. Oxford Univ Press, Oxford.
- Lack D (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lambrechts MM, Blondel J, Maistre M & Perret (1997) A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a bird's laying date. *Proc Natl Acad Sci USA* 94: 5153–5155.
- Lande R (1982) A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63: 607–615.
- Larivière S & Messier F (2000) Habitat selection and use of edges by striped skunks in the Canadian prairies. *Can J Zool* 78: 366–372.
- Larivière S & Messier F (2001) Space-use patterns by female striped skunks exposed to aggregations of simulated duck nests. *Can J Zool* 79: 1604–1608.
- Lawniczak MKN, Barnes AI, Linklater JR, Boone JM, Wigby S & Chapman T (2007) Mating and immunity in invertebrates. *Trends Ecol Evol* 22: 48–55.
- Lee KA, Wikelski M, Robinson WD, Robinson TR & Klasing KC (2008) Constitutive immune defences correlate with life-history variables in tropical birds. *J Anim Ecol* 77: 356–363.
- Lessells CM (1991) The evolution of life histories. In: Krebs JR, Davies NB (eds) *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach 3rd ed*: 32–68. Blackwell Sci, Oxford.
- Lima SL (1998) Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* 48: 25–34.
- Lloyd JD & Martin TE (2003) Sibling competition and the evolution of prenatal development rates. *Proc R Soc Lond B* 270: 735–740.
- Lloyd JD & Martin TE (2004) Nest-site preference and maternal effects on offspring growth. *Behav Ecol* 15: 816–823.
- Lochmiller RL & Deerenberg C (2000) Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos* 88: 87–98.
- Loiselle PV & Hoppes WG (1983) Nest predation in insular and mainland lowland rainforest in Panama. *Condor* 85: 93–95.
- Lomolino MV (2005) Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *J Biogeogr* 32: 1683–1699.
- Lyon BE & Eadie JMA (2008) Conspecific brood parasitism

- in birds: a life-history perspective. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39: 343–363.
- MacArthur RH & Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton Univ Press, New Jersey.
- Major RE & Kendal CE (1996) The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. *Ibis* 138: 298–307.
- Martin K & Wiebe KL (2004) Coping mechanisms of alpine and arctic breeding birds: extreme weather and limitations to reproductive resilience. *Integr Comp Biol* 44: 177–185.
- Martin M, Camfield AF & Martin K (2009) Demography of an alpine population of Savannah Sparrows. *J Field Ornithol* 80: 253–264.
- Martin TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann Rev Ecol Syst* 18: 453–487.
- Martin TE (1988) Nest placement: implication for selected life-history traits, with special reference to clutch size. *Am Nat* 132: 900–910.
- Martin TE (1992) Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Curr Orn* 9: 163–197.
- Martin TE (1993a) Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: nest predation or limited breeding opportunities? *Am Nat* 142: 937–946.
- Martin TE (1993b) Nest Predation and Nest Site. *BioScience* 43: 523–532.
- Martin TE (1993c) Nest predation among vegetation layers and habitats: revising the dogmas. *Am Nat* 141: 897–913.
- Martin TE (1995) Avian life-history evolution in relation to nest site, nest predation, and food. *Ecol Mongr* 65: 101–127.
- Martin TE (1996a) Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *J Avian Biol* 27: 263–272.
- Martin TE (1996b) Fitness costs of resource overlap among coexisting bird species. *Nature* 380: 338–340.
- Martin TE (2002) A new view for avian life history evolution tested on an incubation paradox. *Proc R Soc Lond B* 269: 309–316.
- Martin TE (2004) Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121: 289–301.
- Martin TE (2008) Egg size variation among tropical and temperate songbirds: An embryonic temperature hypothesis. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 9268–9271.
- Martin TE & Briskie JV (2009) Predation on dependent offspring: a review of the consequences for mean expression and phenotypic plasticity in avian life history traits. *Ann NY Acad Sci* 1168: 201–217.
- Martin TE & Li P (1992) Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579–592.
- Martin TE, Scott J & Menge C (2000b) Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc R Soc Lond B* 267: 2287–2294.
- Martin TE, Møller AP, Merino S & Clobert J (2001) Does clutch size evolve in response to parasites and immunocompetence? *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 2071–2076.
- Martin TE, Martin PR, Olson CR, Heidinger BJ & Fontaine JJ (2000a) Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Martin TE, Lloyd P, Bosque C, Barton DC, Bianucci AL, Cheng YR & Ton R (2011) Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: An antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution* 65: 1607–1622.
- Martin TE, Bassar RD, Bassar SK, Fontaine JJ, Lloyd P, Mathewson H, Niklison A & Chalfoun A (2006a) Life history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution* 60: 390–398.
- Martin II, LB, Hasselquist D & Wikelski M (2006b) Investment in immune defense is linked to pace of life in house sparrows. *Oecologia* 147: 565–575.
- Marzal A, De Lope F, Navarro C & Møller AP (2005) Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. *Oecologia* 142: 541–545.
- Matthysen E (2005) Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28: 403–416.
- Mayr E (1963) *Animal species and evolution*. Harvard Univ Press, Cambridge.
- McGraw KJ (2006) Mechanics of carotenoid-based coloration. In: Hill GE & McGraw KJ (eds) *Bird coloration. Vol. 1: Mechanisms and Measurements*: 177–242. Harvard Univ Press, Cambridge.
- McNab BK (1997) On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. *Physiol Zool* 70: 718–720.
- McNab BK (2002) Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. *Ecol Lett* 5: 693–704.
- Meiri S & Dayan T (2003) On the validity of Bergmann's rule. *J Biogeogr* 30: 331–351.
- Merilä J & Sheldon (2001) Avian quantitative genetics. *Curr Orn* 16: 179–255.
- Merino S, Moreno J, Vásquez RA, Martínez J, Sánchez MI, Estades CF, Ippi S, Sabat P, Rozzi R & McGehee S (2008) Haematozoa in forest birds from southern Chile: Latitudinal gradients in prevalence and parasite lineage richness. *Austral Ecol* 33: 329–340.
- Metcalf NB & Alonso-Alvarez C (2010) Oxidative stress as a life-history constraint: the role of reactive oxygen species in shaping phenotypes from conception to death. *Funct Ecol* 24: 984–996.
- Michod RE (1979) Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. *Am Nat* 113: 531–550.
- Misawa Y & Matsui M (1997) Larval Life History Variation in Two Populations of the Japanese Salamander *Hynobius kimurae* (Amphibia, Urodela). *Zool Sci* 14: 257–262.
- Mizuta T (2009) Nest-site characteristics affecting the risk of nest predation in the Madagascar Paradise Flycatcher *Terpsiphone mutata*: identification of predators and time of nest predation. *Ornithol Sci* 8: 37–42.
- Møller AP (1991) Ectoparasite loads affect optimal clutch

- size in swallows. *Func Ecol* 5: 351–359.
- Moreau RE (1944) Clutch size: a comparative study, with reference to African birds. *Ibis* 86: 286–347.
- Moyer BE, Drown DM & Clayton DH. 2002. Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *Oikos* 97: 223–228.
- Muchai M & Plessis MA (2005) Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *J Avian Biol* 36: 110–116.
- Murphy GI (1968) Patterns in life history and environment. *Am Nat* 102: 390–404.
- Murphy MT (1983) Nest success and nesting habits of Eastern Kingbirds and other flycatchers. *Condor* 85: 208–219.
- Murphy MT (1989) Life history variability in North American breeding tyrant flycatchers: phylogeny, size or ecology? *Oikos* 54: 3–14.
- Murphy EC & Haukioj E (1986) Clutch size in nidicolous birds. *Curr Orn* 4: 141–180.
- Murray GA (1976) Geographic variation in the clutch sizes of seven owl species. *Auk* 93: 602–613.
- Naef-Daenzer L, Nager RG, Keller LF & Naef-Daenzer B (2004) Are hatching delays a cost or a benefit for great tit (*Parus major*) parents? *Ardea* 92: 229–238.
- 永田尚志 (2002) 鳥類の生活史戦略. 山岸 哲・樋口広芳 (編) これからの鳥類学. 40–66, 裳華房, 東京.
- Nagy KA (1987) Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol Mongr* 57: 111–128.
- Nagy LR & Holmes RT (2005) Food limits annual fecundity of a migratory songbird: an experimental study. *Ecology* 86: 675–681.
- Nakamura M (1995) Effects of supplemental feeding and female age on timing of breeding in the Alpine Accentor *Prunella collaris*. *Ibis* 137: 56–63.
- Nakamura M & Kubota H (1998) Food supply in early spring and stability of pair bonds in the Varied Tit *Parus varius*. *J Avian Biol* 29: 201–205.
- Newton I (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press, London.
- Nice MM (1957) Nesting success in altricial birds. *Auk* 74: 305–321.
- Nicolaus M, Michler SPM, Ubels R, van der Velde M, Bouwman KM, Both C & Tinbergen KM (2012) Local sex ratio affects the cost of reproduction. *J Anim Ecol* 81: 564–572.
- Nilsson JA (1989) Causes and consequences of natal dispersal in the marsh tit, *Parus palustris*. *J Anim Ecol* 58: 619–636.
- Nilsson SG, Björkman C, Forslund P & Höglund J (1985) Egg predation in forest bird communities on islands and mainland. *Oecologia* 66: 511–515.
- Nord A, Sandell MI & Nilsson JÅ (2010) Female zebra finches compromise clutch temperature in energetically demanding incubation conditions. *Funct Ecol* 24: 1031–1036.
- Norman D & Peach WJ (2013) Density-dependent survival and recruitment in a long-distance Palaearctic migrant, the Sand Martin *Riparia riparia*. *Ibis* 155: 284–296.
- Norris K & Evans M (2000) Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behav Ecol* 11: 19–26.
- Nur N (1990) The cost of reproduction in birds: evaluating the evidence from manipulative and non-manipulative studies. In: Blondel J, Gosler A, Lebreton JD & McCleery R (eds) *Population Biology of passerine birds: An Integrated Approach*: 281–296. Springer Verlag, Berlin.
- Olsen BL, Felch JM, Greenberg R & Walters JR (2008) Causes of reduced clutch size in a tidal marsh endemic. *Oecologia* 158: 421–435.
- Olson VA & Owens IPF (1998) Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends Ecol Evol* 13: 510–514.
- Olson VA, Davies RG, Orme CDL, Thomas GH, Meiri S, Blackburn TM, Gaston KJ, Owens IPF & Bennett PM (2009) Global biogeography and ecology of body size in birds. *Ecol Lett* 12: 249–259.
- Owen-Ashley NT, Hasselquist D, Råberg L & Wingfield JC (2008) Latitudinal variation of immune defense and sickness behavior in the White-Crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys*). *Brain Behav Immun* 22: 614–625.
- Owens IPF (2002) Male-only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Phil Trans R Soc Lond B* 357: 283–293.
- Pabian SE & Brittingham MC (2011) Soil calcium availability limits forest songbird productivity and density. *Auk* 128: 441–447.
- Paladino FV (1989) Constraints of bioenergetics on avian population dynamics. *Physiol Zool* 62: 410–428.
- Partali V, Liaaen-Jensen S, Slagsvold T & Lifjeld JT (1985) Carotenoids in food chain studies-II. The food chain of *Parus* spp. Monitored by carotenoid analysis. *Comp Biochem Physiol B* 87: 885–888.
- Patten MA (2007) Geographic variation in calcium and clutch size. *J Avian Biol* 38: 637–643.
- Payne RB (1974) The evolution of clutch size and reproductive success in parasitic cuckoos. *Evolution* 28: 169–181.
- Payne RB (1977) The ecology of brood parasitism in birds. *Annu Rev Ecol Syst* 8: 1–28.
- Payne RB (1998) Brood parasitism in birds: strangers in the nest. *BioScience* 48: 377–386.
- Perrins CM (1965) Population Fluctuations and Clutch-Size in the Great Tit, *Parus major* L. *Anim Ecol* 34: 601–647.
- Perrins CM (1970) The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 245–255.
- Perrins CM (1996) Eggs, egg formation and the timing of breeding. *Ibis* 138: 2–15.
- Phillips ML, Clark WR, Nusse SM, Sovada MA & Greenwood RJ (2004) Analysis of predator movement in prairie landscapes with contrasting grassland composition. *J Mammal* 85: 187–195.
- Phillips ML, Clark WR, Sovada MA, Horn DJ, Koford RR & Greenwood RJ (2003) Predator Selection of Prairie Landscape Features and Its Relation to Duck Nest Success. *J Wildlife Manage* 67: 104–114.
- Pianka ER (1970) On r and K selection. *Am Nat* 104: 592–

- 597.
- Reid JM, Monaghan P & Ruxton GD (2000a) Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proc R Soc Lond B* 267: 37–41.
- Reid JM, Monaghan P & Ruxton GD (2000b) The consequences of clutch size for incubation conditions and hatching success in starlings. *Funct Ecol* 14: 560–565.
- Remeš V & Martin TE (2002) Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution* 56: 2505–2518.
- Reznick DA (1985) Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257–267.
- Reznick DA (1990) Plasticity in age and size at maturity in male guppies (*Poecilia reticulata*): an experimental evaluation of alternative models of development. *J Evol Biol* 3: 185–203.
- Ricklefs RE (1969) An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson Contrib Zool* 9: 1–48.
- Ricklefs RE (1980) Geographical variation in clutch-size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *Auk* 97: 38–49.
- Ricklefs RE (1993) Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period, and life span in altricial birds. *Curr Orn* 11: 199–275.
- Ricklefs RE (2000a) Lack, Skutch, and Moreau: the early development of life-history thinking. *Condor* 102: 3–8.
- Ricklefs RE (2000b) Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life-history histories. *Condor* 102: 9–22.
- Ricklefs RE (2010) Life-history connections to rates of aging in terrestrial vertebrates. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 10314–10319.
- Ricklefs RE & Wikelski M. (2002) The physiology/life-history nexus. *Trends Ecol Evol* 17: 462–468.
- Ringelman KM, Eadie JM & Ackerman JT (2012) Density-dependent nest predation in waterfowl: the relative importance of nest density versus nest dispersion. *Oecologia* 169: 695–702.
- Roff D (1992) *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall. New York.
- Roper JJ & Goldstein RR (1997) A test of the Skutch hypothesis: does activity at nests increase nest predation risk? *J Avian Biol* 28: 111–116.
- Rose AP & Lyon BE (2013) Day length, reproductive effort and the avian latitudinal clutch size gradient. *Ecology* 94: 1327–1337.
- Rose MR, Nusbaum TJ & Chippendale AK (1996) Laboratory evolution: the experimental wonderland and the Cheshire Cat Syndrome. In: Rose MR & Lauder GV (ed) *Adaptation*: 221–244. Academic Press. New York.
- Royama T (1966) Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling great tits *Parus major*. *Ibis* 108: 313–347.
- Royama T (1969) A Model for the Global Variation of Clutch Size in Birds. *Oikos* 20: 562–567.
- Russell EM (2000) Avian life histories: Is extended parental care the southern secret? *Emu* 100: 377–399.
- Samaš P, Grim T, Hauber ME, Cassey P, Weidinger K & Evans KL (2013) Ecological predictors of reduced avian reproductive investment in the southern hemisphere. *Ecography* 36: 809–818.
- Sandercock BK, Martin K & Hannon SJ (2005) Life-history strategies in extreme environments: comparative demography of arctic and alpine ptarmigan. *Ecology* 86: 2176–2186.
- Sanz JJ (1999) Does daylength explain the latitudinal variation in clutch size of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*? *Ibis* 141: 100–108.
- Schaefer HM, McGraw K & Catoni C (2008) Birds use fruit colour as honest signal of dietary antioxidant rewards. *Funct Ecol* 22: 303–310.
- Schaffer WM (1974) Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Am Nat* 108: 783–790.
- Schaefer HC, Eshiamwata GW, Munyekenye FB, Griebeler EM & Böhning-Gaese K (2005) Nest predation is little affected by parental behaviour and nest site in two African Sylvia warblers. *J Ornithol* 146: 167–175.
- Scheuerlein A & Gwinner E (2002) Is food availability a circannual zeitgeber in tropical birds? A field experiment on stonechats in tropical Africa. *J Biol Rhythms* 17: 171–180.
- Schmidt KA & Whelan CJ (1999) Nest predation on woodland songbirds: when is nest predation density dependent? *Oikos* 87: 65–74.
- Schoener TW (1968) Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123–141.
- Schwabl H, Palacios MG & Martin TM (2007) Selection for rapid embryo development correlates with embryo exposure to maternal androgens among passerine birds. *Am Nat* 170: 196–206.
- Scott SN, Clegg SM, Blomberg SP, Kikkawa J & Owens IPF (2003) Morphological shifts in island-dwelling birds: the roles of generalist foraging and niche expansion. *Evolution* 57: 2147–2156.
- Sealy SG (1978) Extralimital nesting of Bay-Breasted Warblers: response to forest tent caterpillars? *Auk*. 96: 600–603.
- Sheldon BC & Verhulst S (1996) Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol* 11: 317–321.
- Sibly RM & Atkinson D (1994) How rearing temperature affects optimal adult size in ectotherms. *Funct Ecol* 8: 486–493.
- Sibly RM, Witt CC, Wright NA, Venditti C, Jetz W & Brown JH (2012) Energetics, lifestyle, and reproduction in birds. *Proc Natl Acad Sci USA* 109: 10937–10941.
- Sillett TS, Rodenhouse NL & Holmes RT (2004) Experimentally reducing neighbor density affects reproduction and behavior of a migratory songbird. *Ecology* 85: 2467–2477.
- Simkiss K (1967) *Calcium in Reproductive Physiology*. Chapman and Hall, London.
- Simon A, Thomas DW, Bourgault P, Blondel J, Perret P &

- Lambrechts MM (2005) Between-population differences in nestling size and hematocrit level in blue tits (*Parus caeruleus*): a cross-fostering test for genetic and environmental effects. *Can J Zool* 83: 694–701.
- Sinclair ARE (1989) Population regulation in animals. In: Cherrett JM (ed.) *Ecological Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*: 197–241. Blackwell Sci, Oxford.
- Sitch S, Smith B, Prentice IC, Arneth A, Bondeau A, Cramer W, Kaplan JO, Levis S, Lucht W, Sykes MT, Thonicke K & Venevsky S. (2003) Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biol* 9: 161–185.
- Skutch AE (1949) Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430–455.
- Skutch AF (1985) Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithol Monog* 36: 575–594.
- Slagsvold T (1982) Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159–169.
- Slagsvold T & Lifjeld JT (1985) Variation in plumage colour of the great tit *Parus major* in relation to habitat, season and food. *J Zool* 206: 321–328.
- Slater TF (1984) Free-radical mechanisms in tissue injury. *Biochem J* 222: 1–15.
- Soler JJ, Martinez JG, Soler M & Møller AP (2001) Life history of magpie populations sympatric or allopatric with the brood parasitic great spotted cuckoo. *Ecology* 82: 1621–1631.
- Soutullo A, Limiñana R, Urios V, Surroca M & Gill JA (2006) Density-dependent regulation of population size in colonial breeders: Allee and buffer effects in the migratory Montagu's harrier. *Oecologia* 149: 543–552.
- Spencer KA, Buchanan KL, Goldsmith AR & Catchpole CK (2003) Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Horm Behav* 44: 132–139.
- Spencer KA, Wimpenny JH, Buchanan KL, Lovell PG, Goldsmith AR & Catchpole CK (2005) Developmental stress affects the attractiveness of male song and female choice in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Behav Evol Sociobiol* 58: 423–428.
- Stamps JA & Buechner M (1985) The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates. *Q Rev Biol* 60: 155–181.
- Stearns SC (1983) The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos* 41: 173–187.
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford Univ Press, Oxford.
- Stenning MJ, Harvey PH, Campbell B (1988) Searching for density-dependent regulation in a population of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* Pallas. *J Anim Ecol* 57: 307–317.
- Stevenson & Bryant (2000) Avian phenology: climate change and constraints on breeding. *Nature* 406: 366–367.
- Stoleson SH & Beissinger SR (1999) Egg viability as a constraint on hatching synchrony at high ambient temperatures. *J Anim Ecol* 68: 951–962.
- Stutchbury BJM & Morton ES (2001) *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Academic Press, San Diego.
- Styrsky JN, Brawn JD & Robinson SK (2005) Juvenile mortality increases with clutch size in a neotropical bird. *Ecology* 86: 3238–3244.
- Surai PF & Speake BK (1998) Distribution of carotenoids from the yolk to the tissues of the chick embryo. *J Nutr Biochem* 9: 645–651.
- Surai PF, Speake BK, Woodb NAR, Blount JD, Bortolotti GR & Sparks NHC (2001) Carotenoid discrimination by the avian embryo: a lesson from wild birds. *Comp Biochem Physiol B* 128: 743–750.
- Takagi M (2001) Some effects of inclement weather conditions on the survival and condition of bull-headed shrike nestlings. *Ecol Res* 16: 55–63.
- Takagi M (2003) Seasonal change in egg volume variation within a clutch in the bull-headed shrike, *Lanius bucephalus*. *Can J Zool* 81: 287–293.
- Takagi M (2004) The timing of clutch initiation in Bull-headed Shrikes (*Lanius bucephalus*) in relation to re-nesting or second nesting. *Ornis Fennica* 81: 84–90.
- 高木昌興 (2009) 島間距離から解く南西諸島の鳥類相. *日鳥学誌* 58: 1–17.
- Tieleman BI, Williams JB, Ricklefs RE & Klasing KC (2005) Constitutive innate immunity is a component of the pace-of-life syndrome in tropical birds. *Proc R Soc Lond B* 272: 1715–1720.
- Tinbergen JM (2005) Biased estimates of fitness consequences of brood size manipulation through correlated effects on natal dispersal. *J Anim Ecol* 74: 1112–1120.
- Tinkle DW & Hadley NF (1975) Lizard reproductive effort: caloric estimates and comments on its evolution. *Ecology* 56: 427–434.
- Török J & Töth L (1988) Density dependence in reproduction of the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) at high population levels. *J Anim Ecol* 57: 251–258.
- Tremblay I, Thomas DW, Lambrechts MM, Blondel J & Perret P (2003) Variation in Blue Tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology* 84: 3033–3043.
- Tummeleht L, Mägi M, Kilgas P, Mänd R & Hõrak P (2006) Antioxidant protection and plasma carotenoids of incubating great tits (*Parus major* L.) in relation to health state and breeding conditions. *Comp Biochem Phys C* 144: 166–172.
- 上田恵介・長野康之・唐木雅徳 (1993) 母島におけるメグロ・メジロ・ウグイスの営巣場所と一腹卵数. *小笠原研究年鑑* 16: 18–28.
- Vander Werf E (1992) Lack's clutch size hypothesis: an examination of the evidence using meta-analysis. *Ecology* 73: 1699–1705.
- Veiga JP (1992) Hatching asynchrony in the house sparrow: a test of the egg-viability hypothesis. *Am Nat* 139: 669–675.

- Visser HG (1998) Development of temperature regulation. In: Starck JM & Ricklefs RE (eds) *Avian growth and development*: 117–156. Oxford Univ Press, Oxford.
- Visser ME, Van Noordwijk AJ, Tinbergen JM & Lessells CM (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc R Soc Lond B* 265: 1867–1870.
- 和田 哲 (2000) ヤドカリ類の生活史進化 (総説). *Bull Mar Sci Fish* 20: 1–13.
- Walsberg GE (1983) Avian ecological genetics. In: Farner, DS (ed) *Avian Biology*: 161–219. Cold Spring Harbor Lab Press, New York.
- Walsberg GE (1985) Physiological consequences of micro-habitat selection. In: Cody ML (ed) *Habitat Selection in Birds*: 389–413. Academic Press, Orlando.
- Watanuki Y & Ito M (2012) Climate effects on breeding seabirds of the Northern Japan Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 454: 183–196.
- Webb DR & King JR (1983) An analysis of the heat budgets of the eggs and nest of the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys*, in relation to parental attentiveness. *Physiol Zool* 56: 493–505.
- Weggler M (2006) Constraints on, and determinants of, the annual number of breeding attempts in the multi-brooded Black Redstart *Phoenicurus ochruros*. *Ibis* 148: 273–284.
- Westneat DF & Sherman PW (1997) Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis. *Behav Ecol Sociobiol* 41: 205–215.
- Whittaker RJ & Fernández-Palacios JM (2007) *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation, 2nd ed.* Oxford Univ Press, Oxford.
- Wiebe KL (2001) Microclimate of tree cavity nests: is it important for reproductive success in Northern Flickers? *Auk* 118: 412–421.
- Wiersma P, Muñoz-García A, Walker A, & Williams JB (2007) Tropical birds have a slow pace of life. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 9340–9345.
- Wikelski M, Spinney L, Schelsky W, Scheuerlein A & Gwinner E (2003) Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proc R Soc Lond B* 270: 2383–2388.
- Williams GC (1966) Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am Nat* 100: 687–690.
- Wilson S & Martin K (2010) Life-history and demographic variation in an alpine specialist at the latitudinal extremes of the range. *Pop Ecol* 53: 459–471.
- Yamaguchi N & Higuchi H (2005) Extremely low nesting success and characteristics of life history traits in an insular population of *Parus varius namiyei*. *Wilson Bull* 117: 189–193.
- Yamahira K & Takeshi K (2008) Variation in juvenile growth rates among and within latitudinal populations of the medaka. *Pop Ecol* 50: 3–8.
- Yamahira K, Kawajiri M, Takeshi K & Irie T (2007) Inter- and intrapopulation variation in thermal reaction norms for growth rate: evolution of latitudinal compensation in ectotherms with a genetic constraint. *Evolution* 61: 1577–1589.
- Young BE (1994) Geographic and seasonal patterns of clutch-size variation in House Wrens. *Auk* 111: 545–555.
- Zera, AJ & Harshman LG (2001). The physiology of life history trade-offs in animals. *Ann Rev Ecol Syst* 32, 95–126.
- Zera AJ, Potts J & Kobus K (1998) The physiology of life history trade-offs: experimental analysis of a hormonally-induced life history trade-off in *Gryllus assimilis*. *Am Nat* 152: 7–23.
- Zerba E & Morton ML (1983) The rhythm of incubation from egg-laying to hatching in Mountain White-crowned Sparrows. *Ornis Scand* 14: 188–197.
- Zuk M & Stoehr AM. 2002. Immune defense and host life history. *Am Nat* 160: S9–S22.