抱卵コストはオオセグロカモメのクラッチサイズを制約するか？

高橋康郎*・新妻靖章・帖地美千代・石川宏治・綿貫 豊

北海道大学農学部応用動物学教室 〒060-8589 札幌市北区北9条西9丁目

Is Clutch Size of Slaty-backed Gulls Determined by Incubation Cost?

Yasuro TAKAHASHI*, Yasuaki NIIZUMA, Michiyo CHOCHI,
Koji ISHIKAWA and Yutaka WATANUKI

Laboratory of Applied Zoology, Faculty of Agriculture, Hokkaido University,
Kita-9, Nishi-9, Kita-ku, Sapporo, 060-8589, Japan

Gull (Laridae) species usually lay two or three eggs. We tested the hypothesis that clutch size is determined by incubation ability of parents in Slaty-backed Gulls (*Larus schistisagus*) whose normal clutch size is three on Teuri Island. Their clutch sizes were manipulated to be two-egg clutches where one egg was removed, three-egg clutches with no manipulation (control) and four-egg clutches where one egg was added. Hatching success and hatchling masses were not different between experimental and control groups. The mean incubation period of the four-egg clutches (29.2 ± 1.9 days) was one day longer than that of the two-egg clutches (28.1 ± 1.4 days) and control (28.2 ± 1.6 days). The mean egg temperature of four-egg clutches (33.0 ± 2.8 °C) was lower than that of two-egg clutches (36.2 ± 1.8 °C) and control (35.9 ± 1.8 °C). These results suggest that the parents can not incubate experimental enlarged clutches effectively but this does not affect offspring production.

Key Words: Clutch size, Incubation cost, *Larus schistisagus*, Slaty-backed Gull

鳥類のクラッチサイズ（一腹卵数）は、ある繁殖期に親が十分に給餌できる雛の最大数に一致すると考えられている（Lack 1947）。カモメ属の一腹卵数は2～3卵であり、4卵以上産卵する個体はほとんど見られず（Conover 1984, Reid 1987a）、3卵が上限である。しかしながら、雛数の操作実験によると、カモメ属の親鳥は3卵よりも多くの雛を巣立たせられることが示されている（Harris & Plumb 1965, Haymes & Morris 1977, Winkler 1985）。さらに、親の生存率を測定し、生涯の繁殖成功度を考慮に入れても、3卵がクラッチサイズの上限となる明確な証拠は得られていない（Reid 1987b）。

これまでの研究では、産卵や抱卵のコストが考慮されていないために、クラッチサイズと

* 現所属：〒211-0053 川崎市中原区上小田中1-13-55

Present address: 1-13-55 Kamiodanaka, Nakahara-ku, Kawasaki 211-0053, Japan

巣立ち可能な最大雛数に不一致が生じている可能性がある (Monaghan & Nager 1997). 最近行われた研究において, 1 卵目を除去することによって延べ 4 卵を産卵させられた 3 卵を抱卵するニシセグロカモメ (*Larus fuscus*) の親鳥は, 自身のボディー・コンディションを低下させ, 対照区より少ない雛しか巣立たせることができなかった (Monaghan *et al.* 1998). この場合, 4 卵目を産卵するコストが, クラッチサイズの上限を決定していると考えられる.

クラッチサイズの上限は, 抱卵のエネルギーコストによって決定されている可能性もある. 抱卵に費やすエネルギーは抱卵数とともに増加するので, 通常より多くの卵を抱卵すると親鳥のエネルギー消費量が増加することがホシムクドリ (*Sturnus vulgaris*), アオガラ (*Parus caeruleus*), マダラヒタキ (*Ficedula hypoleuca*) で確認されている (Biebach 1981, Haftorn & Reinertsen 1985, Moreno & Carlson 1989). より多くの卵を抱卵するために増加したエネルギー要求量に親鳥がうまく対応できず, 抱卵を効果的に行えなかったり, たとえ抱卵の効率が落ちなくても, 育雛期やその後の親鳥の質に影響を与えるような場合, 抱卵のエネルギーコストが, クラッチサイズの上限を決定していることになる. また, クラッチサイズの上限は, 親鳥の抱卵に関する形態的制約によっても決まるだろう. 大型カモメ属の抱卵斑は腹部に 1 つと胸部に 2 つの計 3 つであるため, 4 卵を効率よく温められないのかも知れない (Pierotti & Bellrose 1986).

本研究では, 効率的に抱卵できる卵の最大数が, オオセグロカモメ (*Larus schistisagus*) のクラッチサイズの上限を決定しているのかどうかを, 抱卵数を実験的に操作し, その孵化率, 抱卵日数, 孵化雛体重, 卵温度及び抱卵している親鳥の体温を測ることによって評価した.

方 法

1) 調査地と材料

本研究は, 1998 年に北海道苫前郡羽幌町天売島 (北緯 44 度 25 分, 東経 144 度 19 分) で行なった. 島の周囲は 11.5 km, 島の長径に沿い北西側は 50~100 m の切り立った崖になっており, その崖の下部から上部にかけて, オオセグロカモメが集団繁殖する. その繁殖地内に調査区を設置した. 観察, 操作実験, 卵温と体温の測定を実施する上で, 環境庁と文化庁から許可を受けた.

2) 抱卵数操作実験

2 日に 1 回調査区を見回り, 初卵産卵が確認された巣に杭でマークした. それらの巣のすべての卵の産卵日を記録した. 産卵日は, 5 月 1 日を 1 日目として計算した. 産卵を確認したときに, マジックペンで各々の卵に識別のため印をつけ, 卵の短径と長径をノギスを用いて 0.1 mm まで計測し, 卵重を Pesola 製バネばかりで 0.1 g まで測定した. 短径と長径より次式を用いて卵体積を求めた.

$$\text{卵体積 (ml)} = (\text{短径 (cm)})^2 \times \text{長径 (cm)} \times 0.476 \quad (\text{Harris 1964}).$$

実験には, 5 月 9~23 日の間に初卵を産卵したペアのうち, 3 卵を産卵したペアのみを用いた. 最終卵の c 卵 (産卵順に, a 卵, b 卵, c 卵と呼ぶ) を産卵した 2 日後に, 実験巣の

産卵終了日と同日に産卵を終了した他の巣に卵を1個移動することによって、2卵区(24巣)と4卵区(24巣)を作った。移動する卵は、3卵の中から、無作為に選んだ。また、3卵を産卵した他の30巣には、何も手を加えずに対照区とした。これらの3つの実験区(2卵区、4卵区、対照区)は、産卵を終了した巣をランダムに振り分けて作った。同日に産卵を終了した巣がない場合には、3卵区とした。実験区間で親の質が異なることがないことを確かめるため、操作する前の産卵日、卵重と卵体積について一元配置の分散分析を行い、Scheffeの方法で各抱卵数の間を多重比較した。

抱卵期は1日に1回すべての巣を見回り卵数を確認した。産卵されてから孵化するまでの期間(この期間を抱卵日数と呼ぶ)と親鳥の抱卵コストを評価することが目的であったため、卵が消失していたときは(3卵区において2巣、4卵区において1巣、すべて1卵ずつ消失)、他の巣から産卵日の近い卵を加えて実験条件のクラッチサイズに戻した。孵化率の分析では、消失した卵は孵化しない卵として扱った。

孵化の確認は、1日に1回すべての巣を見回り、孵化日を記録し、孵化直後の雛の体重をPesola製パネばかりで0.1gまで計測した。産卵日と孵化日から、孵化したすべての卵の抱卵日数を求めた。また、孵化率を各操作実験区毎に求めた。

3) 卵温度

卵温の測定と記録には、温度測定用自動記録計(タバイエスベック社、RT-10)を用いた。校正は水銀計を用いて5.0℃から42.0℃の間で±0.1℃の精度で行なった。抱卵数の操作実験で使った巣とは別の2卵抱卵巣4ペア、3卵抱卵巣と4卵抱卵巣それぞれ3ペアずつ、クラッチ内全ての卵の温度を測定した。各卵には、竹串で長径の先端に3mmほどの穴をあけ、その穴からサーミスタプローブを卵内に3cm程度挿入し、入り口部分をテープで固定した。これらの卵温測定用の卵を24時間程度抱卵させ、±0.1℃の精度で測定し30秒ごとに記録した。プローブを挿入することによって卵内の胚は死ぬため、胚自身による代謝活動の卵温への影響はない。

親鳥に抱卵されているときの卵温を評価するため、調査の妨害によって親鳥が抱卵していない可能性のある測定開始後3時間と終了前30分のデータは除外した。また、抱卵交代などで卵温が急激に減少、その後の上昇している間、前後30分間は分析から除いた。1回24時間の測定毎に各卵の平均温度を計算し、クラッチ毎に卵温度の平均値を求めた。この値について一元配置の分散分析を行い、Scheffeの方法で各抱卵数の間を多重比較した。

4) 抱卵中の親鳥の体温

親鳥の体温の測定は、体内埋め込み型温度測定用トランスミッター(Televilt社、大きさ:1cm×1cm×2cm、重さ:3.6g形状:円柱状、周波数(Hz):147.00—148.00)と受信機(Televilt社)を用いて行なった。温度測定用トランスミッターは外科手術によって親鳥の腹腔内に埋め込んだ。産卵終了後約2週間経過した3卵を抱卵している親鳥の内3ペアから各1個体ずつ捕獲し、実験室内に持ち帰り、麻酔(イソフルレン)をかけ、抱卵斑部の皮膚を正中線に沿って3cm、腹筋を2cm切開した。あらかじめ糸を取り付けておいた温度測定用トランスミッターを、腹腔側に位置するように腹筋に結び付け、固定してから腹筋と抱卵斑部の皮膚を縫合した。捕獲してから解放するまでに要した時間は2時間程度

であった。2時間のうち麻酔から覚醒させるための時間として45分程度要した。トランスミッターを取り付けた個体が、解放後再び抱卵していることを確認した。トランスミッターは生体反応抑制シリコンで包埋してあるので、生体反応による患部の発熱は最小限であったと思われる。トランスミッターの温度の校正は、水銀計を用いて30.0℃から45.0℃の間で±0.1℃の精度で行った。

体温の測定は、1回につき24時間行った。トランスミッターを取り付けた各個体に2卵、3卵、4卵を、それぞれ一昼夜ずつ抱卵させ、その間の体温を30秒ごとに記録した。受信用のホイップアンテナ（長さ20cm）を巣材の中に抱卵を妨げないように差し込み、防水した受信機を巣から3m離れた位置に置いた。受信可能な距離は1m程度であったので、トランスミッターからのデータを受信できている時は、抱卵しているものとみなした。各測定期間において、トランスミッターを取り付けた個体が抱卵を行わないこともあったため、最終的にデータを得られたのは、2卵、3卵、4卵ともに、延べ2個体ずつだった。1回の測定毎に体温の平均値を求め、その平均値について一元配置の分散分析を行った。

結 果

1) 抱卵数操作実験

抱卵数を操作する前では、2卵区、3卵区、4卵区の間で、産卵日と卵体積には有意な差がなかった（Table 1）。しかし、卵重は操作実験区間で有意な差があった。4卵区の卵

Table 1. Differences in egg laying dates, egg masses and egg volumes among 2-egg-manipulated, 3-egg-control and 4-egg-manipulated clutches. Egg laying date is counted from May-1 as day 1. Means are given with $\pm$ S.D. Sample sizes (number of eggs) are given in parentheses.

	Experimental clutch sizes			$F_{2,225}$	p
	2-eggs(n=72)	3-eggs(n=90)	4-eggs(n=72)		
Laying date(day)	16.8 $\pm$ 3.85	15.8 $\pm$ 4.83	16.4 $\pm$ 3.38	1.30	n.s.
Egg mass(g)	100.5 $\pm$ 7.27	101.0 $\pm$ 7.47	103.4 $\pm$ 7.80	3.20	<0.05
Egg volume(cm ³)	90.4 $\pm$ 6.76	90.7 $\pm$ 6.91	92.8 $\pm$ 7.21	3.69	n.s.

は2卵区よりも有意に2.9%重かった（Scheffe's test: $p<0.05$ ）。

c卵（74.4%， $n=78$ ）は、a卵（87.0%， $n=77$ ）、b卵（87.2%， $n=78$ ）に比べ、孵化率が低い傾向にあった（ χ^2 検定： $df=2$ ， $\chi^2=5.921$ ， $p=0.052$ ）。しかし、卵数の操作後、各実験区に含まれるa卵、b卵及びc卵の比率は変わらなかった（ χ^2 検定： $df=4$ ， $\chi^2=0.64$ ，n.s.），実験区間の比較をするときにa、b、c卵の影響は無視できる。孵化率は、実験区間で有意な差はなかった（Table 2）。各グループの1巣当たり孵化した雛の数は、2卵区で1.75 $\pm$ 0.44（ $n=24$ ）羽、3卵区で2.53 $\pm$ 0.73（ $n=30$ ）羽、4卵区で3.17 $\pm$ 0.94（ $n=24$ ）羽となり、抱卵する卵の数が増加するにつれ孵化した雛の数も有意に増えた（ $F_{2,74}=22.57$ ， $p<0.001$ ，各実験区間ともScheffe's test: $p<0.001$ ）。

抱卵日数には操作実験区の間で有意な差があり（Table 2），各操作実験区毎に比べると

Table 2. Hatching success, incubation periods, and hatchling masses of 2-egg-manipulated, 3-egg-control and 4-egg-manipulated clutches. Means are given with $\pm$ S.D. Sample sizes (number of eggs) are given in parentheses.

	Experimental clutch sizes				
	2-eggs	3-eggs	4-eggs		
Hatching success(%)	87.5(n=48)	84.4(n=90)	78.1(n=96)	$X^2=1.9, df=2$	n.s.
Incubation period(days)	$28.1 \pm 1.4(n=42)$	$28.2 \pm 1.6(n=76)$	$29.2 \pm 1.9(n=75)$	$F_{2,190}=8.8$	$p<0.05$
Hatchling mass(g)	$72.4 \pm 7.2(n=42)$	$71.8 \pm 7.5(n=76)$	$72.6 \pm 8.4(n=75)$	$F_{2,190}=0.2$	n.s.

2 卵区と3 卵区は孵化までにはほぼ同じ日数を要しているが (Scheffe's test: n.s.), 4 卵区はそれよりも1 日長くなっていた (2, 3 卵区対4 卵区, Scheffe's test: $p<0.01$). 孵化した雛の体重は, 各グループ間で差はなかった (Table 2).

2) 卵温度の測定

卵温度は各抱卵数の間で有意な差が見られ (one-way ANOVA: $F_{2,7}=8.85$, $p<0.05$), 4 卵抱卵巣 ($33.0 \pm 2.8^\circ\text{C}$, $n=3$) では2 卵抱卵巣 ($36.2 \pm 1.8^\circ\text{C}$, $n=4$, Scheffe's test: $p<0.05$) や3 卵抱卵巣 ($35.9 \pm 1.8^\circ\text{C}$, $n=3$, Scheffe's test: $p<0.05$) に比べ, 卵温度が低かった.

3) 抱卵体温の測定

抱卵している親鳥の体温は, 2 卵抱卵時には 39.4°C ($n=2$), 3 卵抱卵時には 39.5°C ($n=2$), 4 卵抱卵時には 40.3°C ($n=2$) で, 各抱卵数区間で差はなかった (one-way ANOVA: $F_{2,3}=3.36$, n.s.).

考 察

抱卵数の操作実験では各実験区間で卵重に有意な差が見られた (Table 1). その原因は不明であるが, 各実験区のすべてのペアは, 卵を3つ産卵しており, また, 産卵日と卵体積には有意な差がなかったことから, 各実験区のペアに質的な差がないものとみなす. 抱卵数操作実験において, 4 卵区では, 2 卵区や3 卵区より孵化日数が1 日長くなっていた (Table 2). 抱卵期間が延びると, 孵化時の親鳥のコンディションが低下したり (Tombre & Erikstad 1996), 卵が捕食される危険性が高まる (Clark & Wilson 1981) 等の影響があるが, 今回の実験では1 日 (3.5%) 延びただけなので, それらの影響があるかどうかは疑問である. また, 2 卵, 3 卵, 4 卵区間で, 孵化率や孵化した雛の重さには, 有意な差は見られず, 結果的に抱卵数が増えるとともに巣あたりの孵化した雛数は増加した. したがって, オオセグロカモメの3 卵というクラッチサイズの上限は, 抱卵できる卵の数には制限を受けていない. ワシカモメ (*Larus glaucescens*) の抱卵数の操作実験では, 4 卵や5 卵を抱卵させたときに, 巣当たりで孵化した雛の数は3 卵を抱卵しているときと変わらず, 増加した卵数に対応できていなかったが (Reid 1987a), 今回の実験では, オオセ

グロカモメは、実験的に増加させた4卵には対応できていたようだ。ただし、c卵の孵化率が、a卵、b卵にくらべて低い傾向にあることを考えると、自然条件で一腹卵数が4卵のとき、後半に産まれた卵の孵化の可能性は低くなり、期待されるよりも巣立ち雛数は小さくなるかもしれない。

オオセグロカモメに4卵を抱卵させた時の卵温度は、2卵や3卵を抱卵させた時よりも低かった。卵内の胚にとって温度は重要で、卵温が低いと、抱卵日数が長くなったり、孵化率が低くなったり、孵化した雛のコンディションが悪くなったりする(Booth 1987, Williams 1996)。ツメバゲリ(*Vanellus spinosus*)の実験では、37.5℃で温められた卵は、27日程度で孵化し、97.7%もの孵化率を示すのに対し、33.5℃では、孵化に31日以上かかり、孵化率も70.6%まで落ちた(Yogev *et al.* 1996)。抱卵数の操作実験で、4卵巣で孵化日数が1日長くなっているのは、4卵巣の卵は、低い温度で抱卵されていたためであろう。親鳥は4卵を効率的に抱卵できていないと言える。ただし、孵化した雛の体重には実験区間で差がなかったので、抱卵時における卵数の増加がその後の雛の成長、生存に大きく影響しているかどうかは疑問である。親鳥の抱卵体温は、4卵抱卵しているときは2卵3卵と有意な差は認められず、抱卵数によって体温を調節しているとは言えない。したがって、4卵を抱卵したときに、親鳥は増加したコストを補っていないのか、物理的な制約によってうまく抱卵できていないようである(Szekely *et al.* 1994)。

結論として、3卵を2卵にした2卵区、3卵を4卵にした4卵区、操作しない3卵区の間で、孵化率や孵化した雛の体重に有意な差は見られなかったが、抱卵日数だけが4卵区で1日長くなった。これは4卵を抱卵している時に卵温度が低くなったためである。ただし、この低温度も孵化率や雛の体重に影響を与える程のものではなく、本研究では、4卵抱卵することによる明白なコストは見つからなかった。アジサシの抱卵数の操作実験では、抱卵数を増やしたときに、孵化率や抱卵日数は変わらなかったが、対照区に比べ雛の成長速度が遅く、親のコンディションが低下し、増加した抱卵のコストの影響が示された(Heaney & Monaghan 1996)。したがって、オオセグロカモメでも育雛期になって、初めて抱卵コストの影響が現れる可能性は残される。

本論文をまとめる上で、北海道大学農学部齋藤裕教授、長谷川英祐助手には、計画段階からご指導をいただき、原稿に目を通していただいた。国立極地研究所の加藤明子氏、黒木麻希氏、高橋晃周氏及び依田憲氏には野外調査を手伝っていただいた。天売島の青塚松寿氏ならびに島民の方々には、快適に調査をできるようお心遣いをいただいた。これらの方々のご好意に心からの謝意を表したい。

摘 要

カモメ属の一腹卵数は通常2～3卵である。本研究では、4卵を抱卵するコストが、オオセグロカモメの一腹卵数を制限する要因であるのかどうかを、抱卵数の操作実験、卵温度及び親鳥の抱卵体温を測定することによって検証した。3卵を産卵した巣から1卵取り除いて2卵区、1卵加えて4卵区及び操作を行わないで3卵区を設けたところ、孵化率と孵化雛体重は、実験区間で有意な差は見られなかったが、抱卵日数は、4卵区が2卵区や3卵区よりも1日長くなっていた。サーミスターを入れた温度測定用の卵を抱かせ、卵温度を測定したところ、2卵と3卵を抱卵しているときの卵温度は、それぞれ $36.2 \pm 1.8^\circ\text{C}$ 、 $35.9 \pm 1.8^\circ\text{C}$ を示していたが、4卵を抱卵させた場合は、 $33.0 \pm 2.8^\circ\text{C}$ まで低下

し4卵を効率よく抱卵できていなかった。したがって、オオセグロカモメは4卵を効率よく抱卵できていないが、それは孵化の成績や孵化雛の体重に強く影響するほどではない。

引用文献

- Biebach, H., 1981. Energetic cost of incubation on different clutch sizes in Starling (*Sturnus vulgaris*). *Ardea* **69**: 141-142.
- Booth, D.T., 1987. Effect of temperature on development of Mallee Fowl *Leipoa ocellata* eggs. *Physiol. Zool.* **60**: 437-445.
- Clark, A.B., & Wilson, D.C., 1981. Avian breeding adaptations : hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Q. Rev. Biol.* **56**: 253-277.
- Conover, M.R., 1984. Occurrence of supernormal clutches in the Laridae. *Willson Bull.* **96**: 249-267.
- Haftorn, S., & Reinertsen, R. E., 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.
- Harris, M. P., & Plumb, W. J., 1965 Experiments on the ability of Herring gulls (*Larus argentatus*) and Lesser black-backed gulls (*L. fuscus*) to raise larger than normal brood. *Ibis* **107**: 256-257.
- Haymes, G. T., & Morris, R. D., 1977 Brood size manipulations in Herring gulls. *Can. J. Zool.* **55**: 1762-1766.
- Heaney, V., & Monaghan, P., 1996. Optimal allocation of effort between reproductive phases: the trade-off between incubation cost and subsequent rearing capacity. *Proc. R. Soc. B.* **263**: 1719-1724.
- Lack, D., 1947. The significance of clutch size. *Ibis* **89**: 302-352.
- Moreno, J., & Carlson, A., 1989. Clutch size and the costs of incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* **20**: 123-128.
- Monaghan, P., & Nager, R. G., 1997. Why don't birds lay more eggs? *Trends Ecol. Evol.* **12**: 270-274.
- Monaghan, P., Nager, R. G., & Houston, D. C., 1998. The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **265**: 1731-1735.
- Pierotti, R., & Bellrose, C. A., 1986. Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick" disadvantage in the Western Gull. *Auk* **103**: 401-407.
- Reid, W. V., 1987 a. Constraints on clutch size in the Glaucous-Winged Gull. *Studies in Avian Biology* **10**: 8-25.
- Reid, W. V., 1987 b. The cost of reproduction in the Glaucous-Winged Gull. *Oecologia* **74**: 458-467.
- Szekely, T., Karsai, I., & Williams, T. D., 1994. Determination of clutch size Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* **136**: 341-348.
- Tombre, I. M., & Erikstad, K. E., 1996. An experimental study of incubation effort in high Arctic barnacle geese. *J. Anim. Ecol.* **65**: 325-331.
- Williams, J. B., 1996. Energetics of avian incubation. Caray, C. (ed.) *Avian Energetics and Nutritional Ecology*: 375-416. Chapman and Hall, New York.
- Winkler, D.W., 1985. Factors determining a clutch size reduction in California Gulls (*Larus californicus*): a multi-hypothesis approach. *Evolution* **39**: 667-677.
- Yogev, A., Ar, A., & Yom-Tov, Y., 1996. Determination of clutch size and the breeding biology of Spur-winged Plover (*Vanellus spinosus*) in Israel. *Auk* **113**: 68-73.

(1999年4月30日受付 ; 1999年8月13日受理)