

蓮花山におけるウンナンムシクイの繁殖

華中霖・孫悦華・賈陳喜・蔣迎昕

中国科学院動物研究所

訳 福井和二

摘要 2002年6~7月, 甘肅省蓮花山自然保護区においてウンナンムシクイの抱卵行動を研究した。その結果, 雌鳥抱卵期間中の日中活動時間は 800.5 ± 42.8 分 ($n=15$), 毎日巣を離れる回数は 32.7 ± 3.9 回 ($n=15$), 毎回巣を離れる時間は 6.6 ± 1.8 分 ($n=595$), 毎回抱卵時間 18.4 ± 9.2 分 ($n=583$), 抱卵率 $73.1 \pm 1.9\%$, 雌の毎回抱卵時間と巣を離れる時間の長さはいずれも気温, 湿度と相関がある。日中巢にいる時の平均卵温は 32.3°C 。夜間の平均卵温は 32.7°C 。全抱卵期間の卵温で, 発育臨界値 28°C 以上の時間は 92.7% 。抱卵後期の卵温は次第に上昇する傾向にあった。

鳥類の抱卵過程中抱卵行動と巣を離れる行動の間には一定の法則にしたがって交代している。すなわち抱卵リズム¹⁾という。鳥類の抱卵期間のエネルギー消耗は, 育雛期ともども非常に大きく, 特に雌が単独で抱卵育雛を行う鳥類ではその影響が大きい²⁾。抱卵期の繁殖投資の影響は鳥類の生活史に特徴的な進化をもたらした。たとえば1巣卵数, 1繁殖期複数回繁殖の可能性等³⁾。鳥類の抱卵リズムは鳥類の繁殖生物学上の重要な1点で, 国際的にも重視されている。現在我が国の鳥類における抱卵行動の研究は少なく, 多くの鳥類における抱卵リズムの資料は空白のままである。ウンナンムシクイ (*Phylloscopus yunnanensis*)⁴⁾ は現在中国の東部と中部の山間地域で繁殖していることが知られ⁵⁾, 李世広等がすでに報告しているウンナンムシクイの繁殖習性⁶⁾は, 抱卵行動についての研究はなされていない。

1. 研究地域と方法

2002年6~7月, 甘肅省蓮花山自然保護区沙河灘⁷⁾ステーションにおいて研究を行った。この地域の自然概況はすでに述べられている¹⁷⁾。

この研究には Gemini Data Loggers(UK) Tinytalk II型温度自動記録器 (data logger) を用いてウンナンムシクイの抱卵行動を観察した。巣を発見した後, 卵1つを擬卵と入れ換え, その擬卵の中に温度センサーを, 卵殻内面に1mmの間隔をあけてパラフィンで固定し, 巢内にセットし, 巢から1.5m離れた位置の温度自動記録器とコードでつないだ。記録器には50秒間隔で温度が記録されるように設定し, 連続記録1800回, 毎日のデータ交換は親鳥が巣を離れている時間に行い, できる限り親鳥への影響を少なくするように心掛けた。環境気温も合わせて1時間毎に記録した。

日中活動時間 (active day) は親鳥が毎日第1回目に巣を離れた時間から最後に巣へ戻るまでの時間¹⁸⁾をさし, 夜間の抱卵周期は, 最後に巣へ戻ってから翌朝の離巢までの時間をさす, 抱卵時間は親鳥が巣へ帰ってから次に離巢するまでの時間をいい, 離巢時間は先の抱卵時間と次の抱卵時間の間をいう。在巢率は全日中活動時間に対し親鳥が巣にいる時間の比率, 抱卵している親鳥の毎時間離巢回数を Conway の公式¹⁹⁾で計算する。 $2[60/(\text{抱卵時間の平均値} + \text{離巢時間の平均値})]$ 。研究地域の日の出, 日没時間は米国 GARMIN 社製の GPS II Plus によって求めた。

2. 結果

2.1 繁殖状況; 標高2850mの雲杉²⁾, 冷杉³⁾などの針葉樹林の中にウンナンムシクイの巣

を3巣発見し、すべて側面に開口部があった。巣1は道路沿い傾斜地の草叢の中、巣2と巣3は灌木叢の根元部分にあった。巣1は6月24日発見、当日巣内の1卵に温度センサーを装着したが、翌日巣を放棄した。巣2、巣3は6月25日、27日に巣を発見し、すでに抱卵に入っており、ともに1巣卵数4卵であった。卵の平均測定値は長径1.39cm、短径1.11cm、重量0.88gであった。ウンナンムシクイの抱卵は雌が単独で行い、雄は通常巣の周辺で活動していた。巣に近づくと雌雄ともに警戒発声をして周囲を飛び回る。巣2は7月2日1卵が孵化し、翌日他の2卵が孵化した。巣3は7月7日2卵が孵化し、他の1卵は孵化しないまま、やがて巣外へ捨てられた。

2.2 日中活動時間；抱卵期のウンナンムシクイは早朝6:02±0:10時(日出後7.3±9.3分, $n=17$)活動を開始する。暮れ方は19:26±0:41時(日没前57.3±40.5分, $n=17$)に活動を終了する。日中活動時間の平均は800.5±42.8分($n=15$)(表1)。表1によると巣2の雌が最も早くから、最も遅くまで活動しており、巣3より明らかに活動時間が長い。両者の日出後活動を開始する時刻はそれほど差がないが($t=-1.13$, $p=0.276$)、活動を終える時間($t=3.77$, $p=0.002$)と日中活動時間($t=3.75$, $p=0.002$)の長さは、明らかに差がある。

雌の活動開始時間と前日の夜の平均気温をPearsonの相関性分析したところ、前日の気温が低いと、翌日雌は朝早くから活動する傾向があるが、相関性は明確ではない($r=0.439$, $p=0.261$, $n=11$)。活動終了時間と日中活動時間の長さは、活動当日の平均気温との相関性はない($r=0.263$, $p=0.430$, $n=11$; $r=-0.20$, $p=0.56$, $n=11$)。

雌の日出後、活動開始時刻と日没前活動終了時刻の間に顕著な相関はない($r=0.03$, $p=0.93$, $n=15$)。しかし、反対に相関分析によれば両者と活動時間の長さとは顕著な相関を有した($r=0.975$, $p<0.05$, $n=12$; $r=0.999$, $p<0.005$, $n=12$)。

表1 ウンナンムシクイの日中活動時間の比較

	日出後活動開始時間(分)	日没前活動終了時間(分)	日中活動時間(分)
巣2	4.3±9.7($n=7$)	27.6±15.3($n=7$)	835.6±18.0($n=6$)
巣3	9.4±8.9($n=10$)	73.5±33.9($n=10$)	782.0±31.5($n=6$)
平均	7.3±9.3($n=17$)	57.3±40.5($n=17$)	800.5±42.8($n=15$)

2.3 抱卵リズム；完全な日中活動のデータによると、雌が毎日巣を離れるのは32.7±3.9回($n=1.5$)であり、毎回の離巣時間は6.6±1.8分($n=599$)であった。毎回巣に入って抱卵している時間は18.4±9.2分($n=583$)。巣2と巣3の雌の抱卵時間の長さに顕著な差は見られなかった。(Mann-Whiney Test: $z=1.376$, $p=0.169$)。しかし、離巣時間の長さの差は顕著であった($z=2.949$, $p=0.003$)。雌の抱卵時間率は73.1±1.9%と両者に顕著な差は見られなかった($t=0.08$, $p=0.94$, $df=16$)。

雌の日中活動時間を3時間間隔、5つに分割し、各時間の在巣時間と離巣時間を表2に示す。早朝と夕暮れは比較的離巣時間が短く、14:30~17:30の間の離巣時間が最も長い。それぞれの時間帯の離巣時間と在巣時間には顕著な差が見られた($\chi^2=79.52$, $p=0.00$, $df=4$; $\chi^2=11.37$, $p=0.02$, $df=4$)。

ほかに、雌が毎日巣を離れる頻度と時間と、当日の気温との間には明らかな相関は見られなかった($r=0.278$, $p=0.408$, $n=11$; $r=0.110$, $p=0.748$, $n=11$)。巣2と巣3の毎回の離巣時間、在巣時間の長さとは気温との間には顕著な相関が見られた。($r=0.376$, $p=0.002$; $r=0.564$, $p=0.00$)。気温が上昇すると、毎回の平均在巣時間と離巣時間が共に長くなり、離巣回数減少

する。($r=-0.365$, $p=0.032$).

表2 ウンナンムシクイの抱卵期日中活動時間の各時間帯の離巢、在巢時間

時間帯	離巢時間(分)			在巢時間(分)		
	平均値	標準差	n	平均値	標準差	n
5:30~ 8:30	5.5	1.4	127	16.0	6.6	132
8:30~11:30	6.6	1.5	138	17.2	7.0	137
11:30~14:30	7.0	1.5	128	18.5	7.7	134
14:30~17:30	7.3	1.8	126	20.1	11.3	126
17:30~20:30	6.3	2.5	80	21.7	13.5	64

2.4 抱卵温度；すべての抱卵過程中、日中活動時間内の雌の在巢中の平均抱卵温度は $32.3 \pm 2.8^\circ\text{C}$ ($n=12813$)、巢を離れている時の平均卵温は $29.9 \pm 3.1^\circ\text{C}$ ($n=4741$)、夜間の平均卵温は $32.7 \pm 2.1^\circ\text{C}$ ($n=12977$)。卵温が 28°C 以上を示した時間は全在巢時間の 92.8%、離巢時間では 79.1%、夜間は 99.7% に達した。日中活動時間と夜間に関わらず、巢2と巢3の在巢時の平均卵温にはすべて顕著な差が見られた ($z=34.45$, $p<0.05$; $z=17.54$, $p<0.05$)。しかし、離巢時の平均卵温には顕著な差が見られなかった ($z=0.823$, $p=0.410$)。卵温は抱卵期が進むにしたがって上昇する傾向にあり、最後の3日の平均卵温はすべて抱卵前期より明らかに高い (Mann-Whitney Test; $z=38.35$, $p<0.05$; $z=68.77$, $p<0.05$)。

3. 討論

日中活動時間の長さは雌が活動を開始してから終了するまでの時間により決まる。Haftorn はキウイタダキ (*Regulus regulus*) において、環境温度が上がるにしたがって、雌が朝早くから活動を開始し、日中活動時間が延長傾向を示すことを発見した¹⁰⁾。しかし、筆者は環境温度がウンナンムシクイの日中活動時間の長さに対して顕著な影響がない結果を得たが、前夜の気温が低いとウンナンムシクイは次の日の早朝の活動が比較的早くなる結果を明らかにした。これは、夜間の気温が低いとウンナンムシクイの雌は卵温を維持するためにエネルギー消費が大きくなる可能性があり、その補充のため翌朝早くから巢を離れ採食に向かうのではないかと推測される。

雌は抱卵中の気候変化を自ら調整することにより、卵温を適当な温度範囲に保持している¹⁰⁾。ウンナンムシクイの抱卵在巢率は安定しているとはいえ、離巢頻度と離巢時間は当日の気温による差は大きくないが、その日中活動時間内のそれぞれの時間帯における在巢、離巢時間は明らかに差がある。朝晩温度が低いほど離巢回数が多い。正午の温度が高いと雌の離巢回数が少なくなり、毎回の在巢時間と離巢時間が長くなる。筆者はウンナンムシクイの雌が環境の温度変化にしたがって、離巢回数と時間を調整することにより、卵の胚、胎仔の正常な発育を保証しているものと考えた。

Corway は抱卵している親鳥が巢を離れ、採食回数が少なく、時間が長くなるのは有利な戦略と考え、なぜなら、親鳥が繰り返す離巢回数を減少させれば、親鳥の消耗を減らすことができるからである。しかし、長時間巢を離れるのは生理の臨界以下に卵温が低下し、卵の胚、胎仔の正常な発育に影響をきたすこととなる¹³⁾。一般的には卵胚の発育に必要な最低温度は 28°C といわれており^{11), 12)}、ウンナンムシクイ巢2、巢3の在巢時の平均卵温の差は大きいですが、巢を離れている時の温度差は大きくない。抱卵期すべての卵温の 92.7% 時間の卵温が 28°C 以上で、雌が巢を離れている時の平均卵温は 29.9°C であり、最低値が 19.8°C である。これはウンナンムシクイが巢を離れている間の卵温の下降の程度は激しいものではなく、速やかに臨界温度以上に回復可

能な範囲であると思われる。ウンナンムシクイの卵温は孵化期に近づくにしたがって上昇するがこの傾向は多くの鳥類にみられる現象であり^{110,131}、孵化過程における胎仔の代謝により産生される熱量で¹³¹、夜間親鳥が在巢中に温度が上昇することによっても明らかである。

同様に蓮花山において繁殖しているカンスームシクイ (*P. kansuensis*) と淡眉柳鶯 (*P. humei*)⁴ と比較してウンナンムシクイの日中活動時間は短い、平均在巢時間、離巢時間は長く、毎時間の離巢回数は少ない(表3)。それぞれの種の抱卵リズムの差を形成する要因は非常に多いと思われるが、主要な要因は捕食の危険 (nesut predation)、環境温度および営巣場所、ほかに親鳥の体重、配偶者の給餌 (nest feeding) 回数、植生と採食戦略等に関連がある¹³¹。この3種のムシクイの体型には大きな差はなく、抱卵期間に雄が給仕する行動は観察されていない。抱卵リズムの差は他の要因による可能性が考えられる。巣を離れる機会が増えると捕食者による危険も増加する。カンスームシクイはウンナンムシクイと淡眉柳鶯に比較して巣を離れる回数が多いのは、営巣場所が樹上、あるいは灌木叢であり、安全が高いことと関係がある。現在のところ上述のムシクイの食性と捕食圧等の資料が見られないので、この方面の研究をさらに進めたい。

表3 蓮花山における3種のムシクイの体重、抱卵リズムと営巣特性

種名	体重(g)	日中活動時間(分)	在巢時間(分)	離巢時間(分)	在巢率(分)	毎時間離巢回数	営巣場所	文献
ウンナンムシクイ	6.1	803.5	18.4	6.6	73.1	4.8	地面	本研究
カンスームシクイ	6.1	852.3	9.5	5.9	—	7.4	樹枝、灌木上	孫悦等(2002)
淡眉柳鶯	6.3	833.2	12.7	5.3	7.2	6.7	地面	華中霖等(未発表)

訳注

*1 ウンナンムシクイ (*Phylloscopus yunnanensis*) については、別紙「シセンムシクイとウンナンムシクイは実は同物異名」を参照。

*2 雲杉 (*Picea asperata*) ; マツ科、トウヒ属、シセン、陝西、甘肅、寧夏、青海各省の山地に分布。

*3 冷杉 (*Abies fabri*) ; マツ科、モミ属、四川、雲南など標高3000m級の山に分布する。

*4 淡眉柳鶯 (*P. humei*) ; 中国のメボソムシクイ属は“世界の鳥の和名”(山階鳥研編)にランクされているものだけでも19種あり、さらに亜種を独立種とするかの論争のあるものもあり、2001年までの資料では淡眉柳鶯という中国名のムシクイを検索することができなかった。