

分布域最北西部におけるオオハクチョウの抱卵生態

A. V. Krechmar

アナジール川沿いでオオハクチョウは安定した個体群を形成しており、主としてアラス盆地で繁殖するが、この生息環境はこの種にとって一般的なものではない (Portenko 1939, Krechmar 1982)。この地方では、幼鳥は湖面が凍結し始めるまでとにかく飛べるようになる。繁殖適期が非常に短いため、それを少しでも補うような適応は重要である。

調査は7シーズン(1975-1981)にわたり、主としてアナジール川とマイン川の間、マイン川右岸で行なわれた。巣内の温度、抱卵姿勢、巣近くの地表温度を記録する自動撮影記録装置 (Krechmar 1978) を用いた。1975, 1977年に644時間の記録をとったが、抱卵が始まってからは毎分記録がとられ、親が巣にいる間は20~30分おきに自動的にまとめられた。1975年6月12~13日には一定間隔で1枚ずつのフィルムに記録した。しかし、親は必ずしも十分高い姿勢をとらず、また巣内の卵の上にある光センサーが弱い光に反応しないこともあるので、自動撮影記録装置によって全部の状況を記録できなかった。そのため1979, 1981年に5分間隔で撮影する自動撮影記録装置を用いて745時間分の抱卵を分析した。1980年6月23~24日には10分間隔で抱卵中の巣とその周辺の状態を撮影した。

オオハクチョウは抱卵初期に少しでも驚かされると、巣を放棄する。このほか、春の融雪時には営巣場所に近づけないことがあった。この時期には、最終卵の産卵(1979年には6月7日)まで12時間の記録をとることができた。幼鳥期に得られた資料も十分で、とくに3巣(1975, 1979年)ではカメラを用いて詳しく調べた。

調査期間中7巣について調べ、そのうち1巣については1975年6月に野外調査基地から定期的に双眼鏡で直接観察した。

野外調査にご協力いただいたA. I. Artyukhov, V. S. Tarkhov, S. V. Tarkhov, また自動撮影記録写真などの整理をしていただいたG. F. Krechmarにお礼申し上げる。

アナジールのオオハクチョウは普通5月下旬に産卵し始め、5月下旬または6月上旬に終える。産卵時期はあまり変化しない。平均産卵数は5.3、卵の大きさは110.3 (98.6-120.5) × 71.3 (68-75) mm、産卵まもない卵の重量は平均336gである。産座は枯草で、わずかに綿羽や正羽が混ざる (Krechmar 1982)。カメラで得られた繁殖生態に関する資料の大部分を表1-5に示す。

産卵期のオオハクチョウの行動は部分的に撮影されており、1979年6月7日の最終卵の産卵までの11時間が記録されている(表4)。このとき(0~11時)雌は30分に1回0~1時間巣を離れ、このとき模擬卵の温度は0.8℃下がったが、観察した11時間の模擬卵中央部の平均温度は32℃で、抱卵に中断がないこと示している。0~6時の地表温度が5~6.5℃、曇りで北東の強風が吹いているような悪天候でもこのような状態であった。雌は巣から離れる前に産座の縁の巣材を中央に動かし、卵をていねいに

被う。

多分、雌親は産卵初期には抱卵しない。このことは、1976年5月24日の私の観察や1975年5月23日マ
イオロフスコエ湖近くでのV. S. Tarkhovによる観察でも確認されている。その後は定期的に巣に帰る
が、いつから本格的に抱卵するかはまだ明らかではない。私の観察では、少なくとも最終卵の産卵10～
15時間前に巣に座った。コブハクチョウで見られるように雄が抱卵するかどうかについては確認できて
いない。多くのフィルムを見るかぎりでは、巣上での交替は一度も記録されていない。

抱卵期に雌が巣にいる時間は平均86.6%である。同じような値(85%)はフィンランドのオオハクチ
ョウで知られている(Haapanen et al. 1977)。離巢時間は年によっても、またつがいによっても異なる
(表1-5)。抱卵のリズムの個体差は、表に示したより大きいであろう。例えば、1975年6月のある
巣での双眼鏡による観察では、抱卵時間は60～70%以下であったが、ひなはうまく巣立った。

1昼夜の全離巢時間は、ある場合には生息地の平均気温による。1975、1979年に得られた資料でこれ
らの相関係数を計算すると、0.12; 0.61; 0.75 であった。最後の場合だけが、有意である。しかし自動
撮影のフィルムを詳しく点検すると、離巢時間と生息地の気温との関係は、主として雨や風のような他
の要素を通して関連していると考えられる。すなわち、平均気温が10℃低くかった6月15、18、21、24
日、7月3日は、雨で、ときどき強い北東の強風が吹いた日である。このような雨で風の強い天候の
1979年7月21日は1昼夜の離巢時間は非常に短かったが(25分, 1.7%)、反対に1975年6月23日のよ
い天候のときに離巢時間はもっとも長かった(415分, 28.8%)。抱卵が進むにしたがって、離巢時間
はやや長くなった。

1昼夜の離巢回数は1～12(平均5.4)回であった。この場合数年間のいくつかの巣の平均値はあま
り変化していない(4.2～6.2)。1975、1979年に調査した巣(多分同じつがい)では、離巢時間につ
いても同じことが言え、それぞれ32.7、31.9分で、1981年に繁殖した他のつがいは28分で、マイン川右
岸の巣では45分であった。ここでは行動に個体差があるようである。図から明らかなように、離巢時間
が1時間以上になる場合は、全体として多くない。抱卵が進むにしたがって巣を頻繁に離れる傾向が明
らかである。例えば、1979年の抱卵2週目に1日平均4.6回、平均約34分間であったが、抱卵中期では
8.7回で、1昼夜の平均不在時間が多くなるのに1回の離巢時間は27.6分と少なくなった。この時期の
離巢時間と生息地の気温との関係は、多くの資料(N=70)にもとづいても認められず、相関係数は r
=-0.12で、有意ではなかった。フィンランドで繁殖するオオハクチョウでは、抱卵期末になるにした
がって、平均離巢時間が長くなるという反対の傾向が見られたことは興味深い(Haapanen et al.
1977)。

アナジール川流域で繁殖するオオハクチョウで、抱卵が進むにしたがって全体の離巢時間や離巢回数
が増加する原因は、いくつかあるようである。

6月末には植物が急速に生育する。この時期に抱卵している個体は自分のエネルギー消費を補い、し
ばしば採餌するために巣を離れなければならない。一方、抱卵が進むにしたがって巣に対する執着が強
くなり、抱卵を中断しても早く巣に戻る。

卵内での熱発生、太陽副射の増大、また多分巣材の腐敗による巣内の温度上昇が、短時間の離巢を促
すようである。この時期によく巣を離れるのは卵内のガス交換にとってよいことである(Boltnikov &
Shurakov 1968, 1968a)。

ちょうどこの時期にカが大量に発注し、抱卵に影響する。記録写真をみると、カは発生した最初の日
に、とくに雌を悩ませている（このような時期の1975年6月27～28日に離巢時間の最大値が記録された）。
しかし、突然カが出現したことに対する雌の反応はやや異なる。例えば、1981年6月21日カが大量に発
生した日は、温暖で風のない天候で、雌が巣を離れたのは1回だけ10分間であるが、56回も姿勢を変え
た。多分このようにして抱卵斑の部分がカに刺されないようにしているのであろう。

全調査期間中、1昼夜のうち特定の時刻に巣を離れるかどうかについて確かめることはできなかった。
雨が降らないと離巢時刻は均等に分布しており、1昼夜のうちいつでも見られることが図から明らかで
ある（比較的落ち着いている時間は夜半近くの2～3時間で、このほか朝の3～8時と昼ころから20～21
時までの2回のピークが見られる）。普通離巢時間は2～5時間、平均3～3.5時間の間隔であるが、
悪天候の場合は巣に10時間以上も連続していることがあり、雨の多かった日には1昼夜ほとんど巣から
離れなかった（1979年6月23～24日）。

雌は巣から離れるとき、産座周辺の巣材で入念に卵を被うが、よくしばらく巣に戻り被いを調べ、手
入れする。しかし例外もある。静かで非常に暑かった1979年6月28日の午前11時に2羽が巣のそばの浅
瀬で並んで採餌しているのを観察した。卵には被いはなく、巣の上には陽があたって30℃になり、模擬
卵内部の温度は36℃であった。普通巣を離れるとき、巣から150～200mのところまで採餌するが、ある
場合には1.5～2kmも飛んで湖の浅瀬で採餌することもある。普通このような場合、雄は雌に付いてゆ
き、巣を守らない。巣に戻ると、普通は急がず、巣の縁に上がり、しばらく立ってあたりを見まわし、
それから卵から被いを取除き、それを嘴で産座の縁に戻す。雌は巣に就き、転卵し、最初の12～15分間
に何回か姿勢を変える。

巣の上で親鳥は頭を背にのせたり、羽毛の中に入れて眠る。睡眠時間は1昼夜で2～15時間である
（45昼夜の平均、4時間以上は少ない）。雨や風の強いときや夜間にはよく眠っている。睡眠時間は抱卵
が進むにつれて短くなる（表1、4）。一部の時間は、頭を上げたりして熟睡せず、定期的に姿勢を変
える。1昼夜の姿勢の変化は67～30回である（51.5昼夜の平均は40回）。このように離巢時間も入れる
と、平均して31分で雌は姿勢を変える。これに加え、巣を直したり、採餌してすぐに抱卵するときには
頻繁に姿勢を変える。しばしば雌は1時間以上も姿勢を変えないときがある（夜間のことが多い）。姿
勢を変えるとき巣で180°、風の強さや方向などの影響でしばしば90°または45°向きを変える。

抱卵している雌は1昼夜に20～40回転卵する（表1）。普通体の後部を上げ、脚で卵を動かし、胸に
だく、またしばしば立ち上がり嘴で卵の位置や巣をなおす。転卵は長い睡眠の間にも見られ、雌は体を
上げ、転卵するとふたたびもとの姿勢で眠る。抱卵が進むにしたがって雌は頻繁に転卵するようにな
るが、雨のときにはあまりしない。全般に、雌の活動は暖かな日や抱卵後期に活発となる。巣を直すとき
には、巣の上に立ち上がり、日中の暑いときや抱卵後期には体をややもちあげ、寒い日や風の強い日
には巣上に密着するように座り、産座の縁よりやや高くなるくらいである。

興味あるのは、長雨のときの雌の行動である。1979年6月21日のように雨の日に記録された写真では、
親は翼を半開きにし、卵だけではなく産座も濡れないようにすることがはっきり見られる。雌はこのよ
うな姿勢で2時間以上も動かないでいる。このような行動の適応的意義は、離巢のときに乾燥した枯草
で卵を被うことにより、卵の温度が急に下がらないようにすることにある。

調査期間中の模擬卵の内部の平均温度は、34.6℃であった。1975年に調べた模擬卵の温度変化の幅は

大きく、18.5℃に達し、2巣での1昼夜の温度は、4.3～17.2、平均9.8℃であった。また1977、1979、1981年の模擬卵の温度変化幅は6.5℃、1昼夜では温度は1.2～5.2℃、平均2.7℃であった。調査期間中の天候の条件、巣の構造や位置、さらに雌の行動に差がみられなかったため、模擬卵の温度変化幅の違いは調査方法の違いによるだけである。1975年に用いた模擬卵はエポナイトでつくられており、重量は180～220gであったが、1877、1979、1981年に用いた模擬卵は、卵殻にパラフィンをつめたもので、重量は本当の卵に近かった。

エポナイトの模擬卵は重量や熱容量の点で本当の卵とは異なるが、ハクガン、コオリガモなどの水鳥の抱卵の研究で用いられている(Krechmar & Syroechkovsky 1978, Krechmar & Artyukhov 1979)。模擬卵は本当の卵の中に混ざり、卵全体は雌が巣を離れているときでも産座の羽毛で被われている。多分、模擬卵と本当の卵との間の熱交換は、卵全体と外気との間におけるより早く、そのためエポナイト製模擬卵の温度は本当の卵の温度に近い(ときにはやや低い)。

オオハクチョウの巣に羽毛は非常に少ないが、卵が大きいため卵の温度はゆっくり下がる。このように卵が大きいことの利点は、巣の断熱性が低くても明らかである(大型の雌は大型の卵を産む)。またこのような巣では、重量の小さい模擬卵は、ほかの条件が同じだと早く冷え、温度の変動幅は非常に大きい。このほかマイン川右岸の巣の個体は近づくボートやモーターボートの騒音で抱卵を妨害されたことにも原因がある。

このような状況を考慮すると、パラフィンをつめた模擬卵の温度は、抱卵の本当の温度に近いが、抱卵後半には本当の卵では熱が発生するので、やや低いと考えられる。1977、1979、1981年に得られた資料によると、模擬卵の平均温度は上述の平均値よりやや高く、35.1℃であった(700時間以上の抱卵の資料による)。明らかに、1昼夜における模擬卵の最低温度は、しばしば離巢時の最低温度より低くなった。これは、巣にもどる個体の羽毛や抱卵斑の皮膚は普通濡れて冷えているため、最初の20～30分で卵が急速に冷える(0.5～1.5°)ためである。

全体として、雌がかなりの間巣を離れていても、卵の温度状況は安定している。このとき特徴的なのは、親が巣を離れたときの模擬卵の平均温度が模擬卵の1昼夜の平均温度より高いだけでなく、多くの場合1昼夜巣を離れていたときの模擬卵の平均温度が1昼夜の平均気温より高いかまたは同じであることである(表2、4)。このことは、離巢時に大きな卵の温度がゆっくり下がること(パラフィンをつめた模擬卵の温度の低下は0～3℃、平均0.8℃である)や気温が高いだけでなく、上述のように雌の行動にもよる。離巢のときパラフィンをつめた模擬卵の平均温度と気温との関係は、コオリガモでは認められているが(Krechmar & Artyukhov 1979)、オオハクチョウではみられないようである。1979年の資料から算出した相関係数は有意ではなかった($n=70$, $r=0.014$)。

自動記録写真を点検すると、抱卵中に巣が暖められ、胚の温度生成が増大することで、模擬卵の温度上昇が認められた。後半の調査方法を変更したところ、親が巣にいるときの卵の模擬卵との間の熱交換は最大となった。

このようにオオハクチョウの卵の温度は1昼夜の間非常に安定しており、変化幅は離巢時の冷却ではなく、むしろ卵の状況や親が巣に戻った後の行動による。アナジールにおける抱卵期は約1カ月間続いた。自動記録装置で観察していた巣では、最終卵を産んでからひなが孵化するまでは31日間であった。調査した巣ではひなの孵化日は年によってあまり差がなく、1975年6月30日、7月1日、5日、1977年は6

月30日、1979年は7月8日、1980年は6月29～30日であった。

孵化しはじめると、巣にいる親の行動が変化してくる。すなわち、長い間じっとしていたのが落ち着かなくなる。例えば、観察した巣の一つでは1975年6月29日の18時に2卵にひびが入った。雌は巣をのぞいてはすぐに巣に座り、10時間で(6月30日5時まで)10回姿勢を変え、このときの1回の離巢時間は65分であった。5時からはじまって、わずか1時間に12回姿勢を変えた。多分このときには雛が孵化していたのであろう。6～8時に雌はさらに12回も姿勢を変え、それから1時間寝た。その後の2時間(9～11時)で11回姿勢を変え、12時に気温が20℃まで上がると雌は巣を離れ、44分間巣のそばにいたが、このとき巣の縁に初めて雛がでてきた。気温が13℃に下がると、ひなはまた巣にもどり、そこでひなと卵は3時間以上暖められたが、この間雌は16回姿勢を変え、2～3分間づつ2回巣を離れた。

マイソ川右岸の巣での自動記録写真には、ひな孵化直前の1975年7月5日3時に、雌が多分巢外の要因で45分間巣を離れたのが記録されている。その後巣は被いをされず、親が巣に戻るまでに模擬卵の温度は14℃に下がり、巣材の温度とほとんど同じになった。しかし11時間の抱卵の後に3羽のひなが孵化し、日中のもっとも暖かい時間である16時頃に雌は25分間わずかの距離ではあるが巣を離れたり、ときどき巣を覗いた。その30時間後ひなはまだ巣を離れていなかったが、雌は巣に被いをせずさらに4回、合計185分間も巣を離れ、普通は巣のそばにいてときどき嘴でひなに触れていた。羽毛の乾いたひなは20時間後の7月5日に、巣の縁で雌の下からはじめて姿を現わした。6時間後の7月6日にはずっと立っていた。21時間後に雌は5分間、30分後さらに1.5時間ひなを連れだした。夜には全てのひなが巣に戻った。巣を離れたとき多分冷えすぎで死亡したと思われる2卵を最終的に放棄した。胚の段階で死亡したうちの1卵は、上下嘴が奇形であった。

このように、1979年7月8日には10時間30分間にわたって、ひなが初めて写真におさめられた。天候がおだやかでも、雌はこの間2回合計20分間巣を離れ(表4)、54回姿勢を変えた。7月9日孵化約1昼夜後に巣を観察したところ、羽毛が完全に乾いたひながいた。

アナジールでは最後の卵が産まれてからひなの孵化まで、オオハクチョウの抱卵温度は非常に安定していた。コブハクチョウで見られる抱卵の中断は、アナジールのオオハクチョウでは見られなかった。抱卵期の卵の温度はかなり高く、雌が巣を離れたときさえ気温の影響を受けない。さらに、卵の1昼夜の平均温度は離巢時の卵の平均温度よりやや低い。卵の温度が常時高いのは、雌の行動と卵が大きいことによる。そのため、他の水鳥類に必要な巣の断熱性は問題とならない。調査地におけるオオハクチョウの抱卵期は約1カ月であるが、これは大型鳥類ではあまり例のないことである(Isakov & Ptushenko 1952)。種によっては分布域北限に近くで翼長が短くなる傾向があるが(Syroechkovsky 1978)、アナジールのオオハクチョウ翼長をみるかぎり(科学アカデミー動物学博物館の資料)このようなことは見られなかった。〔訳：藤巻裕蔵〕

[Ecology on incubation in *Cygnus Cygnus* at the extreme north-west of the range .
Zool. Zhur . 61 : 1385-1395 (1982)]

表1 オオハクチョウの抱卵状況(マイン川右岸, 1975年)

観察期間	1昼夜平均離巢回数	離巢時間(分)		1昼夜の姿勢変化回数	1昼夜の睡眠時間(分)	模擬卵の温度(°C)		離巢時の模擬卵の温度低下(°C)		地表温度(°C)					
		平均	最大			平均	最小	平均	最小	平均	最大	最小			
6.12-13	24	5.0	34	18	543 (39)	33.6	36.1	30.4	1.5	2.6	0.4	33.8	—	—	
6.21-22	120	5.6	52.4	5	50 (53)	34.0	38.0	22.5	3.6	12.8	0	33.3	14.0	29.0	
6.26-7.3	140	7.3	41.7	5	39 (37)	33.7	37.3	19.5	3.4	13.5	0	33.0	15.7	30.4	
7.5 ¹⁾	24	3.0	37.0	25	40 (150 (11))	34.4	38.0	21	8.9	14.0	0.8	33.0	17	27.0	
平均	—	6.2	45.0	25	33	475 (33)	33.9	36.9	27	3.9	7.7	0.9	33	14.3	24.6

1) 孵化

表2 オオハクチョウの抱卵状況

年	1昼夜平均離巢回数	離巢時間(分)		1昼夜の姿勢変化回数	1昼夜の睡眠時間(分)	模擬卵の温度(°C)		離巢時の模擬卵の温度低下(°C)		地表温度(°C)				
		平均	最大			平均	最小	平均	最小	平均	最大	最小		
1975	4.7	32	138	1	56	—	32.7	36.1	22.5	4.5	31.2	12.1	28.5	2
1981	4.2	28	80	5	45	304(23)	35	36.2	32	0.4	35	—	—	—

※ 最大・最小値は昼夜の最大・最小ではなく、全調査期間の最大・最小。マイン川・アナジール川間における1975年6月18日~30日(188時間)〔そのうち6月23~26日の72時間については模擬卵の温度の記録がない〕と1981年6月21日~7月1日(216時間)の記録。

表3 オオハクチョウの抱卵状況

日	観察時刻 (時)	観察時間 (時)	1昼夜の姿勢変化回数	模擬卵の温度 (°C)			地表温度 (°C)			天候
				平均	最大	最小	平均	最大	最小	
20	0-0	24	32	35.9	37	35	11.6	18	4.2	晴れ, 無風
21	0-1, 6-0	20	22	35.4	37	33.5	14	18.2	7.8	晴れ, 南風, 暑い
22	0-13	13	15	35.8	36.9	34.8	10.2	16	7.8	晴れ, 無風
27	0-0	24	36	36.9	38	36	6.8	10.8	2.5	曇り, 無風
28	0-0	24	28	36.7	37.5	35.6	7.9	13	4	曇り, 無風
29	0-21	21	21	36.3	37	35	6.5	7.5	5	曇り, 無風
1昼夜当たり				29.5	36.2	37.2	35	9.4	13.7	5

※ マイソ川・アナジール川間, 1977年6月, 孵化開始は6月29日。

表4 オオハクチョウの抱卵状況 (マイソ川・アナジール川間, 1979年)

観察期間	1昼夜平均離巢回数	1昼夜離巢時間 (分)	1昼夜の姿勢変化回数	1昼夜の睡眠時間 (%)	模擬卵の温度 (°C)			離巢時の温度 (°C)			離巢時の模擬卵温度 (°C)			地表温度 (°C)						
					平均	最大	最小	平均	最大	最小	平均	最大	最小	平均	最大	最小				
6.7 ¹⁾	13	1.8	30	—	33	775(56)	32.1	34.5	30.1	0.8	—	31.7	31.5	11	23	5				
6.13-17	105	4.8	34	90	5	439(34.4)	34.6	36.8	31	0.73	3	34.6	32	12.5	25	6				
6.18-25	190	3.2	46.7	105	20	25	446(34.6)	34.8	36.8	31	0.9	3	34.9	32	8.9	31	2			
6.28-7.6 ²⁾	165	8.7	29.8	80	5	37	376(31.8)	35.5	37	32	0.7	3	35.3	32	16.2	31.5	5			
7.7-9 ²⁾	56	6.4	17	40	5	46	192(16.2)	35.5	37	30	0.7	3	35.4	33	14.9	33	4			
1昼夜当たり				5.7	31.9	56	20.5	33.6	375.6(26)	34.8	36.4	32.4	0.8	1.8	0.1	34.9	33.4	11.2	20.2	5

※ 6月7日に最終卵が産卵され, 7月8日に孵化し, 7月9日に巣立。1) 産巢終了, 2) 孵化

表5 オオハクチョウの抱卵状況

日	観察時刻	観察時間	雌回數	離巢時間(分)		姿勢変化回数(%)	睡眠時間(分)	天候
				平均	最大 最小			
23-24	22-0	24	6	38	60 10	32	480(36)	晴れ, 南風中程度
25	0-10	10	3	57	80 40	13	140(17)	晴れ, 無風, 非常に暖かい
1 昼夜当たり			6	44	70 25	30	413(35)	

※ マイソ川・アサジュール川間, 1980年6月(孵化までの4~6日間)