



## ウミネコのつがい交尾とつがい外交尾

成田章\*

上越教育大学生物学教室動物生態学研究室, 〒943-8512 新潟県上越市山屋敷町1番地

### はじめに

ウミネコ *Larus crassirostris* は離島や海岸の断崖で集団繁殖地を形成して繁殖する海鳥である。北海道から九州にかけての広い範囲で繁殖しているが(中村・中村 1995), ウミネコの生態学的な研究が行なわれているところは少ない。青森県蕪島において繁殖生活史全般について(成田 1985), 巣外卵の出現(成田 1994a)や過剰卵数の出現(成田 1994b), 親鳥によるヒナの識別(成田 1994c)やヒナの成長(成田 1998)が報告されている。しかし、産卵前の交尾行動についての報告は十分になされていない。

交尾行動は雄が雌の体内へ精子を注入し、その後卵子と結合し、受精させるための行動である。その交尾行動であるが、研究が進むにつれて、さまざまな配偶システムをもつ70種の鳥類の中で41種でつがい外交尾が行なわれていることが報告されている(Birkhead & Møller 1992)。また、つがい外交尾は集団繁殖地を形成する一夫一妻の鳥類で多いことが報告されている。雄にとって、つがい関係を維持しながらつがい外の雌と交尾をする混合繁殖戦略(Trivers 1972)をとることが適応度を高めるうえで効果的である。なぜなら、雄はより多くの雌へ精液を注入することによって、遺伝子を分散する機会を増やすことができるからである。遺伝子を分散することの不利益は、雄にとって少ないと考えられる。一方、雌にとって多くの雄と交尾関係を持つことは、求愛給餌による食物の獲得をすることやつがい雄よりも良質の遺伝子を得ることで利益がある。

日本で集団繁殖地を形成する一夫一妻の鳥類でつがい外交尾が報告されているのは、アマサギ *Bubulcus ibis* (Fujioka & Yamagishi 1981) とコアジサシ *Sterna albifrons* (鳥羽 1989) である。また、世界で生息するカモメ類の中でつがい外交尾が行なわれているものは、フルマカモメ *Fulmarus glacialis* である(Hatch 1987)。ウミネコは集団繁殖地を形成する一夫一妻の鳥であり、蕪島コロニーの密度は約1 巣/m<sup>2</sup>と非常に高い(成田 1985)。ウミネコは近接した中で繁殖しているので、周囲の個体に繁殖状態が察知されやすく、それだけにつがい外交尾が行なわれる可能性は高いと思われる。著者はウミネコの交尾行動を調査することによ

1999年1月28日 受理

キーワード: ウミネコ, つがい外交尾, つがい交尾

\*現所属: 青森県立八戸聾学校, 〒031-0081 青森県八戸市柏崎6丁目29-24.

って、つがい外交尾を観察した。この観察は、集団繁殖地を形成する鳥類やウミネコの婚姻形態についての研究を深めるうえで重要である。本報告では、ウミネコのつがいとつがい外の交尾行動について述べ、考察する。

### 調査地および調査方法

#### 1. 調査地概要

調査は1992年と1993年に青森県八戸市のウミネコ繁殖地蕪島（ $40^{\circ}32'N$ ,  $141^{\circ}33'E$ ）で行なった。蕪島の面積は1.8ha、標高は17mである。1992年、1993年ともに島の中央部に $90.6m^2$ の調査地を設定し（図1）、調査地内の石碑上の観察小屋から肉眼と双眼鏡による観察を行なった。

#### 2. 個体識別

1992年、1993年ともに可能な限り個体識別をした。ウミネコは後に巣場所となるところに滞在していることが多いので、滞在している近辺に巣番号を記した棒を差し込み、なわば

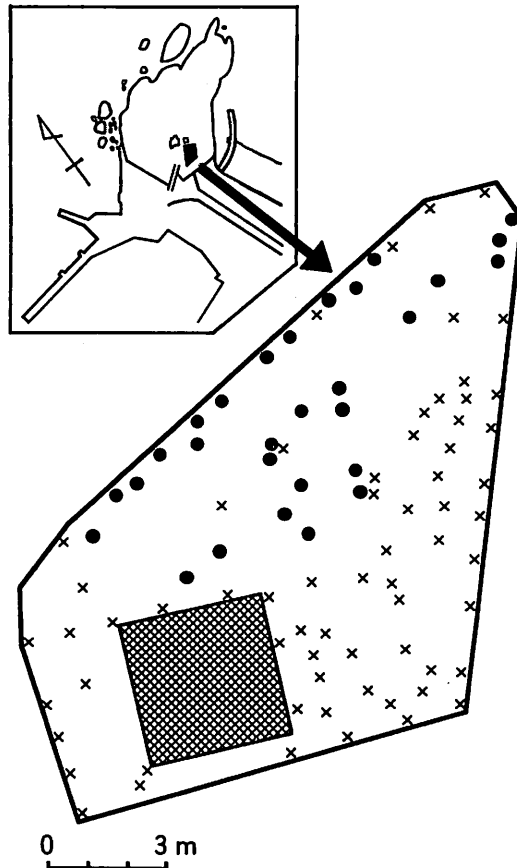


図1. 調査地。×: 巣, 黒丸: 調査対象巣, メッシュ状の四角形: 石碑。

Fig. 1. Study site. ×: nest, Filled circle: examined nest, Meshed square: stone monument.

りの位置を確認した。次にウミネコを捕獲した。捕獲は調査地内に餌場を設置し、無双網やかご形のわな、なわばりの中心にひものわなを仕掛ける方法で行なった。捕獲後、色足環の装着や頭部にペイントすることによって個体を識別した。捕獲できなかった場合は、観察小屋から水鉄砲でピクリン酸水溶液と毛染め液を頭部や胸部に散布し、頭部や胸部の模様によって識別をした。また、雄は雌よりも体サイズが大きいことから（成田 1998）、つがいになわばりに滞在している時に雌雄を判定した。

### 3. 交尾行動の観察

1992年 はつがい交尾やつがい外交尾について、ヘッドトッシングから総排泄腔接触にいたるまでの行動パターンを調査した。ヘッドトッシングは、地面を向いているくちばしをすばやく上へ向け、そのさいに「ミュー」や「ミョー」といった音声をともなう求愛ディスプレイである（成田 1996a）。1992年の観察期間は4月17日から5月24日までの32日間、おもに8時から12時までの1日約4時間の観察を行なった。総観察時間は135.5時間である。1回以上交尾を観察した個体数は、調査地内の90つがい（雄90、雌90）である。

1993年は、色足環やペイントによって個体識別された29つがい（雄29、雌29）について、マウンティングから総排泄腔接触までの交尾行動を観察した。交尾期間、交尾回数、交尾頻度の日周変化、1回のマウンティングあたりの総排泄腔接触回数、マウンティングから総排泄腔接触が終了するまでの交尾時間について調査をした。また、つがい外交尾は、交尾の起こる状況、交尾相手、交尾相手の距離についても調査をした。調査期間は4月1日から5月18日までの48日間、1日の調査は日の入りから日没までである。総観察時間は644.6時間である。

## 結 果

### 1. 交尾パターン

つがい交尾のはじまりは、ヘッドトッシングであった。ヘッドトッシングは、雄または雌がつがいの一方へ近づいていき、接近したときに雄雌相互で生じていた。このやり取りがしばらく続いた後に、雄は「ゲッゲッ」と声を出し、マウンティングにいたった（図2）。また、マウンティングにいたる前に雄から雌へ吐き戻しによる求愛給餌が行なわれることがあった。そして、再びヘッドトッシングのやり取りが行なわれ、マウンティングにいたることもみられた。マウンティングのとき、雄は胸部をふくらし「ゲッゲッ」と声を出した状態が続き、雌はヘッドトッシングを行っていた。1992年に観察された981回のマウンティングの中で総排泄腔接触にいたったものは、ヘッドトッシングからマウンティングに移行したものの524回、ヘッドトッシングから求愛給餌、そしてマウンティングへ移行したものの2回、計526回であった（表1）。総排泄腔接触にいたらなかった455回のマウンティングは、なわばりの境界に移動したために、隣接なわばり所有個体から攻撃的行動を受け、途中で中断した場合が多かった。

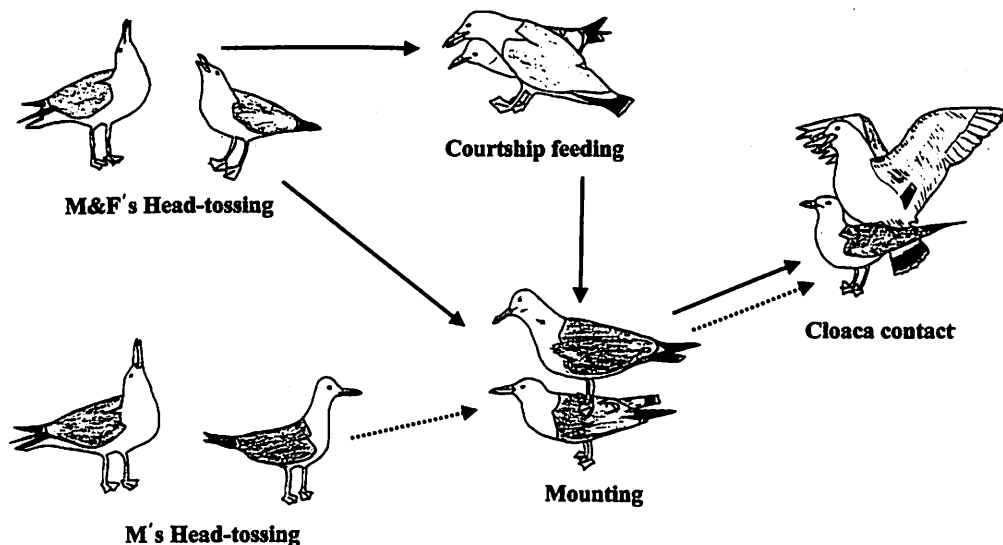


図2. つがい交尾とつがい外交尾のパターン。実線の矢印:つがいの交尾行動。破線の矢印:つがい外の交尾行動。

Fig. 2. Pattern of copulation of pair and extra-pair. Solid arrow: pair behavior. Dotted arrow: extra-pair behavior.

表1. つがい交尾とつがい外交尾のパターン。M: 雄, F: 雌, Mt: マウンティング, Cc: 総排泄腔接触, Ht: ヘッドトッシング, Cf: 求愛給餌

Table 1. Patterns of pair (PC) and extra-pair copulations (EPC).

M: Male, F: Female, Mt: Mounting, Cc: Cloaca contact, Ht: Head tossing, Cf: Courtship feeding.

Copulation pattern	PC (N = 981)	EPC (N = 248)
Mt	0	200
Mt→Cc	0	10
M's Ht→Mt	0	35
M&F's Ht→Mt	453	0
M's Ht→Mt→Cc	0	3
M&F's Ht→Mt→Cc	524	0
M&F's Ht→Fe→Mt	2	0
M&F's Ht→Fe→Mt→Cc	2	0

つがい外交尾は、つがい雄の不在時にだけ起きていた。つがい外雄はなわばりに侵入し、あたりを見まわすように頭部を左右に傾け、つがい雄がいないことを確認していた。そして、たいていのつがい外雄は相手雌へすぐに接近せずに周辺のなわばりをゆっくり歩き、遠回りしてから接近していた。また、つがい外の雄は相手雌が休息していたり、抱卵しているとき接近することが多かった。1992年は248回のつがい外雄のマウンティングが観察された。そのうち210回は雌へ近づいてすぐに行なわれたマウンティングであった(表1)。残り38回は、マウンティングが行なわれる前に雌に対して数回ヘッドトッシングを行なっていた。そのとき雌はつがい外雄のヘッドトッシングには応じなかった。マウンティングから総排泄腔接触にいたったものは、接近後すぐのマウンティングから行なわれたもの10回、つがい外雄

だけのヘッドトッシングの後に行なわれたもの3回、計13回であった。大部分のマウンティングは、雌が動きまわったり、つがい外雄の胸元を下からつつき背から降ろしていた。

## 2. 日周変化および交尾時期

1993年は4月1日から5月18日までつがい交尾がみられた。29つがいで1,599回のマウンティングが観察され、そのうち836回が総排泄腔接触にいたった。日の入りから日没までの交尾行動の日周変化の調査で、ウミネコは日中いたる時間帯にもマウンティングを行っていた(図3)。日の出から交尾頻度は徐々に上昇し、7時以降日の入りまでは0.15~0.20回の頻度で行なわれていた。次に交尾時期についてであるが、それぞれのつがい雌の初卵産卵日を0とすると、つがい交尾は早いもので37日前から行なわれ、遅いつがいでも8日前から行なわれていた(図4)。交尾行動のピークは初卵産卵の10日前から初卵産卵日までであった。初卵産卵後は交尾頻度が減少していた。そして、大部分が初卵産卵3日後までには交尾が終了していた。最終卵産卵後に行なわれた交尾は2つがいで2例あり、2回総排泄腔接触した交尾と1回だけのものであった。

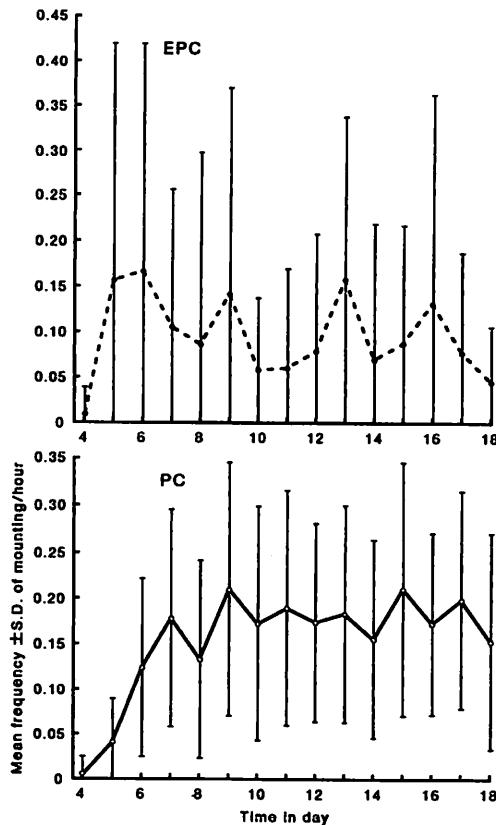


図3. つがいとつがい外のマウンティングの日周変化(1993年)。白丸のついた実線:つがいのマウンティング。黒丸のついた破線:つがい外のマウンティング。

Fig. 3. Diurnal changes in the mean frequency  $\pm$  S.D. of pair and extra-pair mountings in 1993. Solid line with white dot: pair mounting. Broken line with black dot: extra-pair mounting.

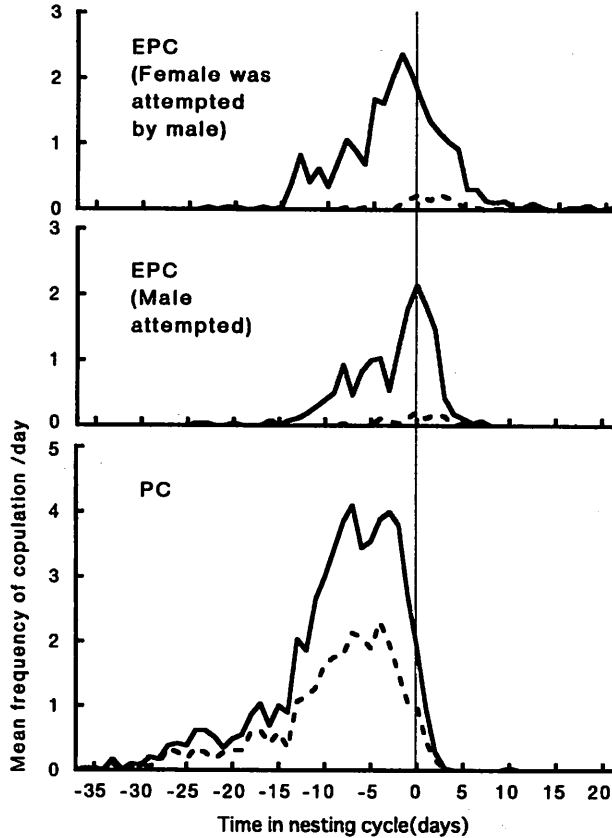


図4. つがい交尾とつがい外交尾におけるマウンティングと交尾頻度(1993年)。一腹卵数内の初卵を0日として繁殖周期を示している。実線はマウンティング、破線は総排泄腔接触に至った交尾を示す。

Fig. 4. Mean frequencies of mounting and copulation per pair or extra-pair per day in relation to time in the 1993's breeding cycle. Top: attempts upon pair's female, middle: attempts by pair's male with extra-pair female, bottom: attempts within pair. Day 0 is the day when the first egg of the clutch was laid. Solid line: mounting. Broken line: contact copulation.

雄は4月15日から5月15日までつがい外交尾を試みていた。調査をした29つがいで、29雄中28雄が試みていた。つがい外交尾を試みたマウンティングは、合計442回みられた。そのうち30回が総排泄腔接触にいたっていた。つがい外のマウンティングは日中いたる時間帯にも行なわれていたが、早朝5時から6時まではつがいの交尾と比べて高い頻度であった(図3)。雄が行なったつがい外交尾の時期は、それぞれのつがい雌の初卵産卵日を0とすると、つがい外雄によるマウンティングは、早い雄で25日前から遅い雄でも初卵産卵日に開始され、初卵産卵日11日前から遅くとも7日後に終了した(図4)。また、つがい交尾よりも少し遅れて行なわれていた。頻度は初卵産卵後に高くなり、初卵産卵の3日前から3日後までがピークとなっていた。

一方、29つがい中29雌は、雄と同様の期間につがい外交尾が試みられていた。雌に対して試みられたマウンティングは、合計682回みられた。そのうち39回が総排泄腔接触にいた

表 2. つがい交尾とつがい外交尾の交尾時間, 回数, 期間, マウントあたりの総排泄腔接触回数  
Table 2. Time, and number of copulation, number of cloaca contact, period of copulation,  
cloaca contact / mounting of between pair (PC) and extra pair (EPC).

	PC		EPC		Mann-whitney U test
	Mean $\pm$ SD	range	Mean $\pm$ SD	range	
Copulation time	96.1 $\pm$ 35.7	21-315	111.4 $\pm$ 48.3	50-253	Z = -1.30 N.S.
Number of copulation	28.8 $\pm$ 15.5	7-75	1.1 $\pm$ 1.6	1-5	Z = -6.56 P < 0.01
Number of cloaca contact	79.5 $\pm$ 45.9	13-202	2.4 $\pm$ 3.0	0-11	Z = -6.56 P < 0.01
Period of copulation	23.9 $\pm$ 6.4	9-37	9.6 $\pm$ 5.8	1-19	Z = -5.94 P < 0.01
Cloaca contact / mounting	2.8 $\pm$ 1.6	1-13	1.7 $\pm$ 1.1	1-6	Z = -3.76 P < 0.01

っていた。雌がつがい外交尾を試みられた時期は、それぞれのつがい雌の初卵産卵日を0とすると、マウンティングは、早い雌で23日前から遅い雌でも3日前から行なわれ、初卵産卵4日後から21日後に終了した(図4)。雌に対して試みられたつがい外交尾は、ピークがつがい交尾よりも少し遅れ、初卵産卵3日前の前後であった。総排泄腔接触が成功した交尾は、初卵産卵前よりも初卵産卵後の方が多かった。

### 3. 交尾時間, 回数, 期間, つがい外交尾相手

つがい交尾では、マウンティングから総排泄腔接触にいたり交尾が終了するまでに平均96.1秒の時間(N=718)を要した(表2)。一腹卵数の産卵が終了するまでに行なわれる交尾回数は、平均55.1回(N=29)、総排泄腔接触の回数の平均は79.5回(N=29)であった(表2)。1回のマウンティングあたりの総排泄腔接触回数は、平均2.7回(N=836)であった(表2)。そして、つがい交尾が行なわれる期間は平均23.9日間(N=29)であった(表2)。

つがい外交尾の交尾時間は平均111.4秒(N=19)であった(表2)。つがい外のマウンティングは平均15.8回(N=28)であり、総排泄腔接触回数は平均2.4回(N=28)であった(表2)。1回のマウンティングあたりの総排泄腔接触回数は、平均1.7回(N=30)であった(表2)。つがい外交尾が試みられた期間は平均9.6日間(N=28)であった(表2)。

雄がつがい外交尾を試みた場所は、自分のなわばりから近いところであった。つがい外交尾を試みた位置を測ると、自分のなわばりから平均2.3  $\pm$  1.3 m (SD, range 0.4-9.6) 離れていた。また、つがい外交尾を試みた28雄が何個体の雌とつがい外交尾を試みたかどうか調べたところ、平均5.1  $\pm$  4.3個体(range 1-19)の雌と試みていた。

## 考 察

つがい交尾は、産卵が終了すると大部分が終了していた。交尾回数は、初卵産卵前までの回数が多く、初卵産卵が終わると急に減っていた。つがいはつがい外交尾を防ぐために2つの行動をとっていると考えられる。1つはなわばり防衛である。ウミネコはなわばり防衛の手段として攻撃的行動や長鳴きをともなった傾斜姿勢といった音声を伴ったディスプレイを示し、これらの行動は産卵前の頻度が最も高くなっている(成田1996b, 1997)。攻撃的行動と幾つかのディスプレイによって、つがい外雄の侵入の機会を減少させていると考えられる。

もう1つは多回交尾である。鳥類の雌は精子を貯精器官に貯精し (Birkhead & Møller 1992, 上田 1994), 貯精された精子で一腹卵数を受精することができる。ウミネコの貯精量は不明であるが、交尾回数から考えると、つがい雄の精子をつがい外雄の精子よりも多く貯精していると思われる。したがって、多回交尾を行なうことによって、つがい外交尾によるつがい外の受精を防ごうとしていると思われる。また、つがい交尾は産卵終了前までに大部分が終了しているので、つがい交尾は産卵前までに受精を有利にしようと多回交尾を行なっていると考えられる。

つがい外交尾は、つがい交尾よりも少し遅れて行なわれていた。集団繁殖地内に多数のつがいになわばりを保持していることは、つがい交尾を試みる雄にとって、つがい雄の不在時に近隣のなわばりへ侵入し、多数の雌と交尾を試みる機会を得ることができる。つがい外交尾は、つがい相手との多回交尾をほぼ終えてから近隣のなわばりへ侵入し、つがい外交尾によって適応度の拡大をねらっていると思われる。つがい外雌に対して雄がヘッドトッシングを使用することは、交尾を誘引しようとするつがい外雄の行動と考えられる。実際のところつがい外雄によるマウンティングは全交尾回数の21.7%を占めるが、総排泄腔接触回数は全接触回数の2.2%である。つがい外交尾による貯精量はつがいの交尾によって得られるものと比べると少ないと思われる。しかし、産卵直前の交尾によって得られた精子は、受精に最も利用されやすいことがあるので (Birkhead & Møller 1992), 産卵直前のつがい外交尾は効果的に行なわれていると考えられる。

## 謝 辞

本研究を進めるにあたり、ご指導をいただいた上越教育大学の中村登流名誉教授と中村雅彦助教授に厚く御礼申し上げる。また、上越教育大学在学中に本研究について議論と助言を与えて下さった吉田保晴、山本雅彦、大鷹宏彰、古木三規夫、有賀宏道、本間和敬、羽賀隆の諸氏に御礼を申し上げます。成田憲一氏やウミネコ保護監視所の方々には調査地において調査の協力をいただいた。これらの方々にも深く感謝したい。

## 要 約

1992年と1993年に青森県八戸市の蕪島において、ウミネコのつがい交尾とつがい外交尾について調べた。つがい交尾はなわばり内で生じていた。つがい交尾の始まりは、雄と雌で行なわれるヘッドトッシングや雄から雌への求愛給餌であり、その後にマウンティングが行なわれ、総排泄腔接触にいたった。総排泄腔接触は1回のマウンティングで平均2.8回行なわれていた。つがい交尾が行なわれる時期は、大部分が初卵産卵前であった。つがいは多回交尾となわばり防衛によって、つがい外の受精を防いでいると考えられる。一方、つがい外交尾は雄が不在の時に侵入することによって生じていた。29雄中28雄でつがい外交尾の試みがみられた。雄はつがい交尾をほぼ終えてから受精可能な近隣の雌を選択し、つがい外交尾を試みていた。すべてのマウンティングの中でつがい外雄が行なった割合は21.7%であり、総排泄腔接触回数の割合は2.2%であった。つがい外交尾の回数は



つがい交尾と比べると少ないが、つがい交尾よりも少し遅れて産卵の直前にピークになることは、受精されるように効率的に行なっていることが示唆される。したがって、ウミネコでの混合繁殖戦略が雄にとって適応度を高める機会が十分期待できることが示唆される。

### 引用文献

- Birkhead, T.R. & Møller, A.P. 1992. Sperm competition in birds: Evolutionary Causes and Consequences. Academic Press, London.
- Fujioka, M & Yamagishi, S. 1981. Extramarital and pair copulations in the Cattle Egret. *Auk* 98: 134-144.
- Hatch, S.A. 1987. Copulation and mate guarding in the Northern Fulmar. *Auk* 104: 450-461.
- 中村登流・中村雅彦. 1995. 原色日本野鳥生態図鑑<水鳥編>. p. 154. 保育社, 大阪.
- 成田章. 1994a. ウミネコ *Larus crassirostris* の種内托卵の新戦術. *日鳥学誌* 43: 111-118.
- 成田章. 1994b. ウミネコ *Larus crassirostris* における過剰卵数の出現. *山階鳥研報* 26: 132-134.
- 成田章. 1994c. ウミネコ *Larus crassirostris* の親鳥におけるヒナの識別. *Strix* 13: 218-220.
- 成田章. 1996a. ウミネコ *Larus crassirostris* のヘッドトシングの機能. *青森自然誌研究* (1): 31-33.
- 成田章. 1996b. ウミネコ *Larus crassirostris* の攻撃的行動にみられる性的差異. *Strix* 14: 129-133.
- 成田章. 1997. ウミネコ *Larus crassirostris* の他個体へ向けた長鳴きを伴った傾斜姿勢 (Oblique-cum-Long-call) の重要性. *青森自然誌研究* (2): 16-18.
- 成田章. 1998. ウミネコ *Larus crassirostris* の雛の成長. *青森自然誌研究* (3): 6-8.
- 成田憲一. 1985. 蕪島のウミネコ. 八戸市教育委員会, 八戸.
- 鳥羽悦男. 1989. コアジサシにおけるつがい外交尾. *日鳥学誌* 38: 67-77.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. B.Campbell(ed). *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. pp. 136-179. Aldine-Atherton, Chicago.
- 上田恵介. 1994. 拡張された精子競争: 鳥の社会行動の進化と同性内淘汰. *山階鳥研報* 26: 1-46

### Pair and extra-pair copulation in the Black-tailed Gull *Larus crassirostris*

Akira Narita\*

Laboratory of Animal Ecology, Department of Biology, Joetsu University of Education, 1 Yamayashiki-machi, Joetsu-shi, Niigata 943-8512, Japan.

Pair and extra-pair copulation behaviors of the Black-tailed Gull *Larus crassirostris* were examined from 1992 to 1993 at the colony of Kabu island, Hachinohe city, Aomori Prefecture, Japan. Pair copulations occurred within each pair's territory. The pair copulation started with head-tossing display used in courship and courtship feeding by the male. After the courtship display and courtship feeding, mounting and cloaca contact occurred. The frequency of cloaca

contact after each mounting was 2.8 times. Pairs copulated frequently and the period of the pair copulation mostly finished by the pre-egg-laying period. It suggests that the frequent copulation and territorial defense can dilute a rival's sperm and work as a paternity guard. Extra-pair copulation was attempted by neighboring males, when a male mate was absent from its own territory. Twenty-eight out of 29 males attempted extra-pair copulation. After finishing pair copulations, males often approached the female in the neighboring territories and attempted extra-pair copulation. There were two patterns of extra-pair copulation behavior. One occurred as soon as extra-pair male approached an extra-pair female. Another occurred after extra-pair male solicited female with head-tossing. The percent of extra-pair mountings was 21.7%, and that of number of cloaca contact was 2.2%. Though extra-pair copulation was relatively low, it may give a good chance to fertilize extra-pair mates, because extra-pair copulation occurred just before egg-laying. Such a mixed-reproductive strategy seems effective in colonially nesting males of Black-tailed Gulls.

*Key words: Black-tailed Gull, extra-pair copulation, pair copulation*

\*Present address: Aomori prefectural Hachinohe School for the Deaf. 6-29-24 Kashiwazaki, Hachinohe-shi, Aomori 031-0081, Japan.