

コウノトリの抱卵パターンと温度が及ぼす影響 (予報)

岩崎 敬¹・吉沢拓祥²・*内藤和明^{1,2}

Incubation pattern of the Oriental White Stork, *Ciconia boyciana*, and the relationship to temperature: a preliminary report

Takashi Iwasaki¹, Takuyoshi Yoshizawa², *Kazuaki Naito^{1,2}

¹ Hyogo Park of the Oriental White Stork128, Shounji, Toyooka, Hyogo Pref. 668-0814, Japan

² Graduate School of Regional Resource Management, University of Hyogo128, Shounji, Toyooka, Hyogo Pref. 668-0814, Japan

* E-mail: kaznait@stork.u-hyogo.ac.jp

Abstract The incubation pattern of Oriental White Stork was illustrated based on 6 years breeding records of a breeding pair formed by reintroduced individuals in Toyooka Basin, Japan. For 5 breeding seasons in 2013–2017, as first clutches, the daily incubation rate combined of male and female kept more than 90% after full incubation phase until hatching, however, fluctuated so that sometimes fell under 90% in 2018, as second clutch. We found the daily maximum temperature and daily incubation rate was negatively correlated in the record of second clutch in 2018, when the range of daily maximum temperature during the days was between 15°C and 33°C. The reason of the effects of the temperature on incubation pattern was discussed from view of parent's ecological and egg's physiological aspects.

Key words *Ciconia boyciana*, Incubation pattern, Second clutch, Temperature

はじめに

鳥類のほとんどの種では、親鳥の抱卵により胚の発生が進むので、抱卵行動のパターンが胚の成長や孵化の成否を左右することになる。親鳥に取っての抱卵コストは従来は小さいと考えられていたが (Walsberg 1983; Murphy and Haukioja 1986)、主にメスが抱卵する種では大きなコストがかかっているとの指摘もある (Williams 1996; Nilsson et al. 2008)。抱卵行動のパターンには種による違いはあるものの、主にメスが抱卵する種では採餌行動のためにメスが巣を離れる時間があり、その間は抱卵が中断されるため卵の温度が低下することになる (Conway and Martin 2000a)。卵が低温に晒される時間が長いほど胚の成長に及ぼす影響や代謝コストの増大が懸念され (Olson et al. 2006)、親鳥の不在は繁殖成功に対するリスク要因となり得る。抱卵を中断し巣を離れて採餌等を行うことと巣に留まり抱卵を行うことはトレードオフの関係にあり (Conway and Martin 2000b)、抱卵と離巢のパターンを明らかにする研究がおこなわれている。その中では、温度が抱卵と離巢のパターンに影響を与える大きな要因と考えられており、メスが巣を離れる頻度を調整することにより卵の温度が発育可能点以下にまで低下するのを防いでいる可能性が指摘されている (Ward 1990; Conway and Martin 2000a; Londoño et al. 2008; Camfield and Martin 2009)。

一方、オスとメスが協力して抱卵する種の場合は、交代でどちらかが常に巣にいることが可能なので、長時間の離巢により卵の温度が低下するリスクは単独で抱卵する種に比べると小さいと考えられる。本研究で対象としたコウノトリ *Ciconia boyciana* は、一夫一妻制でオスとメスが協力して繁殖し抱卵も交代で行うので (Winter 1982)、巣に親鳥がいない状態がほとんどない。それでも、オスとメスが交代するときには抱卵が中断し、また、抱卵中に時折立ち上がり転卵や卵の配置を変える、あるいは巣繕いする行動も観察される。著者らが所属する兵庫県立コウノトリの郷公園は、野生絶滅したコウノトリの再導入を進める施設として、1965年から本種の飼

¹ 兵庫県立コウノトリの郷公園

668-0814 兵庫県豊岡市祥雲寺128

² 兵庫県立大学大学院地域資源マネジメント研究科

668-0814 兵庫県豊岡市祥雲寺128

* E-mail: kaznait@stork.u-hyogo.ac.jp

育を開始し、1990年から2018年まで毎年繁殖に成功している。コウノトリの抱卵行動のパターンは飼育個体の観察により定性的には知られており、産卵を示す目安になるなど飼育現場で経験的に活用されているが、飼育個体を対象にした場合は、給餌や飼育ケージの維持管理などで飼育員による攪乱が生じ自然な行動に基づく定量的なデータを得ることが困難である。一方で、野外の繁殖個体の観察に基づく初卵産出以降の抱卵行動の推移についてはこれまでに報告されていない。そこで本研究では、野外で繁殖したコウノトリの産卵から孵化までの間の抱卵率の変化の基本的なパターンを明らかにし、次に、1日当たりの抱卵率が変動する要因を気象（気温、降水量、および日照時間）との関係から解析した。

材料と方法

対象個体は、2005年にリリースされたメス（2003年生まれ）と2006年にリリースされたオス（2006年生まれ）で形成されるコウノトリの繁殖ペアのオスとメスである。どちらの個体にもリリース時に足環が装着されており、フィールドスコープ等による観察やビデオ映像で個体を識別することが可能である。2008年から2018年まで連続して兵庫県豊岡市野上地区（標高10m未満）のはほぼ同じ場所で繁殖し、2009年以降は水田の脇に設置された高さ約13mの人工巣塔の上で営巣していた。著者らは、巣から70m離れた丘陵斜面で巣よりも10m程度高い位置から巣を見下ろすようにカメラ（Panasonic WV-Q110）を設置し、2013年から2018年にかけての産卵開始から孵化までの間に得られた6繁殖期分の抱卵行動の映像をレコーダー（Panasonic WJ-HD350）に録画した。この6繁殖期分の抱卵行動のうち、2013年から2017年までは2月中旬から3月中旬に始まった第1クラッチの抱卵行動であり、第1クラッチで孵化に至らなかった2018年については、4月下旬に始まった第2クラッチの抱卵行動である（表1）。カメラの設置位置からは巣の底を直

接見ることができなかつたため、映像の録画とは別に、丘陵斜面の別の位置から巣を撮影することにより産卵の確認を行った。飼育下のコウノトリの基本的な繁殖行動の観察から、メスは初卵ののち1日置きに産卵することがわかっている。そこで、初卵を確認した翌日に2卵目が確認されなかった場合には、初卵はその確認日に産卵されたものとみなし、翌日に2卵目が確認された場合には、初卵はその確認日の前日に産卵されたものとみなした（表1）。ただし、2013年は撮影による初卵の確認を実施しなかつたため、1日当たりの巣に伏せている時間が50%を超えた日を初卵の産卵日とみなした。初卵の確認から約10日後に再び巣内を確認してクラッチサイズを特定した。また、親鳥が餌を吐き出す行動がビデオ映像で見られた後、産卵の確認と同様の方法で巣内を撮影することで最初のヒナの孵化を確認した。さらに数日後に同様の撮影を行って孵化個体数を確認した。孵化後は断続的に観察を行い最終的な巣立ち個体数を確認した。

録画した映像を次の手順により解析した。映像で個体を確認できる日の出から日没までの1日当たり約12時間の録画映像をもとに、オスとメスそれぞれについて、着巣および離巣時刻を記録した。また、在巣している間の、巣に伏せた時刻および立ち上がった時刻を記録した。時刻の記録は全て分単位で行った。これらの記録に基づいて、初卵推定日から最初のヒナの孵化日までの間の1日毎に、オスとメスそれぞれについて、在巣時間を求めた。在巣時間をさらに、着巣から抱卵までを示す抱卵前時間、卵の上に伏せている抱卵時間、抱卵中に立ち上がった時間を示す抱卵中断時間、および立ち上がったから離巣するまでを示す抱卵後時間に区分し、それぞれの1日当たりの合計時間を集計した。次に、1日当たりの抱卵率に影響を及ぼし得る要因として気象データに着目した。対象とした繁殖ペアの巣から200m離れた直射日光が当たらない場所に水銀温度計（シンワ測定株式会社、温度計D-7）を設置し調査期間中の日最高気温および日最低気温を記録した。また、巣から南に約3.5km

表1. 各繁殖期の抱卵期間およびクラッチサイズ等の繁殖履歴に関わる情報。

表	初卵産出日	孵化日	抱卵日数	クラッチサイズ	孵化数	巣立ち数
2013	*2月19日	3月25日	35	4	4	2
2014	2月23日	3月28日	34	4	3	1
2015	2月25日	3月31日	35	4	4	1
2016	3月8日	4月14日	38	5	2	1
2017	3月19日	4月20日	33	3	3	2
2018	4月26日	5月28日	33	2	2	2

*2013年の初卵産出日は親鳥の抱卵行動から推定した。

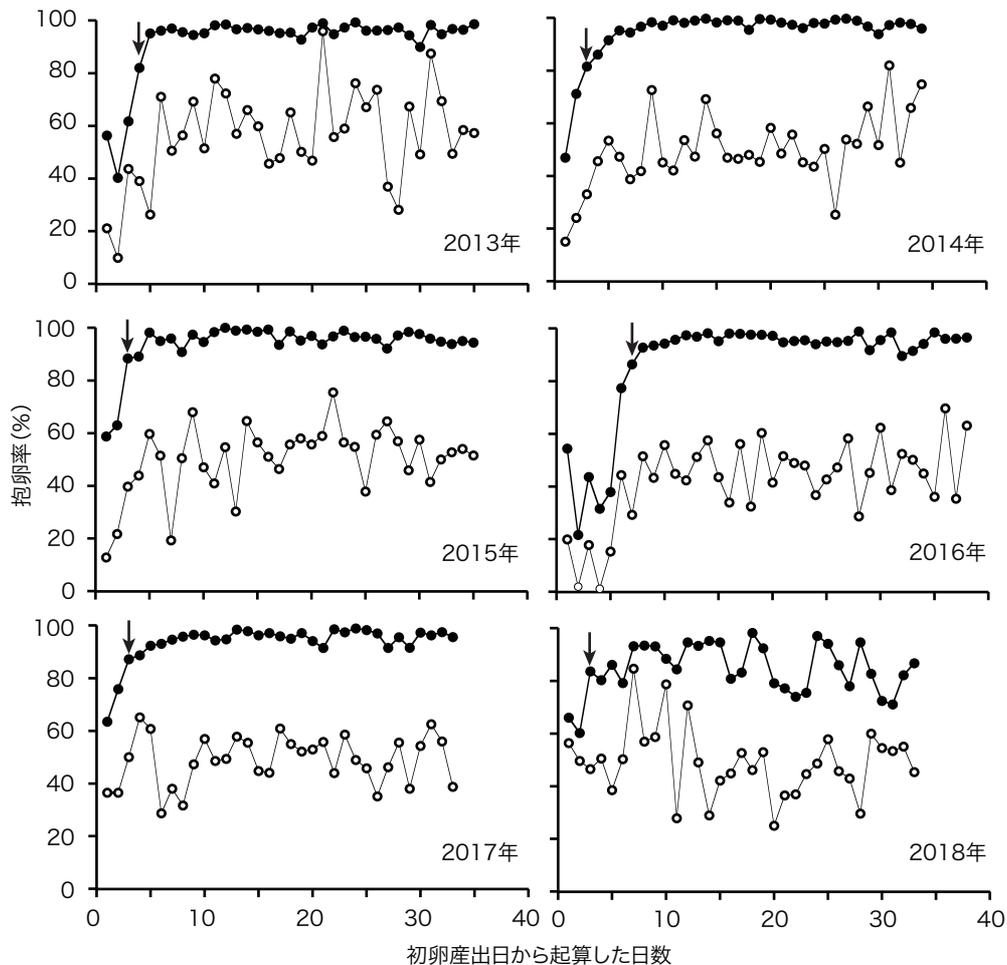


図1. 初卵産出日から最初のヒナが孵化した日までの間の1日当たりの抱卵率の推移。2013年から2017年は第1クラッチ、2018年は第2クラッチの抱卵である。黒丸はオスとメスの抱卵を合わせた値を、白丸はメスのみの値を表す。オスとメスを合わせた抱卵率が初卵産出日以降に始めて80%に達した日を矢印で示した。

の地点にあるアメダス（観測所名豊岡、標高10m未満）の気象観測データから解析期間の気象データ（日最高気温、平均気温、日最低気温、日降水量、日日照時間）を入手した。これらの気象データと抱卵時間との関係を解析した。なお、アメダスによる日最高気温および日最低気温は、著者らが測定した日最高気温および日最低気温との相違を確認するためにのみ用い、抱卵時間との関係を解析する際には著者らが巣から200m離れた位置で測定した値を用いた。続いて、日最高気温と抱卵率の負の相関関係がオスとメスどちらの行動に起因するものであるか明らかにするために、2018年について、オスとメスそれぞれの1日当たりの巣への滞在時間を分母にした抱卵率を求め、日最高気温との関係を解析した。また、巣に滞在している時間のうち、抱卵前時間、抱卵中断時間、および抱卵後時間のどれが増加することにより、抱卵時間が減少しているのかを明らかにするために、オスとメスそれぞれの1日当たりの巣への滞在時間を分母に

した抱卵前時間、抱卵中断時間、および抱卵後時間を求め、日最高気温との関係を解析した。

結 果

2013年から2018年までの各抱卵期間における初卵産出日、最初のヒナの孵化日、孵化までの日数、クラッチサイズ、孵化個体数、巣立ち個体数を表1に示した。クラッチサイズの最頻値は4個（最小2、最大5）で、最初のヒナの孵化までの日数は2016年の38日（初卵産出日を1日目とした）が例外的に長い他は33日から35日であった。孵化したヒナの数には2から4個体、巣立ち個体は1ないし2個体であった。コウノトリの基本的な抱卵パターンを表す初卵産出日から最初のヒナの孵化までの1日当たりの抱卵率の推移を各抱卵期間について示した（図1）。初卵産出日以降の数日は抱卵率が上下する場合があったが、2013年から2017年については一度80%

表2. 完全抱卵期間のオスとメスの抱卵の分担割合. 観察時間を分母にした1日あたりの抱卵率 (%) の平均値を示す. 括弧内は標準誤差.

年	メス	オス	合計
2013	58.9 (2.76)	36.9 (2.59)	95.8 (0.55)
2014	51.6 (2.13)	45.1 (2.07)	96.7 (0.69)
2015	51.9 (1.89)	44.1 (1.87)	96.0 (0.50)
2016	47.0 (1.81)	48.4 (1.86)	95.4 (0.49)
2017	49.7 (1.66)	45.6 (1.75)	95.2 (0.51)
2018	48.9 (2.42)	37.1 (2.56)	86.0 (1.43)

表3. 完全抱卵期間の気象要因と1日あたりの抱卵率との関係. 数値は一次回帰式の自由度調整済決定係数 (R²) を示す.

年	日最高気温	日最低気温	日平均気温	日降水量	日日照時間
2013	-0.033 ns	-0.028 ns	-0.032 ns	-0.032 ns	-0.018 ns
2014	0.046 ns	-0.026 ns	-0.007 ns	0.088 ns	0.009 ns
2015	-0.020 ns	-0.028 ns	-0.018 ns	0.051 ns	-0.018 ns
2016	-0.005 ns	-0.032 ns	-0.025 ns	-0.025 ns	0.009 ns
2017	-0.007 ns	-0.028 ns	-0.034 ns	-0.031 ns	-0.022 ns
2018	0.763 *	-0.034 ns	0.455 *	0.079 ns	0.296 *

* p < 0.001

を超えて以降はほぼ一貫して上昇し、90%以上を維持した。抱卵率が初めて80%を超えた日から最初のヒナが孵化した日までを完全抱卵期とすると、6繁殖期のうち4期においては初卵産出日から2日後に完全抱卵期に至ったが、残りの2期は3日および6日を要した。完全抱卵期にはオスとメスの両方が離巢している時間はほとんどなく、かつ在巢している個体はほぼ常に卵の上に伏せていた。ただし、2018年のみ、抱卵率が80%を超えて以降も90%を超える日と90%未満に低下する日とが存在し、抱卵率の日変動が見られた。観察時間を分母にした抱卵率に基づいて完全抱卵期のオスとメスの抱卵の分担割合を示すと(表2)、各年の平均値でメスは47.0~58.9%、オスは36.9~48.4%であった。どの年においても日変動があり、オスとメスのどちらかの抱卵率が高い日が交互に現れる傾向が見られた。

巣から200m離れた位置で著者らが測定した気温は、アメダスの気象データに比べて日最高気温が0.38 ± 0.08℃ (平均 ± S.E.) 高く、日最低気温が1.37 ± 0.15℃ (平均 ± S.E.) 低かった。完全抱卵期間の気象要因(日最高気温、平均気温、日最低気温、日降水量、日日照時間)と1日当たりの抱卵率との一次回帰では、2013年から2017年の抱卵率には、いずれの気象要因との間にも有意な関係が見られなかった(表3)。一方、2018年の抱卵率には、日最高気温、日平均気温、および日日照時間との間に有意な関係が見られ、そのうち日最高気温との

間の決定係数(自由度調整済)が最も高かった(R² = 0.763, p < 0.001)。

次に、完全抱卵期間の日最高気温と1日当たりの抱卵率との関係を示した(図2)。抱卵率の推移で述べたように、2013年から2017年の結果では1日当たりの抱卵率は概ね90%以上を維持していたので、日最高気温の高低によらず1日当たりの抱卵率はほぼ一定であった。一方で、既に述べたように、2018年には日最高気温と抱卵率に明瞭な負の相関関係が確認された。また、個体毎の1日当たりの巣への滞在時間を分母にした抱卵率と日最高気温の関係は、メスではより直線的な負の相関を示し、オスでは気温への反応がメスに比べて緩やかで日最高気温が25℃を上回る日の一部において急速に抱卵率が低下するという違いは見られたが(図3左上)、全体としてはオスもメスも日最高気温と抱卵率には負の相関関係があった(メスではR² = 0.695, p < 0.001, オスではR² = 0.470, p < 0.001)。すなわちオスとメスのどちらも、日最高気温が高い日には巣に滞在している時間のうち卵の上に伏せる時間割合を減らしていた。個体毎の1日当たりの巣への滞在時間を分母にした抱卵前時間、抱卵中断時間、および抱卵後時間のそれぞれと、日最高気温との関係では(図3右上、右下)、オスとメスいずれにおいても、抱卵中断時間が日最高気温と最も高い相関を示したが(メスではR² = 0.644, p < 0.001, オスではR² = 0.557, p < 0.001)、抱卵前時間と抱卵後時

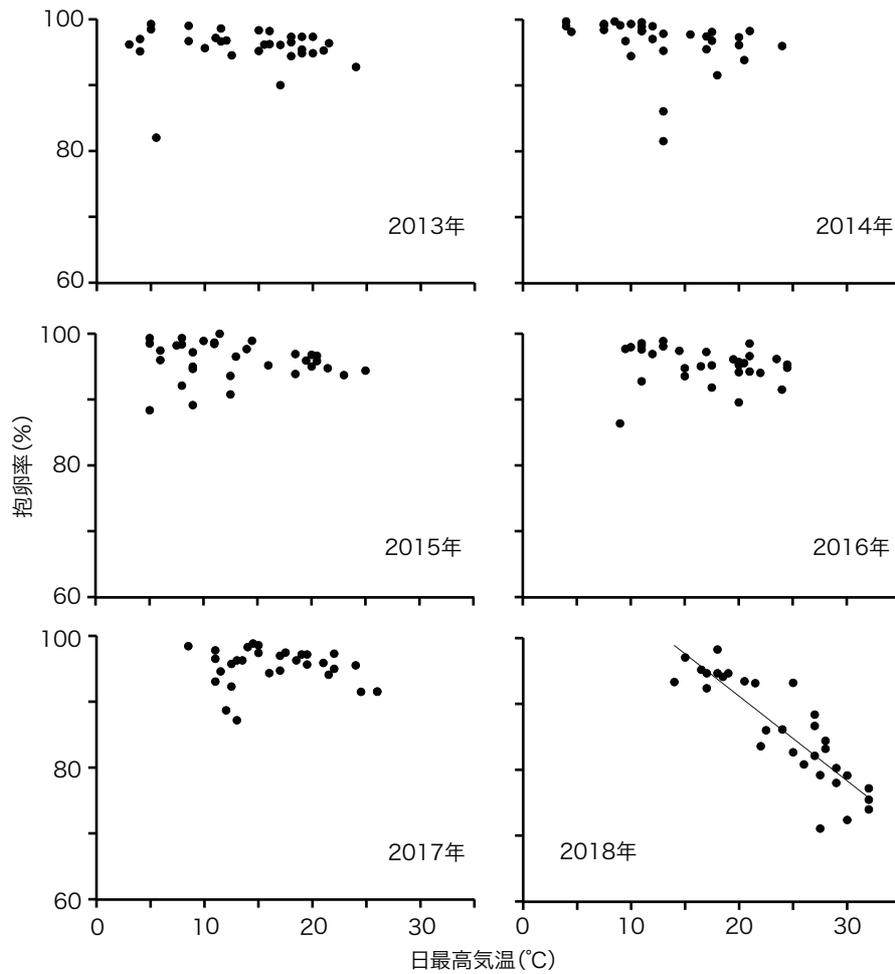


図2. 完全抱卵期の1日当たりの抱卵率と日最高気温の関係. 2018年のグラフのみ回帰直線を示した.

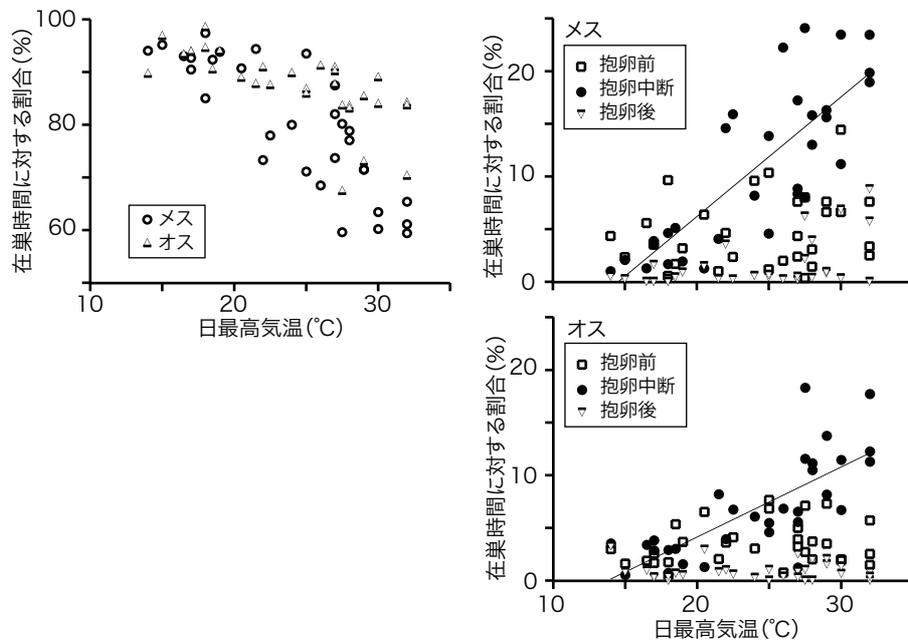


図3. オスとメスそれぞれの抱卵行動と日最高気温の関係. それぞれの日当たり在巢時間を分母としたオスとメスの抱卵時間の割合 (左上), 日当たり在巢時間を分母とした, メスの抱卵前, 抱卵中断, および抱卵後時間の割合 (右上), 日当たり在巢時間を分母とした, オスの抱卵前, 抱卵中断, および抱卵後時間の割合 (右下). 抱卵中断時間の割合と日最高気温の関係についてのみ回帰直線を示した (右上および右下).

間には日最高気温との間に有意な関係が確認されなかった。

考 察

調査対象ペアの繁殖に関する基本的な情報である、初卵から孵化までの日数、クラッチサイズ、孵化個体数、巣立ち個体数は、他の繁殖ペアを含む再導入後のコウノトリ個体群での値 (Ezaki and Ohsako 2012) と同等であった。多くの年では初卵産出日から2日ないし3日後に完全抱卵期に至った。初卵産出日から完全抱卵期までに最も長い6日を要した2016年はクラッチサイズが5個と最も大きく、産卵が終了するまでの日数が長かったことが、完全抱卵開始が遅かった原因と推測される。第1クラッチの記録に基づく2013年から2017年の抱卵率の推移では、オスとメスの分担割合は日によって異なっていたものの、オスとメスの抱卵を合計すると、完全抱卵から数日間の例外的な値を除けば、孵化までの間のいずれの日においても90%以上の時間抱卵していた。このことは同時に、オスとメスがともに離巢している時間はほとんどなかったことを意味する。本研究で対象にした繁殖ペア以外の営巣では、親鳥が離巢している間にカラスに卵を奪われる事例が観察されているので (兵庫県立コウノトリの郷公園の報道資料による)、高い抱卵率は巣を防衛する役割も同時に果たしていると考えられる。日最高気温と抱卵率との関係に着目すると、2013年から2017年の記録である第1クラッチの初卵産出日は2月19日から3月19日の間で、最初のヒナの孵化は3月25日から4月20日の間であった。抱卵期間中は、最高気温が25℃を超える日が2017年に3日あった以外は25℃未満であり、日最高気温に関わらず抱卵率はほぼ常に90%以上であった。一方、第2クラッチの記録である2018年では、初卵産出日が4月26日、最初のヒナの孵化が5月28日であった。繁殖期間が1ないし2か月遅かったために、日最高気温が15℃から33℃の間で第1クラッチに比べて高い日が多くあり、日最高気温と抱卵率の間に負の相関があった。日最高気温が30℃程度まで上昇した日には抱卵率が70%台になることもあった。これは、抱卵を中断しても胚の成長に必要な温度条件が満たされるような気温が高い日に抱卵率が低下することを示唆している。

胚の成長が止まる生理学的ゼロ温度はニワトリの胚では26℃とされており (Lundy 1969)、鳥類一般では種によって異なるが24-27℃の範囲に収まるとされ、

これを下回る温度に卵が置かれると胚の成長や孵化率に負の影響が生じる可能性がある (White and Kinney 1974; Webb 1987)。このこと考慮すると、気温が26℃以上の条件であれば親鳥が抱卵を一時中断して卵の温度が低下しても生理学的ゼロ温度を下回ることはないので、第2クラッチでのみ、抱卵中断時間を長くしても胚の発生には影響しなかったと考えられる。

では、気温が比較的高い状況ではなぜ抱卵中断時間が長くなったのであろうか。その適応的意義を現段階で明確に説明することは困難だが次のような可能性が考えられる。一つは、巣に伏せて抱卵しているよりも立ち上がっているほうが外敵から巣を警戒しやすい、あるいは立ち上がっているほうがエネルギーコスト的に有利であるという親鳥から見た生態学的な理由である。しかし、親鳥が巣に立っていると卵が外敵から見やすい状態になる。気温が比較的高い条件では抱卵にともなう親鳥の熱損失は小さくなるのでエネルギーコストによる説明も適切でないかもしれない。あるいは、熱代謝の観点から次のような理由があり得る。鳥類の体温は一般に40℃程度と高いため、気温が高い場合には気化冷却等により熱を発散して体温を制御する。サギ類やカモメ類のように大きな足を持つ水鳥では、必要に応じて足先や脚部から代謝熱を発生させており (Ricklefs and Miller 1999; Gill 2006)、コウノトリも同様と考えられる。巣に伏せて抱卵する姿勢では足先や脚部からの熱代謝が抑制されるので、気温が高い場合には熱によるストレスを受けやすくなるだろう。そのため巣で立ち上がる抱卵中断時間が増加した可能性がある。他方では、卵から見た次のような生理学的な理由が考えられる。まず、ニワトリで行われた研究の中には、抱卵の一時停止による胚発生が停止する温度までは低下しない短い時間の卵の冷却によりむしろ孵化率が高まるという報告がある (Sarpong and Reinhart 1985; Yalçın and Siegel 2003)。コウノトリの胚で同様のメカニズムが生じるならば、日最高気温が25℃を超えるような温暖な日には親鳥は卵を冷却するために抱卵中断時間をより長くしたのかもしれない。野生鳥類で卵の冷却による影響を明らかにした研究は少ないが、スズメタカ *Falco sparverius* では効果がなかったとの報告もある (Snelling 1972)。次に、胚の発生が進むためには卵殻を通じたガス交換が十分に行われる必要があるが (Portugal et al. 2014)、抱卵中断に伴う卵の温度の低下にともなって、卵殻内の気圧に変化が生じ、ガス交換を促進している可能性がある (Olendorff 1972)。この場合、周辺温度が高い条件では抱卵中断に

伴い卵が冷却される速度が緩やかになるので、必要なガス交換を保証するためにはより長い抱卵中断時間が必要になるのかもしれない。

抱卵行動の気温に対する応答はオスとメスで若干異なり、メスのほうがより直線的に反応していた。メスは自身が産卵するのでオスよりも繁殖にかかるコストが高いと想定される。そのため、抱卵を中断する閾値がオスよりも低く、そのためメスの抱卵行動はオスに比べて温度による影響を受けやすいのかもしれない。ただし、本研究では複数の個体を調査していないので、この違いは性差ではなく個体差である可能性を排除できない。複数の個体を調査対象にした今後の検証が望まれる。

摘要

豊岡盆地に再導入された個体で形成された繁殖ペアの6年間の繁殖記録に基づいて、コウノトリの抱卵パターンを明らかにした。2013年から2017年前の5繁殖期は第1クラッチの繁殖記録で、オスとメスを合わせた抱卵率が完全抱卵から最初のヒナの孵化までの間90%以上を保っていたが、第2クラッチの繁殖記録である2018年のみ、90%を下回る日があった。2018年のデータでは、日最高気温とオスとメスを合わせた抱卵率が負の相関を示し、完全抱卵期間の日最高気温は15°Cから33°Cの間であった。気温が抱卵率に影響を与える要因を親鳥の生態学的側面と卵の生理学的側面から考察した。

キーワード コウノトリ、抱卵パターン、第2クラッチ、気温

引用文献

- Camfield AF, Martin K (2009) The influence of ambient temperature on Horned Lark incubation behaviour in an alpine environment. *Behaviour*, 146:1615–1633.
- Conway CJ, Martin TE (2000a) Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology*, 11:178–188.
- Conway CJ, Martin TE (2000b) Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 54:670–685.
- Ezaki Y, Ohsako Y (2012) Breeding biology of the Oriental White Stork reintroduced in Central Japan – Effects of artificial feeding and nest-tower arrangement upon breeding season and nesting success – Reintroduction, 2:43–50.
- Gill FB (2006) *Ornithology*. Third edition. WH Freeman and Company, New York, 720 p.
- Londoño GA, Levey DJ, Robinson SK (2008) Effects

- of temperature and food on incubation behaviour of the Northern Mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Animal Behaviour*, 76:669–677.
- Lundy H (1969) A review of the effects of temperature, humidity, turning and gaseous environment in the incubator on the hatchability of the hen's egg. In Carter TC, Freeman, BM (eds) *The fertility and hatchability of the hen's egg*. Oliver and Boyd, Edinburgh, pp. 143–176.
- Murphy EC, Haukioja E (1986) Clutch size in nidicolous birds. In Johnston RF (ed) *Current ornithology*. Vol. 4. Plenum Press, New York. pp. 141–180.
- Nilsson JF, Stjernman M, Nilsson JÅ (2008) Experimental reduction of incubation temperature affects both nestling and adult Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Avian Biology*, 39:553–559. doi: 10.1111/j.2008.0908-8857.04199.x
- Olson CR, Vleck CM, Vleck D (2006) Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79:927–936.
- Olendorff RR (1972) Special conference on captivity breeding of raptors — a report. *Raptor Research*, 6(Supp):B7–B35.
- Portugal SJ, Mauer G, Thomas GH, Hauber ME, Grim T, Cassey P (2014) Nesting behaviour influences species-specific gas exchange across avian eggshells. *The Journal of Experimental Biology*, 217:3326–3332. doi:10.1242/jeb.103291
- Ricklefs RE, Miller GL (1999) *Ecology*. Fourth edition. WH Freeman and Company, New York, 822 p.
- Sarpong S, Reinhart BS (1985) Broiler hatching stress and subsequent growout performance. *Poultry Science*, 64:232–234. doi: 10.3382/ps.0640232
- Snelling JC (1972) Artificial incubation of Sparrow Hawk eggs. *The Journal of Wildlife Management*, 36:1299–1304. doi:10.2307/3799269
- Walsberg GE (1983) Avian ecological energetics. In Farner DS, King JR (eds) *Avian biology*. Vol. 7. Academic Press, New York, pp. 161–220.
- Ward D (1990) Incubation temperatures and behavior of Crowned Black-winged, and Lesser Black-winged Plovers. *The Auk*, 107:10–17.
- Webb DR (1987) Thermal tolerance of avian embryos: a review. *The Condor*, 89:874–898. doi: 10.2307/1368537
- White F, Kinney JL (1974) Avian incubation. *Science*, 186(4159):107–115.
- Williams JB (1996) Energetics of avian incubation. In Carey C (ed) *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall, London, pp. 375–416.
- Winter SW (1982) Nesting of the Black-billed White Stork (*Ciconia boyciana* Swinhoe) in the middle Amur Region. In Gvrilov VM, Potapov RL (eds) *Ornithological studies in the USSR*. Vol 1. USSR Academy of Sciences, Moscow, pp. 75–100.
- Yalçın S, Siegel PB (2003) Exposure to cold or heat during incubation on developmental stability of broiler embryos. *Poultry Science*, 82:1388–1392.

(2019年3月15日受理)

