鳥類の卵殻色に関する研究(1)

誌名	畜産の研究 = Animal-husbandry
ISSN	00093874
著者名	田島,美和 岡久,雄二 大森,聖 今田,健斗 園田,哲也 松岡,大地 加藤,貴大 古川,裕之 佐藤,望 上田,恵介 太田,能之 對馬,宣道 中尾,暢宏 田中,実
発行元	養賢堂
巻/号	69巻5号
掲載ページ	p. 411-416
発行年月	2015年5月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

鳥類の卵殻色に関する研究(1)

鳥類の卵殻色素に関する比較研究

田島美和[1]・岡久雄二[2]・大森　聖[1]・今田健斗[1]・園田哲也[1]・
松岡大地[1]・加藤貴大[3]・古川裕之[2]・佐藤　望[2]・上田恵介[2]・
太田能之[1]・對馬宣道[1]・中尾暢宏[1]・田中　実[1]

1. はじめに

鳥類の卵殻には，さまざまな色や斑紋があるが，現在，知られている卵殻色素は大きくプロトポルフィリンとビリベルジンの 2 種類に分けられる[5,6,12,23,24,28]。両卵殻色素には，亜鉛や鉄が結合した異性体の存在も知られている。卵殻色としてのプロトポルフィリンはヒトの目には茶色に，またビリベルジンは青色や緑色に見える。両卵殻色素はいずれも鳥類卵管の卵殻腺部で合成，分泌されて，卵殻表面に沈着するのである[22]。両卵殻色素の沈着のメカニズムは，まずビリベルジンと炭酸カルシウムが同時に分泌され，卵殻が形成されたのちに，その表面にプロトポルフィリンが分泌されるようである[5,22,25]。すなわち，卵殻色の下地の色はビリベルジンであり，表面の色や斑紋を決めているのはプロトポルフィリンであると考えられている。したがって，この二つの色素の組み合わせで，鳥類の卵の色や斑紋が，さまざまに変わってくるのである。108 種類の家禽や野鳥の卵殻色素を定性的に調べた Kennedy and Vevers[6]の報告では，鳥類の卵殻のおよそ 80%がプロトポルフィリンとビリベルジンを色素にしていることが明らかになっている。

卵殻色素の生理機能は明らかにされていないが，ビリベルジンは抗酸化能があるため胚発生時に生じる有害物質を打ち消したり[4]，野外での太陽光線の遮断効果があるのではないかと考えられている[13]。しかしながら，野鳥の卵殻色素を定量的に調べたような事例はほとんど見当たらないため，前述のような仮説の可能性については十分に検証されているとは言えない。野鳥の卵殻に，孵卵時に発生する有害物質を打ち消す働きがあるとすれば，どの野鳥の卵にも一定量のビリベルジンが含まれているはずである。また，卵殻表面のプロトポルフィリンに太陽光線の遮断効果[13]があるとすれば，開放的な巣をつくり，卵が直射日光に曝される環境で繁殖する野鳥では，卵殻のプロトポルフィリン量は多くなるものと思われる。一方で，陽の当たらない樹洞などで繁殖する野鳥では，卵殻のプロトポルフィリン量は少ないかもしれない。本研究では，日本およびニューカレドニアで繁殖している野鳥と，日本で卵生産に供用されている家禽について，それらの卵殻に含まれるプロトポルフィリンおよびビリベルジンを定量することで，前述の生理機能との関連の可能性について検討した。

2. 材料および方法

供試卵について

今回の比較研究には，對馬ら[26]の報告にあったジュリア(白色レグホーン種)，ボリス・ブラウン(ロード・アイランド・レッド種系統)，ウコッケイおよびアロウカナ交雑種の家禽(鶏)4 種とニホンウズラおよびフランスウズラの 2 種ならびにツバメ(未孵化卵)の卵のデータを引用した。

カルガモ，バン，カッコウ，アリスイ，オオヨシキリ，コヨシキリ，コムクドリ，スズメ，アオジおよびサギ類の卵は，秋田県大潟村で採取されたものである。これらの野鳥卵の採取にあたっては，事前に立教大学が秋田県から許可を得て実施された。カルガモ，アオジ，サギ類の卵は，巣から落下していたり，放置されていたものを採取した。カルガモ卵は，色が

[1] 日本獣医生命科学大学(Miwa Tajima, Satoshi Ohmori, Kento Imada, Tetsuya Sonoda, Daichi Matsuoka, Yoshiyuki Ohta, Nobumichi Tsushima, Nobuhiro Nakao, Minoru Tanaka)
[2] 立教大学(Yuji Okahisa, Hiroyuki Furukawa, Nozomu Sato, Keisuke Ueda)
[3] 総合研究大学院大学(Takahiro Kato)

0369-5247/15/¥500/1 論文/JCOPY

表1　供試卵の卵重，卵殻重量および卵殻色素量の比較

No.	種名または品種名	N	n	卵重(g/1個)	卵殻重量(g/1個)	卵殻1個あたりの卵殻色素量		卵殻1gあたりの卵殻色素量	
						PP(μg)	Bv(μg)	PP(μg)	Bv(μg)
1	ニホンウズラ	118	118	10.7±0.6	0.92±0.08	268.2±67.7	141.4±38.0	292.5±67.5	158.2±57.8
2	フランスウズラ	105	105	16.4±1.2	1.15±0.11	399.9±105.2	213.0±49.2	348.6±88.6	185.3±38.9
3	アロウカナ交雑種	30	30	61.6±5.4	5.45±0.55	89.4±35.4	158.3±41.1	16.3±6.2	29.1±7.2
4	ボリスブラウン	30	30	63.5±4.0	6.01±0.73	421.1±87.5	検出されず	71.0±16.1	検出されず
5	ジュリア	30	30	69.3±2.1	6.23±0.28	19.3±5.9	検出されず	3.1±1.0	検出されず
6	ウコッケイ	30	30	38.8±2.0	3.35±0.29	30.2±6.6	検出されず	100.2±18.6	検出されず
7	ウコッケイ×シャモ	1	3	-	4.61±0.20	173.9±30.8	検出されず	37.7±6.4	検出されず
8	シャモ	1	3	-	3.59±0.44	97.9±59.1	検出されず	26.7±13.4	検出されず
9	アヒル	1	2	-	8.50±0.21	検出されず	検出されず	検出されず	検出されず
10	スバールバルライチョウ	1	2	23.8±0.4	1.61±0.15	1542.0±318.9	検出されず	955.0±108.6	検出されず
11	カルガモ	2	2	-	-	-	検出されず	2.0±3.6	検出されず
12	キジバト	1	1	-	-	6.7	19.9	12.3	36.8
13	サギ類	-	5	-	-	-	-	80.6±23.0	86.7±22.8
14	バン	1	1	-	-	92.9	94.5	80.0	81.4
15	カッコウ	2	2	3.4	0.26±0.02	87.7±4.8	38.8±4.1	346.1±49.4	153.3±29.8
16	アリスイ	3	5	3.0	0.17±0.02	検出されず	検出されず	検出されず	検出されず
17	ハシブトガラス	4	17	-	1.22±0.10	240.1±90.9	458.1±45.1	198.9±86.1	377.2±46.6
18	ツバメ	2	7	1.6±0.1	-	-	-	428.6±26.5	89.8±6.7
19	オオヨシキリ	2	2	2.5	0.09	92.7±31.6	56.8±25.1	1125.6±229.9	685.0±211.6
20	コヨシキリ	1	1	1.3	0.07	56.1	35.2	779.6	488.3
21	コムクドリ	1	1	-	0.14	53.5	67.1	379.2	475.8
22	スズメ	6	16	1.8±0.2	0.16±0.02	96.4±20.1	46.9±7.6	621.6±138.4	300.5±43.8
23	アオジ	1	1	-	-	90.1	20.2	1098.2	246.2
24	ワピピ	-	8	-	-	-	-	301.2±97.5	検出されず
25	テリカッコウ	-	3	-	-	-	-	1716.6±395.1	719.1±181.5

N:雌親の個体数，n:供試卵数。
No.は，口絵の「さまざまな野鳥や家禽の卵の外観」の番号ならびに図1～図3の番号に対応している。

白く鶏卵大であり，水辺に近い草地に営巣し産卵することから，カルガモが産んだ卵と判断した。アオジ卵は，アオジが営巣している巣の下で拾ったものであった。サギ類の卵は，アオサギ，チュウサギ，ダイサギ，ゴイサギなどがコロニーを形成し繁殖している松林の地面で拾ったため，鳥種が断定できなかったのでサギ類とした。カッコウ，アリスイ，オオヨシキリ，コヨシキリ，コムクドリおよびスズメの卵は，他の研究調査の折りに入手したものであり，孵化後の卵殻であったり未孵化卵であった。

ハシブトガラスの卵は，野毛山動物園(神奈川県横浜市)内で駆除された折りに回収されたものであり，スバールバルライチョウの卵は上野動物園から提供されたものであった。その他のシャモ，ウコッケイとシャモの交雑種，アヒルおよびキジバトの卵の由来は，明らかではなかった。

ワピピとテリカッコウの卵は，ニューカレドニア南部州行政区の許可を得て，立教大学のグループが採取したものであった。

卵殻サンプルの調製

卵殻色素は可視光線の照射によって著しく減少することが報告されているので[27]，採取した卵あるいは卵殻は，アルミホイルに包んでポリエチレン製チューブに入れ，遮光保存した。また，卵の中身が入っているものは，遮光するとともに冷蔵保存した。その後，中身があった卵は，割卵したあとに白味や黄味を除去したのち，きれいに水洗した。水洗した卵殻サンプルは，なるべく遮光した状態で風乾した。こうして前処理した卵殻サンプルは，卵殻膜が付いた状態でその重量を測定した。のちに卵殻膜の重量を求め，卵殻膜が付いた重量からこれを差し引くことで，正味の卵殻重量を求めた。

卵殻色素の抽出ならびに定量

卵殻のプロトポルフィリンならびにビリベルジンの抽出と定量は，Poole[16]の報告にもとづき当研究室で改良した方法で行った[23,24]。今回，分析を行ったキジバト，サギ類，バン，カッコウ，アリスイ，ハシブトガラス，オオヨシキリ，コヨシキリ，コムクドリ，スズメおよびアオジの卵は，大きさが小さかったため，10 mL の塩酸メタノール(容積比 3：4)混液で卵殻を溶解した。シャモ，ウコッケイとシャモの交雑種およびカルガモの卵は，

サイズが大きかったため，またスバールバルライチョウの卵は視覚的に卵殻色が明らかに濃かったので，35 mL の塩酸メタノール混液で卵殻を溶解した。アヒルの卵は，鶏卵よりも大きかったため卵殻を二分して，半分ずつ 35 mL の塩酸メタノール混液で溶かした。卵殻が溶解し卵殻膜が溶け残った状態の溶液を，20,000 g で 30 分間(4℃)，高速遠心分離した。遠心分離後，上清の一部を採取し，塩酸メタノール混液で適宜希釈を行ったのち，分光光度計でその吸光度を測定した。卵殻 1 g あたりのプロトポルフィリンならびにビリベルジン量は，對馬ら[23,24]の報告にある検量線と回帰式を用いて算出した。

統計解析

すべての統計解析は，R. 3. 0. 2 (R. development core team 2013)を用いて行った。プロトポルフィリン量とビリベルジン量の相関関係を検討するために，Spearman の順位相関検定を行った。卵殻に含まれるプロトポルフィリン量とビリベルジン量が，鳥の卵重と営巣環境に影響されるか否かを検討する際には，卵殻色素量を応答変数とし，分類学的項目をランダム効果とした一般線形混合モデル(GLMM)を用いた。R の 1me4 パッケージの関数 gmler を利用し，誤差分布には正規分布を指定した。リンク関数には Identity を用いた。説明変数は，卵重(g)と営巣環境(開放的な巣か，樹洞などの閉鎖環境か)とした。各説明変数を含むモデルについての尤度比検定によって，説明変数を含まない Null モデルとの尤度を検討することで，説明変数の有意性を検討した。

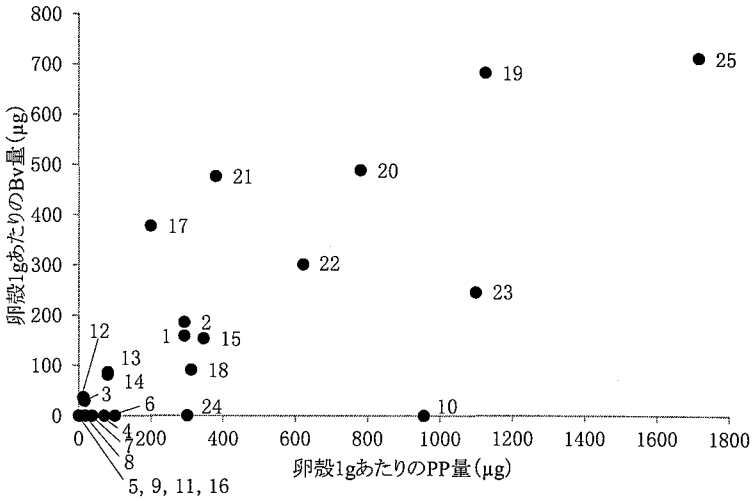


図 1　供試卵の卵殻に含まれるプロトポルフィリン(PP)量とビリベルジン(Bv)量の関係

図中の番号は，以下の鳥を示している。1，フランスウズラ；2，ニホンウズラ；3，アロウカナ交雑種；4，ボリス・ブラウン(ロード・アイランド・レッド種系統，鶏)；5，ジュリア(白色レグホーン種，鶏)；6，ウコッケイ(鶏)；7，ウコッケイ×シャモの交雑種；8，シャモ(鶏)；9，アヒル；10，スバールバルライチョウ；11，カルガモ；12，キジバト；13，サギ類；14，バン；15，カッコウ；16，アリスイ；17，ハシブトガラス；18，ツバメ；19，オオヨシキリ；20，コヨシキリ；21，コムクドリ；22，スズメ；23，アオジ；24，ワピピ；25，テリカッコウ。
No. 1～25 は，口絵の「さまざまな野鳥や家禽の卵の外観」の番号に対応している。

3．結　　果

図 1 に示したように，鳥類(野鳥や家禽)の卵殻 1 g あたりで表されたプロトポルフィリン量とビリベルジン量のあいだには，有意な正の相関関係が認められた(Spearman の順位相関，S＝682.8，p <0.0001，r＝0.737)。すなわち，卵殻 1 g あたりのプロトポルフィリン量が多い鳥類の卵殻は，卵殻 1 g あたりのビリベルジン量も多いという結果であった。逆もまた然りで，卵殻に含まれるプロトポルフィリン量が少ない鳥類の卵殻は，卵殻のビリベルジン量も少ないということである。白色に見える鶏卵の卵殻には，ごくわずかながらプロトポルフィリンが定量されたが，同じ白色卵であるアヒルおよびアリスイの卵殻には，プロトポルフィリンもビリベルジンも全く検出されなかった。

次に，卵殻色素量と卵重の関係を検討したところ，卵殻 1 g あたりのプロトポルフィリン量は，卵重が軽いほど有意に多くなることが示されたが，営巣場所による差異は認められなかった(尤度比検定：卵重 *vs* Null，x^2＝7.245，df＝1，p <0.007，営巣場所 *vs* Null，x^2＝0.934，df＝1，p＝0.333)(図 2)。類似した結果は，卵殻 1 g あたりのビリベルジン量にも観察された。すなわち，卵殻 1 g あたりのビリベルジン量は，卵重が軽いほど多くなる傾向があり，営巣場所による差異は認められなかった(尤度比検定：卵重 *vs* Null，x^2＝4.558，df＝1，p ＝0.032，営巣場所 *vs* Null，x^2＝0.550，df＝1，p＝0.458)(図 3)。

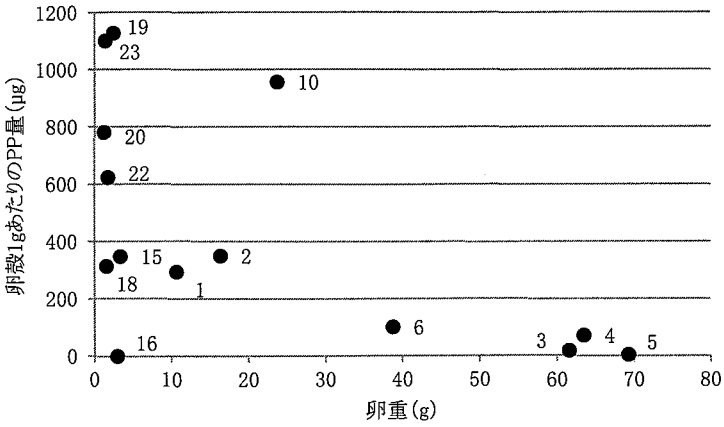


図２　供試卵の卵殻プロトポルフィリン(PP)量と卵重の関係

図中の番号は，以下の鳥を示している。1，フランスウズラ；2，ニホンウズラ；3，アロウカナ交雑種；4，ボリス・ブラウン(ロード・アイランド・レッド種系統，鶏)；5，ジュリア(白色レグホーン種，鶏)；6，ウコッケイ(鶏)；7，ウコッケイ×シャモの交雑種；8，シャモ(鶏)；9，アヒル；10，スバールバルライチョウ；11，カルガモ；12，キジバト；13，サギ類；14，バン；15，カッコウ；16，アリスイ；17，ハシブトガラス；18，ツバメ；19，オオヨシキリ；20，コヨシキリ；21，コムクドリ；22，スズメ；23，アオジ；24，ワピピ；25，テリカッコウ。
No. 1～25は，口絵の「さまざまな野鳥や家禽の卵の外観」の番号に対応している。
※卵重(g)は鳥卵の採取時に記録していたものや文献値を用いた。

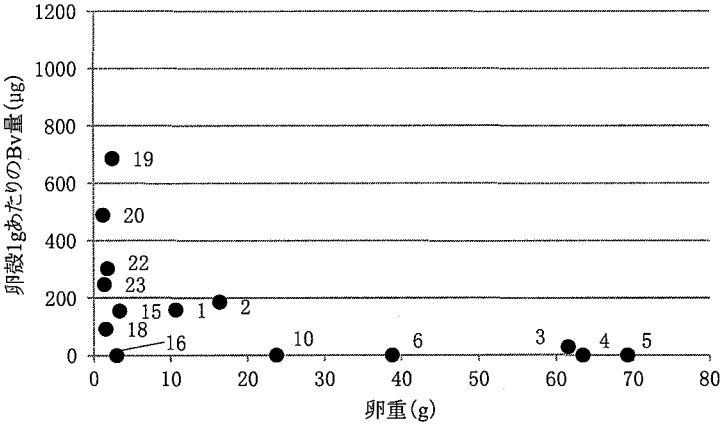


図３　供試卵の卵殻ビリベルジン(Bv)量と卵重の関係

図中の番号は，以下の鳥を示している。1，フランスウズラ；2，ニホンウズラ；3，アロウカナ交雑種；4，ボリス・ブラウン(ロード・アイランド・レッド種系統，鶏)；5，ジュリア(白色レグホーン種，鶏)；6，ウコッケイ(鶏)；7，ウコッケイ×シャモの交雑種；8，シャモ(鶏)；9，アヒル；10，スバールバルライチョウ；11，カルガモ；12，キジバト；13，サギ類；14，バン；15，カッコウ；16，アリスイ；17，ハシブトガラス；18，ツバメ；19，オオヨシキリ；20，コヨシキリ；21，コムクドリ；22，スズメ；23，アオジ；24，ワピピ；25，テリカッコウ。
No. 1～25は，口絵の「さまざまな野鳥や家禽の卵の外観」の番号に対応している。
※卵重(g)は鳥卵の採取時に記録していたものや文献値を用いた。

卵の大きさの違いや見ための色の濃さによって卵殻色素の抽出方法が異なっていたことを考慮して，10 mL の塩酸メタノール混液で色素抽出を行った卵殻のデータにしぼって，再度，統計解析をしてみた(尤度比検定：卵重 *vs* Null)。その結果，卵殻１ｇあたりのプロトポルフィリン量は，卵重が軽くなるほど顕著に多くなることが示されたが(尤度比検定：卵重 *vs* Null，x^2=4.580，df=1，p=0.032)，卵殻１ｇあたりのビリベルジン量はそうした有意な変化は見られなくなった(尤度比検定：卵重 *vs* Null，x^2=0.273，df=1，p=0.600)。

４．考　　察

本研究では，日本およびニューカレドニアで繁殖している野鳥と日本で卵生産に供用されている家禽について，それらの卵殻に含まれるプロトポルフィリンおよびビリベルジンを定量することで，両色素がさまざまな生理機能と関連する可能性について検討した。その結果，新たに 16 種の鳥類の卵殻におけるプロトポルフィリン量とビリベルジン量が明らかになった(図１を参照)。ビリベルジンには抗酸化能があることから[3,4]，生理機能としての必要性は高いように思われたが，ビリベルジンの卵殻１ｇあたりの含有量には鳥の種によって大きな差異があった。とくに，アヒルやアリスイのみならず，ジュリアやボリス・ブラウン，またウコッケイやシャモおよびこれらの交雑種(家禽類)，さらにスバールバルライチョウの卵殻では，ビリベルジンが検出されなかった。Kennedy and Vevers[6]が調べた 108 種の鳥類においても，およそ 40％の鳥の卵殻においてビリベルジンは検出されなかった。それゆえ，鳥類の卵殻ビリベルジンの生理機能として，孵卵時に発生する有害物質を打ち消す働きがあったとしても，卵殻のビリベルジンは胚発生にとって必須の物質とは考えにくいように思われた。

卵殻色素のプロトポルフィリンに太陽光線の遮断機能があるのであれば[13]，開放的な巣をつくり，卵が日光に曝されやすい環境で繁殖する鳥類では，卵殻のプロトポルフィリン量は多くなるものと想定される。これに対して，卵が日光に曝されにくい樹洞などで繁殖する鳥類では，卵殻のプロトポルフィリン量は少なくてもよいはずである。しかしながら，本研究の結果からは，営巣場所に応じた卵殻色素量の変化は認められなかった。すなわち，開放的な巣に卵を産む鳥種において，卵殻のプロトポルフィリン量が多いという適応的な変化は見られなかったのである。また，供試した鳥種に限りがあったものの，草地に営巣し繁殖する鳥であっても白色卵を産んだりするので，卵殻のプロトポルフィリンが太陽光線による悪影響を緩和する機能があるとは言えないのかもしれない。

鳥類の卵殻色素のプロトポルフィリンとビリベルジンは，相補的な関係にあると考えられるが，本研究の結果からは図1に示したように，プロトポルフィリン量が多い卵殻は，ビリベルジン量も多いという正の相関関係が認められた。こうした両卵殻色素の量的な関係は，スズメの場合にも認められていた[21]。それゆえ，鳥類が卵殻色素としてプロトポルフィリンとビリベルジンの二つを使い分けていると考えるよりも，色素関連物質の生理学的な制限を受けることによって両者の相関関係が生じている可能性が高いように思われた。すなわち，本研究において両卵殻色素量が高かった鳥種は，ツバメ，オオヨシキリ，コヨシキリ，スズメおよびアオジといったスズメ目であり，これらは相対的にヘマトクリット(血球容積)値が高いことが知られている。卵殻色素のプロトポルフィリンとビリベルジンは，血色素であるヘモグロビン由来のヘムを起点にして代謝変換されている[25]。そのため，鳥種ごとの血液に関連する代謝活性の高低が，卵殻腺部で生合成される両卵殻色素量に影響を及ぼしている可能性が考えられた。

本研究の結果から，卵重が軽い鳥種ほどプロトポルフィリン量やビリベルジン量が多かった(図2および図3)。こうした結果が得られた背景には，鳥類の生理学的な生存戦略である可能性と，本研究で行った単位重量あたりの卵殻色素量の表示法による影響があるものと考えられた。ベルグマンの法則を当てはめて考えるとき，卵重の軽い鳥種では，卵の体積あたりの表面積が広くなり，逆に卵重の重い鳥種は体積あたりの表面積が狭くなる傾向にある。そのため，表面積が広く卵重の軽い卵を産む鳥種では，卵殻色素量を多くすることによって卵殻の強度を上げ，卵からの水分の蒸発を防ぐといった何らかの生理機能を付加していることが考えられた。また，単位重量あたりの卵殻色素量という表示法の影響としては，卵殻厚が厚いほど卵殻重量は重くなるので，卵殻重量あたりの色素量であれば，量的に過小評価されるリスクが考えられた。すなわち，卵殻厚の厚いアヒルと薄いスズメを比べたときに，卵殻1gあたりの卵殻色素量に換算してしまうと実際よりも大きな差があるように見えてしまうということである。

最後に，鳥類の卵殻色の働きとしては，天敵や托卵を仕掛けるもの(寄生者)からの保護色や警告色の機能[1,2,8,11,29]，自己の卵認識の機能[7,9,10,15,18,20]といった生態学的あるいは行動学的な意義ばかりが提唱されている。また，卵殻色素はそれを産む雌個体の健康状態や繁殖能力を提示するものであったり，雄が繁殖投資を決定するための指標にしているという報告もある[3,14,17,19]。鳥類の卵は，鶏卵の場合のようにヒトの食料として生産されるケースはむしろ特殊であり，あくまでも鳥がその種を継代していく重要な繁殖の手段を第一と考えるべきであろう。そうしたとき，鳥類の卵の卵殻色素は，上述のような生態学的あるいは行動学的な意義があることは否定できないが，卵殻色素の基本形がプロトポルフィリンとビリベルジンのわずか二種類で構成されることから，両卵殻色素が鳥類の生存や繁殖戦略に寄与するような生理学的な機能があり得ることを念頭に置く必要はないであろうか。

5. おわりに

本研究は，日本獣医生命科学大学，立教大学ならびに総合研究大学院大学の共同研究による成果である。立教大学および総合研究大学院大学の研究グループは，さまざまな野鳥に対する生態学的あるいは行動学的な研究を得手としており，日本獣医生命科学大学の研究グループは，実験動物や家禽を対象に生理・生化学的な手法を駆使して研究を行ってきている。今回，それぞれが得意分野で役割

を担っており，野鳥卵の入手のノウハウなどは，長年，生態学的あるいは行動学的研究を行ってきた研究室ならではである。また，卵殻色素の抽出・定量は，生理・生化学的な手法を用いた研究を持続してきた賜物と言えよう[23-27]。異なる研究手法を持つグループ同士が，一つの研究チームになることで，鳥類の卵殻色素に対する見方が多角的になったように思われる。今後とも，こうした取り組みが発展し，より多くの新しい研究成果が出ることを願ってやまない。

謝　辞

本研究を実施するにあたり，野鳥卵および卵殻サンプルの採集を許可していただいたニューカレドニア南部州行政区に深く感謝いたします。

文　献

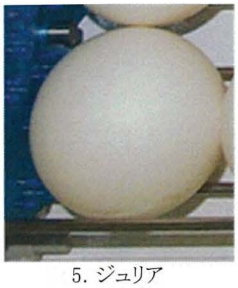
1) Bakken GS, Vanderbilt VC, Buttemer WA and Dawson WR (1978) Avian eggs. Thermoregulatory value of very high near infra-red reflectance. Science, 200: 321-323.
2) Blanco G and Bertellotti M (2002) Differential predation by mammals and birds. Implications for egg-colour polymorphism in a nomadic breeding seabird. Biological Journal of the Linnean Society, 75: 137-146.
3) Hanley D, Heiber G and Dearborn DC (2008) Testing an assumption of the sexual-signaling hypothesis. Does blue-green egg color reflect maternal antioxidant capacity? Condor, 110: 767-771.
4) Kaur H, Hughes MN, Green CJ, Naughton P, Foresti R and Motterlini R (2003) Interaction of bilirubin and biliverdin with reactive nitrogen species. FEBS Letters, 543: 113-119.
5) Kennedy GY and Vevers HG (1973) Eggshell pigments of the Araucano fowl. Comparative Biochemistry and Physiology, 44B: 11-25.
6) Kennedy GY and Vevers HG (1976) A survey of avian eggshell pigments. Comparative Biochemistry and Physiology, 55B: 117-123.
7) Krüger O and Davies NB (2004) The evolution of egg size in the brood parasitic cuckoos. Behavioral Ecology, 15: 210-218.
8) Lack D (1958) The significance of the colour of turdine eggs. Ibis (International Journal of Avian Science), 100: 145-166.
9) Lahti DC (2005) Evolution of bird eggs in the absence of cuckoo parasitism. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 102: 18057-18062.
10) Lahti DC (2006) Persistence of egg recognition in the absence of cuckoo brood parasitism. Pattern and mechanism. Evolution, 60: 157-168.
11) Lloyd P, Plaganyi E, Lepage D, Little RM and Crowe TM (2000) Nest-site selection, egg pigmentation and clutch predation in the ground-nesting Namaqua Sandgrouse, Pterocles namaqua. Ibis (International Journal of Avian Science), 142: 123-131.
12) Miksik I, Holan V and Deyl Z (1996) Avian eggshell pigments and their variability. Comparative Biochemistry and Physiology, 113B: 607-612.
13) Montevecchi WA (1976) Field experiments on the adaptive significance of avian eggshell pigmentation. Behaviour, 58: 26-39.
14) Moreno J and Osorno JL (2003) Avian egg colour and sexual selection. Does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? Ecology Letters, 6: 803-806.
15) Newton AV (1896) A Dictionary of Birds. A. & C. Black, London, UK.
16) Poole HK (1965) Spectrophotometric identification of eggshell pigments and timing of superficial pigment deposition in the Japanese quail. Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine, 119: 547-551.
17) Siefferman L, Navara KJ and Hill GE (2006) Egg coloration is correlated with female condition in eastern bluebirds (*Sialia sialis*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 59: 651-656.
18) Soler JJ and Soler M (2000) Brood-parasite interactions between great spotted cuckoos and magpies. A model system for studying coevolutionary relationships. Oecologia, 125: 309-320.
19) Soler JJ, Navarro C, Contreras TP, Aviles JM and Cuervo JJ (2008) Sexually selected egg coloration in spotless starlings. American Naturalist, 171: 183-194.
20) Swynnerton CFM (1916) On the coloration of the mouths and eggs of birds. II. On the coloration of eggs. Ibis (International Journal of Avian Science), 58: 529-606.
21) 田島美和・岡久雄二・大森　聖・今田健斗・園田哲也・松岡大地・加藤貴大・古川裕之・佐藤　望・上田恵介・太田能之・對馬宣道・中尾暢宏・田中　実(2015)スズメ *Passer montanus* 卵の産卵順にともなう卵殻色素量の変化．畜産の研究，投稿準備中．
22) Tamura T and Fujii S (1966) Histological observations on the quail oviduct. On the secretions in the mucous epithelium of the uterus. Journal of Faculty of Fisheries and Animal Husbandry, Hiroshima University (広島大学水畜産学部紀要), 6: 357-371.
23) 對馬宣道・蛯名良充・西舘亮一・向後克哉・坂本　誠・上野正博・吉田達行・中尾暢宏・田中　実(2012a)鶏の卵殻色に関する研究 (1)．褐色卵の視覚的な判定基準と卵殻色素量との関係について．畜産の研究，66: 1113-1117.
24) 對馬宣道・蛯名良充・西舘亮一・向後克哉・坂本　誠・吉田達行・中尾暢宏・田中　実(2012b)鶏の卵殻色に関する研究 (2)．アロウカナ交雑種の卵殻色素について．畜産の研究，66: 1199-1205.
25) 對馬宣道・蛯名良充・西舘亮一・向後克哉・坂本　誠・太田能之・吉田達行・中尾暢宏・田中　実(2013)鶏の卵殻色に関する研究 (3)．アロウカナ交雑種およびボリス・ブラウン産卵鶏の卵殻腺部におけるポルフィリン合成能について．畜産の研究，67, 523-531.
26) 對馬宣道・前田亮輔・大森　聖・菊地　萌・栗田明日香・鈴木　波・向後克哉・坂本　誠・太田能之・吉田達行・中尾暢宏・田中　実(2014a)鶏の卵殻色に関する研究 (6)．鳥類の卵殻色素に関する比較研究．畜産の研究，68: 247-252.
27) 對馬宣道・今田健斗・園田哲也・田島美和・松岡大地・大森聖・向後克哉・坂本　誠・太田能之・吉田達行・中尾暢宏・田中　実(2014b)鶏の卵殻色に関する研究 (7)．可視光線の連続照射が褐色卵の卵殻色に及ぼす影響について．畜産の研究，68: 1204-1210.
28) Underwood TJ and Sealy SG (2002) Adaptive significance of egg coloration. In: Avian Incubation, Behavior, Environment and Evolution. Demming DC ed., pp. 280-298, Oxford University Press, Oxford, UK.
29) Wallace AR (1889) Darwinism. An exposition of the theory of natural selection, with some of its applications. Macmillan, London, UK.

1. フランスウズラ

2. ニホンウズラ

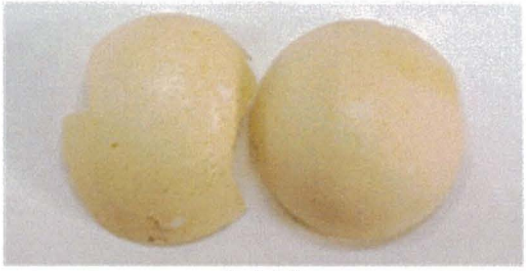
3. アロウカナ交雑種

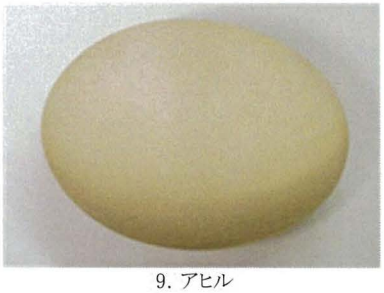
4. ボリスブラウン


5. ジュリア

6. ウコッケイ

7. ウコッケイ×シャモ


8. シャモ


9. アヒル

10. スバールバルライチョウ

11. カルガモ

鳥類の卵殻色に関する研究(1)　鳥類の卵殻色素に関する比較研究

(P. 411～416)……田島美和他　著

口絵の写真　さまざまな野鳥や家禽の卵の外観（表:No. 1～11, 裏:No. 12～25)。

卵の大きさは異なるが(写真は原寸大ではない), ここでは実際の色や斑紋(模様)の有無などを参照されたい。このように, 鳥類の卵殻には多種多様な色や斑紋が存在するが, これらは原則としてプロトポルフィリンとビリベルジンの 2 種類の原因物質で表現されている。

12. キジバト

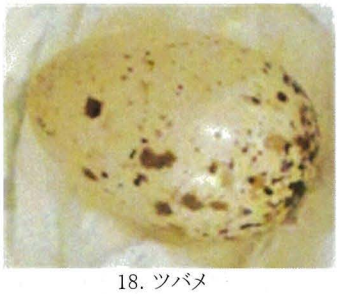
13. サギ類

14. バン

15. カッコウ

16. アリスイ

17. ハシブトガラス


18. ツバメ

19. オオヨシキリ

20. コヨシキリ

21. コムクドリ

22. スズメ

23. アオジ

24. ワピピ

25. テリカッコウ