

ウグイスの繁殖開始時期と餌生物の 発生時期の関係*

濱 尾 章 二**

Timing of Breeding and Food Availability in the Japanese Bush Warbler *Cettia diphone*

Shoji Hamao**

はじめに

鳥類が繁殖活動によって生産する子の数や質は、季節的に変化する。そのため、鳥類の繁殖開始時期は、最も高い繁殖成功をあげることができるように適応的に調節されていると考えられる (e.g. Dias & Blondel 1996)。繁殖成功の季節変化にはいくつかの要因が関係する。例えば、巢内の卵や雛が捕食されることによる繁殖失敗の頻度は、季節的に変化する事が知られている。イギリスではイイズナ *Mustela nivalis* によるシジュウカラ類 *Parus* spp. の巢の捕食は、繁殖の時期が進むほど多くなることが報告されている (Dunn 1977)。捕食率の季節変化は、捕食性動物の繁殖の進行ともなう餌要求の変化 (例えば授乳のための餌要求量の増加) によって起こるものと考えられる (Hamao 2005 も参照)。

鳥類の繁殖成功の季節変化に関わる要因のうち最も大きな影響を及ぼすものは、育雛期に十分な餌が得られるかどうかであろう (Lack 1968)。チョウ目 *Lepidoptera* 幼虫などの植食性昆虫を雛に給餌する鳥は多いが、これらの昆虫は春の植物の開葉時期に生物量が急激に増大する。イギリスでは、シジュウカラ *Parus major* の育雛後期がナミスジフユエダシャク *Operophtera brumata* の幼虫が蛹化する時期と一致することが知られている (van Noordwijk *et al.* 1995)。このことは、雛の餌要求量が最大となる時期に餌生物の生物量が最大となるように、産卵の時期が調節されていることを示唆している。地中海沿岸地方のアオガラ *P. caeruleus* でも、caterpillar (主にチョウ目幼虫であろう) の糞の落下量が最大となる時期と雛の育雛後期がほぼ一致するように、産卵が行われている (Blondel *et al.* 1991, Dias & Blondel 1996)。育雛のために必要な餌の得やすさが、鳥類の繁殖時期を決定する重要な要因であることは間違いないだろう。

しかし、育雛期の餌生物量と繁殖開始時期の関係を示した先行研究は、ある年の1回目の産卵のみを解析したり、何回目かを区別せずにその年の平均産卵日を算出したりしたものである [ただし、1

* この研究は科学研究費補助金 (基盤研究 (C) : 課題番号17570028「夏鳥ホトトギスの托卵に対する留鳥ウグイスの時間的エスケープに関する研究」) の補助を受けて行われた。

**国立科学博物館附属自然教育園, Institute for Nature Study, National Museum of Nature and Science, Tokyo
hamao@kahaku.go.jp

繁殖期に1回しか繁殖しない個体が多いアオガラ (Perrins 1979) の場合には、このような解析でも大きな問題はないという主張もされている (Blondel *et al.* 1992)]。実際には、繁殖期が長い鳥種では雛を1度巣立たせ、それが自立したら続いて2回目、時にはさらに3回目の繁殖を行う。実際の繁殖開始時期は、複数回の繁殖による合計で最も多くの子を残すように決定されているはずである。また、鳥は巣が捕食にあった場合、造巣からやり直し再繁殖を行うのが一般的である。巣が捕食される頻度が高い種の場合には、1繁殖期に何回繁殖試行を行うか、いつ育雛を行うかを各個体が繁殖開始の時期に予測することはできない。繁殖期を通じて、いつでも育雛が行われる可能性がある。このように、複数回繁殖や捕食後の再営巣が頻繁に行われる種の場合にも、捕食にあわなかった場合の1回目繁殖での育雛期を餌生物の発生時期に合わせるように繁殖が開始されるのであろうか。著者の知る限りこのことはまだ調べられていない。

ウグイス *Cettia diphone* は繁殖期間が長く、4月から8月まで産卵が行われる (中村・中村 1995)。また、巣立ち率が27%と低く、大半の繁殖試行は捕食によって失敗する (濱尾 1992)。雌は繁殖期間中再営巣を繰り返すため、育雛は5月から9月の長い期間中いつの時期でも行われる (例えば、濱尾 1997, Hamao & Matsubara 2001)。このように餌要求量が単一のピークをもたないウグイスで繁殖開始時期と餌生物の発生時期の関係を明らかにすることは、鳥類の繁殖開始時期の適応的調節を理解する上で意義のあることである。本論文では、ウグイスの繁殖開始時期と餌生物発生量の季節変化について報告する。また、異なる生息環境 (植生) 間での餌生物発生量の比較も合わせて行う。

ウグイスの繁殖成功は餌生物量や巣の捕食だけではなく、ホトトギス *Cuculus poliocephalus* による托卵の影響を受ける。托卵された巣では、ウグイス卵よりも早くホトトギス卵がふ化し、その雛によってウグイス卵はすべて巣外へ捨てられてしまうため、ウグイスは雛を生産することができない。ホトトギスの雛の養育にエネルギーと時間を消費する托卵は、ウグイスの繁殖において大きなコストとなっている。しかし、暖地に棲むウグイスは通年同じ場所に生息したり (東條 1995)、季節的移動の距離が小さかったりする (濱尾 未発表, 梶田 2006も参照) ので、夏鳥であるホトトギスが渡来する前から繁殖を開始する。ホトトギスの渡来前に産卵する場合、托卵によるコストは生じない。このことから、ウグイスは繁殖開始時期を早くすることによってホトトギスの托卵から時間的にエスケープし、繁殖成功を高められる可能性がある。本論文では、対托卵戦略の観点からもウグイスの繁殖開始時期について考察を行う。

調査地および調査方法

1. 調査地および一般的な調査方法

調査は2006年3~6月に48日間、東京都三宅島 (34°07'N, 139°30'E) の神着・伊豆・阿古地区で行った (図1)。島内はスダジイ *Castanopsis sieboldii* を主体とした常緑広葉樹林に覆われているほか、島を一周する都道沿いを中心に畑地やササやぶが見られる。三宅島は2000年の雄山の噴火によって植生が損なわれた場所もあるが、調査地は噴火の影響をあまり受けていない場所を選んだ。ただし、一部には火山ガスの影響で樹木やササが枯死した部分を含んだ (図1d)。

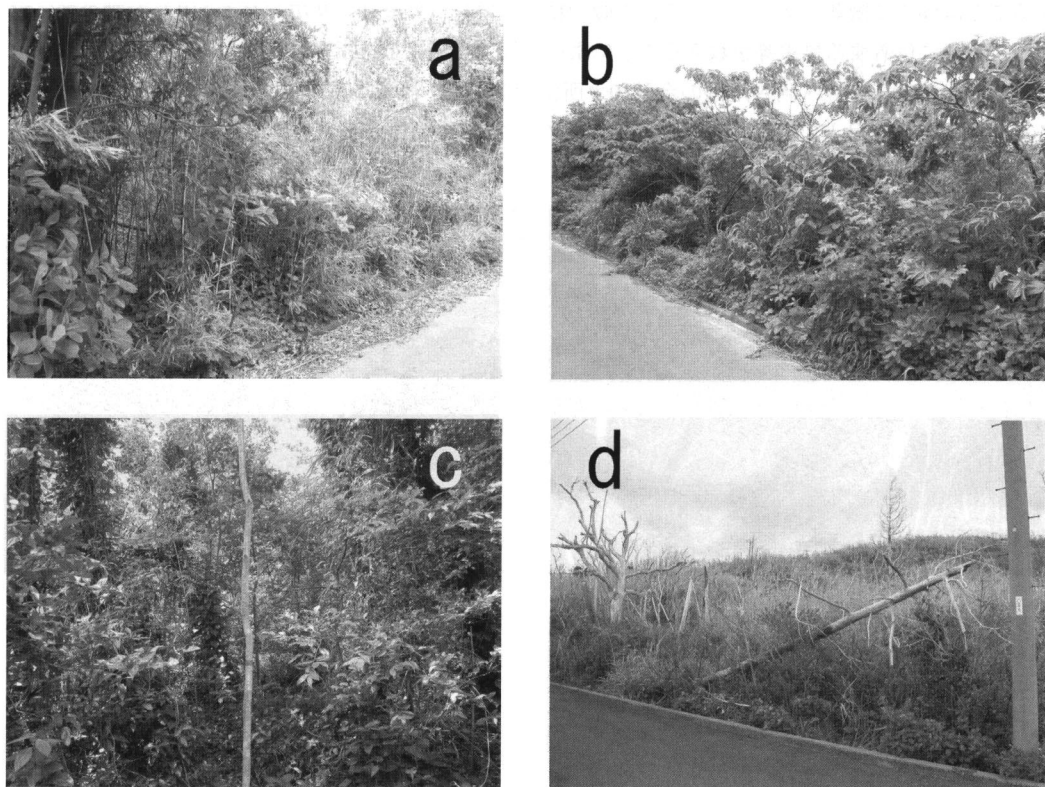


図1. 調査地. ササやぶ(a), それに接する低木林(b)と森林(c), 火山ガスによる影響で枯死が見られる場所(d).

Fig. 1. Study areas on Miyakejima Island: (a) bamboo, (b) shrub, (c) forest and (d) dead trees.

やぶを好むウグイス（日本鳥学会 2000）は、ササやぶやそれに接する常緑樹林の林縁部、ヒサカキ *Eurya japonica* やガクアジサイ *Hydrangea macrophylla* からなる低木林などに生息している。繁殖時期に関する調査では巣を探索し、発見した場合は継続的に観察した。産卵期に発見できず、抱卵・育雛期に発見した巣では、抱卵期（15日間）・巣内育雛期（13日間、濱尾 1997 による）の長さから産卵日を推定した。また、繁殖進行中に調査地を離れるために観察を中止せざるを得なかった巣については、同じように抱卵期や巣内育雛期の日数から後の繁殖経過を推定した。発見時にすでに捕食や放棄が起きていた場合や、抱卵期に発見した巣でふ化前に捕食にあった場合など、産卵日を推定できなかった巣については繁殖時期に関わるデータから除いた。

2. 餌生物の調査方法

ウグイスの餌は主として昆虫類・クモ類である。文献には、チョウ目・コウチュウ目 Coleoptera・カメムシ目 Hemiptera・ハチ目 Hymenoptera・ハエ目 Diptera・バッタ目 Orthoptera・クモ目 Araneae があげられている（山階 1941, 清棲 1978, Gao & Zhang 1985, 濱尾 1997）。しかし、雛に与える餌生物の割合は明らかにされていない。また、それぞれの餌生物がどの程度生息しているかを正確に調査

することは極めて困難である。そこで、市販の粘着リボン（カモ井，リボンハイトリ）を調査地に設置し、それに付着する昆虫等を数えることによって餌生物発生量を指標することにした。

粘着リボンは、伊豆・阿古地区の合計10カ所に設置した。設置場所の植生は、ササやぶが5カ所、それに接する低木林が3カ所、同じく接するスダジイ森林内が2カ所であった（図2）。設置の際は粘

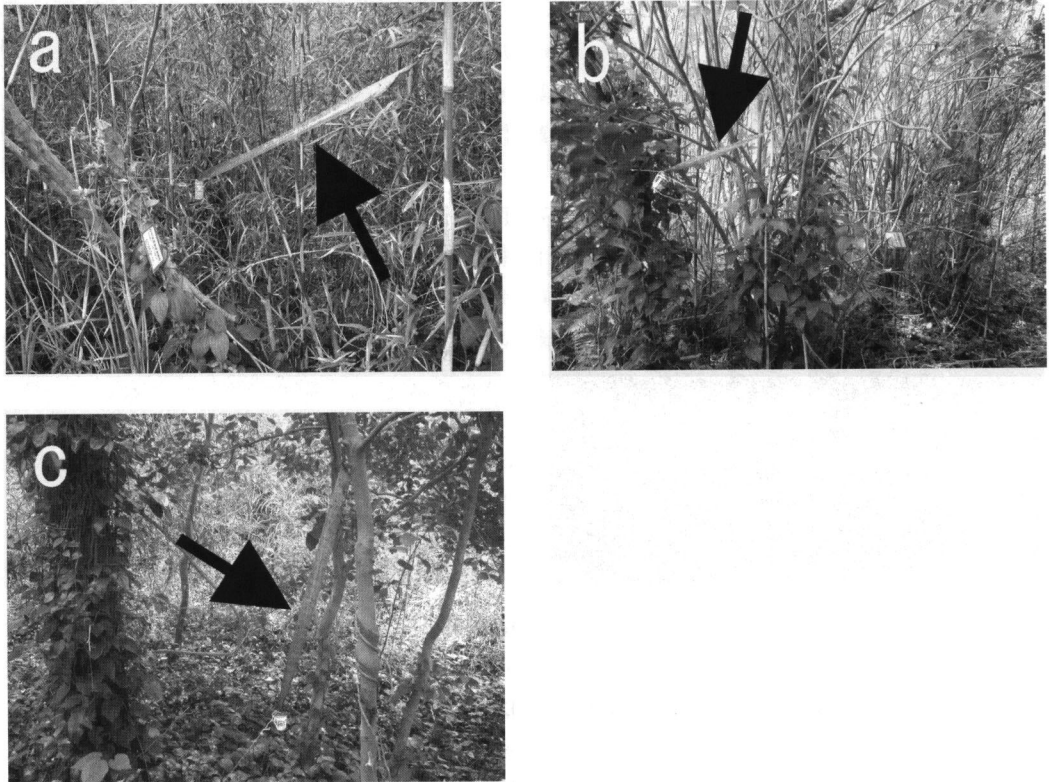


図2. 粘着リボンの設置状況. ササやぶ(a), 低木林(b), 森林内(c)に設置した例.

Fig. 2. Sticky ribbons set in three habitats: (a) bamboo, (b) shrub and (c) forest.

着リボンの端を1.0~1.5 mの高さに糸でくくりつけた。設置は3月16日、4月14, 22日、5月3, 10, 23日、6月7, 15日に行い、いずれも2日後に付着した昆虫等の個体数を記録した。その際、1~5 mmの個体と5 mmを越える個体を分けて記録した。

3. 解析

日付は月日で表したほか、繁殖期を通じての経過日数を表す際は4月1日を1日 (day 1) とした数 (Julian day) を用いた。

本論文では、雛の餌要求量が最大化する日をふ化後7日目とした。これは、シジウカラでふ化7日後 (van Noordwijk *et al.* 1995)、アオガラでふ化10日後 (Dias & Blondel 1996) としている先行研究を参考にし、巢内育雛期間がウグイスでは短いことから仮定した。

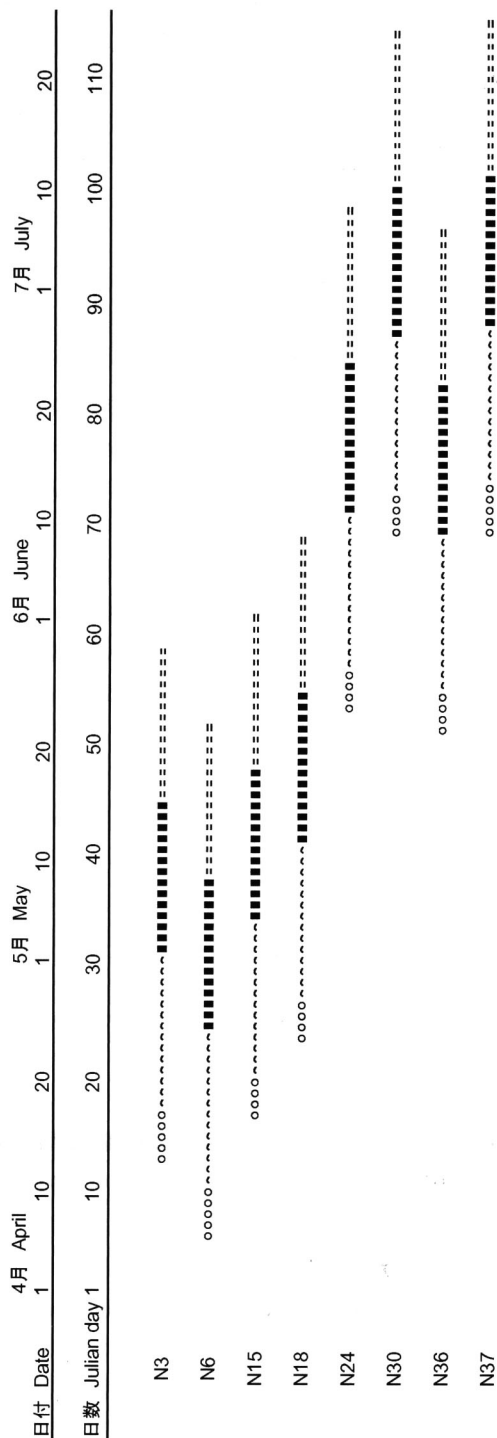


図3. ウグイスの繁殖経過 (2006年, 三宅島)。○：産卵、波線：抱卵、■：巢内育雛、＝：巢外育雛。
 Fig. 3. Breeding schedules of Japanese Bush Warblers on Miyakejima Island in 2006. O: egg-laying, dotted line: incubating, ■: nestling, =: fledgling.

粘着リボンによって採集された餌生物の季節変化は、10カ所の採集地点全体の合計個体数を1~5 mmと5 mm<のサイズ別に求めた後、その個体数の変動を3~6月の8回の調査について検討することで調べた。餌生物量を環境別に比較する際は、ササやぶ・低木林・森林内それぞれについて採集地点の全種の平均個体数を求めた。

統計的検定を行う際は、データの正規性が保証されないためノンパラメトリック検定を行った。また、両側検定を行った。

結 果

産卵日を特定、あるいは推定できた巣は8個であった。このうち4巣では4月中に産卵が行われ、残りの4巣では5月下旬から6月前半に産卵が行われた(図3)。4月中に産卵が行われた巣の巣内育雛期は4月下旬から5月下旬であり、ふ化後7日目のJulian dayは平均 40.5 ± 6.1 (SD, $n = 4$)であった。5月下旬以降に産卵された巣の巣内育雛期は6月中旬から7月上旬であり、ふ化後7日目のJulian dayは平均 86.8 ± 8.8 (SD, $n = 4$)であった。

これらの巣の他に捕食や放棄のため産卵日を特定できなかった巣が4巣あった。4月14日に1卵がすでに放棄された状態で発見された巣、5月3日頃に抱卵中に放棄された巣、5月26日~6月5日の間に抱卵中に卵の一部が消失し放棄された巣、6月8日に発見したが卵殻のみが入っていた巣である。

粘着テープによって採集された昆虫類等を目別にまとめると、ハエ目が最も個体数が多かった(図4)。

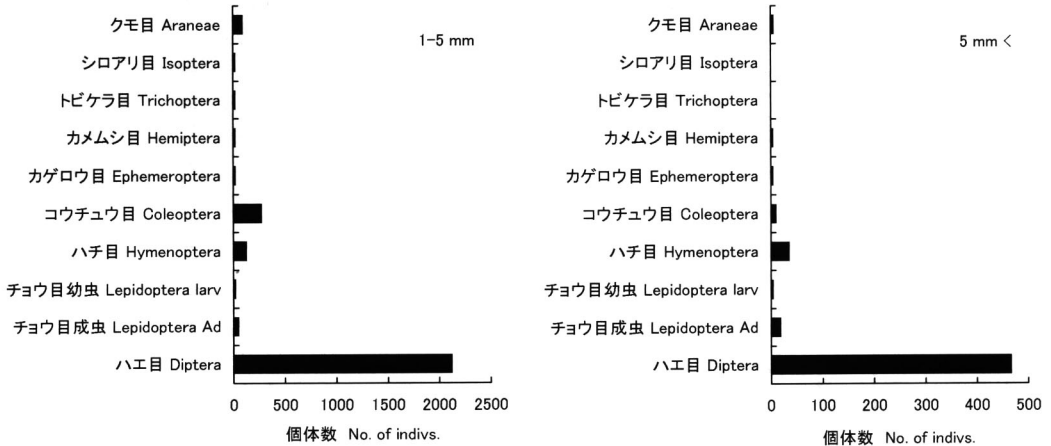


図4. 粘着リボンで採集された生物の目別個体数.

Fig. 4. Abundance of each taxon of invertebrates collected with sticky ribbons.

他にチョウ目(成虫・幼虫)・ハチ目・コウチュウ目等、8目の昆虫類が採集された。また、クモ目も採集された(図5)。

昆虫類やクモ類は季節が進むほど個体数が増加する傾向が見られた(図6)。全ての目の個体数についてSpearmanの順位相関係数を用いて統計的検定を行うと、5 mmを越える個体では統計的に有意

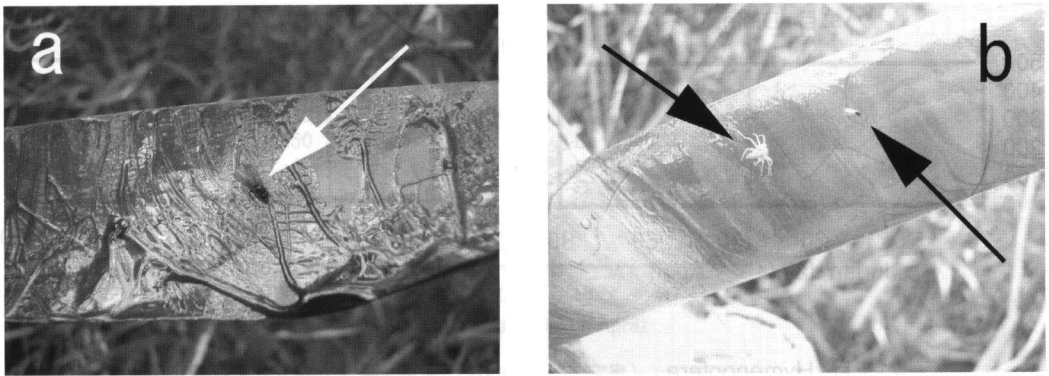


図5. 粘着リボンに付着した生物. ハエの1種 (a), クモとハエの1種 (b).

Fig. 5. Examples of invertebrates trapped on the sticky ribbons.

な傾向が見られた ($r_s = 0.96, n = 8, P = 0.011$) が、1~5 mmの個体では傾向は有意なものではなかった ($r_s = 0.71, n = 8, P = 0.059$)。目別に個体数の季節変化を見ると、ハエ目・チョウ目・ハチ目で季節の後半 (Julian day 60日前後) に個体数が増加していた。個体数のピークはコウチュウ目・クモ目ではJulian day 40前後、ハエ目・ハチ目では50~60、チョウ目では70前後であった (図6)。

ササやぶ・低木林・森林内のいずれの環境でも、昆虫類・クモ類の個体数は季節の進行とともに増加していた (図7)。しかし、個体数には環境による違いが認められた (Friedmanの検定, $\chi^2 = 6.25, \text{d.f.} = 2, P = 0.044$)。ササやぶで個体数がやや多かったが、2つの環境ごとに比べるといずれの間でも統計的に有意な差は見いだされなかった [Bonferroniの補正 (Rice 1989) を施したMann-WhitneyのU検定で、すべて $P > 0.5$]。

論 議

三宅島のウグイスは4月上旬から産卵を開始した。それらの巣は育雛期、特に餌要求量が急激に増加すると考えられるふ化後7日目を5月上旬 (Julian day 40の頃) に迎えた (図3)。これらは1回目繁殖の時期を示すと考えられる。一方、例数が少なく、あまり同調していないものの5月下旬以降に産卵され6月中旬から7月上旬に育雛期を迎えた巣もあった (図3)。しかし、これらが1回目の繁殖を終えた個体の2回目繁殖で、餌要求量の第2のピークがあると考えるのは誤りだろう。なぜならば、繁殖期を通じて巣の捕食が起こっているため (結果参照)、捕食後の再営巣によって繁殖は個体群内の雌間で同調していないと考えられるからである。また、1回目の繁殖の巣立ち雛が自立するまでの巣外育雛や造巢日数 [12~13日以上を要する場合もある (羽田・岡部 1970, 濱尾 1992)] も考慮すると、2回目繁殖の産卵が行われるのはもっと遅く、6月中旬以降になるはずである (図3参照)。ウグイスの繁殖期は長く8月に産卵が見られる場合もある (濱尾 1997) ので、繁殖期後半にも餌要求量が高くなる可能性があるが、今回は7月以降調査を行っていないのでこのことについてはデータがない。以上のように、三宅島のウグイスは5月上旬 (Julian day 40の頃) に餌要求量が急激に増加し、その後は、繁殖期を通じて育雛のための餌が必要となりうる状況にあると思われる。

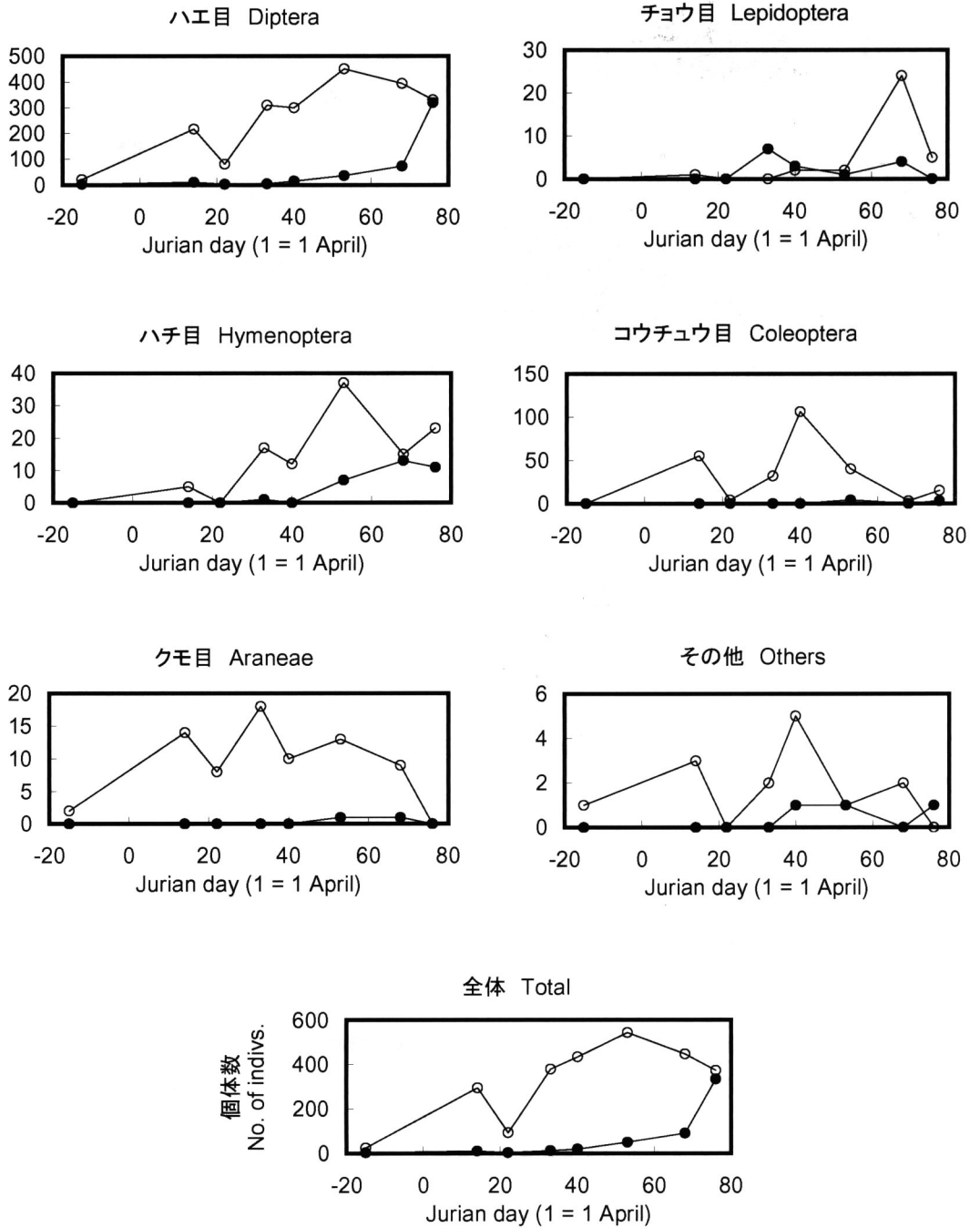


図6. 昆虫・クモ類の発生量の季節変化 (2006年, 三宅島).

Fig. 6. Seasonal change in number of invertebrates on Miyakejima Island in 2006.

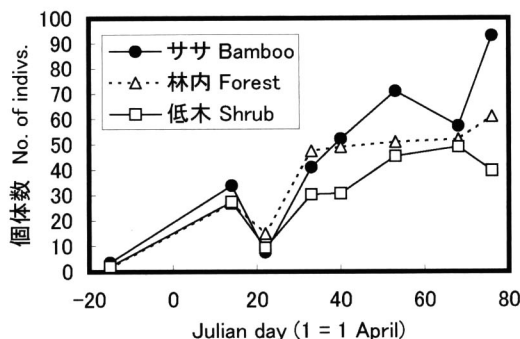


図7. 環境別昆虫・クモ類の発生量（2006年，三宅島）.

Fig. 7. Number of invertebrates in three habitat types on Miyakejima Island in 2006.

粘着リボンによって採集された昆虫等では、ハエ目が多かった（図4）。これは、市販の粘着リボンが衛生害虫としてのハエ類の捕殺を目的としたものであったので、ハエ目を選択的に誘引する効果があったのかも知れない。また、捕獲された昆虫類・クモ類はウグイスの餌生物としてあげられているものではある（方法参照）が、実際にウグイスが餌要求量の増大する育雛期にどの餌生物にどの程度依存しているのかは明らかにされていない。すなわち、粘着リボンで採集された昆虫等の増減は、ウグイスにとっての餌の豊富さの変化を正確に表すものとは言えないだろう。しかし、採集された昆虫類のうちコウチュウ目・チョウ目は、頸輪法（山岸 1997）によって実際に雛の餌として利用されていることが確認されている（濱尾 1997）。また、調査期間中に観察された昆虫類の目のうち、粘着リボンによって採集されなかったものはなかった。そこで、分類群別に個体数を示すことによって餌生物の季節的増減を大まかに知ることは可能なものと思われる（Amano & Eguchi 2002）。

ササやぶとそれに接する森林内・低木林で昆虫等の個体数に差があったが、2つの環境間で統計的に有意な差異は認められず、差は小さなものであった（図7）。このことはウグイスの営巣場所とするササやぶや、採食に利用するその周囲の森林内・低木林で餌発生に大きな違いがないことを示している。そこで、餌生物量の季節変化については、環境に分けることなく考察を行う。

ウグイスの餌生物は、調査期間の3月から6月にかけて、季節の進行とともに増加した。多くの昆虫類はJulian day 60前後に個体数が増加し、コウチュウ目やクモ目ではJulian day 40前後に個体数が増加した。それに対して、早い時期（4月）に産卵されたウグイスの巣ではJulian day 40の頃に餌要求量が最大化した。このことは、ウグイスは一部の餌生物の個体数が増加する時期に繁殖期の最初の育雛を行うことを示している。観察された中で最も早い時期のものでも、餌要求量が最大化するふ化後7日目はJulian day 32であった。Julian day 30以前では、クモ目を除き多くの餌生物の個体数が明らかに少なかった。もしも、観察された時期よりも早く産卵を行うと、餌生物の増加が起っていない時期に育雛期を迎えることになるであろう。

餌生物発生量と繁殖開始時期について調査された鳥類では、1回目の繁殖しか考慮されず（Blondel *et al.* 1991, van Noordwijk *et al.* 1995, Dias & Blondel 1996）、ウグイスのように多数回繁殖や捕食による再営巣によって繁殖期を通じて育雛のための餌が必要になる鳥種で、どのように繁殖開始時期が決定されるのかは明らかにされていなかった。今回の結果は、このような鳥種でも、最初の産卵が捕食に

あわす育雛に結びついた場合の育雛期に合わせて繁殖が開始されることを示唆した。最初の産卵による繁殖試行が捕食などによって失敗した場合には、再営巣によって時期が遅れると餌生物がより豊富な時期に育雛を行うことが可能となる。また、繁殖活動のコストを考慮しなければ、可能な限り早い時期に繁殖を開始した方が繁殖期に生産する雛数を最大化することができるだろう。

ウグイスは餌生物の個体数が増加する時期に繁殖期の最初の育雛を行った。このことは、餌生物量が制限要因となり、餌生物を利用することが可能な限り早く繁殖を開始するように進化した結果と見ることでもできる。しかし、ウグイスの場合、繁殖時期に関わるもう一つの重要な要因としてホトトギスによる托卵がある。三宅島ではホトトギスは5月中旬に渡来し、6月に向けて次第に個体数が増加する(山本 裕 私信)。6月に入ると托卵された巣が多く見つかる(濱尾 未発表)。ホトトギス卵はウグイス卵と同様チョコレート色で模様がなく、ウグイスはホトトギス卵を見分けて排除することがない(Higuchi 1989を参照)。このため、ホトトギス渡来以降に産卵する場合、ウグイスは自らの雛を生産できる確率が低くなる。餌生物量等の他の条件が整っていれば、ウグイスはホトトギス渡来前に産卵できるように、繁殖時期を早くすることが適応的である。ウグイスの繁殖時期は餌生物量とともにホトトギスによる托卵圧によって決定されていると考えられる。ウグイスは托卵がなければ、育雛期をより餌生物量の多い時期に合わせるようにもっと遅く繁殖を開始するのかも知れない。つまり、ウグイスの繁殖時期は、托卵からの時間的エスケープという一種の対托卵戦略として調節されている可能性がある。あるいはそうではなく、托卵がなくても、できるだけ繁殖期を長くしてその中で多くの繁殖試行を行うようにウグイスは可能な限り早く繁殖を開始するのかも知れない。つまり、餌発生量のみによってウグイスの繁殖時期は決まっている可能性もある。この二つの可能性について厳密に検討するためには、食性、特に雛に与える餌生物の組成を解明し、それぞれの餌生物について発生量の季節変化を明らかにするとともに、ウグイスの繁殖時期・生産雛数・捕食頻度などの生活史に関わるパラメータを明らかにした上での理論的研究(モデル構築やシミュレーション)が有効だと考えられる。

謝 辞

本研究を行うにあたり、三宅島自然ふれあいセンター・アカコッコ館の山本 裕氏・篠木秀紀氏には種々の情報を頂き、また調査に便宜を図って頂いた。三宅村復興政策室には規制区域への立ち入り及びアカコッコ館の施設利用について許可を頂いた。厚く御礼申し上げます。

要 約

2006年の繁殖期に三宅島においてウグイスの繁殖時期と餌生物発生量を調査した。ウグイスは4月上旬から産卵を開始し、特に雛の餌要求量が急激に増加すると考えられるふ化後7日目を5月上旬に迎えた。この時期はコウチュウ目やクモ目の個体数が増加する時期であったが、多くの昆虫類はより遅い時期に増加した。これらのことは、ウグイスが育雛のための餌生物が得られる限り早く繁殖を開始していると見ることができる。一方、繁殖開始時期は夏鳥であるホトトギスによる托卵から時間的にエスケープするために早くなっていて、餌生物発生量との関係からは現在見られるよりも遅い時期に

繁殖を開始するのが最適である可能性も考えられる。このことは、ウグイスの生活史に関わるパラメータを明らかにした上で、理論的アプローチで検討するのが有効であろう。

文 献

- Amano, H. E. & K. Eguchi. 2002. Foraging niches of introduced Red-billed Leiothrix and native species in Japan. *Ornithol. Sci.* 1: 123-131.
- Blondel, J., A. Dervieux, M. Maistre & P. Perret. 1991. Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia* 88: 9-14.
- Blondel, J., P. Perret, M. Maistre & P. C. Dias. 1992. Do harlequin mediterranean environments function as source sink for Blue Tits (*Parus caeruleus* L.)? *Landscape Ecology* 6: 213-219.
- Dias, P. C. & J. Blondel. 1996. Breeding time, food supply and fitness components of Blue Tits *Parus caeruleus* in Mediterranean habitats. *Ibis* 138: 644-649.
- Dunn, E. 1977. Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus* spp.) in relation to the density of tits and rodents. *J. Anim. Ecol.* 46: 633-652.
- Gao, W. & K. Zhang. 1985. On the breeding behaviour of the Singing Bush Warbler. *Acta Zool. Sinica* 31: 162-169.
- 濱尾章二. 1992. 番い関係の希薄なウグイスの一夫多妻について. *日鳥学誌*40: 51-66.
- 濱尾章二. 1997. 一夫多妻の鳥, ウグイス. 文一総合出版, 東京.
- Hamao, S. & H. Matsubara. 2001. The first breeding record of the Bush Warbler *Cettia diphone* on a flooded bed. *Jpn. J. Ornith.* 50: 85-89.
- Hamao, S. 2005. Predation risk and nest-site characteristics of the Black-browed Reed Warbler (*Acrocephalus bistrigiceps*): the role of plant strength. *Ornithol. Sci.* 4: 147-153.
- 羽田健三・岡部剛士. 1970. ウグイスの生活史に関する研究 1. 繁殖生活. *山階鳥研報* 6: 131-140.
- Higuchi, H. 1989. Responses of the Bush Warbler *Cettia diphone* to artificial eggs of *Cuculus* cuckoos in Japan. *Ibis* 131: 94-98.
- 梶田 学. 2006. 日本列島で繁殖するウグイス *Cettia diphone* に見られる翼形地理変異. *日本鳥学会 2006年度大会講演要旨集*: 50.
- 清棲幸保. 1978. 増補改訂版日本鳥類大図鑑 I. 講談社, 東京.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.
- 中村登流・中村雅彦. 1995. 原色日本野鳥生態図鑑<陸鳥編>. 保育社, 大阪.
- 日本鳥学会. 2000. 日本鳥類目録改訂第6版. 日本鳥学会, 帯広.
- Perrins, C. M. 1979. *British Tits*. Collins, London.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- 東條一史. 1995. 筑波共同試験地におけるウグイス *Cettia diphone* の動態. 1995年度日本鳥学会大会講演要旨集: 25.
- van Noordwijk, A. J., R. H. McCleery & C. M. Perrins. 1995. Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *J. Anim. Ecol.* 64: 451-458.
- 山岸 哲. 1997. 鳥類の食物の調べ方. 山岸 哲編, 鳥類生態学入門: 17-31. 築地書館, 東京.
- 山階芳麿. 1941. 日本の鳥類と其生態第二巻. 岩波書店, 東京.

Summary

I investigated the relationship between the timing of breeding of the Japanese Bush Warbler, *Cettia diphone*, and the timing of food availability, measured as number of insects and spiders trapped by sticky ribbons, on Miyakejima Island during the breeding season in 2006. Female warblers started egg-laying in early April. The nestlings from these eggs were 7 days old, on which the highest energy demand for birds was assumed, in early May. Beetles and spiders were increasing in early May, but the abundance of other insects was at the peak 20 or more days later. One explanation of these results is that warblers adjust the laying date to the availability of food. The other possibility is that the laying date is affected by brood parasitism; resident Japanese Bush Warblers can escape from a summer-visiting parasite, the Little Cuckoo, *Cuculus poliocephalus*, by starting their breeding earlier. To determine the effect of food availability and brood parasitism on the timing of breeding, theoretical approach based on parameters of breeding ecology of the warblers will be effective.