

平成 21 年 5 月 7 日現在

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2005～2008

課題番号：17255003

研究課題名（和文） ハイガシラゴウシュウマルハシにおける協同繁殖の多様な展開

研究課題名（英文） Diverse aspects of cooperative breeding system in the Grey-crowned Babbler.

研究代表者

江口 和洋 (EGUCHI KAZUHIRO)

九州大学・大学院理学研究院・助教

研究者番号：60136421

研究成果の概要：

協同繁殖種ハイガシラゴウシュウマルハシにおける手伝い行動の適応的意義が雌雄により異なることを明らかにした。本種は絶対的協同繁殖種であるが、単での手伝い行動は繁殖成功の向上をもたらさなかった。手伝いへの貢献度はオスではメスよりやや低く、ヒナとの血縁度は給餌貢献に影響しなかったが、メスでは、ヒナとの血縁が遠いヘルパーほど貢献度が高かった。この貢献度の性差は、繁殖地位獲得における性差に基づく。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005年度	7,100,000	2,130,000	9,230,000
2006年度	7,000,000	2,100,000	9,100,000
2007年度	7,000,000	2,100,000	9,100,000
2008年度	6,500,000	1,950,000	8,450,000
年度			
総計	27,600,000	8,280,000	35,880,000

研究分野：動物生態学

科研費の分科・細目：生物学・生態

キーワード：協同繁殖,ハイガシラゴウシュウマルハシ,ヘルパー,繁殖成功,血縁解析,性比調節,オーストラリア

## 1. 研究開始当初の背景

鳥類の協同繁殖は行動生態学や進化生態学の中心的な研究テーマである。協同繁殖種には、息子が親元にとどまってヘルパーとなり親の繁殖を手伝うという、超家族群を社会単位としたものが多く、協同繁殖の進化と維持をもたらした要因の解明のための研究は、繁殖個体に近縁なヘルパーの貢献が繁殖成功を向上させ、それにともないヘルパーの間接的適応度を向上させるという、血縁選択概念を理論的基盤としてきた。しかし、新しい協同繁殖

種の発見と長期研究の増加、および血縁判定は性判定に遺伝学的手法が導入されるようになったことにより、協同繁殖の研究は新しい段階に進みつつある (Koenig & Dickinson 2004)。特に、1) 高頻度の手伝い行動が必ずしも繁殖成功を向上させないこと、2) 非血縁個体による手伝いの例が増えていること、3) 協同繁殖種における繁殖の偏りが普遍的ではないことなどが明らかになりつつある。このように、従来の血縁選択理論だけでは協同繁殖の適応的意義の説明が困難となってい

る。

ヘルパーの示す手伝い行動の適応的意義は、ヘルパーの属性（性、年齢、繁殖個体との血縁など）により異なると考えられる。しかし、ヘルパーとなることを、なわばり獲得や配偶者獲得のためのオスの戦略と捉えてきたことに、従来の研究の不十分さがある。本研究の対象であるハイガシラゴウシュウマルハシのように、メスもヘルパーとなる種では、メスの戦略としての理解が可能である。また、これまで、本種のような多様な様相を示す協同繁殖種の研究は少なく、手伝い行動の適応的意義を個体の属性の違いにより再考するという試みは少ない。

## 2. 研究の目的

ハイガシラゴウシュウマルハシはオーストラリア固有の協同繁殖鳥類である。本種は、典型的な協同繁殖種とは以下の点で異なる。

1) 両性がヘルパーとなり、ヘルパーとなる性はグループ毎に異なる、2) 子が親元に留まる一方で、頻繁な移出入によりグループの構成、血縁関係が変化する、3) ヘルパーの繁殖が見られる（一巢内産卵やつがい外交尾）、4) 手伝い行動の効果は見られるが、利益の享受者は一貫していない、5) 手伝い行動に大きな個体差が見られる、さらに、6) グループ構成員のつながりは強く、周年一つの巣で共同就峙する。このように、本種では群れ形成は生存、繁殖上必須であるが、安定した超家族群が長期間存続するとは限らない。

本研究では、標識個体群の野外研究と遺伝学的分析により、1) 繁殖グループの性比、メンバー間の血縁関係、2) 繁殖諸活動への各個体の貢献度、3) 各グループの繁殖成功と各個体の繁殖への遺伝的寄与を明らかにする。属性の異なるヘルパーの手伝い行動を比較することにより、手伝い行動の適応的意義を鳥類における協同繁殖の進化に関する新しい進化モデルを構築する。

## 3. 研究の方法

### [野外研究]

2005年～2008年にかけて、オーストラリア北部準州・ダーウィン近辺の熱帯モンスーンサバンナにおいて野外調査を行った。調査期間は繁殖開始期の7月（冬季）から繁殖期（夏季）の2月までとし、継続的な調査を行った。調査区内でかすみ網を用いて、多くの個体を捕獲し、DNA解析および性判定のための血液標本を採取し、個体識別のための標識付けを行い、標識付けした個体を中心に研究を進め、基本的には以下の項目についてデータを得た。

1) 繁殖グループ：グループのセンサス、観察により、グループサイズ、グループ構成、構成の季節変化に関するデータを収集した。

2) 個体間関係：特定個体（主にメス）の個体追跡観察により、順位関係、つがい外・グループ外交尾の頻度、個体のグループ間移動に関するデータを収集した。

3) 生活史：小型CCDカメラを用いた定期的な巣のチェックとヒナの標識により、産卵数、ふ化率、ふ化順序、繁殖回数、ヒナの体重、巣立ちヒナ数、生息地分散の距離、翌年までの生存率に関するデータを収集した。

4) 育雛行動：巣の直接観察、多数のデジタルビデオカメラを用いた撮影などにより、抱卵時間、抱雛時間、給餌回数、餌種、餌サイズ、各個体の貢献割合、捕食、他種との相互作用などに関するデータを収集した。

5) 餌資源：各年の野火の発生状況、焼失範囲の記録、群落内や地表リッター中の無脊椎動物量の変動などの調査により、野火の分布、餌資源量の季節変化、なわばりごとの餌資源量に関するデータを収集した。

### [年齢査定、DNA解析]

虹彩の色により年齢を判定した。茶色が1～1.5歳、灰色が2歳、黄色が2.5歳以上に当てはまる。オスは1歳で性成熟に達する個体もあるが、メスは未成熟である。両性とも2歳以上からが本格的な繁殖に入れるものと考えられている。

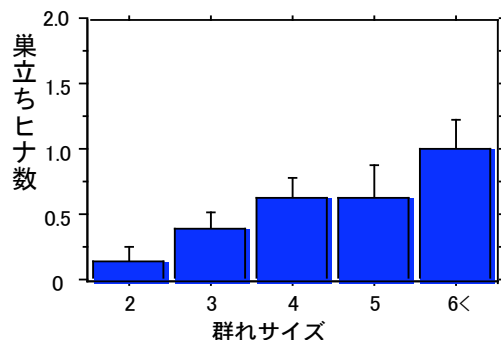
本種は雌雄同型であるため、性別は採血した血液サンプルのCHD遺伝子によって判定した。

7～8遺伝子座のマイクロサテライトに基づき、CRRVUS3.0(Kalinovski et al. 2007)、Kinship1.2(Queller & Goodnight 1989)を用いて親子判定、血縁度解析を行った。

## 4. 研究成果

### [繁殖成功への群れサイズの影響]

Brown et al. (1982)の先行研究と同じく、ヘルパーのいない番だけのグループでは巣



立ち成功が極端に低くなっている。

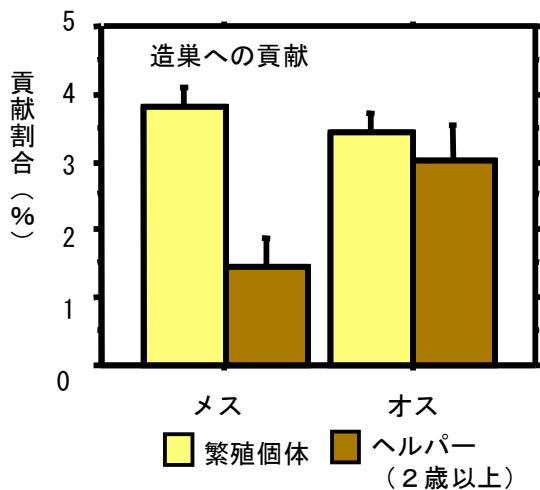
さらに、ヘルパーがいないか少ない群れでは翌年に群れそのものが崩壊してしまう可

能性が高くなる。このように、ヘルパーの存在は繁殖成功と群れ存続の両方に影響する。

【ヘルパーの貢献】

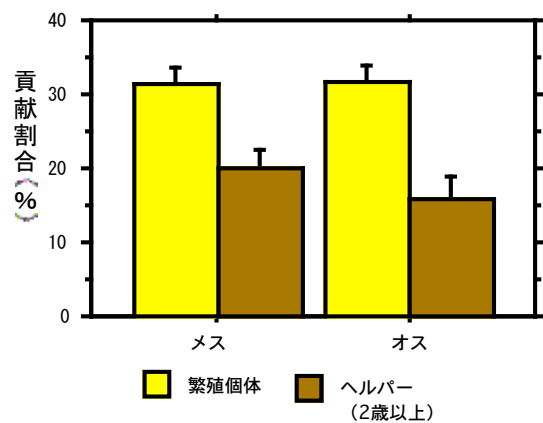
ヘルパーの貢献としては、なわばり防衛や捕食者防衛、繁殖の際の造巣、抱卵、ヒナへの給餌などがあるが、前2者は起きる頻度が低く、巣での手伝い行動についてデータを収集した。

造巣への貢献では、オスのヘルパーは繁殖個体と同等に貢献していたが、メスのヘルパーの貢献は低かった、抱卵はほとんど繁殖メスのみが行っていた。



11日以上のヒナへの給餌では、ヘルパーはオスもメスも貢献度が低かったが、両性を比較するとメスのヘルパーの方がオスよりやや高かった。

育雛後半 (11日齢以上) での給餌貢献



このように、ヘルパーは抱卵や給餌にはあまり貢献していないが、ヘルパーが複数いる群れでは、ヘルパー全体の貢献は大きくなり、それにともない、繁殖個体の負担が軽くなっている。

しかし、ヘルパーの総貢献割合は高くなっても、繁殖成功には結びつかず、成功した群れと失敗した群れで、ヘルパーの貢献割合に

差はなかった (成功群と失敗群でのヘルパーの総貢献割合の差,  $P=0.509$ , Mann-Whitney U-test). つまり、ヘルパーが給餌にがんばったとしても繁殖成功には寄与しないということである。繁殖の大きな原因は捕食やアオツラミツスイによる巣の乗っ取りや干渉であり、ヒナの飢え死になどは余りなかったので、この結果は当然かもしれない。では、なぜヘルパーは造巣や給餌を手伝うのだろうか。

協同繁殖については、自身の子ではない血縁個体を通じて行動が子孫に伝達、拡大するという、ヘルパーの間接的利益が考えられる。しかし、これには手伝い行動によって繁殖個体の生存や繁殖成功が向上することが前提であるから、本種の場合はこのような利益は無いかあまり重要ではないと考えられる。

そこで、ヘルパーの貢献度を個体ごとに見ると、ヘルパーは繁殖個体よりも貢献が低かったが、そのヘルパーの中でも平均以上に貢献する個体がいる一方で、ほとんど貢献しないという個体もいた。このような貢献の差から見ると、ヘルパーはただ闇雲に手伝っているのではなく、自身のおかれている状況に応じて貢献度を違えているのではないかと考えられる。

そこで、ヘルパーのもう一方の利益である、直接的利益、すなわちヘルパー自身の繁殖成功や生存を高めているのではないかと考えることができる。

【繁殖地位の獲得】

本種の場合、まずどこかの群れに所属するということが利益が得られる。先に示したように、小さな群れは消滅の危険がある。夜はどこかの協同ねぐらの巣に泊まる必要がある、繁殖のためにはどこかになわばりを持たねばならないが、どのようにして繁殖地位を獲得するかが問題である。そして、どこかの群れの一員であるためには、生まれた群れにとどまるか、分散してどこかの群れに移入するかのどちらかが主要になる。

生まれて1年目まではほとんどの個体は生まれた群れにとどまるが、その後分散が起きる、群れを移動した結果はさまざまであるが、移動先で繁殖地位を獲得する場合や、すでに繁殖地位を持っている個体が移動先でも繁殖個体となる場合がほとんどで、移動先でヘルパーとなるものは少なかった。両性とも移動した場合の多くは繁殖地位を獲得するが、メスのほうがやや移動が頻繁で、よく繁殖地位を獲得していた。

**繁殖地位獲得パターン**

H/B	入れ替わり	ライバル同令	新なわばり
オス	1	1	4
メス	5	0	2

H/B/B/B	入れ替わり	ライバル同令	新なわばり
オス	3	2	4
メス	10	0	3

H/B: ヘルパーが移動先で繁殖地位獲得, B/B: 繁殖個体が移動先で繁殖地位獲得

繁殖地位を獲得したときの状況では、オスの場合は新しく独立してなわばりを作ることが多く、メスの場合はどこかのなわばりへ移動して、前年の繁殖メスと入れ替わるといふパターンが多かった。

**繁殖地位獲得パターン**

	移動先	出自群
オス	6	9
メス	8	2

繁殖地位を獲得するパターンを比較すると、オスでは出自群にとどまってそこで繁殖地位に就くことが、メスではとどまるよりは移動して繁殖地位を獲得することのほうが多かった (0.05 < P < 0.10, Fisher's exact test).

これら二つのパターンでの繁殖地位を獲得した年齢を比べると、オスでは出自群にとどまるほうが早く繁殖地位を獲得できたが、メスでは逆に移動したほうが早く繁殖地位を獲得できていた。

**繁殖地位獲得の年齢**

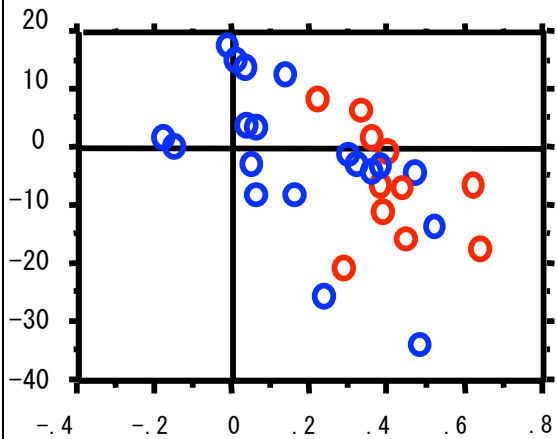
出自群	2歳	3歳	4歳以上
オス	2	2	5
メス	0	0	2
移動先	2歳	3歳	4歳以上
オス	0	1	5
メス	1	4	4

さらに、メスの場合はヘルパーであっても、つがい外交尾や一巢内産卵により繁殖する可能性がある。血縁解析の結果では、3例で複数のメスが同一巣に産卵してヒナが生まれたと推定された。また、大きな群れでは、複数のペアがいてやはり一つの巣にそれぞれ産卵したことが1例だけ確認されている。本種の産卵数は2卵であるが、明らかに違う模様を持つ卵が産みこまれた例や産卵数が4卵の例など、3、4例ほど確認されており、これらはいずれも複数メスの繁殖だと考えられ、それほどまれな現象ではないと思われる。そこで、繁殖地位獲得を考えると、メス

の場合は、移動したほうが繁殖個体になれるし、もし、移動先で繁殖個体になれなくてもヘルパーで繁殖できる可能性がある。

一方、オスでは群れ内の他のオスより年が若ければ繁殖個体になれない可能性が高く、また、ヘルパーとして繁殖することも難しいので、十分に成長するまでは親元にとどまり、なわばりを受け継ぐほうが繁殖地位を獲得する可能性が高いと考えられる。

群れ間の移動はメスの方が頻度が高く、オスのヘルパーに比べるとヒナとは非血縁である個体が多かった。ヘルパーとヒナとの血縁度と給餌貢献度との関係を見ると、オスでは一定の傾向は見られなかったが、メスの2歳以上のヘルパーではヒナとの血縁が遠い個体ほどよく給餌をするという傾向が見られた (P=0.02, Spearman's rank correlation).



メスヘルパーとヒナとの血縁度 (横軸) と繁殖貢献割合の群れ平均からの偏差 (縦軸) との関係。赤丸は1歳ヘルパー、青丸は2歳以上ヘルパー。

以上の結果をヘルパーの直接的利益という側面から考えてみる。オスは、造巣をよく手伝い、給餌もそれなりに手伝い、貢献度にはヒナとの血縁は影響していなかった。オスの場合は出自群にとどまることに重要な利益があるので、手伝い行動は、そのとどまるための、いわば手数料ではないかと考えられる。

メスの場合は、造巣より給餌をよく手伝う傾向があり、しかも、非血縁個体ほどよく世話をする傾向が見られた。ヒナとの血縁が低いほどより多く給餌に貢献する理由として2つほど考えられる。一つは、ヘルパーも繁殖できることもあるということから、給餌行動は群れの非血縁繁殖オスへのアピールではないかと考えられます。しかし、ヒナとの非血縁の元をたどると、オスではなくメスとの血縁の遠さとの間との相関が関係してい



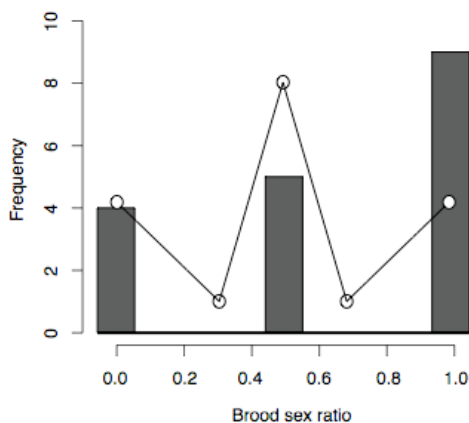
た（オスとの血縁と給餌はNS，メスとの血縁と給餌は負の相関（ $P < 0.10$ ））。すなわち，繁殖メスとの血縁が遠いほど，ヒナへの給餌貢献が高くなっており，この説明は当たらないだろうと思われる。

もう一つの説明は，メスは移動して繁殖地位を獲得するために，ヘルパーの時期から給餌行動をよくすることで，いわば修業をしているというものである。実際，メスは1歳でもオスヘルパーより給餌貢献度は高かった（ $P = 0.02$ , Mann-Whitney U-test）。ヘルパーのときに繁殖メスと非血縁になるということは，自身の母親が去って，非血縁のメスが移入して繁殖するために生じる。データは少ないが，ヘルパーの移出が起きた前年には繁殖メスとヘルパーメスとは非血縁であった例が多く見られた（ヘルパーメスの移出が起きた前年の状況：繁殖メスが非血縁 4例，母親 2例，姉妹 2例），メスと非血縁になるとメスヘルパーは移出するという傾向があるのかも知れない。自身の移出の時期が近くなると，翌年移出して繁殖地位を獲得するために余念無く給餌活動を行うということではなかろうか。

#### 【母親による性比調節】

本種の一腹産卵数は2卵であるが，2卵ともがオスまたはメスのどちらかに偏って産卵される傾向があった。

ヒナの性比の分布（ヒナ数が2個体以上の巣でのデータ）



また，サイズの大きい群れほどオスが産まれる傾向が見られたが（ $\beta = 1.35$ ,  $P = 0.045$ , GLMM），ヘルパー数と性比との有意な相関は見られなかった（ $P = 0.126$ , GLMM）。

これらの事実は母親による子の性比調節を強く示唆しており，両性ともが手伝い行動を示す種における性比調節の初めての発見である。

#### 5. 主な発表論文等

（研究代表者，研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計4件）

江口和洋 鳥類における協同繁殖様式の多様性. 日本鳥学会誌, 54 (1) : 1-22, (2005) (査読有り)

Kawano KM, Eguchi K, Ueda K & Noske R, Development of microsatellite markers in the grey-crowned babbler (*Pomatostomus temporalis*)

Molecular Ecology Notes (Online early), doi:10.1111/j.1471-8286. (2006) (査読有り)

Eguchi K, Yamaguchi N, Ueda K, Nagata H, Takagi M & Noske R. Social structure and helping behaviour in the Grey-crowned Babbler *Pomatostomus temporalis*. Journal of Ornithology 148: 203-210. (査読有り)

Mikami OK, Katsuno Y, Yamashita D, Eguchi K & Noske R. (2009) Bowers of the Great Bowerbird (*Chlamydera nuchalis*) remained unburned after fire: is this an adaptation to fire? Journal of Ethology, 27, (in press) (査読有り)

〔学会発表〕（計14件）

江口和洋, 山口典之, 上田恵介, 高木昌興, 永田尚志, R. Noske. ハイガシラゴウシュウマルハシの社会構造. 日本鳥学会2005年度大会, 2005年9月, 信州大学.

江口和洋, 山口典之, 上田恵介, 永田尚志, 高木昌興, R. Noske. 協同繁殖種ハイガシラゴウシュウマルハシの社会構造. 第53回日本生態学会大会, 2006年3月, 新潟市朱鷺メッセ.

Eguchi K, Yamaguchi Y, Ueda K, Nagata H, Takagi M & Noske R Social structure and helping behaviour of the Grey-crowned Babblers in the monsoon tropics. Annual General Meetings of the Bird Australia, 2006年5月, ダーウィン (オーストラリア).

Eguchi K, Yamaguchi N, Ueda K, Takagi M, Nagata H, & Noske R Social structure and helping behaviour of the Grey-crowned Babblers, 24th International

Ornithological Congress. 2006年8月, ハンブルク.

高木義栄, 江口和洋, 上田恵介, 西海功, R. Noske, オーストラリア熱帯モンスーン域におけるセアカオーストラリアムシクイの協同繁殖グループ. 日本鳥学会2007年度大会, 2007年9月, 熊本大学.

河野かつら, 江口和洋, 高木昌興, 上田恵介, 山口典之. ハイガシラゴウシュウマルハシのヘルパーが得る間接的利益と血縁構造, 日本鳥学会2007年度大会. 2007年9月, 熊本大学.

三上修, 勝野陽子, 山下大輔, R. Noske, 江口和洋. 燃えないあずまや: 野火に対する適応か, それとも性選択の副産物か? 日本行動学会大会 2007年10月, 京都大学.

Eguchi K, Katsuno Y, Yamaguchi N, Nishiimi I, Koike H & Noske R. Sex ratio and morphological sexual differences in the Great Bowerbird. Fourth Biennial Australasian Ornithological Conference, 2007年12月, パース (オーストラリア).

遠藤千尋, 江口和洋, 高橋雅雄, 上田恵介. オオニワシドリのディスプレイとあずまや形成: あずまやオーナーと非オーナーとの比較. 第55回日本生態学会, 2008年3月, 福岡国際会議場,

Endo Ch, Eguchi K, Takahashi M & Ueda K. Dance display and bower formation at "group display site" in male Great Bowerbirds. The International Symposium on Comparative Cognitive Science 2008年5月, 京都.

江口和洋, 中村真央, 森さやか. 非繁殖期におけるセアカオーストラリアムシクイの群れ構造  
動物・植物・生態三学会九州支部地区合同大会 2008年5月, 大分大学.

江口和洋. モンスーンサバンナは玉虫色. 日本鳥学会, 2008年9月, 立教大学.

遠藤千尋, 江口和洋, 上田恵介. 視覚の操作: オオニワシドリのあずまや構造と飾りの関係. 第56回日本生態学会大会, 2009年3月, 岩手県立大学.

江口和洋, 山口典之, 上田恵介, 西海功, 高木昌興. ハイガシラゴウシュウマルハシにおける手伝い行動の性差. 第56回日本生態学会大会 2009年3月, 岩手県立大学.

[その他]  
ホームページ等

6. 研究組織  
(1) 研究代表者  
江口和洋 (EGUCHI, KAZUHIRO)  
九州大学大学院理学研究院・助教  
研究者番号: 60136421

(2) 研究分担者  
上田恵介 (UEDA, KEISUKE)  
立教大学理学部生命理学科・教授  
研究者番号: 00213348

高木昌興 (TAKAGI, MASAOKI)  
大阪市立大学理学研究科・講師  
研究者番号: 70311917

西海功 (NISHIUMI, ISAO)  
国立科学博物館動物科学部・研究官  
研究者番号: 90290866