

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 6 月 9 日現在

機関番号：24402

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2019～2020

課題番号：19K23764

研究課題名(和文) 一夫一妻の鳥類における優れた配偶者を巡る雌間競争の進化と機能の解明

研究課題名(英文) Evolution and function of mate competition among females in monogamous birds.

研究代表者

西田 有佑 (Nishida, Yuusuke)

大阪市立大学・大学院理学研究科・特任講師

研究者番号：70845916

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,100,000円

研究成果の概要(和文)：両親で子育てし繁殖投資量の性差の小さい一夫一妻の種では、同性内競争と相互配偶者選択さらには性的対立も同時に生じると予想されるが、検証例は少ない。モズは一夫一妻の鳥類で、交尾後の時期はペアボンドが強固だが、交尾前の時期は不安定であるため、交尾前の時期で性的対立が生じやすいと予想される。繁殖雄の貯食行動の観察の結果、雄は交尾前の時期は $90.1 \pm 15.1\%$ のはやにえを隠蔽貯蔵したが、交尾後の時期は $89.8 \pm 17.6\%$ のはやにえを「開放貯蔵」した。隠蔽貯蔵のはやにえの $97.5 \pm 7.1\%$ は雄自身が回収したが、開放貯蔵のはやにえの $57.7 \pm 33.4\%$ は雄が回収し、残りは雌が回収した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

繁殖投資理論によると、両親で子育てし、繁殖投資量の性差の小さい一夫一妻の種では、雄間競争、雌間競争、雌雄の相互配偶者選択が生じるとされる。さらには、雌雄それぞれが自身の適応度を最大化しようと、雌雄間の利害対立も同時に生じると予想されるが、検証例は少ない。モズは一夫一妻の鳥類で、ペアボンドは交尾後の時期は強固になるが、交尾前の時期は不安定であるため、交尾前の時期で性的対立が生じる可能性がある。モズの雄は交尾前には隠蔽貯蔵することを発見し、さらに隠蔽貯蔵は性的対立で進化した行動であることを世界に先がけて発見した。

研究成果の概要(英文)：Reproductive investment theory predicts that mating competition among same sex and mutual mate choice occur in monogamous species where both parents foster offspring. In addition, sexual conflict will occur simultaneously. Bull-headed shrike is a monogamous bird and pair bond is stronger in the post-mating period than in the pre-mating period. sexual conflict is predicted to occur in the pre-mating periods than the post-mating period. The male shrike store food by impaling its prey on the branches of trees. In the pre-mating period males stored  $90.1 \pm 15.1\%$  of food acquired in conspicuous places, while in the post-mating period they stored  $89.8 \pm 17.6\%$  of food acquired in concealed places. The males recovered  $97.5 \pm 7.1\%$  of the caches in concealed places and the males and pairing females  $57.7 \pm 33.4\%$  of the caches in conspicuous places. It is suggested that male bull-headed shrikes concealed caches to prevent females from retrieving it during the pre-mating period.

研究分野：行動生態学

キーワード：性的対立 モズ 貯食

## 1. 研究開始当初の背景

配偶者を巡る競争がどちらの性で激しくなるかは、子育てなどの繁殖投資量の性差で決まるとされる。この理論が正しければ、両親で子育てし、繁殖投資量の性差の小さい一夫一妻の種では、配偶者を巡る雄間競争と雌間競争、雌雄の相互配偶者選択が同時に起こるだろう。さらには、雌雄それぞれが自身の適応度を最大化しようと、性的対立も同時に生じることも予想される。一夫一妻は最も複雑な性淘汰の仕組みをもつ配偶システムである可能性があるが、その検証例は非常に限られている。

モズは両親で子育てする一夫一妻の鳥類である。本種は昆虫や両生類などの小動物を好んで食べ、雄はときおり獲物を木の枝先に突き刺して、「はやにえ」を貯える習性をもつ。はやにえは餌不足の冬場の保存食や求愛歌を上手く歌うための栄養食の役割をもつ (Nishida & Takagi 2019)。すなわち、はやにえは生存と繁殖の成功において重要なエネルギー源である。

エサを貯える生物では、他者の貯えた食料を横取りする泥棒個体が一定数いることが知られている (Vander Wall 1990)。食料が盗まれた場合、餌を貯えた側のコストは大きい。そのため、他個体から食料を守るすべが一般に発達している。例えば、泥棒個体が侵入できないなわばり内に餌を貯える方法などがある (Dally et al. 2006)。モズの雄は厳格ななわばりをもち、侵入個体を攻撃して追い払うことができる (Nishida & Takagi 2020)。そのため、なわばり内でのはやにえの貯蓄は、はやにえを泥棒個体から守る上で役立つと考えられる。

しかし、繁殖シーズン中は雌からはやにえを守れない可能性がある。なぜなら繁殖シーズンになると、モズの雌は配偶相手を探し求めて、雄のなわばりを頻繁に訪れるようになり (Nishida & Takagi 2019)、雄は配偶相手となる可能性のある雌を追い払えないからである。

モズの繁殖シーズンを「交尾前の時期」と「交尾後の時期」に分けて考えてみると、交尾前の時期は、モズの雌は雄のなわばりを頻繁に出入りし、ペア関係があやふやな時期である (Nishida & Takagi 2018)。一方で、交尾後の時期になると、雌は雄の元から逃げ出すことはなくなり、ペア関係が強固となることが知られている (Nishida & Takagi 2018)。したがって、交尾前の時期は交尾後の時期よりも、雌によるはやにえの食い逃げのリスクが高いと考えられる。一方で、雌の視点で考えると、配偶相手として選ばないさまざまな雄個体のはやにえを盗み食ひできれば、自身の栄養状態および繁殖成功率を利己的に高めることができるだろう。よって、交尾前の時期ははやにえ (餌資源) を巡って雌雄のあいだで利害対立が起こると想定でき、モズの雄はなわばりにはやにえを貯えるという方法以外で、はやにえを雌から防衛するように進化すると予想される。

鳥類では、貯えた餌を守る手段として、泥棒に見つかりにくい場所 (草むらの中など) にエサを貯える「隠蔽貯蔵」が知られています (Dally et al. 2006)。通常モズの雄は有刺鉄線や落葉樹の枝先など開けた場所にはやにえを作る。申請者は予備調査で、繁殖シーズン中のモズの雄がはやにえを草むらなどに作ることを発見した。この隠蔽貯蔵が交尾完了前の雌によるはやにえの「食い逃げ」を防ぐ機能をもつかを検証する。

## 2. 研究の目的

本プロジェクトの目的は、モズの雄の隠蔽貯蔵が雌によるはやにえの食い逃げを防ぐ役割のある行動であることを解明することである。特に、性的対立の起こりやすい交尾前の時期の隠蔽貯蔵が雌によるはやにえの食い逃げを防ぐ機能があるかを明らかにする。

## 3. 研究の方法

調査地は大阪府河内長野市・富田林市の農耕地 (34° 28' N、135° 35' E) で、調査期間は 2019、20 年の繁殖シーズン 2~5 月である。モズの雄 15 個体を調査した。各雄を最大 4 日に 1 回観察し、繁殖フェーズ (つがい形成期、造巢期、産卵期、抱卵期、育雛期) の進行を記録した。モズのペアは造巢期以降に交尾するため、つがい形成期を交尾前の時期、造巢期以降を交尾後の時期

と定義した。

モズは空腹が満たされるとはやにえを作り始めるため (Nishida & Takagi 2020) 各雄に 10 匹のミールワームを与えて、はやにえを作る行動を観察した。この給餌実験は交尾前と交尾後の時期に行った。雄ははやにえを作るほか、自分で食べたり、雌にあげたりすることもあったため、これらの行動も記録した。

雄がはやにえを作ったときは、どこにはやにえを作ったかを記録した。草やぶの中に深く入るなど、はやにえを作る雄の全身が見えなかった場合は隠蔽貯蔵、全身が見えた場合を開放貯蔵と定義した。雄の半身が見えるといった隠蔽貯蔵か開放貯蔵かの判断に迷う事例は 1 例もなかった。雄が貯えたはやにえを誰が食べるかを調べるために、はやにえから 1 メートル離れたところに自動撮影カメラを設置し、はやにえの消費者も記録した。

すべての統計処理は R ver. 3. 1. 0 を用いて行い、検定の有意水準は 0.05 とした。解析には、'lme4' と 'lmerTest' パッケージを使用しました。交尾前と交尾後の時期でモズの雄のはやにえの貯蔵頻度が変化するかは、一般化線形混合モデル (GLMM) を用いて解析した。応答変数としてはやにえの貯蔵頻度、説明変数として交尾前後の時期 (交尾前の時期 vs 交尾後の時期)、ランダム効果として実験個体 id を用いて解析した。交尾前と後の時期ではやにえの貯蔵場所が変化するかは GLMM で解析した。応答変数としてはやにえの貯蔵場所 (隠蔽的な場所 vs 開放的な場所)、説明変数として交尾前後の時期、ランダム効果として実験個体 id を用いた GLMM で解析した。

#### 4 . 研究成果

交尾前と交尾後の時期に雄にミールワームを与えたところ、「自分で食べる」か「はやにえにする」か「雌にあげる」かのいずれかの行動が観察された。

交尾前の時期は、与えた 10 個の餌のうち、 $21.0 \pm 16.6\%$  を雄自身が食べて、残りの  $79.0 \pm 16.6\%$  をはやにえにした。雌にあげることは一度もなかった。交尾後の時期には、与えた 10 個の餌のうち、 $14.4 \pm 15.9\%$  を雄自身が食べて、 $48.9 \pm 20.3\%$  をはやにえにし、のこりの  $36.7 \pm 19.4\%$  の餌を雌にあげた。

交尾前後の時期で、「自分で食べる」、「はやにえにする」、「雌にあげる」の選択割合を比較したところ、「自分で食べる」割合は交尾前後で違いはなかったものの ( $\chi^2 = 0.071, df = 1, p = 0.791$ )、「はやにえにする」割合は交尾前の時期で高く ( $\chi^2 = 18.67, df = 1, p < 0.001$ )、「雌にあげる」割合は交尾後の時期で高いこと ( $\chi^2 = 29.38, df = 1, p < 0.001$ ) が分かった。

貯えたはやにえのうち、交尾前の時期には、隠蔽貯蔵が  $90.1 \pm 15.1\%$  で、開放貯蔵が  $9.9 \pm 15.1\%$  だった。交尾後の時期には、隠蔽貯蔵が  $10.2 \pm 17.6\%$  と開放貯蔵が  $89.8 \pm 17.6\%$  だった。雄は交尾後よりも交尾前の時期に隠蔽貯蔵をした ( $\chi^2 = 19.59, df = 1, p < 0.001$ )。

隠蔽的な場所と開放的な場所のはやにえの消費者を自動撮影カメラで撮影した結果、隠蔽貯蔵したはやにえの  $97.5 \pm 7.1\%$  は雄自身が回収し、残りの  $2.5 \pm 7.1\%$  は雌が回収した。一方で、開放貯蔵したはやにえの  $57.7 \pm 33.4\%$  は雄が回収し、残りの  $42.3 \pm 33.4\%$  は雌が回収した。

今回の実験から、モズの雄は交尾前後の時期で行動が大きく変化することが分かった。まず、はやにえの貯蔵場所だが、交尾前の時期にはモズの雄は、全身が見えないほどうっそうとした場所 (草むらや常緑樹) にはやにえを貯え、ほとんどのはやにえを雄自身が回収して食べていました。一方で交尾後の時期になると、見通しの良い場所 (農作用の杭先や落葉樹など) にはやにえを貯えるようになり、雌雄が半分ずつはやにえをシェアした。以上から、隠蔽貯蔵は雌によるはやにえ消費を防ぐ上で一定の効果があり、雄は交尾前の雌からはやにえをうまく守れていることが示唆された。

交尾前の時期は、モズの雌は雄のなわばりを頻繁に出入りするなど、ペア関係があやふやな時期である (Nishida & Takagi 2018)。このときに雌に餌を与えても、その雌が交尾前に逃げ出した場合、雄のコストは大きい。逆に雌の視点で考えると、配偶相手として選ばないさまざまな雄個体のはやにえを盗み食ひできれば、自身の栄養状態および繁殖成功度を利己的に高めることができるだろう。よって、交尾前の時期ははやにえ (餌資源) を巡って雌雄のあいだで利害対立が起こると想定でき、これが雄の隠蔽貯蔵の進化につながったと示唆された。逆に、交尾後の時期になると、雌は雄の元から逃げ出すことはなくなり、ペア関係は強固になるため (Nishida & Takagi 2018)、交尾後の時期は食い逃げのリスクが下がる。そのため、雄は雌によるはやにえ消費を許

容し、雌へ餌を直接渡すようになったと考えられた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計0件

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------