

令和 6 年 6 月 21 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2020～2023

課題番号：20K06809

研究課題名（和文）カエデチヨウ科を中心とする鳥類の目の顕著性進化に関わる種間比較および行動学的検討

研究課題名（英文）Behavioral and Evolutionary understanding of eye conspicuousness in birds

研究代表者

相馬 雅代（Soma, Masayo）

北海道大学・理学研究院・教授

研究者番号：00578875

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：鳥類の外見上の多様性には、羽色のほかに、装飾羽や皮膚裸出部なども含まれる。羽の色に関しては、性淘汰研究において非常によく検討されてきた一方、裸出部の持つ役割や、特にその顔における特徴についてはよくわかっていない。この研究では、目の顕著性を中心に顔の外見上の特徴が鳥類においてどのように進化したか、行動研究と種間比較から明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の成果のうち、もっとも顕著な発見は、ブンチョウのeye ring（目の周りのリング上の皮膚）が、つがい形成後に信号形質と役割を果たしている点である。一般に、鳥類の派手さは配偶者選択との関連で進化したとされてきたが、eye ringは配偶者を獲得した後に機能を果たしているという点で、新規な知見といえる。また、eye ringは血色依存の赤みをおびているが、このような血色由来の色彩が、個体間コミュニケーションにおいてどのように機能をはたしているかは、ヒトを含む動物の社会性と信号進化を考える上でも重要である。

研究成果の概要（英文）：Birds show a stunning diversity in their appearance, which include plumage coloration, ornamental feathers, and bare skin characteristics. While avian plumage is well studied in sexual selection studies, bare skin parts and their roles in facial conspicuousness tended to be overlooked in the past research. In this project, we tried to understand the signaling functions and evolution of eye/face conspicuousness of birds relying on behavioral experiments and interspecific comparative approaches.

研究分野：動物行動学

キーワード：鳥類 つがい 顔 目 性淘汰 進化 視覚 動物行動

1. 研究開始当初の背景

鳥の鮮やかな羽の色や模様は、ダーウィンを筆頭に、過去から現在に至るまで多大な注目を集めてきた。しかし、鳥類の「派手さ」の進化にかかわる過去の研究のほとんどは、単なる羽の色（単色）の鮮やかさと性淘汰（配偶者選択）の関係に着目しており、異なる色の組み合わせによって描きだされる「模様」の機能的役割や生態学的意義を明らかにしたものは、驚くほど少ない。特に顔は、ヒトのみならず様々な動物種において、模様パターンに関し著しい種内・種間多様性を呈し、視覚的コミュニケーションの重要な一旦を担っている。しかしながら、鳥類の顔から目のあたりの形態特徴が、種によってなぜ「目立つ」ものもあれば「目立たない」ものもいるかに着目し、その意義自体を考察できる研究は乏しい。さらに、この視点と大きく関連するのが、鳥類の裸出部（羽で覆われていない部分）の視覚信号としての機能である。英語での *bare parts*（裸出部）とは、無毛/無羽の皮膚だけではなく、嘴や脚、目の虹彩なども含む（reviewed by Iverson & Karubian 2017）。ニワトリの肉垂やコンゴウインコの顔など鳥類の一部は、羽がないことによって顔付近が目立つ形態を示すことはしばしばある。また、虹彩および目付近もしばしば際立った配色組み合わせを持つ。これらは、性淘汰によって派手さを促す進化がおこってきた可能性があるものの、個体認識や、それ以外の種内コミュニケーションに寄与している可能性もある。

2. 研究の目的

以上をふまえ本研究は、鳥類の顔および目付近の種間多様性に着目し、その視覚的顕著性がどのように進化したか探索的に明らかにすることを目的としていた。

【目の顕著性】鳥類には、目付近の模様や、*eye ring*（目のすぐきわの裸出した皮膚）によって目が際立つ種がいる一方、虹彩の色とそのまわりの羽が同色で目がどこにあるかまったく目立たない種もいる。たとえばコクマルガラスの場合、黒一色の頭部に対し淡色の虹彩をもち、この目の顕著性が、ライバル個体の視認に寄与しているとされる。しかし、このような虹彩色に注目した鳥類の種間比較研究はごく少なく、スズメ目において捕食圧（樹洞営巣かどうか）との関連が、フクロウにおいて夜行性との関連が指摘されている一方（Passarotto et al. 2018; Davidson et al. 2017）、社会性や性淘汰の影響はほとんど不明である。

【血流による色】鳥類の皮膚の裸出部は、羽同様に、色素あるいは構造色によって鮮やかな色彩を呈することもあるが、毛細血管の血流を反映し赤く色づいていることもある。このような血色による赤味が、それ以外の着色メカニズムと異なるのは、換羽を待たずごく短期的な変動を示しうる点である。つまり、より可変性が高いことで、潜在的に様々な情報をコードしうると考えられる（表 1, Onaga & Soma 2023 より抜粋）。

表1 鳥類の様々な色形質の着色メカニズムおよび信号機能の比較.

Signal function	Flexibility to change				Factors associated with changes	
	Instantaneous or rapid (~ hours)	Mid-term (days, weeks)	Seasonal	Long-term stable	Sex	Honest indicator of individual quality
Emotional signal	✓				-	-
Sexual (mating) signal		✓ (this study)	✓	✓	Possible	Possible
Social status signal	✓?	✓?	✓	✓	-	Possible
Mechanism of conspicuousness						
Flushing	✓	✓ (this study)			Possible	Possible
Size		✓ (this study)	✓	✓	Possible	Possible
Pigmentation Structural color			✓	✓	Possible	Possible

3. 研究の方法

本研究では、申請者がこれまで多くの知見を蓄積したカエデチョウ科鳥類（全134種）を中軸にすえ、種間多様性に着目した網羅的検討と、特定の種を対象とした種内行動研究を併用しながら、潜在的信号形質の機能とその進化要因に焦点をあて検討をおこなった。

4. 研究成果

(1) カエデチョウ科鳥類の目の顕著性：虹彩・eye ringの皮膚・周囲の羽の3つの部分の色組み合わせによって目の顕著性が異なることに着目し、これらの数値指標化を試みた。社会性や性淘汰の顔付近の視覚特徴への影響はしばしば無脊椎・脊椎動物で報告されるため、同様の予測をもって系統種間比較解析をおこない、目の顕著性の高さに関連する要因の探索をおこなった。しかし、群性との関連はみられないだけでなく、他の性淘汰信号との相関も薄く、社会性および性淘汰圧どちらも顕著な関係性はみられなかった。このことは、目の顕著性進化に関して、多様な要因が寄与しており、一意的な説明が困難であることを意味する。

(2) ブンチョウのeye ring (Onaga & Soma 2023)：種内行動研究の対象として、特にeye ringの膨らみと色鮮やかさで知られるカエデチョウ科鳥類の一種、ブンチョウに焦点をあてた。ブンチョウのeye ringは血色依存の赤さを呈し、事前観察からはつがい形成の推移と連動することが予測された。そこで、実験的につがい形成させた条件と、単独条件、好みでない相手と同居させた条件とでeye ringの大きさを測定すると、つがい形成させた条件でのみeye ringが肥大することが明らかになった。ブンチョウは、つがいが長期にわたって添い遂げるという特徴を持つ。また野生のブンチョウは熱帯に生息しており、温帯の鳥のような明確な繁殖シーズンはなくほぼ年間を通じて繁殖する。このような生態学的特徴をふまえると、つがいとなったオスとメスとの間で、繁殖可能であることを相手に伝える信号として、アイリングが進化してきた可能性がある。鳥における色彩豊かな外見上の特徴の多くが、配偶相手を選ぶ際の手がかりとして有効であることは、過去の多くの研究で示されてきた。それとは対照的にこの研究では、配偶相手選択後、つまり特定の相手とつがいになった後に、派手さが増すことが観察され、鳥の顔が伝える情報の多様性の新たな一面を明らかにすることができた。

(3) その他：カエデチョウ科鳥類は、顔から体側にかけてしばしば模様を持ち、これらが雌雄が隣同士に並び立っておこなう求愛において重要な役割をになっていることがすでに指摘されている。また、鳥類は視覚情報処理において、左右での機能局在が著しく、求愛に

も片側の目(視野)を使う傾向が高い(利き目が存在する)ことはよく知られている。一方で、求愛に左右どちらの目を使うかに関しては、異なる分類群で真逆の報告がなされており、スズメ目あるいはカエデチョウ科は、鳥類の中では特異な性質を示す可能性が高い。それがなぜであるのか、進化と機能の観点から解析をおこなった (Soma 2022) 。また、特定の模様特徴が視覚信号として機能しているならば、その特性だけを抽出した抽象的な視覚刺激に対しても、鳥は視覚的注意を向ける可能性がある。そこで、抽象的な模様呈示による注視実験のパラダイムを考案し、選好注視による刺激弁別および選好の定量による成果も得ることができた (Mizuno & Soma 2022, 2023) 。

<引用文献>

- Davidson GL, Thornton A, Clayton NS (2017) Evolution of iris colour in relation to cavity nesting and parental care in passerine birds. *Biology Letters* 13: 20160783.
- Iverson ENK, Karubian J (2017) The role of bare parts in avian signaling. *Auk* 134: 587–611.
- Mizuno A, Soma M (2022) Star finches *Neochmia ruficauda* have a visual preference for white dot patterns: a possible case of tryptophilia. *Animal Cognition* 25: 1271–1279.
- Mizuno A, Soma M (2023) Pre-existing visual preference for white dot patterns in estrildid finches: a comparative study of a multi-species experiment. *Royal Society Open Science* 10: 231057.
- Onaga J, Soma M (2023) Eyes of love: Java sparrows increase eye ring conspicuousness when pair-bonded. *Plos One* 18: e0292074.
- Passarotto A, Parejo D, Cruz-Miralles A, Avilés JM (2018) The evolution of iris colour in relation to nocturnality in owls. *Journal of Avian Biology* 49.
- Soma M (2022) Behavioral and evolutionary perspectives on visual lateralization in mating birds: a short systematic review. *Frontiers in Physiology* 12:801385.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Soma M	4. 巻 12
2. 論文標題 Behavioral and Evolutionary Perspectives on Visual Lateralization in Mating Birds: A Short Systematic Review	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Physiology	6. 最初と最後の頁 801385
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fphys.2021.801385	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Mizuno A, Soma M	4. 巻 25
2. 論文標題 Star finches <i>Neochmia ruficauda</i> have a visual preference for white dot patterns: a possible case of tryptophilia	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Animal Cognition	6. 最初と最後の頁 1271 ~ 1279
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10071-022-01609-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Mizuno A, Soma M	4. 巻 33
2. 論文標題 Potential role of sensory bias in plumage pattern evolution: termite-eating and polka-dots in estrildid finches	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ethology Ecology & Evolution	6. 最初と最後の頁 49 ~ 61
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/03949370.2020.1803414	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Onaga J, Soma M	4. 巻 18
2. 論文標題 Eyes of love: Java sparrows increase eye ring conspicuousness when pair-bonded	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0292074
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1371/journal.pone.0292074	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Mizuno A, Soma M	4. 巻 10
2. 論文標題 Pre-existing visual preference for white dot patterns in estrildid finches: a comparative study of a multi-species experiment	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 231057
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsos.231057	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計14件(うち招待講演 8件/うち国際学会 6件)

1. 発表者名 Jenna Onaga, Masayo Soma
2. 発表標題 Eyes of love: Java sparrows increase eye ring conspicuousness when pair-bonded
3. 学会等名 Animal Behavior Society (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 相馬雅代
2. 発表標題 鳥の行動にみる歌とダンスの進化
3. 学会等名 HBES-J (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Masayo Soma
2. 発表標題 Evolutionary and ethological understanding of complex mutual courtship in estrildid finches
3. 学会等名 国際鳥類学会議(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 相馬雅代
2. 発表標題 カエデチョウ科鳥類の求愛ダンスコミュニケーションを読み解く
3. 学会等名 日本動物学会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Ota N, Soma M
2. 発表標題 Evolution of dancing communication in songbirds
3. 学会等名 CogSci 2021 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Soma M
2. 発表標題 Mutual sexual selection and evolution of complex courtship display in estrildid finches
3. 学会等名 International Congress of Zoology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 相馬雅代
2. 発表標題 歌い踊る幼鳥のコミュニケーション-その機能・個体発生・進化解明へ
3. 学会等名 日本赤ちゃん学会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 水野歩, 相馬雅代
2. 発表標題 カエデチヨウ科鳥類は水玉模様が好き:食性由来の視覚選好か?
3. 学会等名 日本動物行動学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Mizuno A, Soma M
2. 発表標題 Testing the sensory bias hypothesis in birds: relationship between diet seed size and plumage dots
3. 学会等名 ABS 2020 (Animal Behavior Society) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 相馬雅代
2. 発表標題 求愛と逃走:鳥類の雌雄に共有される性的形質の進化を考える
3. 学会等名 第44回 鳥類内分泌研究会(招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 水野歩, 相馬雅代
2. 発表標題 鳥類の羽装模様と採餌由来の視覚選好の進化的関連
3. 学会等名 動物行動学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 青山莉子, 相馬雅代
2. 発表標題 ブンチョウの社会行動とつがいの絆の検討
3. 学会等名 動物行動学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Onaga J, Soma M
2. 発表標題 Function and evolution of conspicuous eye-rings in Estrildid finches
3. 学会等名 動物行動学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Mizuno A, Soma M
2. 発表標題 Foraging-related visual preference as a potential driver of plumage pattern evolution in estrildid finches
3. 学会等名 Evolution 2024 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2024年

〔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
---------	---------