

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 4 月 25 日現在

機関番号：17301

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21770014

研究課題名（和文）つがい外配偶に起因する、繁殖時期決定に関する雌雄間の対立

研究課題名（英文）Sexual conflict on determining breeding timing resulted from extra-pair mating.

研究代表者

山口 典之（YAMAGUCHI NORIYUKI）

長崎大学・大学院水産・環境科学総合研究科・准教授

研究者番号：60436764

- (1) 研究成果の概要（和文）：(a) 雄の配偶者防衛行動は雌の受精期にあたる、産卵日の数日前にピークを迎える。雌は、喉部の赤い羽毛の面積が小さい雄（=遺伝的に優れていない）とつがった際に、雄による配偶者防衛行動からよく逃げ出し、つがい外配偶行動を求めることが明らかとなった。また、このような雌は実際に多くのつがい外子を残していた。しかし喉部の羽毛面積や雌の浮気強度は雄の配偶者防衛行動と関連が見られなかった。一方で、雌が積極的につがい外配偶を求めたつがいの巣では、雄が養育投資を削減することが明らかとなった。(b) 2 つがいからホルモンを採取し、変動を調べたところ、受精期前に高いレベルを示していたテストステロンレベルが、初卵日の数日前をピークに減少することが明らかとなった。配偶者防衛行動などの行動と関連することが示唆された。
- (2) 研究成果の概要（英文）：(a) We found that the peak of mate guard behavior by males several days before laying date of their pairs. When mating with males having small red patch size in their throat (that means the male convey relatively inferior genes in the perspective of survival), the females escaped from their male mates and sought extra-pair mates. Actually the broods of such females contained extra-pair offspring. However, the intensity of male mate guards was not correlated with the size of their throat patch or the degree of female infidelity. Provisioning effort of males was negatively correlated with the degree of female infidelity. (b) Testosterone level in feces from three pairs peaked at several days before laying dates, which suggests that such hormonal level may affect mating behavior of male and females.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2010 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2011 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
年度			
年度			
総計	3,100,000	930,000	4,030,000

研究分野：生態・環境

科研費の分科・細目：

キーワード：ツバメ、*Hirundo rustica*、繁殖戦略、つがい外交尾、配偶防衛、繁殖同調性、マイクロサテライト

## 1. 研究開始当初の背景

社会的な一夫一妻の社会形態をとる鳥種では、雌が積極的につがい以外の雄との子をもうけようとする。雌にとって、夫以外の雄と子を生産することは、優良遺伝子の獲得、相性良い遺伝子の獲得、近交弱勢の回避といった遺伝的な利益がある。そこで雌は、夫よりも遺伝的質が良い雄とのつがい外配偶を積極的に求めると言われている。

浮気相手となる雄は、自分の妻が生産する子以外の子を残せるので明らかな利益がある。一方、社会的夫は、つがい外交尾を妻が行うことで、残す子の数を直接低下させることになる上、他雄の子を養育するという無駄な投資を払う羽目になり、大きく適応度を低下させる。そのため、つがい外交尾を防止するための配偶者防衛や、父性が不確かなブルーードへの養育協力の削減といった対抗的行動を取る。さらに雄は、夫と浮気相手というふたつの立場を同時に取るので、妻の受精期間には、他雌とのつがい外配偶の追求と配偶者防衛のトレードオフが存在する。このような、社会的夫、妻、そしてつがい外雄の三者関係により、繁殖集団内のつがい外配偶およびその頻度が決まることになる。

つがい外配偶頻度を規定するもうひとつの要因は、繁殖個体数、繁殖密度や繁殖同調性といった、個体群パラメーターや生活史形質パラメーターである。繁殖集団内のつがい外配偶頻度（集団が生産する全子の内のつがい外子数）が何によって決まるかを問う研究は、こちらの文脈でこれまで盛んに行われており、実際に、つがい外子頻度には繁殖密度と正の関係が、繁殖同調性と正負の関係があることが多くの研究で確かめられている。

当然のことながら、つがい外配偶という現象は、個体レベルの行動と、時空間的繁殖分布や個体群パラメーターの両方から影響を受けて実現する。ところが、これまでの研究は、そのいずれかの側面からのみに着目しており、両者を統合的に扱う研究はなされていない。申請者は、これらの要因が相互作用すると着想し、つがい外配偶に関する各個体の行動（繁殖戦略）が、繁殖集団の空間的分布や繁殖同調性のような生活史戦略を規定する一要因となると考えた。

ツバメ *Hirundo rustica* は、鳥類の中でもつがい外配偶を含む性選択研究がもっとも盛んに行われてきた鳥種である。本種は社会的な一夫一妻であり、繁殖集団内にはつがい外子がしばしば確認される。雌は、尾羽が長い雄とつがい外子を残す。雄の尾羽長は生存と正の関係にあり、遺伝形質であることが知られている。社会的夫はつきまとい型の配偶者防衛を積極的に行い、その頻度は妻の受精期にピークをもつ。このような特性を持つ本種で、つがい外配偶をめぐる雌雄の繁殖戦略が、つ

がいの繁殖時期を決める上での対立要因となっているか、繁殖集団の時間的繁殖分布がその対立により規定されるかを調査する。本研究の調査地とした千葉県富津市周辺地域で先駆けて行われた調査から、以下のことが明らかとなっていた。(1)調査地の繁殖集団内には2つのコロニーが存在し、その周辺に単独巣が散在する。コロニー内ではつがい外子が多く生産されており、全ての子の内の約30%がつがい外子である。(2)コロニーで繁殖する雄は勢力的に配偶者防衛行動を行い、また雌は、時間的に変動する実効性比に合わせて、つがい外交尾へのモチベーションを変化させ、性比が雄に偏ると、より夫から離れようとする（浮気がちな）行動をとる。(3)コロニー内では、繁殖期初期には低い同調性をもって繁殖開始するグループが繁殖し、それらが育雛期にはいった頃に、極めて高く同調して繁殖開始するグループが繁殖を始める。非同調グループ内では高頻度でつがい外子が確認されるが、非同調グループではつがい外子が全く存在しない。非同調グループのつがい外子の父性は、非同調グループの雄のみで占有されている。

## 2. 研究の目的

つがい外配偶という現象は、個体レベルの行動と、時空間的繁殖分布や個体群パラメーターの両方から影響を受けて実現する。ところが、これまでの研究は、そのいずれかの側面からのみに着目しており、両者を統合的に扱う研究はなされていない。そこで、本研究ではこれらの2つを統合的に扱うことを目的とした。特に、各個体のつがい外配偶に関する行動戦略が、繁殖開始時期という生活史形質に影響するという、これまでと全く逆の視点を導入する。このような視点にもとづき、各個体のつがい外配偶戦略が、繁殖集団の受精期フェノロジーに与える影響を明らかにすることを最終目的とする。このためにツバメ *Hirundo rustica* を用いて、以下の課題へ取り組む。

### (1) 雄の遺伝的質が、配偶者防衛行動とつがい外交尾行動への時間配分に与える効果

妻が受精期の間、雄は配偶者防衛行動とつがい外交尾行動のトレードオフに直面する。このときの雄の最適時間配分については、数理モデルにより予測されており、自身の遺伝的質、配偶者防衛成功率、妻の浮気強度の3変数により決まると言われている。しかし、その後の実証研究は出遅れている。理由は、近距離での追跡観察が困難で、配偶者防衛成功率が計測しづらいこと、浮気の強度を定量化する指標が確立していないことである。

本研究の対象であるツバメは、2~3 mの近距離で配偶者防衛行動を観察できる。また、申請者は、雌が雄のつきまといから回避飛行する頻度を浮気の強度として使用するという発想を得ており、既にこの行動がつがい外父性と正の関係を持つことも実証している。そこで、雄の遺伝的質、配偶者防衛行動、妻の浮気強度の関係を明らかにすることを目的とした。

## (2) 夫婦のつがい外配偶行動がつがいの繁殖タイミングという生活史戦略に及ぼす効果

自身の遺伝的質が相対的に低い雄は、常に父性を失う危険を持つ。そのような雄は、互いの繁殖を同調させることで、妻が優良雄からつがい外交尾を受ける頻度を希釈させ、配偶者防衛成功を上げる戦略が有利である。我々の調査地にみられる高い同調性をもったグループがそのような戦略をもつ雄からなるか検証を行うために、まずは繁殖のタイミングを決定する体内のメカニズムを把握することを目的とした。

## 3. 研究の方法

本研究ではツバメ *Hirundo rustica* を対象種として研究を行った。本種は社会的な一夫一妻であり、つがい外配偶がよく行われている。民家周辺を繁殖場所としており、人間をあまり警戒しないため、配偶者防衛行動、交尾行動、雌による浮気のモチベーションを反映した行動を、直接かつ正確に観察することが極めて容易である。さらに、簡単に親子を捕獲することができるため、繁殖集団内のほぼ全ての子についてDNAサンプルを得て、父性・母性を確実に特定することができる。

野外調査は千葉県富津市上総湊周辺で行った。ここには研究対象であるツバメが多数繁殖し、少なくとも二つのコロニーが存在し、その周辺に単独巣が散在することが分かっている。また、本調査地では2005年から継続的に調査を行っているため、生死や親子関係、繁殖履歴等の基礎データがそろっている。

### (1) つがい外交尾の頻度の測定

個体または集団レベルのつがい外交尾頻度を決定する要因を特定するために、つがい外配偶の実態を調べた。コロニー内で繁殖に関わった親子全てを捕獲・標識し、DNA抽出のための血液を採取した。採取した血液からDNAを抽出し、PCR法を用いて5ヶ所のマイクロサテライト部位を増幅した。得られたマイクロサテ

ライト領域からシーケンスにより多型を特定し、父性鑑定を行うことでつがい外配偶頻度を調べた。

### (2) 雄の質を表す形質の特定

つがい外配偶行動に影響を与えると考えられる、雄の質の指標となる形質の特定を行った。過去の先行研究から雌の選好性には、尾羽長や喉の赤色斑のような遺伝的な質を表すと考えられる二次性徴形質だけでなく、体の太り具合やさえずりの頻度といった状態を表す形質も影響を与えると考えられている。雄を捕獲し、雄の質を表している可能性のある形質

(尾羽長、喉部の赤い羽毛の面積と色彩、体重、体長、さえずりの頻度と複雑さ)を計測した。またこれらの雄の形質と雌の初卵日の早さから雌が雄の質の指標として利用している形質の特定を行った

### (3) 行動観察

つがい外配偶に関与すると考えられる雌雄の行動を、行動観察を行うことで定量的に測定した。

①雄の配偶者防衛行動：つがいを1時間1セットで直接追跡観察し、各行動のタイムバジェットを記録した。本種の雄による配偶者防衛は、つきまとい型で行われる。そのため、ある雄がつがい相手の側(5m以内)にいた時間の割合を計測した。この行動と雄の質を表すと考えられる形質や雌の浮気強度の指標と比較を行った。

②雌の配偶者防衛回避行動：雄の行動の測定と同様、つがいを直接追跡観察して、雌の積極的なつがい外配偶追求行動を中心に行動追跡調査を行った。雌の浮気モチベーションは、配偶者防衛状態(夫婦が5m以内で止まった状態)から雌が先に飛び立つ頻度を指標として記録した。どのような雄とつがった際に、雌は配偶者防衛回避行動をするか調べるために、つがい雄の遺伝的な質を表す形質(尾羽長、喉部の赤い羽毛の面積と色彩)と、状態を表す形質(体の太り具合、さえずりの頻度)と行動の比較を行った。また、子の行動を頻繁に行う雌が実際につがい外子を残しているか、つがい外配偶頻度との関係を調べた。

③雌雄の給餌行動：つがい外配偶行動が給餌行動に影響を与えるという先行研究があることから、給餌行動をビデオにより観察し、単位時間あたりの給餌回数から雌雄の給餌努力量を調べた。

(4) 繁殖スケジュールの把握

つがい外配偶行動は繁殖密度や繁殖同調性の度合いによっても変化するため、コロニー内の巣を見回り、繁殖をしている巣の場所と進行具合を経時的に記録した。繁殖同調がどのような生理的メカニズムで起こっているか調べるため、体内の性ホルモンの変化を調べた。巣の真下にトラップを設置し、夜間につがいごとに糞をサンプリングした。採取した糞から、放射免疫測定法 (RIA) を用いて糞中のテストステロンとコルチコステロンの濃度を測定した。これらのホルモン濃度と繁殖スケジュールの比較を行った。

4. 研究成果

(3) 雄の質の特定

初卵日と雄の形質の比較から体調が良く (太っている)、喉部の赤い羽毛の面積を持つ雄がつがい相手として雌に好まれることが明らかとなった (表 1)。ツバメはつがい相手を先行する際に遺伝的形質と状態を表す形質の双方を指標として利用していることが明らかとなった。

表 1. 雌に選好される雄の形質

n = 22		推定値	z値	p値
状態を表す形質	太り具合	-0.1629	-1.650	0.098.
	さえずり頻度	-0.3479	-2.233	0.025*
遺伝的形質	尾羽	-0.0038	-0.026	0.979
	喉部の赤斑面積	-0.2785	-1.804	0.071.
	喉部の赤斑彩度	-0.0564	-0.671	0.502
	推定年齢	-0.4809	-3.384	<0.001***

(4) つがい外配偶に関わる行動

雄がつがい外配偶行動に投資できる時間は、配偶者防衛行動に費やす時間とのトレードオフにあると考えられる。このトレードオフは雌の不貞さと雄の魅力により決まると理論研究から予測されている。雄の配偶者防衛行動は雌の受精期にあたる、産卵日の数日前にピークを迎える (図 1a)。雌は、喉部の赤い羽毛の面積が小さい雄 (=遺伝的に優れていない)

表 2. 雌の配偶者防衛回避行動に關係する雄の形質

n = 22		推定値	t値	p値
状態を表す形質	太り具合	0.5156	1.412	0.1719
	さえずり頻度	-0.0604	-0.132	0.8961
遺伝的形質	喉部の赤斑面積	-1.2221	-2.702	0.0130*
	推定年齢	1.1394	2.308	0.0307*

とつがった際に、雄による配偶者防衛行動からよく逃げ出し、つがい外配偶行動を求めることが明らかとなった (表 2)。また、このような雌は実際に多くのつがい外子を残していた。しかし喉部の羽毛

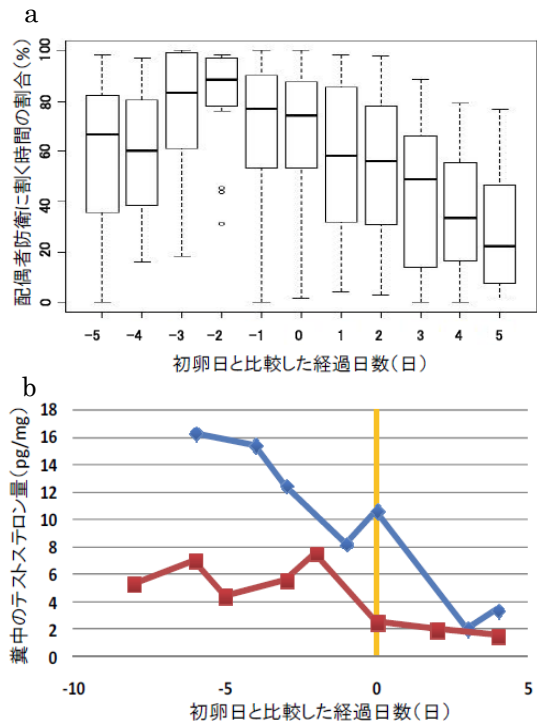


図 1. 繁殖時間の経過と雄の行動及び体内のテストステロンレベルの關係

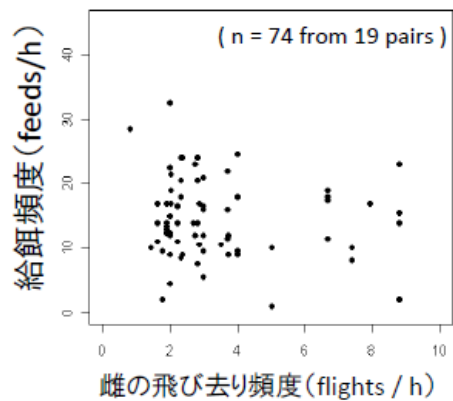


図 2. 雌の配偶者防衛回避行動と雄の給餌努力の關係

面積や雌の浮気強度は雄の配偶者防衛行動と関連が見られなかった。一方で、雌が積極的につがい外配偶を求めたつがいの巣では、雄が養育投資を削減することが明らかとなった (図 2)。

(5) 繁殖スケジュールに与える影響

2 つがいからホルモンを採取し、変動を調べたところ、受精期前に高いレベルを示していたテストステロンレベルが、初卵日の数日前をピークに減少することが明らかとなった (図 1b)。配偶者防衛行動などの行動と関連することが示唆された。

(6) まとめと今後の展望

つがい外配偶という現象は、個体レベ

ルの行動と、時空間的繁殖分布や個体群パラメーターの両方から影響を受けて実現する。本研究ではこの双方の要因を統合してつがい外配偶行動を規定する要因を探ろうとしており、このような取り組みはこれまでに類をみない。

個体レベルの行動がつがい外配偶行動に与える影響として、雄の配偶者防衛行動が雌のつがい外交尾追求強度や雄の質により影響を受けることが理論研究から示唆されてきた。本研究では雌のつがい外配偶獲得行動は雄の質によって変化することが明らかとなったが、一方で雌のつがい外配偶獲得行動によって雄の配偶者防衛行動は変化を示さなかった。理論研究による予測と一致しなかった原因は、配偶者防衛行動を決定する要因がつがい時の雌雄間の対立だけに影響を受けると仮定されていたことにあると考えられる。実際に、つがい外配偶をより多く求めようとする雌とつがった雄は給餌努力を減らすことが確認されており、ツバメでは不貞な妻に対する対抗戦略として、配偶者防衛行動を変化させない代わりに、給餌を減らすことで対抗していると考えられる。本研究は異なる時系列における雌雄間の対立が互いに影響しあうことを示した初めての研究であり、今後、雌雄間の対立に関する研究に与える影響は大きいと考えられる。

時空間的繁殖分布がつがい外配偶行動に与える影響を調べるためには、繁殖行動を支配する内部機構を知ることが重要となる。本研究から、性ホルモンであるテストステロンのレベルと行動形質に相関があることが示唆され、繁殖スケジュールへの影響を知るための手掛かりを得ることができた。今後、性ホルモンを用いて繁殖のタイミングを操作する実験を行えば、本研究の目指す、つがい外配偶行動が生活史戦略に与える影響を調べることが可能となる。

## 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)

[学会発表] (計 9 件)

Sakura, N., Kitamura, W., Sugawara, A., Asai, A., Matsuda, A., Yamaguchi, N., Fujita, G., and Higuchi, H. 「Changes of provisioning rules in relation to weather conditions in the Barn Swallow」 Joint Meeting of the 59th Annual Meeting of ESJ and the 5th EAFES International Congress, Ryukoku Univ., Shiga, Japan,

March 2012.

櫻なさ・北村亘・菅原鮎実・浅井亜耶・松田亜希子・山口典之・藤田剛・樋口広芳「気象条件に応じたツバメの給餌戦略」日本鳥学会 2011 年度大会, 大阪市立大学, 2011 年 9 月.

菅原鮎実・浅井亜耶・松田亜希子・櫻なさ・小島渉・北村亘・山口典之・樋口広芳「浮気された夫は子の世話を削減する! ? ~ 雌のつがい外交尾追求が雄の給餌に与える影響~」日本生態学会第 58 回全国大会, 札幌コンベンションセンター, 2011 年 3 月.

浅井亜耶・菅原鮎実・松田亜希子・長谷川克・渡辺守・中村雅彦・北村亘・山口典之・樋口広芳「格付けされる夫たち、この夫の子供は産みたくない! ? ~ 雄の複数形質と雌のつがい外交尾追求~」日本生態学会第 58 回全国大会, 札幌コンベンションセンター, 2011 年 3 月.

Matsuda, A., Kitamura, W., Yamaguchi, N., and Higuchi, H. 「Social and Environmental Effects on Mating Strategies in Barn Swallows」日本生態学会第 58 回全国大会, 札幌コンベンションセンター, 2011 年 3 月.

浅井亜耶・菅原鮎実・松田亜希子・長谷川克・渡辺守・中村雅彦・北村亘・山口典之・樋口広芳「雄の魅力が繁殖戦略に与える影響 ~ 配偶者防衛とつがい外配偶行動の最適時間配分~」日本鳥学会 2010 年度大会, 東邦大学, 2010 年 9 月.

菅原鮎実・浅井亜耶・松田亜希子・小島渉・北村亘・山口典之・樋口広芳「ツバメの雄は妻のつがい外交尾追求により子の世話を削減する」日本鳥学会 2010 年度大会, 東邦大学, 2010 年 9 月.

松田亜希子・北村亘・山口典之・樋口広芳「雄のメートガード努力の諸事情 ~ 恋も浮気もお天気次第? ~」日本生態学会第 57 回全国大会, 東京大学, 2010 年 3 月.

内山康彦・藤田剛・北村亘・樋口広芳「ツバメの巣場所選択に対する捕食回避と食物の相対的重要性?」日本鳥学会 2009 年度大会, 北海道大学, 2009 年 9 月.

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

山口 典之 (YAMAGUCHI NORIYUKI)

研究者番号: 60436764

### (2) 研究分担者

なし

### (3) 連携研究者

なし

