

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 31 日現在

機関番号：82617

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24570119

研究課題名(和文) 鳥類におけるさえずりの地理的変異と種分化：特に形質置換による生殖隔離について

研究課題名(英文) Geographic variation in bird songs: effects of character displacement on reproductive isolation

研究代表者

濱尾 章二 (HAMA0, Shoji)

独立行政法人国立科学博物館・動物研究部・グループ長

研究者番号：60360707

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：南西諸島に同所的あるいは異所的に分布するシジュウカラ、ヤマガラという近縁の2鳥種を用いて、さえずりの似た近縁種によるさえずりと種認知メカニズムの進化を研究した。さえずりを分析したところ、いずれの種でも地理的変異(方言)が見られた。特にシジュウカラではヤマガラによる形質置換が見られた。すなわち、ヤマガラと同所的に分布するシジュウカラはヤマガラとは異なる周波数が低いさえずりを用いていた。また音声再生実験から、他方の種と共存する場合は、異種や同種他所のさえずりを同種のものとは認知しないことがわかった。さえずりの似た種の存在はさえずり方とともに種認知の厳密さにも影響を与えていた。

研究成果の概要(英文)：I studied evolution of bird songs and mechanism of species recognition using two species of songbirds, Japanese and varied tits, which are allopatrically and sympatrically distributed in the Ryukyu Archipelago. Both species showed geographic variation in songs. Japanese tits coexisting with varied tits sang low-frequency songs that were diverged from varied tit songs (i.e., character displacement). Playback experiments showed that birds with a related species discriminate not only heterospecific songs but also conspecific nonlocal dialects from their own dialects. Thus, coexistence of a related species with similar songs affects song structure and species recognition of birds.

研究分野：行動生態学

キーワード：さえずり 種認知 生殖隔離 形質置換

### 1. 研究開始当初の背景

多くの鳥類の雄はさえずりをういて同種の他雄を排除したり雌を誘引したりする。したがって、さえずりは種の認知において重要であり、異なるさえずりは生殖隔離を生じる要因となり得る。一方、さえずりには種内でも地理的な変異(方言)がある。一般に近縁種が同所的に生息するとそれぞれの種の生態的特性の差異が拡大すること(形質置換)から、さえずりの地理的変異も近縁種の存在の有無から生じる場合があるのではないかと考えられている。つまり、さえずりの似た近縁種が生息する地域では、種の誤認知を避けるために種の特徴が顕著な「厳密なさえずり」が進化するが、近縁種が生息しない地域ではそのような淘汰圧から解放されることにより「いい加減なさえずり」になるというものである。同種であっても厳密なさえずりといい加減なさえずりをういている個体群間では、分布域が重なったり個体の移出入が起きたりしても同種と認知できず、このことが生殖隔離ひいては種分化の駆動力となるのではないかというのが、本研究の出発点となる考えである。

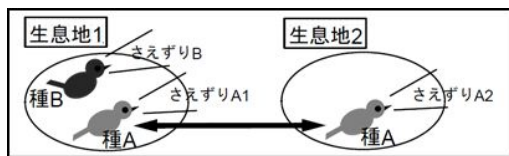


図. 近縁種の存在とさえずりの地理的変異

### 2. 研究の目的

鳥類のさえずりは種の認知に関わる重要な形質である。したがって、近縁種が生息する地域では種の誤認知を避けるため、それぞれの種は特徴が顕著なさえずりをもつことが考えられる。また、同じ種であっても近縁種の生息する地域としない地域に生息する個体群では、さえずりの差異によって種認知の誤り(同種であるのにさえずりが異なるため正しく認知されない)が起こると考えられる。本研究はこれらの仮説を検証することによって、近縁種の存在の有無が生殖隔離、ひいては種分化を引き起こす可能性を検討する。

### 3. 研究の方法

調査は南西諸島のシジュウカラとヤマガラの2種を用いて行った。南西諸島の島々ではこれらの種がともに生息している場合と、一方のみが生息している場合があり、さえずりの似た近縁種の有無によるさえずりや種認知の違いを調査するのに適している。

#### (1) さえずりの地理的変異

8つの島と九州本土を調査地とし、シジュウカラ6個体群とヤマガラ7個体群からさえずりを録音・収集した。音響学的分析により

各個体群のさえずり変数を測定し、判別分析により個体群間の差異を検討した。また地理的変異をもたらす要因を明らかにするために、性淘汰圧に関わる生息密度や、他方の種の密度、音声伝達環境に関わる植生構造を調査した。

#### (2) 種認知

同種異所個体群間で異なるさえずり(方言)が同種と認知されるかどうかを調べるため音声再生実験を行った。実験では、2種のうち他方の種が生息する個体群としない個体群を対にして、互いに自らの方言と他方の方言を聞かせた。実験ではなわばり雄を被験個体とし、なわばり侵入を模したさえずり再生を行い、排他的行動(スピーカーへの接近)を測定した。

また、他方の種が共存しない個体群で、他方の種のさえずりを聞かせ、同種と誤認知しないかを確認した。

### 4. 研究成果

#### (1) さえずりの地理的変異

シジュウカラ、ヤマガラそれぞれについて、さえずりの音響学的変数から判別分析によって関数(LD1)を得た。LD1は種内の個体群間のさえずりの差異を表す指標となる。いずれの種でも調査した個体群間でLD1に違いがみられ( $P < 0.001$ ; 図1)、さえずりに地理的変異があった。

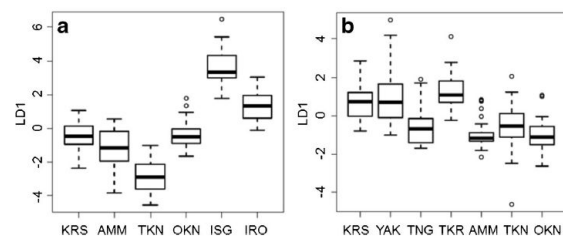


図1. シジュウカラ(a)とヤマガラ(b)の調査地間のさえずりの変異。アルファベットの略号は調査個体群を表す。Hamao et al. (2016)より転載。

シジュウカラのさえずりの個体群間の変異は相対密度(シジュウカラの密度/(シジュウカラの密度+ヤマガラの密度))と相関があった( $P = 0.024$ ; 図2a)。シジュウカラはヤマガラがいないとLD1が大きい、すなわち高い最高周波数を用いていた。ヤマガラはシジュウカラよりも高い周波数でさえずるので、ヤマガラが同所的に生息しているとシジュウカラはヤマガラの特性から遠ざかる方向でさえずっていたと言える(形質置換)。それに対して、ヤマガラのさえずりの変異は相対密度(シジュウカラの存在の有無)と相関がなかった( $P = 0.48$ ; 図2b)。

シジュウカラとヤマガラで異なる結果と

なったのは、ヤマガラに対してシジュウカラが劣位であるためと考えられる。シジュウカラはヤマガラよりも体サイズが小さく、冬の餌台での競争で劣位であることがわかっている (Mihara and Ohsako 1994)。シジュウカラはヤマガラが生息する場合、同じようなさえずりをしてヤマガラに同種のライバルと誤認されるとハラスメントを受けることが考えられる。それに対して、ヤマガラは自らのさえずりがシジュウカラによって同種と誤認されてもコストを被らないであろう。このことが、シジュウカラのみに形質置換が起きた要因と考えられる。

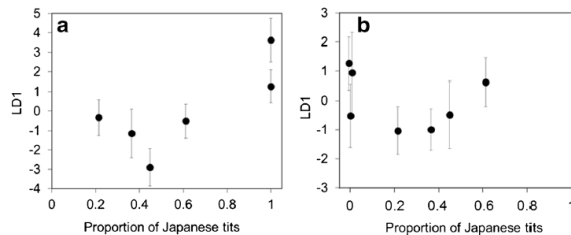


図 2. シジュウカラの相対密度とシジュウカラ (a)、ヤマガラ (b) のさえずりの関係。各プロットは調査個体群を表す。Hamao et al. (2016) より転載。

## (2) 種認知

図 3 はヤマガラと共存する奄美大島 (AMM) とヤマガラがいない石垣島 (ISG) のシジュウカラを対にした実験結果を示す。AMM の雄は AMM の音声 (地元の方言) には強く反応した (PC1 が大きい) が、ISG の音声 (他所の方言) にはあまり反応しなかった (図 3 左)。それに対して、ISG の雄はいずれの方言にも同じように反応した (図 3 右)。

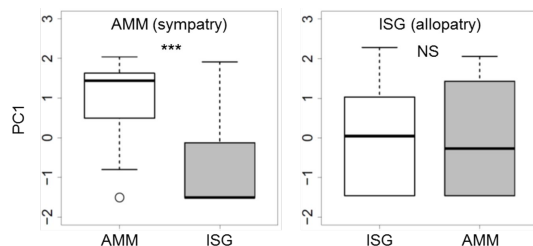


図 3. シジュウカラの雄が同所個体群と異種個体群のさえずりに示した反応。PC1 は排他的反応の強度を表す。

実験は対にした個体群 (シジュウカラ 2 対、ヤマガラ 3 対) で行ったが、いずれの場合も同じ傾向であった。すなわち、他方の種が同所的に分布しないと同種の聞きなれない方言を区別しなかったが、他方の種が共存すると同種の聞きなれない方言を区別してあまり反応しなかった。このことは共存する他種が同種と認知する際の基準を厳密なものにしていることを示唆している。異種が共存する場合、そのさえずりを同種のものとして誤認するとなればパトロールや闘争にエネルギー

ギーや時間を浪費するというコストが生じる。そのため、同種と認知する音声の音響学的特性が狭く限られたものとなるのであろう。それにより同種であっても音響学的に異なる音声 (他所の方言) を同種と認知しないのだと考えられる。このことは、さえずりの似た近縁種が共存することで、種認知が攪乱を受け、二次的接触が起きた際の遺伝子流動の方向性や生殖隔離に影響することを示唆する。

また、この結果はさえずりの似た種が共存しないと種認知の基準があいまいなものになる可能性を示している。そこで、共存しない他種の音声を再生し、正しい種認知が行われるかどうかを調査した。シジュウカラと共存するヤマガラ個体群と共存しないヤマガラ個体群それぞれ 4 つを対象に音声再生実験を行ったところ、共存する個体群のヤマガラ雄はシジュウカラの音声に反応しなかったが、共存しない個体群では排他的行動をとる場合があった。このことは、さえずりの似た種が共存しないと他種をも同種と誤認知する可能性があることを示し、種認知の基準の形成に近縁種の存在が大きく影響することを示唆している。

## < 引用文献 >

Mihara M, Ohsako Y (1994) Species and frequency visiting a feeding table, and dominant-subordinate relationship among Tits on Shinmei Hill. Ciconia (Fukui Nature Conservation Center Reports) 3:27-38.

## 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 2 件)

Hamao, S., N. Sugita and I. Nishiumi, 2016. Geographic variation in bird songs: examination of the effects of sympatric related species on the acoustic structure of songs. Acta Ethologica, 19: 81-90. (doi: 10.1007/s10211-015-0228-6) 査読有

Hamao, S., 2015. Rapid change in song structure in introduced Japanese Bush-warblers (*Cettia diphone*) in Hawaii. Pacific Science, 69: 59-66. (doi: <http://dx.doi.org/10.2984/69.1.4>) 査読有

[学会発表] (計 5 件)

濱尾章二・杉田典正・西海功, 2016. シジュウカラとヤマガラにおけるさえずりの地理的変異と種認知の攪乱. 第 71 回日本生物地理学会年次大会, 東京大学農学部 (東京・文

京区). 2016年4月17日

濱尾章二, 2014. 鳥のさえずりの地理的変異と種の認知: 方言に対する反応の非対称性. 第30回個体群生態学会大会, 筑波大学(茨城・つくば). 2014年10月11-12日

Hamao, S., 2014. Do birds recognize foreign dialect singers as the same species?: Effect of sympatric species singing similar songs. 26th International Ornithological Congress (Rikkyo University, Toshima-ku, Tokyo). 18-24, August, 2014.

濱尾章二, 2013. 南西諸島のカラ類2種のさえずりに地理的変異をもたらす要因. 日本動物行動学会第32回大会, 広島大学(広島・東広島). 2013年11月29日-12月1日

濱尾章二・杉田典正・西海功, 2013. 南西諸島における留鳥性鳥類4種の遺伝的変異とさえずりの変異. 日本鳥学会2013年度大会, 名城大学(愛知・名古屋). 2013年9月13-16日

〔図書〕(計1件)

濱尾章二, 2016. さえずりを他種が聞くと何が起こるか: 形質置換、そして種認知への影響. In 江口和洋編『鳥の行動生態学』302(237-257), 京都大学学術出版会.

〔その他〕

ホームページ等

[http://www.kahaku.go.jp/research/researcher/my\\_research/zoology/hamao/index2.html](http://www.kahaku.go.jp/research/researcher/my_research/zoology/hamao/index2.html)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

濱尾 章二 (HAMA O Shoji)

独立行政法人国立科学博物館・動物研究部・グループ長

研究者番号: 60360707

### (2) 研究分担者

( )

研究者番号:

### (3) 連携研究者

( )

研究者番号: