

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 29 日現在

機関番号：32686

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2011～2014

課題番号：23255004

研究課題名(和文) 南半球における托卵性鳥類と宿主の軍拡競争の新展開：温帯ドグマからの脱却

研究課題名(英文) Evolutionary arms race between tropical cuckoos and their hosts: Exodus from old dogma of western countries.

研究代表者

上田 恵介 (Ueda, Keisuke)

立教大学・理学部・教授

研究者番号：00213348

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,000,000円

研究成果の概要(和文)：2014年度までの4年間で、ニューカレドニアにおけるカッコウの調査はかなり大きな進展があった。野外調査はニューカレドニアにおける共同研究者、ポーランド科学アカデミーのTheuerkauf博士と共同で行った。主な成果は第26回国際鳥類学会議(東京2014)国際行動生態学会議(2014ニューヨーク)、日本鳥学会大会、日本動物行動学会大会で発表した。また国際誌へ3本の論文を発表した。社会への貢献活動として、横浜市立動物園と共催で、期間中に市民向けのシンポジウム(カグーシンポ、飛べない鳥シンポ)を2回開催した。

研究成果の概要(英文)：We succeeded to reveal the cuckoo-host arms-tace in New Caredonia. We published 3 main papers on the international journal and 12 oral and/or poster papers were presented at several academical societies. Those are often cited by many cuckoo researchers. We also symposium for citizens twice. Many people attended and we have good assessment from them.

研究分野：行動生態学

キーワード：進化 軍拡競争 カッコウ 托卵 宿主 寄生 対抗進化 ニューカレドニア

1. 研究開始当初の背景

2種の生物が影響を及ぼし合う事によって互いに進化する共進化は進化生態学の主要なトピックである。カッコウ 宿主の托卵をめぐる攻防は共進化のモデルケースの1つであり、両種の種間相互作用によって様々な形質の進化が起こっている。これまでカッコウに托卵される多くの宿主を研究・比較する事で、托卵をめぐる共進化のプロセスが解明されてきた (Brooke & Davies 1988 Nature)。

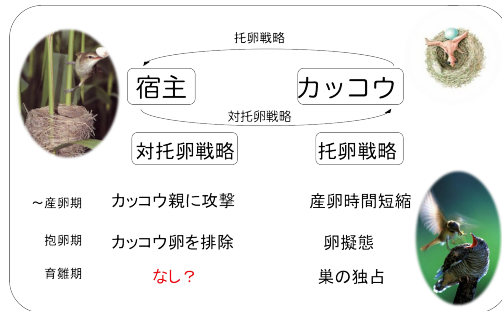


図1 托卵をめぐる共進化

たとえばカッコウ *Cuculus canorus* の卵は宿主の卵に擬態しているが、これは「宿主が卵を見分けて排除する行動」が引き金となって進化した形質である。この両者の関係は「軍拡競争型の共進化」である。このようにカッコウ 宿主の系では卵擬態や卵排除行動の進化した要因がはっきりしているため、托卵行動の進化のメカニズム解明に適した材料である。

一方、カッコウのヒナが孵化すると、宿主は姿も大きさも異なるヒナを育てる。つまり、卵の段階では両者で熾烈な共進化が起きているが、ヒナの段階ではカッコウ側が圧倒的に優位である。ヒトには容易に識別できるヒナを宿主はなぜ育てるのだろうか。これまでの有力な仮説は、宿主がカッコウのヒナを排除するために必要なヒナの識別には大きなコストがある(後述)ため、ヒナの排除行動は進化しないという仮説であった (Lotem 1993)。

しかし同じ托卵をめぐる共進化であっても、カッコウと宿主の組み合わせが変わることで異なった共進化の動態が実現する。

研究者らはこれまでほとんど研究されていなかった熱帯のカッコウ類に注目し、まずオーストラリアにおいて野外調査をおこなった結果、これまで欧米において行われたカッコウ 宿主の系とはまったく異なる進化動態が生じていることを発見し、この差異に関与する要因を数理モデルによって示し、野外で実証した。このことで熱帯のカッコウ研究が広く世界的に適應できる可能性が浮上していた。

2. 研究の目的

本研究はこれまで200年間にわたって研究さ

れ、托卵研究のモデルとされてきたカッコウの行動が、単に温帯域に生息する1種のカッコウのみによる特殊例にすぎないことを明らかにし、カッコウ類の托卵行動の進化の general rule を解明する為の研究である。本研究では南半球熱帯域のテリカッコウ属 *Chalcites* spp. の托卵習性の多様性を明らかにし、それに対する宿主センニヨムシクイ属 *Gerygone* の親が対托卵戦略としてカッコウのヒナと自種のヒナの識別に利用している形質に可塑性があるかどうかの検証をおこなう。そして他の托卵システムと比較する事で general rule の解明を目指す。この研究によって、これまで温帯性カッコウ1種をモデルとして構築された“托卵のセントラルドグマ”に真っ向から挑むことが本研究の目的である。

3. 研究の方法

本研究の研究手法は基本的には野外調査である。調査地はフランス海外領土・ニューカレドニア南部州・州立公園内、ソロモン諸島、ニューギニアである。研究対象種はカレドニアセンニヨムシクイ *Gerygone flavolateralis* と寄生種ヨコジマテリカッコウ *Chalcites lucidus* である。

野外調査の方法は、調査地内でセンニヨムシクイを探し、追跡して巣を見つける。巣の主(親)は霞み網によって捕獲し、採血及びカラーリングを足に装着する(個体標識)。採血はヒナ(センニヨムシクイ・テリカッコウ)からおこない、バッファーに保存した上、日本に持ち帰り(許可取得済み)、血液からDNAを抽出し、性判定・親子判定をおこなう。

1) ヒナ排除した個体の性別、2) 排除した親の行動を追跡し、3) ヒナ識別に用いる形質の特定を試みる。

(1) ヒナ排除行動に関わる形質の絞り込み

ビデオ映像からヒナ識別に関わる形質Xの絞り込みをはかる。これまでの調査で、卵の孵化前後の数日間に、何度も親が巣の中を覗き込む行動をする(長い時で5分以上)事がわかっていた。これは卵内のヒナに親の声を聞かせ、声を学習させている可能性が高い。本研究ではこの行動の意義を解明するために野外におけるビデオ撮影記録を利用して解明した。

(2) 野外調査(実験)による対托卵行動メカニズムの検証

熱帯のスズメ目鳥類は温帯のスズメ目鳥類に比較して産卵数が極端に少ない(多くは1~2卵)。このことは熱帯地域に生息するカッコウ類の托卵を受ける宿主では温帯地域の宿主よりもヒナ排除行動が進化しやすいと考えられる。この仮説を検証するため、研究者らはオーストラリア(熱帯:2006-2008年)、ニュージーランド(温帯:2009年)、ニューカレドニア(熱帯:2011-2014年)において4種のセンニヨムシクイ属の調査をおこ

なった。その結果、予測通り、温帯に生息する1種(産卵数:4)ではヒナ排除行動が確認できず、熱帯に生息する3種(産卵数2-3)ではヒナ排除が確認できた。センニョムシクイ類は自身のヒナのなんらかの形質(手がかり)を記憶しており、その記憶を元に巣内のヒナを識別していると考えられる。そこで本研究ではヒナ識別能力を獲得し、ヒナ排除行動をする唯一の宿主であるセンニョムシクイ属の識別メカニズムの解明を目的として野外実験を実施する。また同じメカニズムが他のテリカッコウ類、またその宿主のセンニョムシクイ類に敷衍できるかどうか、本研究では野外実験を行い、このメカニズムの一般性を検証した。

(3) より一般性を持った托卵モデルの構築

托卵された巣とされていない巣を抱卵期から育ヒナ期の間、ビデオ撮影・録音をして親の行動を観察する。録音は2日毎におこない(Panasonic RR-XS450 使用)、撮影は巣の外から24時間連続でおこなう(Archos 504 使用)。孵化前後は、小型カメラで巣内も撮影する(CONY SNK-42 使用)。撮影した動画は日本に持ち帰って解析(巣の滞在時間、給餌回数、排除行動の有無など)し、親の行動の差と排除行動の相関を検証した。また、音声解析し、抱卵期間に親が卵に声を聞かしているのかを確かめた。巣内撮影によってヒナ排除行動が録画できたので、これからヒナ識別形質Xの特定を試みた。宿主がカッコウの卵を排除するためには、カッコウの卵と自身の卵を識別する必要がある。識別するためには自身の卵の特徴を知っている(記憶している)必要がある。温帯のカッコウの宿主では野外で実際に宿主が最初の繁殖の際に自身の巣にある卵の形質を学習し、2回目以降の繁殖時に自身の記憶と異なる形質を持つ卵を排除する事が示唆されている(Moskát et al. 2010)。このシステムの場合、宿主が最初の繁殖時に托卵されると、カッコウと自身の卵を共に“自分の卵”として記憶するため、2回目以降に托卵されてもカッコウの卵を“自分の卵”として受け入れる。しかし、これと同じシステムでヒナを記憶・識別しようとする状況が異なる。カッコウ科のヒナは通常、宿主よりも先に孵化して、宿主の卵が孵化する前に巣外に放逐する。つまり、托卵された宿主はカッコウ科のヒナしか見ることができない。ゆえに、宿主が最初の繁殖で托卵されると、カッコウ科のヒナのみを記憶するため、2回目以降の繁殖は自身のヒナをすべて排除し、カッコウ科のヒナのみを育てる親になってしまう(Lotem 1993)。このようにヒナの識別には大きなコストがかかるため、ヒナの識別・排除行動は進化しないと考えられている。しかし、研究者らはこれまでの野外調査によって、テリカッコウ属のヒナはしばしば宿主のヒナと数日間、共存し、その後宿主のヒナを巣外に放逐する事を発見した。これはテリカッコウ側の利益に関わ

る動であると考えられるが、同時にヒナの比較認知ができる時間を宿主に与える為、テリカッコウのヒナにとっては不利な行動であるとも言える。研究者らはこれらの事実を考慮し、熱帯域に生息するテリカッコウ類とセンニョムシクイ類における軍拡競争の証拠を収集し、托卵鳥の共進化全体にあてはまる数理モデルを構築した。

4. 研究成果

2014年度までの4年間で、ニューカレドニアにおけるカッコウの調査はかなり、大きな進展があった。野外調査はニューカレドニアにおける共同研究者、ポーランド科学アカデミーのTheuerkauf博士と共同で行った。主な成果は第26回国際鳥類学会議(東京2014)で発表した。また横浜市立動物園と共催で、期間中に市民向けのシンポジウム(カゲーションポ、飛べない鳥シンポ)を2回開催した。

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3件)

- 1) Okahisa, Y., Nakahara, T., Sato, N. J., Theuerkauf, J. & Ueda, K.: Puddle use New Caledonian rainforest birds. *Ornithological Science* 14, 41–45 (2015). 査読あり。
- 2) Theuerkauf, J., Haneda, T., Sato, N. J., Kuehn, R., Ueda, K. & Watanabe, I.: Naturally high heavy metal concentrations in feathers of flightless Kagu *Rhynchoceros jubatus*. *Ibis* 157, 177–180 (2015). 査読あり。
- 3) Tanaka, K. D., Morimoto, G., Stevens, M. & Ueda, K.: Rethinking visual supernormal stimuli in cuckoos: visual modeling of host and parasite signals. *Behavioral Ecology* 22: 1012–1019. (2011). 査読あり。

[学会発表](計12件)

- 1) 中原亨、北村亘、岡久雄二、佐藤望、上田恵介 “画像解析による鳥類巣の隠蔽度の定量化 カレドニアセンニョムシクイを例に 東京都” 日本鳥学会2014年度大会、2014年8月21日~8月24日、立教大学(東京都、豊島区)
- 2) Sato, N. J., Okahisa, Y., Kamioki, M., Nakahara, T., Tanaka, K., Theuerkauf, J. & Ueda, K. “Evolution of bronze-cuckoo nestling ejection in *Gerygone* hosts: driven by the egg dilution effect?” 26th International Ornithological Congress, 2014年8月16日~8月22日、Rikkyo University(Tokyo, Toshima-ku)

[図書](計0件)

〔産業財産権〕

出願状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

取得状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

上田 恵介 (Ueda, Keisuke)
立教大学・理学部・教授
研究者番号：00213348

(2) 研究分担者

江口 和洋 (Eguchi, Kazuhiro)
九州大学・理学研究院・助教
研究者番号：60136421

西海 功 (Nishiumi, Isao)
独立行政法人国立科学博物館・動物研究
部・研究主幹
研究者番号：90290866

高須 夫悟 (Takasu, Fugo)
奈良女子大学・理学部・教授
研究者番号：70263423

高木 昌興 (Takagi, Masaoki)
大阪市立大学・大学院理学研究科・准教授
研究者番号：70311917

三上 修 (Mikami Osamu)
岩手医科大学・共通教育センター・講師
研究者番号：10404055