

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 9 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24405008

研究課題名(和文) マダガスカルの上陸脊椎動物群集におけるトカゲ類による情報盗用の進化と発生過程

研究課題名(英文) Evolutionary and ontogenetic mechanisms of eavesdropping by lizards in the terrestrial vertebrate community in Madagascar

研究代表者

森 哲 (Mori, Akira)

京都大学・理学(系)研究科(研究院)・准教授

研究者番号：80271005

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,500,000円

研究成果の概要(和文)：多くの動物は音声を利用して個体間の情報のやり取りを行っている。その際には、通常、情報の発信者が特定の受信者に向けて音声を発する。しかし、この過程において、第三者がその音声情報を傍受して自身に役立てることがあり、これは盗聴行動と呼ばれている。本研究では、マダガスカル熱帯乾燥林に生息するトカゲ類の盗聴行動を調査し、成長を通して盗聴行動がどのように発達してくるのか、また、その進化的獲得にはどのような環境要因が関与しているのかを解明する手掛かりを得た。

研究成果の概要(英文)：Many animals communicate each other using an auditory sense. Usually, an individual sends acoustic signals that contain some information to an intended receiver. However, during this process, another individual may be able to receive the signals and use them for its own sake. We investigated this eavesdropping behavior in lizards inhabiting a tropical dry forest in Madagascar. We examined the ontogenetic development of eavesdropping and possible environmental factors that affect the acquisition of this behavior. Our results will contribute to the understanding of evolutionary and ontogenetic mechanisms of eavesdropping behavior in animals.

研究分野：進化生態学

キーワード：生態学 行動学 進化 爬虫類 鳥類 マダガスカル 盗聴

1. 研究開始当初の背景

マダガスカル島は、アフリカ大陸の南東に位置する世界で4番目に大きい島である。この島は約1億6千年前に大陸移動によって Gondwana 大陸から離れ現在に至っている。この長期間にわたる隔離の間に他の地域では見られない独特な固有種が適応放散し、多様な種が織りなす生態系が成立した。したがって、「進化の実験室」とも呼ばれているマダガスカルの独自性を理解するためには、個々の種のユニーク性だけでなく、それぞれの種がどのような関係性を持って生物多様性を維持しているかにも注目する必要がある。

動物は、繁殖や採餌、防衛などの活動を効率よく行なうために、外界の様々な情報を利用している。個体間での情報のやりとりでは、通常、情報の発信者が、意図する受け手に向けて信号を発する。このとき発信者でも受信者でもない第三者がその信号を傍受して、自分自身の利益に活用する現象が多く動物で知られている(図1)。この「情報盗用」は、群れを成して生活する鳥類や哺乳類でよく知られており、群れ内で、情報の発信者、受信者、傍受者が存在する。一方、傍受者が、情報の発信・受信者と同所的に生息する異なる種であるケースも報告されている。

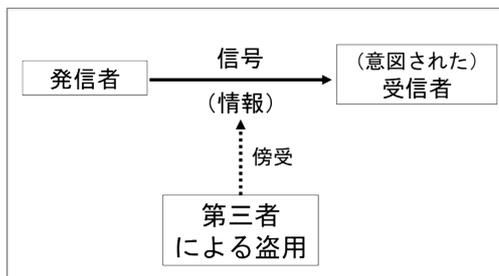


図1：情報盗用の流れ

トカゲ類は、外界認知のための感覚器として視覚および嗅覚に大きく依存している。一方、聴覚は、形態的および生理的には比較的発達しているにも関わらず、採餌や種内でのコミュニケーションにはほとんど使用していないため、トカゲ類がなぜ発達した聴覚を備えているのかはわかっていなかった。

以上のような背景のなか、我々はマダガスカルでの生態調査中に、トカゲが鳥の発する警戒声を盗聴し捕食者からの防衛に利用していることに気付き、これを野外実験によって証明した。これは、群れを作らず、種内のコミュニケーションでは聴覚を使用していないトカゲが、同所的に存在する、餌でも、捕食者でも、競争者でもない鳥の声を利用することによって、自らの生存価を高めていることを示し、一方向的な情報の盗用という生態学的な関係が鳥類とトカゲ類との間に存在することを明らかにした報告となった(図2)。同様の現象は、ガラパゴスにおいて一例知られているだけであり、トカゲ類による鳥類の警戒声の盗聴行動がどれくらい普遍的なものなのか、また、どのようにして生じる

のかは解明されていない。

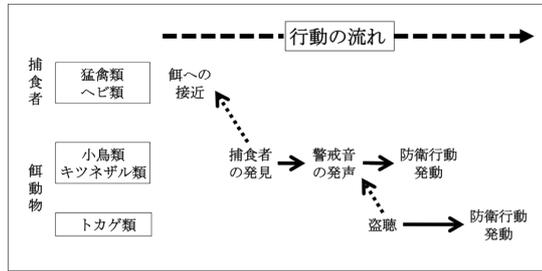


図2：トカゲ類による警戒声の盗聴行動の流れ

2. 研究の目的

本研究では、トカゲ類の情報盗用行動の進化と個体発生に関わる要因を明らかにすることを目的とし、以下の3つの視点からトカゲの情報盗用行動を調査した。

1) 情報盗用には経験がどれくらい関与しているのか？

鳥の発する警戒声が捕食者の接近を知らせる信号であるということを知り、トカゲは生まれつき分かっているのか、それとも経験により学習して反応するようになるのかを調べた。鳥の警戒声に対する反応をトカゲの幼体と成体で比較し、個体発生による変化を定量化することを目指した。

2) 情報の内容をどれくらい判別できるのか？

一部の哺乳類や鳥類では、捕食者が空から急襲してくる猛禽類なのか、地上から忍び寄ってくるヘビ類なのかによって異なる警戒声を出すことが知られている。本調査地では、キツネザルの仲間であるコクレルシファカも警戒声を出し、しかも捕食者の種類によって警戒声を使い分けているらしいことがこれまでの調査からわかっている。そこで、本種の警戒声を用い、トカゲ類は異なる捕食者に対する警戒声を聞き分けているのかを明らかにする野外実験を行った。

3) 捕食者密度や群集構成が異なる地域でも情報盗用が見られるか？

情報盗用は、頻繁に警戒声を傍受できるような環境、すなわち、捕食者密度が高く、また信号発信者も豊富でしばしば警戒声を発するような状況下で進化しやすいと予測できる。そこで、群集構成種が少なく、捕食者や警戒声を発する種が乏しい地域、あるいは捕食者密度が低い地域で、トカゲ類の盗聴行動の有無を調べ、盗聴行動の普遍性、および、その進化の動因となりうる条件を推察することを目指した。

3. 研究の方法

主な調査はこれまでと同様マダガスカル北西部に位置するアンカラファンチカ国立公園内のアンピジュルア乾燥林で行った。警戒声を頻繁に出す鳥類数種とキツネザル類

を追跡観察し、それらの捕食者に対する警戒声を録音し、また、通常のさえずりや鳴き声も録音した。これらの声をパソコン上で編集した上、対象とするトカゲにプレイバックし、その反応をビデオに録画した。体サイズの異なる幼体から成体までに同様のプレイバックを行ない、その反応を比較することによって、経験の影響を調査した。また、猛禽類に対する警戒声とヘビ類に対する警戒声との間で反応を比較することによって、トカゲ類が警戒声を聞き分けているかどうかを調べた。さらに、盗聴行動の普遍性や発生要因を調べるために、捕食者の密度が低い地域で同様の実験を行い、どの程度盗聴行動が一般的なものかを確認した。

対象としたトカゲは、これまでに盗聴行動を確認しているキュービエ-ブキオトカゲとヒラオ-オオカタトカゲの2種とした。これらは異なる科に属し、同種内の音声コミュニケーションはまったく行なわない。これらのトカゲはサンコウチョウなどの警戒声を頻繁に発する小鳥と同所的に生息しており、猛禽類やヘビ類などの共通の捕食者に狙われる。また、これらのトカゲとサンコウチョウは主に昆虫食であるため、お互いには捕食-被食の関係にはない。これまでの我々の調査により、これらのトカゲはサンコウチョウの通常のさえずりには反応せず、猛禽類の接近に対するサンコウチョウの警戒声へのみ反応して、防衛行動をとることがわかっている。具体的には、ブキオトカゲでは周囲を見渡す警戒行動の増加、オオカタトカゲでは採餌行動の一時的停止と視覚による警戒行動の増加が起る。

1つ目の課題である「情報盗用には経験がどれくらい関与しているのか」は、ブキトカゲを対象として行った。本種は比較的大型種で、幼体との体サイズの差も大きく、その大きさによって、孵化個体、1歳の未成熟個体、成体の区別が可能である。また、これまでの記号再捕獲法の結果から数年の寿命があることもわかっており、経験の影響を調査する対象種として適している。幼体は小柄であることから、成体よりもより広範囲の捕食者に襲われている。例えば、成体であれば捕食されることのないキツネザルや中型の鳥類も、幼体にとっては脅威となる。したがって、幼体は外界の様々な音声に敏感であると考えられ、鳥類の出す警戒声だけでなく、通常のさえずりや個体間の鳴き交わしの声にも反応して警戒するのではないかと予測される。すなわち、幼体のときには、とにかく周囲の動物の発する音声には見境なく反応するが、経験を通して成長していくうちに反応対象が絞られていき、成体では必要最小限の警戒声にだけ反応するという仮説を立てた。別の言い方をすると、成体による鳥類の警戒声への選択的な反応は、生まれたときは持っていないものが経験によって身に付いた結果ではなく、初めは何に対しても反応していたの

が最終的に反応の対象が限定された結果であると仮定した。これを検証するために、サンコウチョウのさえずりと警戒声をブキオトカゲの幼体から成体に至る様々なサイズの個体にプレイバックした。その反応はビデオに録画し、その後、詳細な映像解析を行った。

2つ目の課題である「情報の内容をどれくらい判別できるのか」も、ブキオトカゲを対象として行なった。調査地内ではコクレルシファカが、捕食者のタイプ、すなわち空から襲ってくる猛禽類か地上から襲ってくるヘビ類かで警戒声を変えていることが、これまでの我々の調査から示唆されている。本調査では、まずこれらの警戒声を発する状況を直接観察により確認し、さらに録音した警戒声をソナグラムによって分析してその相違を定量化した。その上でブキオトカゲが警戒声の違いを判別して異なる反応を示すかどうかを上記のプレイバック実験を行なって明らかにした。

3つ目の課題である、「捕食者密度や群集構成が異なる地域でも情報盗用が見られるか」は、オオカタトカゲを対象として行った。調査地であるアンピジュルアには、猛禽類の密度が高い森林域と比較的低いラヴェロベ湖周辺域が存在することがこれまでの調査から推察されている。この2地域で上記と同様のプレイバック実験を行い、オオカタトカゲの反応性の高さを比較した。

また、動物群集組成の異なる地域での実験を実施するための予備的調査をマダガスカル南西部のキリンディを含む5つの地域にて行った。これらの地域に生息している動物相は概ね明らかにされているものの、それぞれの食性や、捕食被食の関係、資源を巡る競争関係に関してはわかっていない。そこで、これらの基本的データを集積することを主な目的としつつ、トカゲ類による盗聴行動の実験を行なうための予備的な観察を行った。

4. 研究成果

(1) 情報盗用には経験がどれくらい関与しているのか？

頭胴長が64~170mmにわたる合計62個体のブキオトカゲを対象に実験を行った。頭部を高く持ち上げて周りを見回すなどの動的な反応の回数は、警戒声とさえずりのいずれに対しても小型の個体の方が大型の個体よりも低く、頭胴長が120cm程度になるまではその回数が増加し、それ以上のサイズの個体では安定傾向になった。これに対し、小型の個体は不動姿勢をとることが多く、静的な反応が高かった。この傾向には警戒声とさえずりとの間で明確な違いは見られなかった。

警戒声のプレイバックを聞かせ始めてからトカゲが最初に動的な反応を示すまでの経過時間は小型の個体ほど長かった。また、頭胴長が120cm程度になるまでその時間は減少し、それ以上のサイズの個体では安定傾向

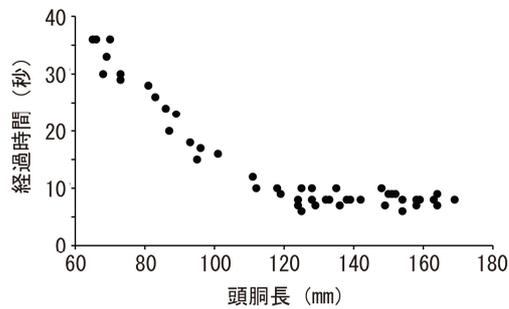


図3：警戒声に対して反応するまでの時間とトカゲのサイズとの関係

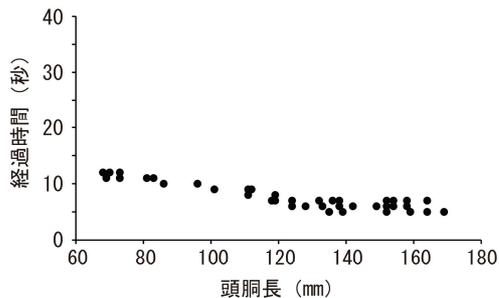


図4：さえずりに対して反応するまでの時間とトカゲのサイズとの関係

になった(図3)。これに対し、さえずりのプレイバックに対しては、最初の反応までの経過時間は小型個体の方が長い傾向があるものの、大型個体との差は、警戒声に対するときほど顕著ではなかった(図4)。

以上の結果から、幼体は警戒声やさえずりが聞こえても、動的な反応をするまでには時間がかかり、最初の反応の仕方は不動の姿勢をとって捕食者から自分の存在を見つけられにくくすることであると考えられる。これに対し、成体は警戒声やさえずりに対してすばやく反応し、視覚的にまわりを見回して、捕食者に関するさらに詳しい情報を収集するための警戒行動をとると見なせる。この反応性の違いには学習が関与している可能性が高いが、これを確証するためには、同一個体を用いての追跡調査などを今後実施する必要がある。

(2) 情報の内容をどれくらい判別できるのか？

音声分析の結果、コクレルシファカの猛禽類に対する警戒声と地上性の捕食者に対する警戒声は異なることが確認された。合計18個体のプキオトカゲ成体に対して、これらの警戒声をプレイバックしたところ、警戒声に対して動的な反応回数がやや高まったものの、基準値と比べて統計的に有意な差は見られなかった。さらに、動的な反応を示す頻度に2種類の警戒声の間で有意な差は認められなかった(図5)。

プキオトカゲの反応に警戒声の種類による差が認められなかった理由として、少なくとも2つの可能性が考えられる。一つ目は、

本結果が予備的解析に基づくことが原因とする考えである。プキオトカゲの動的な反応にはいくつかの行動パターンがあるが、今回の行動解析では、動的な反応を一括してまとめて比較した。今後、より詳細な行動カテゴリーに分けて比較することにより、両者間で差が検出される可能性が考えられる。

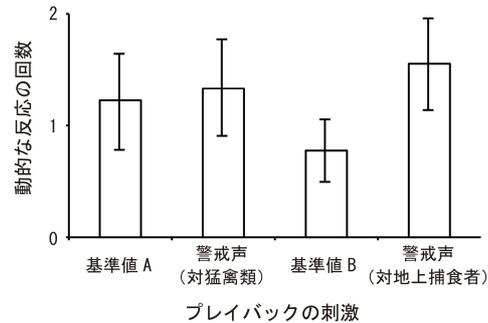


図5：シファカの警戒声に対するトカゲの反応

2つ目は、プキオトカゲはコクレルシファカの警戒声にはそもそも反応しないという可能性である。本調査地内では、これまでの実験で使用してきたサンコウチョウに比べて、コクレルシファカの警戒声聞こえてくる頻度はかなり低い傾向がある。そのため、プキオトカゲにとってコクレルシファカの警戒声に反応するような選択圧が働きにくい、あるいは、学習する機会が少ないのかもしれない。実際、反応回数は2回程度と低く、プキオトカゲはコクレルシファカの警戒声には反応していないと結論するのが妥当かもしれない。

(3) 捕食者密度が異なる地域でも情報盗用が見られるか？

サンコウチョウの警戒声に対するオオカタトカゲの反応は、猛禽類の少ないラヴェロベ湖周辺の個体の方が森林域の個体よりも低い傾向が見られた。また、この違いは小型の個体においてより顕著である傾向が見られた。本実験のデータ解析は現在進行中であり、今後、より詳細な分析を実施する予定である。

上記の3つの課題と並行して、アンピジュルア乾燥林における陸生動物群集の生態的繋がりを解明するための様々な調査を行った。これには、安定同位体を用いた食物網におけるトカゲ類の位置の地域間比較、テンレックの音声による外界認知能力の検証実験、種子分散におけるキツネザル類の生態学的役割、および、アリとヘビ類との被食捕食と共生関係の行動学的実験などが含まれる。さらに、他の森林域との将来的な比較のための予備的調査を南西部のキリンディとイファティ、東部のイビティ、および、北部のアンカラナとアンプル山にて実施し、爬虫両棲類相や昆虫類相の把握、鳥類の繁殖生態の解明に努めた。

これまで、警戒声の盗聴に関する研究は鳥類と哺乳類を扱ったものがほとんどであり、社会的なグループを作らず、種内での音声コミュニケーションも行わないトカゲ類では稀な減少であると考えられていた。本研究の結果は、トカゲ類における盗聴行動の存在を確証するとともに、その個体発生や進化の過程を推察する手掛かりも提供するものである。情報の盗用行動は多くの動物群において捕食回避以外の様々な状況下でも見られるが、その獲得過程には未知の部分が多く、本研究成果は、情報盗用行動の進化や至近的メカニズムの解明の一助となると期待される。

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計12件)

Ikeuchi, I. and A. Mori. 2014. Natural history of a Madagascan gecko *Blaesodactylus ambonihazo* in a dry deciduous forest. *Current Herpetology*, 33(2): 161–170. DOI 10.5358/hsj.33.161 査読有

Sato, H., S. Ichino, and G. Hanya. 2014. Dietary modification by common brown lemurs (*Eulemur fulvus*) during seasonal drought conditions in western Madagascar. *Primates*, 55: 219-230. DOI 10.1007/s10329-013-0392-0 査読有

Nakamura, M., H. Rakotomanana, and R. S. Rakotosoa. 2013. Additional reports on the breeding ecology of Chabert's Vanga *Leptopterus chabert* and Red-tailed Vanga *Calicalicus madagascariensis*. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, 45: 53-58. 査読有 URL: <http://www.yamashina.or.jp/hp/kankobutu/kankobutsu.html#journal>

Ito, R., I. Ikeuchi, and A. Mori. 2013. A day gecko darkens its body color in response to avian alarm calls. *Current Herpetology*, 32(1): 26–33. DOI 10.5358/hsj.32.26 査読有

Sato, H. 2013. Seasonal fruiting and seed dispersal by the brown lemur in a tropical dry forest, north-western Madagascar. *Journal of Tropical Ecology*, 29: 61-69. DOI 10.1017/S0266467413000011 査読有

Randriamahazo, H. J. A. R. and A. Mori. 2012. Examination of myrmecophagy and herbivory in the Madagascan spiny-tailed Iguana, *Oplurus cuvieri* (Reptilia: Opluridae). *Current Herpetology*, 31(1): 8–13. DOI 10.5358/hsj.31.8 査読有

Ikeuchi, I., M. Hasegawa, and A. Mori. 2012. Characteristics of sleeping sites and timing of departure from them in a Madagascan diurnal gecko, *Lygodactylus tolampyae*. *Current Herpetology*, 31(2): 107–116. DOI 10.5358/hsj.31.107 査読有

[学会発表](計22件)

Kawai, U., G. Perry, M. Hori, J. Horita, and A. Mori. Trophic dynamics of lizard community in Madagascar. 日本生態学会第62回大会. 2015年3月19日. 鹿児島大学, 鹿児島.

Ito, R. and A. Mori. Non-vocal lizards in Madagascar eavesdrop on avian alarm calls. Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists. 3 August 2014. Chattanooga, U.S.A.

Kojima, Y., T. Jono, and T. Mizuno. Ant-snake interplay in Madagascar. European Conference on Behavioural Biology. 19 July 2014. Prague, Czech.

伊藤亮, 森哲. マダガスカルのとカゲ類による未経験の警戒音声に対する反応. 日本生態学会第60回全国大会. 2014年3月7日. 静岡県コンベンションアーツセンター, 静岡.

中村雅彦, R. S. Rakotosoa, and H. Rakotomanana. マダガスカル固有種カタアカオオハシモズの繁殖生態. 日本鳥学会2013年大会. 2013年9月19日. 名城大学農学部, 名古屋.

Sato, H, F. B. Ralainasolo, L. G. Woolaver, and J. H. Ratsibazafy. Dietary flexibility and seed dispersal of *Eulemur* sp.: Responses to seasonality and habitat disturbance. The 25th Congress of the International Primatological Society. 13 August 2014. Hanoi, Vietnam.

伊藤亮, 森哲. 鳥類が発する未経験の警戒音声に対するとカゲ類の反応. 日本動物学会第84回大会. 2013年9月28日. 岡山大学津島キャンパス, 岡山.

Kawai, U., G. Perry, M. Hori, J. Horita, and A. Mori. Diet of *Hemidactylus frenatus* introduced in Ankarafantsika National Park, Madagascar. Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists. 12 July 2013. New Mexico, USA.

Jono, T. Signal alternative to body size: function and evolution of male-specific ornament used in ritual fighting of

chameleons. The 2nd International Seminar on Biodiversity and Evolution. 11 June 2013. Kyoto University, Kyoto.

Kawai, U., A. Mori, J. Horita, M. Hori, and G. Perry. Analysis of diet and trophic position of lizards in a dry forest of northwestern Madagascar, using stomach contents, feces, and stable isotopes. The 7th World Congress of Herpetology. 11 August 2012. British Columbia, Canada.

〔図書〕(計2件)

森哲. 2013. 両生類・爬虫類—多様なカエル、奇妙なトカゲ、やっぱり嫌われるヘビ. 65-69p. 飯田卓・深澤秀夫・森山工(編著). マダガスカルを知るための62章. 明石書店, 東京.

佐藤宏樹. 2012. キツネザルの昼と夜の行動の謎を解く. 106-111p. 中川尚史・友永雅己・山極壽一(編), 日本のサル学のあした 霊長類研究という「人間学」の可能性, 京都通信社, 京都.

〔その他〕

英語およびマダガスカル語での解説付きのカラー写真入りフィールドガイドブック「A Photographic Guide to the Reptiles and Amphibians of Ampijoroa」を作成し、マダガスカルのアンカラファンチカ国立公園およびアンタナナリブ大学に合計200冊を寄贈した。

6. 研究組織

(1) 研究代表者

森 哲 (MORI, Akira)
京都大学・大学院理学研究科・准教授
研究者番号: 80271005

(2) 研究分担者

中村 雅彦 (NAKAMURA Masahiko)
上越教育大学・学校教育研究科・教授
研究者番号: 90272880

堀 道雄 (HORI Michio)
京都大学・大学院理学研究科・名誉教授
研究者番号: 40112552

長谷川 雅美 (HASEGAWA Masami)
東邦大学・理学部・教授
研究者番号: 40250162

(3) 研究協力者

伊藤 亮 (ITO Ryo)
京都大学・霊長類研究所・ポスドク研究員

佐藤 宏樹 (SATO Hiroki)
京都大学・霊長類研究所・ポスドク研究員

児島 庸介 (KOJIMA Yosuke)
京都大学・大学院理学研究科・日本学術振興会特別研究員 PD

河合 潮 (KAWAI Ushio)
Texas Tech University・博士課程大学院生

城野 哲平 (JONO Teppei)
成都生物研究所・ポスドク研究員

(4) 海外研究協力者

RAKOTONDRAPARANY Felix
アンタナナリブ大学・理学部・教授

RAKOTOMANANA Hajanirina
アンタナナリブ大学・理学部・教授