

令和 2 年 6 月 30 日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H06177

研究課題名(和文)雌雄に備わる複雑な性的信号の進化：鳴禽類の性淘汰再考にむけて

研究課題名(英文)Evolution of complex sexual signals shared between males and females of songbirds

研究代表者

相馬 雅代(Soma, Masayo)

北海道大学・理学研究院・准教授

研究者番号：00578875

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,400,000円

研究成果の概要(和文)：カエデチョウ科鳥類は、求愛ダンス・歌・羽装の「派手」さや、それがどれほど雌雄間で共有されているかに関して、著しい種間多様性を呈する。本研究では、このような性的信号の多様性が、機能および進化の観点からなぜもたらされているか検討をおこなった。行動学的な検討から明らかになったのは、歌とダンスが同時に表出される行動であっても、異なる役割を担っていることである。具体的には、歌は個体の質を反映する信号となっているのに対し、ダンスは雌雄間の相互的コミュニケーションとして機能し、つがいの絆に寄与していた。さらに、系統種間比較解析からは、羽の模様派手さとダンスの複雑さの間の相関が明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

鳥類の複雑な求愛コミュニケーションの進化は、生物の多様性を理解する上でも、人をはじめとする動物のコミュニケーション行動を考える上でも、重要な題材である。本研究の主たる研究成果のひとつは、一夫一妻制で長くつがいの絆をはぐくみ協力して繁殖するような生態をもつ動物において、雌雄の相互的コミュニケーションは非常に重要であることを明らかにした点である。このことは、従来の性淘汰研究の枠組みでは見過ごされがちだった、雌雄に共有される性的シグナルの進化の理解に大きく寄与している。

研究成果の概要(英文)：Estrildid finches are known for great interspecific diversity in the degree of elaboration in courtship dance, song and plumage coloration and also for the considerable sex differences in these traits within species. The present series of studies examined the function and evolution of such diverse sexual signals. Ethological studies revealed that song and dance have different functions even when they are expressed simultaneously. Song serves as a condition dependent signal giving a clue for mate choice, while dance plays an important role in pair bonding. Phylogenetic comparative studies also showed that song and dance evolved independently. However, plumage pattern conspicuousness and courtship dance complexity are correlated among species, meaning that static and dynamic aspects of visual sexual signals are interlinked with each other.

研究分野：動物行動

キーワード：鳴禽類 性淘汰 求愛 進化 歌

1. 研究開始当初の背景

ダーウィンから現在にいたる進化生物学の流れの中で、飾り羽やさえずりのような装飾的な形質の進化は、性淘汰の文脈で十分に説明されたかのように見える。確かに、性淘汰圧の強い鳥種では、複数の感覚モダリティにまたがる「派手な」装飾や行動がオスに備わる。しかしその反面、雌雄両方に性的信号が進化するのにはなぜなのかは、メスによる配偶者選好だけでは当然説明できない。さらに、過去の研究の多くは、単一の形質の機能と進化に焦点をあてがちで、なぜ複数の形質（たとえば羽装・歌・ダンスの3形質）が揃って進化したのか、という問いに直接答えてはいない。特に、スズメ目鳥類の大半が、主に歌を求愛に用いる分類群（鳴禽類）と、主にダンスを求愛に用いる分類群（亜鳴禽類）とに大別されるのに対し、カエデチョウ科鳥類は歌とダンスの双方が求愛に寄与している可能性がこれまで指摘されてきた。オスは歌のほかにもダンスを持ち、鳥種によってはメスもこれらを共有する。さらに、羽装の鮮やかさも種間で多様であり、一部の種では性的二型を呈する。この多様性に注目することで、性淘汰進化の見どころがらだった側面の理解に寄与するだろうと期待した。

2. 研究の目的

本研究は、カエデチョウ科鳥類の性淘汰形質（羽装・歌・ダンス）の多様性に焦点をあて、なぜ複雑な（複数要素・複数感覚モダリティにまたがる）性的信号の進化がおこったか、なぜ雌雄で「派手で」装飾的な性淘汰形質が共有されるような進化がおこったか、という二つの問いの解明を目指した。

カエデチョウ科鳥類は全般に、性淘汰圧の主要因とされる配偶システムに関しては一様であり、社会的な一夫一妻である。これは、一般的に性淘汰圧の強い一夫多妻種やレック繁殖種で複雑な性的信号が進化することとは一致しない。そこで、

(1) 複数の性的信号が存在するのは、それぞれが異なる情報を伝えているから

(2) 派手で複雑な性的信号は、雌雄の双方向的配偶者選択に寄与している

という可能性を予測した。この二つの予測は相互排他的ではない。なお、カエデチョウ科は明確ななわばりを持たないため、性淘汰形質が同性個体間の競争にはほとんど用いられない（同性内性淘汰の影響が希薄である）こと、つがいの絆が強く、非繁殖期もずっと雌雄で添い遂げることも、これらの二つの予測を下支えしている。

3. 研究の方法

本研究は、以下の2つのアプローチからの検討をおこなった（表）。

表. 本研究のアプローチ

アプローチ	対象鳥種	方法
行動実験・解析	ブンチョウ <i>Lonchura oryzivora</i> ジュウシマツ <i>Lonchura striata domestica</i> セイキチョウ <i>Uraeginthus</i> spp.	飼育個体群の繁殖、行動観察、 行動実験
種間比較	カエデチョウ科全 134 種	文献からのデータ収集と系統種 間比較解析

種間比較においては、羽装・歌・ダンスの3形質が独立に進化したかどうか、またどのような生態要因と関わって進化したかを検討した。行動実験では、主に歌とダンスの2形質に焦点をあて、これらの行動がコードする情報が何を伝えているのか検討した。さらに、行動の至近要因としてその発達および個体発生にも着目し解析をおこなった。

4. 研究成果

(1) 求愛歌と個体の質

カエデチョウ科の主要鳥種は *open-end learner* であることが知られている。すなわち、歌学習が発達初期に限定され、その後は固定化した歌をうたいつづける。そのため、各オス個体の持つ歌音素のレパートリー数やそのシーケンスといった特徴は、学習固定化後は生涯ほとんど変化せず、果たしてそれがオスの質と結びついているか、メスの配偶者選択の指標となる情報をどれほどコードしているかは不明であった。しかし、ジュウシマツの栄養操作と歌解析により、成鳥の栄養を短期的に向上させると歌の持続時間とテンポが長くなることがわかった (Yamada & Soma 2016)。さらに、同様の歌変化はブンチョウにおいて、年齢が上がることや (Otsuka, Ota, Soma in prep), メスを前に求愛することに伴っても引き起こされることが一連の研究からわかった。つまり、一見ほとんど一定に見える歌は、年齢や栄養のような個体の質と関わる要因や、メスがいるかどうかの社会的文脈を反映し、微細ながらも確実に変化しており、配偶者選択に寄与する情報をコードしていると考えられる。

(2) 求愛ダンスと相互配偶者選択

カエデチョウ科鳥類の求愛に含まれるダンスは、歌とは対照的である。カエデチョウ科の多くで、歌がオスのみの行動なのに対し、ダンスは雌雄に共有されている (Soma & Garamszegi 2015)。ブンチョウを対象とした行動観察および解析からは、ダンスを用いたデュエット様の行動が雌雄の双方向的コミュニケーションとして交尾成功に直結していることがわかった (Soma & Iwama 2017)。このことは、ダンスが相互的配偶者選択のために進化したことを示唆する。さらに、このダンス行動は、雌雄ともに発達期の頻繁な「練習」を要することもわかった (Soma et al. 2019)。歌とは異なり、ダンスの行動要素は社会学習によって獲得されるものではないものの、その発達に社会的要因が寄与していることから、社会的促進の行動形成への影響が伺える。

また、セイキチョウを用いた行動実験からも、一夫一妻制のつがい関係におけるダンスの役割が明らかになった。観客効果 (第三者効果, *audience effect*) とは、行動を授受する2個体のほかに、第三者がいることで行動に何らかの影響を受けることを指す。セイキチョウの求愛において、第三者の存在の影響を検討したところ、求愛を交わす雌雄2個体以外に第三者がいると、ダンスの頻度が高くなることがわかった (Ota, Gahr, Soma 2018)。雌雄どちらが求愛する場合でも、第三者の存在は求愛ダンスを増加させ、第三者が異性個体である場合に一層その影響は顕著だった。その一方、求愛歌の頻度は逆に第三者の存在によって抑制された。このような観客効果の求愛への影響は、ダンス行動によって自身のつがい相手を同性ライバルから守る (配偶者防衛) ためだけでなく、つがいの絆を誇示し、つがい相手へ忠誠を示す機能があると考えられる (Ota, Gahr, Soma 2018, 図1)。

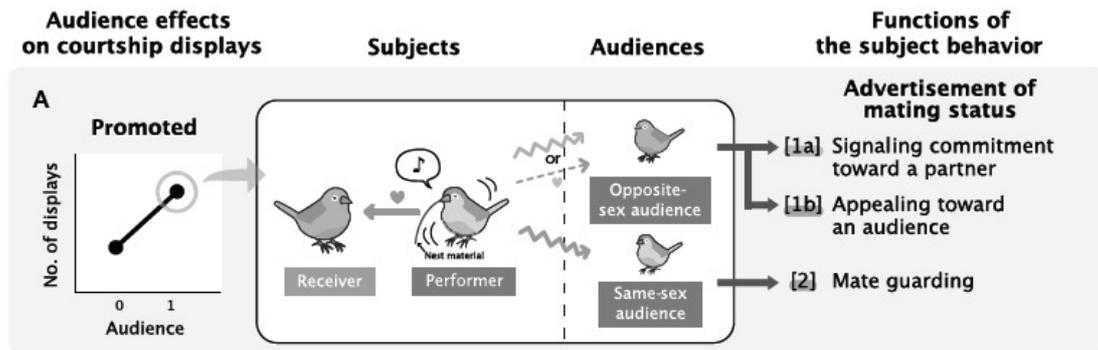


図 1. セイキチョウの求愛にみられる観客効果 (Ota, Gahr, Soma 2018 より)

(3) 羽装・歌・ダンスの関係

カエデチョウ科の求愛は、複数感覚モダリティにまたがる信号である。視覚信号としてダンスと羽装、聴覚信号として歌がある。さらに、ダンスによって非発音を出す場合もあることがわかってきた (Soma & Mori 2015, Ota, Gahr, Soma 2017)。しかし、過去の系統種間比較解析、および新たにおこなった解析いずれにおいても、歌・ダンス・羽装の3形質が、ほぼ独立に進化してきたことが示されている (Soma & Garamszegi 2015, Gomes et al. 2017, Soma 2018)。すなわち、歌形質の複雑さ、ダンスの複雑さ、羽の色の華やかさの間には、進化的な相関はない。このことは、行動研究からの知見と一致する。

しかし、羽装の派手さを色ではなく模様に関して定量してみると、それとは異なる結果が得られた。カエデチョウ科は、羽に模様を持つ種が多い。しかも、そのような模様が全身を覆っているのではなく、喉元や脇腹付近だけに部分的にみられる。これは、カエデチョウ科鳥類の雌雄が、止まり木上でごく近接した際に求愛ダンスを呈することと関連している可能性がある。実際、求愛の際に模様がある部分だけを膨らませる鳥種もあり (Mizuno & Soma in prep)、系統種間比較からは、求愛ダンスが複雑な鳥種では模様も派手になる傾向が見出された (Soma & Garamszegi 2018)。さらに模様の派手さは、種内托卵がある種で顕著に高く、種間の個体間競争と羽装信号の関係が示唆される。

これまで鳥類の性的信号に関しては、視聴覚信号のみが調べられてきた。しかし、本研究では振動信号も求愛に寄与している可能性が示唆された (Ota, Gahr, Soma 2017)。止まり木上での求愛ダンスは、特にタップダンス様のステップにおいて止まり木に振動を伝えている可能性が高い (Ota & Soma in prep)。このことは、鳥類の性的信号の感覚モダリティに関して、まったく新奇の見地を提供するものといえる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 9件 / うち国際共著 4件 / うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Soma M, Iwama M, Nakajima R, Endo R	4. 巻 6
2. 論文標題 Early-life lessons of the courtship dance in a dance-duetting songbird, the Java sparrow	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 190563 ~ 190563
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsos.190563	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 Ota N, Gahr M, Soma M	4. 巻 4
2. 論文標題 Couples showing off: Audience promotes both male and female multimodal courtship display in a songbird	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 eaat4779
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.aat4779	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 該当する
1. 著者名 Soma M, Garamszegi LZ	4. 巻 29
2. 論文標題 Evolution of patterned plumage as a sexual signal in estrildid finches	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Behavioral Ecology	6. 最初と最後の頁 676-685
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/beheco/ary021	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 該当する
1. 著者名 Adachi H, Soma M	4. 巻 69
2. 論文標題 Vocalization can mediate male? male sexual interactions in Java sparrows	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Animal Biology	6. 最初と最後の頁 5-15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1163/15707563-00001051	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 Soma M	4. 巻 68
2. 論文標題 Sexual selection in Estrildid finches, with further review of the evolution of nesting material holding display in relation to cooperative parental nesting	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Japanese Journal of Animal Psychology	6. 最初と最後の頁 121-130
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2502/janip.68.2.2	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 相馬 雅代	4. 巻 42
2. 論文標題 歌鳥の雌雄の音声コミュニケーション	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 騒音制御	6. 最初と最後の頁 161-164
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 Yamada K & Soma M	4. 巻 47
2. 論文標題 Diet and birdsong: short-term nutritional enrichment improves songs of adult Bengalese finch males	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Journal of Avian Biology	6. 最初と最後の頁 865-870
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jav.00979	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 Ota N, Gahr M & Soma M	4. 巻 26
2. 論文標題 Songbird tap dancing produces non-vocal sounds	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Bioacoustics	6. 最初と最後の頁 161-168
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09524622.2016.1231080	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 該当する

1. 著者名 Soma M & Iwama M	4. 巻 12
2. 論文標題 Mating success follows duet dancing in the Java sparrow	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 PLoS ONE	6. 最初と最後の頁 e0172655
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi:10.1371/journal.pone.0172655	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 Gomes A. C. R., Funghi C., Soma M., Sorenson M. D., Cardoso G. C.	4. 巻 30
2. 論文標題 Multimodal signalling in estrildid finches: song, dance and colour are associated with different ecological and life-history traits	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 1336 ~ 1346
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.13102	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 該当する

[学会発表] 計22件(うち招待講演 4件/うち国際学会 6件)

1. 発表者名 Soma M
2. 発表標題 Dance as mutual courtship communication in Estrildid finches
3. 学会等名 55th Annual Conference of Animal Behavior Society (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Honor S, Soma M
2. 発表標題 The potential for hand-raised Java sparrows (<i>Lonchura oryzivora</i>) to synchronize courtship behaviour with that of a human
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 相馬雅代
2. 発表標題 歌って踊って魅せる 鳥の求愛コミュニケーション
3. 学会等名 「センサ・マイクロマシンと応用システム」シンポジウム(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小穴直・相馬雅代
2. 発表標題 Directed songとundirected songの比較によるブンチョウの歌構造の理解
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 水野歩・相馬雅代
2. 発表標題 コモンチョウの小紋模様における視覚的シグナルの性差
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中谷操希・相馬雅代
2. 発表標題 巣材を用いたディスプレイ：カエデチョウ科鳥類のstraw displayの種間比較
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 島崎稜也・相馬雅代
2. 発表標題 雌ブンチョウの求愛ダンス - 雌の積極的な求愛は質を反映するか？
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 相馬雅代
2. 発表標題 系統種間比較からとらえるカエデチヨウ科鳥類の求愛行動の進化
3. 学会等名 日本鳥学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 安達寛子・相馬雅代
2. 発表標題 ブンチョウにおける同性間の絆形成と性行動
3. 学会等名 第8回日本性科学会学術集会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 水野歩・相馬雅代
2. 発表標題 カエデチヨウ科羽装における模様の進化のなぞ
3. 学会等名 日本動物学会北海道支部例会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Adachi H & Soma M
2. 発表標題 Vocalizations can mediate same-sex "love" in male Java sparrows
3. 学会等名 International Bioacoustics Congress 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Soma M
2. 発表標題 Dance as mutual courtship communication in Estrildid finches
3. 学会等名 55th Annual Conference of Animal Behavior Society (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 相馬雅代
2. 発表標題 カエデチヨウ科鳥類の派手で複雑な求愛行動の謎
3. 学会等名 日本動物行動関連学会・研究会合同大会 KOUODU 2017 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 中谷操希・相馬雅代
2. 発表標題 求愛に小道具を使う鳥：セイキチヨウ求愛ディスプレイにおける巣材の選好性
3. 学会等名 日本動物行動関連学会・研究会合同大会 KOUODU 2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 安達寛子・相馬雅代
2. 発表標題 ブンチョウの同性間における絆形成
3. 学会等名 日本動物行動関連学会・研究会合同大会 KOUODU 2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 遠藤理香・相馬雅代
2. 発表標題 ブンチョウの視覚的求愛ディスプレイの左右性，その機能と発達
3. 学会等名 日本動物行動関連学会・研究会合同大会 KOUODU 2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Soma M & Iwama M
2. 発表標題 Function of audio-visual courtship signals in the Java sparrow: the relative importance of duet dance and male song
3. 学会等名 8th European Conference of Behavioural Biology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Gomes ACR, Funghu C, Soma M, Sorenson MD & Cardoso GC
2. 発表標題 The evolution of song, dance and color in estrildid finches indicates diverse ecological and life-history drivers of multi-modal signalling
3. 学会等名 Soiedade Portuguesa de Etologia (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 柴田真里・相馬雅代
2. 発表標題 恋する文鳥のディスプレイ ~歌とダンスの統合~
3. 学会等名 日本動物行動学会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 太田菜央・Manfred Gahr・相馬雅代
2. 発表標題 音を出すためのタップダンス - ルリガシラセイキチョウの求愛ディスプレイ -
3. 学会等名 日本動物行動学会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 太田菜央・Manfred Gahr・相馬雅代
2. 発表標題 ルリガシラセイキチョウ雌雄における求愛ディスプレイの第三者効果
3. 学会等名 日本鳥学会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Ota N, Gahr M & Soma M
2. 発表標題 Audience promotes courtship dancing exchanged between sexes of a songbird
3. 学会等名 6th congress of the International Society for Behavioral Ecology (国際学会)
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 相馬雅代	4. 発行年 2019年
2. 出版社 一色出版	5. 総ページ数 432
3. 書名 第4章カエデチヨウ科鳥類の性淘汰と雌雄コミュニケーションの進化 (『遺伝子から解き明かす鳥の不思議な世界』上田恵介 編)	

〔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
--	---------------------------	-----------------------	----