

令和元年6月11日現在

機関番号：10101

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2016～2018

課題番号：16K14796

研究課題名(和文)衛星追跡で解明する生得的なさえずりを持つ鳥類アカショウビンの生態的種分化

研究課題名(英文)Clarification on ecological speciation of the Ruddy Kingfisher with intrinsic advertising calls by a satellite tracking method.

研究代表者

高木 昌興 (Takagi, Masaoki)

北海道大学・理学研究院・教授

研究者番号：70311917

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：アカショウビンの広告声は島によって異なり、その違いは島の環境騒音が大きい周波数帯を回避した結果と考えられた。音声再生実験は、同じ島の他個体の広告声により強く反応することを検出した。広告声の認識は島が単位と考えられた。広告声への反応の違いは、出生島嶼を同じくする同類交配による交配前隔離の存在を示唆する。mtDNA-COI領域の解析は琉球列島が大きく遺伝的に二分されることを示した。遺伝的二系統の分布と広告声の周波数の分布は一致した。琉球列島のアカショウビンは、往来が可能な島間でも、それぞれの島における環境騒音に局所適応した広告声の特徴が、交配前隔離を成立させ、遺伝子交流を妨げている可能性を示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

鳥類の移動能力は大きい。本研究のアカショウビンは、1000km以上離れたフィリピン島の島嶼まで海上4000mの高度を飛翔し移動することをGPSデータロガーが明らかにした。一方、往来が可能と考えられる琉球列島の島間では、移動が制限されていることが、遺伝的な構造の存在によって確かめられた。ある島で生まれた雄のアカショウビンが異なる島に移動して繁殖を試みても、なわばり防衛ができず配偶できない可能性がある。局所適応の結果生じた生得的な鳴き声は、交配前隔離に貢献することになる。すなわち本研究は生物一般においてもあまり例がない生態的種分化の事例を提供するものであり、鳥類において確認されたことは特筆に値する。

研究成果の概要(英文)：Advertising call of Ruddy Kingfishers spectrographically differed among islands in the Ryukyu Islands. It was suggested that the differences were evolutionally fixed with escaping specific environmental noises in each island group. Playback experiments detected that their advertising calls by other individuals on a same island induced stronger responses than on the other islands. The difference suggests that island assortative mating occurred in the Ruddy Kingfisher. They might have a mechanism of reproductive isolation before mating. There were two haplogroups of mtDNA-COI in Ruddy Kingfishers in the islands. The genetic structure corresponded to distribution in types of their advertising calls. Even if Ruddy Kingfishers can easily fly into a lot of islands, they should be faithful to their natal islands. Because their intrinsic advertising call must adapt to their natal environments, they cannot hold their territories, and cannot get their breeding mates on an immigrated island.

研究分野：進化生物学

キーワード：アカショウビン 非鳴禽類 鳴き声 局所適応 環境騒音 交配前隔離機構 生態的種分化 GPSデータロガー

1. 研究開始当初の背景

キバラモズヒタキ 70 亜種が側所的に分布し、世界で最も種分化が進みつつある種とされる。これは鳥の種分化が地理的障壁による物理的な隔離だけに依存するのではないことを示している。また亜種数が多い種は生まれた場所から繁殖場所への移動距離が短いことが知られている。これは局所適応が移動分散を制限する結果と推察されるが実証例がない。私は琉球列島のアカショウビン *Halcyon coromanda* の広告声の周波数が、セミ類の声の周波数を避けた帯域にあることを発見した。セミ類の鳴き声は環境騒音であり、アカショウビンの鳴き声の音響特性は、環境騒音に対する局所適応といえる。広告声が環境騒音に埋もれる地域への移動分散は、広告声の広告機能を発揮できず、配偶者を獲得できないと考えられる。

2. 研究の目的

生息地の音響環境の違いに応じて、さえずりに使われる周波数帯が変化する感覚便乗の存在が多く鳥類で示されてきた。音響環境は音の減衰率と環境騒音の周波数分布で表され、高緯度地域と比べて低緯度地域ほど、密な植生による高周波数音の減衰が起こりやすく、セミなどの昆虫による高周波数帯での環境騒音が大きい。このため、種間比較を行った研究では、低緯度地域や植生が密な森林に生息する鳥種ほど低周波数域でさえずる進化的な制約を受けていた。異なるさえずりをもつ者同士では、遺伝子流動が減少し、生態的種分化のきっかけとなることが考えられる。しかし、さえずりを種内で比較した場合は、集団間での音響環境に応じたさえずりの違いと集団の遺伝的構造は必ずしも対応関係がなかった。これは対象とされた種がさえずりを学習する鳴禽類であり、出生地外の生息地に分散した場合にも分散先のさえずりを学習で獲得できるためであると考えられる。このような種では、集団ごとのさえずり周波数の違いは、出生地外への分散を妨げない。

本研究では、「さえずり」を学習しない非鳴禽類という観点からアカショウビンを捉え研究を推進した。雄のアカショウビンは、繁殖期に『キョロロロロロ』という声を発する。この声には、なわばりの主張と配偶者としての雌を誘引する機能があると考えられる。このような鳴き声は一般に「さえずり」と表現されるが、「さえずり」は学習によって構成されるものであるため、本研究では「さえずり」の用語を使用せず、機能面に着目し、広告声という用語を用いる。

本研究では、アカショウビンの広告声の音響特性が、主にセミ類の種構成の違いにしたがって島間で異なり、アカショウビンが島間で遺伝的に分化していることを示す。宮古島のアカショウビンに宮古島の他個体の広告声と他の島の広告声を聞かせる実験を行い、反応の強さを評価する。さらに本研究では、移動分散、および配偶者選択の過程を衛星追跡 GPS により解明する予定であった。しかし改定された国内の電波法により、小型アルゴス GPS の輸入が許可されず実施できなかった。その代わりとして GPS データロガーを用い、宮古島の個体群を対象に渡り経路の解明を目指した。渡りのルートや繁殖地および越冬地を知ることが、種分化や亜種形成の過程を理解する上で重要な情報をもたらす。

3. 研究の方法

沖縄県宮古島、伊平屋島、鹿児島県奄美大島の 3 島において、アカショウビンの繁殖期である 4 月から 6 月にかけて野外調査を行った。調査内容は、アカショウビン雄の広告声の録音、環境騒音の録音、およびプレイバック実験である。プレイバック実験とは、予め録音した広告声をスピーカーから流し、その音を聞いた個体の行動を評価するものである。

沖縄県宮古島、伊平屋島、鹿児島県奄美大島において、広告声を録音した。また、環境騒音を録音した。録音ファイルから、広告声が活発な日の出前から日の出後まで広告声を抽出した。抽出ファイルから録音場所ごとに環境騒音の音量の周波数分布を

表すスペクトラムを生成した。

プレイバック実験は宮古島の集団に対して行った。再生音声への鳴き返しの反応は、生殖隔離の有無を調べる方法として一般的に使われている。奄美大島、伊平屋島で録音した声、および宮古島内でもプレイバック実験を行う調査地から離れ、個体の行き来がないと想定される場で録音した声を用いた。音声再生後の鳴き返しの回数を計測した。

琉球列島の遺伝的構造を明らかにするために、韓国、本州を含め、データベースから得たミトコンドリア DNA-COI 領域の配列、および山階鳥類研究所所蔵のサンプルを基にハプロタイプネットワークを作成した。

宮古島で繁殖するアカショウビンの渡りスケジュール、渡り時の飛行高度、越冬地の解明を目指した。これまで小型鳥類の渡りルートや繁殖地および越冬地を特定するためには、日長を利用して位置を記録するジオロケータの使用が一般的であった。この機器の誤差は数百キロメートルにおよぶため、記録された場所を推定するには統計的な処理を要した。しかし本研究では、数メートルの誤差で位置情報を記録することができる GPS データロガーをアカショウビンに装着した。

4. 研究成果

広告声の島間比較

宮古島のアカショウビンの広告声は、伊平屋島と奄美大島よりも最高周波数が有意に低いことが明らかになった。アショウビンの広告声の周波数の地理的変異の一例が検出された。

環境騒音の島間比較

宮古島における環境騒音のうち 5-8kHz の周波数帯の音が、他の 2 島よりも大きいことがわかった。この周波数帯はセミの声によってもたらされていた。宮古島のアカショウビンの声は、この影響で周波数が低くなっている可能性が示唆された。

プレイバック実験

宮古島のアカショウビンは、他の 2 島のアカショウビンの広告声に対するよりも鳴き返し回数が多く、強く反応していることが明らかになった。島間で異なるアカショウビンの広告声の周波数の違いが、交配前隔離に機能する可能性を示唆している。

遺伝構造の比較

ミトコンドリア COI 領域の解析からアカショウビンは大きく二つのクレードに区分されることがわかった。奄美諸島と沖縄諸島は同じクレードに含まれ、先島諸島とは異なっていた。

渡り経路の解明

GPS データロガーを用いることで、これまで確実な情報がまったくなかったリュウキュウアカショウビンの渡りスケジュール、渡り時の飛行高度、越冬地を明らかにした。2016 年に宮古島で繁殖した個体にデータロガーを装着し、2017 年に回収した。アカショウビンは、9 月末に宮古島を出発し、渡り途中海上で 4000m の高度を飛翔しフィリピン・ポリオ島とダブラス島に到着し、越冬した。

まとめ

アカショウビンの広告声は島によって異なり、その違いは環境騒音が大きい周波数帯を回避した結果と考えられた。音声再生実験から、アカショウビンは同じ島の他個体の広告声により強く反応することが明らかになった。広告声の認識は島が単位になっていると考えられた。広告声への反応の違いは、出生島嶼を同じくする同類交配による交配前隔離の存在を示唆する。本研究のアカショウビンは、1000km 以上離れたフィリピンの島嶼まで海上 4000m の高度を飛翔し移動することを GPS データロガーが明らかにした。ミトコンドリア DNA-COI 領域の解析は琉球列島が大きく遺伝的に二分

されることを示した。つまり、往来が可能と考えられる琉球列島の島間でも、移動が制限されていることが確かめられた。遺伝的二系統の分布と広告声の周波数の分布は一致していた。それぞれの島における環境騒音に局所適応した広告声の特徴が、交配前隔離を成立させ、遺伝子交流を妨げていると推察される。ある島で生まれた雄のアカショウビンが異なる島に移動して繁殖を試みても、なわばり防衛ができず配偶できない可能性が高いということである。局所適応の結果生じた生得的な鳴き声は、交配前隔離に貢献することになる。すなわち、本研究は生物一般においてもあまり例がない生態的種分化の事例を提供するものであり、鳥類においてそれが示されたことは特筆に値する。

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計13件)

- (1) Shingo Uemura, Ayumu Hamachi, Kunihiro Nakachi, **Masaoki Takagi** (2019) First tracking of post-breeding migration of the Ruddy Kingfisher *Halcyon coromanda* by GPS data logger. *Ornithological Science*. in press. [査読有り]
- (2) Kana Akatani, **Masaoki Takagi** (2019) Remigial and rectricial molt sequences in a captive Ryukyu Scops-Owl. *Wilson Journal of Ornithology*. in press. [査読有り]
- (3) Yuusuke Nishida, **Masaoki Takagi** (2019) Male bull-headed shrikes use food caches to improve their condition-dependent song performance and mating success. *Animal Behaviour*. in press. [査読有り]
- (4) Kana Akatani, **Masaoki Takagi** (2019) The onset of breeding behaviours in a captive male Ryukyu scops owl. *Journal of the Yamashina Institutes for Ornithology* 140: 125-128. [査読有り]
- (5) Akira Sawada, Tetsuya Iwasaki, **Masaoki Takagi** (2019) Fine-scale spatial genetic structure in the Minami-daito Island population of the Ryukyu scops owl *Otus elegans*. *Journal of Zoology* 307: 159-166. <https://doi.org/10.1111/jzo.12634> [査読有り] 巻頭論文・表紙写真採択
- (6) **Takagi Masaoki** (2018) Vocalizations of the Ryukyu Scops Owl: individually recognisable and stable. *Bioacoustics*. <https://doi.org/10.1080/09524622.2018.1539925> [査読有り]
- (7) Yusuke Nishida, **Takagi Masaoki** (2018) Song performance is a condition-dependent dynamic trait honestly indicating the quality of paternal care in the Bull-headed Shrike. *Journal of Avian Biology* 49: e01794 <https://doi.org/10.1111/jav.01794> [査読有り]
- (8) Liu B, Alström P, Olsson U, Fjeldså J, Quan Q, Roselaar KCS, Saitoh T, Yao C, Yan Hao Y, Wang W, Qu Y, Fumin Lei F (2017). Explosive radiation and spatial expansion across the cold environments of the Old World in an avian family. *Ecology and Evolution*. 2017; 00:1–12. [査読有り]
- (9) Matsui Shin, **Takagi Masaoki** (2017) Habitat selection by the Bull-headed Shrike *Lanius bucephaluson* the Daito Islands at the southwestern limit of its breeding range. *Ornithological Science* 16: 79-86. [査読有り]
- (10) Sawada Akira, Yamasaki Takeshi, Iwami Yasuko, **Takagi Masaoki** (2017) Distinctive features of the skull of the Ryukyu Scops Owl from Minami-daito Island, revealed by computed tomography scanning. *Ornithological Science* 17: 45-54. [査読有り]

り]

- (11) Sawada Junpei, **Takagi Masaoki** (2017) Nest and roost characteristics of the Ruddy-breasted Crane *Porzana fusca* on Minami-daito Island. *Ornithological Science* 17: 109-112. [査読 有り]
- (12) Spiridonova LN, Valchuk OP, Red'kin Ya A, Saitoh T, Kryukov AP (2017). Phylogeography and demographic history of the Siberian rubythroat (*Luscinia calliope*) according to mtDNA data. *Russian Journal of Genetics* 53: 885-902. [査読有り]
- (13) Round PD, Pierce AJ, Saitoh T, Shigeta Y (2016). Addition of Kamchatka Leaf Warbler *Phylloscopus examinandus* and Sakhalin Leaf Warbler *P. borealoides* to Thailand's Avifauna. *Bulletin of the Japanese Bird Banding Association* 28: 9-21. [査読有り]

〔学会発表〕(計 10 件)

- (1) 植村慎吾・**高木昌興** (2019) 感覚便乗による鳥の声の地理的変異は交配前隔離の機構としてはたらく. 日本生態学会第 66 回全国大会.
- (2) Saitoh T (2018) DNA Barcoding of Japanese birds— An analysis of 234 Japanese breeding species—. Workshop on Myanmar Biodiversity and Wildlife Conservation (27-28 November 2018), University of Yangon, Yangon, Myanmar.
- (3) 植村慎吾・**高木昌興** (2018) 感覚便乗による鳥の声の地理的変異は交配前隔離の機構としてはたらく. 日本生態学会 2018 年度北海道地区大会.
- (4) 植村慎吾・浜地歩・**高木昌興** (2018) 生殖隔離を引き起こすアカショウビンの鳴き声の地理的変異. 日本生態学会第 65 回全国大会.
- (5) 齋藤武馬・杉田典正・坂本大地・西海功 (2017) 第 9 回テーマ別講習会:鳥類研究のための DNA バコーディング. 日本鳥学会企画「鳥の学校」(2017 年 18-19 日), 国立科学博物館筑波研究施設.(齋藤武馬-講習会講師)
- (6) 浜地歩・植村慎吾・櫻井宥昌瑚・仲地邦博・**高木昌興** (2016) リュウキュウアカショウビン *Halcyon coromanda bangsi* の繁殖地への帰還率. 日本鳥学会 2016 年度札幌大会.
- (7) 齋藤武馬 (2016) 日本産鳥類の種と亜種について DNA から調べる. 日本鳥学会自由集会(W19) 日本列島の種と亜種の分布を問い直す. 日本鳥学会 2016 年度大会札幌大会.
- (8) **高木昌興**・山崎剛史・齋藤武馬 (2016) 日本列島の種と亜種の分布を問い直す種分化メカニズムの理解に向けて. 日本鳥学会 2016 年度札幌大会.
- (9) **高木昌興** (2016) 種分化に関する概論. 日本鳥学会 2016 年度札幌大会.
- (10) 植村慎吾・浜地歩・**高木昌興** (2016) アカショウビンのさえずり周波数の地理変異. 日本鳥学会 2016 年度札幌大会.

〔図書〕(計 7 件)

- (1) 江口和洋・高木昌興 (編) (2018) 鳥類の生活史と環境適応. P 275 北海道大学出版会. 札幌.
- (2) 松井 晋・高木昌興 (2018) 太平洋に浮かぶ海洋島に移り棲んだモズ. [水田 拓・高木昌興 編] 島の鳥類学-南西諸島の鳥をめぐる自然史-. P 152-165. 海游舎. 東京.
- (3) 水田 拓・高木昌興 (編) (2018) 島の鳥類学-南西諸島の鳥をめぐる自然史-. P 443. 海游舎. 東京.
- (4) 齋藤武馬・森本 元 (監修), マット・メリット (著) (2018) My Picture Book 世界の鳥. P 110. 青幻社, 京都.
- (5) 齋藤武馬・西海 功 (2018) 南西諸島の鳥類の系統と分類. [水田 拓・高木昌興編] 島の鳥類学-南西諸島の鳥をめぐる自然史-. P 2-121. 海游舎. 東京.
- (6) 高木昌興 (2018) 島嶼における鳥類の生活史形質の共通性. [江口和洋・高木昌興 編] 鳥類の生活史と環境適応. P 175-191. 北海道大学出版会. 札幌.
- (7) 高木昌興 (2018) 鳴き声から探る南西諸島の生物地理-リュウキュウコノハズク-. [水田 拓・高木昌興 編] 島の鳥類学-南西諸島の鳥をめぐる自然史-. P 42-57. 海游舎. 東京.

6 . 研究組織

(2) 研究協力者

研究協力者氏名：齋藤 武馬

ローマ字氏名：Takema Saitoh

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。