

令和 4 年 5 月 16 日現在

機関番号：82617

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2021

課題番号：17K07582

研究課題名(和文)2種類の刺激で発せられるウグイスの谷渡り鳴きの機能と進化

研究課題名(英文)Function and evolution of vocalization against predators and conspecific females: continuous song of male Japanese bush warblers

研究代表者

濱尾 章二 (Hamao, 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) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：ウグイスの雄が捕食者、同種雌のいずれの出現時にも発する谷渡り鳴きと呼ばれる音声の機能を明らかにするため観察、野外実験、禽舎内での実験を行った。雄は雌の渡来前は谷渡り鳴きをあまりせず、渡来後繁殖が始まると特に雌のいるなわばりで頻繁に谷渡り鳴きを行った。しかし、野外で谷渡り鳴きを再生しても雌が誘引されることはなかった。また、谷渡り鳴きを聞いた雌や捕食者であるカラス類が行動を変えることは認められなかった。これらのことから谷渡り鳴きの生起には同種雌の存在が重要であることが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

一般に、雌の出現に対して雄が発する音声は求愛の機能を持つ。また、捕食者の出現に対して発する音声は捕食者に自分が気づいていることを知らせて攻撃をやめさせたり、同種他個体に危険を知らせる警報のはたらきをしたりする。ウグイスの雄は珍しいことに両方の出現に対して同じ音声を発する。調査・実験の結果はこの音声は雌に対する信号であることを示唆している。捕食者がいない状況でも雌に対して鳴くのは偽の警報として雌の行動を制御している可能性が考えられ、この類稀な音声の理解を進めることができた。

研究成果の概要(英文)：Males of the Japanese bush warbler utter continuous songs when they encounter predators and conspecific females. To understand this vocalization, I conducted field observation and experiments. Males used continuous songs unfrequently before female arrival at the breeding ground. They used the songs more frequently after female arrival especially in the territories where females settled. However, neither females nor predators showed apparent responses to the continuous songs. Also, females were not attracted to the broadcast of the songs. These results indicate that existence of conspecific females is important to the occurrence of continuous songs.

研究分野：行動生態学

キーワード：行動生態 音声コミュニケーション

1. 研究開始当初の背景

ウグイスの雄は繁殖期、「ホーホケキョ」などと聞こえるさえずりのほかに「ピルルルケッキョケッキョ……」などと聞こえる長く続く音声(谷渡り鳴き)を発する。谷渡り鳴きは猛禽やヒトの出現が刺激となって始まる場合があることから、何らかの警戒の意味をもつものと想像されてきた(例えば、清棲 1966)。しかし、やぶの中を生活空間とするウグイスは観察が困難なため、この音声の機能は明らかにされてこなかった。私は谷渡り鳴きがしばしば雌の出現が刺激となって始まることを見いだした(濱尾 2015)。捕食者と異性の両方が刺激となって同じ音声が発せられるという例は鳥類全体をみても知られておらず、谷渡り鳴きがどのような機能をもつのかを解明することは、音声コミュニケーションの進化に新たな理解をもたらすと考えられた。

2. 研究の目的

捕食者と同種雌の出現時に発せられる谷渡り鳴きの機能を解明するため、藪に潜み観察が困難なウグイスに対し、観察のみならず、野外実験や禽舎内での実験を交え、谷渡り鳴きが発せられる状況や谷渡り鳴きを聞いた個体の行動の変化を詳細に記述する。その解析結果から、谷渡り鳴きという信号の受信者(雌や捕食者)と発信者(雄)の利益を推定し、異なる複数の刺激に対して発せられる稀有なこの音声の機能を行動生態学的に理解する。

3. 研究の方法

(1) 谷渡り鳴きが発せられたときのきっかけとそれぞれのきっかけの頻度を明らかにするため、野外で繁殖期を通してウグイスを観察し、谷渡り鳴きを行ったときの状況を記録した。また、谷渡り鳴きの活発さの季節変化を記録した。野外調査は新潟県妙高高原で行った。この調査地は多雪地のため冬はウグイスが生息せず、4月に雄が渡来し、雌は遅れて5月上旬に渡来し8月まで繁殖を行う。そのため、雌がいない時期という時期の雄の行動を比較することで、雌の存在と谷渡り鳴きの関係を明らかにすることができる。

(2) 谷渡り鳴きを行うときの雄の行動を詳細に明らかにするため、野外で捕食者(ハイタカ)と同種雌それぞれの剥製を提示し、同時にそれぞれの音声を再生して雄の反応を録画、分析した。

(3) 谷渡り鳴きに対する雌の反応を調べるため、捕獲した雌を林内に設置した半自然状態の禽舎の中で放飼し、雄の音声を再生して反応を録画、分析した。

(4) 谷渡り鳴きがつがい相手を誘引するという仮説を確かめるため、谷渡り鳴きの行われるなわばりで訪問する雌が増えるかどうかを調べた。野外で谷渡り鳴きとふつうのさえずりを数日間ずつ再生し、その間かすみ網を張って雌がどれだけ捕獲されるかを記録した。

(5) 捕食者であるカラス類(ハシブトガラス、ハシボソガラス)が信号受信者である可能性を考え、谷渡り鳴きを聞いたカラス類の行動が変化するかどうかを調べた。そのため、野外でカラス類に対して音声再生実験を行い、反応を録画、分析した。

4. 研究成果

(1) 自然状態で発せられた谷渡り鳴きのきっかけは、捕食者の出現とウグイス雌の出現のいずれの場合もあった。つまり二つの異なる刺激に対して同じ音声を発することが確認できた。しかし、谷渡り鳴きが行われた例の大半(87%)では、きっかけを特定することができなかった。雄の渡来(4月)から繁殖終了(8月)の間、ふつうのさえずりは常に活発に行われた。それに対し、谷渡り鳴きは雌が渡来する5月に増加し、その後繁殖期を通じて活発であった。さらに、谷渡り鳴きは雌が確認されたなわばりで活発に行われていた。これらのことは、谷渡り鳴き活動に雌の存在が重要であることを示すものと言える。

(2) ハイタカ、ウグイス雌のいずれを提示した場合も、雄は同程度の頻度で谷渡り鳴きをした。そして、雌の渡来前よりも渡来後のほうが谷渡り鳴きをする雄が多い傾向があった。また、谷渡り鳴きの音響学的特性、長さ(活発さ)はいずれもハイタカを提示した場合と雌を提示した場合で差がなかった。これらの結果も(1)と同様、いずれの刺激も谷渡り鳴きを誘発するが、谷渡り鳴きは雌への信号である可能性を示している。

(3) ウグイス雌が信号受信者である可能性を考え、半自然状態で飼養しているウグイス雌に谷渡り鳴き、ふつうのさえずり、そしてホワイトノイズを再生して反応を調べた。雌は、いずれの音声に対しても近づいたり遠ざかったりする傾向はなかった。また、いずれの音声に対しても動きが活発になったり不活発になったりすることはなかった。これらのことは、谷渡り鳴きが雌に対して即座に顕著な反応をもたらすものではないことを示唆する。

(4) 谷渡り鳴きが雌の緩やかな反応、つまりつがい相手として雄のなわばりに定着することを促すかどうかを確かめるために、観察が難しい雌に対し野外で捕獲実験を行った。谷渡り鳴きを再生した場合と、ふつうのさえずりを再生した場合で、かすみ網によって捕獲される雌数に違いはなく、つがい相手を求める雌が谷渡り鳴きに誘引されるという仮説は支持されなかった。

(5) 谷渡り鳴きは捕食者に対する信号であり、雄が捕食者に気づいていることを知らせ、捕食を免れることができる高い質を持つことを誇示する機能があるという仮説を確かめるために、野外でカラスに対して谷渡り鳴きとふつうのさえずりを再生し、反応を比較した。再生する音声によってカラスの動き（顔の向きを変えたり、とまり場を変えたりする頻度）に違いはなく、捕食者が信号の受信者であるという仮説は支持されなかった。

一般に捕食者がきっかけとなって発せられる音声は、周囲の同種他個体に対する警報であると解釈される場合が多い (Marler 1957)。それに対して、オーストラリアムシクイ類では、繁殖期の雄のみが捕食者を発見した際に発する音声知られている (Langmore and Mulder 1992, Zelano et al. 2001, Greig and Pruett-Jones 2009)。この音声は、捕食者の存在する危険な状況下であっても鳴き声を発することができることを同種雌に誇示するものであると考えられているが、雌はこの音声を聞いても顕著な反応を示すことはないと言われる。カンムリサンジャクでも同様な音声知られており、他個体のこの音声を再生すると雄は音源に接近すること、特につがい相手の受精可能期間にそれがよく起こることが知られており (Ellis 2009)。雄は捕食者との遭遇を利用して他個体に何らかのディスプレイを行っている可能性が考えられている。このように、雄が捕食者の出現をきっかけとして発する音声は、捕食者に自分の存在を知らせる危険な行動をとることができる、自らの高い質を同種雌に対して誇示する「正直な信号」(Zahavi 1975)と理解されることが多い。

これらに対し、ウグイスの谷渡り鳴きは捕食者だけでなく同種雌がきっかけとなって発せられることがある点が異なる。昨年、コトドリの雄が捕食者のいない状況下でそれが存在するという偽の鳴き声を発して、雌を求愛の場に留めようとしているという論文が発表された (Dalziell et al. 2021)。コトドリの雄は、他種の群れが捕食者を集団で攻撃するモビング（擬攻）の音声をまねることができる。雄は交尾や求愛中に雌がその場を去ろうとするとこの物まね音声を発し、雌を引き留めるといふ。雌がきっかけとなって発せられるウグイスの谷渡り鳴きも、このコトドリの音声と同様、捕食者が存在するという偽の情報を伝えるものであるかも知れない。

今回の実験では、信号の受信者として想定される捕食者もウグイス雌も谷渡り鳴きに顕著な反応を示さなかった。一方、雄は捕食者にも雌にも谷渡り鳴きを発すること、また雌が存在すると谷渡り鳴きをよく用いるようになることは明らかであった。これらの事実に対する合理的な説明は、谷渡り鳴きは雄自らの捕食回避のためではなく、雌に対する信号として用いられているというものだろう。雄は捕食者の出現時に用いるのとまったく同じ音声を捕食者がいない状況下でも発することで、なわばり内の雌に捕食者の脅威を伝え雌の行動を制御するのではないか。それによって、コトドリのように求愛や交尾の機会を得ようとしている可能性が考えられる。

捕食者を利用しての求愛はまだ研究が始まったばかりのテーマであり、特に偽の情報を使っての求愛はコトドリとウグイスで可能性が考えられているのみである。これらは複雑な経路で信号が進化することを示す興味深いテーマでありその解明がまたれる。解明には、信号の発信者、受信者双方のコストと利益を明らかにすることが必要である。しかし、鍵となる受信者の行動が野外では観察し難く、いっぽう飼育下の実験では再現され難い。今後は巧みな野外実験のデザインの下、観察し難いウグイスの行動を把握するため発信器や PIT tag 等を駆使し、谷渡り鳴きに対する雌の反応、谷渡りに伴う雄の行動変化を明らかにしていく必要があるだろう。

< 引用文献 >

- Dalziell A H, Maisey A C, Magrath R D and Welbergen J A. 2021. Male lyrebirds create a complex acoustic illusion of a mobbing flock during courtship and copulation. *Current Biology* 31: 1970-1976.e4.
- Ellis J M. 2009. Anti-Predator Signals as Advertisements: Evidence in White-Throated Magpie-Jays
- Greig E I and Pruett-Jones S. 2009. A predator-elicited song in the splendid fairy-wren: warning signal or intraspecific display? *Animal Behaviour* 78: 45-52.
- 濱尾章二. 2015. 警戒か求愛か - ウグイスの雄が「谷渡り鳴き」を発するきっかけ (予報). 日本動物行動学会第 34 回大会, 東京. 講演要旨集: 36.
- 清棲幸保. 1966. 野鳥の事典. 東京堂出版.
- Langmore N E and Mulder R A. 1992. A novel context for bird song: Predator calls prompt male singing in the kleptogamous superb fairy wren, *Malurus cyaneus*. *Ethology* 90: 143-153.
- Marler P. 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* 11: 13-39.

- Zahavi A. 1975. Mate selection—A selection for a handicap. *J theor Biol* 53: 205-214.
- Zelano B, Tarvin K A and Pruett-Jones S. 2001. Singing in the face of danger: the anomalous type II vocalization of the splendid fairy wren. *Ethology* 107: 201-216.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計7件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 濱尾章二
2. 発表標題 ウグイスオスの谷渡り鳴きはきっかけによって鳴き方が異なるか？
3. 学会等名 第39回日本動物行動学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 濱尾章二
2. 発表標題 捕食者にも同種メスにも発せられるウグイスの谷渡り鳴き：メスの反応
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 濱尾章二
2. 発表標題 捕食者にも同種メスにも発せられるウグイスの谷渡り鳴き：剥製提示実験の結果
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 濱尾章二
2. 発表標題 ウグイスのオスの「谷渡り鳴き」にはメスの存在が重要である
3. 学会等名 日本鳥学会2018年度大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shoji HAMA0
2. 発表標題 Alarm or courtship?: continuous song of male Japanese bush warblers
3. 学会等名 EAFES (East Asian Federation of Ecological Societies International Congress) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 濱尾章二
2. 発表標題 ウグイスの谷渡り鳴き活動の季節変化
3. 学会等名 行動2017 (日本動物行動関係学会・研究会合同大会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 濱尾章二
2. 発表標題 ウグイスの谷渡り鳴きの機能：5年間の結果による諸仮説の検討
3. 学会等名 ウグイスの谷渡り鳴きの機能：5年間の結果による諸仮説の検討
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

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

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------