

平成 22 年 5 月 20 日現在

研究種目：若手研究 B

研究期間：2008～2009

課題番号：20770018

研究課題名（和文） 劇的に変化する羽色転換戦略：中間的状態の不利益を実証する
野外実験研究研究課題名（英文） Strategies of dynamic plumage colour change :
a field experiment to test costs of intermediate coloration

研究代表者

森本 元 (MORIMOTO GEN)

立教大学・理学部・P D

研究者番号：60468717

研究成果の概要（和文）：多くの動物で雄のみに見られる特徴的な形質は、性選択の結果であると考えられている。だが、一部の鳥類では、若い雄が雌に似た外観、いわば鮮やかな雄と地味な雌の中間的な色彩であることが知られている。本課題では、この地味な羽色がもつであろう同性内選択（雄間闘争）における利益と不利益について研究を行った。その結果、侵入者の色彩の違いに応じて、なわばり所有者の反応（攻撃行動）が変化することを示唆できた。これは、雄の羽色の違いが、雄同士の闘争に信号として機能していることを示唆するものである。

研究成果の概要（英文）：Males of many vertebrates show sexual dimorphism and male-specific traits evolved by selection pressure of intra-sexual selection. In avian species, many birds have sexual dichromatism and their males have bright plumages. However, young males of some avian species do not possess conspicuous appearances and appear quite similar to females. In other words, young males have “intermediate brightness”. The young male’s dull plumage may have specific benefit and cost, which are different compared to those males of bright plumages. This study focused on the effect of the dull plumages in the *Tarsiger cyanurus*. A field experiment was performed: two types of special stuffed models, a bright blue male model and a dull model, were presented to territory owners of bushrobins. Territory owners showed different responses to each models. In conclusions, plumage colours of the bushrobin may have a status signal for male-male interaction.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2009 年度	900,000	270,000	1,170,000
年度			
年度			
年度			
総計	2,700,000	810,000	3,510,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：同性内選択、性的二型、羽色二型、delayed plumage maturation, ルリビタキ

1. 研究開始当初の背景

(1) 生物の進化において、性選択のメカニズムは、生物の外観の発達に関与したと考えられている主要な理論である。そして、性選択

には、核を成す二つのメカニズムがある。一つは雌が雄を選び好むことにより、雄の間に競争状態が起こり、雌に好まれるための特徴的な形質が発達するという考え方である。こ

れは異性の間において起こる選択圧であるため、'異性間選択'と呼ばれている。一方、異性が関与しない同性同士の間での選択圧によるメカニズムがある。それが雄間闘争に代表される、'同性内選択'である。資源を巡り雄同士が争う場合、競争が起こりうる。ここでは競争に有利な形質が発達する。例えば、雄にのみ見られる角は、雄同士が闘争する際に、勝敗を決する重要な要因となるだろう。

これは、派手な色彩といった雄の特徴的な外観についても同様であることが多くの研究から分かっている。例えば、鳥類のいくつかの種では、羽衣の鮮やかさと雄間の優劣に関連があることが知られている。

その結果として、雄が派手で雌が地味であるという雌雄の外観の違い、つまり性的二型が生じている。このような性的二型を示す種が多数存在することは、進化のプロセスの中での性選択の結果であると考えられている。

しかしながら鳥類の中には、特徴的な色彩パターンを示す種がいる。具体的には、本研究の材料であるルリビタキ *Tarsiger cyanurus* のような例である。本種の雄は、初めて繁殖可能になった年齢では、鮮やかな羽色を発現せずに、雌に極似した地味な外観で繁殖を行うという、他種には見られない特徴を持つ。そして後年、外観を大きく変化させ、全身が茶褐色から青色の外観へと変わる。このような特徴的な色彩発現様式は、一部の鳥種でのみ知られており、羽衣成熟遅延 (delayed plumage maturation : DPM) と呼ばれる現象である。性選択上、有利であると考えられる性的二型の発現を、わざわざ遅らせる理由は疑問とされてきた。若い雄が鮮やかな羽衣を呈しないことの原因として、地味な外観に何らかの利益と不利益が存在する可能性がある。

本研究の代表者は、この謎を解くために、本種の雄間闘争について野外研究を実施し、同色同士の雄では激しく争うが異色同士では闘争が同色同士ほどには激しくならない傾向があることを示唆した (Morimoto et al. 2006)。DPM を示す種では、より地味な個体 (中間的な色彩の個体) は、鮮やかな高齢の雄からの攻撃を回避できている可能性がある。また、他種での研究より、高齢な雄の方がより鮮やかで有意な地位にあることが知られているため、鮮やかな雄は他個体に対して激しく攻撃することが予想される。一方で、侵入者の色彩の違いによって、その攻撃性が変化する可能性がありえる。

2. 研究の目的

(1) そこで本研究では、同性内選択である雄間闘争において、雄の外観の色彩の違いが、雄の攻撃性にどのように関連しているのか

を実験的に明らかにする。

(2) 人間の色覚と動物の色覚は大きく異なっていることが知られている。特に鳥類は、哺乳類には見ることが出来ない紫外線を知覚することが知られている。このため、本研究において、ルリビタキの色彩の評価には、人の色覚に頼らない定量的な色彩測定が重要となる。そこで本研究では、分光光度計を用いて、本種の色彩が、高齢な若い雄と若い茶褐色の雄、および雌で異なることを明らかにする。

(3) 本研究では目的達成のための技術の開発も目的の一つとする。得られる剥製加工技術や色彩測定技術を応用し、他の周辺研究についても研究を進める。

3. 研究の方法

(1) 主たる研究材料として雄の外観が年齢によって大きく異なる特徴を持つ鳥、ルリビタキを材料とする。本種には前述の通り、年齢に伴う色彩変化が存在する。以後、高齢な雄を青色雄、若齢な雄を茶色雄と呼称する。

ルリビタキにおいて、雄同士の闘争に、雄の外観 (色の違い) が与える影響を検討するために、本研究ではルリビタキの野生個体群を対象として、野外実験を実施した。本種は、春になると繁殖地である高山帯へ越冬地より飛来し、各雄がそれぞれ一つの繁殖なわばりを確立するという生態を持つ。この繁殖なわばりは、その所有者である雄が、一定の範囲を他の雄から排他的に防衛するものである。なわばりを形成する際に、各雄のなわばり境界において、雄同士の闘争が発生する。この闘争を通じて雄同士は、互いのなわばりの明確な境界線を確立する。なわばり雄は、自身のなわばりに侵入した同種他個体の雄に対して、激しく攻撃する行動をとることが知られている。

そこで本研究では、各なわばり所有者へ、剥製をベースに作成した模型を提示し、なわばりの所有者からの攻撃性の激しさを測定した。この提示する模型は、なわばりへの侵入雄を模している。本研究では、なわばり所有者の色彩には、青色雄と茶色雄の二つのタイプがあるため、提示・測定・解析は個別に行った。なおこの提示用模型は本研究のために作成した、一部の色彩を可変可能な特殊なものであり、この開発についても本研究の目的の一つである。

なわばり雄による攻撃性については、1) 最も接近した距離 (以下、接近距離) と、2) 接近に要した時間 (以下、接近時間) によって評価した。なお、模型を提示した順番の影響を考慮するために、その順については、乱数を用いてランダムに提示した。

(2) 色彩の評価：野外において本種を捕獲し、

青色雄、茶色雄、雌の羽衣を分光光度計にて紫外光から可視光の範囲を測定し、その色彩を定量的に評価した。特に、茶色雄の背面の色彩が雌と同色であるかどうかに着目して測定を行った。

4. 研究成果

(1) 2008年、2009年の繁殖期において、なわばりを形成したルリビタキの雄に対し、青色雄と茶色雄の模型を提示し、それぞれの反応に関するデータを得た。残念ながら両年とも天候不順に見舞われたことにより、実験の実施回数に制限を受けたが、ある程度のサンプル数を得ることが出来た。

その結果、なわばり所有者の茶色雄は青色雄よりも、侵入者（提示用模型）に対して近くまで接近しない傾向が検出された。ただし、その接近距離は、なわばり所有者が茶色である場合と青色である場合のどちらにおいても、侵入者の外観によって異ならなかった。また、茶色雄の方が青色雄よりも侵入者への接近に時間がかかる傾向が検出された（図1a, b）。これらより、茶色雄の方が、青色雄よりも非攻撃的（警戒性が強い）傾向があると考えられた。

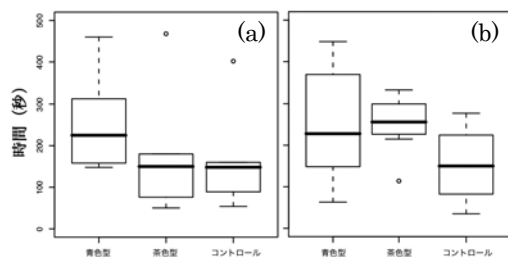


図1. なわばり個体が接近に要した時間
なわばり所有者が (a) 青色、(b) 茶色である場合

青色雄においては、侵入者が茶色であった場合、すぐに接近する傾向がみられた（図1a）。これは、青色の外観が、他者への威嚇として機能する可能性があると考えられる。一方、茶色雄については、侵入者の外観の違いに応じて、この接近に要した時間に、違いは認められなかった。ただし、データからは侵入者の色彩によって接近時間の分散が異なる傾向がみられた。侵入者が茶色雄である場合は、どの個体も同程度の時間で接近していたが、侵入者が青色である場合は、ばらつきが大きい（個体によって異なる）傾向があった（図1b）。これより、茶色雄は、侵入者の色彩によって、その攻撃性を変えている可能性がある。茶色雄は同色の侵入者に対しても、青色と同等に警戒しているのかもしれない。これらより、外観が青色であることには、闘争相手に対する威嚇信号としての機能があると考えられる。なお、著者らの野外での観察研

究より、ルリビタキの実際の野外闘争では、既に同色同士が激しく争うことがわかっている（Morimoto et al. 2006）。ゆえに、若いときに青色となることには、上位であろう青色雄から激しい攻撃を受けるリスクを伴うだろう。茶色の羽衣であることには、強い相手との激しい闘争を避ける利益があるのかもしれない。

以上、本研究では、茶色雄の方が青色雄よりも闘争相手に対する警戒性が高いこと、青色の外観に威嚇（忌避）の効果があること、ルリビタキの外観の違いが雄間闘争の激しさに関連していることが示唆された。

(2) 野外にてルリビタキの背面の色を分光光度計にて測定し、比較を試みた。その結果、青色雄の青と茶色雄の茶は全く異なる色であることが明らかとなった。また、人間の眼には同色に見える雌と茶色雄の背面の色についても比較した結果、これらの波長特性は同様の傾向を示した。これより、茶色雄の背面と雌の背面の色は、鳥にとっても全くの同色である可能性が示唆された。

(3) 本研究で得られた色彩測定技術を応用し、他の研究者と協力し、共同研究を実施した。

以上、これらの結果は生物における視覚信号に関わる研究成果として、国内外に価値があるだろう。色という視覚を通じて個体間で伝わる刺激は、ほぼ全ての動物に当てはまる一般性が高い形質であり、生物の進化や行動を考える上で極めて重要なものである。本研究成果は、今後もその詳細な機能についての研究へと発展しうるものであり、動物における視覚刺激についての広範な理解を深めることへ貢献しうる。

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2件）

- ① Takahashi M., Morimoto G., Ebina J. and Miya A. "A Preliminary Note on Plumage Colouration in the Japanese Marsh Warbler, *Locustella pryeri*: A Comparison between Two Local Populations". Journal of the Yamashina Institute for Ornithology. 査読有, (2010・in press)
- ② 栗山武夫、宮地和幸、杉本 雅純、森本元、長谷川雅美. "オカダトカゲの色彩パターンの地理的変異を生み出す色素細胞". 爬虫両棲類学会報、査読有、2009 No. 2、pp. 169-174.

〔学会発表〕(計 5 件)

- ① 森本元、田中啓太、佐久間文男、矢野晴隆、上田恵介."亜高山森林帯にて地上営巣する鳥類の巣の繁殖失敗とその原因：テンによるルリビタキ巣への高い捕食圧". 日本生態学会第 57 回大会. (20100318). 東京大学.
- ② 田中啓太、森本元、上田恵介."鳥類において紫外線は特別チャンネルか？：社会寄生者の例から". 日本生態学会第 57 回大会. (20100318). 東京大学.
- ③ 森本元、田中啓太、佐久間文男、矢野晴隆、上田恵介."亜高山森林帯において地上営巣する鳥類巣への捕食圧". 日本鳥学会 2009 年度大会. (20090920). 北海道大学.
- ④ 森本元・岩見恭子."色信号研究におけるなわぼり雄への提示実験用モデル：色彩を可変可能な提示モデルの開発と対象個体からの反応の有無". 日本鳥学会 2008 年度大会(20080914). 立教大学.
- ⑤ Morimoto G. and Ueda K. "Share and conflicts of parental tasks in red-flanked bluetail". 12th International Behavioral Ecology Congress. (20080813). Cornell University, USA

〔その他〕

研究内容に関連した取材協力：NHK テレビ番組「ダーウィンが来た」"3 羽？分身？謎の鳥". (20081130).

6. 研究組織

(1) 研究代表者

森本 元 (MORIMOTO GEN)
立教大学・理学部・P D
研究者番号：60468717

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし