

平成 26 年 6 月 8 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2010～2013

課題番号：22770014

研究課題名(和文)クジャク属と近縁種における求愛ディスプレイ形質の系統再構築と性差の進化の解明

研究課題名(英文) Comparison of courtship display behaviours between green and Indian peafowl (genus Pavo)

研究代表者

高橋 麻理子 (Takahashi, Mariko)

東京大学・総合文化研究科・特任研究員

研究者番号：90422378

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円、(間接経費) 930,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、マクジャク(鳥綱キジ目キジ科クジャク属)の求愛行動を調査し、先に報告されている同属インドクジャクの求愛行動と比較した。比較の結果、オスの上尾筒(目玉模様の付いた長い飾り羽)を使ったディスプレイ行動が2種間で酷似した一方、繁殖期の音声はオスとメスともに2種間で異なり、音声の特徴の性差はマクジャクで小さかった。本研究の結果は、上尾筒を使ったオスの求愛行動が2種の共通祖先によって獲得された古い形質であること、一方で求愛音声は2種の分岐後に新しく変化した形質であることを示唆している。

研究成果の概要(英文)：Comparing the courtship display behaviours between two extant peafowl species (genus Pavo) will provide some insight into the past evolution of male display traits and sex differences. Males of the green peafowl were exactly like their Indian congeners in the display using the train (long feathers with eyespots), although they differed in their calls, which showed fewer sex differences. The evolutionary steps inferred by the study are that development of the display using the train in males may have occurred in the common ancestor of these two species and been followed by changes in male and female vocalizations.

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：行動学 生態学 進化 繁殖 キジ科

### 1. 研究開始当初の背景

ダーウィン以来、インドクジャク（鳥綱キジ目キジ科クジャク属）は「派手なオスと地味なメス」という顕著な性差を持つ動物の代表例として、生物学者に注目されてきた。成鳥のオスは、繁殖期に「上尾筒」と呼ばれる目玉模様の付いた長い飾り羽を発達させ、数キロ先まで届く音声を発し、広げた上尾筒を震わせながらメスに求愛する。本種の約30年の行動研究のほとんどはオスの上尾筒に関するもので、特に「メスが派手な上尾筒を持つオスを繁殖相手に選ぶ」というイギリスの個体群の報告が、広く引用されてきた。

一方、研究代表者は、近年日本の個体群を調査し、オスの上尾筒や上尾筒を使ったディスプレイがメスの選択と関連しないことを明らかにした。また、インドクジャクの音声の季節性と性差を定量的に示した上で、オスの音声の個体差が上尾筒の個体差と比べてはるかに大きいこと、繁殖期に特定の音声を連続して鳴くオスほどメスから多く選ばれることを発見した。

複数のモダリティを利用する複雑な求愛行動は、過去の一時期に一度に獲得されたものではなく、段階的に獲得（または消失）された進化の産物だろう。求愛行動を構成する各要素の祖先状態を推測するには、近縁種同士の比較が有効だ。インドクジャクはマクジャクと2種でクジャク属を構成する。したがって、インドクジャクとマクジャクの求愛行動を比較し、クジャク属の求愛行動の各要素の祖先状態を推測することは、クジャク属の求愛に関わる形態と行動の性差の進化について、重要な示唆を与えるに違いない。

### 2. 研究の目的

(1) 本研究の第一の目的は、マクジャクの基本的な求愛行動を初めて定量的に調査し、先に報告されているインドクジャクの求愛行動と比較することによって、クジャク属の求愛形質の祖先状態を推測し、その性差の進化を理解することである。

(2) 本研究の発展的な目標は、目的(1)の調査対象をクジャク属と近縁な4属にも広げ、計11種の求愛形質の類似点と相違点を分子系統樹に沿って網羅的に整理し、その性差の進化過程を描き出すことである。

(3) 絶滅危惧種・準絶滅危惧種の指定を受けているマクジャクと他5種については、当該種の繁殖行動を報告することによって保全の一助とすることも目的とする。

### 3. 研究の方法

マクジャクの調査は、豊橋総合動植物公園（愛知県豊橋市）、周南市徳山動物園（山口県周南市）のご協力によって、繁殖期のピークにあたる4~5月に、計87.2時間実施された。同じケージ内で飼育されているオス1

羽とメス1羽の日中の求愛行動を、ケージの外から、直接観察およびデジタルビデオカメラを使った撮影によって記録した。

クジャク属の近縁種であるハイイロクジャク、セイランについても、マクジャクと同様の調査を計70.8時間実施し、さらなる近縁種の調査に向けて候補地の下見を行った。しかし、動物の死亡や繁殖計画等の理由により本研究期間中の調査実施に困難が生じたため、本研究期間中にはマクジャクの追加調査を優先することとし、日本動物園水族館協会加盟動物園で飼育されているマクジャクの全てのペアの調査を完了した。

### 4. 研究成果

本研究は、マクジャクの基本的な求愛行動を初めて定量的に記載し、クジャク属2種の求愛行動の比較を可能にした。2種の比較から明らかになった主な知見を報告する。

#### (1) 2種のクジャクのオスの上尾筒ディスプレイはよく似ていた。

マクジャクのオスは、インドクジャクのオスと同様、メスに向かって頻りにシバリングディスプレイを行った（シバリングディスプレイとは、オスがメスに向かって上尾筒を広げ、広げた上尾筒と尾羽とを細かく打ち合わせる求愛行動である：図1）。



図1: 2種のクジャクのシバリングディスプレイ。  
(左から、マクジャクのオス、同メス、  
インドクジャクのメス、同オス)

マクジャクのシバリングは208ケース記録された。この記録と、本研究と同じ手法で2つの別の調査地で先に得た記録とを合わせた計320ケースから、

- ① 各行動要素が生じた順序
- ② シバリング1回当たりの長さ（秒）
- ③ 1秒当たりの羽の打ち合わせ音（回）

を測定し、マクジャクとインドクジャクの間で比較した。その結果、いずれの測定値においても、マクジャクのシバリングの個体差の幅はインドクジャクのシバリングの個体差の幅とほぼ重なり、個体差を大きく上回る種間差が見られなかった。

#### (2) 2種のクジャクの警戒音声はよく似ていたが、2種の繁殖期の音声は異なった。

マクジャクの音声は230コール、571音節記録された。そのうち警戒音声は285音節

記録され、インドクジャクの警戒音声と酷似していた（図2に一例を示す）。

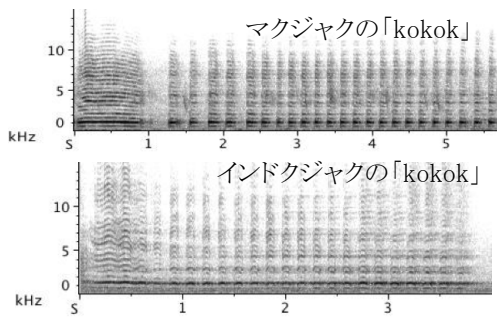


図2:マクジャクとインドクジャクの警戒音声の例。

一方、繁殖期の音声は286音節記録された（以下、事前の通年調査で繁殖期に特に多く録音された音声を「繁殖音声」と呼ぶ）。この記録と、本研究と同じ手法で2つの別の調査地で先に得た繁殖音声の記録とを合わせた計501音節を、

- ① 周波数変調パターン（抑揚のパターン）
- ② 基本周波数（音声の高さ）
- ③ 連続発声された音節数（繰り返し数）
- ④ 発声された状況

の違いに基づいて、6種類に分類した。この6種類の繁殖音声は、上の①～④の点からみて、インドクジャクのオスの繁殖音声（インドクジャクではオスのみが繁殖音声を発声する）のいずれとも同一の音声とは判断されなかった（図3に一例を示す）。

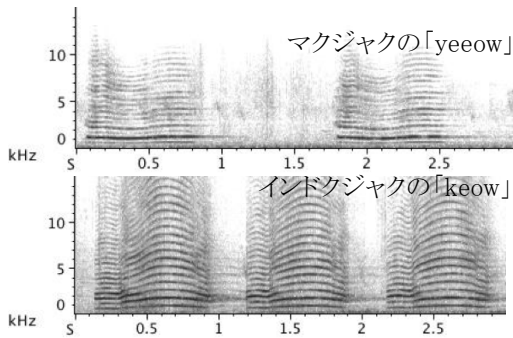


図3:マクジャクとインドクジャクのオスの繁殖音声の例。

(3) マクジャクのオスとメスの繁殖音声は一部がよく似ていた。

マクジャクのオスとメスは、繁殖音声の発声頻度が大きく異なったものの、2種類の酷似した繁殖音声を発声した（図4）。

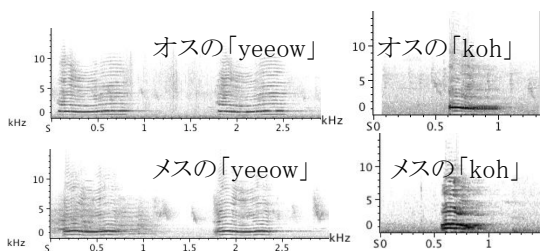


図4:マクジャクのオスとメスの繁殖音声の例。

このうち、主要な繁殖音声であった「yeeow」について、本研究で得た記録と、同じ手法で2つの別の調査地で先に得た記録とを合わせた計390音節から、音声の特徴を表す5種類のパラメータ

- ① 基本周波数の最大値（ヘルツ）
- ② 基本周波数の最小値（ヘルツ）
- ③ 音節内の周波数変調の大きさ（ヘルツ）
- ④ 音節の長さ（秒）
- ⑤ 1コールを構成する音節数（回）

を測定し、オスが発声した音節とメスが発声した音節との間で、各パラメータを比較した。その結果、いずれのパラメータについても、個体差を大きく上回る性差は見られなかった（図5に④の結果を示す）。

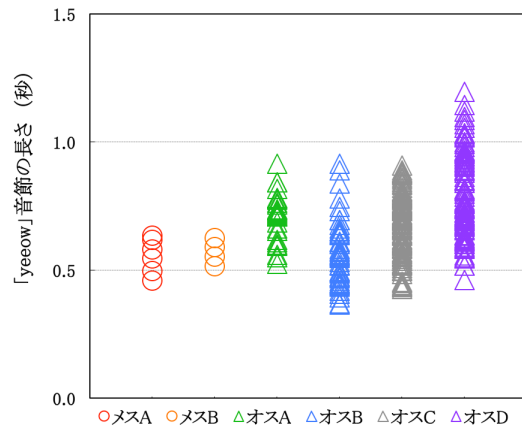


図5:「yeeow」音節の長さの個体差。

インドクジャクではオスとメスが警戒音声のみを共有するが、マクジャクのオスとメスは警戒音声だけでなく、繁殖音声の一部にも重なった音声レパートリーを持っていた。これは、性差に関する重大な種間差である。

#### (4) 考察

マクジャクとインドクジャクの求愛行動の違いは、主に、上尾筒ディスプレイではなく、音声に観察された。ここで「祖先的な（古い）形質ほど、現在の種間差や種内の性差が小さく、派生的な（新しい）形質ほど、現在の種間差や種内の性差が大きい」という最も節約的な仮定を置く。本研究の結果とクジャク属2種の羽の性差の情報を上の仮定に沿って整理すると、クジャク属の求愛に関する形態と行動の性差の進化過程には、少なくとも下の3つの過程が含まれると予測される。

① オスの発達した上尾筒とそれを使ったディスプレイ行動、およびオスとメスの警戒音声は、約500万年前の2種の分岐よりも前に、2種の共通祖先によって獲得され、現在まで比較的安定して維持されてきただろう。

② オスとメスの繁殖音声は、2種の分岐後に大きく変化し、繁殖音声のレパートリー、発声頻度、特徴の性差は、インドクジャクで特に拡大しただろう。

③ インドクジャクに見られる体の羽の色の性差は、(主にオスが派手に変化したのではなく)主にメスが地味に変化したことによって生じただろう。

現在インドクジャクのオスで上尾筒の個体差が小さく、繁殖音声の個体差が大きいことは、①と②の予測と整合する。また、クジャク属のようにエストロゲンが羽の性差を制御する鳥の場合、系統分析から、現在の性差は主にメスが地味になったことで出現したと説明されており、この内分泌学的知見は、③の予測と一致する。インドクジャクで特に予測される繁殖音声の性差の拡大(②)とメスの体の羽の色の変化(③)は、インドクジャクの求愛や抱卵の場所が森林から林縁へ移動したことに対応した変化だと考えられる。

#### (5) 成果の位置づけと今後の展望

本研究の結果は、クジャク属のオスの発達した上尾筒とそのディスプレイ行動が、数百万年間保存されてきた祖先的な形質であることを示唆した。もし、これらのオスの求愛形質が、メスの選好の低下した後もなおメスと繁殖するための必要条件として維持されているとすれば、オスの求愛形質の進化に関して、過去のクジャク研究が採用してきた理論とは別の説明が適用されることになり、関連分野に大きな影響を与えるだろう。

今後は、本研究が提供したケージ飼育下のペアの求愛行動の情報を利用して、野生個体群において、マクジャクのメスが繁殖相手のオスをどのように選ぶのかを明らかにする調査が期待される。同時に、本研究と類似の手法によってクジャク属の近縁種の求愛行動を網羅的に調査することも、動物達が示す多様な性差の進化についての一般的理解を前進させるに違いない。

#### 5. 主な発表論文等

[学会発表] (計3件)

(1) 高橋麻理子、マクジャクとインドクジャクの求愛ディスプレイ行動の比較、日本鳥学会2012年度大会、2012年9月17日、東京大学

(2) 高橋麻理子、キジ科クジャク属における求愛ディスプレイ形質の種間比較、第14回日本進化学会、2012年8月22日、首都大学東京

(3) 高橋麻理子、キジ科 pavonines の求愛ディスプレイ形質の系統再構築：クジャク属の調査、第30回日本動物行動学会、2011年9月10日、慶應義塾大学

[その他]

(1) 一般雑誌寄稿：  
情報伝達解体新書「もてるクジャクは声で勝

負」、Nextcom 16号 (KDDI 総研発行)、2013年、36-37

(2) テレビ番組取材協力：

ダーウィンが来た！生きもの新伝説「美の競演！クジャクのミスターコンテスト」、NHK、2013年6月30日放送

(3) 博物館展示協力：

日本鳥学会100周年記念「鳥類の多様性～日本の鳥類研究の歴史と成果～」、国立科学博物館、2012年10月6日～12月9日

#### 6. 研究組織

(1) 研究代表者

高橋 麻理子 (TAKAHASHI, Mariko)

東京大学・大学院総合文化研究科・

特任研究員

研究者番号：90422378