

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 14 日現在

機関番号：32686

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2015

課題番号：24770028

研究課題名(和文) 熱帯性カッコウにおける軍拡競争と同所的種分化：寄生雛に見られる視覚擬態の役割

研究課題名(英文) Coevolutionary arms race and sympatric speciation in tropical cuckoos: the role of visual mimicry in parasitic chicks

研究代表者

田中 啓太 (TANAKA, Keita)

立教大学・理学部・特定課題研究員

研究者番号：30625059

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)：カッコウなどの托卵鳥は、自身では子育てをせず、他種の巣に卵を産み込み、雛を育てさせる。多くの托卵鳥の卵は宿主の卵に擬態しており、宿主の仮親が識別して巣から捨ててしまわないために進化したと考えられている。一方、熱帯に生息するテリカッコウ類の雛は、宿主の雛に擬態していることが知られている。南太平洋に位置するニューカレドニアで調査を行い、当地に生息するテリカッコウとその宿主の双方において、雛の皮膚の色が白と黒の2タイプあること(多型)を世界で初めて発見した。宿主においてテリカッコウの擬態から逃れるために新たな皮膚色が進化し、さらにテリカッコウでもその新たな皮膚色への擬態が進化した結果と考えられる。

研究成果の概要(英文)：Brood parasitic birds exploit parental care of host species by laying their eggs in host nests. In most brood parasites, parasitic eggs mimic host eggs in appearance, which should have evolved to evade host parents' discrimination. In bronze-cuckoos, distributing in tropical Asia and Oceania, parasitic chicks are known to mimic host chicks. I investigated a bronze-cuckoo in New Caledonia, and discovered polymorphism in nestling skin colour both in the cuckoo and its host: chicks have either dark or pale skin, clearly different from each other. This polymorphism would be a consequence of the escalating coevolutionary arms race between them. Chick mimicry first evolved in the parasite to evade host discrimination. Then, a novel chick skin colour evolved in the host to escape parasite's mimicry, which triggered the evolution of mimics of the novel-coloured host chick in the parasite to catch up with the host. This was the first ever discovery of chick polymorphism in wild birds.

研究分野：認知・進化・行動生態

キーワード：托卵鳥 軍拡競争共進化 熱帯 視覚擬態 識別 色彩多型

1. 研究開始当初の背景

自身では子育てをせず、他個体の巣に卵を産み込み、雛を育てさせる鳥を托卵鳥と言う。托卵鳥は社会寄生の一形態であり、宿主の繁殖成功に著しい損害を及ぼす場合、宿主による寄生卵や寄生雛の識別・排除といった、対托卵防衛戦略の進化を誘発する。そのため、托卵鳥の卵や雛は宿主のそれに擬態し、排除されることを防ぐ、対抗戦略が進化していることが多い。このような進化的攻防は軍拡競争型の共進化と呼ばれる。

托卵鳥が種として存続できるかは宿主の識別能に依存しており、リスク分散という観点から複数の宿主を利用できる方が有利である。実際、カッコウやカッコウハタオリといった托卵鳥で、複数の宿主に対し進化的な適応が起こっていることが知られている。つまり、複数の宿主の卵斑は異なっているが、それぞれに托卵する托卵鳥の雌は、それぞれの宿主の卵に擬態した卵を産む。

ただし、カッコウやカッコウハタオリではこのような宿主特異的な適応は種分化を伴っておらず、雌においてのみ宿主特異的な系統が成立し、雄はどの系統の雌とも交配していることが判明している。これには卵斑を決定している遺伝子の発現機構が関係していると考えられている。卵斑は卵を産む母親の形質であり、かつ伴性(母系)遺伝する。つまり、雄の遺伝子は卵の色や模様に関係しておらず、雌の宿主特異性には影響を与えないのだ。

一方、東南アジアからオセアニアにかけて分布しているテリカッコウ類では、その雛が宿主雛に擬態していることが知られている。ここで注意すべきは、雛の外部形態は子の形質であり、両親から受け継いだ遺伝子の組み合わせで形質が決まる。すると、カッコウなどとは異なり、異なる宿主に育てられた雌雄(雛の時の皮膚色が異なる)が交配した際、宿主を選択する母親とは異なる皮膚色の雛が孵る可能性がある。より確実に擬態を成立させ、雛を宿主に排除させないためには母親は自身と同じ宿主に育てられた雄と交配する必要がある。

つまり、テリカッコウ類においては、寄生雛の外部形態を介して宿主による識別が生殖隔離機構となり、種分化を引き起こす可能性が考えられる。また、このことはメンデル遺伝や伴性遺伝といった、遺伝子発現機構が共進化動態に影響を与えることを意味している。

2. 研究の目的

(1) テリカッコウ類の雛(寄生雛)の皮膚の色彩が、鳥類の色覚においても宿主の雛の皮膚色を擬態していることを、行動実験および精神物理学的手法を用いて明らかにする。

(2) 宿主仮親による擬態が不十分な寄生雛の識別と擬態の遺伝子発現機構が、テリカッコウ類において同所的種分化を引き起こす

要因となっていることを理論的に証明する。

3. 研究の方法

(1) 野外調査

テリカッコウ類が生息している地域において野外調査を行い、テリカッコウの宿主がテリカッコウの雛の色彩を手掛かりに自身の子とテリカッコウの寄生雛を識別し、かつそれをもとにテリカッコウの寄生雛を巣から排除していることを確認する。

(2) 理論探査

理論モデル(数理モデル)を構築し、宿主による皮膚色に基づくテリカッコウ寄生雛の排除が、遺伝子発現様式の影響により、テリカッコウの成鳥に対し、雛時代に同じ色だった個体同士で配偶する必要性を課しており、これが生殖隔離機構として作用することでテリカッコウ類に種分化を引き起こす要因となっていることを明らかにする。

4. 研究成果

ヨコジマテリカッコウの固有亜種が生息するニューカレドニアにおいて、ヨコジマテリカッコウに寄生されているカレドニアセンニウムシクイを対象に野外調査を行った。

その結果、まず、宿主仮親による寄生雛の排除行動を確認した。仮親は自身で孵化させた場合も、人工的に孵化させたテリカッコウ雛を巣に移植した場合も、間違えずにテリカッコウ雛を巣から排除した。

次に、雛の皮膚の色彩については、カレドニアセンニウムシクイにおいて、白型と黒型からなる、皮膚色彩多型を発見した(図1)。カレドニアセンニウムシクイの雛は、どちらかのタイプに明確に判別でき、また巣によっては1つの巣に両方のタイプが混在している場合があった。33巣において、雛の皮膚色を確認し、うち3割が黒雛であった。また、推定上同じ両親であっても雛の皮膚色が異なっていたことから、単純なメンデル遺伝によって説明可能であることが示唆された。



図1. 同じ巣で孵化したカレドニアセンニウムシクイの雛。両親は同じである可能性が高い。

一方、確認されたテリカッコウ雛の皮膚色は白型のみであったが、記録では黒型が記

載されており(図2),恐らくカレドニアセンニョムシクイの雛の,2タイプの皮膚色の両方に対して擬態が成立していると考えられる。



図2. 35年前に報告されたヨコジマテリカッコウの雛(左写真左)と,当該研究における野外調査で発見されたヨコジマテリカッコウの雛(右)。

鳥類はヒトとは異なる色覚を有しており,ヒトには見えない紫外線も色の構成要素として用いている.確認された計3タイプの雛(宿主雛2タイプ,寄生雛1タイプ)の皮膚の反射スペクトルを,分光光度計を用いて測定し,鳥類の色覚に基づいて解析した.その結果,統計的に有意に異なっていたのは宿主の黒型だけであり,宿主の白型と寄生雛の白型は,仮親にとって識別可能なほど異なっていないことが明らかになった(図3).これは,少なくとも白型については宿主雛に対するテリカッコウ寄生雛の擬態が成立していることを意味する.宿主仮親による寄生雛の識別・排除が動因となり,進化した擬態と考えられる。

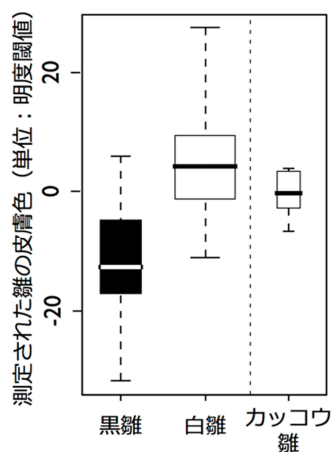


図3. 鳥類の色覚における各雛タイプの明度の差異.統計的に有意に異なっていたのは宿主の黒タイプのみであった.色相において差異は検出されなかった。

一方,状況証拠から,宿主の仮親は雛の色彩をテリカッコウ寄生雛識別の手掛かりにしていない可能性が示唆された.調査地外で発見された2羽の巣立ち雛を除き,発見された8個のテリカッコウ卵から雛の孵化が確認され,うち5羽は白型であることが確認さ

れた.しかし,これらの8羽の寄生雛は全て孵化2日以内に仮親によって巣から排除され,さらにこれらの仮親は自身の子が白型であっても,また,宿主卵が孵化する前で,比較対象である自身の子が存在していなくても寄生雛を正しく排除していた.とはいえ雛の色彩多型は鳥類全般でも稀であり,また擬態が成立していることも考慮すればテリカッコウとの軍拡競争以外の文脈で進化したとは考えにくい.そこで,研究が進展している托卵鳥の卵擬態についての理論を参照し,その進化的動態を類推した。

カッコウやカッコウハタオリといった托卵鳥の宿主では,寄生者・宿主双方において卵の色彩に多型が存在することが知られている.様々な研究からこの卵における多型は托卵鳥の卵擬態から逃れるために進化した特徴であることが判明している.つまり,宿主において擬態されていない新たなタイプを獲得することで自卵と寄生卵の識別が容易となり,一方で寄生者では卵を排除されないためにその新たなタイプに対する擬態を獲得したということである.実際,宿主の多型の獲得は対托卵鳥戦略として効果的であり,1種であるにもかかわらず多様な色彩や模様の卵を産む宿主が知られている.雛においても寄生者・宿主双方が多型を獲得した進化的経緯はこのようなものであったと考えられる。

しかし,卵をめぐる進化的攻防において多型は効果的であるのに対し,宿主が雛の色彩を手掛かりにしていないという現時点での証拠からは,雛をめぐる攻防において多型は効果的ではないと言える.この違いを説明する上で非常に重要なのは卵と雛の遺伝子発現機構における違いである.先述の通り,卵の色彩や卵斑は母親の形質であるのに対し,雛の色彩は雛の特徴である。

さらに,ここで鍵となるのは,卵であれ雛であれ,ある1つの宿主の巣内に多型が存在するかであり,もし巣内に多型がある場合,そのような特徴は寄生者を排除するための手掛かりにはならない.というのも,もし巣内に多型が存在するのであれば,寄生者が擬態を成立させる確率が上昇すると同時に,擬態が成立していなくても宿主の仮親は確信をもって寄生者を排除することができなくなる.逆に,宿主の巣内で卵や雛の特徴が統一されていれば,まさにそのタイプに擬態している寄生者だけが托卵に成功することになり,擬態が成立していなければ宿主は確信をもって寄生者を排除できるはずだ.このような巣内の統一性は宿主による卵識別で効果を持つことが判明している。

ある1巣の宿主の巣を考えてみたとき,その巣内にある宿主の卵は原則としてその巣の持ち主である母親が産んだ卵である.そのため,卵斑や色彩には遺伝的な違いは存在せず,巣内で統一されていることになる.一方,雛の色彩では1つの巣内においても両親

の遺伝子の組み合わせで雛の特徴が決定されるため、必ずしも巣内で特徴が統一されるわけではない。実際、このような巣はカレドニアセンニョムシクイにおいて確認された(図1)。つまり、寄生雛の擬態から逃れるための雛の多型は、軍拡競争共進化において大きな制約を宿主に課していることになる。

カレドニアセンニョムシクイにおいて、恐らく多型を獲得した当初は対托卵戦略として効果があったのだろう。しかし、雛の特徴が巣内で統一されることがなかったため、テリカッコウが対抗戦略として多型を獲得した後は、効果を持たなくなったと考えられる。その結果、雛の色彩には頼らない、より精度の高い識別能が進化したと考えられる。これは仮親の行動特性と合致しており、また、多型が確認された巣の頻度を元に推定された集団動態の結果とも整合的である。多型が確認された巣の頻度は表現型頻度から導かれた進化的に中立な場合の頻度の期待値と符合しており、色彩多型は進化的に中立な状態にあると考えられる(図4)。これにより、遺伝子発現様式が寄生者-宿主の共進化動態に影響を与えている可能性が示唆された。

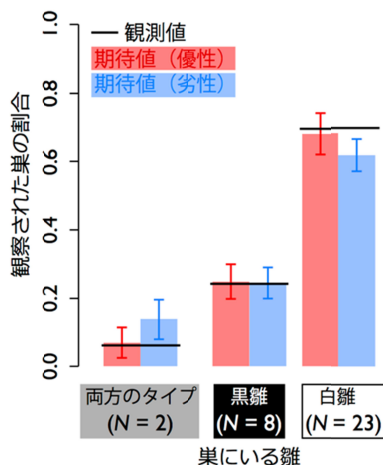


図4. 観察された各巣タイプの集団中の頻度(水平線分)と、進化的に中立な平衡(ハーディ=ワインベルク平衡)を想定して算出された期待値の分布の比較。とくに黒タイプを優性と想定した場合(赤)、期待値と観測値が符合した。

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7件)

1. Sato NJ, Tanaka KD, Okahisa Y, Yamamichi M, Kuehn R, Gula R, Ueda K, Theuerkauf J. 2015. Nestling polymorphism in a cuckoo-host system. *Current Biology* 25, R1164-1165 DOI: 10.1016/j.cub.2015.11.028 (査読有り)
2. Gazda M, Kuehn R, Sato NJ, Tanaka KD, Okahisa Y, Ueda K, Gula R, Theuerkauf J. 2015. Establishment of

microsatellite markers to assess the mating system of the fan-tailed gerygone (*Gerygone flavolateralis*) for studying cuckoo-host arms race.

Annales Zoologici Fennici 52, 280-284 DOI: 10.5735/086.052.0503 (査読有り)

3. Tanaka KD. 2015. A colour to birds and to humans: why is it so different? *Journal of Ornithology* 156, 433-440 DOI: 10.1007/s10336-015-1234-1 (査読有り)
4. Tanaka KD, Denda T, Ueda K, Emura N. 2015. Fruit colour conceals endocarp dimorphism from avian seed dispersers in a tropical beach plant, *Scaevola taccada* (Goodeniaceae), found in Okinawa. *Journal of Tropical Ecology* 31, 335-344 DOI: 10.1017/S0266467415000218 (査読有り)
5. Mikami OK, Sato NJ, Ueda K, Tanaka KD. 2015. Egg removal by cuckoos forces hosts to accept parasite eggs. *Journal of Avian Biology* 45, 275-282 DOI: 10.1111/jav.00410 (査読有り)
6. Tanaka KD, Okahisa Y, Sato NJ, Theuerkauf J, Ueda K. 2013. Gourmand New Caledonian crows munch rare escargots by dropping. *Journal of Ethology* 31, 341-344 DOI: 10.1007/s10164-013-0384-y (査読有り)
7. 田中 啓太. 2012. 騙しを見破るテクニック: 卵の基準・雛の基準 托卵鳥・宿主の軍拡競争の果てに *日本鳥学会誌* 61, 1-17 DOI: 10.3838/jjo.61.60 (査読有り)

[学会発表](計15件)

1. Tanaka KD, Stevens M, Symposium S07: To Understand What Birds Actually See: Toward a Newer Synthesis of Visual Perception and Methods to Study Coloration, IOC26 Tokyo, 2014年8月19日, 立教大学(東京都・豊島区)
2. Tanaka KD, Colours to birds and to humans: why are they so different? in Symposium S07: To Understand What Birds Actually See: Toward a Newer Synthesis of Visual Perception and Methods to Study Coloration (organized by Tanaka KD & Stevens M), IOC26 Tokyo, 2014年8月19日, 立教大学(東京都・豊島区)
3. 田中 啓太, 鳥たちが見ている“異次元”の色の世界: 眼・色・こころの進化, 大阪バードフェスティバル シンポジウム 『色・鳥どり〜鳥たちの多様な色彩の進化と芸術への浸透〜』, 大阪市自然史博

- 物館(大阪府・大阪市), 2013年11月17日
4. 田中 啓太, 三上 かつら, 三上 修, 佐藤 望, 上田 恵介, 山道 真人, テリカッコウ雛による擬態と頻度依存選択-よりコアな進化理論の導入へ-, 鳥学会2013年度大会自由集会『托卵のさらなる謎に挑む: 熱帯性カッコウ類の生態から浮かび上がった新たな理論展開』, 名城大学(愛知県・名古屋市), 2013年9月14日
 5. 田中 啓太(オーガナイザー), 自由集会『托卵のさらなる謎に挑む: 熱帯性カッコウ類の生態から浮かび上がった新たな理論展開』, 鳥学会2013年度大会, 名城大学(愛知県・名古屋市), 2013年9月14日
 6. 田中 啓太, 岡久 雄二, 佐藤 望, Jörn Theuerkauf, 上田恵介, こんなにたくさんエスカルゴを食ったのは誰だ? - ニューカレドニア・巨大シダ公園より -, 鳥学会2013年度大会, 名城大学(愛知県・名古屋市), 2013年9月14日
 7. 田中 啓太, 三上 かつら, 佐藤 望, 上田 恵介, 山道 真人, エピジェネティックな擬態? テリカッコウ類による宿主雛擬態と宿主利用, 日本進化学会第15回つくば大会, 筑波大学(茨城県・つくば市), 2013年8月30日
 8. 田中 啓太, 鳥たちが見ている“異次元”の色の世界: 眼・色・こころの進化, 日本鳥学会主催シンポジウム『色・鳥どり~鳥たちの多様な色彩の進化と芸術への浸透~』, 東京大学(東京都・文京区), 2012年8月25日
 9. 三上 修, 三上 かつら, 田中 啓太, 佐藤 望, 上田恵介, カッコウによる巧みな宿主操作~カッコウによる宿主卵の抜き取りが宿主の排除行動をためらわせる~ , 日本進化学会第14回大会ワークショップ『カッコウ・宿主の軍拡競争: 生活史戦略モデルが解き明かす忘れ去られた謎』, 首都大学東京(東京都・八王子市), 2012年8月23日
 10. 佐藤 望, 田中 啓太, 三上 修, 上田恵介, 宿主の学習によるカッコウ雛の排除は可能か? ~カッコウ卵の孵化タイミングが宿主に学習機会を与える! ~ , 日本進化学会第14回大会ワークショップ『カッコウ・宿主の軍拡競争: 生活史戦略モデルが解き明かす忘れ去られた謎』, 首都大学東京(東京都・八王子市), 2012年8月23日
 11. 田中 啓太, 佐藤 望(オーガナイザー), ワークショップ『カッコウ・宿主の軍拡競争: 生活史戦略モデルが解き明かす忘れ去られた謎』, 日本進化学会第14回大会, 首都大学東京(東京都・八王子市), 2012年8月23日
 12. Sato NJ, Tanaka KD, Mikami OK, Theuerkauf J, Ueda K. Learning to

- recognize nestlings is adaptive for some Chalcites spp. hosts, ISBE 2012 (14th International Behavioral Ecology Congress), Lund University, Lund, Sweden, 2012年8月12~17日
13. Sato NJ, Mikami OK, Tanaka KD, Theuerkauf J, Ueda K. Small clutch size by hosts favours the evolution of chick rejection over egg rejection, ISBE 2012 (14th International Behavioral Ecology Congress), Lund University, Lund, Sweden, 2012年8月12~17日
 14. Mikami OK, Sato NJ, Tanaka KD, Ueda K. Why does avian brood parasite remove a host egg?, ISBE 2012 (14th International Behavioral Ecology Congress), Lund University, Lund, Sweden, 2012年8月12~17日
 15. Kudo S, Baba N, Hironaka M, Mukai H, Tanaka K. Maternal provisioning in a burrower bug: interplay between trophic eggs and host nutrients, ISBE 2012 (14th International Behavioral Ecology Congress), Lund University, Lund, Sweden, 2012年8月12~17日

〔図書〕(計5件)

1. 田中 啓太(印刷中), ジュウイチ雛の騙し戦略と感覚生態学, 『野外鳥類学の楽しみ(上田 恵介編)』, 海游舎
2. 田中 啓太(2016), 第7章「騙しを見破るテクニック: 卵の基準・雛の基準-托卵鳥・宿主の軍拡競争の果てに-」, 『鳥の行動と社会(江口 和洋編)』(pp. 161-192), 京都大学学術出版会
3. 田中 啓太(2014), 第4章「色を操る悪魔の子, 托卵鳥ジュウイチの雛 鳥類における色を用いたコミュニケーションと寄生者による搾取」, 『種生物学シリーズ『視覚の認知生態学: 生物たちが見る世界(牧野 崇司・安本 暁子責任編集)』(pp. 85-110), 文一総合出版
4. 田中 啓太(2014), コラム「視覚モデル: 色の数学的再構築」, 『種生物学シリーズ『視覚の認知生態学: 生物たちが見る世界(牧野 崇司・安本 暁子責任編集)』(pp. 111-114), 文一総合出版
5. 上田 恵介他編(2013), 『行動生物学辞典』, 東京化学同人

〔産業財産権〕

- 出願状況(計0件)
取得状況(計0件)

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

田中 啓太(TANAKA, Keita)

立教大学・理学部・特定課題研究員
研究者番号：30625059

- (2)研究分担者 () 研究者番号：
(3)連携研究者 () 研究者番号：