

氏名	佐藤 望
学位の種類	博士(理学)
報告番号	甲第353号
学位授与年月日	2013年9月30日
学位授与の要件	学位規則(昭和28年4月1日文部省令第9号) 第4条第1項該当
学位論文題目	The co-evolution of bronze-cuckoos (<i>Chalcites</i> spp.) and their hosts (テリカッコウ属とその宿主の托卵をめぐる攻防)
審査委員	(主査) 関根 靖彦 山田 康之 上田 恵介 高須 夫悟 (奈良女子大学理学部情報科学科教授)

1. 論文の内容の要旨

カッコウ *Cuculus canorus* は自身で巣を造らず、他種（宿主）の巣に卵を産み、抱卵、給餌などの繁殖行動を宿主に強要する托卵という習性をもつ。カッコウの卵は宿主の卵よりも先に孵化し、雛は宿主のすべての卵を巢外に放逐する。一方、宿主は自身の子を守るため、カッコウの卵を巢外に排除するなどの対托卵戦略を進化させてきた。これに対して、カッコウは宿主の戦略を回避するため、宿主の卵に似た卵を産む（卵擬態）などの托卵戦略を進化させた。このカッコウと宿主の関係は軍拡競争型の共進化であり、進化学や行動生態学で大きな関心を集めてきた。

現生鳥類の 5 つの科で托卵行動をおこなう種がいる事が知られている（約 100 種）。托卵をめぐる共進化の解明にはこれらの種の種間比較が重要であるが、これまでは欧米を中心にカッコウを含めた数種のみ研究が集中していた。例えばカッコウ科の 57 種は托卵をおこなうが、カッコウ以外の種の研究例は極端に少ない。その結果、これまでの托卵をめぐる共進化の研究には偏りが存在し、一般的な法則（共進化）の解明にはほど遠い状況であった。

本博士論文では、これまでいかなる種の宿主でも観察されていなかった、また理論的にも進化しないと考えられてきた**宿主による托卵鳥の雛排除行動**を報告している。そしてこの雛排除行動の進化を解明するため、本論文では、雛排除行動をおこなったハシブトセンニョムシクイ *Gerygone magnirostris* が自身の記憶を用いて雛を識別している事を示している。これまで、記憶を用いた識別は雛排除行動の進化を阻害すると考えられてきたが、Lotem(1993)のモデルをより一般的に改良することで、ある条件下では適応的となり、雛排除行動が進化できる事をこの論文は理論的に示している。さらにまた異なるアプローチから、雛排除が進化しやすい条件を求めた結果、雛排除行動を進化させたハシブトセンニョムシクイは、他の種よりも雛排除行動が進化しやすい条件下にある事を示した（卵希釈効果仮説）。この仮説を検証するため、ニューカレドニアで野外調査をおこなった結果、仮説を支持するデータが得られた。

Chapter I. 巣から雛を排除：新しい対托卵行動

アカメテリカッコウ *Chalcites minutillus* はセンニョムシクイ属 *Gerygone* spp. に托卵する小型のカッコウである。アカメテリカッコウでは卵擬態が進化していないが、宿主は托卵された卵を受け入れる。つまりカッコウと宿主の間で見られるような卵段階における軍拡競争は起きていない。一方、この 2 種の雛の形態は酷似しており、アカメテリカッコウによる宿主の雛擬態の可能性が推察された。そこで 2006 年から 2008 年にかけてオーストラリア熱帯地域のマングローブ林において宿主の巣探索、ビデオ撮影をおこなった結果、宿主による托卵鳥の雛を排除する行動を世界で初めて撮影した。

Chapter II. テリカッコウ属の宿主は学習によって雛を識別しているか？

宿主が托卵された卵を排除するためには自身の卵とそれ以外を識別する必要

がある。識別方法は 2 つあり、1 つはたくさんの卵の中に異なる卵（少数派）があればそれを自身の卵でないと判断する識別方法（比較による識別）、もう 1 つは自身の卵を予め知っており、その記憶と比較して識別する方法（記憶による識別）である。これまでの野外調査で得られたデータから、センニョムシクイ属による雛排除行動は記憶による識別に基づくものである事を示した。

Chapter III. 学習による雛の識別は宿主と托卵鳥の共進化を促す

Lotem (1993)は、カッコウの宿主はカッコウの卵の識別・排除を行うが、カッコウの雛の識別はリスクが高く、適応的でないとする仮説を提出している。この仮説は、宿主が雛を学習によって記憶し識別に用いる場合、学習時に托卵されてしまうと、カッコウの雛のみを学習して自身の雛を学習しない危険があり、この危険を考慮すると、雛排除行動が適応的でない事を数理モデルで証明している。本章では Lotem のモデルの前提条件がカッコウとその宿主にのみ通用する条件であり、テリカッコウ属とその宿主には必ずしも当てはまらない事を示し、この前提条件を他のカッコウ科にも対応できるように変更を加えた。その結果、アカメテリカッコウ-センニョムシクイ属の系で雛排除が進化する事を示した。

Chapter IV. 卵希釈効果仮説

アカメテリカッコウ-ハシブトセンニョムシクイの系では他のどの系とも異なる雛段階での攻防が進化している。このような進化を促した要因を解明するために数理モデルを用いて、卵希釈効果仮説を提唱した。ここでは「アカメテリカッコウが托卵時に宿主の巣から卵を 1 つ持ち去る」事と、「宿主の 1 つの巣にアカメテリカッコウの複数の雌が托卵する（多重托卵）」事に着目した。数理モデルを用いて解析を行なった結果、このような条件下では、宿主はカッコウが雛になってから排除したほうが自身の子孫をより多く残せる事がわかった。たとえば、宿主の巣に宿主の卵が 3 個ある時に托卵が生じると、宿主の卵 2 個とカッコウの卵が 1 個となる。その後、別の雌による托卵（多重托卵）が生じた時、巣内から卵が 1 つ持ち去られる。この時、托卵された卵が持ち去られれば宿主の卵が減る事はない。卵希釈効果は宿主の産卵数が少なく、多重托卵が多いほど強くなる。つまり、熱帯の鳥類の特徴である産卵数の少なさと、テリカッコウ属の托卵頻度の高さが宿主による雛排除する行動を進化させた可能性を示した。

Chapter V. EDE 仮説の検証

卵希釈効果仮説を検証するため、オーストラリア北部（熱帯地域）の他、ニューカレドニア（熱帯地域）、ニュージーランド（温帯地域）で野外調査を行なった。その結果、熱帯地方のセンニョムシクイ属のみ雛排除行動が見られ、温帯の同属では見られなかった。さらに雛排除をしない種において、宿主の産卵数が有意に高く、多重托卵の例はなかった。これらの結果は本仮説を支持するものである。

2. 審査結果の要旨

本研究で申請者は、これまでいかなる托卵性鳥類の宿主でも観察されていなかった、また理論的にも進化しないと考えられてきた**宿主による托卵鳥の雛排除行動**を世界で初めて、オーストラリアにおいて発見した。そしてこの雛排除行動の進化を解明するため、申請者はこの托卵鳥—宿主のシステムにおける生態条件についてモデルを作成した。さらに申請者は雛排除行動をおこなったハシブトセンニョムシクイ *Gerygone magnirostris* が自身の記憶を用いて雛を識別している事を示した。これまで記憶を用いた識別は雛排除行動の進化を阻害すると考えられてきたが、従来のモデルをより一般的に改良することで、ある条件下では適応的となり、雛排除行動が進化できる事を申請者はモデルによって理論的に示した。さらに異なるアプローチから雛排除が進化しやすい条件を求めた結果、雛排除行動を進化させたハシブトセンニョムシクイが他の種よりも雛排除行動を進化させやすい条件にある事を示した（卵希釈効果仮説）。申請者はニュージーランド、ニューカレドニアでおこなった野外調査から仮説を支持するデータを得て、このモデルの有効性を示した。

本審査委員会は本論文が進化生物学、行動生態学の分野で、学術上、大きな貢献をするものと認める。本論文で記述された野外調査には膨大な時間と労力が必要である。また行動に大きな可塑性を持つ脊椎動物の野外調査は、再現することができず、そこから普遍性を導き出すには高度な野外観察のセンスと生物学全般における広い知識が必要である。このことも申請者が生態学者として高い能力を持っていることを示している。また、本研究において申請者が立教大学研究活動行動規範を遵守してきたことを確認した。

2013年7月2日（火）17時00分より本論文についての公聴会を開き、論文の内容の説明と質疑応答を行なった。申請者は論文について明快に説明し、質疑に対する応答も満足すべきものであった。