



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Paternal roles on the facultative multiple breeding of Japanese tit [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	乃美, 大佑
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	甲第12671号
Issue Date	2017-03-23
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/65296
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.1/jp/
Type	doctoral thesis
File Information	Daisuke_Nomi_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士（環境科学）

氏 名 乃美 大佑

学 位 論 文 題 名

Paternal roles on the facultative multiple breeding of Japanese tit

（日和見的な複数回繁殖における雄の役割:シジュウカラ野外個体群の長期研究を通して）

繁殖戦略の決定にどのような要因が影響しているかを理解することは行動生態学や進化生態学における主要なテーマである。寿命の短い動物が適応度を上げる方法として1シーズンに2回以上繁殖を行う戦略（複数回繁殖）があり、様々な分類群で知られている。ところが、このような種・個体群でも1回しか繁殖しない個体も多く、日和見的な複数回繁殖（Facultative multiple breeding、以後FMB）といわれる。適応度を上げるうえで明らかに有利と思われる戦略をなぜ全ての個体が行わないのか？これまで主に鳥類を対象として、何が1回繁殖者と複数回繁殖で異なるのかについて調べられてきた。しかし、多くの研究が繁殖の決定権をもつ雌を対象に原因を調べており、雄の役割に着目した研究はほとんどなかった。鳥類の多くは雌雄で共同して子育てするために、つがい雄が繁殖戦略に与える影響は大きいかもしれない。本研究では、複数回繁殖を行うシジュウカラの野外個体群を6シーズンにわたり調査し、雄の役割を中心に何が年間の繁殖回数、ひいては繁殖成功度を決めるのかを分析した。

本論文では、まず、雌のFMB（1回繁殖VS複数回繁殖）が代替繁殖戦術（Alternative Reproductive Tactics）の枠組みで捉えられることを提案した。代替繁殖戦術では、個体群中の同性の中で形態や行動、生活史などはっきりと異なる集団が存在する。それぞれが異なる繁殖戦術をとることで適応度が最大化される場合に、代替繁殖戦術が進化すると考えられている。また、こうした戦術の違いがみられる個体群は種分化の初期段階として捉えることができるため、代替繁殖戦術の理解はこの点でも重要な意味をもつ。これまで繁殖における競争が強い雄を中心に代替繁殖戦術が調べられてきたが、本研究では日和見的な複数回繁殖は雌の戦略であると考え。さらに本論文では、自分のコンディションだけでなくつがい相手の条件も繁殖回数に影響すると仮説を立てた。

代替繁殖戦術には、両戦術が遺伝的に決まっており、戦術間の適応度が等しい代替戦略（Alternative strategy）と、適応度に差があり、自身のコンディションや環境条件によって戦術を変える条件戦略（Conditional strategy）が存在する。仮に、雌のFMBが代替戦略だとすれば、複数回繁殖と1回繁殖にトレードオフが検出されるであろう。つまり、複数回繁殖は残せる子供の数は多いが、繁殖に投資した分、親の生存率が低下すると考えられる。逆に、FMBが条件戦略であれば、適応度に差が生じ、生存率に差はないと考えられる。また条件戦略であった場合、自身のコンディションや環境条件によって繁殖回数が決まると考えられる。本論文では特に共に子育てをするつがい相手に着目した。

そこで本研究では、毎年約半数のペアが複数回繁殖を行うシジュウカラ個体群を対象

に6シーズン調査を行い、各つがいの繁殖データから、雌雄の質が複数回繁殖の有無に与える影響と繁殖回数と雌の生存率の関係について解析した。

解析の結果、年齢が高い雄とつがった雌ほど繁殖を早く開始し、結果として複数回繁殖率が高くなることがわかった。一方、複数回繁殖による生存率の低下は検出されなかった。むしろ雌の生存率は複数回繁殖者の方が1回繁殖者より高い傾向があった。本結果から、雌のFMBは条件戦略であり、その戦術の違いに雄の質が関わっていることが示唆された。複数回繁殖を行うのは質の高い雄のペアであり、雌にとってはペアとなる雄の質が適応度を左右する可能性が示唆された。1回繁殖の雌は、遅い時期の2回目の繁殖を避けることで繁殖にかかるコストを低減させているのかもしれない。本研究は雌の代替繁殖戦術の研究に新たな知見を加え、つがい相手の質の重要性を明らかにした。

次に、雄のさらなる役割として、育雛期の給餌貢献度を調べた。給餌は繁殖の過程で最もエネルギーが必要とされる重要な行動であり、鳥類では雌雄の両方が給餌を行うのが一般的である。この子育ての形態は、両親で子育てを行う方が単独で子育てを行うよりも繁殖成功度が高くなるために進化してきたといわれている。しかし、雄を実験的に取り除いた研究でも、実際には繁殖成功度はさほど低下しないという結果も多く報告されており、矛盾を抱えていた。近年、雄が子育てに参加する理由として、雌の負担を軽減することでその回の繁殖だけでなく次の繁殖につながりやすくなるという仮説

(Enhanced fecundity hypothesis) が注目されている。年に2回以上繁殖を行うような生物ではこの仮説の検証がしやすくなる。そこで本研究では、ビデオカメラを使って雌雄の給餌行動を観察し、雄の給餌貢献度(雄の給餌割合)と雌の複数回繁殖の関係や巣立ち成功率、雛の体重の関係を解析した。

解析の結果、オスの給餌貢献度が高くなるほど複数回繁殖率が高くなり、雛の体重も重い傾向が認められた。しかし、巣立ち率との間に有意な関係は見られなかった。1回の繁殖における巣立ち率に雄の貢献度は影響しなかったことから、1回の繁殖では雌が不足分を補うと考えられる。しかし、雄の貢献度の低いペアでは、巣立ち後の世話なども含めて雌の負担が大きくなるために、複数回繁殖率が低くなったと考えられる。また、雛の体重が重いほど巣立ち後の生存率が高くなることが知られているため、雄の貢献度が重要であると考えられる。本結果は雄の子育てへの貢献がその回だけでなく、次の繁殖にもつながるということを示唆しており、上の仮説を支持する結果が得られたといえる。

本研究は代替繁殖戦術という一般的な現象の中で「メスの代替繁殖戦術」と「パートナーの質」という新しい2つの視点を加えた。また、生存できた雌雄は翌年再び同じつがいを形成する可能性が高いため、複数回繁殖は雄の翌年のつがい相手の確保にもつながることが示唆される。これは雌だけでなく、雄の生涯繁殖成功度にも大きな意味をもつと考えられ、両性での子育ての進化の観点からも重要な結果である。今後さらに雄親が繁殖に果たす役割について調べていく必要がある。