

NEWSLETTER

No.44

目 次

| | |
|-------------------------|----|
| 会長あいさつ..... | 2 |
| 学会誌目次..... | 3 |
| 学会誌和文抄録..... | 4 |
| お知らせ..... | 9 |
| 第22回大会ラウンドテーブル報告 | 9 |
| MailNews 管理人からのお願い..... | 13 |

日 本 動 物 行 動 学 会 事 務 局

〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

京都大学理学部動物学教室内

TEL 075-753-4073 FAX 075-753-4113

E-mail: ima@ethol.zool.kyoto-u.ac.jp

(振 ・ 01050-5-1637)

会長あいさつ

日本動物行動学会会長 長谷川真理子

動物行動学会の会員のほとんどは、いわゆる行動生態学、進化生態学の分野の研究に興味がある研究者たちである。さまざまな種類の動物が、彼らを取り巻く環境の中でどのように行動を進化させてきたか、その様子を観察し、実験し、理論的モデルを作り、明らかにしようとしている。こういった研究そのものは、直接に人間社会のかかえる諸問題にすぐに役立つ答えを提供するわけではない。私は、かねがね、このような純粋科学の重要性を強調し、人々がこのような知識を持つことで、やがて人間や自然界を見る目が変わっていくことの意義を説いてきた。その考えは今でも変わらない。

しかし、行動の進化の研究は、そんなに、人間のかかえる実際の問題に無縁ではなく、すぐには役に立たないというものでもないかもしれない。たとえば、アブラムシ、クマノミ、オオヨシキリ、といったその生物に限定的な現象をそのまま持ってきても、人間の問題の役には立たない。そうではなくて、行動の進化の原理、法則といったメタ・レベルでの理解を人間という個別の種にあてはめたとき、何がわかるか、何が予測されるか、を言うことができれば、それは大きな貢献となるだろう。

そのためには、しかし、動物の行動についても、発達、個体発生の側面からの研究がもっと行われるべきだろう。最近では遺伝子の知識が増え、どんな遺伝子がどんな行動の形成にかかわっているのかが、以前よりもずっとよくわかるようになった。そして、遺伝子が何もかもを決めているのではなく、行動の可塑性が非常に高いこともわかってきた。そこで、行動の発達がどのように起こるのか、どういう発達過程を経るとどういう行動が発現するのかについて、より詳しい知識が必要である。

そうすると、私たちも、行動の生成メカニズムや個体発生の経路について、もっと目を向けるべきであろう。ティンバーゲンの4つの「なぜ」のうちの究極要因ばかりでなく、至近要因と発達要因にも目を向けて、それらを統合するべきだということだ。もともと、4つの「なぜ」は、問題の立て方を整理するためのものであり、そのうちのどれか一つに専念すればよいということではない。4つのすべての理解が必要なのである。

と、こんなことを考えているのも、最近の子どもたちは、進化的に新奇な環境の中で新奇な刺激にさらされて育つことにより、やはりおかしくなっているのではないかと危惧するからである。自由市場にまかせた資本主義経済のもとでは、売れるものが広まる。売れるものとは、人間が好むものであり、人間が本来強く持っている欲望や嗜好にすりよった商品である。テレビは、まさに視覚の動物である人間の感覚バイアスにすりよった技術であり、携帯電話は、人間がおしゃべりの動物であるというバイアスにすりよった技術である。

人間の進化の過程で、これほど多くのさまざまな技術に取り巻かれながら人間が育つ状況は、これまでになかった。たった50年前ですら、こんなことはなかった。ということは、進化の歴史の中でほんの一瞬の間に、人間は自らの子どもが育つ環境を激変させたことになる。この変化のうち、どれが表面的な変化にすぎず、どれが、本質的に人間の育ち方を変える可能性のあるものなのか、本当に人間はどんな変化にも対処できるほどの潜在的可塑性を持っているのか、真剣に検討せねばならないと思う。それができるのは、進化と適応の視点を持った動物行動学者ではないだろうか？

『Journal of Ethology Vol.22 No.1』目次

| | |
|---|-----|
| 辻和希：映像論文の投稿規定..... | 1 |
| 【Video Article】 | |
| 高橋晃周・佐藤克文・西川淳・綿貫豊・内藤靖彦：アデリーペンギンの同調潜水行動..... | 5 |
| 【原著論文】 | |
| P.Tryjanowski・A.Golawski：セアカモズにみられる巣防衛の性差：雛の年齢，ブルードサイズ，繁殖期間中のステージの影響..... | 13 |
| X.Yu・R.Sun・J.Fang：プラントハタネズミの社会行動に与える血縁効果..... | 17 |
| L.D.Corkum・D.J.Cronin：ザリガニでは生息場所の複雑さは攻撃を低く抑えて餌消費量を増加させる..... | 23 |
| P.Adret：視覚剥奪されたキンカチョウの鳴き声模倣はさえずらない同種メスの存在で促進される..... | 29 |
| 高倉耕一：サイカチマメゾウムシにおけるオスの栄養投資がメスの採餌行動と空間分布におよぼす影響..... | 37 |
| 高橋純一・中村純・秋元信一・長谷川英祐：モンスズメバチにおける血縁構造とコロニーのオス生産..... | 43 |
| K.Riabinin・M.Kozhevnikov・J.S.Ishay：スズメバチの巣の出入口の換気行動..... | 49 |
| T.S.Osiejuk・K.Ratynska・J.P.Cygan：キアオジが交互にあるいは相手のさえずりに重ねてさえずることの意味..... | 55 |
| T.W.Kim・K.W.Kim・R.B.Srygley・J.C.Choe：大きな潮位変化がある場所に生息するハクセンシオマネキにみられるセミルナサイクルの求愛リズム..... | 63 |
| 正富宏之：出水で越冬するナベヅル <i>Grus monach</i> の個体維持(非社会)動作..... | 69 |
| I.J.Stenhouse・H.Grant・Gilchrist・W.A.Montevecchi：クビワカモメにおける繁殖への投資と親の役割..... | 85 |
| 綿貫豊・高橋晃周・佐藤克文・加藤明子・C.A.Bost：アデリーペンギンにおける雛の成長に対する親のポデーコンディションと採食努力の効果のコロニー間差および性差..... | 91 |
| 井出純哉：コチャバネセセリ幼虫による越冬葉の限取を利用した笹の葉の新旧の識別..... | 99 |
| 【短報】 | |
| 堀田充・A.R.Chittenden・佐藤幸恵・齋藤裕：ヒメササハダニの巣網がもつ天敵対抗機能..... | 105 |
| 奥圭子・矢野修一・高藤晃雄：捕食者ケナガカブリダニが植食者カンザワハダニに与える非致死の間接効果..... | 109 |
| J.R.Rho・R.B.Srygley・J.C.Choe：ポニーの年齢に特異的な繁殖率..... | 113 |
| 土田浩治・西郷隆治・辻田寿美子・竹内一樹：フタモンアシナガバチにおけるearly ma生産は繁殖戦略とリンクしていない..... | 119 |

『Journal of Ethology Vol.22 No.1』和文抄録

アデリーペンギンの同調潜水行動

高橋晃周・佐藤克文・西川淳・綿貫豊
・内藤靖彦

同種の他個体と行動を同調させることは、採食効率を上昇させる機能があると一般に考えられている。しかし、行動を同調させることが採食にコストをもたらす可能性についてはこれまでほとんど研究されてこなかった。アデリーペンギンは定着氷に囲まれた小さな開水面で潜水開始・終了を同調させることが知られている。我々は12-47個体のペンギンの群れが同調して潜水を開始するのを観察し、そのうちの2個体(3組)と3個体(1組)について、潜水深度記録計を用いて1.7-4.5時間にわたり潜水行動を調査した。潜水開始・終了のタイミングは潜水行動を調べた個体間でわずかに異なり、ある個体が別の個体よりも常に早く潜水を開始する傾向がみられた。潜水時間の個体間の違いはわずかだったが、潜水中の最大深度は大きく異なり、4組のうち2組において、片方の個体がもう片方の個体よりも常に深く潜水する傾向がみられた。潜水中の個体間の深度差は潜水中のフェーズによって異なった。沈降中・浮上中にくらべ、採食を活発に行っていると考えられるフェーズで深度差が大きく、集団中の個体が独立に餌を探っていることが示唆された。採食を活発に行っていると考えられるフェーズの長さは、集団の中で深くまで潜った個体において短く、潜水開始と終了を他個体に同調させることで採食時間が短くなるというコストがある可能性が示唆された。この論文に関連したデジタルビデオ画像を以下のURLで見ることができます。

<http://www.momo-p.com/showdetail.php?movieid=momo030605pa01a>

セアカモズにみられる巣防衛の性差：雛の齢、雛数、繁殖期間中のステージの影響

P.Tryjanowski・A.Golawski

セアカモズ *Lanius collurio* は開いたカップ型の巣をつくるスズメ目の鳥で、捕食者に対しては巣の近くで激しく攻撃して防衛する。観察している

人間に対する反応を、1999年から2001年の期間にポーランドで調べた。巣の防衛の強さは繁殖サイクルが進むにつれて大きくなったが、これは「雛の価値仮説(offspring value hypothesis)」のとおりである。しかしながら、雛の数や繁殖期間中のいつかということは攻撃のレベルに影響しなかった。それまでにいわれていた予想とは異なり、巣防衛における性差はみられなかった。両性とも攻撃的な親のほうがそうでない親よりも有意に高い繁殖成功をおさめた。 [訳：事務局]

プラントハタネズミの社会行動に与える血縁効果

X.Yu・R.Sun・J.Fang

血縁が敵対的行動と配偶者選択に果たす役割について、プラントハタネズミ *Microtus brand* で調べた。よくわかっている材料またはあまりよく慣れていない材料を敷いたチャンパー内で、同性のよく知らない血縁のある成体(きょうだい)と血縁のない成体に対する攻撃行動と社会的探索行動(social investigation)について調べた。血縁による有意な違いはなかった。よく知らないメスが相手の場合、オスは血縁個体(姉妹)よりも非血縁個体の方の匂いをよく嗅ぎ、追い回したが、交尾行動と敵対的行動では有意にどちらかを選ぶことはなかった。よく知らないオスが相手の場合、メスの非血縁個体との交尾時間は血縁個体(兄弟)との交尾時間よりも有意に長かったが、社会的探索行動では違いはなかった。本研究では、離乳前に見知った相手かどうかまたは表現型マッチングに基づいた血縁関係は近親交配回避の役割をもっているだろうが、敵対的な行動における血縁の役割については未知のままであることが示されている。

[訳：事務局]

ザリガニでは生息場所の複雑さは攻撃を低く抑えて餌消費量を増加させる

L.D.Corkum・D.J.Cronin

生息場所が複雑になれば種内相互作用が弱くなり、餌消費速度が大きくなるだろうという仮説を、ザリガニ *Orconectes propinquus* をいろいろ異

なる密度において検証した。ザリガニの個体数密度、餌(マス卵)レベル、生息場所の複雑さがザリガニの餌消費速度に与える影響を、実験条件で定量的に測った。餌レベルが異なると、餌消費速度に有意な違いがあった。餌が少ないとき、個体数密度や生息場所の複雑さに関係なく、ほとんどの餌がくわれた。餌に制限がないとき、1個体あたりの餌消費量と生息場所の複雑さとは、正の直線的な相関を示した。しかしこの関係は、生息場所からはずれた試行を除いて解析するとみられなかった。生息場所が複雑になると、同種個体間の攻撃を有意に減少させることもわかった。これらの結果は、生息場所に最小限の複雑さがあれば、餌を食うもの同士の相互作用が抑えられて、結局のところ餌消費量の増加をもたらすことを示唆している。

[訳：事務局]

視覚剥奪されたキンカチョウの鳴き声模倣はさえずらない同種メスの存在で促進される

P. Adret

キンカチョウ *Taeniopygia guttata* 若いオスがさえずりを獲得する過程は、あるさえずりの手本としての同種オスの姿を模倣する学習過程とみられている。この過程においては、さえずらない同種メスの役割についてはあまり記載がないままである。視覚を剥奪された若いオスがさえずりを獲得するにあたって社会的な接触がどう影響するのかについて、母親だけに育てられた個体と両親に育てられた個体について調べた。さえずり学習の感受期にあたる孵化後35-65日齢に視覚を剥奪されたオス個体が手本となるオスから模倣したさえずり数は、姉妹がいる条件下で学習したときのほうがいない条件下で学習したときよりも多かった。興味深いことに、この効果は両親に育てられた個体に比べて母親だけに育てられた個体によくみられた。結論としては、視覚的な手がかりがないときでも物理的な接触があれば、さえずりの模倣を起こすには十分である。この結果は、鳴鳥類のオスがさえずりを獲得する際に、さえずらないメスが社会的な刺激を与えることを示す一例である。

[訳：事務局]

サイカチマメゾウムシにおけるオスの栄養投資が

メスの採餌行動と空間分布におよぼす影響

高倉耕一

マメゾウムシ科の昆虫サイカチマメゾウムシ *Bruchidius dorsalis* オスは交尾時に精液の形でメスに栄養投資を行う。本研究ではオスの投資の量および質とメスの採餌行動の関係を調べた。雌雄の餌条件を操作して飼育すると、メスに与えられた餌の質が低い場合やオスから受け取った投資の質が低い場合に、メスは高頻度で交尾を行った。一方で、オスの投資量を操作してメスの採餌頻度を調べた実験からは、多くの投資を受け取ったメスは低頻度でしか採餌しないことが明らかになった。これらの結果はサイカチマメゾウムシのメスにとっては自身の採餌もオスによる投資も同じ役割を持っていることを示しており、また雌雄における配偶と採餌行動の非対称性(メスはより高頻度で配偶し、オスはより高頻度で採餌する)ことも示唆していた。さらに野外調査から、オスだけが寄主植物の花期以外には非寄主植物を訪花して花粉や花蜜を摂食しており、メスは開花フェノロジーに関わりなく寄主植物上に滞在していることが示唆された。以上の結果は、サイカチマメゾウムシにおいて配偶役割の逆転と性特異的な採餌様式がかなり固定化されていること、性選択に由来するオスの栄養投資が雌雄の採餌行動や空間分布に影響を与えていることを示唆している。

モンズズメバチにおける血縁構造とコロニーのオス生産

高橋純一・中村純・秋元信一・長谷川英祐

我々は、マイクロサテライトDNAマーカーを使って、モンズズメバチの交尾頻度、ワーカー間血縁度およびワーカーによる繁殖について推定した。解析した20コロニーのうち15コロニーは1回交尾であったが、3コロニーが2回交尾、2コロニーで3回交尾であった。ワーカー間血縁度は0.73となった。ワーカー間の高い血縁度から、コロニーのオス生産において女王とワーカーの間に対立が生じていることが推測された。それゆえ、13コロニーからワーカー由来のオスの検出にマイクロサテライトDNAマーカーを使って解析した。

すべてのオスが女王由来であると推定された。さらに20コロニーから合計2990匹のワーカーを解剖して卵巣の発達程度を調べた。2コロニーで33匹のワーカーで卵巣の発達がみられたが、女王の交尾頻度とワーカーの卵巣発達程度には相関はみられなかった。これらの結果から、モンズズメバチのオス生産は、ワーカーポリシングにより抑制され、女王が独占している可能性が示唆された。

スズメバチの巣の出入口の換気行動

K.Riabinin · M.Kozhevnikov · J.S.Ishay

この論文の目的は、オリエントスズメバチ *Vespa orientalis* が行なう換気行動を初めて完全に記載することである。オリエントスズメバチの巣の出入口にはワーカーが何匹かいて、同時に羽を打ち振り合う。これは夏季の数ヶ月間の、日光がちょうど差し込むときにみられる。これらの換気役のハチは、巣の出入口に等間隔で触れ合わないよう並び、大抵の場合、頭部を外側に向けている。換気役のハチはお互いが離れているにもかかわらず羽ばたきのペースは同じであり、巣に入ろうとするハチを調べる門番役のハチとは何の関係もない。換気のための羽ばたきは平均3.4分続き、それが終わると外へ採餌に出るか、あるいはよりしばしば巣の中に戻る。若い女王バチが換気することはほとんどなく、オスがこの行動に関与することをみることはなかった。通常、内部の育児室で換気行動がみられることはなく、人工的につくった透明の壁の繁殖箱でも同様である。しかし、稀ではあるが、出入口の内側で換気行動が起こることもある。巣に複数の出入口がある場合は、それぞれの出入口で換気行動が起こる。みたところ、どのワーカーもどこかでこの換気行動に参加しているらしく、一度に参加するワーカー数は温度に依存する。つまり、周囲の温度が高くなればそれだけ多くのハチが換気行動に参加する。実際に温度と換気行動は高い正の相関を示す。

[訳：事務局]

キアオジが交互にあるいは相手のさえずりに重ねてさえずることの意味

T.S.Osiejuk · K.Ratynska · J.P.Cygan

相互再生実験を使って、キアオジ *Emberiza*

citrinella が相手のさえずりと交互にあるいは重ねてさえずることの意味について調べた。相互再生実験では、13個体のオスに対して、交互にあるいは重ねるという2つの異なる時間パターンでさえずりを返した。そして、オスの反応で3つのカテゴリーに分類できる12個のパラメータを測定した。3つのカテゴリーは、さえずりの出力、地鳴きの出力、動き(スピーカーからの距離と飛び立ち)である。結果からは、相手のさえずりに重ねてさえずるのは交互のさえずりよりも強い威嚇であるという仮説は確かめられなかった。一般的には交互の再生でも重ねての再生でも、強く活性化したオスが示すような反応を同じようにひきおこした。唯一有意差がみられたのは再生中にスピーカーへ接近するまでの時間に関するものだった。交互にオスのさえずりを再生すると、この項目では高得点を記録した。このような結果は、その信号そのものがもっている威嚇という意味でどう違うのかということよりも、仮想ライバルオスを探知して位置を特定する機能からすれば交互のあるいは重ねてのさえずり再生は何が違うのかということに関連している。キアオジにみられる強い反応は、高い侵入率と婚外交尾の可能性を考えれば辻褄が合う。そうすることで近距離コミュニケーションを単純化し、さえずりの時間パターンに関係なく断固としてライバルオスを追い払うことになるのだろう。

[訳：事務局]

大きな潮位変化がある場所に生息するハクセンシオマネキのセミルナサイクルの求愛リズム

T.W.Kim · K.W.Kim · R.B.Srygley · J.C.Choe

セミルナサイクルでの求愛リズムはシオマネキ属では広くみられる現象である。典型的なものとしては、大潮の近辺では同調的な求愛がピークになるという報告がこれまでにされている。潮位変化が大きい場所では繁殖行動が変わるかどうかを、韓国・江華島のハクセンシオマネキ *Uca lacteosa* を調べた。調べたのは、はさみのウェーピングとドーム作り(semidome building)を含む、求愛のための特別な行動である。結果は、同調的な求愛行動は小潮の近辺でピークになり、大潮のときには海水が生息場所にあふれ、オスはおもに泥の干潟(mudflat)で採餌していた。活発なメスは巣穴を

確保していて、通常泥の干潟で採餌しているが、そういうメスが大潮のときに多数いても、オスがメスに対してウェーピングをすることはほとんどなかった。このようなパターンはこの種としては珍しい。台湾と日本のシオマネキの個体群では、大潮の付近で同調的な行動がみられるからである。オスは小潮のときには採餌が制限されているため、大潮のときにほとんどの時間を採餌にあてるのだろう。小潮のときにはあまり採餌せず、蓄積したエネルギーを求愛信号に使うのだと考えられる。繁殖が同調するパターンはおそらく周期的に変化する環境での食物の得やすさに依存しているのだと結論される。 [訳：事務局]

出水で越冬するナベヅル *Grus monach* の個体維持(非社会)動作

正富宏之

種の生活を理解し、かつ動物行動学的観点からツル類の系統を考察する一つの基礎的手段として、ナベヅル *Grus monach* のエソグラムを作成した。1995年から1999年の5年間にわたり、ナベヅルの越冬地である出水において観察とビデオ録画を行い、映像解析に基づく定量的な情報も加えて個体維持に関わる動作を列記した。その中には新しい個体維持動作単位や個体維持活動として、体表の手入れ関連では「雨濡れ」、「翼下げ」および「嘴まわし」を、柔軟運動関連では「体揺すり会釈」、「高脚伸び」、および「脚吊り」を、移動関連では「後ずさり」、「小走り」、三つの着地体勢、および「脚上げ滑空」を、索餌関連では「はみさぐり」と「持ち運び」をそれぞれ取り上げた。これらの動作単位が、これまでツルの個体維持行動目録に取り上げられたことはほとんどない。ナベヅルが属する *Eugrus* グループ内の近縁種でも、種間比較のために、個体維持動作について、定性的資料にとどまらず定量的資料を得る必要がある。

クビワカモメにおける繁殖への投資と親の役割

I.J.Stenhouse・H.Grant Gilchrist・
W.A.Montevicchi

鳥では90%以上の種が両親による雛の世話をするが、ペアの間での養育行動の配分はしばしば平等にはなっていない。カモメの仲間でも養育行動

は両性が行なうが、それぞれの性がどのくらい寄与するかは、種によってかなり違うようである。本研究では、クビワカモメ *Xema sabir* のオスとメスの行動を、抱卵期とその直後の孵化後の時期に調べた。とくに注目したのは、それぞれがどのくらいの時間を養育に関わる行動に費やしたかである。クビワカモメは行動や生態からすれば珍しいとされている種ではあるが、他のカモメとおなじように、繁殖に対しては両性ともに高い投資量を示した。オスはメスの産卵に先立ってメスに給餌し、抱卵と雛への給餌でもメスと同じだけ寄与していた。メスは巣の防衛をオスと同じくらい行なった。全体としては、親としての世話について、その寄与度に性差はなかった。しかし、ペアをひとつひとつみていけば、個体差はかなりあった。クビワカモメは極地方で繁殖する鳥であり、養育行動にどのくらい投資するかは、過酷な繁殖環境と短期間の繁殖シーズンに影響されているのだろう。 [訳：事務局]

アデリーペンギンにおける雛の成長に対する親のボデーコンデションと採食努力の効果のコロニー間差および性差

綿貫豊・高橋晃周・佐藤克文・加藤明子・
C.A.Bost

採食場所までの距離が違うコロニーでは、海鳥は採食努力と繁殖努力が異なるだろう。アデリーペンギンのオスとメス親のボデーコンデション、給餌頻度と潜水行動を、海水がほとんどなくコロニーから遠いオープンな海で採食するデモンデュルビル基地と海水におおわれコロニーのすぐ近くの氷の割れ目で採食する昭和基地とで比較した。育雛期における親の体重減少速度は二つのコロニーの間で差はなく、オスメス間でも差はなかった。給餌頻度には大きな個体差があり、高頻度で給餌した親の雛の成長速度が大きかったが、1日の総潜水時間は成長速度に影響しなかった。昭和基地においてはオスのボデーコンデションが高いと雛の成長速度が大きい、という弱い関係があった。オスはメスよりもボデーコンデションが高い状態で育雛することが示唆された。採食場所までの距離の地域間の差と貯蓄エネルギーの性差が、繁殖努力を調節する潜在的可能性を制限している、

という仮説が出された。

コチャバネセセリ幼虫による越冬葉の隈取を利用した笹の葉の新旧の識別

井出純哉

コチャバネセセリ *Thoressa* var(鱗翅目)の幼虫はチュウゴクザサの葉を餌として利用している。この笹の葉は数年の寿命を持つが、一度冬を越すと白い隈取ができて餌としての質が低下すると考えられる。本種の幼虫が食べている葉の新しさを調べたところ、ほとんどの個体が質の高いと思われる当年葉を利用していた。そこで、幼虫がどのようにして新しい葉と古い葉を識別しているのか調査した。当年葉と越冬葉を幼虫に選択させると、多くの個体が当年葉を選択した。しかし、隈取の部分を切り取った葉を選択させると当年葉と越冬葉とで差がなかった。従って、本種の幼虫は隈取の有無で笹の葉の新旧を識別していることが明らかになった。

ヒメササハダニの巣網がもつ天敵対抗機能

堀田充・A.R.Chittenden・佐藤幸恵・齋藤裕

ササに寄生する多くのハダニ種の示す生活型の多様性は天敵との共進化の過程で天敵対抗手段として進化したものだと考えられている。ヒメササハダニは、葉毛の密度の高いクマイザサの葉に寄生し、静止期、卵が複数の葉毛を支柱としたテント状の網に覆われている。この網が天敵からの防護機能をもつか否かを、6種の同所的に発生する天敵について網除去実験によって調べた。その結果、5種の天敵に対しては有意な効果をもつことが判明した。一方、エゾナガヒシダニに対しては網のある場合の方が捕食されやすかった。このことは、エゾナガヒシダニがヒメササハダニに適応した天敵であることを示していた。

捕食者ケナガカブリダニが植食者カンザワハダニに与える非致死の間接効果

奥圭子・矢野修一・高藤晃雄

捕食者であるケナガカブリダニ(以下、カブリダニ)がカンザワハダニ(以下、ハダニ)に与える間接効果と直接効果を検証した。ハダニの成虫とカブリダニが同じ葉の上に存在すると、ハダニの産

卵数はカブリダニが居ない場合に比べ、25.9%少なくなった。この間接効果によって減少した産卵数はカブリダニが直接捕食した卵数よりも少なかった。

この間接効果のメカニズムはカブリダニ存在時のハダニの行動変化によって説明できた。カブリダニが居ると、ハダニ成虫は糸の上に待避する行動をとるようになり、カブリダニが居ない場合に比べて摂食時間が短くなった。このことから、カブリダニ存在下でハダニの産卵数が減少したのは、ハダニが捕食回避と摂食の時間配分を変えたためと考えられた。

ポニーの年齢に特異的な繁殖率

J.R.Rho・R.B.Srygley・J.C.Choe

年齢に特異的な繁殖力は生活史のパラメータの本質的なもののひとつである。ここでは、濟州島のウマ *Equus caballus* のポニー種で、2歳から28歳までのメス1頭あたりの年間産仔数で調べた年齢に特異的な繁殖率を報告する。調査は1998年から2002年まで行ない、178頭のメスから545頭の仔が産まれた。メス全体でみた1頭あたりの年間平均産仔数(繁殖率)は0.65個体だった。7-8歳のメスと19-20歳のメスではこの平均を上回ったが、4歳以下のメスではこれを下回った。繁殖率は種馬の年齢が上がると大きくなる傾向があったが、有意ではなかった($n=15$, $p=0.09$)。出産間隔はそのメスの初産年齢とは無関係だった。しかし、繁殖が遅くなったメスは早く始めたメスよりも出産間隔が長くなり、そのために繁殖率が減少する傾向があった($p=0.068$)。このポニーは他のウマに比べると繁殖率が小さかったのだが、これはおそらく、かなり大きなメスの群れに対して毎年1頭の種馬しか使われないためだろう。もっと多数の種馬を導入すれば繁殖率の増加が見込まれることが示唆される。 [訳：事務局]

フタモンアシナガバチにおけるearly male生産は繁殖戦略とリンクしていない

土田浩治・西郷隆治・辻田寿美子・竹内一樹

単倍数性昆虫の二倍体オスは、二倍体の精子を生産するので、不妊である。我々の先の研究は、フタモンアシナガバチのearly maleは二倍体である

ことを明らかにしたが、どの程度の頻度で起こっているかは明らかにしなかった。我々はearly maleの遺伝子型を6つのマイクロサテライトマーカ―を使って分析した。6つのコロニーの41匹の

early maleうち2匹(5%)が単数体であったが残りの個体は二倍体であった。このことは本種のearly maleの繁殖成功度を無視してもかまわないことを示唆している。

事務局からのお知らせ

学会誌送付について問い合わせがありましたので、お知らせします。

会費未納者には、学会誌(Journal of Ethology)は送付されませんので、未納の方は速やかにお支払い下さい。

第22回大会ラウンドテーブル報告

ラウンドテーブル「Sexual Conflict」報告

粕谷英一・宮竹貴久

ラウンドテーブル開催の経緯

宮竹貴久(岡山大・農・動物集団生態)

「性からみのテーマで面白いラウンドテーブルをやるよ」と粕谷さんから言われたのは2002年11月2日立教大学で開催された行動学会運営委員会の席上であった。ラウンドテーブル開催の1年前のことだ。ちょうど私の研究室では、従来単回交尾と考えられてきたアズキゾウムシのメスで複数回交尾する系統を見つけたところだった。これはワクワクする発見である。なぜなら1種類の昆虫のなかでメスが(基本的には)1回しか交尾しない系統と何度も交尾する系統の存在が明らかになった訳で、Sexual Conflictに関する様々な研究に利用できると考えられた。そう思っていた矢先のこと、ふたつ返事で「やりましょう」と答えた。

交尾行動をめぐる研究の歴史は古いが、ここ数年、雌雄の性的対立(Sexual Conflict)という視点を中心に装いをあらたにその勢を取り戻した感がある。しかしそのような最近の進展について日本ではあまり紹介されていなかった(最近、Tim

Birkhead 2000のPromiscuity: An evolutionary history of sperm competition and sexual conflict が邦訳されて日本語でもある程度の情報を読めることとなった：邦題「乱交の生物学：精子競争と性的葛藤の進化史」、小田亮・松本晶子訳、新思索社。よくぞ訳して頂いた。しかし*Drosophila*=ショウジョウバエの訳語にミバエを使うのは再版の際に是非訂正して欲しい)。

そこでラウンドテーブルのテーマは、ズバリSexual Conflictとし理論と昆虫の研究を中心に以下の4名の講演者を決めた。Sexual Conflict研究の背景について粕谷英一さん、カメムシの交尾持続時間をめぐる雌雄の対立について細川貴弘さん、交尾頻度の遺伝変異について私といっしょに研究をしている原野智広さん、メスの多回交尾の理論研究の歩みについて安井行雄さん。鳥や魚の話題も入れたかったのだが、時間の都合もあって残念ながら今回は断念した。次の機会があれば是非これらの話題も聞いてみたい。いよいよ当日：ラウンドテーブルの北大会場には人があふれ、フロアからの質問も多く寄せられ、主催者が予測した以上の盛況ぶりであった。もちろん2次会まで

多くの参加者といっしょに「夜の札幌でガオー！(粕谷談)」と盛り上がった。

前振りが長くなった。以下、各演者に、講演を終わっての感想、あるいは講演の内容の整理をしていただいた。

Sexual Conflict - 交尾行動・性選択研究の新しい波

粕谷英一(九州大・理・生物)

多くの研究テーマでは、しばらくすると、いわば“純文学”化して、直接そのテーマにかかわっている研究者以外には、どこまでわかっているのか、どこがおもしろいのか、いま何が問題になっているのか、よくわからなくなることがある。交尾(配偶)行動は動物行動学の扱う範囲の中でもかなり大きな部分を占めるが、1990年代にメスによる選り好みの研究の高まりを迎えた後モデルや議論の複雑さもあって、ややわかりにくい状態になっていたようだ。だが、交尾行動には手付かずのまだよくわかっていない部分がたくさんある。行動生態学の勃興期には、交尾の際のオスとメスの関係において協同ではなく利害の対立の面があることに注目したことが新鮮だった。この、交尾の際の両性の協同と対立にも未開拓の領域がたくさんある：今回扱ったsexual conflictもその領域を開拓しようとするものである。今回、集まりを終えて、古くからあるメスの直接的利益の理論のしづとさを感じた。メスの直接的利益についてもまだよくわかっていと言うには早そうである。もっとも印象的だったのは、sexual conflictで扱っている現象を理論的に見たときの実証データを扱う研究者にとっての複雑さである。安井さんの話は、このことを痛感させるもので、理論的結果を誤解でなく直観的にわかるものに翻訳することが、“純文学”化しないために重要だと思った。

マルカメムシにおける交尾時間をめぐる雌雄間のコンフリクト

細川貴弘(産総研・生物機能工学)

メスが多回交尾し精子競争が生じている昆虫では一般的に、オスは交尾時間を延長する(過剰な精

子、交尾栓、付属腺物質などの移送、交尾後ガードなどをおこなうため)ことによって高い受精成功を得る。しかしこの「延長された交尾」はオス側の適応であるため、メスにとってはコストになっているかもしれない(例えば、オスの付属腺物質がメスにとって毒性がある場合など)。このような場合、雌雄間で交尾時間をめぐるコンフリクトが生じる。また雌雄間のコンフリクトが生じていると、そのコンフリクトに関係する雌雄の形質の拮抗的共進化が予想される。本講演ではマルカメムシにおける交尾時間をめぐる雌雄間のコンフリクトと、それに関係する雌雄の形質について議論した。

マルカメムシの交尾時間には非常に大きなばらつき(1時間以下～20時間以上)が見られる。交尾終了時の行動を観察したところ、オスが終了する交尾(観察した全交尾の34%)とメスが終了する交尾(66%)が存在した。オスが終了した交尾はすべて8時間以上であったのに対して、メスが終了した交尾のほとんどが8時間以下であった。すなわち、オスは8時間以上の長時間交尾を強く望むが、それに反してメスが8時間以下で頻繁に交尾を終了しており、交尾時間をめぐる雌雄間のコンフリクトが生じている可能性が考えられた。そこで長時間交尾によるオスの利益、メスのコストを明らかにするために実験をおこなった。精子競争が生じるとき(メスに複数のオスと交尾させたとき)、4時間交尾したオスよりも8時間以上交尾したオスの方が受精成功が高かった。一方、メスに4時間の交尾か8時間以上の交尾を一回ずつさせた場合、両者の間で産卵数、受精卵数に違いはなく、長時間交尾によるメスのコストは検出できなかった。しかし複数回の長時間交尾がメスにとって大きなコストになっている可能性は残る(野外におけるメスの生涯の交尾回数は数十回におよぶ)。

メスは後脚をつかって交尾器結合をはずし、交尾を終了する。メスの後脚長・体サイズと交尾時間の関係を調べたところ後脚が長く、体サイズの小さいメスが8時間以下で交尾を終了できた。このことから、交尾時間をめぐる雌雄間のコンフリクトによってメスの後脚は長く、体サイズは小さくなるような淘汰がはたしている可能性が考えられた。一方オスでは、メスによる交尾器結合の分離を困難にしそうな複雑な形状の交尾器が見ら

れ、この形質にも雌雄間のコンフリクトによる淘汰がはたらいっているかもしれない。これらの雌雄の形質の拮抗的共進化を検証するには、人為選択や種間比較をもちいた研究が必要となる。

アズキゾウムシにおける雌の再交尾の遺伝的変異 - Sexual Conflict のモデルとして

原野智広(岡山大・農・動物集団生態)

雄の適応度は、一般的により多くの雌と交尾し、父性を獲得することにより最大化する。一方、雌の適応度は、受精卵を確保するために必要な回数の交尾を行うことにより最大化するであろう。雄は自身の適応度を最大化するために、雌の再交尾を抑制したり、既に交尾を終えた雌に不必要な交尾を強制したりするような、雌の交尾回数を操作しようとする交尾戦略を進化させるであろう。これに対して、雌は最適な交尾回数を達成するために、雄の操作に抵抗する交尾戦略を進化させるであろう。このように、雌の交尾をめぐる Sexual Conflict が存在し、Sexual Conflict によって雌の交尾回数の進化が起こると考えられる。しかし、雌の交尾回数の進化の議論に不可欠な遺伝的変異を示した研究は少なく、数種の昆虫のみでしか報告されていない。

アズキゾウムシは、雌が1回交尾した後に再交尾するかしないかという、これまでに研究されている他の昆虫種ではほとんど見られない不連続な変異を示す(Miyatake & Matsumura 2004)。我々は、この雌の再交尾の変異に注目し、遺伝的変異を調査した。本種の異なる系統間において雌の再交尾率を比較した結果、著しい系統間変異が見られた。再交尾率の高い系統と低い系統との交雑から生まれた次世代雌の再交尾率は、再交尾率の高い系統と同程度であった。このことは、雌の再交尾率を高める遺伝的変異が優性であることを示唆している。

雌が再交尾するかどうかの決定には、雌自身による交尾の制御と、雌の再交尾を操作しようとする配偶雄の影響との両方が関与している可能性がある。そこで、雌の再交尾の変異が生じる要因は雌雄いずれにあるのかを明らかにするために、異なる系統の雄を配偶相手にして雌の再交尾率を調

べた。その結果、雌の再交尾の変異は基本的には雌自身の形質にあることがわかった。ただし、再交尾率の高い系統の雌では、再交尾の相手となる雄も影響を与えており、雌に再交尾を受容させる雄の能力にも系統間変異があることが示唆された。アズキゾウムシは、雌の再交尾に関わる雌雄それぞれの形質に変異があり、その変異が既に自然に確立された系統があるという貴重な材料である。本種における雌の再交尾の種内変異は、交尾回数をめぐる Sexual Conflict の進化を研究する良いモデルであると考えられる。今後、本種を材料に、雌の再交尾の遺伝的機構および雌の交尾をめぐる Sexual Conflict が引き起こす進化過程について研究していく予定である。

【引用文献】

Miyatake & Matsumura (2004) J. Insect Physiol. 50: 403-408

雌の多回交尾と雌雄の対立

安井行雄(香川大・農)

雌が複数の雄と交尾し、その一腹卵が複数の雄由来の精子によって受精される可能性があるとき、性淘汰は交尾後も精子競争と cryptic female choice の形で継続しているといえる。今日 sexually-selected sperm (SSS) 仮説と総称されている一連のモデル(Curtisinger 1991)による sexy sperm 仮説や、筆者による good sperm 仮説などは、精子競争と雌による選好性の協調的な(すなわち雄にとっても雌にとっても有利になるような)共進化を理論的に導き出そうとするものであった。その背景には進化的安定平衡を算出することが理論進化生態学の基本的アプローチであったことが潜んでいるものと思われる。すなわちさまざまな要素間の相互作用があるとしても、適応進化というものはある最適点や進化的に安定な値に収束し、そこで定常的に維持されるという考え方が根底にあったからであろう。性淘汰理論はダーウィンの著作においてすら、すでに雌雄の対立の構図で認識されていたのだが、この安定平衡を求める図式が主流であったというのはある意味奇妙な感じがする(解の算出法に制限があったためかもしれない)

い)。しかしながら性の問題を扱う研究者、特に実際に野外で雄と雌の行動を観察してきたフィールドワーカーにとって、雄と雌がどちらにとっても利益のある解に到達しているとはどうしても思えない節があった。たとえば一夫多妻性の進化について、雌がなぜすでに配偶者を持つ雄と交尾するのかさまざまな仮説が提唱された。最も有名なのはsexy son仮説であるがそこでは雌はそのような交尾から直接的な利益を得ることがなくても、その雄の性的魅力が息子に遺伝し、その結果より多くの嫁と孫を得ることによってトータルでは遺伝的利益を得ることが想定されていた。それゆえ妻子ある雄との交尾は雌にとっても適応的であると考えられた。しかしながら鳥類などにおける実証データは雄の配偶的地位の遺伝率がこの仮説が必要とするよりもずっと低いことを示しており、sexy son仮説は理論的には成り立ちうるが実証データを説明するには不十分なものといわざるをえなかった。しかし雌が利益を得ていると考える必要はなかったのだ。雄はたとえ雌にとって有害であっても自己の適応度を高めるような性質を進化させ、雌はそれに対する対抗手段を進化させる拮抗的共進化のシナリオに基づけば、現時点で雄が雌を出し抜いて優位に立っている1つの時間断面を我々が観察しているに過ぎないことが理解できるだろう。Holland & Rice (1998)のChase-away sexual selectionはそのように雌雄の利害が対立した場合に、両者の適応度が交互に増減を繰り返しながら共進化を続けていくという概念である。

SSS仮説は雄の精子競争能力と雌の交尾頻度が共進化することを仮定しているが、これらの形質を支配する遺伝子が雄と雌で異なったfitness payoffをもたらすのだとしたら何が起るのだろうか。たとえば雄の受精効率を高める遺伝子が雌に有害な影響(雌の再交尾を遅らせる射精液中の化学物質が雌の寿命を減少させるなど)を与えるならば、その遺伝子は雄の体内では正の淘汰を、雌の体内では負の淘汰を受けることになる。このような遺伝子は異性間の拮抗(sexual antagonism)をもたらし、雌雄の繁殖戦略における進化的軍拡競争を引き起こす。そしてもし雄に及ぼす利益が雌に及ぼすコストよりも大きいなら、このような遺

伝子は雌雄間の拮抗をはらんだまま精子競争能力を高めるように進化することになる。このようなシナリオを実現している遺伝・発生メカニズムを解明することは特に興味深いテーマである。おそらく異性間拮抗を示す遺伝子の多くは常染色体よりも性染色体上に集中して存在し、性に偏った伝達と発現様式を通じてこれらの形質を効率的に支配しているであろう。ここでは多くを語る紙数がないのでPizzari & Birkhead (2002)総説を参照されたいが、興味深いことに、雄の配偶者競争や精子競争能力を高める遺伝子が、X染色体やミトコンドリア上に存在している例が知られている。たとえばヨツモンマメゾウムシ *Callosobruchus maculatus*の射精液量はX染色体上の領域によってコントロールされていると考えられ、またニワトリの精子の遊泳能力は部分的にミトコンドリアDNAによって制御されているらしい。これは非常にパラドキシカルである。前者の場合は、精子競争能力を支配する遺伝子は、息子に伝わることがない。百歩譲って、この遺伝子が娘を素通りして孫息子に遺伝し、その精子競争能力を高めることも考えられるが、後者の場合は雄の受精成功はそれをもたらした遺伝子の頻度変化には全く寄与しないのである(雄体内のミトコンドリアは進化的dead endであるから)。したがってSSS仮説が想定するような息子の代での見返りは孫の代まで待たなければならないか、あるいは全く報酬が得られないことになる。一方でグッピーの婚姻色や哺乳類の精子形成のようにY染色体に強く影響されている形質もあり、これらはSSS仮説と(大した修正を加えることなく)整合性を持っているといえる。このように受精成功に関わる現象は非常に複雑であり未解明の部分が多いが、現時点で明らかにいえることは、雄の精子競争能力をもたらしている至近的なメカニズムと、それが遺伝するメカニズムは分類群ごとに個別に異なっている可能性があり、SSS仮説はそれに合わせて修正あるいは棄却されなければならないということである。

雌雄の対立に関する認識の高まりは、一部の著者が声高に主張するようなパラダイムの転換ではない。どのような研究領域も理論的なフレームワークがなければ発展の糸口をつかむことはなく、また実証研究の進展によってその理論が修正を迫

られるというのは、健全な科学の営みである。性淘汰研究がこのような一里塚にまで到達したことはこの分野の成熟を意味している。この分野のさらなる発展に期待し、筆者自身もさらに勉強を続けていきたいと思っている次第である。

【引用文献】

- Curtsinger (1991) *Am. Nat.* 138: 93-102
Yasui (1997) *Am. Nat.* 149: 573-584
Yasui (1998) *TREE* 13: 246-250
Holland & Rice (1998) *Evolution* 52: 1-7
Pizzari & Birkhead (2002) *Biol. Rev.* 77: 183-209

MailNews 管理人からのお願い

メールアドレスを事務局に登録されている方々には、不定期に行動学会 MailNews を配信させていただいていますが、一部エラーで届かないメールアドレスがあります。メールアドレスを登録したはずなのに MailNews が送られてこないと言う方、最近所属の変更などでメールアドレスが変わられた方は、お早めに事務局もしくは MailNews 管理人中田兼介(東京経済大学 ken@tku.ac.jp)までご連絡ください。

NEWSLETTER No.44 2004.7.1

発行者 日本動物行動学会事務局
〒606-8502 京都市左京区北白川追分町
京都大学大学院理学研究科動物学教室内
TEL. 075-753-4073 FAX. 075-753-4113
E-mail: ima@ethol.zool.kyoto-u.ac.jp
<http://wwwsoc.nii.ac.jp/jes2/index.html>
(振・01050-5-1637)