

Ornithological Science 掲載論文和文要旨
第四巻 (2005)

第1号

特集：托卵鳥と宿主の相互関係（オーガナイザー：高須夫悟・中村浩志）

ヨーロッパにおけるカッコウの托卵：行動の適応と軍拡競争及びメタ集団の役割

Csaba MOSKÁT

カッコウ *Cuculus canorus* はヨーロッパ全域に分布する唯一の托卵鳥である。托卵相手として適切なヨーロッパの宿主種のほぼすべてを利用した経験があるという点で、カッコウの繁殖戦略は成功したと言っても良いかもしれない。しかし一方で、宿主はカッコウとの接触の過程で托卵対抗手段を発達させてきた。カッコウ卵の認識排除は托卵のコストを軽減する上で最も重要かつ効果的な托卵対抗手段であると思われる。宿主はカッコウ卵を認識した後、それを巣材で埋め込む、巣を放棄する、あるいは巣外へ放り出す、といった卵排除行動を示す。しかし、これらの行動は托卵だけに対する適応ではなく、托卵以外の要因に起因する一般的な行動なのかもしれない。例えば、卵の埋め込み行動は造巣行動の延長とも思われるし、巣の放棄は托卵以外の原因によっても起こり得る。また、卵の抜き出しは巣を清潔に保つための行動と類似している。起源は異なるにせよ、これらの行動が托卵排除に効果的であることは明らかである。本論文は、ヨーロッパにおけるカッコウと宿主の関係を軍拡競争型共進化仮説の立場から概観し、その行方について議論する。特に、托卵される集団とされない集団間の移動を考慮した宿主のメタ集団構造に注目し、ホストとカッコウの共進化の過程が長期的に持続する可能性について議論する。軍拡競争が辿る道筋は様々な要因によって左右すると思われ、現時点ではその行方については不明な点が多い。

不完全な適応の謎—なぜ宿主は托卵を受け入れるのか？

Bård STOKKE · Arne MOKSNES
Eivind RØSKAFT

共進化ダイナミクスでは、関係する種それぞれにおいて適応的進歩が相互的に展開する。真性托卵鳥とその宿主の関係は、共進化ダイナミクスのモデルとして注目を集めている。托卵という現象は、過去数十年にわたり研究者のみならず一般の興味の対象となってきたが、未だ数多くの謎が残

されたままである。現在我々が目にする、カッコウ卵に対する宿主の不完全な拒否行動はその一つである。托卵を受け入れれば宿主の繁殖成功度は極めて低下するため、宿主はカッコウ卵を排除すべきであるのに、カッコウ卵を全く排除しない、もしくは不完全にしか排除しない宿主種が数多く存在する。本論文ではこの現象を説明するための仮説を提示し、宿主がカッコウ卵と対峙した際、それを排除すべきかどうかに関わる意思決定過程に影響を及ぼす様々な要因について議論する。

繁殖期における発信機装着カッコウ雌の行動

中村浩志・宮沢良友・柏木健一

カッコウ雌の繁殖行動について、個体識別と発信機により行動追跡、電波の自動記録によって詳しく調査した。合計132羽のカッコウ雌が捕獲され、そのうち44個体に発信機が装着された。それらの雌は、オナガ、オオヨシキリ、モズのいずれかの宿主に托卵する宿主特異性がみられた。オナガ、オオヨシキリ、モズを宿主とするカッコウ雌について、それぞれ計131.1時間、142.1時間、12.6時間の発信機による追跡調査が行われた。その結果、雌のカッコウは、繁殖地と採食地が異なった場所にあり、毎日それらの間を往復していることが明らかとなった。優位の雌は、繁殖期を通して特定の繁殖場所に対する定住性を持っていることが示唆された。各雌はそれぞれ特定の宿主に特化しているが、自分の繁殖地内にある宿主の巣のほとんどを知っている可能性が高く、それらの巣の中から選択的に托卵を行っていることが示された。カッコウが異なる場所に繁殖地と採食地を持ちそれらの間を通う理由と雌の間には優劣関係が存在する点について考察を行なった。

ビデオ撮影によるカッコウのオナガへの托卵行動

安藤大介・中村浩志・大森慎也・樋口広芳

カッコウ *Cuculus canorus* の托卵行動が宿主の攻撃に受ける影響を明らかにするために、托卵開始から15~20年の新しい宿主オナガ *Cyanopica cyana* と、古くからの宿主であるオオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus* への托卵行動を比較した。カッコウに対する宿主の攻撃は、オナガではオオヨシキリよりも低く、巣ではほとんど行なわれなかった。托卵行動のうちカッコウが巣にとどまった時間は、オナガではオオヨシキリよりも長かった。これは、オナガの攻撃性が低いことによるものと推察された。一方、カッコウが訪巢した時刻は、オナガでは、低い攻撃性にもかかわらずオオヨシキリよりも遅く、より集中していた。このこ

とからカッコウの訪巢時刻は、宿主の体サイズに伴う攻撃の強さに影響されることが示唆された。

鳥における寄生雛の信号搾取；操作信号に関する新たな分類

田中啓太・上田恵介

托卵鳥の雛は多くの場合、宿主の親子間コミュニケーションで使われているものと同じ信号を発していることが多くの研究によりわかっているが、もちろんそうでない場合もある。これらの信号形態を記述する用語はかならずしも統一されておらず、混乱を招くおそれがある。そこで我々は寄生者による操作において使われている信号に関し、新たな分類を提案する。宿主操作信号は、それと同じものが宿主の親子間コミュニケーションで使われている（信号搾取）か、いない（感覚搾取）かで、二つに大別できるだろう。これらは、宿主による寄生雛の識別や、必要給餌量を確保するには不十分な刺激量といった、寄生雛が直面する特定の選択圧と関係がある。

托卵における病毒性の進化

Rebecca KILNER

托卵鳥は宿主の繁殖価を低下させる故、それが成鳥であれ雛であれ、宿主にとっては有害である。しかし、托卵がどの程度宿主の繁殖に悪影響を及ぼすかは、托卵鳥の種内、種間において様々である。本論文は托卵鳥が宿主に及ぼす悪影響の度合いに関するこれまでの仮説を概観し、いずれの仮説も不十分な点を含んでいることを指摘する。従来の仮説は主に、宿主に害を為すことが托卵鳥にとっての利益となる点に立脚しているが、必ずしもそうではない例が存在する。即ち、托卵鳥の雛が宿主の雛を死に至らしめることは、托卵鳥の雛自身にとって不利になる場合がある証拠を提示し、托卵鳥の宿主に対する悪影響の度合いは病原体が宿主に対して示す病毒性と極めて類似した関係にあることを主張する。托卵鳥も病原体も宿主の適応度を下げる点では同じだが、宿主の適応度を低下させれば托卵鳥及び病原体の適応度が必ず向上するわけではない。疫学分野では、病原体の病毒性の進化を理解する上で病毒性のトレードオフ仮説が非常に有効である。托卵に関する今後の理論的、実証的研究においても托卵鳥の宿主に対する病毒性のトレードオフという概念が重要なることを提言する。

托卵鳥と宿主の共進化に関する理論的考察

高須夫悟

寄生者と宿主の関係は軍拡競争型の共進化を辿ると考えられている。即ち、互いに相反する関係にある両者が自らの適応度を最大化すべく、適応的行動・形質を進化させる過程である。鳥類の托卵は共進化研究のモデルケースとして注目を集めている。本論文は、托卵鳥と宿主が共進化の過程で辿る道筋に関する理論的な考察を行う。特に、両者の繁殖成功と密接に関連するとおもわれる卵模様に注目した共進化の議論を展開する。共進化の過程において、宿主は托卵を認識排除する能力を獲得し、托卵鳥はこれに対し卵擬態で対抗するが、寄生者の卵擬態は宿主が自らの卵模様を変えることで無効化されるのかもしれない。数理モデル解析は、寄生者と宿主個体が特定の卵模様に関してどの様に振る舞うか等、モデルで設定する仮定に依存して両者の辿る共進化の道筋が様々であることを示している。共進化一般をより深く理解するための托卵研究において、数理モデリングによる研究が実証研究と並んで重要であることを提言する。

原著論文

八重山諸島、宮古諸島におけるズグロミゾゴイの分布

川上和人・藤田祐樹

ズグロミゾゴイは環境省レッドデータブックにて準絶滅危惧種に指定されているサギ科鳥類である。本種は沖縄県八重山諸島の石垣島、西表島、黒島にのみ生息すると考えられていたが、周囲にも生息可能な島はあり、この分布は不自然であると考えられる。そこで、本種の分布調査をしたところ、これら三島以外に、小浜島、竹富島、波照間島、与那国島、宮古島、来間島、多良間島でも生息が確認された。これは、本種が森林性で目立たないことと、十分な調査努力がされていなかったことによるものと考えられる。とはいえ、その分布域は狭く保全の必要性はなお高い。宮古、八重山諸島では、卵の捕食者であるハシブトガラスや食物が競合するインドクジャクが増加しており、これらの種が今後本種の個体群に影響を与えていく可能性がある。

インドの東ガーツ山脈の森林において乾期に開花し絶対的な他家受粉樹種である *Bombax ceiba* L. (Bombacaceae) のコウモリと鳥による花粉媒介

Aluri RAJU · Srungavarapu RAO
Kone RANGAIAH

Bombax ceiba は乾期に落葉、開花、結実、雨期に開葉を行う落葉性の樹木である。この樹木は花蜜が豊富でカップ状に開いた赤色の両性花を咲かせ、その花粉媒介者はミツバチ、鳥、コウモリである。一部の鳥、リス、サルは毎日花の一部あるいは全てを食べるが、このような花の採食は *B. ceiba* の繁殖成功にとって有害である。なぜならば、本種は同種の異なる木の花を動物が利用することによってのみ受粉し結実する絶対的な他家受粉種だからである。樹木一本あたりに生産される果実の量は非常に少ないが、個々の果実には非常に多くの種子が含まれている。成熟すると乾いた種皮が裂開し、種子は乾期に風散布される。

鳥の冬期混群において小型種の定住オスは大型種の侵入個体よりも優位である

日野輝明

北海道の鳥の冬期混群において8種の個体間で優位-劣位関係を調査した。5対の種間で平均的に小型の種の個体の中に平均的に大型の種の個体よりもつねに優位な個体が存在した。種間順位の逆転が生じていたそれぞれの個体において、双方の体サイズ、性、定住性を調べた。体サイズが大幅に重複しともに定住個体であるゴジュウカラとコゲラとの間の逆転は、個体間の体サイズの違いによって決まっていた。体サイズが重複しないハシブトガラとシジュウカラ間、およびアカゲラと大型キツツキ2種間（オオアカゲラ・ヤマゲラ）の逆転は、小形種がオスの定住個体、大型種が侵入個体の場合に起こっていた。これらの結果から、場所および性に関係した個体の攻撃性の違いが種間の順位の逆転をもたらしたと考えられる。

短報

繁殖期のツバメに見られる大スケールでの集中パターン

藤田 剛・樋口広芳

第2号 原著論文

インドの東ガーツ山脈の低標高地域において低木の普通種である *Woodfordia floribunda* Salisb. (Lythraceae) のスズメ目の鳥による花粉媒介と種子分散

Aluri RAJU

Woodfordia floribunda は鳥による花粉媒介に適応した鳥媒花を有している。開花期は低木が落葉しているときであり、赤くて蜜の豊富な花にはさまざまな種類のスズメ目の鳥が誘引される。飛来した鳥は蜜を含む花を的確に探し当て、吸蜜中には嘴と前頭部が雄しべや雌しべに摂食することで効率的に花粉媒介を行う。さらに鳥はより多くの蜜を探して異なる低木間を頻繁に移動するため、その過程で他家受粉が促進される。人工授粉試験では、本種は自家受粉でも他家受粉でも果実を作ることが示され、それは自然条件での高い結実率によっても確かめられた。ミツバチやチョウも花粉や蜜を採りに訪花するけれども、花粉媒介に果たす役割は非常に小さい。果実は筒状で非常に多くの小さくて軽い種子を含み永続性の膜質の萼に覆われている。萼が赤くなるにつれて、スズメ目の鳥が開花期に誘引されるようになる。この時期に花粉媒介を行う鳥の一部はまた、果実にも誘引され、それが成熟して裂開するときに種子を食べて、種子散布者としての役割も果たす。したがって、*W. floribunda* はスズメ目の鳥による花粉媒介と種子分散の両方に適応している。

ハチクマの渡り衛星追跡

樋口広芳・Hau-Jie SHIU・中村浩志・植松晃岳
久野公啓・佐伯元子・堀田昌伸・時田賢一
守屋恵美子・森下英美子・田村正行

ハチクマの成鳥2羽と若鳥1羽を長野県から東南アジアの越冬地まで追跡した。秋の渡りでは、成鳥の2羽は中部地方から中国地方へと西進し、五島列島から東シナ海を横切って中国の揚子江河口付近に入り、インドシナ半島、マレー半島、スマトラへと南下した。その後、1羽はジャワ島に到達し、もう1羽はボルネオ経由でフィリピンのミンダナオ島に到達して越冬した。若鳥は四国から九州へと進み、鹿児島県の下甕島から東シナ海を越えたあと、中国南部の沿岸を南下し、マレー半島に到達して越冬した。春の渡りでは、ジャワで越冬した成鳥は、マレー半島を北上したのち、秋とは違って中国の内陸部を北上して朝鮮半島の北部まで進み、そこから朝鮮半島を南下して九州に入

り、東進して長野の繁殖地に戻った。ミンダナオで越冬した成鳥は、秋の経路を逆戻りしてマレー半島を北上したのち、カンボジアに向かったが、そこで受信が途切れた。その後、福井県で再び受信が確認され、東進して岐阜、長野の県境付近に落ち着いた。若鳥は越冬地にとどまり、日本には戻らなかった。追跡例数は限られているが、以上の結果から、ハチクマは極端な迂回経路をとって渡り、年齢や季節によって渡り経路などが異なることが示唆される。

台風 (9918 Bart) による照葉樹林の鳥類群集への影響

関 伸一

1999年に九州地方を通過した強い台風 (9918 Bart) による照葉樹林の鳥類群集への影響を調査した。台風の影響を受ける前の鳥類の総生息密度は、明確な季節性を示し、冬鳥の増加により冬に上昇した。さらに、餌や採餌場所に基づくギルドの構成も季節的に変化し、冬には果実/種子食の種や雑食の種が増加する一方で昆虫食の種が減少し、林縁種と林内種とは増加するがジェネラリスト的な種は季節変化を示さなかった。そこで、冬と夏とで、台風前の3年間と台風後の2年間とを比較することにより、台風による鳥類群集への影響を評価した。台風後最初の冬には総生息密度は有意に減少したが、2回目の冬には台風前と同じレベルにまで回復した。それに対して、台風後の夏の総生息密度は、調査した両年とも有意に増加していた。また、台風による影響は、餌や採餌場所に基づくギルド間でも異なっていた。冬に優占する果実/種子食の種は台風後最初の冬に有意に減少しており、この時期の総生息密度の減少につながった可能性がある。一方、雑食の種や昆虫食の種は台風後の夏に有意に増加し、夏の総生息密度を増加させた可能性がある。また、冬に多い林内種の減少が冬の総生息密度の減少傾向と、林縁種の増加が夏の総生息密度の増加と2回目の冬の総生息密度の回復とに、関係していると考えられた。このように餌や採餌場所に基づくギルド間での台風による影響の違いが作用しあうことで、異なるギルド構成を示す冬と夏の鳥類群集では、台風後の総生息密度に減少と増加という反対の結果が生じたと推測される。

東南アジアの熱帯林鳥類群集における血液寄生虫の多様性と感染率

Ilan PAPERNA · Malcolm SOH · Charlotte YAP

Navjot SODHI · Susan LIM

Dewi PRAWIRADILAGA · 永田尚志

1998年から2003年かけてマレー半島 (キャメロン高原、フレーザー高原、パソ森林保護区、ジョホール州)、シンガポール、ボルネオ島サラワク、ジャワ島の熱帯林で859羽の鳥類を捕獲し血液寄生虫を定性的および定量的に調査した。調査地および森林タイプごとに、総感染率と各血液寄生虫ごとの感染率を評価した。検査した50%以上の個体が少なくとも1種類以上、最高5種類、の血液寄生虫に感染していた。調査努力量の多かったキャメロン高原とフレーザー高原で55種340個体が捕獲されていて、もっともたくさん血液寄生虫が見つかった。フレーザー高原の感染率が最も高く、キャメロン高原の感染率は年によって変動した。キャメロン高原では、一貫してロイコトゾーンの感染率がヘモプロテウスの感染率より高かった。他の調査地では、ヘモプロテウスが優占し感染率も20%を越えず低かった。パソ森林保護区とシンガポールでは総感染率が6%を越えなかった。他の地域でも、ロイコトゾーンの感染率は0-3%程度であった。これらの感染率の差違は、媒介昆虫相の違いによると考えられた。血液寄生虫の感染率は年ごとに变化するが、複数年の調査なしには感染の程度は評価できない。原生林と二次林に特異的な血液寄生虫の感染様式は認められなかった。

九十九里浜におけるミユビシギ *Calidris alba* の採食行動と分布に対する餌量の影響

奴賀俊光 · Christopher NORMAN

桑原和之 · 宮崎龍雄

千葉県九十九里浜でのミユビシギ *Calidris alba* の季節的な分布と餌量との関係を調べるため、ミユビシギの分布、採食行動、糞内容物、そして潮間帯埋込動物量を調べた。ミユビシギは8月から翌年の5月まで観察され、そのうち9月から翌年5月まで継続して600羽以上が観察された。渡り途中の個体によって個体数は増加し、8月、1月・2月、4月に個体数のピークを記録した。直接観察、餌量の調査、そして糞内容物から、ミユビシギは二枚貝のフジノハナガイ *Donax (Chion) semigranosus*、等脚類のヒメスナホリムシ *Exciroloana chiltoni*、アミ類のシキシマフクロアミ *Archaeomyxis vulgaris*、さらに昆虫類も採食していることがわかった。ヒメスナホリムシとシキシマフクロア

ミの密度が著しく減少した冬期（12月から2月）、ミュビシギの分布はフジノハナガイの分布と正に相関した ($P < 0.01$)。冬期、フジノハナガイはミュビシギの主な餌となっていた。ミュビシギはフジノハナガイの筋肉質な足の部分を直接ねらって採食し、その後、貝殻の部分は捨てられた。九十九里浜は、渡り途中のミュビシギにとっては渡りの中継地として、越冬するミュビシギにとっては越冬地として重要な場所である。越冬しているミュビシギは、餌動物の量の季節的な変動に対応した。

コヨシキリ *Acrocephalus bistrigiceps* における巣場所の特性と捕食リスクの関係：特に植物の頑丈さについて

濱尾章二

草原棲のコヨシキリにおいて、どのような巣場所の特性が捕食リスクと関係があるのかを調べるために、自然巣の観察と2回の擬巣実験を行った。早い時期の実験では捕食率が低く関係は明らかでなかったが、遅い時期の実験ではヨシが優占している巣場所で捕食が起りやすいたことが示された。調査地で優占する他の植物に比べて、ヨシの茎は著しく太く、また頑丈であった（折るために大きな力が必要であった）。頑丈なヨシが生えている場所では捕食者が巣の探索や捕食を効果的に行うことができるために、巣の捕食が起りやすくなったと考えられる。自然巣では巣場所の特性と捕食の間に関係が見られなかった。これは、親や雛の行動が巣の捕食に影響したため、巣場所の特性の影響が現れなかったのであろう。

気象条件がマガンの越冬分布の北上に与えた影響

嶋田哲郎・島山正治・宮林泰彦・呉地正行

近年、マガンは国内最大の越冬地である宮城県の伊豆沼・内沼周辺（以下、宮城とする）から180 km北西に離れた秋田県小友沼で越冬しはじめている。小友沼（以下、秋田とする）は1990年代前半までは秋と春にマガンが利用する中継地であった。著者らは17年間のデータを用いて、このマガンの越冬分布の北上に影響する要因を分析した。秋田のマガンの個体数は11~12月に増加し、1月に減少した。11~12月にかけての秋田のマガンの増減と宮城での増減との間には有意な相関は認められなかった。そのため、11~12月における秋田の個体数増加は、繁殖地や秋田以北の中継地からの渡りによるものと考えられた。秋田の個体数は1月の気温低下とともに減少したが、その減少は宮城での増加につながらなかった。秋田から

宮城を含めた他の越冬地へ南下したためと考えられた。一方で11, 12月ともに秋田の個体数と気象条件に有意な相関は認められなかった。これらの結果から、1) 11~12月の秋田におけるマガンの増加は宮城での個体数変化にかかわらず密度非依存的効果によるもの、2) 1月の厳しい気象条件は秋田からマガンを南下させる、ことが明らかとなった。

森林伐採がヒメハジロとハシグロアビの採食行動に及ぼす影響

Johanna PIERRE・Shelly BOSS

Cynthia PASZKOWSKI

カナダ、アルバータ州北部の亜寒帯性の針広混交林内の8つの湖において、ヒメハジロとハシグロアビの採食行動を伐採地域と非伐採地域とで比較した。8つの湖のうち3つの湖においては、森林の伐採前の一年間（1996）と伐採後の二年間（1997, 1998）のそれぞれの夏にヒメハジロとハシグロアビの潜水時間を記録した。丸太伐出後、伐採跡地と湖とは100 m幅の植栽帯によって分離された（伐採湖）。「非伐採湖」は調査期間を通じて450 m以上の攪乱されていない森林によって囲まれていた。伐採湖と非伐採湖との間でヒメハジロとハシグロアビの潜水時間に大きな差はなかった。環境変数（透明度、魚バイオマス、深さ）とハシグロアビの潜水時間との間の相関はいずれも優位ではなかった。一方、ヒメハジロの潜水時間は湖間で違っていたが、伐採の有無とは関係はなかった。ヒメハジロの潜水時間は透明度と負の相関があったが、魚バイオマスとは優位な相関はなかった。本研究によってヒメハジロの採食行動が湖の状態に影響を受けることが示されたものの、西部亜寒帯の湖への森林施業の影響の指標として水鳥を用いることの有効性については明らかにできなかった。

短報

ペリット分析に基づいた新潟市郊外におけるトラフズクの餌動物

千葉 晃・小野島学・木下 徹

日本におけるミゾゴイの食物

川上和人・内田博・藤田祐樹

分断化された環境でアカゲラ (*Dendrocopos major*) が利用する採餌ハビタット

森 さやか