

氏名(本籍)	^{はせがわ} 長谷川 ^{まさる} 克(石川県)
学位の種類	博士(理学)
学位記番号	博甲第5722号
学位授与年月日	平成23年3月25日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
審査研究科	生命環境科学研究科
学位論文題目	Sexual Selection on Multiple Ornaments in the Barn Swallow <i>Hirundo rustica gutturalis</i> (ツバメにおける複数装飾への性選択)
主査	筑波大学教授 農学博士 渡辺 守
副査	筑波大学准教授 理学博士 徳永 幸彦
副査	筑波大学准教授 理学博士 藤岡 正博
副査	上越教育大学教授 理学博士 中村 雅彦

論文の内容の要旨

ツバメ *Hirundo rustica* は一夫一妻の鳥類であり、性選択のモデル種として知られてきた。本種において、繁殖成功に作用する重要な要因は、婚外子（つがい相手以外との交尾によってできた子）と繁殖のタイミング（いかに早い時期に繁殖するか）であり、この2つの要因と装飾の関係を調べることで、装飾をもつ個体の繁殖上の利益、すなわち性選択を調べることができる。本種は赤い喉と尾羽の白斑という2つの装飾形質をもっている。本研究では、まず、喉色と白斑に性選択が働いているかどうかを調べた。装飾への性選択は配偶者選択と雄間競争という2つの異なる要因によって生じているので、雄間競争の焦点となる「なわばり」が着目されている。ここで、本種のなわばりの特徴は、巣以外にほとんど資源を含まないことである。したがって、なわばり内の巣の評価を通じて簡単にその質を評価でき、なわばりの質と雄の装飾、繁殖のタイミング（あるいは婚外子）の3者間関係を調べることが可能になり、配偶者選択と雄間競争を区別できると著者は主張した。すなわち、もし装飾を強く発現した雄が良いなわばりを占有することで繁殖利益を上げているなら、装飾はなわばりをめぐる雄間競争に用いられている可能性が高く、なわばりの質と無関係に繁殖利益を上げているならば、装飾は配偶者選択に直接用いられていると考えられるからである。

2つの装飾形質に性選択が働いているかどうか調べるためには、まず装飾自体の特徴を調べる必要があった。ツバメは繁殖期間中に換羽しないため、白斑の大きさは季節的に変化しないが、喉色は時間経過とともに変色する可能性がある。そこで、まず喉色の季節変化が調べられた(1章)。その結果、喉色は季節の進行とともに退色したが、解析に際して、この変化を排除する方法を明らかにし、喉色の個体差を評価した。

次に必要となるのは、本調査地における性選択の特徴である。これまでに、本種の性選択において重要な要因として婚外子と繁殖のタイミングが挙げられていた。しかし、本調査地において婚外子は全体の3%ほどであり、残りの97%はすべてつがい間の子であることがわかった。これにより、本調査地においては、婚外子は性選択において重要でないといえ、もうひとつの性選択の指標である繁殖開始日を用いれば性選択を十分に調べることが可能であるといえた。

3章では、2つの装飾に性選択が働いているかどうかを、繁殖開始日を基準として調べた。もし性選択が働いているなら、雄の喉色と白斑が雌よりも強く発現し、雄の中でも喉色や白斑が強く発現している個体ほど早く繁殖を行なうと予想できる。実際、喉色と白斑のどちらの装飾も雄において強く発現し、より装飾が強く発現している雄は早く繁殖を開始していた。同様の結果が年齢効果を排除した後にもみられた。これらの結果は2つの装飾が性選択を受けていることを示唆している。

4章においては、なわばりに対する配偶者選択について調べた。もし、なわばりが配偶者選択に使われていた場合、なわばりが装飾への性選択に影響している可能性が高いといえる。本研究では、古巣の数と質によってなわばりの質を評価した。破損の少ない古巣が数多く存在すれば、造巣コストの減少や捕食者回避などの利益があり、雌に好まれると予想された。実際、本調査地において、雄がなわばり内の古巣を求愛行動中に誇示したことは、なわばり内の古巣の存在が雌の配偶者選択に影響していることを示している。さらに、なわばり内に破損の少ない古巣が数多く存在した雄ほど早くつがいを形成し、早く繁殖していた。なわばりは雌の配偶者選択に使われており、本種の性選択に関与している可能性は高いといえた。

5章においては、なわばりの質の評価を通して、雄間競争と配偶者選択を区別した。もし装飾の強く発現した雄が良いなわばりを占有することで繁殖利益を上げているなら、装飾はなわばりをめぐる雄間競争に用いられている可能性が高く、なわばりの質と無関係に繁殖利益を上げているなら、装飾は配偶者選択に直接用いられていると考えられる。調査の結果、喉色の濃い雄ほど破損の少ない古巣が数多く存在するなわばりを占有していたため、雄の喉色が雄間競争において重要であることが明らかにされた。なわばりが繁殖開始日やつがいが形成日といった配偶者選択の指標に喉色よりも強く関連していたため、雌が直接選んでいるのはなわばりであり、喉色の濃い雄は良いなわばりを占有することで繁殖利益を上げていたといえる。一方、なわばりの質が繁殖開始日に及ぼす効果を統計的に排除すると、白斑の大きな雄が早く繁殖を開始していたことが分かった。このことは、白斑が配偶者選択において重要であることを示している。同様の結果が年齢効果を排除した後にもみられた。これらの結果は、配偶者選択による性選択が喉色に、雄間競争による性選択が白斑に働いていることを示唆している。これは複数の信号受信者仮説の予測と一致する。

本研究では、ツバメの2つの装飾、喉色と白斑において、複数の信号受信者仮説が成り立つことを示した。本種を含め、装飾形質は一般に配偶者選択のみに着目されることが多く、複数装飾も配偶者選択に焦点を絞って調べられてきた。しかし、実際には、雄間競争は配偶者選択同様に装飾の進化や維持を説明できるため、複数装飾の維持にも大きく影響している。本研究は野外で雄間競争と配偶者選択を区別して複数の信号受信者仮説を証明した数少ない研究といえる。

審査の結果の要旨

クジャクの尾羽に見られるような生存上不必要と考えられる精巧な「装飾」形質の進化は、ダーウィン以来、装飾をもつ個体の繁殖上の利益、すなわち性選択の概念によって説明されようとしてきた。すなわち、このような雄の装飾形質は雌の配偶者選択、あるいは雌をめぐる雄間競争によって進化してきたというのである。確かに、その後、性選択の存在を支持する証拠は次々と示されてきた。しかし、その実証研究のほとんどは、単一の装飾に着目した研究であり、実際の個体が複数の装飾から成り立っていることを意図的に無視してきた観がある。たとえば、クジャクの雄は、金属光沢のある青色の腹面や、金属光沢のある緑色の背面、顔の白い皮膚、大きな冠羽などの装飾をもち、尾羽についても、一見すると1つの装飾であるものの、実際には、長さ、目玉模様、鮮やかな発色など、複数の異なる要素から構成されている。

鳥類の性選択において、複数装飾を用いることは時間的コストやエネルギーコストの上昇を伴うと考えられているにもかかわらず、複数装飾は進化し、維持されている。これに関して多くの仮説が提唱されてきた

が、各装飾への性選択として、配偶者選択と雄間競争の相対的な重要性を調べた研究はなかった。本論文では、ツバメを用いて「複数の信号受信者仮説」を検討し、配偶者選択と雄間競争を分離して解析することに初めて成功した。

よって、著者は博士（理学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認める。