マダガスカル産アカオオハシモズの社会

山階鳥類研究所 山岸 哲

Social Organization of the Malagasy Rufous Vanga

SATOSHI YAMAGISHI

Yamashina Institute for Ornithology

マダガスカルで適応放散したオオハシモズ科

マダガスカル島は南緯11° 57' から25° 36', 東経43° 12' から50° 17' 分に位置し, モザンビーク海峡を挟んでアフリカから400km離れたインド洋上に浮かぶ島である。大きさは南北1,580km, 最大幅560km, 面積50万4,180km² (日本の約1.6倍) で, 2億5,000万年も前の三畳紀にはゴンドワナ大陸の一角をなしていた。アフリカから離れたのは, ジュラ紀の中・後期 (1億6,000万年前) である。この島の長い隔離の歴史を反映して, この島で知られる約1万種の植物のうちの80%は固有種である。脊椎動物では, 魚類・両生類・爬虫類の90%以上, 哺乳類の80%以上が固有種である。一方, 飛翔力のある鳥類では固有種率は50%に下がるとはいうものの, 50%の鳥類の固有種率というのは他を抜き出ている。しかも, 鳥類だけ見ても固有科が5科もある。

こうした固有科の一つに15種を擁するオオハシモズ科 (Vangidae) がある (Figure 1)。形, 大きさ, 色, 中でもくちばしの形態が多様で, これまでも「適応放散」の好例として, ガラパゴスフィンチやハワイミツスイと並び賞されてきたが, 単系統であるという確たる証拠はなかった。Yamagishi, Honda, Eguchi, & Thorstrom (2001) は, この科が間違いなく単系統であること, これまで一度も考えられたことのないニュートンヒタキ (*Newtonia brunneicauda*) が, この科に入ることをミトコンドリア DNA の12S と16S リボソーム RNA 遺伝子約880塩基対の配列を元の実証した (Figure 2)。そして, さらに塩基対数を1,500対近くまで増やして, 科内での分岐の様子を明らかにすることができた。

アカオオハシモズ *Schetba rufa*

この固有科オオハシモズ科の1種にアカオオハシ

モズ *Schetba rufa* という鳥がいる。オオハシモズの祖先はマダガスカルへ300万~150万年前に侵入してから比較的短期間に①ゴジュウカラオオハシモズ (NV), ②ハシボソオオハシモズ (TV), ③チェバートオオハシモズ (CV)・ニュートンヒタキ (NW), ④シロノドオオハシモズ (VDV)・クロオオハシモズ (BV)・ハシナガオオハシモズ (SBV)・シロガシラオオハシモズ (WHV), ⑤シリアカオオハシモズ (RTV)・ルリイロオオハシモズ (BLV)・カギハシオオハシモズ (HBV)・ヘルメットオオハシモズ (HV)・アカオオハシモズ (RV) の5グループにまずいっせいに分かれたのだろう。これらの5グループがどのような順序で分化したのかは分子データでは識別できないほど同時に分岐している。その後, グループ③はおよそ230万年前に CV と NW に分岐し, グループ④は VDV が分かれた後, およそ110万年前に BV と SBV と WHV に分化した。最後に, グループ⑤は, まず RTV, BLV, HBV, の順に分岐し, およそ80万年前にアカオオハシモズ (RV) はヘルメットオオハシモズ (HV) から最終的に分化している (Yamagishi & Honda, 2005)。

アカオオハシモズの社会

アカオオハシモズは平均3.5羽 (最大6羽) のグループで生活している。これまでに合計251グループの構成員を調べてみてわったことは, 63%のアカオオハシモズは, 一夫一妻のつがい子育てをし, 残りは「繁殖ペア+雄群 (単雌複雄群)」で子育てをしている (Table 1) (Asai, Yamagishi, & Eguchi, 2001)。アカオオハシモズでは, 1歳オスは喉に黒い斑点がある (Figure 3)。そして, 斑点雄が2歳になると, 喉の部分は黒色となり, その後はこの黒色は元の斑点に戻ることはない (Table 2, Yamagishi, Asai,

Figure 1. マダガスカル産オオハシモズ科の適応放散

羽色、くちばしの形態がこれだけ異なっている鳥たちが共通祖先から適応放散で種分化したことがミトコンドリア DNA の12S と16S リボソーム RNA 遺伝子の塩基配列を比較することによってわかってきた (絵: 金尾恵子)。

SBV: ハシナガオオハシモズ *Falcula palliata*, WHV: シロガシラオオハシモズ *Leptopterus viridis*, BV: クロオオハシモズ *Oriolia bernieri*, VDV: シロノドオオハシモズ *Xenopirostris damii*, LV: クロアゴオオハシモズ *X. xenopirostris*, PV: クロノドオオハシモズ *X. polleni*, TV: ハシボソオオハシモズ *Tylas eduardi*, RSV: カタアカオオハシモズ *Callicolaptes rufocarpalis*, RTV: シリアカオオハシモズ *C. madagascariensis*, NV: ゴジュウカラオオハシモズ *Hypositta corallirostris*, BLV: ルリイロオオハシモズ *L. madagascariensis*, HBV: カギハシオオハシモズ *Vanga curvirostris*, CV: チェバートオオハシモズ *L. chaberti*, HV: ヘルメットオオハシモズ *Euryceros prevostii*, RV: アカオオハシモズ *Schetba rufa*, NW: ニュートンヒタキ *Newtonia brunneicauda*

Figure 2. Neighbor-joining (NJ) dendrogram derived from distance matrix from 12S and 16S rRNA sequence data. Numbers beneath branches are bootstrap proportions (BP) in the 1,000 replications (<50% are omitted). Circles, triangles, and rectangles indicate Malagasy, African, and Australian taxa, respectively. (*) Indicates species assigned to the Paridae in Peters' Check-lists (Snow 1967). Members placed within the Vangidae in the present study are indicated in boldface. See Fig. 1 for the abbreviations of vangid species. Bar equals 0.1 of Kimura's two-parameter distance. Yamagishi, Honda, Eguchi, *et al.* (2001) より

Table 1. Numbers of each categorized group. The bottom row shows mean numbers of auxiliaries per group. We counted the number of groups present at the end of each breeding season. Solitary males are not included in the numbers of groups.

Year	Group composition				Total
	Pair only	One-year old males	Pair and ≥ 2 years old males	One-year old and ≥ 2 years old males	
1994	8	3	2	1	14
1995	23	6	8	1	38
1996	25	7	5	1	38
1997	24	11	3	5	43
1998	35	4	7	1	47
1999	26	6	9	2	43
2000	17	2	7	2	28
Total	158	39	41	13	251
%	63	16	16	5	100
Mean ± SD		1.31 ± 0.57	1.32 ± 0.65	1.38 ± 0.65 + 1.31 ± 0.63

Figure 3. The plumage of the head and throat in Rufous Vangas. a: a male with a spotted throat, b: a male with black throat, and c: a female.
Yamagishi, Asai, Eguchi, *et al.* (2002) より

Table 2. Observed male nestlings within the study area and change of their throat color.

Year	No. nestlings banded	Observed individuals					
		1995	1996	1997	1998	1999	2000
1994	14	2	2	2	2	2	2
1995	38		8	7	7	6	3
1996	68			15	12	10	6
1997	53				10	7	7
1998	76					10	7
1999	45						6
Total	294						

Shadowed numbers indicate spotted-throat males.

Yamagishi, Asai, Eguchi, *et al.* (2002) より

Eguchi, & Wada, 2002)。雌の喉の部分は一生涯白色である。繁殖ペアにつく雄は、喉に黒い斑点のある前年生まれの息子や、その息子が2歳以上に成長した喉黒オスであり、彼らは両親のなわばりに留まって、子育てを手伝っている。

こうした雄の一生を追ってみると、まず1歳雄(斑点雄)はほぼ全てヘルパーになる。2歳になると42%は再びヘルパーに、34%は調査地から消失する。この中には死亡と調査地外への移動が含まれている。20%が繁殖雄になる。そして4%は放浪雄になる。

Figure 4. Transition of males from 1994 to 2000. Arrows show transitions of status, and numbers added to the arrows show total of transitions from 1994 to 2000. 'Disappear' includes the numbers of disappearances by emigration, unknown status and death. Floater males were included in the category of 'solitary'.

Asai, Yamagishi, & Eguchi (2001) より

一旦繁殖者になった雄のほとんどである74%が、翌年も繁殖雄になる。22%は調査地から消失し、3%が放浪固体になって、1%がヘルパーに戻った(Figure 4, Asai, Yamagishi, & Eguchi, 2001)。これに対して、娘の一生は、ほとんどが親のなわばりを出て行ってしまうためにわかりにくい。しかし、雄と違い1歳のときから繁殖者になり、よほどのことがない限り、その後も繁殖者であり続けるらしい。

要するに、アカオハシモズの社会を通時的に見ると、息子が育った翌年は単雌複雄のグループになり、この息子が独立して出て行き、かつその年に息子が育たないと、次の年には再び一夫一妻に戻ることを繰り返している。そこで、ある年に共時的に調査地をながめると、一夫一妻のグループと単雌複雄のグループが一つの地域に混在している社会が見えてくるわけだ。

こうした社会は、雄余りの性比から生じるものであり、雄偏りの性比が若雄が独立して繁殖者になることを制限している。Asai, Yamagishi, & Eguchi (2003) は、成鳥の死亡率が雌雄でほぼ変わらないことを確認した上で、染色体のDNAを解析することにより、孵化時の雛の性比を明らかにして、こうした雄偏りの性比が出生時にすでに生じているのか、巣立ち雛の死亡率の違いによるものかを推定した。その結果は、雌の巣立ち雛が死亡しやすいからであることを示しており、雄の遅延分散がヘルパー雄の

生残を高めているのだらうと論議している(Table 3)。

このように、アカオハシモズの社会はヘルパーのついた協同繁殖システムといえるが、ヘルパーは繁殖ペアの息子である。Eguchi, Yamagishi, Asai, *et al.* (2002) は、これらのヘルパーが対捕食者防衛、なわばり防衛、雛への給餌などに参加するが、給餌への貢献の程度は個体によって大きく異なり、約半数はまったく貢献しないことを明らかにした(Figure 5)。ヘルパーはなわばり獲得や継母との交尾の可能性を高めるためになわばりに留まると考えられる。ヘルパーのいるペアは繁殖成功が高いが、給餌のあるなしは繁殖成功に影響しない。ヘルパーによる給餌は雛の成長を促進せず、育雛期間も短縮しないので、捕食のリスクを低くすることもない。特定のペアはヘルパーつきで繁殖することが多く、このようなペアは、ヘルパーがいない年でも、ヘルパーがつくことがほとんどないペアよりも繁殖成功が高い。これらのことから、ヘルパーの存在も、手伝いのあるなしも、繁殖成功にまったく影響しないことがわかる。このような特徴は、本種がこれまで明らかにされた他の協同繁殖種とかなり違う存在であるといえる。

繁殖の手伝いはさまざまな利益があるとされてきた。最もなじみの深いのは、血縁個体を通じて間接

Table 3. Number and sex ratio of nestlings and fledglings. Numbers of nestlings are derived from nests in which no egg and nestling decreased. By pooled data, G test for goodness of fit to no bias was applied to sex ratio from 1994 to 2000 (G with Williams's correction = 2.769 and 1.771, G for heterogeneity among seasons = 4.144 and 6.674, for nestlings and fledglings, respectively). Every test did not detect statistical significance. We did not count one female nestling, which had died accidentally during capture in 1998, whereas other nestlings in the same nest fledged.

Year	Nestlings			Fledglings			
	Male	Female	Sex ratio	Male	Female	Unknown	Sex ratio
1994	4	2	0.67	6	4	2	0.60
1995	3	4	0.43	11	19	1	0.37
1996	17	18	0.49	18	17	0	0.51
1997	19	11	0.63	15	10	0	0.60
1998	36	32	0.53	18	9	0	0.67
1999	23	19	0.55	14	9	1	0.61
2000	14	6	0.70	8	5	2	0.62
Total	116	92	0.56	90	73	6	0.55

Asai, Yamagishi, & Eguchi (2003) より

Figure 5. Contribution of group members to: (a) percentage of participation in antipredator defence (27 groups), (b) percentage of participation in territorial defence (20 groups) and (c) percentage of contribution to provisioning of chicks after day 8. M = breeding males; F = breeding females; aux = auxiliaries. Vertical bars indicate SE. Values above error bars are numbers of individuals observed. Data were combined for 4 years from 1994 to 1997.

Eguchi, Yamagishi, Asai, *et al.* (2002) より

的な利益があるというものである(血縁淘汰説)。また、なわばりや配偶者を得るといった直接的な利益も考えられる。しかし、これまでわかっているほとんどの種では、手伝いによって得られる利益は、自ら独立して繁殖するときに得られる利益より小さい。アカオオハシモズでは手伝いの利益が見出されないで、間接的利益があったとしても非常に小さいであろう。やはり、独立して繁殖する方が利益が大きくなると考えられる。一般的には、手伝い行動は、独立繁殖が制限された結果、次善の策として採用されていると考えられる。アカオオハシモズの協同繁殖の進化を考えるには、今後は、なぜ手伝うのか(手伝わないのか)ではなく、「なぜ若鳥の分散が遅延するか」という点に焦点が絞られるべきであろう。それには、「生態学的制限仮説」と「生活史形質仮説」

があり、アカオオハシモズの研究は今後こうした論議に大きく貢献できるだろう(Asai & Yamagishi, 2005)。

稿を閉じるにあたり、講演の機会を与えていただいた日本動物心理学会、並びに九州大学の江口和洋氏・山階鳥類研究所の浅井芝樹氏・琉球大学の本多正尚氏に深甚の謝意を表したい。

引用文献

- Asai, S., Yamagishi, S., & Eguchi, K. 2003 Mortality of fledgling females causes male bias in the sex ratio of Rufous Vangas (*Schetha rufa*) in Madagascar. *Auk* 120, 700-

- 705.
- Asai, S., Yamagishi, S., & Eguchi, K. 2001 History of Group Composition of the Rufous Vanga *Schetba rufa* at Ampijoroa in Northwestern Madagascar. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University (Series biology)*, 17, 33-40.
- Asai, S. & Yamagishi, S. 2005 The evolution of cooperative breeding. In Yamagishi, S. (Ed.), *Social Organization of the Rufous Vanga; The Ecology of Vangas-Endemic to Madagascar*. Kyoto: Kyoto University Press & TRANS PACIFIC PRESS. Pp. 189-193.
- Eguchi, K., Yamagishi, S., Asai, S., Nagata, H., & Hino, T. 2002 Helping does not enhance reproductive success of cooperatively breeding rufous vanga in Madagascar. *Journal of Animal Ecology*, 71, 123-130.
- Yamagishi, S., Honda, M., Eguchi, K., & Thorstrom, R. 2001 Extreme Endemic Radiation of the Malagasy Vangas (Aves: Passeriformes). *Journal of Molecular Evolution*, 53, 39-46.
- Yamagishi, S., Asai, S., Eguchi, K., & Wada, M. 2002 Spotted-throat individuals of the Rufous Vanga *Schetba rufa* are yearling males and presumably sterile. *Ornithological Sciences*, 1, 95-99.
- Yamagishi, S., & Honda, M. 2005 Tracking the route taken by Rufous vangas. In Yamagishi, S. (Ed.), *Social Organization of the Rufous Vanga; The Ecology of Vangas-Endemic to Madagascar*. Kyoto: Kyoto University Press & TRANS PACIFIC PRESS. Pp. 143-162.
- (2005. 3. 4 受稿, 2005. 5. 19 受理)