

種内托卵から種間托卵へ

九州大学理学部生物 山内 淳

1. はじめに

他個体の巣に卵を預け、抱卵や子の養育を任せてしまう托卵は、鳥類をはじめ魚類などでも見られる行動である。托卵行動は、托卵者と同種の他個体の巣に托卵する「種内托卵」と異なる種の巣に托卵する「種間托卵」に分けることができる。鳥類では、55種以上で種内托卵が、またおよそ75種で種間托卵が確認されている。これらの中には、アメリカホシハジロ

(*Aythya americana*) やアカオタテガモ (*Oxyura jamaicensis*) のように、種内托卵と種間托卵を同時に行うものも含まれている。鳥類の野外研究では、どの卵がどの個体のものかを正確に識別することが難しく、種内托卵の調査も、不規則な卵数の増加などの間接的な証拠に頼らざるをえなかった。そのため、種内托卵の報告は少なく、種内托卵はまれな行動であると考えられてきた。しかし近年、遺伝的なマーカーを用いた血縁関係の判定や地道な観察の積み重ねによって、様々な種で種内托卵が報告され鳥類でかなり広く見られる行動であることが分かってきた。

鳥類では、一般に種内托卵から種間托卵が進化してきたと考

えられている。しかし、この説を検証する研究はなされておらず、また2種類の托卵の進化を隔てる条件も明らかにされていない。本研究では、前回（1991年）の数理生物学シンポジウムで発表した種内托卵の進化の研究を発展させ、種内托卵と種間托卵の進化上の関係、および各托卵パターンの進化条件を、Iwasa et al. (1991) の量的遺伝モデルを用いて解析した。

2. モデル

このモデルでは、ランダムメイトイングによって一夫一妻のペアを形成し、雌雄が共同して巣作りや子育てを行う鳥を考える。この鳥が、個々の卵の産卵場所として自分の巣・同種他個体の巣・異種の巣を自由に選べる場合に、それらの巣に卵をどのような比率で産み付けるかが問題となる。また、鳥が同種の巣に托卵する場合には、注目している集団に托卵への対抗手段が進化してくるかもしれない。さらに、種内托卵の存在によって最適産卵数が増加するという研究や、種間托卵を行う種類のカッコウは托卵をしない種類よりも産卵数が多いという報告があり、托卵行動と産卵数にも密接な関連があると予測される。

これらのことから、本研究では次の4つの量的形質を考え、その進化を解析する。産卵数 E : 鳥が1回の繁殖で産卵する一腹卵数。総托卵率 p : その鳥が産む卵のうち、自分以外の巣に産み付ける卵の割合。つまり、 $(1-p)E$ の卵を自巣に残し、 pE

を托卵にまわす。種間托卵率 u : 托卵にまわす卵のうち、他種の巣に産み付ける卵の割合。つまり、 $(1-u)pE$ の卵を同種の巣に、 upE を他種の巣に托卵することになる。卵認識率 r : 同種他個体の卵を自分の卵と区別する能力。ある巣に産み付けられた同種からの托卵のうち、 r の割合は巣の持ち主によって認識されて排除されてしまい、 $1-r$ の卵だけがその巣で育てられる。ただしこのモデルでは、他個体のものと認識された卵は完全に排除されると考えており、実質的に認識と排除は同義である。

これらの形質のうち卵認識は、卵のケアや巣の防衛を雌雄が分担するなら、雌雄それぞれの形質値を反映したものになる。そこでこのモデルでは、ペアが実現する卵認識能力を雌雄の形質値の算術平均 $((r_{\text{male}}+r_{\text{female}})/2)$ で定義する。しかし卵認識以外の形質には、発現に性的な制約がある。通常、産卵行動は雌だけが行なって雄は関与できない。ここでは、そのペアが実現する産卵数 E 、総托卵率 p 、種間托卵率 u は雌の遺伝子型だけで決定され、これらの形質に関する雄の遺伝子型は雄自身の適応度にさえまったく寄与しないと考える。

ある個体の適応度、すなわち次世代に残せる自分の子供の数を決定するためには、さらにヒナの生存率を定義しなければならない。ヒナの生存率は、そのヒナが同種の巣で育つか異種の巣で育つかによって、大きく異なるはずである。まず、同種の巣で育てられる時（生みの親に育てられる場合と同種他個体の

巢に托卵される場合とを含む)の生存率を考える。まず、巢の所有者が自分の巢の中の卵を正確に認識しようとする、そのコストによって巢中の卵やヒナの生存率が低下すると考え、育ての親の卵認識能力にともなう減少関数 f を定義する。次に、親が托卵を頻繁に行なうと托卵先で攻撃を受けてけがをしたり、自分の巢の防衛が低下したり、あるいはエネルギー的な出費などによって、卵・ヒナの生存率が低下する効果が考えられる。その生存率の低下は、同種の巢を訪れる場合と異種の巢を訪れる場合とで異なるだろうから、それぞれ育ての親の種内托卵数にともなう減少関数 g_1 と、育ての親の種間托卵数にともなう減少関数 g_2 で表す。さらに、一巢当りの卵数が増加するとヒナ同士の競争によって各ヒナの生存率が低下すると考え、この効果をその巢内の卵数にともなう減少関数 S で表す。ヒナの生存率は、これらの4つの関数の積として定義する。

$$[\text{Survival at fledging in the conspecific nest}] = f g_1 g_2 S \quad (1)$$

このモデルでは、巢内での子供同士の競争による生存率低下を表す関数 S を、ヒナの数ではなく卵の数の関数として扱っている。その理由としては、卵の数が増えると孵化率が減少するという報告や、親のエネルギー上のコストが増加するという報告によって、卵の段階でも競争や込み合いの効果の存在が示されていることがある。また、卵認識や托卵に伴って生存率の低下を引き起こす要因には、巢の防衛の低下など卵の段階での生

存率を下げる短期的な効果を持つものと、エネルギーの消費やけがなど後になってヒナの生存率に影響するものがあるだろう。したがってこのモデルでは、競争の効果が卵にかかった後で、卵認識や托卵のコストが働くと考えている。

次に、異種の巣で育つヒナの生存率を定義する。異種の巣でも巣の所有者による卵認識や排除、あるいはヒナ同士の競争などがヒナの生存率に影響すると考えられるが、ここでは、全ての効果を1つの関数だけで表現する。寄主となる種の反応やヒナ間の競争などは、その種を寄主として利用する頻度にもなって増加し、利用頻度が上がるとヒナの生存率が低下すると考えられる。この異種の巣でのヒナの生存率を、異種の巣への平均托卵数にともなう減少関数 V で定義する。

$$[\text{Survival at fledging in the nests of a different species}] = V(\bar{u} \bar{p} \bar{E}) \quad (2)$$

各形質値の上の傍線は、その形質の集団中の平均値を意味する。

以上の定義を用いて、ある個体が次世代に残す子孫の数、すなわち適応度を定義することができる。 (r, p, u, E) の形質値を持つ雌の適応度は、次のように書くことができる。

$$\begin{aligned} \Phi_f = & (1-p)E f\left(\frac{r+r'}{2}\right) g_1\left((1-u)pE\right) g_2\left(upE\right) S\left((1-p)E + \left(1-\frac{r+r'}{2}\right)(1-\bar{u})\bar{p}\bar{E}\right) \\ & + (1-\bar{r})\left(1-u\right)pE f(\bar{r}) g_1\left((1-\bar{u})\bar{p}\bar{E}\right) g_2\left(\bar{u}\bar{p}\bar{E}\right) S\left((1-\bar{u})\bar{E} + (1-\bar{r})\left(1-\bar{u}\right)\bar{p}\bar{E}\right) \\ & + upE V(\bar{u} \bar{p} \bar{E}) \end{aligned} \quad (3)$$

ここで、 r はこの雌とつがっている雄の認識率の形質値、 $(\bar{r}, \bar{p}, \bar{u}, \bar{E})$ は各形質値の集団の平均値、 $(\tilde{r}, \tilde{p}, \tilde{u}, \tilde{E})$ はこの雌が卵を産み付けた同種の巣の持主の形質値である。このモデルでは一個体の雌が多く同種の巣に托卵することを仮定するため、実際には仮親の形質値は一様ではないが、この後の数学的な扱いでは、それを一様だとした場合と同等になるので、ここでは1組の形質で代表させている。式(3)の3つの項は、それぞれ注目した個体の子供のうち、自分の巣から巣立つヒナ数、同種他個体の巣から巣立つヒナ数、他種の巣から巣立つヒナ数を表す。さらに各項は、その雌が産み付けた卵の数と、式(1)・(2)で定義した生存率との積になっている。雄にとっての適応度もまた、同様にして得られる。

Iwasa et al.(1991)の量的遺伝モデルを適用すると、各形質の集団中の平均値の時間変化は、これらの適応度を用いて次のように表される。

$$\begin{pmatrix} \frac{d\bar{r}}{dt} \\ \frac{d\bar{p}}{dt} \\ \frac{d\bar{u}}{dt} \\ \frac{d\bar{E}}{dt} \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} G_r & C_{rp} & C_{ru} & C_{rE} \\ C_{pr} & G_p & C_{pu} & C_{pE} \\ C_{ur} & C_{up} & G_u & C_{uE} \\ C_{Er} & C_{Ep} & C_{Eu} & G_E \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{\partial}{\partial r} (\log \Phi_m + \log \Phi_f) \\ \frac{\partial}{\partial p} \log \Phi_f \\ \frac{\partial}{\partial u} \log \Phi_f \\ \frac{\partial}{\partial E} \log \Phi_f \end{pmatrix} \begin{matrix} \tilde{r} & \tilde{p} & \tilde{u} & \tilde{E} \\ \tilde{r} & \tilde{p} & \tilde{u} & \tilde{E} \\ \tilde{r} & \tilde{p} & \tilde{u} & \tilde{E} \\ \tilde{r} & \tilde{p} & \tilde{u} & \tilde{E} \end{matrix} \quad (4)$$

ここで、左辺のベクトルは各形質の平均値の時間変化の率、右辺の行列は各形質に関する遺伝分散・共分散行列を表し、 G が

各形質の相加遺伝分散を、 C が任意の2形質間の遺伝共分散を意味している。右辺のベクトルは、各形質の淘汰勾配を表す。淘汰勾配ベクトルでは、認識率 r だけは雌雄で発現するため両性の淘汰勾配を加たもので表されているが、総托卵率 p 、種間托卵率 u 、産卵数 E は雌だけで発現するため、雌の淘汰勾配だけを含む。また、右辺の最初にある $1/2$ は、各遺伝子が雄に体内にある場合と雌の体内にある場合について、淘汰勾配の効果を平均している。

これらの形質の進化平衡状態では、左辺の時間変化を表すベクトルが零ベクトルになる。もしも遺伝分散・共分散行列が正則であれば、左辺が零ベクトルとなるのは右辺の淘汰勾配ベクトルが零ベクトルの場合だけである。形質間の遺伝相関が比較的小さければこの行列は正則となり、平衡状態は淘汰勾配ベクトルを零ベクトルにする形質値をもとめることで得られる。

解析に先だって、生存率を決める式(1)・(2)に用いられている各関数を、次のように定義する。

$$f(x) = 1 - m x^2 \quad (5a)$$

$$g_1(x) = \exp[-n_1 x] \quad (5b)$$

$$g_2(x) = \exp[-n_2 x] \quad (5c)$$

$$S(x) = \exp[-s x] \quad (5d)$$

$$V(x) = \exp[-v x] \quad (5e)$$

卵認識に伴う生存率の低下は、卵認識をより正確に行なおうとする時に生存率がより低下すると考えられるため、 f は上に凸

の二次関数で表す。托卵による生存率の低下は、少しでも托卵を行なえばヒナの生存率が下がってしまうと考え、 g_1, g_2 は指数関数で表す。さらに、卵・ヒナ間の競争は巢内の個体数の増加とともに急激に増大し、また他種の巢での生存率も他種の巢が少しでも利用されると急速に低下すると考え、 S と V はともに指数関数で定義する。ここで m は卵認識のコスト、 n_1, n_2 はそれぞれ種内托卵と種間托卵のコスト、 s はヒナ間での競争の強さ、 v は異種の巢の利用度の増加にともなうヒナの生存率の低下の度合を表す。

ところで托卵行動の進化を解析する際に、進化の初期状態を考える必要がある。初期状態では鳥は托卵を行なわなかったと考えられ($\bar{p}=0$)、その結果、コストを伴う卵認識も行なわなかったであろう($\bar{r}=0$)。その場合には、産卵数は $E \exp[-sE]$ を最大化する値となる($\bar{E}=1/s$)。しかし他方、種間托卵率の初期値については、鳥は潜在的に種内托卵から種間托卵の間の任意の能力を持つことができたはずであり、一義的には決められない($0 \leq \bar{u} \leq 1$)。そこで解析では、初期状態を $(\bar{r}, \bar{p}, \bar{u}, \bar{E}) = (0, 0, \bar{u}_{init}, 1/s)$ とおき、初期状態から托卵の進化が起こる条件と、各形質の平衡点の値とその平衡点が存在するための必要条件を調べ、進化平衡状態を解析した。

3. 結果

托卵が進化する平衡状態には、以下の4通りのパターンしかない。(a)種内托卵：自分の巣と同種他個体の巣に産卵する。(b)部分種間托卵：自分の巣と他種の巣に産卵する。(c)完全種間托卵：全ての卵を他種の巣に産卵する。(d)両方の種への托卵：自分の巣、同種他個体の巣、他種の巣の各々に産卵する。

しかしながら、種間托卵率の初期値 \bar{u}_{init} が0から1の間の値をとる場合には、平衡点が存在するための必要条件が複数の平衡点の間で重複して、最終的にどの平衡点にたどり着くのかを解析的に調べることはできなかった。しかし、初期状態が種内托卵の場合($\bar{u}_{init}=0$)か種間托卵の場合($\bar{u}_{init}=1$)には、進化平衡状態を解析的に得ることができる。実際の鳥を考えても、進化の初期状態がこのどちらかであったと考えることは、的外れではないように思える。よって、この2通りの初期状態について進化平衡状態を調べた。

種内托卵から進化した場合には、種内托卵、完全種間托卵、両方の種への托卵の3タイプが進化し得る。しかし、種内托卵から部分種間托卵が進化することはなかった。各パラメータと托卵タイプとの関係は、図1に示す(図の説明は後述)。

一方、種間托卵から進化した場合には、部分種間托卵、完全種間托卵、両方の種への托卵の3タイプが進化し得る。この場合には、部分種間托卵が進化することはない。

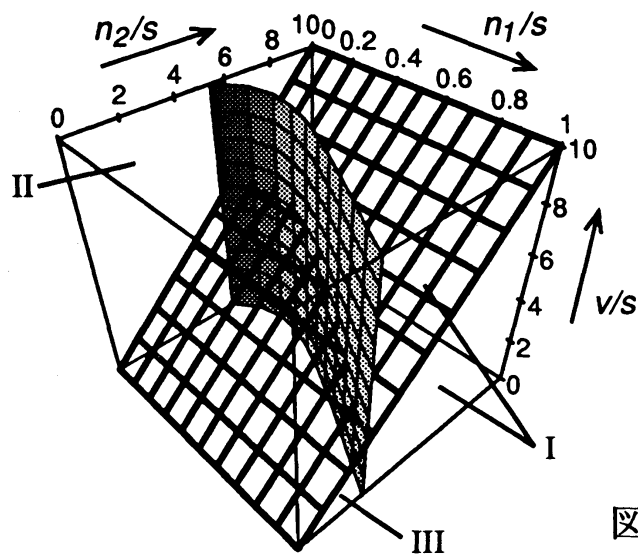


図 1

4. 議論

実際の鳥類では、種内托卵と完全種間托卵が多く見られ、部分種間托卵はまれである。もし托卵の初期状態が種間托卵であったとすると、鳥で多く見られる種内托卵が進化せず、逆に少ないはずの部分種間托卵が進化するという矛盾が生じる。このことから、進化の初期状態は、多くの場合種内托卵であったことが示唆される。

托卵が種内托卵から始まる時の進化平衡状態は、パラメータの値によって図1のように分類される。図1の各軸は、 n_1/s 、 n_2/s 、 v/s を表している。卵認識のコスト m は、この分類には定性的な影響を持たないので、 $m=0.5$ に固定している。図中のIは種内托卵が進化する領域、そしてIIは部分種間托卵、IIIは完全種間托卵が進化する領域を示している。いずれの托卵行動も、種内托卵のコスト n_1 がヒナ間の競争 s より小さい時

($n_1/s < 1$)にだけ進化する。その時、種間托卵のコスト n_2 が相

対的に大きい場合には種内托卵が進化し、小さい時には種間托卵が起こる。種間托卵が進化する場合、種間托卵でのヒナの生存率が他種巢の利用度に対して低下する度合 v が、相対的に小さければ完全種間托卵が、大きければ両方の種への托卵が進化する。

しかし現実には、両方の種への托卵は少数の鳥類で見られるだけである。これには、いくつかの理由が考えられる。まず、種間托卵では多数の種が潜在的な仮親となり得るはずであり、ヒナの生存率が下がりにくい（ v が小さい）種に出会う機会も多いはずである。その結果、両方の種へ托卵する種は、進化の途上で v が小さい種に出会って完全種間托卵を進化させるかもしれない。さらに、完全種間托卵では全ての卵を他種の巢に産卵するため、鳥は自分の巢を持たなくなると思われる。一旦巢を作らなくなった鳥が、後に巢を作るようになることは、比較的困難であろう。そのため、一度完全種間托卵を始めた鳥は、それが不利になっても、完全種間托卵を続ける傾向があると考えられる。

実際には、このモデルの結果は初期状態に強く依存しているため、進化の途中でパラメータが変化した場合については正確に予測できない。しかし鳥が、進化のごく初期の段階でヒナの生存率が下がりにくい種に出会えるなら、この議論も一般に成り立つだろう。

参考文献

Iwasa, Y., A. Pomiankowski and S. Nee. 1991. The evolution of costly mate preference. II. The "handicap" principle. *Evolution* 45:1431-1442.

ABSTRACT

Evolution of Interspecific Nest Parasitism via Intraspecific Nest Parasitism in Bird

Atsushi Yamauchi

Department of Biology, Faculty of Science, Kyushu University, Fukuoka 812, Japan

In birds, interspecific nest parasitism is generally thought to have evolved via intraspecific nest parasitism. In this paper, the evolutionary dynamics of both intraspecific and interspecific parasitisms are analyzed by using a quantitative genetic model. The birds are assumed to be capable of laying their eggs in the nests of either the same or a different species, and evolve to the optimal rates of intraspecific and interspecific parasitization. Four traits are considered in the model: recognition ability for conspecific eggs, clutch size, total parasitization rate, and interspecific parasitization rate. The predictions of the model include: (1) Original form of nest parasitism is likely to be intraspecific parasitism. (2) Nest parasitism of both types can evolve only when the cost of intraspecific parasitism is smaller than the coefficient of competition among offspring in a nest. (3) Interspecific nest parasitism should evolve when the cost of interspecific parasitism and that of intraspecific parasitism are small. (4) If the marginal decline in survivorship of parasites' eggs in the nests of a different species by unit increase of egg number is greater than the cost of interspecific parasitism, double-specific parasitism should evolve, in which birds lay eggs in nests of both the same and a different species. (5) If the marginal decline in survivorship is smaller than the cost of interspecific parasitism, complete interspecific nest parasitism should evolve, in which all the eggs are laid in the nests of a different species.