

種内托卵に関する数理モデル解析: 托卵者の最適戦略と托卵者と仮親の共存様式

丸山淳司

M0671023

鳥類では他個体の巣に卵を産みつけて卵や雛の養育を任せてしまう、托卵行動が多く観察される。托卵行動に関わる個体のうち卵を産みつける個体を托卵者 (parasite)、産みつけられる個体を仮親 (host) と呼ぶ。さらに自分と異なる種に卵を預ける場合を種間托卵と呼び、同種の巣に托卵する場合を種内托卵と呼ぶ。

種間托卵に関しては多くの研究者がさまざまな角度からこの現象に取り組んでいる。Takasu *et al.* (1993) は托卵者と仮親の個体数のダイナミクスと、仮親の防衛行動の進化を数理モデルによって解析した。また、種間托卵は種内托卵の状態を経て進化してきたのではないかという説があり (Hamilton & Orians 1965 ; Payne 1977)、これに関する理論的研究も行なわれている (Yamauchi 1993, 1995)。

種内托卵に関しては古くから知られていた。しかし広範な種にわたって報告され出したのはここ十数年のことである。Rohwer & Freeman(1989) の総説では水鳥 64 種とそれ以外の鳥 77 種が種内托卵を行なう鳥としてあげられている。さらに現在に至るまでに、シロビタイハチクイ *Merops bullockoides*、サンショクツバメ *Hirundo pyrrhonota*、オウサマタイランチョウ *Tyrannus tyrannus*、バン *Gallinula chloropus* 等、ガンカモ目以外の種での種内托卵の報告例は数を増し続けている。バンはオーストラリアを除く全世界に広く分布するクイナ科の鳥であり、その繁殖期間は温帯地方では普通四月から八、九月までである。雌が一回の繁殖で産む卵の数は通常 5 から 8 個であるが、時々一つの巣にこれ以上の数の卵が産みこまれていることがある。これは他の雌が産みこんだものと考えられている。バンは繁殖期になると毎日一個ずつ卵を産み、その卵にはその雌特有の色や斑紋がある。したがって毎日巣を調べて一日に二個以上の卵が産みこまれている場合や異なった色や斑紋の卵がある場合、または明らかに産卵が終了したのに新しい卵が産みこまれている場合は他の雌が産みこんだと考えることができる。(Yom-Tov 1980 , Wood 1974, Gibbons 1985)

1982年から1984年にかけてイギリスの Cambridgeshire の Wildfowl Trust's Peakirk Waterfowl Gardens において行なわれた調査 (Gibbons 1985) では一つの巣に二羽以上の雌が卵を産みこんだ例が 24% に

達していた。バンの場合には複数の雌が一つの巣に卵を産みこむ現象には次の二つのパターンがある。先ず一番目は一夫多妻のつがいの場合である。バンは普通一夫一妻のつがいで一つの縄張りを持つが、Gibbons によって行なわれた調査ではつがいの約一割が一夫多妻であった。この一夫多妻のつがいは一つの巣に二羽か三羽の雌が卵を産みこみ、皆で抱卵と育雛を行なう。この場合、一夫多妻の雌達で血縁関係の分かっているものは母娘関係であった。二番目が種内托卵の場合である。調査では全雌の20%が種内托卵を行なっていた。これらの雌は平均して四個の卵を他の縄張りにある巣(普通は一、二巣)に産みこんでいた。托卵者は托卵を行う期間が終ると自分の巣で産卵を行ない、その後は普通のつがいとして自分の巣で自分の卵だけを世話した。一方、托卵された卵は仮親に受け入れられて世話がなされる。しかし、それらの雛が健康に育つ確率は低い。何故なら、托卵の時期は仮親の産卵期とずれてしまうので、托卵された卵は仮親の雛がふ化する時期より遅れてふ化することが多く、その結果、雛の育ちが悪くなり、生き残れるものが少なくなる。また、仮親は自分の雛が巣立ってしまうと抱卵を止めてしまうので、仮親の抱卵期の後半に産みこまれた卵はほとんどふ化しない。

本論文ではある個体群において、種内托卵を行なう托卵者 (parasite) と仮親 (host) が共存するメカニズムに関する数理モデルを考察する。Darwin の自然淘汰説の要点は「その環境に最も適応したものが生き残る」というものである。例えばカッコウの場合ほどの個体も托卵を行なう。ニワトリの場合ほどの個体も自分で全ての卵をかえす。進化という長い時間のなかでそうすることが最も高い適応度が得られる結果となったからであろう。一般的に知られている鳥は産卵に関しては皆同じ行動をとる。なぜバンの個体群には異なる行動をする個体が共存しているのだろうか。

本論文では、先ず初めに、托卵者が個体群に広がっていく初期侵入問題に関して考察を行った。托卵者の適応度として、将来成鳥になると期待される卵数を採用した。このモデルの数理的解析から導かれた結論は次のようなものである。托卵者の最適な托卵数は卵の生存確率の高低よりも、同じ巣に存在する卵数に依存した生存確率の減少の割合に強く依存している。注目すべき結果として、生存確率の減少の割合が非常に大きい場合は、托卵者の産むことの出来る総産卵数に対する最適な托卵数の割合(最適托卵率)が非常に大きくなっていったことがある。これは托卵した卵が成鳥になることを期待してではなく、自巣の卵の生存確率を引き上げるために托卵を行っているという理解することが出来る。したがって、この場合、托卵者は卵を遺棄しているということになる。また同じ種である鳥が、異なる個体群では異なる行動をするという二型という現象を示唆する結果が得られた。さらに、托卵者の托卵数に対して、適応度を最大にする総産卵

数が存在することが分かった。従って、最適な托卵者とは先ず最適な数の卵を托卵し、さらに、その托卵数に最も適した総数の卵を産める雌だといえる。

次に、個体数が一定である個体群に、非托卵者とごく少数の托卵者が存在する時に、その頻度比がどのように変化するかということに関して考察を行った。このモデルでは個体間にその養育する卵の生存率に反映される何らかの順位が存在するという仮定のもとに数理モデルを構成した。ある雌が仮親として行動した時の適応度 (W_h) と托卵者として行動した時の適応度 (W_p) を比較した時に、適応度の高い方の行動をその雌はとるであろう、と考え考察を行った。まず、その特殊な場合として個体間の質的な差異がない場合、すなわち順位が存在しない場合を初めに考察した。この考察で、個体群中で仮親と托卵者の頻度比が安定な平衡状態になる場合は無いという結果が得られた。この結果に基づけば、ある個体群に托卵者と仮親が共存しているのは、実は自然選択がかかっている途中で、それが非常に緩やかなために共存しているように見えている、という結論になる。次に個体間に順位がある場合を考察した。このときは、次の結果が得られた。まず、ある個体群に托卵者と仮親が共存しているなら、その頻度比は安定である。すなわち、仮親から托卵者へ、または托卵者から仮親へ行動を変化させるということが起こり得ない様な頻度比の存在が示される。次に、個体群全てが非托卵者で占められていた時に、ある順位の雌が托卵者となったとすると、この雌より下位の雌が托卵者へ変化しても初めに托卵者となった雌は再び仮親へ戻ることはないことも示される。つまり、そのような場合には托卵者の数は増加することはあっても減少することはない。最後に、ある順位 m より上位の雌は全て仮親、下位の雌は全て托卵者という条件を満たす m がある条件の元では存在することが証明される。以上のことから、つぎのよう遷移過程が考えられる。非托卵者からなる個体群中に托卵行動をする雌が現れて、世代を経るごとに托卵者が増加していき、最終的にある頻度比で平衡状態となる。

バンの個体群に養育の成果に反映されるような成鳥の間の順位が存在するという有力な証拠は現在のところ得られていない。しかし、その可能性がないわけではない。さらなる調査と理論的な研究が必要である。