

学 位 論 文 題 名

Reproductive ecology of Japanese great tits focusing on
extra-pair paternity

(つがい外父性に注目したシジュウカラの繁殖生態)

学位論文内容の要旨

Ornithology, the study of birds, has contributed greatly to our present understandings of ecology, evolutionary biology, and behavioural ecology. Particularly, the great diversity of mating systems and strategies of birds has attracted many public and scientific attentions to study their fascinating reproductive ecology. One of the great discoveries in avian mating systems is the extra-pair paternity (EPP; siring of offspring by a male other than the social father) revealed by the advance in molecular techniques. Genetic studies have revealed that EPP occurs over 90% of socially monogamous birds, and over 11% of offspring are, on average the result of EPP. Despite nearly three decades of intensive studies, adaptive explanations for great inter- and intra-specific variations in levels of EPP remain controversial. In addition, adaptive function of EPP for females has proven to be very difficult to determine. Several hypotheses have been proposed, but no clear conclusion has been drawn. In this thesis, I investigated reproductive ecology of Japanese great tits (*Parus major minor*) in Tomakomai, Hokkaido and their patterns of EPP during 2009, 2010, and 2012 breeding seasons in order to study correlates and causes of EPP. The great tit has been a subject for a great number of ecological, behavioural, and evolutionary studies and considered as one of the most studied wild birds in the world. This species is suitable for this study for its abundance and willingness to accept nestboxes to breed, and numerous past studies for reference and comparison.

In chapter 2, I examined the reproductive parameters of the studied great tits in northern Japan and compared their traits to European populations. The studied population had exceptionally long breeding season and high frequency of multiple brooding within a breeding season with a few records of third broods, which has rarely been reported elsewhere. Clutch size was also large compared to European populations at the equivalent latitude. The high productivity of the studied population may be a

consequence of the high diversity and abundance of prey items in northern Japan associated with past and present climatic characteristics. High frequency of multiple brooding was proven to be a useful characteristic to study within-individual flexibility in EPP behaviours as shown in chapter 4.

In chapter 3, I investigated a relationship between nest predation risk and EPP. Nest predation accounts for the biggest threat for reproductive failure for wild birds, and is under a strong natural selection. Past studies have found a variety of behavioural and reproductive flexibilities under nest predation risk such as changes in nest site, clutch size, parental care behaviour, and conspecific brood parasite behaviour. However, no study had assessed the effect of nest predation pressure on EPP to date. I examined the effect of naturally occurring nest predation on patterns of EPP by comparing the level of EPP under considerably different predation pressures among sites (0-80%). I found that the level of EPP was significantly higher in a highly predated site. This may be due to males engaging in EP copulation to reduce risk of losing all offspring at the breeding attempt (bet-hedging strategy). The result suggests that environmental factors greatly affect the extra-pair behavior, and that male behavior may be an important force for the EPP in this population of great tits.

In chapter 4, I experimentally tested one of the major hypotheses for adaptive explanation of EPP for females (fertility insurance) by replacing eggs with model eggs so to perceive incubating females that social partner was infertile. The 'fertility insurance' hypothesis has been considered plausible, but lacked empirical study to support. Eggs of randomly selected pairs were replaced with artificial eggs in their first breeding attempts, and levels of EPP of replacement clutches of experimental pairs and second clutches of control pairs were compared. The level of EPP was almost two times higher for the replacing clutches of experimental pairs than second clutches of control pairs. The result is the first empirical evidence supporting the fertility insurance hypothesis.

In chapter 5, I briefly summarized the current studies to draw general conclusions about the avian reproductive ecology and behavioural strategies associated with EPP. Finally I presented future prospective for the studied population.

学位論文審査の要旨

主 査	特任教授	東 正 剛
副 査	教 授	高 田 壯 則
副 査	准教授	野 田 隆 史
副 査	特任助教	小 泉 逸 郎
副 査	准教授	高 木 昌 興（大阪市立大学大学院理学研究科）

学 位 論 文 題 名

Reproductive ecology of Japanese great tits focusing on extra-pair paternity

（つがい外父性に注目したシジュウカラの繁殖生態）

David Lack以降の鳥類学は、生態学、進化生物学、動物行動学の発展に大きく貢献してきた。特に鳥類の繁殖システムは多様性が著しく高いため、繁殖戦略の進化を理解するうえで優れたモデルとなっている。過去には鳥類の大部分は一夫一妻制と考えられてきたが、DNA解析手法の発展にともない、社会的に一夫一妻制の種でも約90%がパートナー以外の子供を残していることが明らかとなっている。このパラダイムの転換により過去30年間に数多くの研究が行われ、つがい外父性（Extra-Pair Paternity, EPP）の頻度は、種間、種内で大きな変異があることが示された。しかしながら、つがい外父性のメカニズムについては様々な仮説が提唱されてきたものの、未だ大きな論争が繰り広げられている。本研究では、北海道苫小牧に生息するシジュウカラをモデル生物とし、つがい外父性について新たな視点からそのメカニズムに迫った。特に、申請者は苫小牧のシジュウカラに特異的な繁殖生態を発見し、その特性を活かして大規模な野外操作実験を行った。これまで理論的な妥当性は考えられていたが実証が困難であった『受精保険仮説（Fertility insurance hypothesis）』について世界で初めて実験的証拠を示した。偽卵を用いて親鳥を欺くという本手法は非常に独創的であり、つがい外父性の残された仮説である受精保険仮説を示した学術的意義は極めて大きい。さらに、日本で立ち遅れているフィールド研究を地道に遂行している点も高く評価できる。

まず、申請者は北大苫小牧研究林におけるシジュウカラの繁殖生態について詳細に記載した。シジュウカラはヨーロッパでは生態学におけるモデル生物となっているが、分布の東端であるアジア地域についてはほとんど研究が行われてない。苫小牧研究林に300個

の巣箱を設置し、2009-2012年の繁殖期（5-9月）にかけて、繁殖時期、クラッチサイズ（一腹卵数）、繁殖回数、巣立ち成功などを記録した。また、巣箱で営巣した親鳥と雛を捕獲して、足輪を装着し、個体識別を行った。捕獲した個体は少量の血液を採取し、後の親子判別に用いた。得られた繁殖パラメーターをヨーロッパの個体群と比較したところ、クラッチサイズ、繁殖回数、巣立ち成功が非常に高いことが明らかとなった。これまでほとんど報告がなかった1シーズンにおいて3回繁殖するペアも見つかった。繁殖における生産性の高さは、餌生物の多様性と資源量が著しく高いことに起因すると考えられた。本研究は、分布の東西における繁殖形質を初めて比較したものであり、鳥類個体群の局所適応について重要な知見をもたらした。

次に、巣の捕食リスクがつがい外父性に与える影響について検討した。巣の捕食は鳥類の繁殖失敗を引き起こす最大の要因であり強い選択圧を受けている。しかし、これまで捕食リスクとつがい外父性との関係については全く言及されてこなかった。そこで捕食圧が大きく異なる年度およびサイト間でつがい外父性を調べた結果、捕食圧が増加するとつがい外父性も増加することが明らかとなった。これはシジュウカラのオスが、高捕食圧下でリスクを分散させる“Bet-hedging戦略”をとっていると考えられる。また、本結果は環境要因がつがい外父性に大きな影響を及ぼしており、オスの行動がつがい外父性を引き起こす重要な要因の一つであることを示唆するものである。

最後に、つがい外父性の適応的意義仮説の一つである受精保険仮説を実験的に検証した。パートナーの性的不妊を補うという受精保険仮説は、理論的には成立するが実証が困難であり理解が進んでいなかった。そこでシーズン中に複数回繁殖する苦小牧シジュウカラの特徴を活かし野外操作実験を行った。まず、1回目繁殖で卵を偽卵と交換し、オス親に問題があり卵が孵化しなかった、とメスに認識させた。次に、同ペアの2回目繁殖においてつがい外父性が増えるか確認し、メス親が受精成功率をあげるために他のオスとつがい外交尾をしているか、について明らかにした。その結果、偽卵と交換したペアの2回目繁殖ではつがい外父性率がコントロールペアに比べ2倍程度に上昇していた。鳥類では未孵化の卵も多いため、本研究で示された顕著な結果は、受精のための保険がこれまで考えられてきた以上に重要であることを示唆している。本研究は受精保険仮説を初めて実証したものであり、今後、本仮説についての注目が益々高くなると期待できる。

審査員一同は、これらの成果を評価し、研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。