

年間を通じたミソサザイの生態に関する調査

惣田彩可

京都府

1. はじめに

ミソサザイは小型のスズメ目の鳥類で、ヨーロッパ・北アフリカから日本を含む東アジアに広く分布している (Cramp 1988)。ヨーロッパの個体群では、雄のミソサザイが複数の巣を作り、雌を誘引するため、しばしば一夫多妻制をとることが報告されている (Armstrong & Whitehouse 1977; Cramp 1988)。日本のミソサザイはヨーロッパの個体群とは異なる亜種に属するが (Gill et al. 2021)、その繁殖生態の研究例は少ない (Haneda & Kosakai 1971)。しかし、ミソサザイの日本の個体群は、繁殖行動においてヨーロッパの個体群とは異なる特徴をいくつか示している。例えば、ヨーロッパのミソサザイは低地から高山まで様々な環境で繁殖するが (Cramp 1988)、日本のミソサザイは繁殖期に低山帯から亜高山帯の溪流沿いで見られることが多い (Ueta & Uemura 2021)。このような生息地の違いにより、それぞれの地域に適応した繁殖形質が進化している可能性がある。

また、多くのスズメ目鳥類の雄は、繁殖期に「さえずり」と呼ばれる複雑な鳴き声を発する。ミソサザイは鳥類の中でも非常に複雑なさえずりをすることで知られている (Kroodsma & Momose 1991)。鳥のさえずりには、なわばりの防衛と雌の誘引という 2 つの主な機能があり、さえずりの進化は雌の配偶者選択の影響下にあることが、さまざまな研究によって示されている (Collins 2004)。一夫一婦の種よりも一夫多妻の種の方が雄間の繁殖成功度の差が大きいため、一夫多妻の種の雄はより強い性選択圧の下に置かれる傾向がある (Emlen & Oring 1977; Collins 2004)。したがって、一夫多妻における性選択の強さは、さえずりの複雑さの進化において重要な要因になっていると考えられている (Snyder & Creanza 2019)。一夫多妻の種のさえずりの特徴に関する詳細な情報は、性淘汰とさえずりの進化の関連性を理解する上で重要である。

繁殖生態に加え、非繁殖期における鳥類の行動も繁殖成功に影響する可能性がある。しかし、非繁殖期に焦点を当てた研究例は少ない。ミソサザイのような山地で繁殖する鳥類は、餌資源が少なくなる冬季には低地へと移動する種も多く、ミソサザイも同様であると考えられている。しかし、ミソサザイの季節的な移動に関する詳細な情報は知られていない。本研究の調査地である芦生研究林では 2021 年から継続してミソサザイの研究を行っているが、その中で、秋から冬の非繁殖期においても山地の溪流沿いに滞在している個体が多くいることを発見した。この観察からミソサザイは非繁殖期にも繁殖期と同様に山地での生活を続けるのではないかと考えた。今後、ミソサザイの分布や生息密度を評価するには、どのような場所で生活するのか詳細に把握する必要がある。

鳥類は食物連鎖における高次捕食者であり、豊かな生態系の維持において重要な存在である。本研究で対象とするミソサザイは現在、6 都県で絶滅危惧種または準絶滅危

惧種に指定されているが、上述のように日本では基本的な生態に関する情報は不足している。本研究は、ミソサザイの生態を詳細に調査することで、保全活動に必須となる基礎的な生態的知見を提供し、ミソサザイの住みかとなる森林生態系の保全に貢献することを目的とする。本研究では、始めにミソサザイの繁殖生態を調査した。5羽の雄を観察し、それぞれの雄のなわばりサイズと一夫多妻の程度を調査した。また、ミソサザイのさえずりを録音し、さえずりのレパートリーの数や個体間のさえずりの共有などの特徴を分析した。次に、非繁殖期においては、リングを装着して識別した個体の観察から、非繁殖期のミソサザイのなわばり形成状況について調査した。

2. 方法

2.1. 繁殖期

調査は2022年4月22日から7月14日まで、京都府の芦生研究林(北緯 35° 18' 31"、東経 135° 43' 4")で行った。ミソサザイの雄5羽をかすみ網で捕獲し、カラーリングを装着することで個体識別を行った。ミソサザイは外見による雌雄の判別が困難であるが、雄のみが発する鳴き声(さえずり)が観察されたことから、捕獲したミソサザイはすべて雄であると判断した。捕獲から少なくとも1日後、06:00~12:00の3時間、各個体を追跡した。雄は頻繁にさえずるため、長時間見失うことなく観察することができた。この追跡中、追跡個体がさえずった場所(ソングポスト)の位置をGPSで記録すると同時に、リニアPCMレコーダー(DR-100MKIII; TEAC、東京)とガンマイク(MKE600; ゼンハイザー、Wedemark、ドイツ)を使ってさえずりをすべて録音した。この3時間の追跡・録音の後、少なくとも週に1回、各個体の観察を行い、これまで観察されなかったソングポストの記録と、繁殖ステージを調べた。

ミソサザイは通常、溪流や崖に沿って縄張りを形成する(Armstrong & Whitehouse 1977)が、本研究の対象個体群のミソサザイはほとんどが溪流沿いでさえずっていた。そこで、各雄のなわばりサイズとして溪流の長さを測定した。最も上流側と下流側のソングポスト間をなわばりとした。QGIS3.22.7(QGIS.org、2022)を使って、なわばりである溪流の長さを計算した。

録音したさえずりはCamacho-Schlenkerら(2011)の手法に従って分析した。Audacity® 2.2.2 (Audacity Team 2021)を用いてさえずりのスペクトログラムを表示し、1から数個の連続した音のグループを「syllable」と定義した。スペクトログラム上で syllable の並びによってさえずりのタイプを分類し、各雄がもつさえずりのレパートリー数を数えた。先行研究では、ミソサザイのさえずりを90分間録音することで1個体のさえずりの全レパートリーを記録できることが示唆されている(Kroodsma & Momose 1991)。したがって、本研究での3時間の録音は各個体の全レパートリーを記録していると考えられる。スペクトログラム上で各個体のさえずりのレパートリーを他個体のさえずりのレパートリーと比較し、その個体が他の個体と共有するさえずりのタイプや要素があるかどうかを評価した。あるさえずりのタイプの syllable の並びが他の個体のさえずりのタイプとすべて同じである場合、その2つのさえずりタイプを「さえずりタイプの共有」と定義した。2つのさえずりのタイプがいくつかの syllable を共有している場合、その2つのさえずりを「さえずりの要素の共有」と定義した。

2. 2. 非繁殖期

2022年11月7日から12月9日まで、繁殖期と同じ調査地で調査を行った。この期間に観察した個体は、繁殖期に観察された雄2羽（個体番号4番と6番）と、新たに捕獲してリングを付けた6羽の計8羽であった。個体番号4番と6番の2羽は前回の繁殖期の観察から、成鳥の雄と同定した。残りの6羽については、頭蓋骨の骨化の程度から成鳥（1歳以上で繁殖経験あり）か幼鳥（前年春生まれ）かを判断した。これら6羽の性別は、Chromo Helicase DNA binding (CHD) 遺伝子法 (Fridolfsson & Ellegren 1999) によって同定した。鳥類の性染色体の構成は雌がZW、雄がZZであり、W染色体上のCHD-W遺伝子とZ染色体上のCHD-Z遺伝子のイントロンの長さが異なるため、CHD遺伝子のポリメラーゼ連鎖反応 (PCR) 産物の大きさの違いから性別を判定することができる。捕獲の際、1個体から2枚の尾羽を採取し、DNAを抽出した。プライマー2550F (5'-GTTACTGATTCGTCTACGAGA-3') と2718R (5'-ATTGAAATGATCCAGTGCTTG-3') (Fridolfsson & Ellegren 1999) を用いて、DNA上のCHD遺伝子をPCRで増幅し、各個体の性別を判定した。

各個体を1時間追跡し、対象個体を観察した場所を記録した。すべての個体は通常、溪流沿いに留まっていた。そのため、繁殖期と同じように、最も上流と下流で観察された地点間の溪流をなわばりと定義した。なわばりのサイズはQGIS 3.22.7 (QGIS.org 2022) を使って計測した。また、ミソサザイが連続的に地鳴きをする地点を記録し、繁殖期と同じ機材を用いて録音した。

3. 結果

3. 1. 繁殖期

個体番号1番と2番は標高約400mの同じ川沿いで（図1a）、3番、4番、5番は標高約650mで観察した（図1b）。2つの地点は互いに約5km離れていた。3番と5番のなわばりの境界は近く、互いに鳴き合うこともしばしばあった。なわばりサイズの平均は328mであった（表1）。

個体番号4番は3時間の追跡を行った日以降、観察することができなかったため、他の4羽の繁殖ステージを観察した。1番、2番、3番、5番を観察した期間は、それぞれ23日、30日、65日、55日であった。雄は崖や倒木の隙間に巣をつくった。雌が巣に近づくと、オスは激しく鳴き、羽を震わせる行動をとった。雄は一度に1つの巣しかつくらず、雌が巣を使い始めると次の巣を作り始めた。個体番号1番の鳥は巣を1つ作り、雌に利用された。2番と3番はつくった1つ目の巣が雌に利用され、2つ目の巣をつくったが雌に利用されなかった。5番の鳥は2つの巣にメスを誘引することに成功した。

雄は多くのsyllableからなるいくつかのタイプの鳴き声を持つ（図2に3番のレパートリーの例を示す）。雄は平均して6.4タイプのさえずりを持っていた（表1）。本研究の個体群では、多くのさえずりのタイプや要素が個体間で共有されていた（図3、4）。1番、3番、4番は1つのさえずりタイプを共有し、1番、2番、3番、4番は1つのさえずりタイプを共有していた。

3. 2. 非繁殖期

新たに捕獲した6個体のうち、7番だけが幼鳥と判定され、3、5、8、12、14、16番は成鳥と判定された(表2)。15番の年齢は不明であった。これら6羽は、CHD遺伝子法の結果、すべて雄と判定された(図5)。

1時間の観察中、8羽はいずれも限られた範囲を移動していた(図6)。個体番号3番のなわばりサイズは376mと最も大きく、他の個体のなわばりサイズは96mから255mであった。3番は繁殖期とほぼ同じ場所に非繁殖期の縄張りを持ち、縄張りの境界を下流に広げていた(図1、6)。一方、5番の非繁殖期の縄張りは繁殖期の縄張りとは重ならず、さらに上流に位置していた。5番の繁殖なわばりであった溪流は、7番と15番が利用していた(図1、6)。図6の12番と16番のなわばりに挟まれた区間にはなわばりを示していないが、この区間ではリングを装着していない個体をよく観察しており、この個体が利用している可能性が高い。

1時間の観察中、対象個体と同じ場所に留まって鳴き続けることが多く観察された(図7)。また、隣のなわばりの個体が鳴き始めるとなわばりの端に移動して鳴き始めることも観察した。1時間の観察中、連続した鳴き声は平均2.25回発生した。1回の鳴き声は平均32.7秒持続した。

4. 考察

ミソサザイのヨーロッパの個体群は、一般的に4月中旬から7月下旬まで繁殖する(Cramp 1988)。本研究の調査個体群では、ミソサザイの繁殖期は3月下旬に始まり、7月まで続いたが、日本の別のミソサザイ個体群で行われた先行研究では、ミソサザイは5月上旬に繁殖を開始し、6月下旬に終了したと報告されている(Haneda & Kosakai 1971)。日本の個体群内でのこのような違いは、地域的な気候要因によるものであると考えられる。本研究の調査地は標高約600mに位置し、例年4月上旬までにすべての雪が解ける。一方、先行研究は標高1,600~1,800mで行われ、雪は5月上旬まで残る(Haneda & Kosakai 1971)。一般に、鳥類の生活史形質は生息地の標高に大きく影響を受ける(Balasubramaniam & Rotenberry 2016)。さらに、ミソサザイは木の根の間のくぼみや崖の表面など、地上からそれほど高くない場所に巣を作るため、営巣可能な場所は積雪に影響される可能性が高い。日本の2つの個体群はそれぞれ、その土地の気候に適応した繁殖戦略を持っていると考えられる。

本研究では、5羽の雄のうち2羽のメスを獲得できたのは1羽だけで、他の3羽は一夫一妻であった。ヨーロッパにおけるミソサザイの個体群に関する先行研究では、一夫多妻の程度は地域によって大きく異なり(Armstrong & Whitehouse 1977; Cramp 1988)、雄は1~4羽の雌と交尾していた(Wesolowski 1983)。一般的に、一夫多妻は資源が不均等に分布している場合に起こりやすいことが示されている(Emlen & Oring 1977)。本研究では、調査対象個体数は少なかったが、一夫多妻の程度は低かった。したがって、調査地域では繁殖に必要な資源の分布に強い偏りはないと推測できる。このことは、1番を除く4羽の雄がほぼ同じような大きさのなわばり(300m前後)を形成していたことから支持される。なわばりの大きさは生息環境の質と相関する傾向があるため

(Marshall & Cooper 2004)、なわばりの大きさのばらつきが小さいことは、資源の分布のばらつきが小さいことを示していると考えられる。

本研究の対象個体群では、さえずりのレパートリー数の平均は6.4であった。この結果は、Kroodsma & Momose (1991)が、日本の別の個体群ではレパートリー数は6~7と予想されると報告していることと一致する。鳥類では、さえずりを短期間しか学習しない種もいるが、生涯にわたってさえずりを学習し続ける種もいる (Beecher & Brenowitz 2005)。後者の場合、他個体のさえずりを模倣したり組み合わせたりすることで、自分のさえずりのレパートリーに新しいさえずりを加えることができるため、近接するなわばり所有個体の間ではさえずりの共有がみられることが多い (Beecher & Brenowitz 2005)。本研究の個体群では、雄の間で共有されているさえずりタイプもあり、さえずりの要素の共有も観察されたことから、雄は近隣の個体からさえずりを学んだと考えられる。鳥類が脳内でさえずりの学習システムを発達させるためには資源が必要であり、発達過程のストレス要因となるため、さえずりの複雑さは雄の質の指標となると考えられている (Nowicki & Searcy 2004; Boogert et al.) 例えば、雌はレパートリーの多い雄を好む傾向があるという研究例がいくつかある (Gil & Gahr 2002; Byers & Kroodsma 2009)。また、雄のなわばり維持能力とさえずりの共有度には相関があることが報告されている (Beecher et al. 2000) これらのさえずりに関する形質がミソサザイの繁殖成功に影響するかどうかは、今後の研究によって明らかになることが期待される。

非繁殖期には、2羽の雄が繁殖なわばり付近に留まった。これらの雄以外に、特定の場所に留まる雄が6羽観察された。今回の調査では観察期間が短かったが、これらのミソサザイの雄は非繁殖期でもなわばりを維持している可能性がある。雌も非繁殖期に縄張りを持つ可能性は否定できないが、本研究期間に観察された個体はすべて雄であったことから、この行動は雄特有のものであると予想される。この理由は明らかではないが、carry over effect (ある季節の個体の状態がその後の季節の個体の行動に影響すること) が関係していると考えられる (Marra et al. 1998)。なわばり防衛においては、なわばりの所有者が新規侵入者に対して優位であることが一般的である (Tobias 1997)。したがって、繁殖期になわばりを維持し、繁殖なわばりへと拡大する雄は、非繁殖期のなわばりを持たない雄よりも質の高い繁殖なわばりを獲得する可能性がある。今後の繁殖期における調査によって、非繁殖期のなわばりと繁殖成功の関係が明らかになるだろう。

引用文献

- Armstrong EA & Whitehouse HLK (1977) Behavioural adaptations of the wren (*Troglodytes Troglodytes*). Biol Rev 52(2): 235-294.
- Audacity Team (2021) Audacity(R): Free Audio Editor and Recorder. Available at <https://audacityteam.org/> (accessed on 31 July 2022).
- Balasubramaniam P & Rotenberry JT (2016) Elevation and latitude interact to drive life-history variation in precocial birds: a comparative analysis using galliformes. J Anim Ecol 85: 1528-1539.
- Beecher MD, Campbell SE & Nordby JC (2000) Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. Anim Behav 59: 29-37.
- Beecher MD & Brenowitz EA (2005) Functional aspects of song learning in songbirds. Trends Ecol Evol 20: 143-149.
- Boogert NJ, Giraldeau L-A & Lefebvre L (2008) Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males. Anim Behav 76: 1735-1741.
- Byers BE & Kroodsma DE (2009) Female mate choice and songbird song repertoires. Anim Behav 77: 13-22.
- Camacho-Schlenker S, Courvoisier H & Aubin T (2011) Song sharing and singing strategies in the winter wren *Troglodytes troglodytes*. Behav Processes 87: 260-267.
- Collins S (2004). Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. In: Marler P & Slabbekoorn H (eds) *Nature's music: the science of birdsong*. Pp 39-79. Academic Press, New York.
- Cramp S (ed) (1988) *The birds of the western palearctic*, vol 5. Oxford University Press, Oxford.
- Emlen ST & Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223.
- Fridolfsson A-K & Ellegren H (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. J Avian Biol: 116-121.
- Gil D & Gahr M (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. Trends Ecol Evol 17: 133-141.
- Gill F, Donsker D & Rasmussen P (Eds) (2021) IOC World Bird List (v11.1). Available at <https://doi.org/10.14344/IOC.ML.12.0> (accessed on 18 December 2022).
- Haneda K & Kosakai N (1971) Study on the polygamy of *Troglodytes troglodytes*. Bull Inst Natur Educ Shiga Heights Shinshu Univ 10: 35-47.
- Kroodsma DE & Momose H (1991) Songs of the Japanese population of the winter wren (*Troglodytes troglodytes*). The Condor 93: 424-432.
- Marra PP, Hobson KA & Holmes RT (1998) Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. Science 282: 1884-1886.
- Marshall MR & Cooper RJ (2004) Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. Ecology 85: 432-445.
- Nowicki S & Searcy WA (2004) Song function and the evolution of female preferences: why

birds sing, why brains matter. *Ann N Y Acad Sci* 1016: 704-723.

QGIS.org (2022). QGIS Geographic Information System. QGIS Association. Available at <http://www.qgis.org> (accessed on 31 July 2022).

Snyder KT & Creanza N (2019) Polygyny is linked to accelerated birdsong evolution but not to larger song repertoires. *Nat Commun* 10: 884.

Tobias J (1997) Asymmetric territorial contests in the European robin: the role of settlement costs. *Anim Behav* 54: 9-21.

Ueta M & Uemura S (2021) Report of the breeding bird atlas of Japan mapping the present status of Japan's birds 2016-2021. The Japan Breeding Bird Atlas Group, Tokyo.

Wesolowski T (1983) The breeding ecology and behaviour of wrens *Troglodytes troglodytes* under primaeval and secondary conditions. *Ibis* 125: 499-515.

外部での研究発表

惣田彩可. モテる雄は冬に頑張る!? ミソサザイの雄の非繁殖期のなわばりが繁殖成功に与える影響の解明. A-03. バードリサーチ鳥類学大会 2022. オンライン. 2023年1月. (口頭発表)

惣田彩可. 日本におけるミソサザイの繁殖生態とさえずりの複雑性. 2022年度日本生態学会近畿地区例会. オンライン. 2022年12月. (口頭発表)

惣田彩可. ミソサザイの繁殖生態と雄のさえずりレパートリー. 日本動物行動学会第41回大会. 2B1115. 福岡. 2022年11月. (口頭発表)

惣田彩可. 京都府におけるミソサザイの繁殖生態. 日本鳥学会 2022年度大会. P020. 北海道. 2022年11月. (ポスター発表)

表 1. 繁殖期における追跡個体のなわぼりサイズ、営巣数、さえずりのレパトリー数

個体番号	なわぼりサイズ (m)	雄の営巣数	巣に定着した 雌の数	さえずり レパトリー数
1	427	1	1	8
2	304	2	1	4
3	314	2	1	7
4	289	-	-	6
5	305	2	2	7

表 2. 非繁殖期における対象個体の性別、年齢、なわぼりサイズ

個体番号	性別	年齢	なわぼりサイズ (m)
3	雄	成鳥	376
5	雄	成鳥	111
7	雄	幼鳥	186
8	雄	成鳥	147
12	雄	成鳥	96
14	雄	成鳥	211
15	雄	-	255
16	雄	成鳥	104

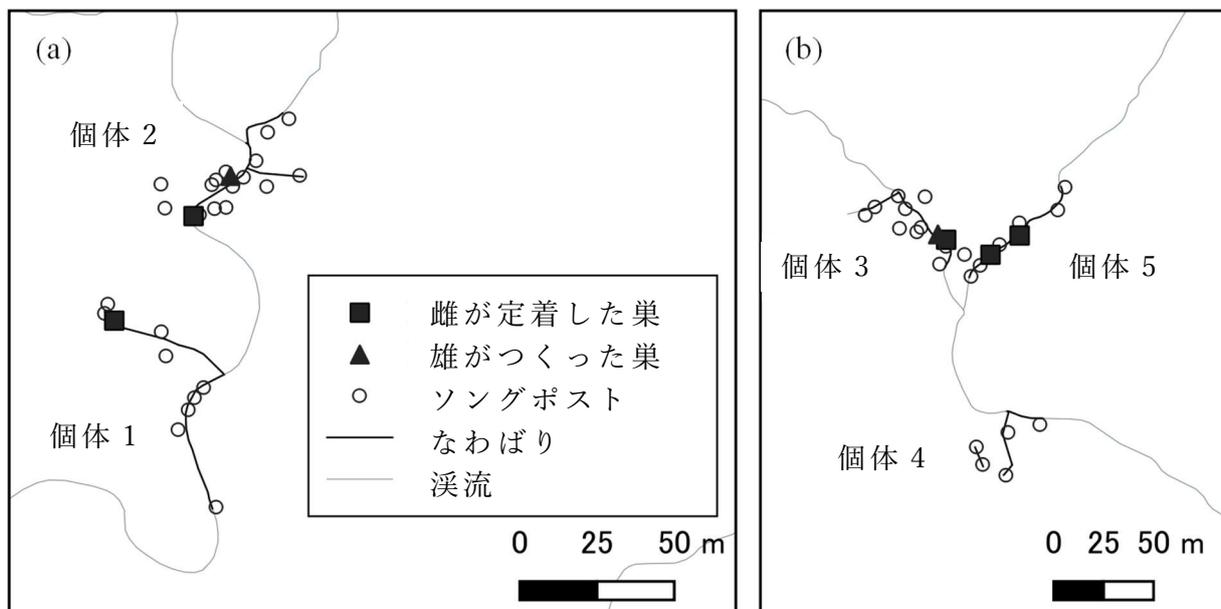


図 1. 各個体のなわばり。(a) 個体 1 と個体 2 のなわばり (b) 個体 3,4,5 のなわばり

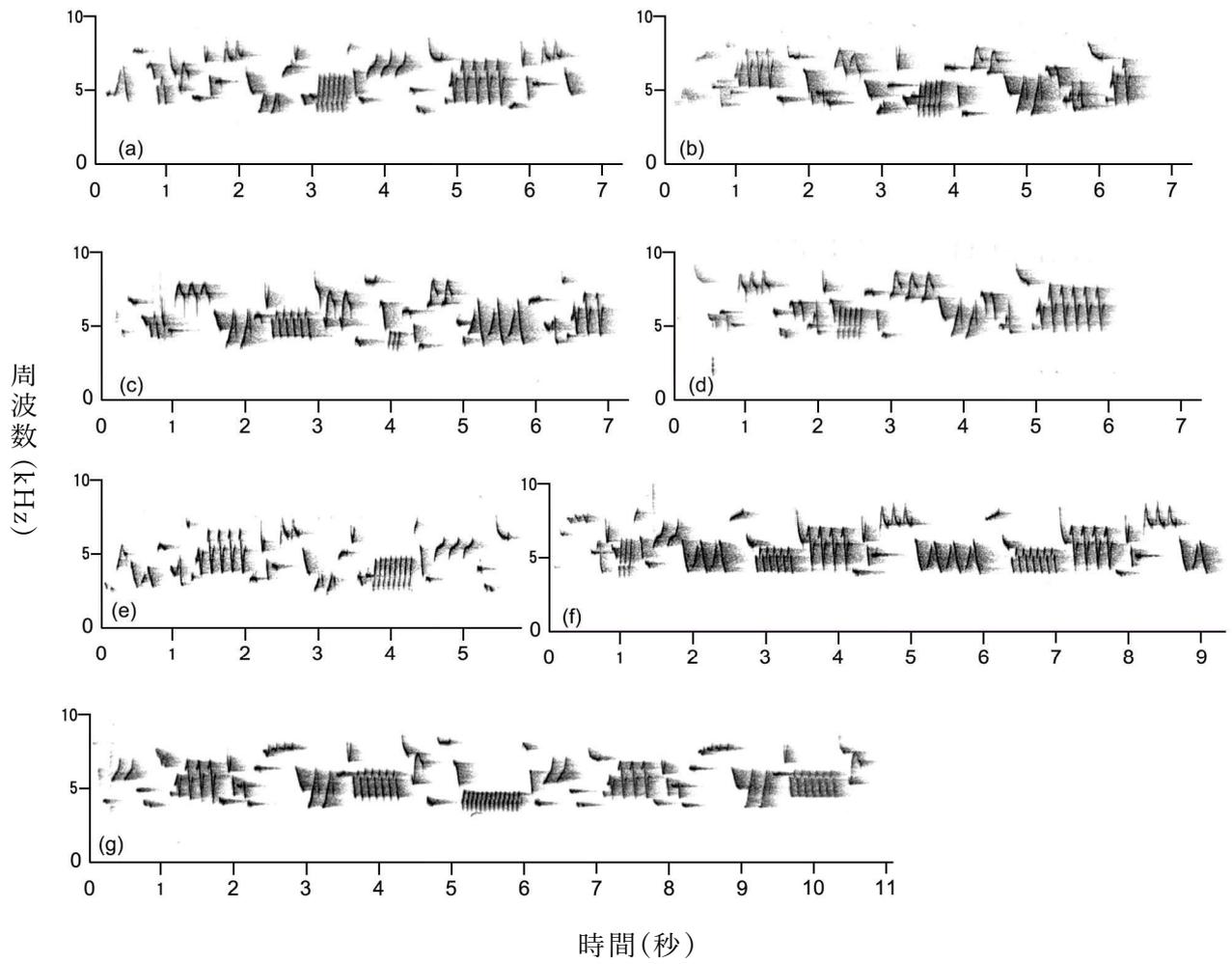
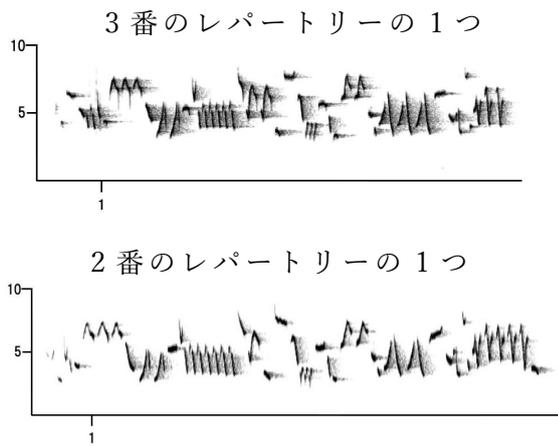


図 2. さえずりレパートリーの一例 (個体 3)。録音された個体 3 のさえずりは (a) から (g) までの 7 タイプに分類された。

(a) さえずりの種類の共有の例



(b) さえずりの要素の共有の例

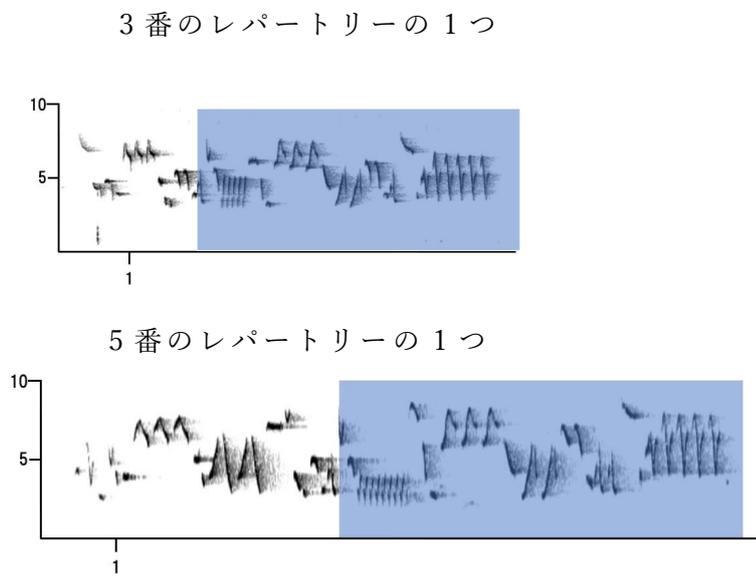


図3. さえずりの(a)種類と(b)要素の共有の例。(b)では網掛けの部分共有されている要素を示す。

さえずりのタイプの共有数
 个体番号

さえずりの要素の共有数 个体番号		1	2	3	4	5
	1		0	1	2	0
	2	1		1	0	0
	3	2	3		2	0
	4	1	7	2		0
	5	7	7	9	7	

図 4. 各个体間のさえずりのタイプの共有数とさえずりの要素の共有数。

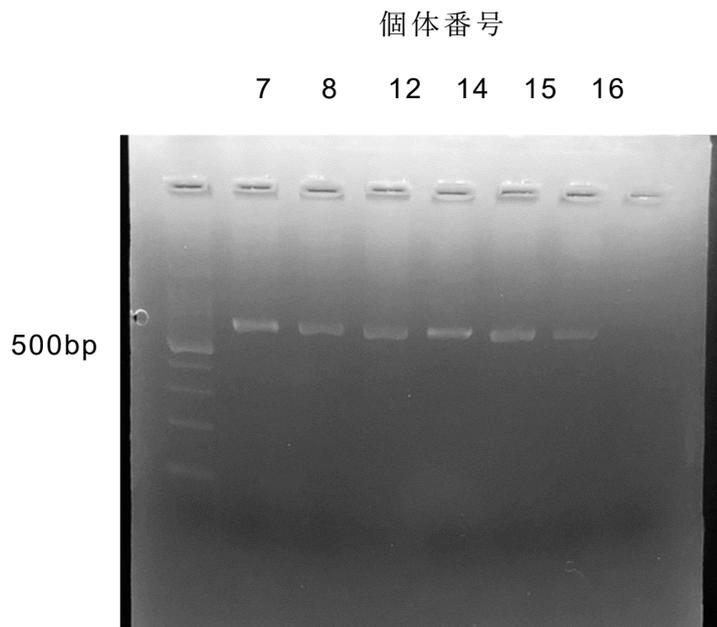


図 5. ミソサザイの性染色体による性判定の結果。最左列は DNA 分子量マーカを示す。CHD-Z 遺伝子由来の 600bp の断片のみが検出されたため、すべての個体が雄であると判定された。

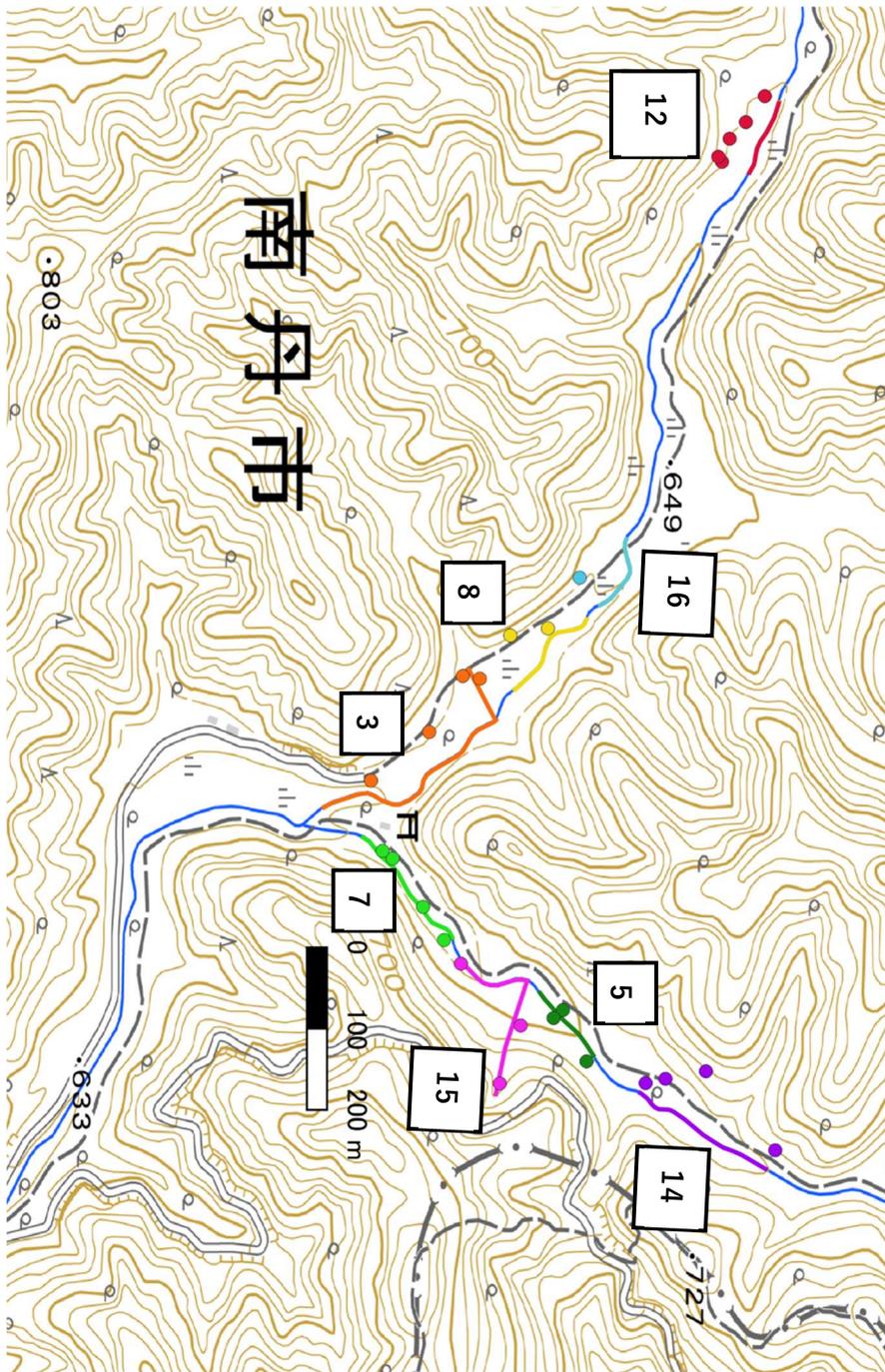


図 6. 非繁殖期におけるミソサザイのなわばり。各色の太線は各個体のなわばりを、□内の数字は個体番号を示す。○は連続した地鳴きが観察された地点を示す。

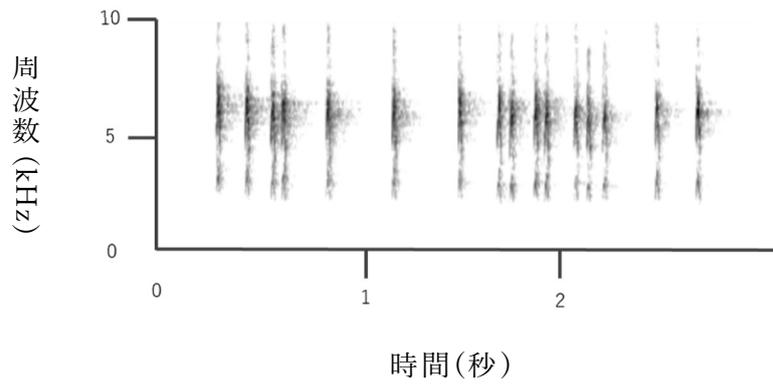


図 7. 非繁殖期に録音されたミソサザイの連続した地鳴きのスペクトログラム。