

博士論文の内容の要旨

論文題目：Dispersal process of barn swallows (*Hirundo rustica*)
breeding in Izu Islands
(伊豆諸島で繁殖するツバメの分散プロセス)

氏名：リングホーファー萌奈美

1. 研究の背景

個体の生息場所における移出入、つまり分散は、個体の適応度のみならず個体群動態にも関わるため、重要視されてきた。分散は、ある生息場所からの移出、移動(探索)、別の生息場所への移入の三つの段階から成る。この各段階で、環境の時空間変化や個体の性別、年齢の影響を受けて、適応的なコストとベネフィットが生じる。分散のベネフィットとしては、同種他個体との争いや近親交配を避けられることが挙げられる。コストとしては、新生息場所を探索し定着する際、捕食や不慣れた環境であることが原因で死亡する危険性があること、探索に時間がかかることで繁殖など重要な行動を行うための時間が短くなることが挙げられる。ある種のある個体の分散行動は、これらコストとベネフィットのバランスによって決定する。一般的に、成熟個体よりも若齢個体の方が、性別では、鳥類でメス、哺乳類でオスの方が、分散確率と距離が大きい。

分散のプロセスにおいて、鳥類など移動や認知の能力が高い動物の個体は、自らの適応度を高めるため、環境要素や社会的要素を指標として生息場所選択をするといわれている。環境要素とは、餌や繁殖場所といった資源の質や量を示し、社会的要素とは、環境要素を間接的に表す、同種他個体の存在や繁殖成功を示す。これら生息場所の質を示す要素は、相互に作用し合い、時空間的変異がある。そのため、生息場所選択は段階的な意思決定に沿って行われ、様々な時空間スケールで様々な要素が影響すると考えられる。時間と空間スケールは互いに正の関係があり、さらに、ある空間スケールにおける動物の生息場所利用パターンは、他の空間スケールの制約も受けると言われている。従って、生息場所選択を分析する際は、複数の空間スケールを考慮する必要がある。

しかし、複数空間スケールで各要素がどう関わり合い、生息場所選択に影響を与えるかは解明されていない。原因として、まず、データ収集法の不正確さが挙げられる。分散に関する情報を

野外調査で得ることは難しく、また多くの調査は、個体の移出入が自由な陸続きの限られた地域でのみ行われている。さらに、各要素が生息場所選択へ与える影響の分析方法に問題がある。多くの研究は環境要素と社会的要素の影響を同時に考え検証しておらず、また、単一の空間スケールのみを用い、スケールの設定が生態学的裏付けに基づいていない。

これらの問題を解決するため、本研究では、観察が容易なツバメを対象種とし、生息地が限られている島嶼地域を調査地とした。ツバメは、日本に3月末頃から飛来し繁殖する渡り鳥である。人の生活域で繁殖して人口建造物に営巣するため、巣が発見しやすい。また、扱いやすい鳥類であるため、移動を調査する際に重要な、捕獲や標識が容易である。調査は2008～2010年に、伊豆諸島の一部の三島、新島と神津島、式根島で行った。本調査地では、ツバメの繁殖に適した集落地帯の範囲が限られているため、陸続きの土地に比べて、より容易かつ確実に個体の移動を把握できると考えられる。

本研究の目的は、伊豆諸島の三島で繁殖するツバメを個体識別し、ツバメの分散プロセスを明らかにすることである。主に、(1) ツバメの分散距離を明らかにし、その個体差を検討すること、(2) 分散プロセスにおける繁殖場所選択に関する環境要素と社会的要素の、相対的影響を調べること、(3) 分散プロセスにおいてどのように要素が影響するかを明らかにすること、を目指した。

2. ツバメの分散確率と距離の推定

分散確率や距離は同種でも地理的変異があるといわれており、分散プロセスを解明する上で、調査地における分散確率と距離を把握することは重要である。そこで第二章では、従来からの標識再確認法に加えて遺伝的マーカー法を用いて、個体の性別と年齢に注目して分散距離を推定した。標識再捕獲法では足環装着した個体を翌年再確認し、各分散距離を計算、遺伝的マーカー法ではマイクロサテライトマーカーを用いて各個体の血縁度を算出、個体間の地理的距離と平均血縁度との関係を検証することで、分散距離を推定した。調査期間中、繁殖巣の分布を調査し(2009: $n = 61$, 2010: $n = 73$)、各島で巣中の雛(2008: $n = 172$, 2009: $n = 398$, 2010: $n = 244$)と繁殖個体(2009: $n = 54$, 2010: $n = 14$)を捕獲、足環で標識し血液サンプルを採取した。

標識再確認法により分散距離を推定した結果、全成鳥の分散距離は6km以内であり、メス5羽とオス6羽は前年と同様の巣場所を使用し分散せず($n=18$, オス=9、メス=9)、オスメス間で分散距離に有意差はなかった(マン・ホイットニーの U 検定: $Z = 0.19$, $P = 0.85$)。一方、若鳥は成鳥よりも有意に長距離分散し(マン・ホイットニーの U 検定: $Z = 4.63$, $P < 0.0001$)、出生場所に戻る個体はいなかった。オスの半数は3km以内の分散、メスはオスより長距離分散するものが多かったが、オスメス間に有意差はなかった(マン・ホイットニーの U 検定: $Z = 0.87$, $P = 0.39$)。本調査地では、成鳥の分散確率や距離が先行研究よりも大きく、これは本調査地で多く発生する捕食による繁殖巣場所の変更が原因ではないかと考えられる。若鳥では、全個体が分散するという先行研究結果に沿う結果であったが、その分散距離は先行研究よりも大きかった。これは、本調査地の景観的特徴が原因として考えられ、これによって先行研究よりも正確な分散距離が推定できたという可能性、また実際に本調査地のツバメの多くが先行研究よりも遠

くまで分散したという可能性がある。遺伝的マーカー法による分散距離推定の結果、成鳥はオスメス共に、全空間スケールで平均血縁度が一定で、低い値を示した。雛も、同様の結果であった（図1）。つまり、調査地集団内では十分に遺伝的交流があり、どの地理的範囲でも近親交配が生じていないことが示された。遺伝的マーカー法の結果のみに基づくと、成鳥も若鳥も調査地内を長距離分散する可能性が考えられるが、標識再捕獲法の結果も考慮すると、若鳥による調査地内の長距離分散が、調査地内の集団の遺伝構造に影響していると考えられる。またこれら二手法から、本調査地の若鳥は、先行研究よりも長距離分散し、調査地内さらにはそれ以上（30km以上）の距離まで分散する可能性が示唆された。これは、標識再捕獲法と遺伝的マーカー法を用いて分散距離と確率を推定した、数少ない研究の一つであり、ある地である鳥類種の分散を研究する際、これらを把握することが重要であることを示唆した。

3. ツバメの繁殖場所選択：環境的指標より社会的指標を好む

鳥類において、巣への捕食は、繁殖失敗を招き適応度を減少させる主要原因であるため、個体は捕食リスクが低い巣場所を選ぶと考えられる。ツバメは、巣が数年間形状保持され、繁殖に古巣を再利用することが多いが、捕食を受けると巣の大部分が損傷する。三章では、捕食に焦点を当て、二つの空間スケールを考慮して、ツバメの巣場所選択に対する環境要素と社会的要素の相対的な影響を検証した。まず、主要捕食者であるカラスによる捕食発生にどのような巣場所の特徴が関連するかを調べた結果、ツバメが営巣した建物の開口部が狭い巣場所ほど捕食されなかった。このような巣場所では、カラスが巣を見つけにくく、巣まで接近しにくい可能性がある。次に、ツバメが繁殖場所選択にどの要素を指標とするかを検証した。環境要素には、捕食に関わる巣場所の特徴（建物開口部の狭さ）と採餌場所の面積を用い、社会的要素には、前年の繁殖つがい数、前年の繁殖成功（巣立ち雛数）を用いた。さらにツバメを対象とした先行研究に基づき、環境要素もしくは社会的要素と考えるものとして、古巣数と捕食されていない未破壊の古巣数を用いた。これら要素と、個体の年齢（若鳥か成鳥か）を説明変数とした。応答変数には、個体の巣場所の好みを表す指標としてオスが巣へ飛来する日を用いた。空間スケールは、繁殖時の生活に最も影響を与える巣場所と生活圏（採餌領域を含む）の二スケールを考慮し、一般化線形モデルで解析した。結果、生活圏スケールにおける未破壊古巣数が多い巣場所ほど、ツバメに好まれることが分かった（表1）。巣場所スケールの未破壊古巣数、他の環境要素や社会的要素はどの空間スケールでも影響しなかった。繁殖開始前のコストの削減のために資源（環境要素）として古巣を利用することが起因し、繁殖場所選択に未破壊古巣が影響した可能性も考えられるが、古巣数や巣場所スケールの未破壊古巣数が影響しないことから、未破壊古巣は社会的要素であることが示唆される。社会的要素は情報収集が容易で、様々な要素の情報を含むと言われている。古巣は数年その形を維持するため、前年の繁殖つがい数や繁殖成功のように一年でなく、経年のより多くの社会的情報を含む、信頼性の高い指標である可能性がある。本解析から、渡り鳥であり比較的繁殖時期が限られているツバメにとって、未破壊の古巣の数は、繁殖場所選択する際の重要な社会的指標であることが示唆された。

4. まとめ

本研究では、調査地におけるツバメの分散距離と分散時の生息場所選択をより正確に解明することを目指した。ツバメ若鳥は非常に長距離分散することが分かり、その上で繁殖場所選択するには、社会的要素（未破壊古巣数）が重要な指標であることが示唆された。本研究は、生態学的裏づけに基づいた複数空間スケールを用い、社会的要素と環境要素の影響を同時に検討、さらに個体の行動と個体群動態の関係を示したという点で、動物の分散に関わる研究において重要な意義を持つ。

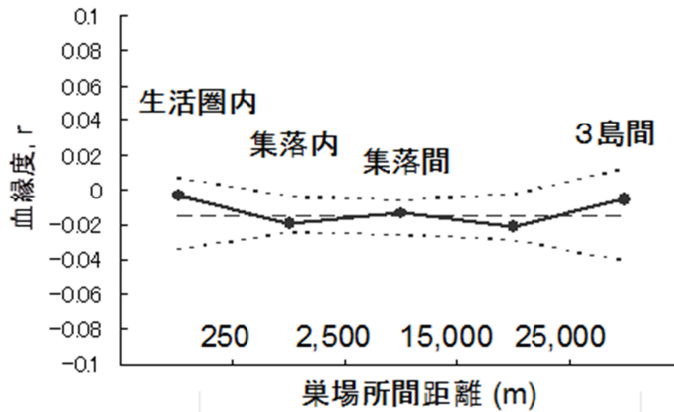


図 1. 捕獲 2 個体（雛）のいた巣場所間の距離と血縁度との関係
 ----- 平均血縁度の期待値 (with 95% CI from 10000 permutations)

表 1. 一般化線形モデルを用い、巣場所の好みに対して各要素の重要度を比較した結果
 ステップワイズ変数減少法を使用し、逸脱度分析に基づく多変量解析によって各変数の重要性を検討
 () 内は、各変数で考慮した空間スケールを示す

	ΔD	P
初期モデル		
個体の年齢	0.197	0.666
環境要素		
捕食に関わる巣場所の特徴(巣場所)	0.263	0.618
採餌場所の面積(生活圏)	1.973	0.188
社会的要素と古巣数		
前年の繁殖成功(巣場所)	3.020	0.110
前年の繁殖成功(生活圏)	0.025	0.878
前年の繁殖ペア数(巣場所)	0.132	0.724
前年の繁殖ペア数(生活圏)	0.002	0.968
未破壊古巣数(巣場所)	0.001	0.979
未破壊古巣数(生活圏)	1.636	0.227
古巣数(巣場所)	0.498	0.495
古巣数(生活圏)	0.383	0.549
最終モデル		
未破壊古巣数(生活圏)	14.929	0.0001