



北海道におけるヤブサメ *Urosphena squameiceps* および センダイムシクイ *Phylloscopus coronatus* への赤色卵の托卵例

上沖正欣¹・川路則友²・川路仁子³・上田恵介¹

1. 立教大学大学院理学研究科動物生態学研究室 〒 171-8501 東京都豊島区西池袋 3-34-1

2. 森林総合研究所北海道支所 〒 062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘 7 番地

3. 〒 062-0032 北海道札幌市豊平区西岡 2-11-20-18

はじめに

托卵の習性を持つカッコウ科の鳥類とその宿主における進化的軍拡競争は、自然界における格好の共進化モデルとして古くから注目され、数多くの研究が行われてきた (reviewed in Payne 2005). 例えば、カッコウ *Cuculus canorus* の卵は、しばしば宿主の卵によく似た色や模様であることが知られている。この卵擬態は、宿主が自らの卵とは色や模様が異なるカッコウの卵を排除することで、宿主の卵と似た形態のカッコウの卵が残ってきたために進化したものである (Davies & Brooke 1989). 托卵するカッコウの雌は、ある特定の種を宿主として選好するが (Gibbs *et al.* 2000), 主要な宿主が不足している場合などには他種を宿主として選択したり、宿主転換することもある (樋口 1986, Nakamura 1990).

日本で繁殖するカッコウ属はカッコウの他、ジュウイチ *C. fugax*, ツツドリ *C. optatus*, ホトトギス *C. poliocephalus* の 4 種が知られている (日本鳥学会 2000). 本州では、ツツドリはセンダイムシクイ

Phylloscopus coronatus を主な宿主とし、白色無地の卵を産むセンダイムシクイとは異なる、白地か淡褐色地に褐色の小斑点のある卵を産む。ホトトギスはウグイス *Cettia diphone* を主な宿主とし、赤褐色のウグイスの卵によく似た卵を産む (清棲 1978). 一方、北海道では南部の一部を除いてホトトギスはほとんど記録されておらず (藤巻 1992), その代わりにツツドリがウグイスを主な宿主としており、本州のホトトギスの卵によく似た赤褐色の卵を托卵することが知られている。これは、本州と北海道でツツドリが異なる宿主を選択したことで地域特異的な卵擬態が進化した興味深い事例である (Higuchi & Sato 1984).

この他に、ツツドリの宿主として本州ではメボソムシクイ *P. borealis*, ヤブサメ *Urosphena squameiceps*, ウグイス, メジロ *Zosterops japonicus*, キビタキ *Ficedula narcissina*, アオジ *Emberiza spodocephala* などが (清棲 1978, 小林 1998), 北海道ではウグイス, センダイムシクイ, メジロが記録されている (Higuchi & Sato 1984, 樋口・尾崎 1994, 川路 2009a). 托卵鳥と

2011年2月15日受理

キーワード: ツツドリ, ヤブサメ, センダイムシクイ, 托卵, 宿主転換

その宿主の関係を調べる上では、どの種が宿主として利用されているかという情報が不可欠であるが、実際に野外で全ての種を網羅的に調べることは難しい。そのため、詳細な情報は、観察の容易な特定の托卵鳥と宿主に偏っているのが現状である。

著者らは、北海道においてヤブサメの生態調査を行った際に、ツツドリが托卵したと思われる赤色卵を、ヤブサメとセンダイムシクイの巣で確認した。北海道ではツツドリがヤブサメに托卵した例はこれまで知られていないため、その詳細を報告する。

調査地と方法

調査は、2010年4月21日から7月17日まで札幌市豊平区羊ヶ丘に位置する森林総合研究所北海道支所の実験林内(42°59'N, 141°23'E, 標高 100 m)で行った。調査地の植生は、主にシラカンバ *Betula platyphylla Sukaczew var. japonica* (Miq.) H. Hara やミズナラ *Quercus crispula* Blume により構成される広葉樹二次林で、林床はやや密生したチシマザサ *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino & Shibata やクマイザサ *S. senanensis* (Franch. & Sav.) Rehder の群落である。調査期間中、日出から日入りまで調査地をくまなく歩き回り、鳥の巣、特にヤブサメの巣を重点的に探索した。巣は見つけ次第、その位置を地図に記録し、ヤブサメの巣はほぼ毎日、その他の種は1日から数日おきに訪巣し、巣内を確認した。卵の計測はデジタルノギス(最小メモリ0.01 mm) およびデジタル重量計(最小メモリ0.1

g) を用いておこなった。

結果

本調査地において、ヤブサメを4月25日、センダイムシクイを5月1日、ツツドリを5月4日にそれぞれ初認した。調査期間を通して、調査地内でヤブサメ(9巣)、メジロ(4巣)、アオジ(3巣)、キビタキ(2巣)、ウグイス(1巣)、センダイムシクイ(1巣)、シジュウカラ *Parus major* (1巣) の巣を発見した。このうち、ヤブサメ1巣およびセンダイムシクイ1巣でカッコウ属の一種による托卵を確認した。

托卵のあったヤブサメの巣は、5月19日に造巢中のところを発見し、5月23日に托卵された赤褐色の卵(以下、赤色卵)1卵を確認した。この日にヤブサメも1卵目を産んだと思われるが、カッコウ科の鳥は托卵する際に宿主の卵を抜き取る習性があるため、既にヤブサメの卵は抜き取られているものと考えられる。5月24日以降、ヤブサメは1日に1卵ずつ産卵し、5月28日までに5卵を産んだ。それから1日空いた5月30日に6卵目を産み、ヤブサメの雌はこの日から抱卵を開始した。この時点で、巣には赤色卵1卵と、ヤブサメの卵6卵の計7卵があった(図1a)。ヤブサメの卵は淡褐色地に赤色斑があるもので、赤色卵とは似ていなかった(図1b)。ヤブサメの卵は長径 $16.81 \pm 0.23\text{mm}$ 、短径 $12.77 \pm 0.30\text{mm}$ 、重量 $1.5 \pm 0.07\text{g}$ であった(いずれも $n=4$ 、平均±標準偏差)。一方、赤色卵は長径 21.70mm 、短径 15.35mm 、重量

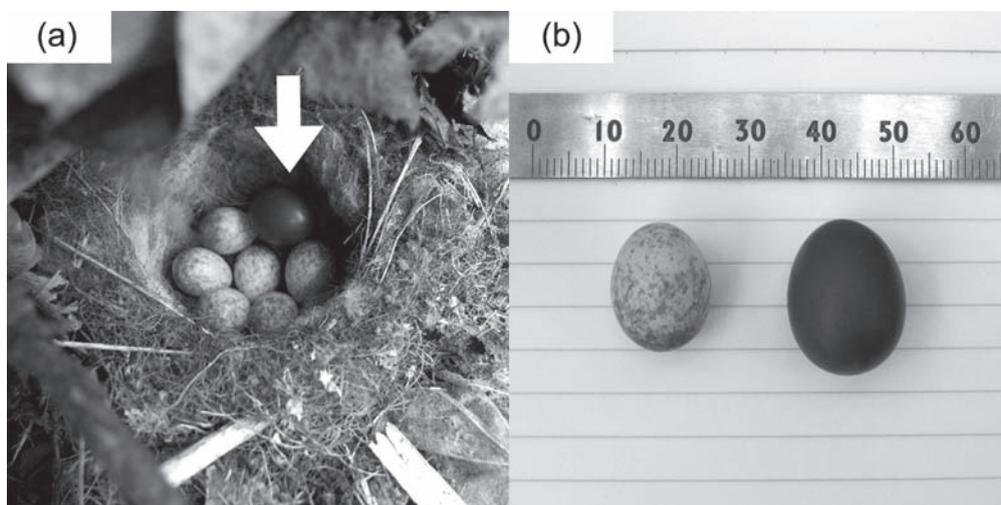


図 1. (a) ヤブサメの巣と卵, および托卵されたカッコウ属の一種 (おそらくツツドリ) の赤色卵 (2010 年 5 月 30 日撮影). 矢印は托卵された赤色卵を示す. (b) 同巣におけるヤブサメの卵 (右) と赤色卵 (左) (2010 年 5 月 26 日撮影).

Fig. 1. (a) The Asian Stubtail's nest and eggs, and a parasitized reddish egg of *Cuculus* sp. (probably the Oriental Cuckoo) on 30 May 2010. Arrow indicates the parasitic reddish egg. (b) The Asian Stubtail's egg (right) and the reddish egg (left) from the same nest on 26 May 2010.

2.7g で, ヤブサメの卵より大きかった (図 1b). その後も毎日雌による抱卵を確認したが, 6 月 9 日に巣を確認した際に, ヤブサメの卵のみが 1 卵消失していた. しかし, 巣に捕食の形跡などは認められず, 雌も抱卵を継続していた. その後 6 月 13 日にヤブサメの雛が 4 羽孵化し, 翌 6 月 14 日にも, ヤブサメの卵 1 卵と雛 4 羽, 赤色卵 1 卵を同巣内に確認した. この時点で赤色卵を光に透かしてみたところ, 胚発生が進んでいないことが確認されたため回収した. 翌 6 月 15 日には, 全てのヤブサメの卵及び雛が消失しており, 捕食されたものと思われた.

托卵のあったセンダイムシクイの巣は, 前述のヤブサメの巣から 200m ほど離れた

場所で 6 月 15 日に発見した. 巣内には巣立ち間近のセンダイムシクイの雛が 6 羽おり, 6 月 20 日までは巣内に全ての雛がいた. 次に同巣を確認した 6 月 23 日には雛はおらず, 巣立ったものと思われた. 巣内には赤色卵 1 卵が残されており, 巣内に雛がいた時には確認できなかったが, 雛が孵化する前に既に托卵されていたものと思われた. この赤色卵も胚発生が進んでいないことが確認されたため回収した. 卵を計測したところ, 長径 21.92mm, 短径 16.37mm, 重量 2.5g であった.

考察

著者らの知る限り, 北海道でヤブサメの

巢に赤色卵が托卵された例はこれまでになく、本報告が初めてである。今回の観察では、托卵された卵が孵化しなかったため、托卵したカッコウ属の種の確実な同定はできなかった。しかし、いくつかの理由から、ヤブサメとセンダイムシクイの巢に托卵されていた赤色卵は、ツツドリのものであると考えられる。第一に、調査中に本調査地内で確認されたカッコウ属はジュウイチ、カッコウ、ツツドリの3種のみで、このうちジュウイチとカッコウは渡りの時期にのみに確認され、繁殖期には確認されなかったことが挙げられる。第二に、今回観察された赤色卵の計測値は、先行研究により示されているジュウイチとカッコウの卵よりも小さく、北海道のツツドリの卵と一致することが挙げられる(表1)。本州のホトトギスの卵の計測値とも一致するが、ホトトギスは北海道南部一部地域を除いてほとんど記録がなく(藤巻 1992)、今回の調査中にも確認されなかったことから、ホトトギスのものである可能性は低い。従って、今回観察された赤色卵は、ツツドリのものであると

考えられる。

これまで本調査地では、今回の例も含め1990-1995年と2009-2010年の計8年間にヤブサメの巢が延べ67巣見つかったが(Kawaji *et al.* 1996, 川路 未発表)、托卵は今回の1例のみである。従って、この地域ではヤブサメはツツドリにとって稀な托卵相手であると考えられる。しかし、托卵例ではないものの、ツツドリの成鳥がヤブサメの雛を巢から排除した例があることから(川路 2009b)、ツツドリは少なくとも今回の確認より前からヤブサメを宿主として認識し、托卵していた可能性がある。一方、センダイムシクイの巢は本調査地において1988年、1993年、1996年、2010年の計4年間に延べ5巣見つかったが(樋口・尾崎 1994, 川路 2009a, 川路 未発表)、うち3巣でツツドリのものであると思われる赤色卵の托卵が確認された。従って、本調査地ではセンダイムシクイがツツドリの主な宿主として選択されていると考えられる。北海道中央部以北ではウグイスがツツドリの主な宿主であるが(Higuchi

表1. 北海道と本州におけるカッコウ属の卵計測値。値は平均 ± 標準誤差。

Table 1. Egg measurements of the genus *Cuculus* in Hokkaido and Honshu. Data are shown as mean ± s.e.

種名 Species name	卵計測値 Egg measurements						場所 Location	出典 Reference
	長径		短径		重量			
	Length (mm)	n	Width (mm)	n	Weight (g)	n		
カッコウ属の一種 <i>Cuculus</i> sp.	21.70	1	15.35	1	2.7	1	Hokkaido	This study
	21.92	1	16.37	1	2.5	1		
ツツドリ <i>C. optatus</i>	21.9	1	14.9	1	2.8	1	Hokkaido	川路 (2009a)
	22.07 ± 0.21	8	15.77 ± 0.12	8	2.85 ± 0.06	8	Hokkaido	Higuchi (1998)
ホトトギス <i>C. poliocephalus</i>	19.52 ± 0.22	9	14.39 ± 0.11	9	2.31 ± 0.06	9	Honshu	Higuchi (1998)
	21.67 ± 0.16	21	15.74 ± 0.08	21	2.82 ± 0.05	14	Honshu	Higuchi (1998)
カッコウ <i>C. canorus</i>	23.37 ± 0.21	16	17.61 ± 0.09	16	3.69 ± 0.07	16	Hokkaido	Higuchi (1998)
ジュウイチ <i>C. fugax</i>	28.24 ± 0.13	5	19.91 ± 0.04	5	5.75 ± 0.13	5	Hokkaido	Higuchi (1998)

1998), 本調査地ではウグイスの生息密度が低いために (川路 2009a), ツツドリはヤブサメ, センダイムシクイ, メジロなどウグイス以外の種を宿主としているものと思われる.

今回の観察例を含め, これまで北海道で観察されたツツドリの卵はすべてウグイスに似た赤褐色, もしくはそれより若干薄い橙褐色であり (Higuchi 1998), ウグイス以外の種に対する卵擬態は見られない. しかし, センダイムシクイやメジロなどの宿主が托卵された卵を排除したという報告はない. 一方, ウグイスは卵擬態の進んだ赤褐色の卵は排除しないが, それ以外の色に対しては強い排除行動が見られる (Higuchi 1989). また, 北海道と本州のツツドリでは, 卵の色だけでなく卵サイズも異なっている (表 1). これは, 本州のツツドリがウグイスより卵サイズの小さいセンダイムシクイを主な宿主としているためだと考えられる (Higuchi 1984). 本調査地のツツドリは本州と同様にセンダイムシクイに多く托卵していたが, 卵サイズは本州のものより大きかった. 卵擬態の進化や, それに対する宿主の卵識別能力の獲得には長い年月が必要であり, コストもかかることが知られている (Davies & Brooke 1989). 従って, こうした事実はウグイス以外の宿主が, 北海道に生息するツツドリの個体群にとって比較的新しいものであることを示唆している.

今回観察していた巣において, 抱卵期間中にヤブサメ卵が 1 卵消失した理由については, 小動物による部分捕食の可能性が

考えられるが, 他にも, 托卵鳥が宿主の巣を托卵目的以外で襲うことが知られており (吉野 1999, Hoover & Robinson 2007), ツツドリによるものであった可能性も考えられる.

6月15日にヤブサメの雛および卵が捕食された際, 捕食者の特定はできなかった. しかし, これまで調査地ではアオダイショウ *Elaphe climacophora* (Kawaji et al. 1996) およびタヌキ *Nyctereutes procyonoides* (上沖 未発表) による捕食が観察されており, そのいずれかによるものと思われる.

今後は単発的な観察だけではなく, 今回の観察例のように継続的な観察を増やすことが重要である. 主な宿主以外への托卵が増えることで卵擬態がどのように変化するのか, そして托卵された宿主がどのような行動を示すのかに注目することが, 托卵鳥とその宿主の共進化の過程を理解する上で有益な情報となるだろう.

謝辞

野外調査では, 実験林内での調査を承諾して下さった森林総合研究所北海道支所職員の方々, 北海道大学大学院の椎名佳の美氏に協力していただいた. 論文を書くにあたっては, 立教大学大学院の徳江紀穂子氏, 鈴木俊貴氏に有益な助言をいただいた. また, 2名の査読者の方からは貴重なコメントをいただいた. 以上の方々に厚く御礼申し上げる.

引用文献

Davies, N. & Brooke, M.L. 1989. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg

- discrimination. *J. Anim. Ecol.* 58: 207–224.
- Gibbs, H. L., Sorenson, M. D., Marchetti, K., Brooke, M. D., Davies, N. B. & Nakamura, H. 2000. Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. *Nature* 407: 183–6.
- 藤巻裕蔵. 1992. 北海道中央部におけるホトトギスの記録. *Strix* 11: 351–352.
- Higuchi, H. & Sato, S. 1984. An example of character release in host selection and egg colour of cuckoos *Cuculus* spp. in Japan. *Ibis* 126: 398–404.
- 樋口広芳. 1986. ホトトギス類の托卵習性に見られる諸適応. 鳥類の繁殖戦略 (下). (山岸哲 編), pp. 1–33. 東海大学出版会, 東京.
- Higuchi, H. 1989. Responses of the Bush Warbler *Cettia diphone* to artificial eggs of *Cuculus* cuckoos in Japan. *Ibis* 131: 94–98.
- 樋口広芳・尾崎研一. 1994. センダイムシクイへの赤い卵の托卵例. *Strix* 13: 227–229.
- Higuchi, H. 1998. Host use and egg color of Japanese cuckoos. *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution.* (eds S.I. Rothstein & S.K. Robinson), pp. 80–93. Oxford University Press, New York.
- Hoover, J. P. & Robinson, S. K. 2007. Retaliatory mafia behavior by a parasitic cowbird favors host acceptance of parasitic eggs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 4479–4483
- Kawaji, N., Kawaji, K. & Hirokawa, J. 1996. Breeding Ecology of the Short-tailed Bush Warbler in Western Hokkaido. *Jpn. J. Ornithol.* 45: 1–15.
- 川路則友. 2009a. ツツドリ *Cuculus saturatus* によるメジロ *Zosterops japonicus* の巣への赤色托卵例. *Jpn. J. Ornithol.* 58: 98–102.
- 川路則友. 2009b. ツツドリによるヤブサメヒナの遺棄行動. *Jpn. J. Ornithol.* 58: 118–120.
- 清棲幸保. 1978. 増補改訂版 日本鳥類大図鑑. 講談社, 東京.
- 小林桂助. 1998. 託卵性ホトトギス類と寄託種との卵. *鳥と自然* 89: 1–15.
- Nakamura, H. 1990. Brood parasitism by the cuckoo *Cuculus canorus* in Japan and the start of new parasitism on the azure-winged magpie *Cyanopica cyana*. *Jpn. J. Ornithol.* 39: 1–18.
- 日本鳥学会. 2000. 日本鳥類目録 改訂第6版. 日本鳥学会, 帯広.
- Payne, R. D. 2005. *The Cuckoos*, Oxford University Press, New York.
- 吉野俊幸. 1999. 郭公—日本の托卵鳥—. 文一総合出版, 東京

Reddish cuckoo eggs found on the Asian Stubtail *Urosphena squameiceps* and the Eastern Crowned Warbler *Phylloscopus coronatus* nest in Hokkaido

Masayoshi Kamioki¹, Noritomo Kawaji², Kimiko Kawaji³ & Keisuke Ueda¹

1. Laboratory of Animal Ecology, Graduate School of Science, Rikkyo University, 3-34-1 Nishi-ikebukuro, Toshima, Tokyo 171-8501, Japan
2. Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, Hitsujigaoka-7, Toyohira, Sapporo, Hokkaido 062-8516, Japan
3. Nishioka 2-11-20-18, Toyohira, Sapporo, Hokkaido 062-0032, Japan

Information on potential hosts is essential for carrying out co-evolutionary research in cuckoo-host relationship. However, detailed information is available only for a few hosts because it is difficult to find parasitized nests thoroughly in the field. We found one parasitized nest each for the Asian Stubtail *Urosphena squameiceps* and the Eastern Crowned Warbler *Phylloscopus coronatus* in western Hokkaido. The Asian Stubtail was previously not known as a host species in Hokkaido. Although these two reddish parasitic eggs remained unhatched, it is most likely that the eggs were of the Oriental Cuckoo *Cuculus optatus*. One out of 67 nests of the Asian Stubtail was parasitized in this site in a total of eight years. On the other hand, five nests of the Eastern Crowned Warbler were found and three of them were parasitized in a total of four years. In this area, therefore, the Eastern Crowned Warbler is the main host and the Asian Stubtail may be a rare one for the Oriental Cuckoo. It is known that the main host of the cuckoo is the Japanese Bush Warbler *Cettia diphone* in central Hokkaido, however, the Oriental Cuckoo utilizes other host species in this area because of the low density of the Japanese Bush Warbler. Whatever the case, all the Oriental Cuckoo eggs found in Hokkaido seem to mimic the reddish eggs of Japanese Bush Warblers and not of other species.

Keywords: Cuculus optatus, Urosphena squameiceps, Phylloscopus coronatus, brood parasitism, host switch