

〈論文〉

鳥類における親子の絆 ——孝行者とパラサイトシングル——

早矢仕 有 子

(1) 親子の葛藤と子別れ

生物において、親と子の利害は対立する。この「親子間の葛藤」に関する理論は、1970年代にロバート・トリヴァースによって提出された (Trivers, 1974)。親が子の世話をするのは当然のことのようだが、親にとって現在の子に過剰な世話 (投資) を続けることは、次の繁殖機会を失う危険を伴うとともに、自己の生存を不利にする場合もある。しかし、子にとっては、親からの投資を最大限引き出し、長期間の保護を受けることが自己の生存を有利にする。

もちろん、親にとって現在育てている子は、既に世話というコストを投じているのだから、まだ見ぬ将来の子より大事な存在であり、独立可能な時期になるまで世話を怠らないのが普通である。鳥類においては抱卵期の親は外からの妨害に神経質で危険を感じると繁殖続行を諦め巣を放棄することもあるが、一旦ヒナが生まれると日数が経つにつれ親の子に対する執着は増大し、多少の危険を冒しても子育てを完遂しようと努力する。

一般に体サイズが大きい鳥ほど成長に時間がかかるため、親が子を世話する期間も長期に及ぶ。たとえば、世界最大の海鳥ワタリアホウドリ (*Diomedea exulans*) やシロアホウドリ (*D. epomophora*) の子育て期間は孵化からほぼ9ヶ月を要し (Tickell 1968)、その間両親は交替で外洋と島を往来する。親が島へ戻らなくなり、ヒナが巣から海へ飛び立つことで子育て期間は終了する。しかしアホウドリが性成熟にいたるにはまだ長時間が必要で、巣立ちから何年もの間、若鳥は陸上に降り立つことはなく、広範囲の海洋を生活の場とする。インド洋に棲むワタリアホウドリの平均繁殖開始齢は11～12歳である

(Weimerskirch and Jouventin 1987)。

採餌場所と巣の位置が遠く離れている海鳥では、このように親子の別れは淡泊だが、陸棲の鳥類には子別れの時期に「親子間の葛藤」が露わになる種類がいる。北海道に生息するタンチョウ (*Grus japonensis*) はその代表であろう。タンチョウは春から夏の繁殖期は釧路湿原に代表される東部の湿原でなわばり生活をしているが、冬になるとなわばりを解消し、保護のために設けられた給餌場に家族揃って移動して群れを作って過ごす。冬の終わりに、孵化以来9ヶ月間行動をともにしていた家族に子別れの時が訪れる。親が子を邪険に扱う子別れの様子を正富 (2000) は、著書「タンチョウ そのすべて」に記している。

「子別れには前兆がある。いままで離れずにいた親と子のあいだの距離が、少しずつ広がる点である。さらに、この距離を離すため、近寄ってきた子を親が追い払うようになる。

初めのころ、この行動は目立たない。たまたま近寄った子を、ときに、ちょっと嘴でつついたりする。当然、体には当たらない。相変わらず給餌場ではいっしょにいるし、餌を指し示したり、飛ぶのも眠るのもふだんと変わらない。

しかし、日が経つにつれ、行動はだんだんエスカレートしてくる。しっかりつつくほかに、追いかけて、シュハーというしわがれ声とともに、威嚇すら見せる。子は体を水平にして、首をすっきり縮め、ビービー鳴きながら逃げる。親の攻撃が激しいと、子は首を伸ばして下げ、まさしく平身低頭のでいで逃げる。が、親のそばをなかなか離れようとしない。(中略) そのうち、親と子は別れ別れに飛び、親は子の世話をやめ、攻撃を強め、一方で子は親へついていく行動を抑制する。」

こうして、タンチョウの親子は「つがい」と「若鳥」へ分離していき、つがいは次の繁殖準備を開始する。

(2) 協同繁殖とヘルパー

しかし一方で、十分に成長し性成熟年齢にたった子が出生地を離れずさらに長期にわたって親元にとどまり、親も子の存在を受け入れる鳥たちもいる。出生地からの旅立ち「分散 dispersal」を遅らせる行動は「分散遅延 delayed dispersal」と呼ばれる。さらに、分散を遅らせる鳥類の中には、出生地にとどまった子がヘルパーとして親たちの子育てを手伝う「協同繁殖 cooperative breeding」の社会を形成する鳥たちがいる。「協同繁殖」という言葉は、2羽以上の繁殖個体 (通常は繁殖つがい) に加えて自分は繁殖をしないヘルパー

個体1羽以上が同じ巣で子育てをすることを指し (Ligon and Burt 2004), 世界の鳥類種の約3%で存在が確認されている (Brown 1987, Arnold and Owens 1998, Ligon and Burt 2004)。ヘルパーの多くは、繁殖つがいの子たちから構成され、弟や妹への給餌や巣の防衛を手伝うのが一般的である。ヘルパーの存在は、ヒナを飢えや捕食者から守ることで繁殖つがいの繁殖成績を向上させるので (Brown 1987, Dickinson and Hatchwell 2004 など), 繁殖つがい (多くの場合はヘルパーの親) が得る利益は大きい。

しかし、当のヘルパーにとってはどうであろうか? 性成熟にたった後も親元にとどまり自分自身の繁殖を後回しにしてまで弟妹の世話をするのはなぜなのか? 自分を育ててくれた親への恩返しなら美談だが、ダーウィン進化論の基では自己犠牲による「利他行動」が生物社会に進化する隙はない。必ず子自身にとっても損失を上回る利益があるはずである。

手伝う子にとっての利益は何なのか、一見利他的に見える「協同繁殖」がなぜ鳥類社会で進化を遂げたのか、野外調査に分子生物学的手法や数理モデルによる解釈も加え、数多くの議論が展開されてきた。

その進化的要因としてもっとも重要と考えられる理論は、ヘルパー行動を選択した個体は、生涯に残す我が子の数は減らすかもしれないが、血縁者である弟妹を育てることで自分と同じ遺伝子を持つ子孫を増やし、損失を補う利益を上げているというものである。個体にとってのこのような利益を「包括適応度 *inclusive fitness*」と呼び、ゆえにヘルパー行動は、生涯に残す我が子の数を減らすという損失に比べ、血縁個体の生存を助けることで自己の遺伝子をより多く残せるとき、すなわち個体の「包括適応度」がより大きい状況で進化しやすいと考えられる。このように、血縁者間で利他行動が進化する「血縁淘汰 *kin selection*」の仕組みは、Hamilton (1964) によって提唱され、ハチやアリなど社会性昆虫における不妊ワーカーの存在という大きな謎を解き明かした。鳥類の血縁個体間での協同繁殖も同様に進化したと考えられている。

では、自己の繁殖開始を遅らせても包括適応度が上昇する条件とはどのようなものか?

かつて、子が分散を遅らせ親元にとどまるのは、繁殖適地が既に他個体で飽和状態にあり繁殖地が不足しているためであり、子は仕方なく、手伝いという家賃を払って親元に留まっているのだと考えられていた (Brown 1987, Pruett-Jones and Lewis 1990 など)。しかし近年、たとえ周辺に繁殖可能な空き地があったとしても、出生地が質の高いなわばりであるなら、急いで分散を開始するより親元に残りヘルパーになることが得策な場合があるという事実が明らかになってきた。

セーシェルヤブセンニュー (*Acrocephalus sechellensis*) は、インド洋のセーシェル諸島

にのみ生息するスズメ目ヒタキ科の昆虫食の小鳥である。環境改変により絶滅の危機に瀕し、1959年には小さな島に26個体が生息するのみになっていたが、植生回復などの保護策が実施され劇的な回復を遂げた。300羽まで回復した1982年以降、個体数は増加から安定傾向に変化した(Komdeur 1992)。1973年に協同繁殖巣が初めて発見されたが、個体数増加後の1982年以降には島中でヘルパーの存在が確認できていたので、協同繁殖の主要因は繁殖適地の飽和によると考えられた。しかし、Komdeur (1992)は、質の高いなわばりで生まれ親元にヘルパーとして留まりその後親のなわばりを相続した個体に注目し、その繁殖開始齢は成熟後すぐに親元を離れ低い質のなわばりで繁殖を始めた個体より遅かったものの、生涯の包括適応度は高かったことを突き止めた。

セーシェルヤブセンニューの個体数増加が頭打ちになった後、1988年に周辺より大きな二島へそれぞれ29個体が移植された。移植後、各個体は定着してなわばりを確保し、両島ともに移植元の島より高成績で繁殖を成功させた。移植後最初の繁殖で生まれた子は成熟後皆親元を離れ、1年以内に出生地と同程度に質の高いなわばりを所有しつがいとなり繁殖した。移植から2年目、既に質の高い生息地は繁殖なわばりで占められ、親元を離れた若鳥は中程度の質の場所になわばりを構えた。そこも満杯になると若鳥たちは質の低い場所にもなわばりを作り始め、次に質の高いなわばりが分割され所有されるようになった。そして移植から2年が経過し、まだ質の低い場所には繁殖可能な空き地が残っていたが、質の高いなわばりで生まれた若鳥の中に親元に残りヘルパーとなる個体が登場した。その後ヘルパーは増え続け、移植から4年後にはすべての質の高いなわばりにヘルパーが存在し、その後中程度の質のなわばりでもヘルパーの存在が普通になったが、質の低いなわばりではヘルパーは誕生しなかった(Komdeur *et al.* 1995)。この結果からも、セーシェルヤブセンニューの若鳥は生まれ育った場所の質に応じて、親元を離れるか、あるいは残ってヘルパーになるか、どちらかを選択して行動していると考えられる。

このように、ヘルパーは分散を遅らせ親元で血縁者を世話することで自己の包括適応度を上昇させる、いわば「間接的」な利益を出生地で獲得しているが、むしろ、ヘルパー自身が後に開始する繁殖を有利にする「直接的」利益に注目してヘルパー行動の進化を説明する研究成果も得られている。

ヘルパーにとっての直接的利益の筆頭として、親元に残り手伝うことで、採餌や子育ての技術を磨く経験を積むことがあげられる。この「経験仮説」は古くから提出されていたが(Skutch 1961)、ヘルパー経験が後に自身の繁殖にどのように貢献しているのか実証した研究はまだ少ない。上に紹介したセーシェルヤブセンニューにおいて、若い時期をヘルパーとして過ごしたメスは、初回の繁殖時に、ヘルパー未体験の初心者のメスに比べて良

好な繁殖成績を収めたことが報告されている (Komdeur 1996)。一方、これとはまったく逆の結果が、アフリカに棲むシロビタイハチクイ (*Merops bullockoides*) から得られている (Emlen and Wrege 1988)。出生地に残りヘルパーとして働いた個体と、残ったが何も手伝わなかった個体間で自己の初回の繁殖成績を比較すると、後者の繁殖成績がヘルパーとして経験を積んだ個体の成績を上回っていた。

ただ、これら2例の研究では、ヘルパー経験有無による繁殖成績の比較が初回の繁殖結果のみに基づいていることに注意せねばならない。「経験仮説」の検証には、長期間の個体観察に基づいた生涯の繁殖成績比較が必要であろう。

第二の直接的利益は、親元に留まることで、なわばりの一部を分与してもらえる可能性が生じることである。やはりセーシェルヤブセンニウでの調査より、出生地に留まりヘルパーとして働いた後に親のなわばりを分与された個体は、早くに分散し質の低いなわばりに定着し繁殖した個体、あるいは出生地を離れた後定着場所を探して放浪した個体より長寿で、生涯に残した子の数が多いことも明らかになった (Komdeur and Edelaar 2001)。ヘルパー個体にとって、分与された土地が小面積であったとしても、質の高いなわばりの周辺はやはり質の高い生息環境である可能性が高いため、その後の努力でなわばりを周辺に拡大することで十分な質と面積を確保できることが期待できる。財産持ちの親からは離れない方が得策であるらしい。

もうひとつ、ヘルパーが得る直接的な利益として、弟妹の数を増やすことで自分が属する家族あるいは集団の力を強めることができ、それが後の自己の繁殖に有利であるという仮説も提出されている。これはたとえば、大きな集団で暮らすことで高い生存率を確保できる場合や、ヘルパーとして育てた弟妹が将来自分の繁殖をヘルパーとして手伝ってくれる場合などが想定できる。理論的にはこの仮説は進化的に安定しているようだが (Kokko *et al.* 2001)、野外ではまだ実証されていない。

(3) 分散遅延 (delayed dispersal)

鳥類における「協同繁殖」の大部分は、成熟し繁殖能力を得た後にも出生地からの分散を遅らせ出生地に留まる「分散遅延」を選んだ子が親の「ヘルパー」として子育てを手伝うことで成立している。上述したように「協同繁殖」が確認されている鳥類種数は世界全体の3%にすぎないが、その潜在的要因となる「分散遅延」はもっと多くの鳥類種に存在するはずである。しかし、「協同繁殖」の進化が研究者の注目を集めてきたのに対し、「分散遅延」それ自体への注目度は高くなかった。近年になり、出生地にとどまっているが親

の手伝いをしない個体の存在が、「協同繁殖」の進化を解き明かす上で、また、「分散」の進化的意義を明らかにする上でも注目を集め始めている。

スウェーデンのタイガに棲むアカオカケス (*Perisoreus infaustus*) は、その好事例である。彼らの中には、生まれた年の内に親元から分散する個体と成熟後も2～3年親元にとどまる個体が混在しているが、ヘルパーは存在しない。冬季には小群で採餌を行うが、群れには繁殖つがいと様々な年齢の子どもたち、さらに1～2羽、血縁関係のない若い移住個体加わることもある。群れの中で繁殖つがいが我が子を攻撃することは稀であるが、移住してきた血縁のない若鳥には高頻度で攻撃を加える (Ekman and Tegelström 1994)。他人の子には厳しく我が子には甘い、「我が子びいき nepotism」の結果、生まれた年に親元を離れた子に比べて、留まった子の生存率は高かった (Ekman *et al.* 2000)。そして分散を満3歳まで遅らせ親元に留まった息子は、その後親のなわばりに近い好適な場所に空きをみつけて定着することが多く (Ekman *et al.* 2001)、生涯における繁殖回数、生涯に残した子の数ともに、生まれた年に分散した息子を上回っていた (Ekman *et al.* 1999)。

では、なぜアカオカケスの親は、子が留まることを許すのだろうか？手伝いもしないで食べてばかりの子を残すことで親はどのような利益を得ているのだろうか？餌条件の厳しい冬季に子の滞在を許すことは、親が得ることのできる資源を子に分け与える損失を生む。それを上回る利益は、子が生き延びることで将来繁殖に成功し親の包括適応度が上昇することで得られる。しかし、もし親のなわばりの餌環境が貧しく、乏しい資源を子と奪い合うことで自己の繁殖機会を逃したり、あるいは自己の生存機会すら低下させるとしたら、親は子の滞在を許さないだろう。Ekman & Rosander (1992) は、親が子を留めることのコストは、エネルギー要求量が高く冬期間の餌供給量が減少する寒冷地ほど高くなることを指摘している。分散を遅らせる鳥類種 (および協同繁殖種) は、南半球に多く北半球では稀であるが (Russel 2000)、それには南半球の陸地の大半が熱帯域にあることが強く関係していると考えられている (Ekman *et al.* 2004)。北半球の寒冷地に棲みながら子が分散を遅らせるアカオカケスは例外的な存在なのだろうか？

(4) シマフクロウにおける分散遅延

シマフクロウ (*Ketupa blakistoni*) は、体長70 cm、翼を広げた長さは180 cmにたっする世界最大級のフクロウであり、フクロウ類の中ではきわめて珍しく魚類を主食にしている。アムール川支流のロシア沿海地方を流れるウスリー川のさらに支流であるイマン川とビギン川流域が大陸での生息地であり、島嶼ではサハリン南部、クナシリと北海道に生息して

いる。大陸部の生息地においては森林伐採等の環境改変により 1950 年代からの 50 年間に個体数が四分の一に減少したとの報告もあり (Surmach 1998), 現生息数は約 100 ~ 130 つがいと推測されている (Surmach 1998)。

我が国においても, シマフクロウは重大な絶滅の危機に瀕している。現在北海道のシマフクロウは東部を中心に約 35 つがいが生息しているにすぎないが, かつては函館近郊や札幌を含む北海道内広域に生息していたことが標本資料等より明らかになっている (早矢仕 1999)。しかし, とくに高度経済成長期における森林および河川の改変による生息環境悪化に伴い, 1950 年代前後に道南から, 70 年代には道北から, 80 年代に石狩平野から姿を消したと推察されている。1971 年に天然記念物に指定されたがその減少傾向には歯止めがかからず, 1975 ~ 76 年に北海道東部で実施された生息調査では僅か 29 個体が確認されたに過ぎなかった (北海道教育委員会 1977)。1984 年から人為給餌と巣箱設置を中心にした国による保護事業が継続しており, 2007 年現在, 8 つがいの生息地で魚類の放飼が実施されている。筆者が継続調査を実施している十勝地方の生息地においても, 1986 年より給餌が継続されており, 年間をとおしてほぼ十分な魚が安定供給されている。

シマフクロウは年間をとおして定住性が強く, つがいでなわばりを維持する。つがい相手との結び付きは強く, 死亡しない限り相手を変えることは無いと考えられている。飼育下ではあるが北海道における最長寿記録は 42 歳なので, つがいの関係は 10 年以上ときには 20 年以上にわたって継続することもあるだろう。ほぼ毎年, 2 月末から 3 月上旬に 1 ~ 2 個の卵を産み, 約 35 日間の抱卵期間を経て, 孵化に成功すれば長い子育て期間に入る。孵化から巣立ちまで約 2 ヶ月を要し, 巣立ち後も親は 3 ~ 4 ヶ月間, 幼鳥に給餌を続ける。秋を迎える頃, 体の大きさも十分一人前になった若鳥は自力で採餌を始め, 孵化から 1 年を迎える春には自立できる能力を備える。彼らの多くが, 親が次の繁殖期を迎える 3 月には出生地を後にする。ただ, メスの一部はそのまま出生地にとどまり, 親はその滞在を拒絶しない。親元に残った若鳥は親と同じ場所で餌を獲ることを許され, 攻撃を受けることもない。親は 2 年続けて繁殖に成功することも珍しくないが, 居残った娘が親の子育てを手伝うことはない。むしろ巣に近づきすぎて親に追い払われることもある。

一方で, 出生地を離れた若鳥は, 親の行動圏を取り囲むように広範囲を動き回ることが筆者の調査で明らかになってきた (Hayashi 1997)。このように, なわばりとなわばりの間を移動しながら, 定住できる生息場所の空きを探している個体は「あぶれ個体 floater」と呼ばれ, 幸運な個体は早々に空いた適地と伴侶を見つけ, つがいを形成することもできるが, これはかなり少数派である。多くの「floater」はそのような幸運には恵まれなまま秋を迎え, その多くは再び出生地に戻る。彼らと親は約半年ぶりの再会であるが, そこ

に攻撃等の激しい行動はおこらず、親は子を拒絶せず受け入れる。親の寛大さのおかげで若鳥たちは厳しい冬を住み慣れた生息環境の中で過ごすことができる。弟や妹との初対面を経験することも多いが、兄弟姉妹間にも取り立てて事件はおこらない。

このように、満1歳を迎えたシマフクロウにとって選択肢は二つある。ひとつは未知の世界へ飛び出し一国一城の主を目指すことであり、もうひとつは親元で独り立ちへの準備を重ねることである。自立への道を選んだ個体にとっても、実家は後の帰還を受け入れてくれる安息の地として存在する。

そして、満2歳を迎えたシマフクロウは本格的な自立の時期を迎え、どの個体も出生地を後にする。オスに関してはこれ以降、親元に戻った個体は観察されていない。成否はともかく、皆が退路を断って独立を目指す。

(5) 実家に帰る娘たち

ところが、一旦親元を出たメスにとっては、その後も出生地は「帰ってもいい場所」であるらしい。ここでは、筆者が1987年より継続調査対象としているシマフクロウの家族の中から、実家を巧みに利用して生きている2羽のメスを紹介する。

1羽は1986年に生まれ、孵化から2年間を親元で過ごした。3年目の春、いったん親元を離れたが、同じ年の11月出生地に戻り冬の間を親元で暮らした。満3歳目の1989年3月に再出発し、その後しばらく親元に姿を見せない間に1991年10月、彼女の母親が消失した。死亡した可能性が高いと考えられる。その2ヶ月後の12月、2年9ヶ月ぶりにこのメスが現れ、単独でなわばりを守っていた父親とつがいを形成した。2008年、彼女は22歳を迎えるが、母から受け継いだなわばりで繁殖個体の地位を保っている。

彼女は1993年、父親との間に初めて子を生んだ。この娘は生まれて2年を親元で過ごした後、1995年3月末に出生地から分散を開始し、約6km離れた川筋に定着した。幸運なことにそこには独り者のオスが生息しており、2羽はすぐにつがいになった。親のなわばりと娘夫婦のなわばりは隣接しており、それぞれ川沿いに10～15kmの長さを維持していた。この2つがいはお互いの存在を認知しつつ干渉することもなく秋までを過ごしていた。

そして11月、この娘が突然親元へ帰省し12月末まで滞在した。年末年始の5日間を自分のなわばりに戻って過ごした後、再び親元を訪れ1996年2月4日まで毎夜親と同じ餌場で魚を獲って過ごした。両親と2m以内の距離にいることも何度もあったが、攻撃的な行動はまったく観察されなかった。彼女は2月5日に自分と夫のなわばりに戻り、この年、

生まれて初めての繁殖に臨んだ。1羽のヒナが育っていたが残念ながら巣立ち直前に死んでしまった。

翌1997年に、彼女は初めて繁殖を成功させ、1羽のオスが無事巣立った。この冬、彼女は出生地には帰らなかった。翌1998年の繁殖に失敗すると、11月27日に出生地の池へ帰って来ているのが確認できた。ほぼ2年ぶりの帰省となったこの日、既に十分な成鳥であるこの娘は、幼鳥がよくするように親に対して身をすくめ、翼を半開きで震わせながら、餌を乞う鳴き声 (begging call) をさかんに発した。親は給餌をすることはなかったが、娘を攻撃することもなかった。その後年明け1月15日まで彼女を出生地で見る事ができた。1月16日、自分のなわばりに戻っていたのが確認できたが、2月5日には再び出生地へ戻っていた。2月7日に繁殖地へ戻り、それ以降彼女の帰省はない。この後、彼女がヒナを巣立たせることに成功したのは2001年、2006年および2007年である。

(6) 出て行くべきか、残るべきか？

シマフクロウに限らず、自活能力を備えた若鳥が取り得る選択肢には二つある。多数派が選ぶ道は、出生地を離れ新たな定着場所とパートナーを見つけることである。ただ、好適な生息地は既に定住つがいに占められていることも多く、経験の浅い新参者が入り込める隙は無いことが多いので、「floater」として修行を積みつつ「空き」を探す期間が必要になるかもしれない。そして第二の道は、急いで分散することなく親元にとどまることである。この場合、とどまった個体にはさらに選ぶ道がある。ひとつは、シマフクロウのようにいわば「パラサイトシングル」として親の脛を嚙り続ける道であり、他方は、「ヘルパー」として親を助ける道である。

大型猛禽類といえども若くして出生地を離れた個体のたどる道は陰しく、餓えや捕食で多くが命を落とす。たとえばシマフクロウと比較的近縁種であるアメリカワシミミズク (*Bubo virginianus*) は、生まれた年の秋に出生地を離れ多くの若鳥が floater としてその冬および翌年を過ごす。その間の生存率は主食となるカンジキウサギ (*Lepus americanus*) の生息密度に大きく依存しており、ウサギの個体数が少ない年にはなわばりに定着している成鳥に比べて冬の生存率がかなり低い (Rohner 1996)。

ゆえに、生まれ育った生息地が餌環境に恵まれた場所なら、経験の浅い若鳥にとって冬を越すのにそれ以上適した場所はないはずである。その上、出生地を離れて新たな定着場所を手に入れるには、他個体との競争に打ち勝つ必要がある。多くの生息適地は既に先住者に占められている可能性が高く、そこに侵入してなわばりやつがいの相手を奪うのは並

大抵のことではない。一方で、争うことなく手に入れることができる空き地は生息に不適な場所である可能性が高い。

ただ、若鳥が出生地にとどまるには親の許しが必要である。年間をとおしてなわばりを維持する鳥類の多くは排他的であり侵入者に対して容赦ない攻撃を加えるが、シマフクロウの場合、我が子に限っては孵化後長期間とどまることも、一旦旅立った後に出戻ることも、さらに独立後に時折帰省することすら許されている。これら親が子に対して示す身内びいきが子の生存率を高めることは、先にアカオカケスで示した。

親の許しを得て生まれ育った「よく知っている場所」で冬期間を過ごすことは、子の生存にとって有利に働く。子は既に出生地内の餌分布や危険な捕食者の分布等、生存に必要な情報を獲得しているため、不慣れな場所で過ごすより安全に効率よくエネルギーを獲得することができるはずである。しかも、上述したとおり親のなわばりの質が周辺の定住可能な空き地に比べて高ければ高いほど親元に残る利益は増大する (Stacey and Ligon 1991)。しかも、出生地にとどまっていれば、同性の親が死亡した場合にそのままなわばりを相続できる機会も生まれるかもしれない。ただ、長寿な鳥類種においては、子が出生地にとどまっている間に同性の親が死去する確率は相当低いと考えられることから、遺産相続への期待度はあまり高そうにない。それでも親との関係を保つことで分与の恩恵にあずかれば、上述したセーシェルヤブセンニューのように生涯の繁殖成功度は高まるかもしれない。ただ、多くの生息地が孤立し周辺を生息不適地に囲まれているシマフクロウの現状では、分与を受けたとしても生存と繁殖に十分ななわばりを確保するのは困難であろう。

一方で、分散を遅らせたシマフクロウの若鳥にとって不利益はないのだろうか？「floater」の生存機会が餌条件に左右される不安定な状態にあることは上述したとおりであるが、そのかわりに広範囲を動き回ることによって、空いた生息適地を発見できる機会が分散を遅らせた個体より多いという利点も持つ (Ekman *et al.* 2004)。

したがって、子があえて分散を遅らせ出生地にとどまるには、若齢で分散した場合の生存率が低く、さらに好適な生息環境の空き及びつがいの相手となる異性個体が乏しいため早々に繁殖機会を得ることが困難であることが予測され、しかも、出生地が好適な生息環境にあり、親も子の存在を長期間許容する、という条件がすべて揃う必要がある。最後の条件を満たすには、アカオカケス同様、子に餌を譲ることの親にとっての損失が小さく、得る利益が極めて大きいことが必要であろう。

そもそも、シマフクロウが現在絶滅の危機にあるのは、彼らにとって好適な生息地が乏しいからに他ならない。筆者が継続調査を実施している生息地においても、給餌事業が

1986年より継続されており、年間をとおして十分な魚が安定供給されている。したがって、親にとって子に魚を分け与えることで自己の生存機会が低下する危険性はきわめて低い状況にある。しかも、現在の北海道においては、主食である魚類にとっての河川の生息環境は概ね劣悪である。そのため、人為給餌を実施している生息地の周辺には、経験の乏しい若鳥が年間をとおして暮らしていけるほど恵まれた生息適地は残されていない。このように出生地と周辺地域の間にはシマフクロウの生息環境としての適正さに極めて大きな差異があるため、子はなかなか親元を出て行かず、出て行った後も餌条件が悪化する冬期間にたびたび帰省するのであろうし、親側からもそれを拒絶する理由も無いのであろう。

では、シマフクロウにおける「分散遅延」は、生息環境の悪化と人為給餌という特殊な状況下で発生したのだろうか？我が国において人の保護無しに逞しく暮らしていた頃のシマフクロウの親子関係を知ることはもうできない。ただ、ロシアにおいて1969～73年に実施された調査報告に「川がほとんど凍結するような非常に厳しい冬だけ、近くの急流や湧水のある所に移動し、凍結していない所では同時に5～6羽が見られる」という記述が残っている（Pukinsky 1985）。これはおそらく、両親のなわばりの中で数少ない湧水地に、両親とその年に生まれた子と、前年あるいはそれ以前に生まれた子たちが採餌に訪れている状況を記したものであろう。つまり、シマフクロウの「分散遅延」は、近年の生息環境悪化により獲得された行動ではなく、冬期間における餌資源入手の困難さと採餌可能場所の極端な偏りに適応したシマフクロウ本来の生態であることが推察される。河川に魚類が豊富なロシアの自然河川においても、厳冬期には、様々な年齢の子供たちが親の餌場に集まっていたのだらう。

（7）血縁認識か個体識別か

筆者が観察した2羽のシマフクロウにおける事例は、少なくとも親子間であれば長期にわたる個体識別が可能であることも示している。春に出生地を離れ秋に戻る子を受け入れるのはもちろん、1993年生まれのメスの場合、2年ぶりの帰省時にも両親から何の攻撃も受けなかったことから久しぶりの再会にも対応できるような記憶力あるいは識別能力を持っていることは確実である。ただ、2年ぶりに帰省した娘が親のそばではまるで幼鳥のような行動を見せていたこと、およびその冬以降、出生地に帰ることをやめたことから、親が娘を受け入れる期間あるいは帰省可能な年齢にも上限がある可能性も考えられ、その原因として親子間の認識期間の限界も考え得る。

また、初めて出会う兄弟姉妹間に緊張関係が見られなかったことから、血縁認識も存在

する可能性もあるがこれは定かではない。帰ってきた兄弟にとって、親と暮らしている若い個体は血縁個体として認知するのかもしれないし、弟妹にとっても、親がなわばりに受け入れた個体は血縁者として認識するのかもしれない。

(8) 他のフクロウたち

世界には約180種のフクロウが分布しているが、孵化から一年を超えて親元に留まることが報告されている種はシマフクロウだけである (Hayashi 1997)。ただ、繁殖巣におけるヘルパーの存在は、南アフリカに生息するクロウシミミズク (*Bubo lacteus*) とアメリカオオコノハズク (*Otus asio*) における計2例が報告されている (Du Plessis *et al.* 1995, Smith and Hiestand 1990)。ただ、後者の場合は交通事故で負傷し保護され数週間治療を受けた後放鳥されたオス個体が、既に育雛期を迎えていた繁殖つがいの巣へ何度も給餌に訪れ雛の巣立ち後も数日にわたって給餌をしていたという特殊な状況からの報告である。このヘルパー個体と繁殖つがいの血縁関係は不明であるが、アメリカオオコノハズクにおけるヘルパー行動の報告はこの1例のみであることから、協同繁殖についてもフクロウ類では極めて稀であると推察される。ただ、夜行性で人目に触れないフクロウ類の多くで個体識別に基づいた詳細な継続観察は実施されていないのが現状であり、世界中のフクロウの中には長期にわたる親子関係が持続する種が存在しているかもしれない。

シマフクロウともっとも近縁な関係にあるのは同じウオミミズク (*Ketupa*) 属に分類されている三種類であるが、いずれもユーラシア大陸の熱帯から亜熱帯に生息している。シマフクロウのみがなぜか近縁種と離れて北方の寒冷地に生息している。その特殊性が「分散遅延」を進化させた可能性もあるが、残念ながら近縁三種において長期に及ぶ生態研究が実施されていないことから現時点ではシマフクロウにおける「分散遅延」の進化を近縁種と比較して論じることはできない。

(9) シマフクロウの保全における分散遅延の意義

シマフクロウが長期にわたり出生地にとどまる傾向を持つことは、彼らを保全するにあたっては好都合である。人為給餌によって絶滅の危機を乗り切った代表的な鳥類としてタンチョウがあげられるが、給餌が多大な効果をあげることができたのは、ツルが冬期間なわばりを解消して群れで採餌するという生態に負うところが大きい。北海道に生息するタンチョウのほとんどは、わずか4カ所の主要な給餌場のどこかで冬を越す。

それに対して通年でなわばりを維持するシマフクロウの場合、一カ所の給餌で養えるのはひと家族にすぎない。しかも、シマフクロウの生息地の中で、冬期間凍結しない水面を維持し、他の動物から魚への捕食を防ぐなどの管理が可能な場所はそう多くないし、給餌に使える費用も多くない。「分散遅延」は数少ない貴重な給餌場所で1羽でも多くの個体を支えたいという人間側の都合にシマフクロウが応えてくれているようなものだ。繁殖つがいと幼い子が利用するだけでなく、過去に生まれた年長の子たちが、生活に困ったときに出生地に避難し給餌を利用することで生き延び、さらに生存に必要な能力を向上させ、やがてどこかになわばりを確保し繁殖に成功してくれれば給餌の価値は飛躍的に高まる。すなわち、人為による給餌は当初の「成鳥つがいと独立前の幼鳥の生存率を高めつがいの繁殖成績を上昇させる」目的に「成熟後の個体の生存率および繁殖成績向上に寄与する」価値が加わっているのだ。

ただし、「分散遅延」が近親交配のきっかけになっているのも見逃せない事実である。上で紹介した1986年生まれの子は、出生地へたびたび戻るうちに父親とつがいを形成してしまった。父と娘の間に親子の認識はあったと思われるが、それはシマフクロウにとって近親交配の妨げにはならないようだ。

野生の鳥類において近親交配が個体群に与える影響を検出することは長期にわたる個体群調査や遺伝的手法が必要なため容易ではなかったが、近年、自然個体群において近親交配により孵化率やヒナの生存率が低下することなど様々な悪影響が報告されている(Keller and Waller 2002)。また、近親交配が繰り返し発生しやすい絶滅に瀕した小個体群では、その後個体数が回復したとしても一度低下した遺伝的多様性は回復せず、環境変化等の予測不可能な危機に対して個体群はきわめて脆弱であると Jamieson ら (2006) は警告している。

したがって、今後長期にわたってシマフクロウを保全していくためには、人為給餌等によって好条件の繁殖地を維持していくのはもちろんであるが、その周辺地域から優先して、親元を離れた若鳥が定着可能な生息適地を復元していくことが不可欠である。そうすれば、分散を遅らせた若鳥がやがて親のなわばりの周辺に定着し繁殖に至ることも可能になろう。それが繰り返されれば、人為給餌している繁殖地を核としてシマフクロウの分布域は拡大するはずである。

謝辞

本稿に記したシマフクロウの生態研究を可能にしているのは多くの援助のおかげであり、ここに掲載

し厚くお礼申し上げます。WWF J 自然保護助成金（1990～1995年度）、（財）藤原ナチュラルヒストリー振興財団による学術研究助成（1992～1994年度）（財）日本科学協会による笹川科学研究助成金（1993～1995年度）、北海道新聞野生生物基金（1993年度）、昭和シェル石油環境研究助成財団（2000年度）、ニッセイ財団平成13年度環境問題研究助成（2001～2002年度）、平成15年度札幌大学研究助成（2003年度）。

引用文献

- Arnold, K. E. and I. P. F. Owens. 1998. Cooperative breeding in birds: A comparative test of the life history hypothesis. *Proc. R. Soc. Lond.*, B. 265: 739-745.
- Brown, J. L. 1987. Helping and communal breeding in birds: Ecology and evolution. Princeton, New Jersey. Princeton University Press.
- Dickinson, J. and B. J. Hatchwell. 2004. "Fitness consequences of helping." In Koenig, W. D. and J. L. Dickinson (eds.). *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds*. (pp. 48-66). Cambridge, Cambridge University Press.
- Du Plessis, M. A., Siegfried, W. R. and A. J. Armstrong. 1995. Ecological and life-history correlates of cooperative breeding in South African birds. *Oecologia*, 102: 180-188.
- Ekman, J. and B. Rosander, 1992. Survival enhancement through food sharing: a means for parental control of natal dispersal. *Theor. Pop. Biol.*, 42: 117-129.
- Ekman, J. and H. Tegelstrom. 1994. Offspring retention in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*): the prolonged brood care hypothesis. *Behav. Ecol.* 5: 245-253.
- Ekman, J., A. Bylin, and H. Tegelström. 1999. Increased lifetime reproductive success for Siberian jay (*Perisoreus infaustus*) males with delayed dispersal. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266: 911-915.
- Ekman, J., A. Bylin, and H. Tegelström. 2000. Parental nepotism enhances survival of retained offspring in the Siberian jay. *Behav. Ecol.* 11(4): 416-420.
- Ekman, J., J. L. Dickinson, B. J. Hatchwell, and M. Griesser. 2004. "Delayed dispersal." In Koenig, W. D., and J. L. Dickinson (eds.). *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds*. pp. 35-47. Cambridge, Cambridge University Press.
- Ekman, J., S. Eggers, M. Griesser, and H. Tegelstrom. 2001. Queuing for preferred territories: delayed dispersal of Siberian jays. *J. Anim. Ecol.* 70: 317-324.
- Emlen, S. T. and P. H. Wrege. 1988. The role of kinship in helping decisions among white-fronted bee-eaters. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 305-316.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I, II. *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.
- Hayashi, Y. 1997. Home range, habitat use and natal dispersal of Blakiston's fish-owls. *J. Rap. Res.* 31 (3): 283-285.
- 早矢仕 有子. 1999. 北海道におけるシマフクロウの分布の変遷 -主に標本資料からの推察-. *山階鳥研報*. 31: 45-61.
- 北海道教育委員会. 1977. エゾシマフクロウ・クマガラ生息特別調査報告書.
- Jamieson, I. G., G. P. Wallis, and J. V. Briskie. 2006. Inbreeding and endangered species management: Is New Zealand out of step with the rest of the world? *Conserv. Biol.* 20 (1): 38-47.

- Keller, L. F., and D. M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *TREE*. 17 (5): 230-241.
- Kokko, H., R. A. Johnstone, and T. H. Clutton-Brock. 2001. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 268: 187-196.
- Komdeur, J. 1992. Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler. *Nature*. 358: 493-495.
- Komdeur, J. 1996. Influence of helping and breeding experience on reproductive performance in the Seychelles warbler: a translocation experiment. *Behav. Ecol.* 7: 326-333.
- Komdeur, J. and P. Edelaar. 2001. Male Seychelles warblers use territory budding to maximize lifetime fitness in a saturated environment. *Behav. Ecol.* 12: 706-715.
- Komdeur, J., A. Huffstadt, W. Prast, G. Castle, R. Mileto and J. Wattel. 1995. Transfer experiments of Seychelles warblers to new islands: changes in dispersal and helping behaviour. *Anim. Behav.*, 49: 695-708.
- Ligon, J. D. and D. B. Burt. 2004. Evolutionary origins. In Koenig, W. D. and J. L. Dickinson (eds.), *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds*. (pp. 5-34). Cambridge, Cambridge University Press.
- 正富 宏之. 2000. タンチョウ そのすべて. 北海道新聞社.
- Pruett-Jones, S. G. and M. J. Lewis. 1990. Sex ratio and habitat limitation promote delayed dispersal in superb fairy-wrens. *Nature*. 348: 541-542.
- Pukinsky, Yu. B. (藤巻 裕蔵 訳) 1985. ビキン川におけるシマフクロウの生態. 極東の鳥類 I. 極東鳥類研究会. 38-42.
- Rohner, C. 1996. The numerical response of great horned owls to the snowshoe hare cycle: consequences of non-territorial 'floaters' on demography. *J. Anim. Ecol.* 65: 359-370.
- Russel, E. M. 2000. Avian life histories: is extended parental care the southern secret? *Emu*. 100: 377-399.
- Skutch, A. F. 1961. Helpers among birds. *Condor*. 63: 198-226.
- Stacey, P. B. and J. D. Ligon. 1991. The benefits-of-philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: variation in territory quality and group size effects. *Am. Nat.*, 137 (6): 831-846.
- Smith, D. G. and E. Hiestand. 1990. Alloparenting at an Eastern Screech-owl nest. *Condor*. 92: 246-247.
- Surmach, S. G. 1998. Present Status of Blakiston's Fish Owl (*Ketupa blakistoni* Seebohm) in Ussuriland and some recommendations for protection of the species. 第7期プロ・ナトゥーラ・ファンダ助成成果報告書.
- Tickell, W. L. N. 1960. Chick feeding in the Wandering Albatross *Diomedea exulans* Linnæus. *Nature* 185: 116-117.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *Amer. Zool.* 14: 249-264.
- Weimerskirch, H. and P. Jouventin. 1987. Population dynamics of the wandering albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet islands: causes and consequences of the population decline. *Oikos* 49: 315-322.