



Title	ウトウ雛における短期・長期飢餓に対する生理的・形態的応答
Author(s)	永谷, 奈央
Citation	北海道大学. 博士(水産科学) 甲第15707号
Issue Date	2024-03-25
DOI	10.14943/doctoral.k15707
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/92454
Type	theses (doctoral)
File Information	Nao_Nagatani.pdf



[Instructions for use](#)

ウトウ雛における短期・長期飢餓に対する生理的・形態的応答
(Physiological and morphological responses to short- and long-term
starvation in rhinoceros auklet chick)

北海道大学大学院水産科学科学院 海洋生物資源科学専攻
Division of Marine Bioresource and Environmental Science
Graduate School of Fisheries Sciences,
Hokkaido University

永谷奈央
Nagatani Nao
2024

目次

1章 緒言.....	1
1・1 野生動物における飢餓.....	1
1・2 飢餓への応答.....	2
1・3 飢餓後の応答.....	8
1・4 海鳥の雛における飢餓.....	14
1・5 ウトウにおける短期絶食と長期低栄養.....	16
2章 ウトウ雛の安静時代謝速度.....	20
2・1 はじめに.....	20
2・2 調査地と方法.....	20
2・3 結果.....	24
2・4 考察.....	33
3章 ウトウ雛の短期的絶食・長期的低栄養に対する生理的応答.....	40
3・1 はじめに.....	40
3・2 調査地と方法.....	42
3・3 結果.....	48
3・4 考察.....	59
4章 ウトウ雛の短期絶食・長期低栄養に対する形態的応答.....	73
4・1 はじめに.....	73
4・2 調査地と方法.....	76
4・3 結果.....	77
4・4 考察.....	84
5章 総合考察.....	96

5・1 本研究の課題.....	96
5・2 ウトウ雛の代謝速度.....	97
5・3 短期的・長期的飢餓でのエネルギー配分.....	102
5・4 飢餓に対する鳥類雛の反応.....	106
5・5 海洋環境変化と海鳥の応答.....	107
謝辞.....	110
引用文献.....	111

1 章 緒言

1・1 野生動物における飢餓

動物は食物を摂取し、得られたエネルギーを、体温や恒常性の維持やさまざまな活動、また成長にエネルギーを配分する (Wang et al. 2006). 自然環境では餌の利用可能性が時空間的に変動するため、また、採食行動以外に、繁殖行動や捕食者からの防衛に大きなエネルギーを使うため、野生動物は絶食や低栄養状態をよく経験する (Groscolas & Robin 2001). こうした絶食や低栄養状態に適応するために、動物は生理、形態、行動などを調整する. こうした調整は、個体の適応度を高めるためになされるものであり、その仕組みを詳しく知ること、すなわち食物摂取量が減ったときにどういった生理的、行動的、形態的反応をし、どうエネルギー配分を変化させるか研究することは生物進化の観点からも重要である (Piersma & Drent 2003).

自然状態において野生動物は様々な餌不足を経験する. 餌不足は、数日の悪天候のように短期的であったり、1週間以上あるいは2-3か月続く干ばつのように長期的であったり、また、日周的、季節的な餌不足のように予測可能であったり、天気や数年にわたる長期気候変化のように、動物個体にとっては予測不可能な場合がある. 海鳥においては、短期的で予測可能な飢餓の例として、多くの種は昼に採餌し夜間は採餌をしないため、その間は数時間絶食状態となる. 短期的で予測不可能な飢餓の例として、ウミツバメ類の雛は、海上悪天候の場合親鳥が巣戻らないため2-3日間絶食状態に陥る (Boersma et al.1980). 餌場所までの距離が遠い場合、ミズナギドリ類は、雛に頻繁に給餌するために繁殖地近い海域に採食に出かける短距離トリップと、餌生物が豊富な繁殖地から遠い海域に採食に出かける長距離トリップを不規則に繰り返すので、親が長距離トリップをしている間、雛は10日間程度飢餓状態となる (Weimerskirch et al. 2003). 長期的で予測可能な餌不足としては、渡りや抱卵、移動、換羽中の絶食が挙げられる. ミズナギドリ類では渡り中は2週間ほど休まず飛行し続け採食しない種が多い (Hedd

et al. 2012). 大型のペンギン類は、陸上で 40 日間何も食べずに抱卵をし続け、また、換羽期 (31-34 日間) にも陸上にいて餌を採らず絶食状態となる (Le Maho 1977). さらに、海洋環境は 10 年規模周期や近年の海洋熱波のような大きな変化があり、それに伴って餌となる糧秣魚類の利用可能性も変化する (Chavez et al. 2003) ため、糧秣魚類に依存するカモメ類、ウミスズメ類は、年によっては十分な餌を採ることができずに予測できない長期間飢餓状態になる (Kitaysky 1999, Piatt et al. 2007).

餌生物の特性、分布域、体サイズも動物の飢餓の頻度や長さに関係するかもしれない。鳥類を例にすると、ハチクイ類の主食である集群飛翔性昆虫は雨が降ると繁殖し多量に出現するが、降雨のタイミングや持続時間は予測できず、その結果、ハチクイが繁殖期に餌が入手できるかどうかも予測不可能で、雛は頻繁に飢餓を経験する (Emlen et al. 1991 ; Wrege & Emlen 1994). ネズミドリ類は主に葉やつぼみ、果物を食べるが、これらのエネルギー価は低いため、かれらはしばしば短期的な飢餓状態となる (Schaub et al., 1999). 海洋は様々な時空間スケールで変動し (Genin et al. 1994), 糧秣魚類の集群の出現の予測可能性は低いので (Santora et al. 2014), これらを食べる海鳥は、特に飢餓状態に直面しやすいだろう。一般に生産性は極域の方が高く、熱帯地域では低くなるので、熱帯域の動物は餌不足を経験しやすい (Ricklefs 1976). 小型個体や成長中の幼体は大型の成体にくらべ、蓄積エネルギー量が代謝速度に比べ相対的に小さいので、飢餓や餌不足に陥りやすい (Geiser 2004). 若鳥は採餌能力が低いのでしばしば飢餓状態になると考えられる (Schew 1995). 海鳥ではえさ場までの距離が遠く、餌である糧秣魚類の予測可能性が低いため、その雛は特に飢餓状態になりやすいかもしれない。

1・2 飢餓への応答

こうしたさまざまな状況での短期的 (<2-3 日)・長期的 (> 1 週間) 飢餓を頻繁に経験する野生動物は飢餓状態に陥ったときのために適応的な生理的応答を示す。例えば、安静時代謝速度 (Resting Metabolic Rate; RMR, 脚注) や体温を低下させる (Kitaysky, 1999; Moe et al., 2004). 飢餓の際に RMR や体温を低下させることは多くの動物種で知られている (Wang et al. 2006). 体重を減らせない範

困で給餌量を少なくした場合、ウズラ *Coturnix japonica* の雛は RMR を対照群の 64% に、体温を対照群より 1.2°C 低下させた (Schew 1995)。RMR や体温の低下は、活動量の低下、代謝調整ホルモン放出量の低下、代謝に関連する内臓の機能の低下、消化に伴う熱生成の低下などによって引き起こされ (Wang et al. 2006)。RMR と体温を低下させることでエネルギー消費量を節約することができるので、飢餓に対する適応であると考えられている。また、予測可能な餌不足にそなえてエネルギーを脂肪として蓄えることもある。コウテイペンギン *Aptenodytes forsteri* は厳冬期の 4 ヶ月間、つがい相手の獲得、交尾そして産卵・抱卵のため、氷の上で絶食をする (Le Maho 1977)。この絶食に備えて体重 37.5 kg の 4 分の 1 を超す 10 kg が蓄積脂肪であり、絶食期間中にこの脂肪の 96% をエネルギー源として利用する (Robin et al. 1988)。キングペンギン *Aptenodytes patagonicus* の雛は、3-4 ヶ月齢に達すると厳冬期に入るため、4-6 ヶ月程の絶食に耐えなければならず、この間に蓄えてあった脂肪 4.0 kg を利用するので、成長中にもかかわらず 12.5 kg あった体重がその 68% にも減少する (Cherel & Le Maho 1985)。

成長中の雛では成長に使うエネルギーを減らすことで成長を止めたり遅くしたりするといった形態的応答がみられる (表 1-1. Moe et al., 2004; Schew, 1995)。こうした成長中の動物は得られたエネルギーのかなりの割合を成長に配分する必要があるのだが、若い個体は採餌能力が低いことや (Berruti et al. 1985)、親にその餌を依存している鳥類の雛では、天候や気候変動によって餌の利用可能性が変動するため、親からもらう餌量も制限されることがある (Kitaysky, 1999)。このように餌量が制限されたとき、雛は成長や自己維持、行動に使うエネルギー量を調整して、それによって個体は適応度を高めていると考えられるので (Wilson & Osbourn 1960)、配分の仕組みを解明することは、野生動物の進化を理解するために重要である。したがって、成長中の動物における餌量制限への応答を知ることは、その種の環境適応についてより深い理解をもたらすだろう。

脚注：動物は得た食物を消化吸収し、酸化してエネルギーに変える。基礎代謝速度 (Basal Metabolic Rate; BMR) は、動物が覚醒状態で休息しており、消化吸収や熱の生成にエネルギーを使わないときに必要となるエネルギー消費速度と定義される (Schmitz-Nielsen 1997)。一定時間休息状態を保つことが難しい場合には、身体活動がほとんどない時の代謝速度、すなわち RMR を測定し、BMR の

代わりとする (Scumitz-Nielsen 1997). いずれも, 酸素消費速度を測定し, 酸素 1 L を使用した時に得られる熱生産量は, その燃料が脂肪, 糖, タンパク質であるかで多少異なるが, ほぼ一定しており, 酸素 1L あたり 4.8 kcal と仮定される (Schmidt-Nielsen 1997). 酸素消費速度は動物を密閉されたアクリルチャンバー等に入れて酸素消費速度を測定する呼気ガスチャンバー法が広く使われる (Schmidt-Nielsen 1997). 本研究では, 飢餓状群と対照群で比較するため, 強く拘束することなく呼気ガスチャンバー法で測定できる RMR を測定している.

表 1-1. 実験的に餌量を制限して短期的絶食あるいは長期的低栄養状態にした際の生理的・形態的応答. 鳥類を中心に, 魚類とほ乳類の例も示す. 各応答は, 対照群, もしくは飢餓前と比較して, 給餌群 (対照群に対する餌量の割合を示す) 低下していたら-, 変化がなければ 0, 増加していたら+で表している. 測定されていない場合は空欄とした.

種	給餌	開始日齢	日数	生理的応答		形態的応答		文献
				RMR	体温	成長	部位	
ツノメドリ・エトピリカ	絶食	25-35	40 時間	—				Kitaysky (1999)
エトロフウウミスズメ・ウミオウム	絶食	25-36	41 時間	—				Kitaysky (1999)
ヨーロッパホシムクドリ	体重維持	3	3 日間	0	0	—	翼長	Schew (1995)
						—	ふしよ長	
		8	3 日間	0	0	—	体重	
						—	翼長	
ウズラ	体重維持	3	10 日間	—	—	—	ふしよ長	Schew (1995)
						—	体重	
		20	10 日間	0	—	—	翼長	
						—	ふしよ長	
						—	体重	

						—	頭長	Moe et al. (2004)
						—	翼長	
						0	ふしよ長	
ヨーロッパヒメウ	体重維持	12 - 16	4日間	—	—	—	体重	
						—	脂肪量	
						—	肝臓量	
						—	胸筋量	
						0	腸	
						—	体重	越智 (2010)
オオミズナギドリ	絶食	4日齢毎	2日間	0	—	0	翼長	
		30, 50日 齢	6日間	0	—	—	体重	
						—	翼長	
						—	嘴峰高	Sears & Hatch (2008)
ウトウ	66%	14日齢	巣立ちまで			—	ふしよ長	
						0	翼長	
アカゲザル	30%	2.5歳	1か月	—	—			Lane et al. (1996)
		2.5歳	6年間	—	—			
マウス		14週齢	14-18か月	—	—	—	体重	Ferguson et al. (2007)
ブラウントラウト	66%	28日齢	2週間	—				Auer et al. (2015)
Qingbo	絶食	21日齢	21日間	—		—	体重	Zeng et al. (2018)

コイ

約 50%

28 日 齡

28 日 間

0

0

体 重

Zeng et al. (2017)

1・3 飢餓後の応答

こうした餌利用可能性の短期的・長期的変化により、餌条件が回復し、飢餓が解除されると動物はどのような生理的な応答を示すだろうか。肥満研究と関連して、ラットを用いた研究が数多く行われており、鳥類でもいくつか研究がある（表 1-2）。ラットでは 3 日間の絶食中に酸素消費速度を低下させたが、再給餌を行っても酸素消費速度は低いままであった（Rothwell & Elizabeth 1983）。別の研究では、体重が維持される程度に給餌量を 10 日間制限されたラットは、その後、対照群と同じ量の餌を与えられると、対照群よりも体重増加速度が大きくなり、脂肪蓄積量も対照群を上回った（Dulloo & Girardier 1990）。一定期間給餌量を制限した後、対照群と同じ給餌量を与えると体重増加速度が対照群を上回る例は鳥類でも知られている（Criscuolo et al. 2008）。動物は給餌量制限を解除しても低い RMR を維持して、その余剰エネルギーを脂肪として余計に蓄え、次の飢餓に備えようとしていると考えられる（Dulloo & Girardier 1990）。一方で、鳥類の雛では、給餌量制限が解除されると、遅れていたサイズ成長を取り戻そうとサイズ成長を加速させ、そのため RMR を対照群よりも高くする場合もある（Schew 1995）。

この最後の例のように、一定期間低栄養状態を経験した動物の幼体が、通常栄養状態に戻った場合、制限前よりも体重増加速度や成長速度を上昇させ、通常の影響状態のままだった場合の幼体に成長が追いつく現象は、“追いつき成長（Catch-up growth）”と呼ばれ（Prader et al. 1963）、魚類や哺乳類、鳥類などで多く観察されている（Wilson & Osbourn 1960 ; Ali et al. 2003, 表 1-2）。追いつき成長をすることで幼体から成体となる時期を遅らすことなく、成熟後の移動や渡り、繁殖に備えることができると考えられる（Metcalf & Monaghan 2001）。一方、給餌が再開されたり、通常栄養状態に戻った場合でも、成長速度を上昇させずに発育期間を延長することで、巣立ちなど独立生活を開始する時点での体サイズを通常栄養状態の場合と同じにもっていく例もある（Wilson & Osbourn 1960, 表 1-2）。このように、各発育段階での体重・体サイズはその後の生存・繁殖に影響するので（Grey & Road 1992）、成長中の動物が、飢餓後にどのような応答を示すか知ることは環境適応の観点から興味深い。野生動物での研究例は少

ない。また、追いつき成長するかどうか、ラットなど実験動物を使って明らかにした研究は多くあり、野生動物でもいくつかの研究はあるが (Criscuolo et al. 2008), こうした場合、RMR や体温のような生理的反応と体サイズ・形態や体重変化との関係はよくわかっていない。短期的絶食や長期的低栄養を頻繁に経験している野生生物では特に再給餌後や低栄養から通常栄養に戻った場合の応答の研究も重要であると思われるが、野生生物で生理的応答と形態的応答を併せて調べた例はない。

前節で述べたような飢餓への応答と、飢餓が解除された後の生理的・形態的応答を表 1-3 にそれぞれまとめる。飢餓の期間が短期間であるとき、成長に遅れを出さないために、蓄積エネルギーを使って成長を止めないようにする (越智 2010)。そのため、飢餓中も飢餓後も RMR と成長速度は、飢餓に入る前と同程度の状態となる。一方で、飢餓をよく経験する種の中には、飢餓が短期間であっても素早く飢餓に反応し、生存を優先して成長を止めたり RMR や体温を低下せたりする種もいる (Kitaysky, 1999; Moe et al., 2004)。この場合、飢餓が解除された後の反応には 2 つのパターンが考えられる。1 つ目は成長速度を上昇させて追いつき成長をする場合で、2 つ目は追いつき成長をせずに発育期間を延長する場合である (Metcalf & Monaghan, 2001)。前者の場合は成長速度が飢餓前よりも大きくなり、それに伴って RMR も高くなるが、後者の場合は、成長速度と RMR は飢餓前よりも低いか同程度になる (Schew, 1995)。飢餓が長期間になると、多くの場合で生存を優先して成長を遅くする、もしくは止める。したがって、成長速度や RMR は飢餓前よりも低くなる。飢餓後の応答は短期間の時と同様に、追いつき成長をする場合としない場合の 2 つが考えられる。これらに加え、長期間飢餓を経験することで、次の飢餓に備えるために RMR を低い状態で維持し、蓄積脂肪量を増やすような応答も見られる (Dulloo & Girardier, 1990)。この時、RMR は飢餓前よりも低く、体重増加速度は飢餓前を上回る。このように、飢餓や飢餓後に対する生理的・形態的応答は、飢餓の期間によって異なることが予想される。

表 1-2. 様々な種において実験的に餌量を制限して、短期的絶食・長期的低栄養状態にした後、餌量の制限を解除した際の生理的・形態的応答。処理は絶食，体重を維持するだけの量を与える，あるいは対照群にたいしての給餌量%を示す。対照群，もしくは絶食前あるいは通常栄養と比較して，絶食あるいは低栄養中（中）および絶食後あるいは通常栄養に戻した際（後）に低下していたら－，変化がなければ 0，増加していたら＋で表している。

種	処理		日齢	日数	RMR		成長		部位	応答	比較齢	文献
	制限中	制限後			中	後	中	後				
ヨーロッパホシムクドリ	維持	飽食	3	3	0	+	—	—	翼長	—	20 日齢	Schew 1995
							—	0	ふしよ長	—		
							—	0	体重	0		
			8	3	0	0	—	—	翼長	—		
							—	—	ふしよ長	—		
							—	—	体重	—		
ウズラ	維持	飽食	3	10	—	+	—	0	翼長	0	60 日齢	Schew 1995
							—	+	ふしよ長	0		
							—	0	体重	0		
			20	10	0	—	—	0	翼長	0		
							—	0	ふしよ長	0		
							—	+	体重	0		
オオミズナギドリ	絶食	対照群	4 日齢毎	2	0	0	—	+	体重	0	80 日齢	越智 2010
							0	0	翼長	0		
	絶食	対照群	30, 50 日齢	6	0	0	—	+	体重	0		
							—	+	翼長	0		

キングペンギン	絶食	給餌	2.5 か月 齢	4.5 か月	-	+	翼長, 体重	0	巣立ち 時	Geiger et al. (2012)
イトトンボ	絶食	対照群	終齢幼 虫まで	8 日 間	-	+	体重	0	終齢幼 虫時	De Block & Stoks (2008)
タイセイヨウニシン	20%	対照群	7 日齢	10 日間	-	-	体長	-	32 日齢	Pedersen (1993)
ニジマス	絶食	対照群	9 か月齢	3 週 間	-	+	体重	0	6 週間 後	Dobson & Holmes (1984)

表 1-3. 飢餓への応答と、飢餓が解除された後の生理的・形態的応答

飢餓の期間	飢餓中				再給餌				文献
	適応的な理由	生理的・形態的応答			適応的な理由	生理的・形態的応答			
		RMR	体温	成長速度		RMR	体温	成長速度	
短期	① 成長に遅れを出さないために蓄積エネルギーを成長に使い、成長を止めない.	0	?	0	成長に遅れを出さないために蓄積エネルギーを成長に使い、成長を止めない.	0	0	0	1
	② 生存を優先し、成長を遅くする/止める	-	-	-	体サイズを追いつかせるために成長速度を上昇させる.	+	?	+	2
	③ ②と同じ		②と同じ		成長速度は上昇させずに発育期間を延長して体サイズを追いつかせる.	0 or -	0 or -	0 or -	2
長期	① 生存を優先し、成長を遅くする/止める	-	-	-	体サイズを追いつかせるために成長速度を上昇させる.	+	?	+	3, 4
	② ①と同じ		①と同じ		成長速度は上昇させずに発育期間を延長して体サイズを追いつかせる.	0 or -	0 or -	0 or -	5

③ ①と同じ

①と同じ

次の飢餓に備えるために低い
RMR を維持して脂肪蓄積を増や
す.

- ?

体重増加速度は
+

6

1・4 海鳥の雛における飢餓

鳥類では、換羽や抱卵、渡りなど生活史の中で起こるできごとにおいて飢餓に陥るが (Mrosovsky & Sherry 1980), このような予定された飢餓 (そのため自発的飢餓と呼ばれる) に対しては, それに備え, 単位重量当たりエネルギー量の大きな脂肪を蓄えており, 選択的に脂肪を使う (Robin et al. 1988) ことが詳しく研究されている. しかしながら, 自然条件下におこる予測できない飢餓に対する反応はあまり調べられていない. 中でも, 海鳥は, 先に述べたように, 悪天候などによる短期的絶食, 気候変動によってその繁殖シーズンにわたる長期的低栄養状態に陥ることが頻繁にある. 餌条件の短期的・長期的変化に対して海鳥の親鳥は雛への給餌速度を変えるので, 海鳥の雛にとっては, 絶食が 2-3 日以下である短期絶食と, 低栄養状態が育雛期の一部あるいは全体におよぶ長期的な場合がある. 悪天候による絶食は育雛期間中に数日間のみ起こるような短期的な場合が多いと考えられる (Boersma et al. 1980). この他にも, 種や年によっては数日かけて採餌場所と繁殖地を往復する場合もあり (Weimerskirch et al. 2003), このような場合も雛は数日間の短期的絶食に陥ると考えられる. 一方, 海洋環境の変化によって餌の利用可能性が低い年では, 雛は育雛期を通して長期低栄養状態に陥ると考えられる. このように海鳥の雛は数日間の短期絶食や, 育雛期を通しての長期低栄養状態に直面しやすいと考えられ, こうしたふたつのタイプの飢餓状態に対して生理的・形態的応答を示すことが予想される.

こうした短期絶食と長期低栄養状態に対して, 海鳥の雛は以下のような生理的応答と形態的応答を示すことが報告されている. 生理的な応答としては体温の低下と RMR の低下がある. ハイイロウミツバメの雛では, 平均体温は 37.2°C であるが, 絶食状態になると体温を 10.6°C まで下げることができる (Boersma et al., 1980). ヨーロッパヒメウ *Phalacrocorax aristotelis* の雛では, 体重が維持される程度に給餌量を制限された雛の RMR は対照群の 63% まで下げ, 体温も 2.1°C 低かった (Moe et al. 2004). また, ウミオウム *Cyclorhynchus psittacula*・エトロフウミスズメ *Aethia cristatella* とエトピリカ *Lunda cirrhata*・ツノメドリ *Fratercula corniculata* の雛において 40 時間の絶食をさせたところ, RMR は絶食前の 71% と 53% に低下した (Kitaysky 1999). 後者の実験においては, 絶食中の RMR の低下率はエトピリカ・ツノメドリ (魚食性) の雛ほうがウミオウム・エトロフウ

ミスズメ（プランクトン食）の雛よりも大きかった。これは給餌量の変動が魚食性種の方が大きく、それにより適応して、雛は大きく代謝を下げたと考えられている。したがって、種のそれまでの進化の歴史の中で獲得した適応的な特性によって給餌制限に対する雛の生理的応答は異なると考えられる。

形態的応答としては、低栄養状態では骨格の成長を遅くしたり、脂肪の蓄積を減らすことによる体重増加速度の低下がある（Schew 1995; Takenaka et al. 2005）。しかしながら、全ての骨格の成長を遅くするのではなく、重要な骨格は優先的に成長させるといったエネルギー配分の柔軟性がみられる（van Heezik 1990）。ハイガンシアアホウドリ *Diomedea chrysostoma* の雛について餌環境が大きく異なる2年で体組成と骨格の成長を比較した研究例では、餌環境が悪い年の体重や臓器重量、脂肪量は良い年よりも低かったが、骨格のサイズに差はみられなかった（Reid et al. 2000）。潜水性のウトウの雛は巣立ち後すぐに潜水して採餌をするため翼長は巣立ちに重要な器官とされており（Deguchi et al. 2016）、給餌量を制限されても翼長の成長速度は対照群と差がなかった（Sears & Hatch 2008）。これらの研究から、海鳥の雛は給餌量が制限されると脂肪の蓄積や臓器へのエネルギー投資を犠牲にして、骨格の成長へ優先的にエネルギーを配分すると考えられる。

しかしながら、海鳥の雛を対象として、短期的絶食、長期的低栄養状態と再給餌された場合の平均栄養状態における生理的、形態的応答について調べた研究はわずかである。オオミズナギドリ *Calonectris leucomelas* の雛において、実験的に2日間と6日間の絶食を行った場合、いずれの期間でも絶食中のRMRは絶食前と差が見られず、2日間の絶食中翼の成長は低下せず、絶食後も絶食前と同程度であったが、体重増加速度は絶食中低下し、給餌を再開したのちの体重増加速度は絶食前よりも高くなっていた（越智 2010）。また、条件は異なるが、キングペンギンの雛は4-5か月の絶食を経験した後、親鳥からの給餌が再開されると、比較的体の小さな個体の方が体重増加が速くなっていた（Geiger et al. 2012）。2種とも再給餌をすると体重増加速度が上昇した。これらより、海鳥の雛は飢餓を経験すると脂肪を蓄積しやすくなることが考えられるが、これを明らかにするにはさらに多くの種で実験による検証が必要である。

1・5 ウトウにおける短期絶食と長期低栄養

ウミスズメ科のウトウ *Cerorhinca monocerata* (図 1-2) は、島で集団繁殖し、地中に掘った巣穴で繁殖する。1回の繁殖で1卵産卵をして約45日間抱卵をし、雛を50日ほどかけて育てる (Gaston & Jones 1998)。ウトウは羽ばたき潜水によって小型の魚類を追跡、捕食をする。親鳥は明け方に巣を出て、日中は休息や自身のための採餌を行って夕方になると単独で雛のための採餌を行う (Davoren & Burger 1999, Kato et al. 2003)。夜間に餌を嘴に複数匹くわえて巣に持ち帰り雛に与える (Watanuki 1987) ので、ふつうは各親は毎日1回雛に給餌する (Takahashi et al. 1999)。天売島は世界最大のウトウの繁殖地 (約380,000 巣, 環境省自然環境局生物多様性センター 2023) であり、約30年にわたって雛に持ち帰ってきた餌種類や餌荷重量、成鳥のGPSの位置の記録による採餌海域の調査が行われている。これらの長期モニタリングから、親鳥が雛に持ち帰る餌種類や採餌海域が年によって大きく異なることが明らかになっている。ウトウにGPSデータロガーを取り付けて採餌海域と採餌トリップ日数を記録した研究では、2021年には最大到達距離が島から203 kmと離れており、この年では記録された採餌トリップのうち65%が2日以上以上の採餌トリップを行っており (酒井 2023)、この日には雛は給餌を受けない。また、雛に持ち帰る餌種が変わることでエネルギー量も年によって大きく異なり、雛に持ち帰ってきた餌のエネルギー量の年平均値は155.6 kJ–440 kJと幅広い (Watanuki et al. 2022) く、低栄養状態が長期続く年も複数年ある。特に、この長期モニタリングにおいては、2014年–2016年は雛に持ち帰ってきた餌のエネルギー量が155.6 kJ–166 kJと雛の成長に十分なエネルギー量ではなく、成長速度や巣立ち率が他の年と比較して著しく低かった。ウトウの雛は、2日程度の短期的絶食を経験したり、育雛期間を通して低栄養状態になったりする種であり本研究の調査対象に適している。

ウトウの雛ではこれまでも給餌量制限が骨格の成長や臓器の成熟に与える影響についてある程度調べられている。1日平均40 gのイカナゴを給餌した低栄養群の頭長と翼長の成長速度は、1日平均60 gのイカナゴを給餌した対照群の雛よりも遅かったが、巣立ち時の頭長と翼長には差がなかった (Takenaka et al 2005)。また、嘴峰高やふしよ長も巣立ち時には低栄養群と対照群に差はなかった。この実験では、低栄養群と対照群の巣立ち日齢には差はみられず、この程度

の低栄養状態であれば、ウトウの雛は給餌量に関係なく巣立ち時には骨格を追いつかせると予想される。別の研究では、1日 441 kJ の餌を与える高栄養群と、その約半分である 1日 227 kJ の餌を与える低栄養群で骨格の成長速度を比較しており、給餌量を制限されても巣立ちに重要であるとされる翼長の成長速度は対照群と差がないことが報告されている (Sears & Hatch 2008)。しかしながら、ウトウの雛では RMR の測定はされておらず、短期的絶食、長期的低栄養に対する RMR の応答は不明である。また、成長中の雛における体重と RMR のアロメトリー指数は種間で大きく異なるが、ウトウの雛におけるアロメトリー指数は不明である。

本論文では、ウトウ雛における RMR 測定法を確立し、まず、体重と RMR の関係におけるアロメトリー指数を調べるために、まず自然状態で、孵化から巣立ちまでの雛について RMR を測定した。次に野外での人工飼育実験をおこない、2日間絶食をさせる「短期絶食群」と、24日間給餌量を制限する「長期低栄養群」を設け、絶食中と絶食前後及び低栄養状態と平均栄養状態に対しそれぞれどのような生理的応答や形態的応答を示すかを調べ、絶食や低栄養状態に対する適応を明らかにした。さらに、自然条件で測定したウトウの雛の RMR と、飼育実験で得られた結果を併せてウトウの雛の RMR の特徴を考察した。具体的には、第2章では、自然条件下におけるウトウ雛について、日中と夜間で RMR を測定し、ウトウの雛の RMR の特性を考察した。第3章、4章での実験については、ウトウの雛を野外の営巣地にもうけた人工巣箱にいれ、毎日一定量を給餌した。絶食群はランダムな日齢で2日間絶食をさせ、その後絶食前と同じ量の餌を再給餌した。低栄養群は、11日齢から35日齢まで対照群の半分の量の餌を与え(低栄養期)、36日齢以降は対照群と同じ量の餌を与えた(平均栄養期)。第3章では、短期絶食群の雛においては絶食2日目と絶食前後で RMR を測定し、対照群と低栄養群の雛の RMR を様々な日齢で測定して比較した。また、体温については、絶食群では絶食前、絶食中(2日間)、再給餌1日目の計4回、対照群と長期低栄養群では5日齢毎に測定し、生理的応答を調べた。第4章では、絶食群の雛においては絶食中と絶食前後に外部計測を行い、対照群と低栄養群の雛の外部計測を5日齢毎におこなって、絶食と低栄養に対する形態的応答を調べた。第5章の総合考察では、初めに第3章と4章の結果を統合し、絶食と低栄養に対する適応についてエネルギー配分を推定しながら考察した。さらに、第2章

を統合し，ウトウの雛の RMR の特性を考察した．



図 1-2. ウトウの親鳥（上）と雛（下）. 雛は地中に掘られた巣の中に留まり，写真のように親鳥は魚を運んでくる.

2 章 ウトウ雛の安静時代謝速度

2・1 はじめに

安静時代謝速度 (RMR) は動物が安静にしているときに必要とされるエネルギー消費速度 (Schmidt-Nielsen 1997) であり, 鳥類の成鳥や孵化したばかりの雛, 成長中の雛において RMR と体重はアロメトリーの関係にある (Lasiewski & Dawson 1967; Klaassen & Drent 1991; Ellis & Gabrielsen 2002). 成鳥では, RMR と体重におけるアロメトリーの指数は約 0.73 である (Lasiewski & Dawson 1967; Aschoff & Pohl 1970). 成長中の雛においては一般に, 体重が軽く成熟が速い種では RMR と体重におけるアロメトリーの指数は成鳥の指数よりも大きい 1 前後であるが, 比較的体重が重く成熟が遅い種の雛では指数は成鳥の指数より小さい傾向がある (Weathers & Siegel 1995). また, 活発に活動している時間帯では体温や体内の酵素活性等に応じて内因活性が増加することが予想され RMR は活動時間帯の方が非活動時間帯よりも高くなる (Weathers & Sullivan 1991, Niizuma & Watanuki 1997). 種によって成長速度や活動時刻がさまざまな鳥類において, 成長中の雛の RMR と体重や時刻帯の関係を調べることは, その生態と生理特性の関係を理解する上で興味深い.

ウミスズメ科では, 雛の成長モードや成長速度, 採食場所までの距離や給餌時刻帯に大きな種間変異が見られる (Ydenberg et al. 1995). ウトウ *Cerorhinca monocerata* は半早生性で, 地面に掘った巣穴で 1 羽の雛を育て, 雛は比較的成長速度が遅く, 成鳥は日中は沖合で採餌をし, 日没後に雛のための餌をくわえて巣穴に戻るため, 雛は夜間に活動的になる (Gaston & Jones 1998). そのため, ウトウの雛の RMR と体重のアロメトリー指数は比較的小さく, また, 夜間の RMR は昼間よりも高くなることが予測される. 本研究では自然条件において成長中のウトウ雛の RMR を昼と夜に測定し, これらの二つの仮説を検証した.

2・2 調査地と方法

1) 調査地の概要

調査は2021年6月から7月中旬かけて、世界最大のウトウの繁殖地である（約380,000 巣，環境省 2023）北海道天売島（44°25'N, 141°19'E）にて行った。島の南西部赤岩灯台の東側60 mのおよそ20 m×20 mの範囲の巣穴をおよそ5日おきに見回り、雛がふ化した巣穴から29 巣を適宜選んで調査対象とした。また、RMR測定による生存率と成長速度への影響を調べるため、本調査地に隣接した場所とそこからおよそ500 m離れた位置のウトウの繁殖地において、計28 巣をコントロール群として選び、巣立ちまで5日おきに体重を測定した。直線的に体重が増加する5–20日齢において、日齢と体重について回帰分析をしてその傾きを成長速度とした（Watanuki 1987）。

2) 酸素消費速度の測定

RMRを測定するため、日中の時刻として、09:00–12:00、12:00–15:00、15:00–18:00、夜間の時刻として、00:00–03:00の時刻帯を設定し、いずれかの時刻で酸素消費速度の測定を実施した。日中に酸素消費速度の測定を行った個体は、測定開始1–7時間前、親鳥が巣にいない時（08:00–14:00）に雛を巣穴から取り出し、島内にある研究室に持ち帰った。夜間00:00–03:00に酸素消費速度を測定した個体は、給餌されていない個体を選ぶため、親鳥が帰巢する前の19:00に体重を測定し、00:00に再度体重を測定して体重が変化していないことを確認した後、すぐに研究室に持ち帰った。夜間に雛を持ち出したことによる親鳥の放棄はみられなかった。

雛を持ち帰って直ちに雛の体重をペソラばねばかりで1 g単位で測ったのち、3 Lのアクリルチャンバー（14 cm×12 cm×18 cm）にいれた。アクリルチャンバーは冷却水循環装置（CTP-1000, EYELA）を用いた恒温槽に沈め、その環境温度をウトウ成鳥において熱の生成にエネルギーを使わないとされる熱的中性域である21.6°C（±1.1°C）（Shirai et al. 2012）に維持し、176分間（±15.5分）チャンバー内の酸素濃度を測定した。チャンバーへの大気流入速度はマスフローコントローラー（誤差±2%, Type HM1171A, 東京計装株式会社）を用いて毎分0.5–1.0 Lとした。チャンバー容積と大気流入速度はこれまでのウトウの成鳥の結果（Shirai et al. 2013）を参考に、雛に十分な酸素を与えられる値とした。

チャンバー内の温度と大気圧は温湿度大気圧記録計 (TR-73U, 株式会社ティアンドデイ) で測定し, チャンバー内の酸素濃度はシリカゲルでチャンバー内の空気を乾燥させたのちフロー式の酸素分析計 (Xentra 4100, Servomex Ltd, UK) で測定し, 1 分間隔でパソコンに出力し記録した (図 2-1). 測定ごとに酸素分析計を乾燥大気 (1 気圧で 20.946% と仮定) と純窒素 (0%) で校正した. 一部の計測については酸素消費速度の測定後再度体重を測定して, 酸素消費速度測定中における消化の有無について検討した. 雛は酸素消費速度の測定後ただちに巣に戻した.

典型的な測定結果を示すと, 大気流入速度は毎分 0.5 L, チャンバー内温度は 22.6–23.6 °C の幅におさまっており, 大気圧の変化も 1015.5 hPa–1016.1 hPa と小さかった (図 2-2). この例では, チャンバー内酸素濃度 (F_{EO_2}) は測定開始から 180 分までの間で変化したが, Shirai et al. (2013) より RMR の算出に適切な時間範囲を求め, その範囲の値の平均値を F_{EO_2} とし, 以下に示す式 (Withers 1977, 式 3 A) を用いて酸素消費速度 (V_{O_2}) を計算した.

$$V_{O_2} = \frac{V_E \times (F_{IO_2} - F_{EO_2})}{1 - (1 - RQ) \times F_{IO_2}}$$

V_E は空気流量を, F_{IO_2} は大気中の酸素濃度を, RQ は呼吸商を表す. F_{IO_2} は 20.946%, RQ は, RQ が未知の場合に推定される代謝速度の誤差が最小となる値の 0.8 と仮定した (Koteja 1996). 計測値はすべて標準温度 (0°C), 標準大気圧 (1013.25 hPa) かつ乾燥大気 (STPD) に変換した.

一般に, 任意の時間範囲で求められた平均酸素消費速度のうち, 最小となった酸素消費速度が RMR として定義される (Shirai et al. 2013). この代謝速度の計算に用いる時間範囲が短すぎると何らかの事情で特異的に短時間で低下した値を使うことになるので酸素消費速度は過少評価され, 長すぎると活動によるエネルギー消費量が含まれるため過大評価になる恐れがある (Meerlo et al. 1997, Bech et al. 1999). ウトウ成鳥では, 生理状態や活動による代謝速度への影響を最小限に抑えられ, 適切な RMR を得られる時間範囲は 20 分間であるが (Shirai et al. 2013), ウトウ雛においては不明である. ウトウ雛についても代謝速度への影響を最小限に抑えられる時間範囲を明らかにするため, 本実験に用いた雛の内ランダムに選んだ 10 個体の 10 回の測定について, 各測定ごとに代謝速度の算出

に用いる時間範囲を設定し、それを 1 分ずつすらして酸素消費速度の平均値をそれぞれ算出し、その中（例えば、180 分間の測定で代謝速度の算出に用いる時間範囲が 10 分の場合は 171 個の平均値を得る）の最小値を最小酸素消費速度とした。最小酸素消費速度の算出に用いる時間範囲を 5 分間から 40 分間まで 1 分刻みで変動させ、時間範囲によって最小酸素消費速度がどのように変動するかを調べた。各測定中に酸素消費速度は特定できない要因によって変動するので、最小代謝速度は時間範囲を長くすると大きくなるが、時間範囲がある長さを超えるとあまり変化しなくなるので、この時間範囲を RMR の算出に適切な時間範囲とした (Meerlo et al. 1997)。こうして得られた最小酸素消費速度は換算係数 20.1 kJ L^{-1} (Schmidt-Nielsen 1997) を用いてエネルギー消費量、つまり RMR に換算された。

3) 調査許可

調査にあたり、天売島ウトウ繁殖地への立ち入り許可を文化庁 (3-2343 号) から、ウトウの捕獲許可を環境省 (2203041 号) から受けた。野生動物の取り扱いについては、北海道大学の動物実験委員会に承認を得て (21-0056) 野外調査及び実験を実施した。

4) 統計解析

測定期間中に消化吸収による RMR の上昇が起こっていたかどうか検討するため、まず初めに、対応のある t 検定によって測定の前後で体重が有意に減少していたかどうかを調べた。測定期間中に体重が減った個体はその間に消化吸収をし、RMR の上昇が起こっていた可能性がある。これを検討するため、日中の RMR と体重の関係式から予測 RMR を算出し、予測 RMR と測定された RMR の差 (RMR 残差) と RMR の測定前後での測定時間当たりの体重減少 (体重減少率) について回帰分析を行った。また、体重減少率が測定時刻によって異なるかをウェルチの t 検定によって検定した。次に、RMR に体重及び昼・夜がどう影響するか調べるため、対数変換した RMR を目的変数に、対数変換した体重及び昼・夜を独立変数に、個体を変量変数にした混合モデルを作成し、R ver. 3.4.2 (R Core Team 2017) 上で 'lme4' パッケージを用いて lmer 関数によって統計解析を行った。ベストモデルは赤池情報量規準 (AIC) によって選択した。昼・夜については、日中を 1、夜間を 2 とするダミー変数に置きかえ、属性は Factor と指定して解

析を行った。この時、日齢は体重と強く相関したので、独立変数に含めなかった。また、酸素消費速度測定前日からの給餌状態と RMR の関係を調べるため、測定前日に体重を測定できた一部の計測については、測定前日から測定日における体重増加量と RMR 残差についても回帰分析を行い、給餌量が RMR に与える影響を検討した。RMR 測定による生存率と成長速度への影響を調べるため、 χ^2 検定と t 検定によって、コントロール群個体 (28 個体) と実験個体の比較をそれぞれ行った。すべての統計解析は R ver. 3.4.2 (R Core Team 2017) で行った。

2・3 結果

1) 雛への影響

測定を計画した 29 個体の内、8 個体は酸素消費速度を測定する前の期間に死亡した。酸素消費速度を測定した 21 個体のうち 2 個体は酸素消費速度が小さすぎて正確な RMR を算出することができなかった。そのため、19 個体について 10 日齢–56 日齢の間延べ 46 回 (日中 19 個体・42 回、夜間 4 個体・4 回) RMR を得た (付表 2-1)。酸素消費速度を測定した 21 個体のうち 6 個体が巣立ち日齢に達し、巣立ち率は 28.6%であった (図 2-3)。酸素消費速度の測定を始めた 6 月 3 日以降におけるコントロール群の個体は 26 個体のうち 10 個体が巣立ち日齢に達し、巣立ち率 (38.5%) は酸素消費速度を測定した個体と差は見られなかったが、($\chi^2=0.25$, $P=0.61$, $df=1$)、巣立ちした雛の成長速度はコントロール群の方が大きかった (酸素消費速度測定個体: 3.3 ± 1.3 g day⁻¹, $n=21$; コントロール群: 4.4 ± 1.9 g day⁻¹, $n=26$, $t_{43}=2.1$, $P=0.03$)。

2) RMR の測定方法

ランダムに選んだ 10 回の計測について酸素消費速度の計算に用いる時間範囲を 5 分間から 40 分間に変動させ、得られた酸素消費速度を基に最小代謝速度を計算すると、時間範囲 5 分間から 15 分間の間では最小代謝速度はおよそ直線的に増加したが、15 分間より長いとその傾きは急に小さくなった (図 2-4)。このことから、本研究では各測定における RMR をこの変曲点の時間範囲である 15 分間の最小代謝速度をとした。15 分間で計算した平均酸素消費速度は、個体 B20 (図 2-2) の例では測定開始から 107 分–121 分の間で最小 (2.41 mL min⁻¹) となったのでこの値をこの個体の RMR とした。

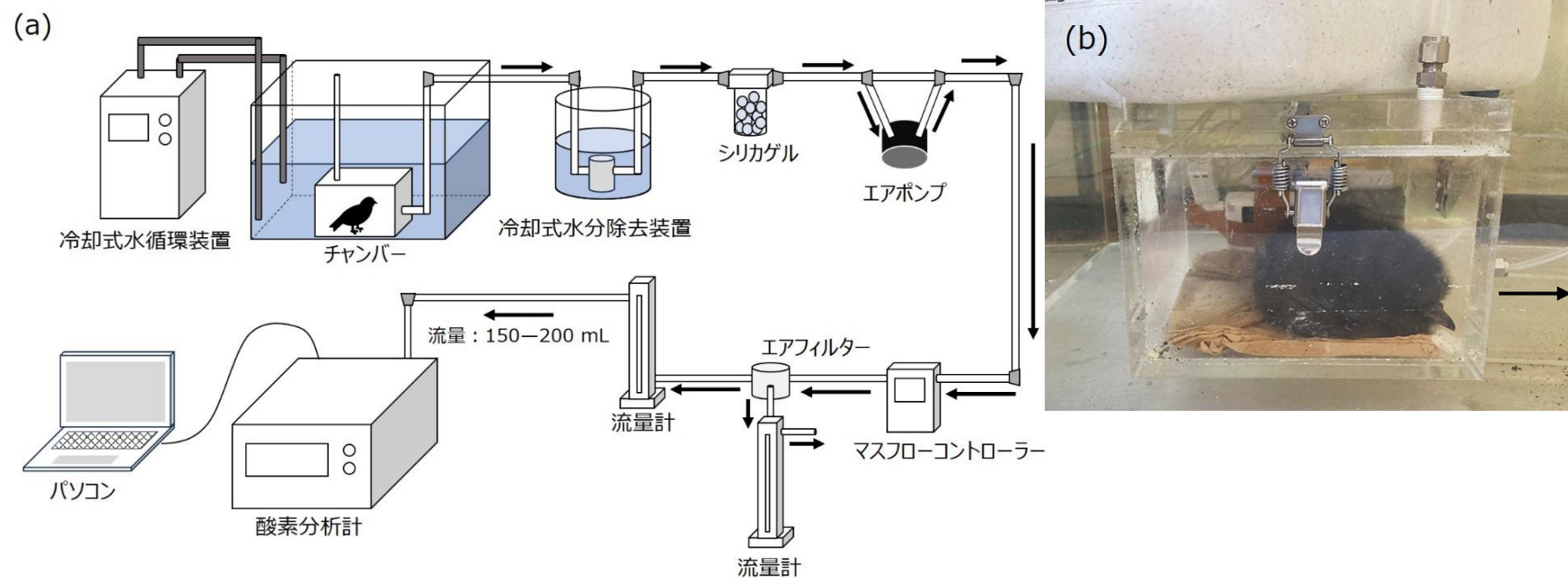


図 2-1. (a) 酸素消費速度の測定方法と (b) 実験中のチャンバー内の様子. 矢印は空気の流れを示す. 鳥を野外の巣箱から実験室に 30 分以内に移動させ, アクリルチャンバーにいれた. チャンバーは, 冷却式水循環装置を用いて水温を 20.9°C ($\pm 0.60^{\circ}\text{C}$) に維持された恒温槽に沈められた. 呼気の水分を冷却式水分除去装置によって結露することで水分を取り除き, さらにシリカゲルで空気を乾燥させた. チャンバーへの空気流入速度は体重によって変動させ, マスフローコントローラーを用いて毎分 $0.5\text{--}1.9\text{ L}$ とした. 酸素分析計への空気流量は $150\text{ mL--}200\text{ mL}$ に制限されているため, エアフィルターと流量計を用いて $150\text{ mL--}200\text{ mL}$ とそれ以外の流量に分けた. 酸素分析計に繋いでいない流量計から出る空気は大気中に放出された.

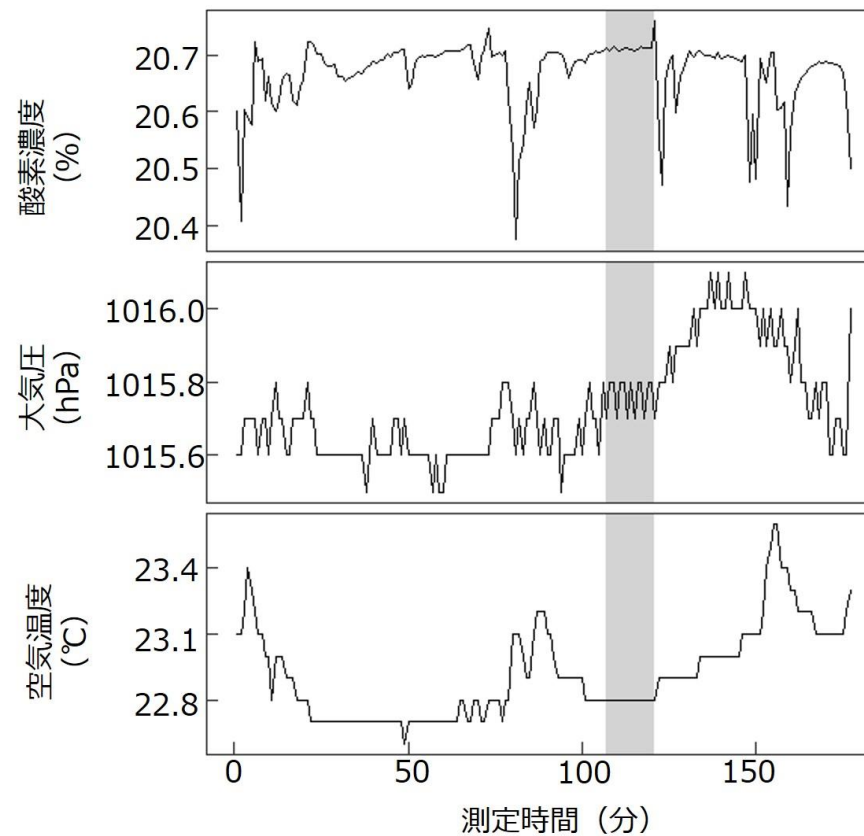


図 2-2. 個体 (B20) の酸素消費速度測定中におけるチャンバー内の (a) 酸素濃度 (%) と (b) チャンバー内大気圧 (hPa) 及び (c) チャンバー内空気温度 (°C) の変化. 網掛の 15 分間における平均酸素濃度から得られた酸素消費速度が最小となり, これを RMR とした.

19 個体, 延べ 35 回の計測については酸素消費速度の測定前後で体重を比較した. 15:00–18:00 の時刻帯と 00:00–3:00 の時刻帯ではサンプル数がそれぞれ 3 回と少なかったため, この解析は 9:00–12:00 (13 回) と 12:00–15:00 (12 回) における測定について行った. 酸素消費速度を測定した後の体重は測定前よりも有意に減少していたが ($t_{34}=6.71, P<0.01$), 測定時刻によって体重減少率に差は見られなかった (9:00–12:00 : 1.6 g h^{-1} , $n=13$ 回, 12:00–15:00 : 1.4 g h^{-1} , $n=12$ 回, $t_{27.0}=1.1, P<0.27$). RMR 残差を体重減少率で説明する回帰分析では, 09:00–12:00 の時刻帯では体重減少率が高いほど RMR 残差は有意に高くなったが ($R^2=0.46, P=0.005, n=13$ 回), 12:00–15:00 の時刻帯では体重減少率と RMR 残差には有意な関係は見られなかった ($R^2=0.06, P=0.13, n=12$ 回).

3) RMR に影響する要因

RMR に影響する要因として体重と昼・夜の両方を含むモデルがベストモデルとして選択され (表 2-1), 体重の効果 ($0.46\pm 0.17, t=2.7, P<0.001$) も時刻帯の効果 ($-0.16\pm 0.08, t=-2.2, P<0.001$) も有意だった. 変量効果 (個体) の分散の推定値も有意だった ($0.0028\pm 0.052, P<0.001$). 予想通り体重と RMR はアロメトリー関係にあったが, 予想とは異なり夜間の RMR の方が日中より小さかった (図 2-5). 日中における RMR と体重の関係式は, $\text{Log}_{10}\text{RMR}=0.61+0.49\text{Log}_{10}$ 体重 (RMR (kJ day^{-1}), 体重 (g)) であり, アロメトリー指数は 0.49 ± 0.18 であった. 夜間における RMR と体重の関係式は, $\text{Log}_{10}\text{RMR}=0.78+0.34\text{Log}_{10}$ 体重 (RMR (kJ day^{-1}), 体重 (g)) であり, アロメトリー指数は 0.34 ± 0.11 であったが, サンプル数が少なく (4 個体, 4 回) 数値の信頼性は低い. 夜間と日中のデータを合わせた場合の RMR と体重の関係式は, $\text{Log}_{10}\text{RMR}=0.65+0.47\text{Log}_{10}$ 体重 (RMR (kJ day^{-1}), 体重 (g)) であり, アロメトリー指数は 0.47 ± 0.17 であった.

19 個体, 延べ 26 回の計測においては RMR 測定の前日から測定日にかけての体重増加量を測ることができ, 体重増加量が多いほど, RMR 残差は有意に大きくなった ($R^2=0.441, P<0.01, n=26$ 回, 図 2-6)

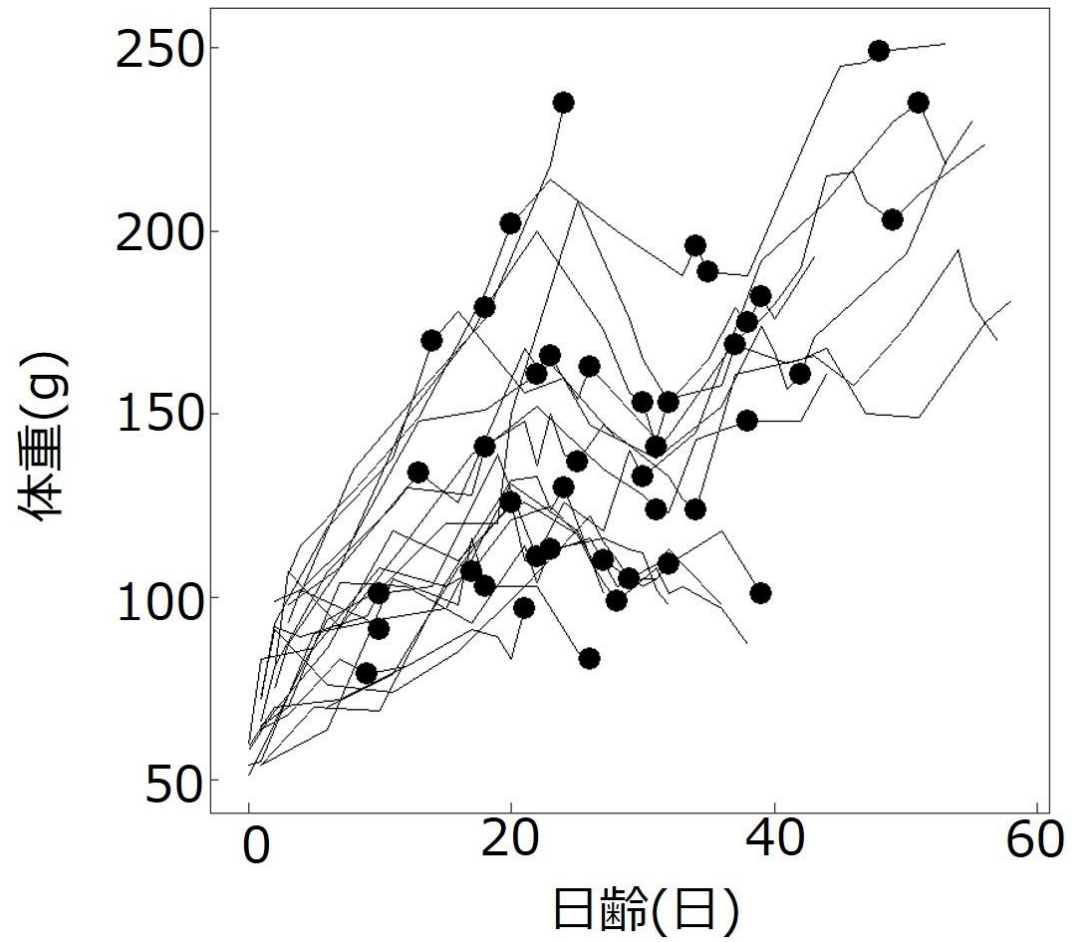


図 2-3. 実験に供した 19 個体の体重変化. 黒丸は代謝測定日の体重を示している.

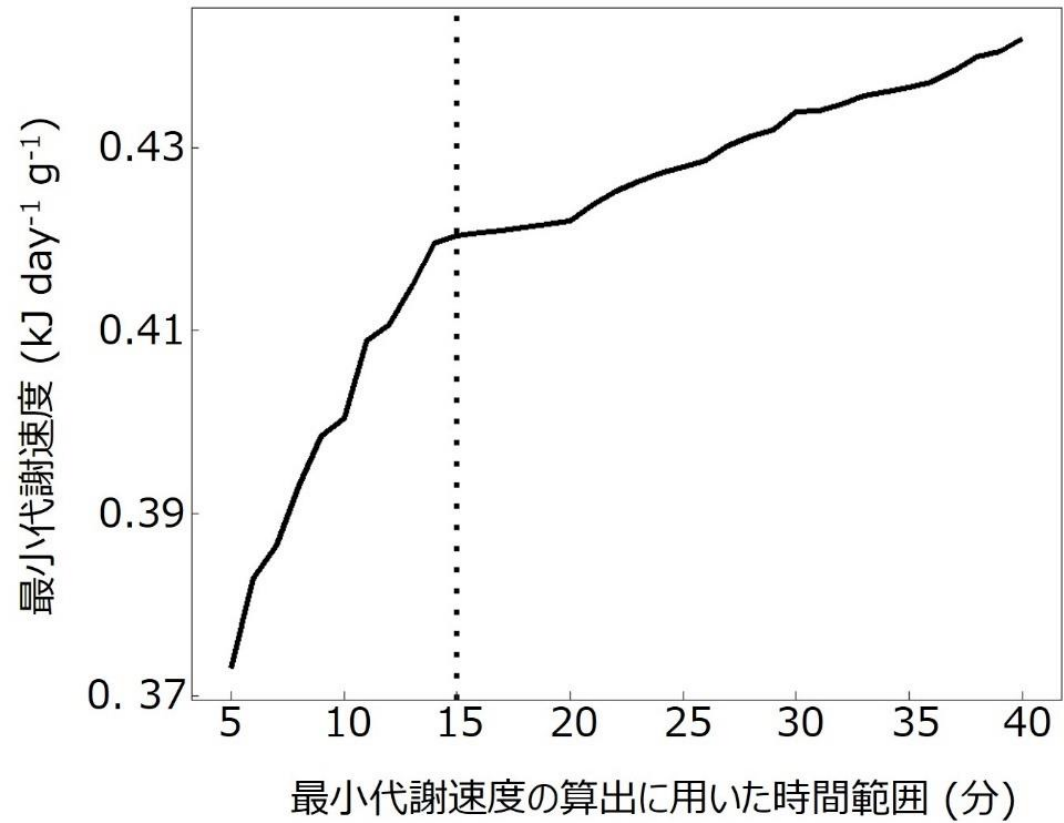


図 2-4. 最小代謝速度の算出に用いた各時間範囲に対する最小代謝速度 ($\text{kJ day}^{-1} \text{g}^{-1}$) の変化. 10 羽のウトウ雛の平均値を示す. 変曲点が 15 分近くにあるので, 15 分間の時間範囲における最小代謝速度を RMR とした.

表 2-1. 目的変数を $\text{Log}_{10}\text{RMR}$, 独立変数を Log_{10} 体重と昼・夜, 変量変数を個体 ID とした混合モデルの結果. 対数尤度, 自由度, AIC 値, ΔAIC 値, Akaike weight を示す. P は各モデルがヌルモデルにくらべ有意であるかを示す.

モデル	対数尤度	df	AIC	ΔAIC	Akaike weight	P
Log_{10} 体重+時刻	19.3	5	-39.3	0	0.73	<0.01
Log_{10} 体重	18.7	4	-36.5	2.8	0.18	0.013
時刻	17.0	4	-34.6	4.7	0.07	1
null	16.5	3	-32.3	7.1	0.02	0

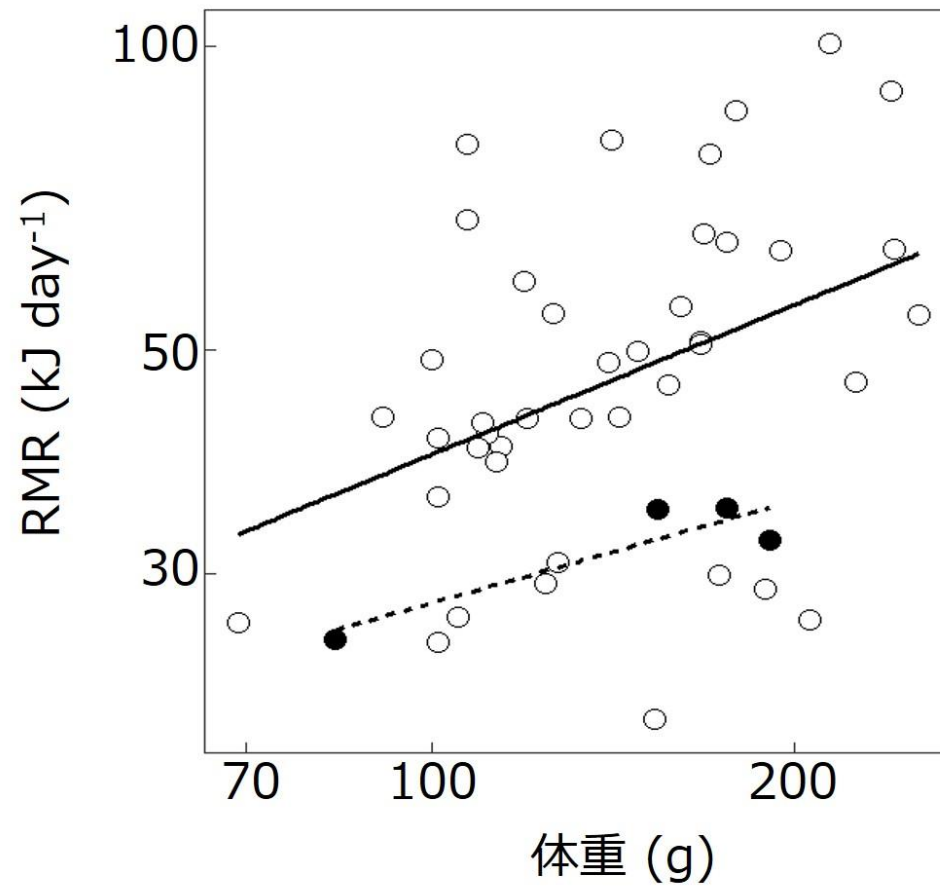


図 2-5. 成長中のウトウの雛における体重と RMR の関係. 白丸と黒丸はそれぞれ日中 (9:00–12:00, 12:00–15:00, 15:00–18:00) と夜間 (0:00–3:00) の測定値を示す. 直線は日中の RMR と体重の関係式を示す ($\text{Log}_{10}\text{RMR}=0.61+0.49\text{Log}_{10}$ 体重 (RMR (kJ day⁻¹), 体重 (g)), $R^2=0.15$, $P=0.01$).

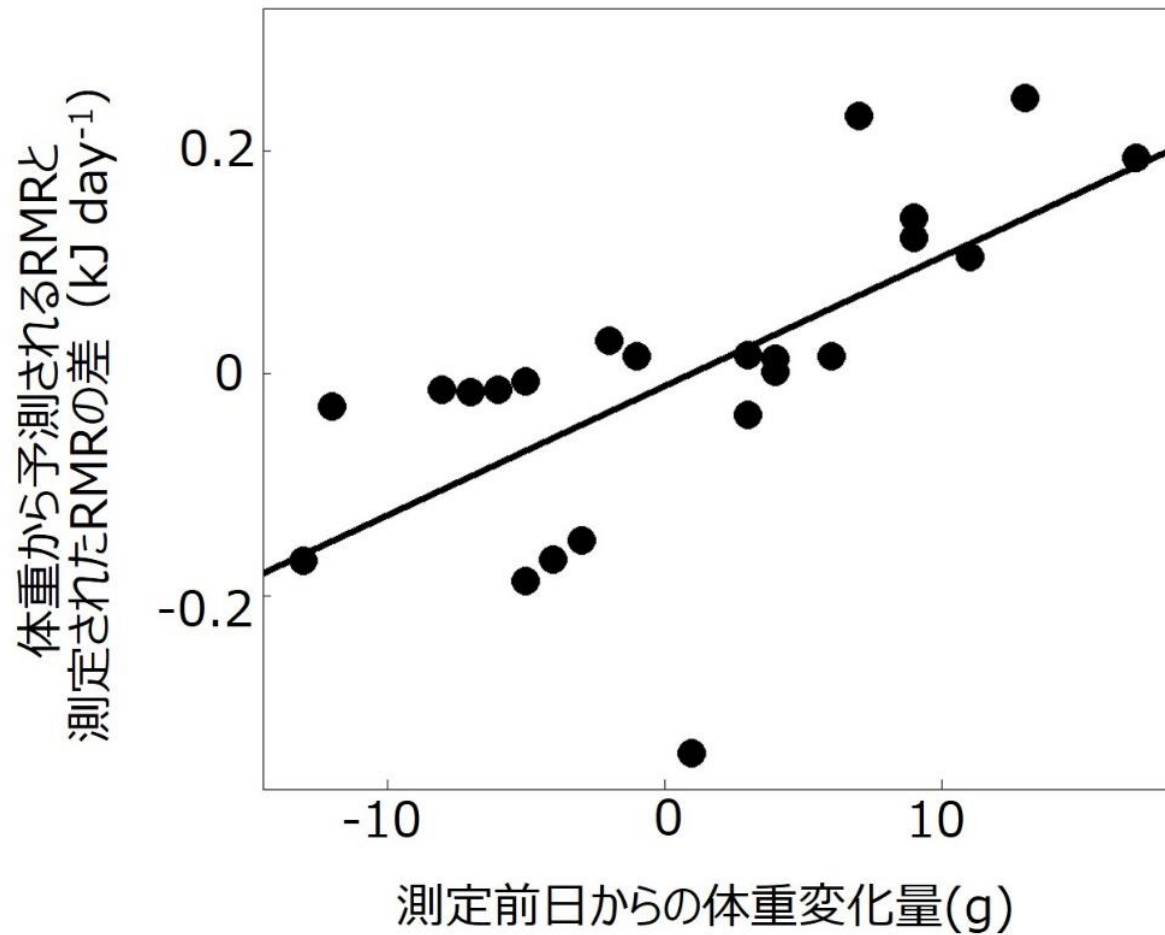


図 2-6. RMR 測定前日から測定日にかけての体重変化量と体重から予測される RMR と測定された RMR の差 (RMR 残差) の関係.

2・4 考察

1) 測定時刻の妥当性

RMR 残差と体重減少率の関係について、09:00–12:00 の時刻帯では体重減少率が高いほど有意に RMR 残差が高くなる関係が見られたが、12:00–15:00 の時刻帯ではこの関係は見られなかった。測定時刻による体重減少率に差は見られなかったものの、09:00–12:00 の時刻帯では消化にともなう RMR の上昇である特異動的作用 (Specific Dynamic Action) が生じていた可能性があるが、12:00–15:00 の時刻帯における体重減少は排泄等によるもので RMR には影響を与えていなかったと考えられる。そのため、09:00–12:00 の時刻帯に測定された RMR は、前日に給餌された個体で測定した可能性があり、消化のための熱生成による過大評価が示唆される。

2) 体重との関係

予想通り、RMR は体重とアロメトリー関係にあり、その指数は 0.47 と鳥類の雛における体重と RMR のアロメトリー指数 (0.25–1.67, Weathers & Siegel 1995) の中でも比較的小さい値であった。様々な鳥類種での比較研究によると、成長中の雛の体重 m (g) と RMR (kJ h^{-1}) とは $\text{RMR}=\text{am}^b$ のアロメトリー関係にあり、各種のアロメトリー指数 b を成鳥の体重 M との関係で表すと $b=1.62M^{-0.15}$ と示される (Weathers & Siegel 1995)。ウトウの平均体重である 557 g (Okado & Watanuki 2023) をこの式に当てはめると $b=0.63$ となり、本研究の結果 ($b=0.47$) は予測よりも低い値となった。成長中の雛におけるアロメトリー指数 b の種間差は代謝に関わる臓器の成長速度の差が要因の一つだと考えられている (Klaassen & Drent, 1991; Weathers & Siegel, 1995)。RMR は代謝に関わる臓器の相対重量が大きくなるほど高くなる (Daan et al., 1990; Bech & Østnes, 1999)。比較的体重が軽く早い段階で重要な内臓器官が完成する、すなわち速く成熟する種の雛では、代謝に関連する臓器の相対重量も大きくなるため、雛のアロメトリー指数 b は、成鳥の体重から予測される値よりも大きくなる。反対に、雛の成熟が遅い種や、脂肪の蓄積が多い海鳥の雛では代謝に関連する臓器の相対重量が小さいため、雛のアロメトリー指数 b は、成鳥の体重から予測される値よりも小さくなる (Weathers & Siegel, 1995)。ウトウの雛においては、RMR を左右するとされている腸と肝臓 (Daan et al., 1990; Bech &

Østnes, 1999) の巣立ち時の重量は体重に対してそれぞれ 1.3%と 3.7%であり (Takenaka et al. 2005), 成鳥のそれ (メス ; 3.8%と 4.5%, オス ; 3.7%と 4.2%, Niizuma et al. 2002) よりも小さい。ウトウの雛は代謝に関連する臓器の成長が遅いため、アロメトリー指数が小さいのかもしれない。

3) 日周性

日中と夜間での RMR の変化はいくつかの報告がある。例えば、メキシコヒメユキドリ *Junco phaeonotus* の雛では、給餌が行われる日中の RMR は夜間よりも高い (Weathers & Sullivan 1991)。また海鳥では、ウトウと同様に夜間に帰巢するコシジロウミツバメ *Oceanodroma leucorhoa* の成鳥では、夜間の RMR は日中よりも高かった (Niizuma & Watanuki 1997)。ウトウの雛においても、活動時間帯と考えられる夜間の RMR は日中よりも高くなると予想したが、予想に反してウトウ雛における夜間の RMR は日中よりも低かった。ウトウの給餌はおよそ 18:00 から 03:00 におこなわれる (Watanuki 1987)。夜間の測定個体は、給餌されてないことを確認してから酸素消費速度を測定しているので、少なくとも 21 時間以上絶食状態であったことがこの原因かもしれない。多くの動物では、絶食状態でエネルギー節約のために RMR を低下させる (Niizuma & Watanuki 1997; Wang et al. 2006)。ウトウと同じウミスズメ科であるウミオウム *Aethia psittacula* とエトロフウミスズメ *Aethia cristatella* の雛では、40 時間の絶食で RMR は約 30%減少しており、ツノメドリ *Fratercula corniculata* とエトピリカ *Fratercula cirrhata* の雛においては、40 時間の絶食で RMR は約 50%減少した (Kitaysky 1999)。夜間の RMR 低下が絶食状態のためか結論付けるには、給餌操作実験を行う必要がある。

4) 種間比較

ウミスズメ科の 5 種の雛において RMR と体重の関係が測定されており、エトピリカ・ツノメドリグループ、エトロフウミスズメ・ウミオウムグループ、ヒメウミスズメ *Alle alle* の 3 グループで関係式が求められている (Konarzewski et al. 1993, Kitaysky 1999)。それぞれの式から 100 g 時の RMR を推定すると、エトピリカ・ツノメドリグループで 236 kJ day^{-1} 、エトロフウミスズメ・ウミオウムグループ 178 kJ day^{-1} 、ヒメウミスズメで 179 kJ day^{-1} であり、本研究のウトウの雛の体重 100 g での推定 RMR は 39.4 kJ day^{-1} と最も低く、特に同じクレ

ードに属する（綿貫 2016）ツノメドリ・エトピリカグループよりも 83%も低かった。

その理由の一つとして考えられるのは、雛の成長速度の違いである。ツノメドリ・エトピリカグループ、エトロフウミスズメ・ウミオウムグループ、ヒメウミスズメの 3 グループの中ではウトウの雛の成長速度は最も遅く巣立ち日齢も大きい（表 2-2）。これは、ウトウ以外の種の給餌頻度が 1 日複数回なのに対し、ウトウの給餌頻度は多くても 1 日 1 回（Takahashi et al. 1999）であり、1 日の給餌量が制限されていることが理由と考えられる（表 2-2）。成長中の雛の RMR は維持のためのエネルギー消費速度と成長のためのエネルギー消費速度の和である（Ricklefs et al. 1980）。成長速度が小さいウトウ雛の成長のためのエネルギー消費速度は他よりも低いと考えられるため、RMR もこのグループの中で最も低くなっていたと考えられ、ウトウの雛の低い RMR は成長が遅い種の生理特性を示していると考えられる。

2 つ目として、本研究を行った 2021 年の餌条件も考えられる。RMR は餌条件によっても大きく変化する。ヨーロッパヒメウ *Phalacrocorax aristotelis* の雛では、給餌量を半分にした雛の RMR はコントロール個体の RMR よりも 36.5% 下がっていた（Moe et al. 2004）。本研究においても、測定日の前日から測定日にかけての体重増加量が小さいほど RMR 残差は小さかったことから（図 2-6）、ウトウの雛においても給餌量が少ないほど RMR は予測より低くなることが考えられる。本研究を行った 2021 年では親がくわえてきた餌重量は 20.9 ± 10.2 g と平年値（ 16.6 g – 35.9 g, Watanuki et al. 2022）の中で比較的軽く、また 2021 年の平均採餌トリップ長（ 55.2 ± 35.1 時間）も 2020 年（ 36.3 ± 22.7 時間）と 2022 年（ 26.0 ± 12.2 時間）より長かった（酒井 2023）ことから給餌速度が低い年であったと考えられる。

結論として、本研究ではウトウ雛の RMR は体重とアロメトリー関係にあり、その指数は 0.47 と鳥類の雛における体重と RMR のアロメトリー指数の中でも比較的小さい値であった。また、夜間の RMR が日中よりも低かったことや、ウミスズメ科の中でもウトウの雛の RMR が低かったことは、夜間の雛は短期的な飢餓状態にあったこと、種として給餌速度が低いことや測定年の給餌速度

が低かったことなどが理由としてそれぞれ考えられる。

表 2-2. ウミスズメ科海鳥における巣立ち日齢, 成長速度, 給餌頻度 (ウトウの雛は本研究結果より, ウトウ以外は Gaston & Jones 1998 より引用), 及びアロメトリー式から算出した 200g 時の各推定 RMR (ツノメドリ・エトピリカ, エトロフウミスズメ・ウミオウムは Kitaysky 1999 より, ヒメウミスズメは Konarzewski et al. 1993 より引用). 給餌頻度は 1 親当たり.

種名	巣立ち日齢 (日齢)	巣立ち体重(g)	成長速度 (g day ⁻¹)	給餌頻度 (回/日)	200g 時の推定 RMR(kJ day ⁻¹)
ウトウ	53 – 73	175 – 268	4.4	1	54.6
ツノメドリ	37 – 46	344	12.0	3–6	297.1
エトピリカ	40 – 59	274 – 609	11.5	3.5	
エトロフウミスズメ	27 – 36	250	12.0	2 – 4	352.3
ウミオウム	34 – 38	189 – 244	8.6	>1	
ヒメウミスズメ	23 – 30	100 – 143	7.5	6 – 11	179.0

付表 2-1. RMR 測定個体の ID と測定時刻, 測定日齢, 測定前後の体重, RMR 値.

ID	測定時刻	測定日齢	体重 (g)		RMR(kJ day ⁻¹)
			測定前	測定後	
B19	9:00-12:00	41	153	152	21.6
B20	9:00-12:00	10	101	-	40.9
B20	9:00-12:00	22	114	111	40.2
D24	9:00-12:00	22	161	159	55.3
D29	9:00-12:00	21	214	202	100.7
D29	9:00-12:00	49	254	249	54.3
D35	9:00-12:00	19	113	111	38.8
D35	9:00-12:00	28	101	99	25.7
D4	9:00-12:00	18	141	-	80.8
D4	9:00-12:00	38	148	142	49.8
D8	9:00-12:00	20	120	-	42.8
KP3	9:00-12:00	14	170	-	78.3
KP3	9:00-12:00	26	168	163	65.3
KP3	9:00-12:00	55	195	185	62.8
KP4	9:00-12:00	23	119	113	58.5
Spc160	9:00-12:00	10	69	-	26.9
Spc164	9:00-12:00	42	167	161	51.0
Spc164	9:00-12:00	54	225	219	46.6
Y35	9:00-12:00	32	111	109	41.3
Y35	9:00-12:00	39	101	97	35.8
100	12:00-15:00	24	241	235	90.2
B19	12:00-15:00	25	140	137	48.7
B19	12:00-15:00	34	127	124	30.9
B19	12:00-15:00	56	173	166	29.9

B20	12:00–15:00	52	242	235	63.0
D31	12:00–15:00	10	91	-	42.9
D34	12:00–15:00	17	107	107	80.1
D39	12:00–15:00	17	105	103	27.2
D4	12:00–15:00	31	124	-	29.4
D44	12:00–15:00	18	179	-	86.4
D8	12:00–15:00	31	157	153	46.3
D8	12:00–15:00	40	189	182	29.0
KP3	12:00–15:00	37	176	169	64.1
Spc155	12:00–15:00	14	107	-	67.3
Spc164	12:00–15:00	23	167	161	50.7
Spc179	12:00–15:00	19	100	100	49.0
Spc179	12:00–15:00	29	109	105	40.1
Y35	12:00–15:00	20	126	126	54.4
B20	15:00–18:00	30	133	-	42.8
D44	15:00–18:00	31	143	141	42.9
D44	15:00–18:00	49	206	203	27.0
Spc155	15:00–18:00	28	110	109	42.5
D29	0:00–3:00	36	191	189	32.5
D39	0:00–3:00	24	83		25.9
D44	0:00–3:00	30	154	153	34.7
D8	0:00–3:00	39	176	175	34.9

3章 ウトウ雛の短期的絶食・長期的低栄養に対する生理的応答

3・1 はじめに

鳥類は換羽中は飛行能力が落ちうまく採食できない。また、渡り中は餌のない場所（海上など）を長距離飛行するのでその間採食できない。抱卵中も、ずっと巣に座り続ける必要があり、採食が制限される。このように、鳥類は短期的・長期的飢餓を、換羽や抱卵、渡りなどを通じて生活史の中で必ず経験する現象であり（Mrosovsky & Sherry 1980）、鳥類はさまざまな行動的・生理的・生態的適応によって、これを乗り越える工夫をしている。その主たる反応が RMR、体温の低下、体重減少や成長の停滞である（Dewasmes et al. 1980, Speakman & Mitchell 2011, Norin & Metcalfe 2019）。

このような予想できる餌量制限だけでなく、海鳥が餌場とする海洋は環境変動が大きく、それに伴って餌となる糧秣魚類の年変動も大きくなったり、予測不可能な悪天候によって巣に戻ることができなくなったりする。そのため、海鳥の雛は予測できない給餌量の制限をよく経験する（Boersma, 1986）。こうした予測できない給餌量低下や短期的な絶食に対し海鳥の雛は体温を低下させたり RMR を減少させたりするようだ（Boersma, 1986）。海鳥ではこれまでに、海洋環境の変化に対する親鳥の生理的応答（ストレスホルモン、エネルギー消費量の変化など、Elliott et al. 2014, Shimabukuro et al. 2023 など）や行動的応答（採餌行動の変化、(Davoren & Burger 1999, Kitaysky et al. 2000 など) が調べられてきたが、雛における短期的絶食・長期的低栄養に対する生理的応答についても知ることで、海鳥における海洋環境への適応の理解が深まるだろう。

海鳥の雛では実験的に餌制限をした研究も行われ、体重が維持される程度に給餌量を制限したり、短期的に絶食させた場合 RMR や体温を低下させる（Moe et al. 2004）。また、短期的絶食実験を行った場合の雛の RMR の低下率は魚食性種の雛のほうがプランクトン食種の雛よりも大きく、これは給餌量の変動が魚食

性種の方が大きく、それに適応しているため大きく代謝を下げたと考えられていおり (Kitaysky, 1999), 種間で給餌制限に対する雛の生理的応答は異なる可能性がある。一方で, 再給餌や給餌量制限が解除されたときに RMR と体温がどのような応答を示すのかについてはあまり知られていない。

ウミスズメ科のウトウは, 地中に掘った巣穴の中で雛を約 50–60 日ほどかけて育てる (Watanuki 1987)。親鳥は明け方に巣を出て日中を海上で過ごし, 夜になると嘴に魚をくわえて巣に持ち帰り雛に与える (Gaston & Jones 1998)。親鳥が雛に持ち帰る餌種類は年によって大きく異なり, 雛の成長に十分なエネルギー量を与えることができない年もある (Watanuki et al. 2022)。また, 餌種類が変わることで採餌場所も変わるため, 採餌場所が繁殖地から遠い年では採餌場所と繁殖地の往復 (採餌トリップ) が 2 日以上になり, そのため給餌頻度が低下することがある (酒井 2023)。これらのことから, ウトウの雛は 2 日程度の短期的絶食や, 育雛期間を通しての長期的低栄養を経験する種であると考えられ, 本研究の調査対象に適している。

本章では, ウトウの雛において, 実験的に短期的絶食・長期的低栄養にさらした場合, また, 短期的絶食・長期的低栄養を経験させたのちに再給餌・平均栄養状態に戻した場合に, RMR と体温をどう変化させるか明らかにした。そのために, ウトウの雛を人工飼育し, 各個体ランダムな日齢で 1 回だけ 2 日間絶食をさせる短期絶食群と 11 日齢–35 日齢まで対照群の半分の給餌量を与える長期低栄養群を設けた。さらに長期的栄養群は, 対照群の半分の給餌量を与える低栄養期と, 36 日齢以降から巣立ちまで対照群と同量の給餌量を与える平均栄養期に分けられた。

1・3 で述べたように, 飢餓への応答と飢餓が解除された後の生理的・形態的応答は飢餓が短期間であるか長期間であるかで異なることが予想される。海鳥の雛では, 飢餓が短期間でも RMR と体温を低下させ, 成長を止めることがウミスズメ科の雛やヨーロッパヒメウの研究から明らかになっている。そのため, ウトウの雛も同様に, 短期的絶食や長期的低栄養状態では RMR と体温を低下させ, 成長を止めることが予想される。また, ウトウの雛は巣立ちを他の雛と同調させない (Deguchi et al. 2016)。そのため, 絶食後は追いつき成長をすることはなく,

発育期間を延長して巣立つだろう。さらに、ウトウの雛は間欠給餌をしても脂肪をため込まなかったため、飢餓に対して脂肪をため込むことがないと考えられている (Takenaka et al. 2005)。そのため、ウトウの雛は長期的低栄養から平均栄養に戻すと、脂肪をため込むことなく、また追いつき成長をすることもなく発育期間を延長して巣立つと予測される。以上より、ウトウの雛は、短期的絶食でも長期的低栄養でも、絶食前に比べ絶食中は RMR と体温、成長速度を低下させ、絶食後の RMR や体温、成長速度は、絶食前と同じレベルに戻り、巣立ちが遅くなると予測された。

本章では、これらの予測のうち、生理的応答である RMR と体温の応答について、短期的絶食と長期的低栄養でそれぞれ検証した。さらに、対照群の RMR と低栄養状態だった 2021 年の RMR の値、またウミスズメ科の雛での絶食実験で得られた値と比較し、魚食性であるウトウの雛における絶食中や低栄養状態での RMR の低下率はエトピリカ・ツノメドリと同程度になるとの予想 (Kitaysky 1999) を検証した。

3・2 調査地と方法

1) 調査地と人工飼育

調査は 2023 年の 5 月上旬から 7 月上旬にかけて、北海道天売島 (44°25'N, 141°19'E) で行った。島の北西部に位置するウトウ繁殖地のおよそ 20 m×20 m の範囲の巣穴をおよそ 5 日おきに見回り、雛がふ化した巣穴 28 巣を適宜選び、繁殖地内に設置してある人工巣 (黒木 et al. 1998) に移して人工飼育をした。人工巣は他の親鳥が侵入するのを防ぐため石などで入り口を完全に塞ぎ、Takenaka et al. (2005) を参考に、雛が 40 日齢を過ぎたら石を取り除き、自発的に巣立てるようにした。雛を見つけた時点で翼長から日齢を算出し (翼長 = $24.45 + 0.56 \times \text{日齢} + 0.09 \times \text{日齢}^2$, Takahashi et al. 2001), 実験開始時における体格差を最小限にするために 10 日齢までイカナゴを 1 日 40 g 給餌した。雛に与える餌は、天売島のウトウにおいて主要な餌の一つであるイカナゴ 0 歳魚 (体長 70-90 mm) を選んだ (Takahashi et al. 2001, Watanuki et al. 2022)。イカナゴは研究室の冷凍庫で冷凍保存され、当日の朝冷凍庫から取り出し 6 時間室温で自然解凍をした後、キムタオルで軽く水分を拭き取って重量を測った。

2) 短期的絶食および長期的低栄養実験

11 日齢以降からは給餌量を変化させ、対照群と絶食群、低栄養群の 3 群を設けた。天売島での 1984–2020 年のウトウの親がくちばしにくわえて 1 回に雛へ持ち帰る餌（餌荷）の平均 27.5 g であった (Watanuki et al. 2022)。ウトウは 1 日 1 回給餌をする (Takahashi et al. 1999, 四方 2011) ため、雛が両親から与えられる餌量は $27.5 \text{ (g/回/羽)} \times 1 \text{ (回)} \times 2 \text{ (羽)} = 55 \text{ g}$ となる。これをウトウの雛の平均的な給餌量であるとし、また、過去のウトウの雛における給餌実験の先行研究 (Takenaka et al. 2005, Hirose et al. 2012) も参考にして、対照群 (8 羽) では、給餌量を 1 日 60 g とした。これは、0 歳イカナゴの栄養価 ($3.8\text{--}5.8 \text{ kJ g}^{-1}$, Watanuki et al. 2022) の中央値 (4.83 kJ g^{-1}) を使うと 289.8 kJ に相当する。短期的絶食 (10 羽) では、毎日 60 g 給餌し、それぞれの雛で 1 回、ランダムに選んだ日齢で 2 日間絶食させた。長期低栄養群 (10 羽) では、35 日齢まで対照群の半分の 1 日 30 g (144.9 kJ) を、36 日齢から対照群と同じ 1 日 60 g 給餌をし、本研究では、それぞれ低栄養期、平均栄養期とよぶ。給餌は毎日、自然状態での給餌時刻 (日没後 2 時間程度, Watanuki 1987 になるべく近い時刻で作業効率も考えて、16:00–19:00) に行い、雛が自発的に巣立つまで行った。巣立ちに必要な最小翼長は 130 mm であるため (Deguchi et al. 2004)、翼長が 130 mm を超えて巣からいなくなっていたら前日の日齢を巣立ち日齢とし、翼長が 130 mm を超えていない状態で巣からいなくなっていたら消失とした。

3) RMR の測定

各群の延べ測定回数が均等になるように、またなるべく全ての日齢を網羅できるように RMR の測定を計画した。対照群と長期低栄養群では、各個体予め決めた日齢で RMR の測定をした。短期絶食群では、1 羽につき絶食前と絶食 2 日目、再給餌翌日の計 3 回 RMR の測定をした (図 3-1)。

雛の日齢が 13 日齢に達してから RMR の測定を開始した。7:00–8:00 にランダムな巣を 3 巣選び、雛を研究室に持ち帰った。雛は段ボールに入れて安静にしたのち、RMR の測定は 09:00–11:00, 11:00–13:00, 13:00–15:00 のいずれかの時刻に実施した。RMR 測定中における消化・排泄の有無について検討するため、RMR の測定前後で雛の体重をペソラばねばかりで 1 g 単位で測った。雛は 3 L のアク

リルチャンバー (14 cm×12 cm×18 cm) に入れ (永谷他印刷中), アクリルチャンバーは低温恒温水循環装置 (CTP-1000, EYELA) を用いた恒温槽に沈め, その環境温度を熱の生成にエネルギーを使わない熱的中性域と考えられる 20.9°C (±0.60°C) (Shirai et al. 2012) に維持した. チャンバーへの大気流入速度は, マスフローコントローラー (誤差±2%, Type HM1171A, 東京計装株式会社) を用いて, 雛に十分な酸素を与えられる流入速度になるよう, これまでの経験 (永谷他印刷中) により体重にあわせて毎分 0.5–1.9 L とした. チャンバー内の温度と大気圧は温湿度大気圧記録計 (TR-73U, 株式会社ティアンドデイ) で測定し, チャンバー内の酸素濃度はフロー式の酸素分析計 (Xentra 4100, Servomex Ltd, UK) で測定し, 1 分間隔でパソコンに出力し記録した. 測定ごとに乾燥大気 (1 気圧で 20.946% と仮定) と純窒素 (0%) で校正された. 3 羽の雛は 16:00 の給餌時に巣に戻された.

一般に, 任意の時間範囲で求められた平均酸素消費速度のうち, 最小となった酸素消費速度が安静時代謝速として定義される (Shirai et al. 2013). この代謝速度の計算に用いる時間範囲が短すぎると何らかの事情で特異的に短時間代謝が低下した値を使うことになるので酸素消費速度は過小評価され, 長すぎると活動によるエネルギー消費量が含まれるため過大評価になる恐れがある (Meerlo et al. 1997, Bech et al. 1999). ウトウ雛では, 生理状態や活動による代謝速度への影響が最小限になるよう, 15 分間の平均酸素消費速度が最小となった値を RMR の計算に用いた (詳しくは 2 章).

酸素消費速度 (V_{O_2}) は, 以下に示す Withers (1977) における式 3A の式を用いて計算した.

$$V_{O_2} = \frac{V_E \times (F_{IO_2} - F_{EO_2})}{1 - (1 - RQ) \times F_{IO_2}}$$

V_E は空気流量を, F_{IO_2} は大気中の酸素濃度を, RQ は呼吸商を表す. F_{IO_2} は 20.946%, RQ は, RQ が未知の場合に推定される代謝速度の誤差が最小となる値の 0.8 と仮定した (Koteja 1996). V_{O_2} は換算係数 20.1 kJ L⁻¹ を用いてエネルギー消費量に換算された (Schmidt-Nielsen 1997). 計測値はすべて標準温度 (0°C), 標準大気圧 (1013.25 hPa) かつ乾燥大気 (STPD) に変換した.

4) 体重・体温測定

RMR は体重に依存する。雛は体重増加が大きいので、体重当たり RMR を求めるために、毎日、野外で巣箱から取り出して人工給餌する前に、体重をペソラばねばかりで 1 g 単位で測定した（雨天時と暴風時を除く）。対照群と長期低栄養群については、5 日齢おきに、取り出したあと 60 秒以内に、体重測定の前に、直腸体温を動物用体温計（Jeffergarden, 測定誤差 $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$ ）で測定した（図 3-2）。絶食群は、他の群の給餌時刻に合わせて毎日体重測定するとともに、絶食前、絶食 1, 2 日目、再給餌翌日の計 4 回について体温測定を行った（図 3-1）。

5) 調査許可

調査にあたり、天売島ウトウ繁殖地への立ち入り許可を文化庁（3-2343 号）から、ウトウの捕獲許可を環境省（2203041 号）から受けた。野生動物の取り扱いについては、北海道大学の動物実験委員会に承認を得て（21-0056）野外調査及び実験を実施した。

6) 統計検定

短期絶食群は、2 日間でランダムな日齢の雛に対して絶食処理を行ったため、対照群においてその日齢での RMR を計ることが困難だった。そのため対照群との比較は行わず、短期絶食群において絶食前、絶食中、再給餌時での比較を行った。時期（絶食前、絶食中、再給餌時）を説明変数に、個体を変量効果とした一般化線形混合モデル（GLMM）を作成し、AIC によるモデル選択を行った。絶食中は体重減少が予想されたため、体重変化についても同様に、時期（絶食前、絶食中、再給餌時）を説明変数に、個体を変量効果とした GLMM を作成し、AIC によるモデル選択を行った。11 日齢から 35 日齢まで 24 日間の低栄養状態を継続した長期低栄養実験では、低栄養状態が RMR と体温の変化に影響を与えるかどうかについて、低栄養群と対照群での値を比較した。そのため、体重当たりの RMR および体温を応答変数に、処理（対照群、長期低栄養群）と時期（低栄養期、平均栄養期）、および交互作用を説明変数に、個体を変量効果とした GLMM を作成し、AIC でモデル選択をした。その際、対照群については、餌制限をしないので、低栄養群の低栄養期と平均栄養期の日齢に相当するそれぞれの日齢を、低栄養期（11 日齢-35 日齢）と平均栄養期（36 日齢-巣立ちまで）として割り当てた。

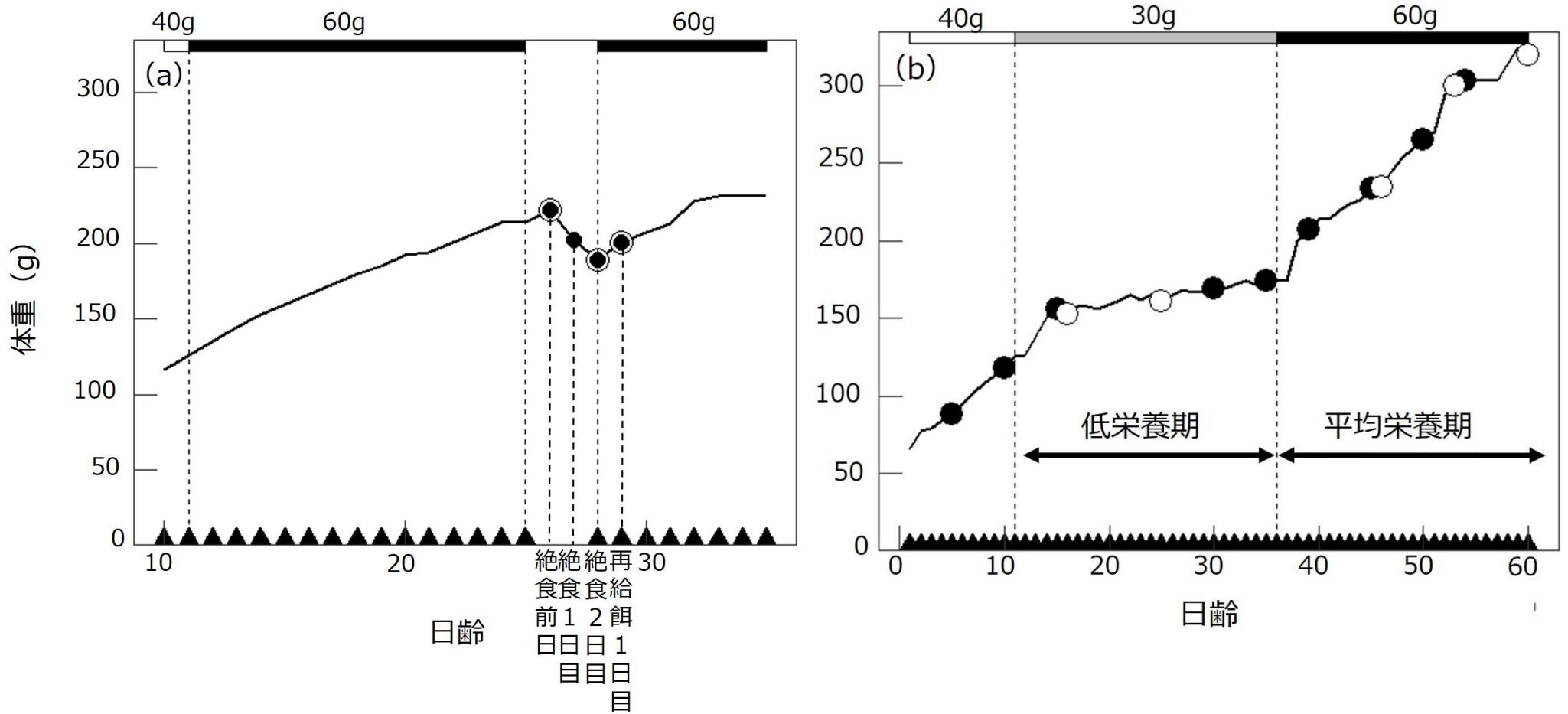


図3-1. 本実験における (a) 短期絶食群と (b) 長期低栄養群における体重推移の一例. 横軸上部の白, 黒, 灰色のバーはそれぞれ給餌量が 40 g, 60 g, 30 g の期間を表し, 横軸下部の三角は給餌日を表している. 白丸は RMR を測定した日齢を, 黒丸は体温測定を表している. 短期絶食群では RMR と体温測定を同日に行ったため, 白丸に黒丸を重ねて表している.



図 3-2. 直腸温度計（型番, Jeffergarden, 測定誤差 $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$ ）を用いた体温測定の様子. 測定は, 巣から取り出して 1 分以内に行った. 測定開始から, およそ 30 秒で一定温度となり, それを体温とした.

対照群と2021年のアロメトリーを比較するため、 $\text{Log}_{10}\text{RMR}$ を応答変数に、 Log_{10} 体重と群（2021年、対照群、長期低栄養群の低栄養期、長期低栄養群の平均栄養期、絶食群の絶食前、絶食群の絶食中、絶食群の再給餌翌日）を応答変数としたGLMを作成し、AICによるモデル選択を行った。

統計解析はソフトウェア R v.4.2.2 (R Development Core Team 2022) によって行い、GLMのパラメーターの推定にはパッケージ stats の glm 関数、GLMMのパラメーターの推定にはパッケージ glmmML (Broström 2022) の glmmML 関数を用いた。

3・3 結果

測定前後での体重変化率に測定時刻による差はみられなかった（分散分析、 $F_2=0.71$, $p=0.50$ ）。短期絶食群では1羽が12日齢での2日の絶食経験後、巣立ち前45日齢で死亡し、9羽が巣立った。長期低栄養群では1羽が巣立ち前47日齢で死亡し、1羽は48日齢で翼長が130 mm未滿で巣からいなくなったため消失とした。いずれも同条件で飼育されており、格段の不健康状態であるとは見えず、絶食と低栄養を経験しているためサンプルに入れた。

1) 短期絶食群

絶食前で延べ19回（10羽）、絶食中で延べ17回（10羽）、絶食後で延べ17回（10羽）についてRMRの測定をした（付表3-1）。体重当たりのRMRを説明するモデルとして、時期を含むモデルが選択され（表3-1）。絶食前、絶食中、再給餌時における体重当たりのRMRの平均は、それぞれ $0.42 \pm 0.093 \text{ kJ day}^{-1} \text{ g}^{-1}$, $0.32 \pm 0.087 \text{ kJ day}^{-1} \text{ g}^{-1}$, $0.49 \pm 0.103 \text{ kJ day}^{-1} \text{ g}^{-1}$ と、絶食中のRMRは絶食前よりも24%低く、再給餌時には絶食前に戻った（図3-3）。体温を説明するモデルとしても、時期を含むモデルが選択された（表3-1）。絶食前、絶食中、再給餌時における平均体温は、それぞれ $38.5 \pm 0.53^\circ\text{C}$, $37.6 \pm 0.77^\circ\text{C}$, $38.9 \pm 0.45^\circ\text{C}$ と、絶食中の体温は絶食前よりも 0.9°C 低く、再給餌時には絶食前に戻った（図3-2）。1日の体重変化を説明するモデルとしても、時期を含むモデルが選ばれた（表3-1）。絶食前日-絶食当日、絶食当日-絶食1日目、絶食中1-2日目、および絶食1日

目-再給餌 1 日目の体重変化はそれぞれ, $5.9 \pm 4.2 \text{ g day}^{-1}$ (10 個体), $-15.2 \pm 3.8 \text{ g day}^{-1}$ (10 個体), $-11.8 \pm 4.2 \text{ g day}^{-1}$ (10 個体), $5.7 \pm 4.3 \text{ g day}^{-1}$ (10 個体) であり, 絶食中には大きく減少した (図 3-2).

表 3-1. 短期絶食群における，体重当たりの RMR と体温，体重増加速度を応答変数に，時期（絶食前，絶食中，再給餌時）を説明変数に，個体を変量効果とした一般化線形混合モデルにおけるモデル選択の結果.

応答変数	モデル	対数尤度	df	AIC	Δ AIC	Akaike weight
RMR (kJ day ⁻¹ g ⁻¹)	時期	56.5	5	-102.9	0	1.00
	null	42.1	3	-78.2	24.72	0.00
体温 (°C)	時期	-58.9	6	129.7	0	1.00
	null	-81.9	3	169.9	40.2	0.00
体重増加速度 (g day ⁻¹)	時期	-1291.8	6	2593.9	0	1.00
	null	-1469.4	3	2944.3	350.4	0.00

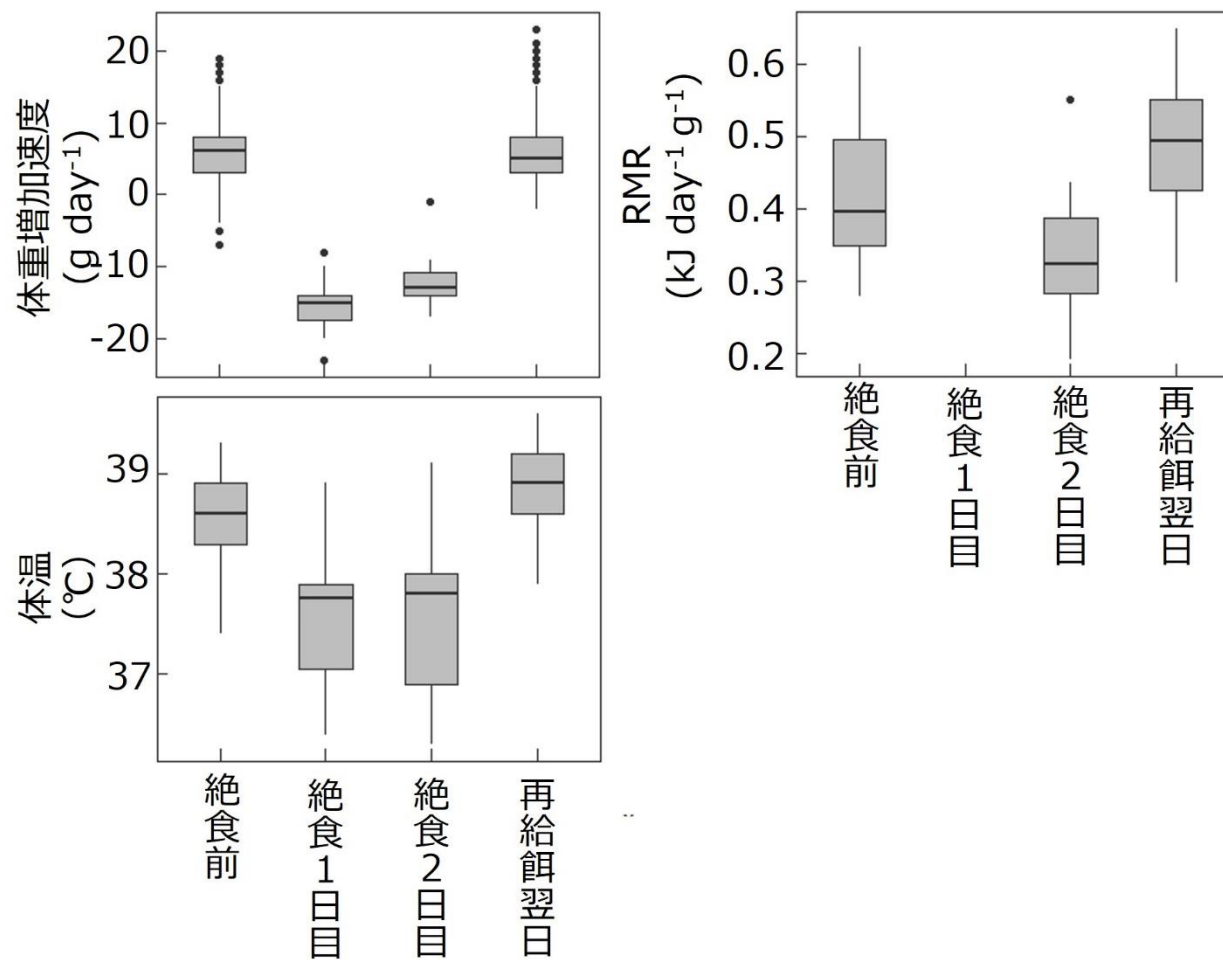


図 3-3. 短期絶食群における各期間の体重増加速度と体重当たりの RMR, 体温の箱ひげ図. 横線は中央値, 縦線の始点と終点はそれぞれ最小値と最大値を示す.

2) 長期低栄養群

24 日間の低栄養期間においては対照群で延べ 17 羽 (7 個体), 長期低栄養群で延べ 16 羽 (9 個体), 平均栄養期間においては対照群で延べ 9 羽 (6 個体), 長期低栄養群で延べ 20 羽 (8 個体) について RMR の測定をした (付表 3-2). 体重当たりの RMR を説明するモデルとして, 処理と時期の交互作用が含まれたモデルが選択された (表 3-2). 対照群における体重当たりの RMR は測定開始日齢から 35 日齢にかけて低下し, 36 日齢以降から 50 日齢にかけて上昇したので, 低栄養相当期よりも高齢になった平均栄養相当期のほうが RMR は若干高かった. 一方, 長期低栄養群における体重当たり RMR も測定開始日齢から 35 日齢にかけて低下したが, 36 日齢以降も 10 日間ほど低い状態が続き (図 3-4), 低栄養期と平均栄養期で大差なかった (図 3-4). 長期低栄養群における体重当たりの RMR は, いずれの期間でも対照群よりも低かった (表 3-3). 体温を説明するモデルでも処理と時期の交互作用が含まれたモデルが選択された (表 3-2). 対照群における体温は日齢によらず $38.6 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$ と一定だったが, 長期低栄養群の雛の体温は低栄養期では徐々に低下し, 平均栄養期では対照群と同程度まで上昇した (図 3-3). 低栄養期には対照群より 0.7°C 低く, 平均栄養期には同じになった (表 3-3).

3) 2021 年と各群におけるアロメトリー比較

$\text{Log}_{10}\text{RMR}$ を応答変数に, Log_{10} 体重と群 (2021 年, 対照群, 長期低栄養群の低栄養期, 長期低栄養群の平均栄養期, 絶食群の絶食前, 絶食群の絶食中, 絶食群の再給餌翌日) を応答変数とした GLM では, Log_{10} 体重と群の効果が両方含まれたモデルが選ばれた (表 3-4). 十分な給餌を受けていた対照群と絶食前, 長期的低栄養群の平均栄養期ではアロメトリー指数がそれぞれ 0.93 と 0.92, 1.0 だった (図 3-4a, 表 3-5). 絶食中と長期低栄養群の低栄養期のアロメトリー指数は 0.17 と -0.47 と小さく, 有意な関係が得られなかった (図 3-4b). 絶食後と低栄養状態だったと考えられる 2021 年ではアロメトリー指数はそれぞれ 0.60 と 0.49 となり, 平均的な給餌量を与えられていた時と絶食及び長期低栄養群の低栄養期におけるアロメトリー指数の中間の値となった (図 3-4c).

表 3-2. 長期低栄養群短期的絶食における，体重当たりの RMR と体温を応答変数に，群（対照群，長期低栄養群）と時期（低栄養期，平均栄養期），群と期間の交互作用を説明変数に，個体を変量効果とした一般化線形混合モデルにおけるモデル選択の結果.

応答変数	モデル	対数尤度	df	AIC	Δ AIC	Akaike weight
RMR ($\text{kJ}^{-1} \text{ day}^{-1} \text{ g}^{-1}$)	処理群×時期	66.30	6	-120.59	0	0.630
	処理群	63.41	4	-118.82	1.77	0.260
	処理群+時期	63.42	5	-116.84	3.75	0.097
	null	49.04	3	-112.08	8.51	0.009
	時期	59.14	4	-110.29	10.3	0.004
体温 ($^{\circ}\text{C}$)	処理群×時期	-206.95	8	429.92	0	1.000
	時期	-218.92	5	447.85	13.32	0.000
	処理群+時期	-218.21	6	448.44	13.91	0.000
	null	-234.87	3	475.74	41.21	0.000
	処理群	-234.34	4	476.7	42.17	0.000

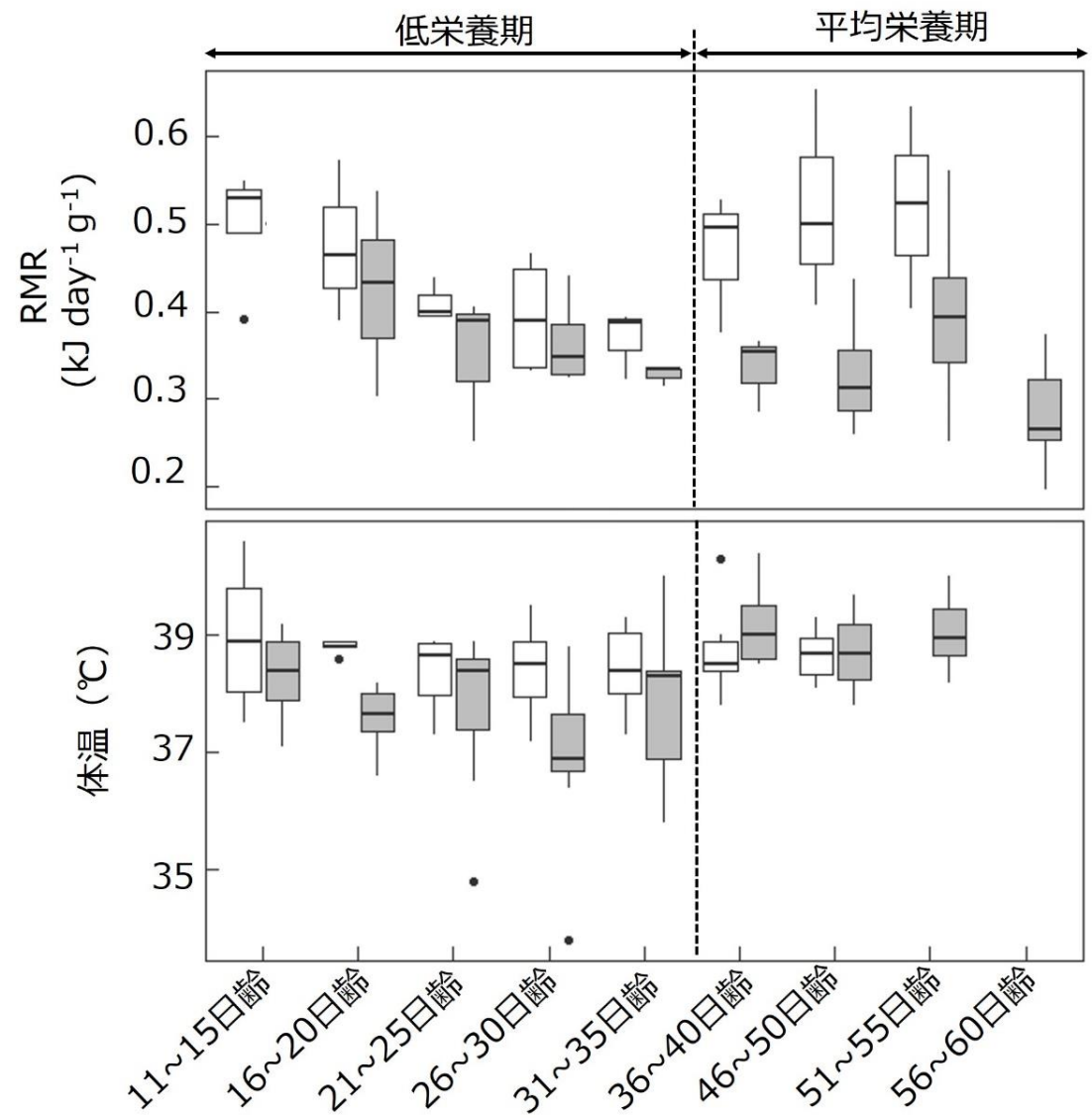


図3-4. 長期低栄養群（1日30g給餌，影付き）と対照群（1日60g給餌，白抜き）における体重当たりのRMRと体温の日齢に伴う推移。

表 3-3. 対照群と長期低栄養群における，低栄養期と平均栄養期における RMR と体温の平均値と標準偏差. 対照群は常に平均栄養に相当する給餌を受けているが，低栄養群との比較のため，低栄養群の低栄養期，平均栄養期に相当する日齢の期間を低栄養期，平均栄養期として示している.

	対照群		低栄養群	
	低栄養期	平均栄養期	低栄養期	平均栄養期
RMR (kJ g ⁻¹ h ⁻¹)	0.043±0.077 (N=17)	0.050±0.097 (N=9)	0.038±0.085 (N=16)	0.034±0.087 (N=20)
体温 (°C)	38.6±0.69 (N=50)	38.7±0.61 (N=18)	37.9±0.53 (N=71)	38.9±0.35 (N=38)

表 3-4. $\text{Log}_{10}\text{RMR}$ を応答変数に, Log_{10} 体重と群 (2021 年, 対照群, 長期低栄養群の低栄養期, 長期低栄養群の平均栄養期, 絶食群の絶食前, 絶食群の絶食中, 絶食群の再給餌翌日) を応答変数とした GLM の結果.

応答変数	モデル	対数尤度	df	AIC	Δ AIC	Akaike weight
$\text{Log}_{10}\text{RMR}$	Log_{10} 体重+群	117.29	9	-216.58	0	1.00
	群	95.18	8	-174.36	42.22	0.00
	Log_{10} 体重	82.33	3	-158.66	57.92	0.00
	null	24.51	2	-45.02	171.56	0.00

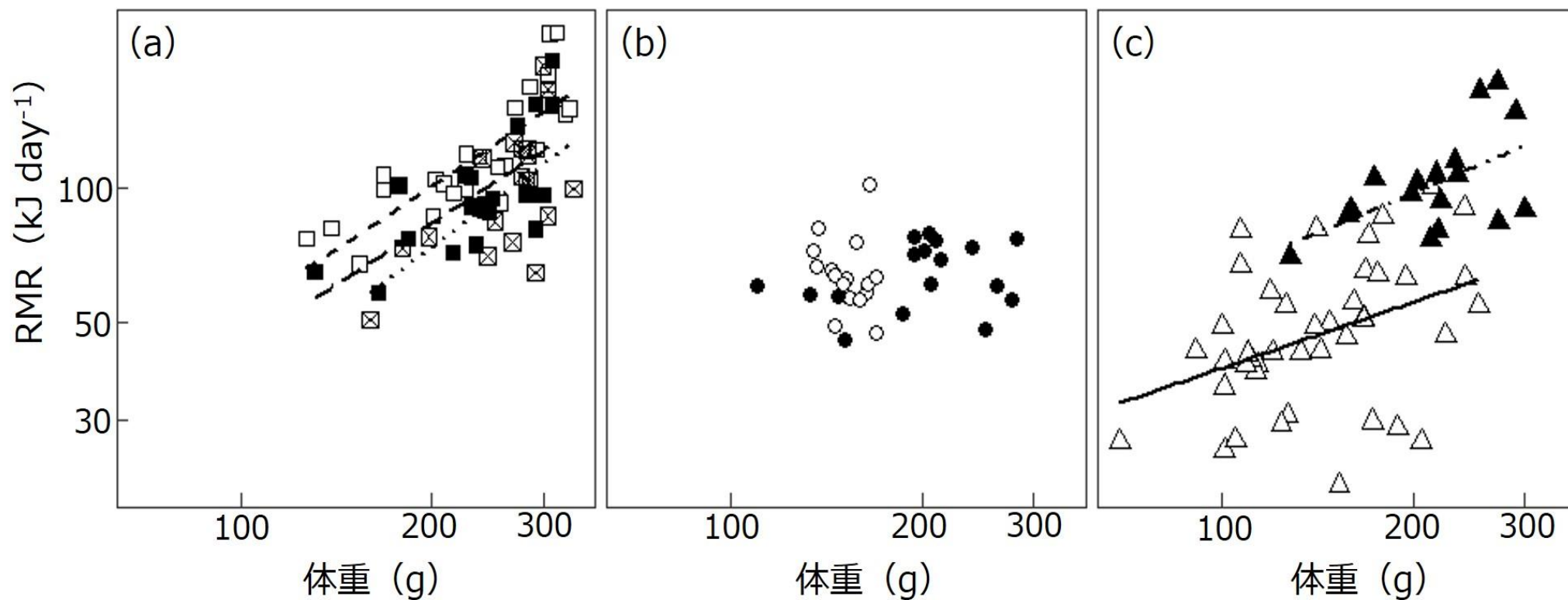


図 3-4. (a) 本研究の対照群 (---□---) と絶食前 (—■—), 長期低栄養群—平均栄養期 (…☒…), (b) 長期低栄養群—低栄養期 (○), 絶食中 (●), (c) 2021 年 (—△—) と絶食後 (・—▲・) における RMR と体重の各アロメトリー

表 3-5. 本実験における各実験群の給餌エネルギー量とアロメトリー式 $\text{Log}_{10}\text{RMR (kJ day}^{-1}) = a + b\text{Log}_{10}\text{BM (g)}$ についての a と b, 及びそれから推定される 200g 時の RMR.

	給餌エネルギー量 (kJ day ⁻¹)	a	b	200g 時の推定 RMR (kJ day ⁻¹)
2021 年	83.7	0.6	0.49	54.6
絶食前	289.8	-0.2	0.92	83.4
絶食中	0	1.4	0.17	62.8
絶食後	289.8	0.6	0.60	97.2
対照群	289.8	-0.2	0.93	90.3
長期的低栄養群－低栄養期	144.9	2.8	-0.47	49.9
長期的低栄養群－平均栄養期	289.8	-0.6	1.05	66.1

3・4 考察

1) 短期的絶食の影響

RMR と体温のいずれも、2 日間の短期的絶食中低下し、再給餌をするとすみやかに絶食前にもどった。短期的絶食中は RMR を維持エネルギーの分だけとし、蓄積エネルギーの使用を最低限にしていると考えられる。絶食 1 日目-2 日目の体重減少率は平均 11.8 g day^{-1} であった。脂肪のエネルギー密度は 38 kJ g^{-1} であるため (Ricklefs et al. 1980), 体重減少分が全て脂肪だった場合変換効率 (75%, Ricklefs et al. 1980) と蓄積組織における水分率 (10%) を加味して 302 kJ , 普通の飢餓状態での体重減少として考えられる脂肪 96%, タンパク質 4% の場合 (Robin et al. 1988) 394 kJ のエネルギーが得られる。一方, 絶食 2 日目の RMR は 203.8 kJ であるので, 体重減少から得られたエネルギー量で十分このエネルギー代謝を賄うことができたと考えられる。

絶食中の体温は 37.6°C であり, 給餌されている時より 0.9°C 体温を低下させていた。メンフクロウ *Tyto alba* は絶食 3 日目で 36.8°C まで (Thouzeau et al. 1999), 体重が維持されるように餌量を制限されたヨーロッパヒメウの雛は 36.1°C まで体温を低下 (Moe et al. 2004) させており, ウトウの雛の絶食時における体温低下の程度は, この範囲に入る。Klaassen et al. (1989) におけるキョクアジサシで求められた雛の熱コンダクタンスを体重から説明する式 ($\text{mLO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$) = $1.21 \times \text{体重 (g)}^{-0.486}$ に本研究の体重 (絶食中の体重は平均で 203.0 g) を使うと, 絶食中の熱コンダクタンスは $0.091 \text{ mLO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ となる。絶食中は体温を 0.9°C 低下させたので, この時 $0.039 \text{ kJ day}^{-1}$ 節約していたことになる。短期的絶食中の体温の低下によるエネルギー消費量の節約は, その時の RMR (64.4 kJ day^{-1}) に比べると僅かであり, 体温低下の寄与は小さく, 成長を止めていたことや別の要因が RMR の低下に関係していたのだろう (Moe et al. 2004)。

2) 長期的低栄養の影響

長期低栄養群における低栄養期の RMR と体温は, 予想通り対照群よりも常に低かった。体重当たりの RMR で比較をすると, 長期低栄養群における低栄養期の平均 RMR は $0.384 \text{ kJ day}^{-1} \text{ g}^{-1}$ まで低下していた。低栄養期には体温も低下させ

ていた。低栄養期の日齢は 13–60 日であったので、20 日齢と 30 日齢の体重を、先のキョクアジサシの雛の熱コンダクタンス推定式 (Klaassen et al. 1989) にそれぞれ代入すると (20 日齢 : 134.8 g, 30 日齢 : 149 g), 熱コンダクタンスはそれぞれ 0.11, 0.10 mL O₂ h⁻¹ °C⁻¹ となる。20 日齢では 1.2°C, 30 日齢では 1.5°C 低下していたのでそれぞれ 0.064, 0.077 kJ day⁻¹ 節約していたことになる。これは対照群における 16–20 日齢の 99 kJ day⁻¹ と 26–30 日齢の 104 kJ day⁻¹ のそれぞれ 0.065% と 0.074% にしか相当しないので、体温の低下による RMR の低下は非常に僅かであると考えられる。

長期低栄養群の平均栄養期では、体重当たりの RMR は対照群よりも低い状態を保っていた。これは、3 日間絶食させたラットが再給餌を行っても低い酸素消費速度を保っていた先行研究と同様の結果である (Rothwell & Elizabeth 1983)。このようになら発育初期の環境がその後の生理機能に影響することは、ヒトをはじめとした哺乳類や鳥類で知られている (Lindström 1999, Bennett & Bennett 2001)。ウトウの雛も、低栄養期間が長期間になると何らかのメカニズムから、低い RMR を維持するようになり、飢餓に適応していたのかもしれない。本研究では、これまでヒトやラットで調べられてきた、発育初期での長期間の飢餓に対する生理的な応答を、自然条件下の野生動物でも示すことが示唆された。

長期低栄養群の低栄養期における雛の体温は対照群よりも低かったが、平均栄養期では対照群と同程度まで上昇した。長期低栄養群の平均栄養期における雛の日齢は 36–62 日齢で、体重は 138–325 g と低栄養期 (11–35 日齢, 112–174 g) より大きく、熱伝導率が小さくなっていたことが考えられる (Klaassen et al. 1989)。また、脂肪の熱伝導率は 0.21 W m⁻¹ °C⁻¹ であり、皮膚 (0.34 W m⁻¹ °C⁻¹) の 1.6 倍、筋肉 (0.50 W m⁻¹ °C⁻¹) の 2.3 倍と断熱性に優れている (Whittow 1986b)。長期低栄養群の平均栄養期における雛は脂肪を蓄積していたことが予想されるため、対照群と同程度まで体温を上昇させることができたのは、体サイズが大きくなったことによる熱伝導率の低下と脂肪による断熱性によって、体温を維持するエネルギーが制限中よりも少なくなったためかもしれない。

3) 2021 (低栄養) 年と本実験の RMR の比較

2021 年においてウトウが雛に持ち帰った餌荷エネルギーは 99.7±67.6 kJ であり、

給餌頻度は一親あたり 0.42 回/日であった (酒井 2023)。雛は両親から給餌をされるので、雛が 1 日に得られるエネルギー量は $99.7 \text{ (kJ)} \times 0.42 \text{ (回/日)} \times 2 = 83.7 \text{ kJ}$ となる。一方、本研究では、長期低栄養群の低栄養期にはイカナゴを 1 日 30 g 与えたので、それをエネルギー換算すると 144.9 kJ であった。そのため 1 日給餌量は 2021 年は本研究の長期低栄養群の低栄養期の 58% と低かった。体重当たりの RMR は、2021 年で $0.353 \text{ kJ day}^{-1} \text{ g}^{-1}$ (第 2 章)、本研究の長期低栄養群の低栄養期で $0.385 \text{ kJ day}^{-1} \text{ g}^{-1}$ となっており、給餌エネルギー量が低い 2021 年の方が長期的飢餓群の低栄養期よりもわずかに低かった。

本章では十分な給餌を受けていた対照群と絶食前、長期的低栄養群の平均栄養期ではアロメトリー指数がそれぞれ 0.93 と 0.92, 1.0 だった (図 3-4a)。成鳥では、RMR と体重におけるアロメトリーの指数は約 0.73 である (Lasiewski & Dawson 1967; Aschoff & Pohl 1970) が、成長中の雛のアロメトリー指数は 1 近くになることがある (Kuenzel & Kuenzel 1977)。これは、RMR には成長に使われるエネルギーも含まれるため、成長中の雛の RMR は成鳥から予想されるよりも高くなり、その結果アロメトリーの傾きが大きくなる (アロメトリー指数が大きくなる) と考えられている (Whittow 1986)。第 2 章での自然条件下でのウトウ雛のアロメトリー指数は 0.49 と低く、これはウトウの成熟が他種と比較して遅いことが要因であると考えられた。しかし、平均的な給餌量を与えるとアロメトリー指数は 1 近くなったため、2021 年は低栄養状態であったために成熟が遅くなりアロメトリー指数が小さくなっていたと考えられる。

絶食中、長期低栄養の低栄養期におけるアロメトリー指数はそれぞれ 0.17 と 0.47 と小さく、有意な関係が得られなかった (図 3-4b)。アロメトリー指数が 0 に近い、つまり傾きが 0 に近いということは、体サイズが大きい個体ほど予想される RMR よりも低下率が大きくなっていたと考えられる。短期絶食群において、絶食前の RMR に対する絶食中の RMR の割合と絶食前の体重の関係について単回帰分析を行った結果、体重が重いほど絶食前の RMR に対する絶食中の RMR の割合が低くなる、つまり体重が重いほど RMR を大きく低下させていたことが分かった ($P < 0.01$, $R^2 = 0.44$, 図 3-5)。また、エトピリカ、ツノメドリ、ウミオウム、エトロフウミスズメの雛は、40 時間の絶食をしてもアロメトリー指数は絶食前とほぼ同じであった (Kitaysky 1999)。これらの 4 種は絶食を経験

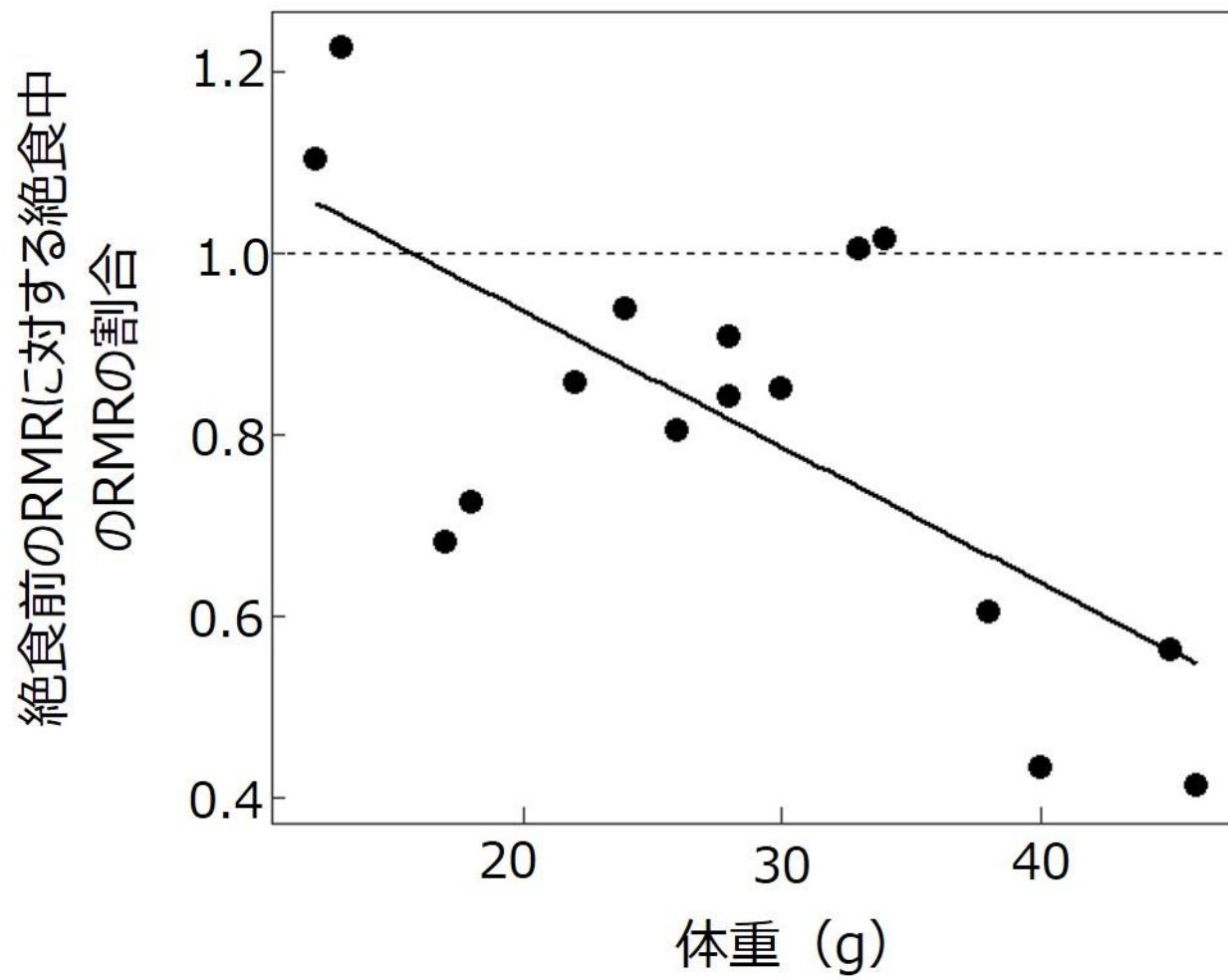


図 3-5. 短期絶食群における絶食前の RMR に対する絶食中の RMR の割合と絶食前の体重の関係

すると、絶食前から一定の割合で RMR を低下させるのに対し、ウトウの雛は絶食や低栄養になると、体サイズが大きい個体ほど RMR を大きく減らしていたことが示唆された。

詳しいメカニズムは不明であるが、ウトウ雛の絶食中及び低栄養期での特異的なアロメトリー指数は、ウトウ雛の低い RMR が要因であると考えられる。60 g 毎日給餌された対照群の体重 200 g 時の推定 RMR はアロメトリー式から 90.3 kJ day^{-1} であり、これは飽食状態のエトピリカ・ツノメドリの $297.1 \text{ kJ day}^{-1}$ 、飽食状態のウミオウム・エトロフウミスズメの $352.3 \text{ kJ day}^{-1}$ のそれぞれ 30% と 25% と小さい。ウトウの雛は RMR が元々小さいため、体サイズが小さい時はそれ以上 RMR を下げることができないが、体サイズが大きくなり RMR も大きくなると絶食や低栄養時には RMR を下げることができるのかもしれない。

短期絶食群の再給餌翌日と 2021 年の自然条件下でのウトウ雛のアロメトリー指数はそれぞれ 0.60 と 0.49 であり、対照群のそれよりもやや低かった。ヨーロッパパヒメウの雛でも、4 日間体重が維持される程度に給餌量を制限されたときのアロメトリー指数は、対照群が 0.87 であったのに対し 0.66 に低下していた (Moe et al. 2004)。この 4 日間の給餌量制限は、本研究の長期低栄養群の給餌量制限期間 (24 日間) と比べると比較的軽度の給餌量制限であったかもしれない。このように、絶食や長期低栄養ほど強度の給餌量制限ではなくとも、比較的軽度の給餌量制限を受けていてもアロメトリー指数は変化する。

以上より、RMR と体重のアロメトリー指数は飢餓状態になるにしたがって小さくなる。本研究におけるこれらの結果は、ウトウの雛は短期的絶食・長期的低栄養状態では、RMR を単純に一定比率下げるのではなく、何らかの方法で質的にも調整している可能性があり、そのメカニズムの解明は今後の課題である。BMR や RMR は動物の基盤となる生理的要素であり、そのアロメトリーを算出することで比較が容易になるためアロメトリーの算出は重要である。しかしながら本研究のように、栄養状態でアロメトリー指数は大きく変動するため、野生下での測定をする場合は注意が必要である。

4) 給餌量と代謝速度の関係

RMR と給餌エネルギー量との関係を調べるため、各群の給餌量と各アロメトリー式から算出した 200 g 時の推定 RMR をプロットすると、1 日給餌量が少なくなるにつれて直線的に RMR は低下した (図 3-6)。これは RMR が取り込みエネルギー自体に大きく依存し、給餌エネルギー量によって RMR は大きく変わること示唆している。給餌エネルギー量によって RMR が柔軟に変化していたことは、同時に成長や自己維持のためのエネルギー分配も変化していたと考えられる。また、給餌量が 0 の時のウトウ雛の RMR は、エトピリカ・ツノメドリとウミオウム・エトロフウミスズメのそれぞれ 40%と 25%であり、絶食時のウトウの雛は他種と比較してより低い水準まで RMR を低下させていた。

通常給餌時から絶食時の RMR の低下率は、ウトウの場合は 25%であり、同じ魚食性のエトピリカ・ツノメドリ (47%, Kitaysky, 1999 より計算) よりも小さく、プランクトン食のウミオウム・エトロフウミスズメ (29%) に近い値となった。これは、ウトウ雛の RMR が元々低いためだと考えられる。60 g 毎日給餌された対照群の体重 200 g 時の推定 RMR はアロメトリー式から 90.3 kJ day^{-1} であり、これは飽食状態のエトピリカ・ツノメドリの $297.1 \text{ kJ day}^{-1}$ 、飽食状態のウミオウム・エトロフウミスズメの $352.3 \text{ kJ day}^{-1}$ のそれぞれ 30%と 25%と小さい。40 時間絶食させたウミスズメ科雛でのアロメトリー式から、絶食中の体重 200 g の雛の推定 RMR は、エトピリカ・ツノメドリで $156.3 \text{ kJ day}^{-1}$ 、ウミオウム・エトロフウミスズメでは $248.7 \text{ kJ day}^{-1}$ であり (Kitaysky, 1999)、ウトウの絶食中の体重 200 g 時の推定 RMR は 62.8 kJ day^{-1} なので、それぞれこれらの 40%と 25%と小さい。

この低い RMR については、第 2 章で述べたように、遅い成長速度といったウトウの特性が効いていると考えられる。絶食時の RMR 低下の程度には、野外で食べている餌の予測可能性ばかりではなく、何らかの生理的な制約がかかっている可能性があることを本研究は示唆する。

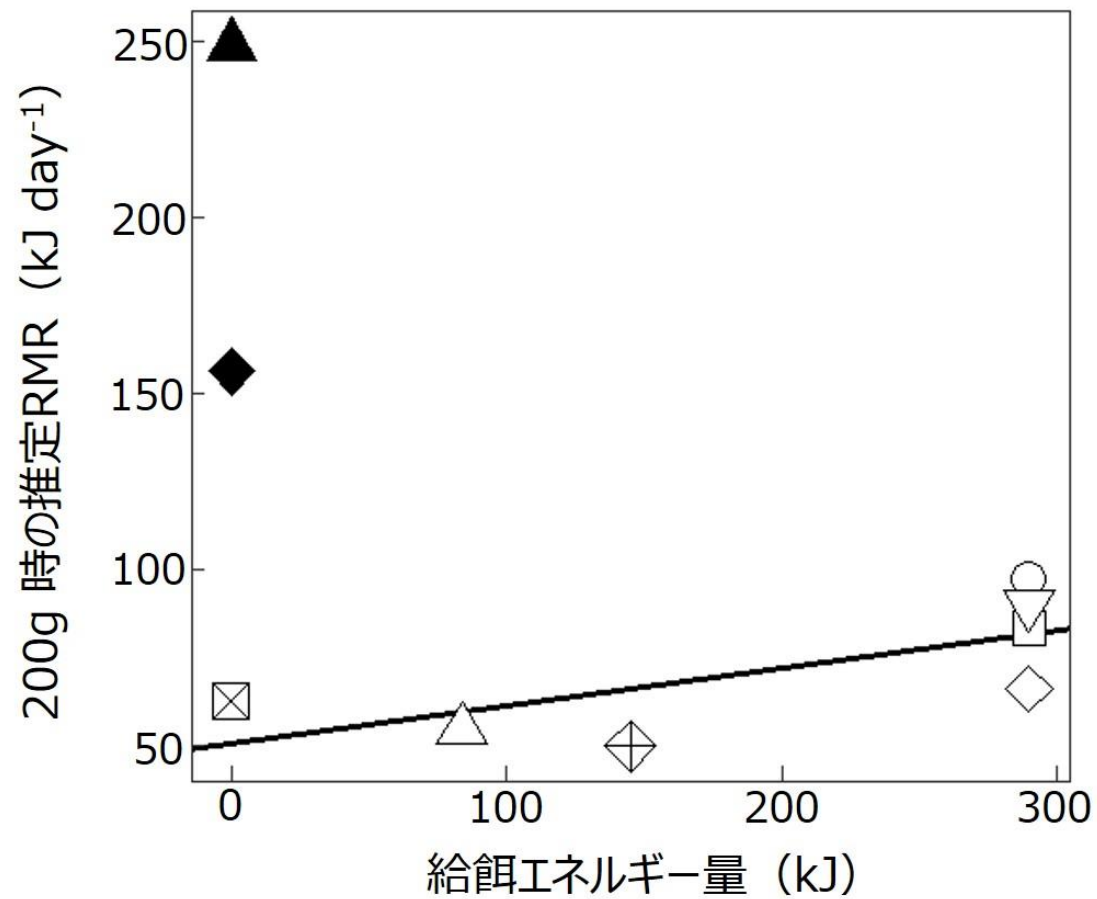


図 3-6. 本研究における, 対照群 (▽), 長期低栄養群低栄養期 (⊕), 長期低栄養群平均栄養期 (◇), 短期絶食群絶食中 (⊠), 短期絶食群絶食前 (□), 短期絶食群絶食後 (○) と 2021 年自然条件下 (△) におけるウトウ雛の 200g 時の推定 RMR と給餌エネルギー量の関係 (直線回帰は, $Y=50.9+0.11*x$, $R^2=0.50$, $P=0.073$). ◆と▲は Kitaysky (1999) におけるエトピリカ・ツノメドリ, ウミオウム・エトロフウミスズメの 200 g 時の推定 RMR をそれぞれのアロメトリー式から算出して示している.

付表3-1. 短期絶食群における、個体ID、期間（絶食前、絶食2日目、再給餌翌日）、測定日、日齢、RMR測定前後での体重(g)と測定されたRMR. 絶食中に巣立ちをした個体のRMRは絶食前のみとなっている.

ID	時期	測定日	測定時刻	日齢	体重 (g)		RMR(kJ day ⁻¹)
					測定前	測定後	
F1	絶食前	6月5日	9:00-11:00	26	231	228	105.4
F1	絶食2日目	6月7日	11:00-13:00	28	194	193	71.2
F1	再給餌翌日	6月8日	11:00-13:00	29	219	205	80.6
F10	絶食前	5月24日	9:00-11:00	13	165	161	58.2
F10	絶食2日目	5月26日	9:00-11:00	15	133	131	57.9
F10	再給餌翌日	5月27日	9:00-11:00	16	160	156	89.2
F10	絶食前	6月26日	9:00-11:00	46	310	305	153.3
F10	絶食2日目	6月28日	11:00-13:00	48	277	277	55.9
F10	再給餌翌日	6月29日	11:00-13:00	49	300	397	89.2
F2	絶食前	6月5日	11:00-13:00	28	231	231	91.1
F2	絶食2日目	6月7日	13:00-15:00	30	201	201	72.1
F2	再給餌翌日	6月8日	13:00-15:00	31	218	213	107.6
F3	絶食前	6月1日	11:00-13:00	22	216	212	71.5
F3	絶食2日目	6月3日	11:00-13:00	24	186	184	52.4
F3	再給餌翌日	6月4日	11:00-13:00	25	199	196	97.2
F3	絶食前	6月17日	11:00-13:00	38	273	269	137.6

F3	絶食 2 日目	6 月 19 日	11:00-13:00	40	240	238	73.7
F3	再給餌翌日	6 月 20 日	11:00-13:00	41	255	252	165.5
F4	絶食前	6 月 1 日	13:00-15:00	24	235	234	74.6
F4	絶食 2 日目	6 月 3 日	13:00-15:00	26	206	205	61.1
F4	再給餌翌日	6 月 4 日	13:00-15:00	27	213	212	76.5
F4	絶食前	6 月 17 日	13:00-15:00	40	292	289	154.3
F4	絶食 2 日目	6 月 19 日	9:00-11:00	42	262	262	60.6
F4	再給餌翌日	6 月 20 日	13:00-15:00	43	272	268	172.9
F5	絶食前	5 月 28 日	9:00-11:00	18	184	181	76.9
F5	絶食 2 日目	5 月 30 日	9:00-11:00	20	151	151	45.7
F5	再給餌翌日	5 月 31 日	11:00-13:00	21	174	170	105.2
F5	絶食前	6 月 13 日	11:00-13:00	34	247	241	88.5
F5	絶食 2 日目	6 月 15 日	11:00-13:00	36	210	210	76.3
F5	再給餌翌日	6 月 16 日	9:00-11:00	37	235	230	107.0
F5	絶食前	6 月 30 日	9:00-11:00	51	300	299	96.3
F6	絶食前	5 月 28 日	11:00-13:00	17	178	173	101.5
F6	絶食 2 日目	5 月 30 日	11:00-13:00	19	147	144	57.0
F6	再給餌翌日	5 月 31 日	13:00-15:00	20	158	156	87.1
F6	絶食前	6 月 13 日	13:00-15:00	33	237	234	90.9

F6	絶食 2 日目	6 月 15 日	13:00-15:00	35	205	204	79.1
F6	再給餌翌日	6 月 16 日	11:00-13:00	36	221	217	93.9
F6	絶食前	6 月 30 日	11:00-13:00	50	292	287	80.9
F6	絶食 2 日目	7 月 2 日	11:00-13:00	52	282	278	76.7
F6	再給餌翌日	7 月 3 日	13:00-15:00	53	290	287	148.2
F7	絶食前	6 月 9 日	11:00-13:00	30	250	246	94.7
F7	絶食 2 日目	6 月 11 日	11:00-13:00	32	214	213	69.2
F7	再給餌翌日	6 月 12 日	11:00-13:00	33	233	228	114.7
F7	絶食前	7 月 2 日	9:00-11:00	53	310	310	193.1
F8	絶食前	6 月 9 日	13:00-15:00	28	226	223	106.8
F8	絶食 2 日目	6 月 11 日	13:00-15:00	30	194	192	77.5
F8	再給餌翌日	6 月 12 日	13:00-15:00	31	203	200	103.0
F8	絶食前	6 月 26 日	11:00-13:00	45	282	279	97.0
F8	絶食 2 日目	6 月 28 日	9:00-11:00	47	252	251	48.0
F8	再給餌翌日	6 月 29 日	9:00-11:00	48	273	267	83.9
F9	絶食前	5 月 24 日	11:00-13:00	12	131	128	64.8
F9	絶食 2 日目	5 月 26 日	11:00-13:00	14	110	110	60.5
F9	再給餌翌日	5 月 27 日	13:00-15:00	15	128	124	70.3

付表 3-2. 長期低栄養群における測定結果.

ID	群	時期	測定日	測定時刻	日齢	体重 (g)		RMR (kJ day ⁻¹)
						測定前	測定後	
Ct7	対照群	低栄養期	5月24日	13:00-15:00	12	139	135	72.8
Ct3	対照群	低栄養期	5月17日	13:00-15:00	13	154	151	60.4
Ct1	対照群	低栄養期	5月25日	11:00-13:00	15	168	167	90.1
Ct2	対照群	低栄養期	5月25日	13:00-15:00	15	127	126	69.7
Ct4	対照群	低栄養期	5月27日	11:00-13:00	19	201	199	78.3
Ct6	対照群	低栄養期	5月29日	13:00-15:00	19	203	201	94.3
Ct2	対照群	低栄養期	5月30日	13:00-15:00	20	168	167	96.3
Ct8	対照群	低栄養期	6月1日	9:00-11:00	22	209	203	91.6
Ct7	対照群	低栄養期	6月4日	9:00-11:00	23	217	212	86.6
Ct4	対照群	低栄養期	6月2日	11:00-13:00	25	226	223	88.7
Ct6	対照群	低栄養期	6月6日	13:00-15:00	27	238	235	105.2
Ct2	対照群	低栄養期	6月7日	9:00-11:00	28	227	221	105.6
Ct3	対照群	低栄養期	6月2日	9:00-11:00	29	243	237	82.3
Ct8	対照群	低栄養期	6月9日	9:00-11:00	30	244	239	81.0
Ct1	対照群	低栄養期	6月10日	11:00-13:00	31	261	257	101.3
Ct4	対照群	低栄養期	6月10日	13:00-15:00	33	254	253	100.0
Ct7	対照群	低栄養期	6月14日	13:00-15:00	33	257	252	83.1

Ct6	对照群	平均栄養期	6月15日	9:00-11:00	36	286	282	151.0
Ct2	对照群	平均栄養期	6月17日	9:00-11:00	38	271	266	134.4
Ct3	对照群	平均栄養期	6月12日	9:00-11:00	39	293	290	110.1
Ct6	对照群	平均栄養期	6月27日	11:00-13:00	46	325	320	132.3
Ct3	对照群	平均栄養期	6月20日	9:00-11:00	47	307	305	200.3
Ct8	对照群	平均栄養期	6月28日	13:00-15:00	49	305	303	152.4
Ct1	对照群	平均栄養期	6月30日	13:00-15:00	51	330	325	133.2
Ct2	对照群	平均栄養期	7月1日	13:00-15:00	52	305	300	159.7
Ct4	对照群	平均栄養期	7月1日	11:00-13:00	54	315	315	199.4
L6	長期低栄養群	低栄養期	5月25日	9:00-11:00	13	165	162	92.2
L10	長期低栄養群	低栄養期	5月26日	13:00-15:00	16	137	135	73.5
L6	長期低栄養群	低栄養期	5月28日	13:00-15:00	16	157	156	68.0
L7	長期低栄養群	低栄養期	5月29日	9:00-11:00	17	146	145	44.2
L3	長期低栄養群	低栄養期	5月29日	11:00-13:00	19	135	133	65.1
L8	長期低栄養群	低栄養期	5月31日	9:00-11:00	20	152	150	56.2
L5	長期低栄養群	低栄養期	6月2日	13:00-15:00	23	144	143	58.4
L2	長期低栄養群	低栄養期	6月3日	9:00-11:00	24	146	145	56.8
L6	長期低栄養群	低栄養期	6月6日	9:00-11:00	25	169	166	42.6
L1	長期低栄養群	低栄養期	6月5日	13:00-15:00	26	136	136	59.9
L8	長期低栄養群	低栄養期	6月6日	11:00-13:00	26	154	154	50.7

L7	長期低栄養群	低栄養期	6月10日	9:00-11:00	29	163	161	52.8
L4	長期低栄養群	低栄養期	6月8日	9:00-11:00	30	150	148	54.9
L10	長期低栄養群	低栄養期	6月11日	9:00-11:00	32	164	162	55.0
L3	長期低栄養群	低栄養期	6月13日	9:00-11:00	34	159	156	50.1
L8	長期低栄養群	低栄養期	6月14日	11:00-13:00	34	169	169	56.5
L4	長期低栄養群	平均栄養期	6月14日	9:00-11:00	36	160	158	45.6
L5	長期低栄養群	平均栄養期	6月16日	13:00-15:00	37	180	177	65.9
L9	長期低栄養群	平均栄養期	6月19日	13:00-15:00	40	198	198	70.0
L6	長期低栄養群	平均栄養期	6月27日	9:00-11:00	46	244	242	80.5
L10	長期低栄養群	平均栄養期	6月26日	13:00-15:00	47	245	242	63.6
L1	長期低栄養群	平均栄養期	6月27日	11:00-13:00	48	241	237	105.2
L3	長期低栄養群	平均栄養期	6月29日	11:00-13:00	50	252	249	74.8
L7	長期低栄養群	平均栄養期	7月2日	13:00-15:00	51	282	282	93.9
L5	長期低栄養群	平均栄養期	7月1日	9:00-11:00	52	268	265	67.5
L6	長期低栄養群	平均栄養期	7月4日	13:00-15:00	53	305	300	149.4
L7	長期低栄養群	平均栄養期	7月5日	11:00-13:00	54	300	298	168.1
L9	長期低栄養群	平均栄養期	7月3日	11:00-13:00	54	278	275	110.4
L1	長期低栄養群	平均栄養期	7月4日	11:00-13:00	55	270	268	113.7
L3	長期低栄養群	平均栄養期	7月4日	9:00-11:00	55	277	277	95.3
L4	長期低栄養群	平均栄養期	7月3日	9:00-11:00	55	283	280	110.1

L10	長期低栄養群	平均栄養期	7月5日	13:00-15:00	56	286	283	92.2
L5	長期低栄養群	平均栄養期	7月5日	9:00-11:00	56	284	279	106.4
L6	長期低栄養群	平均栄養期	7月11日	9:00-11:00	60	335	335	89.0
L3	長期低栄養群	平均栄養期	7月11日	11:00-13:00	62	292	288	57.6
L9	長期低栄養群	平均栄養期	7月11日	13:00-15:00	62	305	303	77.3

4章 ウトウ雛の短期絶食・長期低栄養に対する形態的応答

4・1 はじめに

成長中の動物は餌から得られたエネルギーの多くを成長へ配分する。成長中であっても、彼らは、餌の利用可能性の変化によって、短期的絶食や長期的低栄養状態に直面することがある。こうした餌量の制限に対しては、一般に成長を遅くするが、餌条件が回復し餌量制限が解除されると、餌量の制限を受けていなかった場合に予想される親離れ時期（鳥類では巣立ち）でのサイズを達成するにはふたつの方法があり、ひとつは制限解除後に、成長速度を餌量の制限を受けていない個体よりも大きくする方法で、もうひとつは、成長速度は餌量の制限を受けていない個体と同程度のまま、成長期間を延長する方法である（図 4-1）。ひとつめのパターンは“追いつき成長”と呼ばれ、哺乳類や鳥類、魚類や植物での報告がある（Wilson & Osbourn 1960, McNaughton 1983, Ali et al. 2003, 第1章）。こうした追いつき成長は、短期的絶食や長期低栄養状態に陥った場合でも、成体になる時期を遅らせることなく越冬や翌年の繁殖にそなえるための適応であると考えられる（Metcalf & Monaghan 2001）。しかしこれを成し遂げるためのメカニズムなどはよくわかっておらず、その理解には実験的なアプローチが必要である。

海鳥の雛も成長の過程で様々な給餌量の制限を受ける（第1章）。例えば、巣穴に留まり親鳥からの給餌で成長するハイイロウミツバメの雛は、海上が悪天候になることで親鳥が数日巣に戻らずに絶食状態に陥る（Boersma et al., 1980）。アオミズナギドリ *Halobaena caerulea* は、雛に頻繁に給餌するために繁殖地近い海域に採食に出かける短距離トリップと、餌生物が豊富な繁殖地から遠い海域に採食に出かける長距離トリップを繰り返すので、その間雛は飢餓状態となる（Weimerskirch et al. 2003）。キングペンギンの雛は、孵化してから3-4ヵ月経過すると厳冬期に入り、4-6ヵ月程の絶食に耐えなければならない（Cherel & Le Maho 1985）。研究例は少ないが、海鳥の雛においても給餌量制限後の追いつき成長についていくつか報告がある。野生下のキングペンギンの雛

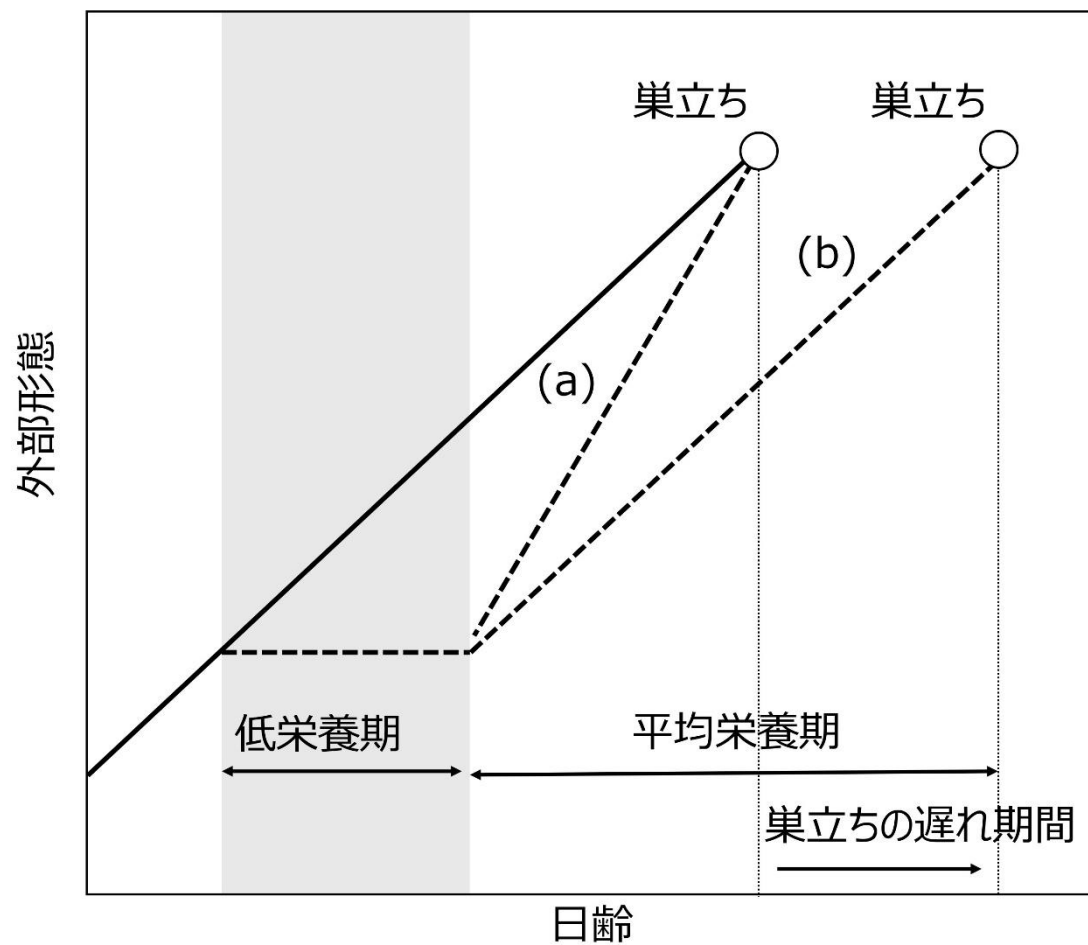


図 4-1. 親から給餌を受ける鳥類の雛における追いつき成長の模式図. 実線は給餌量を制限されていない個体の成長であり, 破線は給餌量を制限された個体の成長を示す. 給餌量を制限された個体は給餌量が平均栄養量に戻されると, (a) 成長速度を上げる場合と, (b) 成長速度は上げずに巣立ちを遅らせる場合が予想される.

は、厳冬期に4ヵ月半もの絶食を経験した後、給餌が再開されると、比較的小型の個体の方が大型の個体よりも体重増加速度と翼長の成長速度が速く、巣立ち時には体格差がなくなる (Geiger et al. 2012).

ウミスズメ科のウトウは餌の年・季節変化が大きく、餌の種類によって1回の給餌量が決まり、その量とエネルギー価は種間で大きく異なる。また、つがいの各親は通常毎日1回夜間に給餌するが、2日に1回しか給餌しない年もあり、短期的絶食や長期的低栄養をよく経験する。ウトウの雛ではこれまでも給餌量制限が骨格の成長や臓器の成熟に与える影響についてある程度調べられている。1日平均40gのイカナゴを給餌した低栄養群の頭長と翼長の成長速度は、1日平均60gのイカナゴを給餌した対照群の雛よりも遅かったが、巣立ちまでの期間が50日以上と長いため、巣立ち日齢を遅らせることなく巣立ち時の頭長と翼長には差がない状態で巣立った (Takenaka et al 2005)。また、嘴峰高やふしょ長も巣立ち時には低栄養群と対照群に差はなかった。この程度の低栄養状態であればウトウの雛は給餌量に関係なく巣立ち時には骨格を追いつかせる。しかしながら、ウトウの雛は巣立ちのタイミングを同調させる必要があまりないため、餌環境が悪化して体サイズの成長速度が大きく下がった年は巣立ち日齢を伸ばして、およそ一定の翼長に達してから巣立つ (Deguchi et al. 2004) と考えられている。育雛時期において季節的に餌環境が悪い状態から好転した場合に、成長速度を上げて同程度の巣立ち日齢で巣立つか、もしくは成長速度は上げずに巣立ち日齢を遅くするのか、どちらの応答を示すか、そのメカニズムは不明である。

第3章では、ウトウ雛は短期的絶食に対してはRMRや体温を素早く応答させるが、長期的低栄養に対しては平均栄養状態に戻してもRMRは低いままにするといった生理的応答を示すことを明らかにした。こうした3章の結果や先行研究から、長期的低栄養状態から通常の餌条件に戻った場合、取り込みエネルギーからRMRを引いた分を使って追いつき成長すると予想される。一方で、RMRには自己維持のためのエネルギーのほかに成長に使うエネルギーも含まれるため、RMRを低いままにしていたということは成長に使われるエネルギー量も低い状態であったので、追いつき成長をしないと予想される。海鳥雛の先行研究では、低栄養状態では、体重成長よりも体サイズ成長を優先させるとする研究が多い

(Sears & Hatch 2008, Deguchi et al. 2016) ので、体サイズは追いつき成長するが、体重はしないかもしれない。本章では、3章において実施した、ウトウの雛を人工飼育し自然条件下で想定される短期的絶食や長期的低栄養状態をシュミレートする給餌量操作し、その後平均栄養に戻す実験において、体重と外部形態の成長を測定し、餌環境が好転した際に、この予想通りの形態的な応答を示すか、巣立ちの日齢や体サイズと体重がどう変わるのか検証する。そのうえで、これまでのウトウの成長に関するの研究結果と比較し本研究を位置づけ、さらに他の鳥類種での絶食や低栄養実験の結果と比べて、ウトウの短期的絶食、長期的低栄養下での成長の特徴について考察する。

4・2 調査地と方法

1) 調査地の概要と実験設定

調査は2023年の5月上旬から7月上旬にかけて、北海道天売島(44°25'N, 141°19'E)にて行った。自然巣においてふ化した雛28巣を繁殖地内に設置してある人工巣に移して人工飼育をした。他の親鳥の侵入を防ぐため石で入り口を塞ぎ、雛が40日齢を過ぎたら石を取り除き、自発的に巣立てるようにした。その後実験開始時における体格差を最小限にするために10日齢までイカナゴ0歳魚を1日40g給餌した。11日齢以降からは給餌量を変化させ、対照群(8羽)と短期絶食群(10羽)、長期低栄養群(10羽)の3群を設けた。これまでの天売島での研究(Takenaka et al. 2005; Hirose et al. 2012; Watanuki et al. 2022)を参考にして、1日の給餌量を対照群は60gとし、短期絶食群では、毎日60g給餌し、ランダムな日齢で2日間絶食させ、長期低栄養群では、対照群の半分の30gを35日齢まで(低栄養期)、36日齢から60gを給餌をした(平均栄養期)。給餌は毎日16:00–19:00に行い、雛が自然と巣立つまで行った。

2) 外部計測

毎日給餌の前に翼長を1mm単位で、体重をペソラばねばかりで1g単位で測定した(雨天時と暴風時を除く)。また、5日齢ごとに嘴峰高、頭長、ふしよ長を0.05mm単位で測定した(図4-2)。絶食群はこの定期計測に加え、絶食前日、絶食1、2日目、再給餌翌日の計4回に外部計測した。

3) 調査許可

調査にあたり，天売島ウトウ繁殖地への立ち入り許可を文化庁（3-2343 号）から，ウトウの捕獲許可を環境省（2203041 号）から受けた．野生動物の取り扱いについては，北海道大学の動物実験委員会に承認を得て（21-0056）野外調査及び実験を実施した．

4) 統計解析

外部形態では，5 日齢毎の外部計測値の差を 1 日あたりに換算したものを成長速度とした．翼長と体重は原則毎日測定しているため，1 日毎の差を成長速度とした．短期絶食群では，図 4-3 のように絶食前，絶食中，再給餌のそれぞれで算出し，長期低栄養群では，図 4-4 のように低栄養期（1 日 30 g）と平均栄養期（1 日 60 g）で，それぞれ算出し，対照群でもこの時期に対応する日齢での成長速度を計算した．短期絶食群では，時期（絶食前，絶食中，再給餌翌日）を説明変数とし，個体を変量効果として各外部形態の成長速度を説明する GLMM を作成し，AIC でモデル選択して時期の効果があるか検証した．長期低栄養群では，処理（対照群，長期低栄養群）と時期（低栄養期，平均栄養期）の 2 つとその交互作用を説明変数とし，個体を変量効果として各外部形態の成長速度を説明する一般化線形混合効果モデルを作成し，AIC でモデル選択して処理と時期の効果があるか検証した．巣立ち時の外部形態及び巣立ち日齢について，処理の効果があるかを，実験処理（対照群，短期絶食群，長期低栄養群）を説明変数とした GLM を作成し，NULL モデルより当てはまりがよいか AIC で調べた．すべての解析は解析ソフト R を用いて行った．

4・3 結果

短期絶食群では 1 羽が 12 日齢での 2 日の絶食経験後巣立ち前に 45 日齢で死亡し，9 羽が巣立った．長期低栄養群では 1 羽が巣立ち前に 47 日齢で死亡し，48 日齢で翼長が 130 mm 未満で巣からいなくなった 1 羽は消失とした．いずれも同条件で飼育されており，格段の不健康状態であるとは見えず，絶食と低栄養を経験しているのでサンプルに入れた．

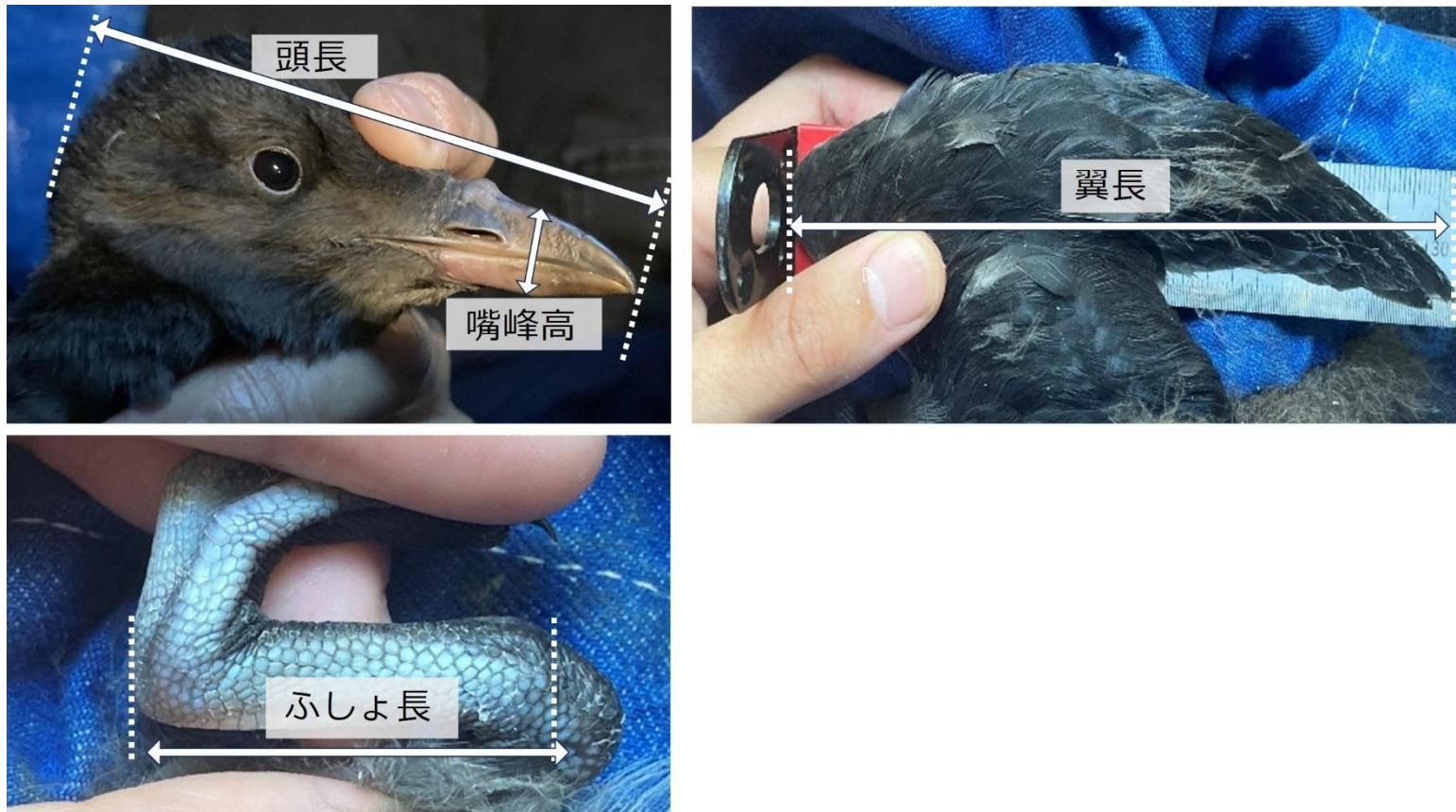


図 4-2. ウトウの雛における外部形態（嘴峰高，頭長，ふしよ長，翼長）。くわしくは綿貫・高橋 2016 綿貫豊・高橋晃周 (2016) 海鳥のモニタリング法 生態学フィールド調査法シリーズ 占部城太郎・日浦 勉・辻 和希（編） 共立出版，東京，pp136

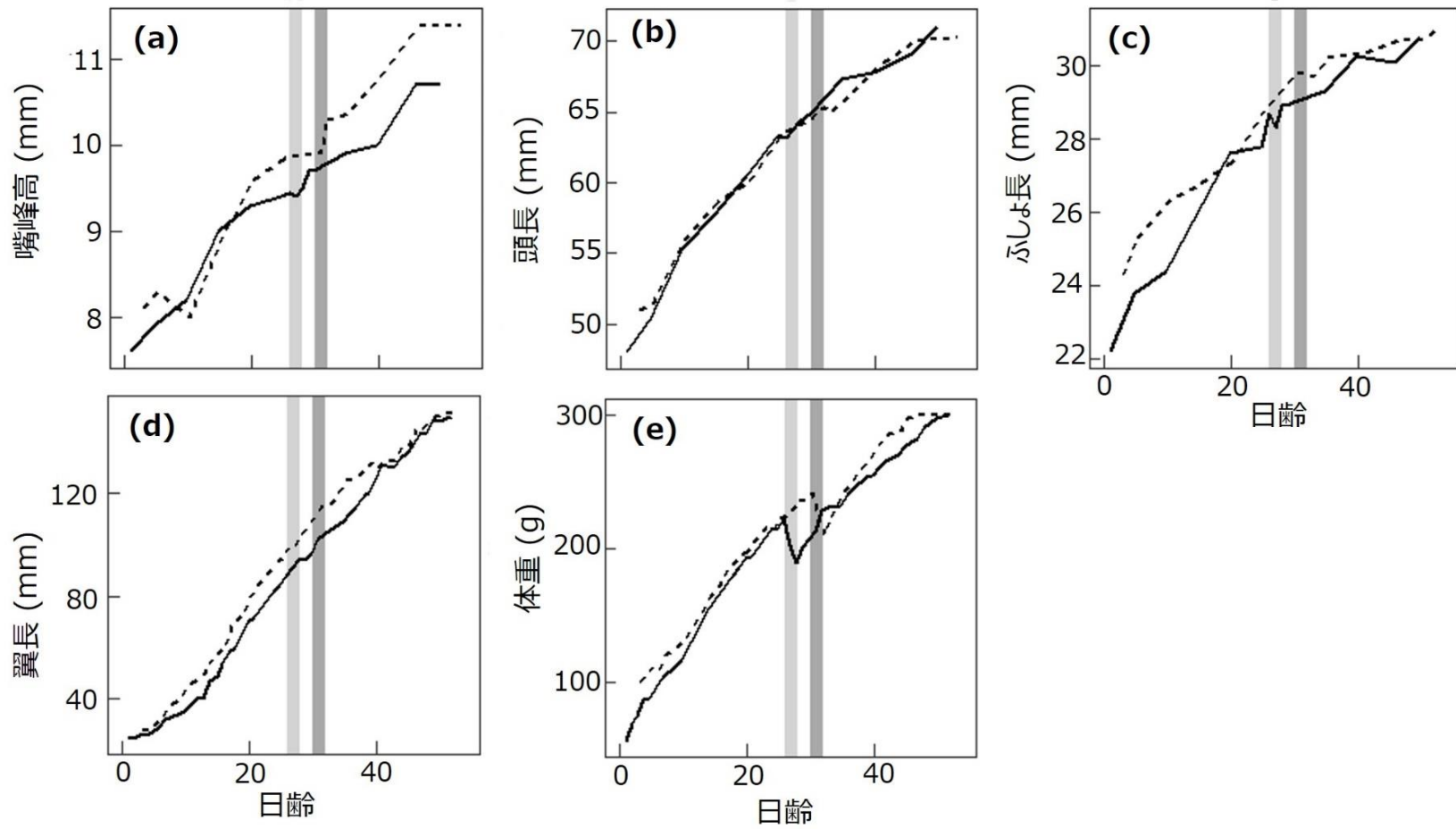


図 4-3. 短期的絶食実験における (a) 嘴峰高, (b) 頭長, (c) ふしよ長, (d) 翼長, (e) 体重の成長を 2 個体 (F1 と F7) について示す. F1 は実線, F7 は破線で示す. 薄い影付きと濃い影付き期間は F1 個体と F7 個体それぞれの 2 日間の絶食期間を示す.

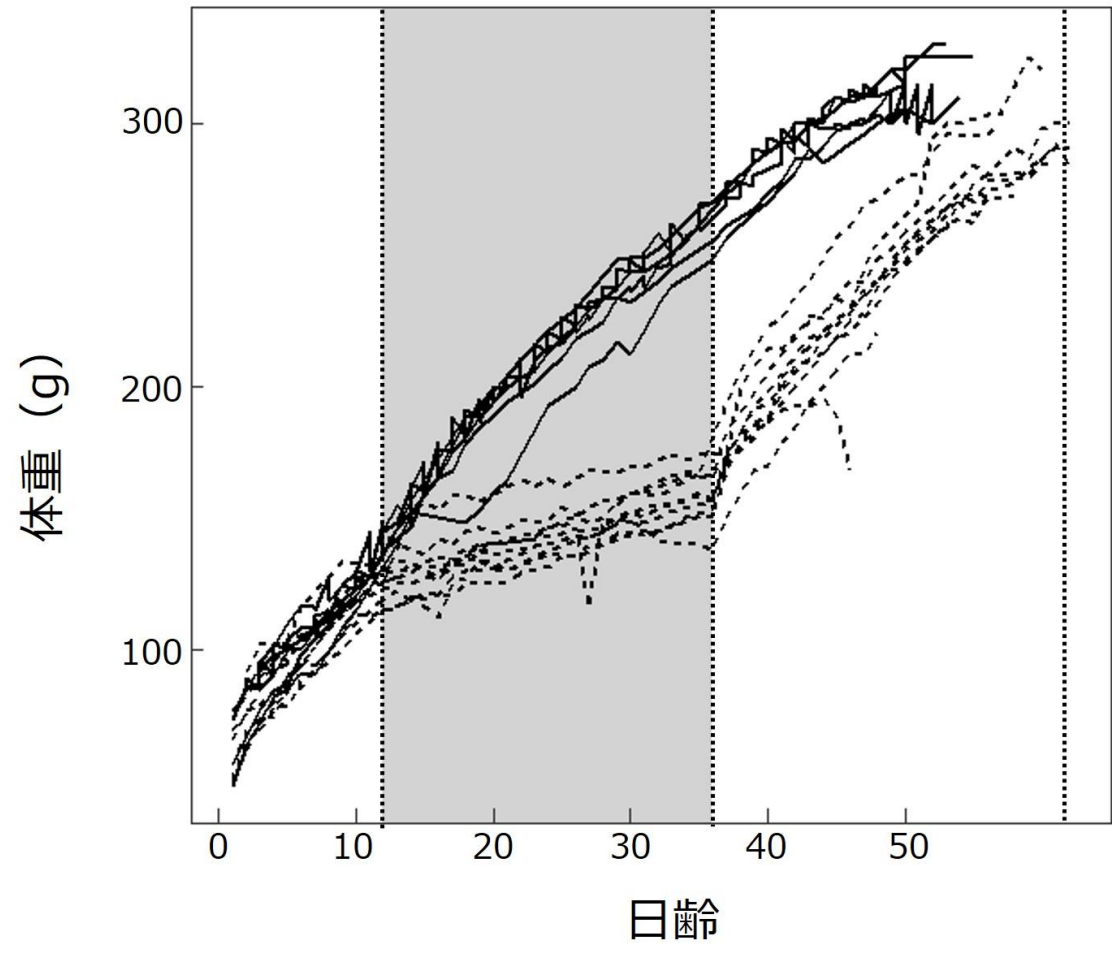


図 4-4. 対照群 (7 羽) と長期低栄養群 (10 羽) における体重推移. 直線は対照群を, 破線は低栄養群を示す. 網掛けの部分
 分は長期低栄養群における低栄養期を示す.

1) 短期的絶食と成長

短期絶食群の典型的 2 個体の成長を示すと、絶食中体重は低下し、絶食中も嘴峰高、頭長、ふしよ長と翼長の成長は継続したがその程度は絶食前より小さく、絶食後も加速してはいないようだった (図 4-3)。嘴峰高の成長速度を説明するモデルには時期 (絶食前, 絶食中, 再給餌) は含まれなかった。頭長、ふしよ長と翼長の成長速度を説明するモデルには時期が含まれ (表 4-1)、いずれも絶食中の方が絶食前よりも小さく、絶食後は回復しなかった (表 4-2)。体重増加速度を説明するモデルにも時期が含まれ (表 4-1)、絶食前にくらべ絶食中の方が小さく、減少したが、体サイズとは異なり、再給餌期には増加して回復した (表 4-2)。

2) 長期低栄養と成長

対照群では、嘴峰高と翼長はおよそ直線的に成長したが、頭長、ふしよ長ではそれぞれ 20 日齢と 30 日齢程度で成長が鈍化した (図 4-5)。長期低栄養群ではこれらの部位の成長は低栄養期には鈍化し、平均栄養状態に戻すと速くなっているようだった (図 4-5) が、対照群の低栄養相当期には及ばなかった。体重は対照群ではおよそ直線的に増加したが、長期低栄養群の低栄養期にはおよそ停滞し、平均栄養状態に戻すと対照群より速く増加する追いつき成長がみられた (図 4-5)。各外部形態の成長速度を説明するモデルには、いずれも処理と時期の交互作用が含まれ (表 4-3)、長期低栄養群で平均栄養状態に戻すと、全てにおいて成長速度は速くなったが、嘴峰高、頭長、ふしよ長、翼長では対照群と同程度もしくはそれよりも低く、体重では対照群を上回った (表 4-4, 図 4-6)

表 4-1. 短期絶食群における，応答変数を各外部形態の成長速度，説明変数を時期（絶食前，絶食 1 日目，絶食 2 日目，再給餌翌日），変量効果を個体とした GLMM のモデル選択結果

応答変数	モデル	対数尤度	df	AIC	Δ AIC	Akaike weight
嘴峰高	null	83.5	3	168.5	0	0.54
	時期	78.9	6	168.2	0.33	0.46
頭長	時期	-36.2	6	86.4	0	0.99
	null	-42.7	3	94.8	8.5	0.01
ふしよ長	時期	54.1	6	-117.2	0	1.00
	null	51.9	3	-104.5	12.7	0.00
翼長	時期	-946.5	6	1901.7	0	0.75
	null	-950.4	3	1903.9	2.2	0.25
体重	時期	-1289.9	6	2595.0	0	1.00
	null	-1469.4	3	2944.3	349	0.00

表 4-2. 短期的絶食実験における, 各期間 (絶食前, 絶食 1 日目, 絶食 2 日目, 絶食後) における成長速度. 平均と標準偏差を示す.

	絶食前	絶食 1 日目	絶食 2 日目	再給餌翌日
嘴峰高 (mm day ⁻¹)	0.07±0.06	0.03±0.25	0.13±0.21	0.05±0.05
頭長 (mm day ⁻¹)	0.56±0.35	0.19±0.39	0.34±0.34	0.34±0.18
ふしよ長 (mm day ⁻¹)	0.19±0.12	0.07±0.22	0.12±0.20	0.09±0.12
翼長 (mm day ⁻¹)	2.7±2.0	1.6±1.5	1.73±1.3	2.5±2.0
体重 (g day ⁻¹)	5.9±4.2	-13.7±4.2	-14.5±3.8	5.7±4.3

3) 巣立ち日数と形態

巣立ち時形態・体重と巣立ち日齢に処理（対照群（7個体）、短期絶食群（9個体）、長期低栄養群（7個体））の効果があるかモデル選択すると、嘴峰高、頭長、ふしよ長、翼長を説明する最適モデルはヌルモデルであり、処理効果はなかった（表4-5）。巣立ち体重を説明するモデルには処理長期的低栄養効果が取り込まれ（表4-6）、長期低栄養群では対照群、絶食群にくらべると、それぞれ53 gと21 g小さかった。また、巣立ち日齢を説明するモデルにも処理効果がとりこまれ（表4-5）、長期低栄養群の巣立ち日齢は対照群より7.1日、短期絶食群より6.4日遅かった（表4-6）。

4・4 考察

1) 給餌量の評価

天売島におけるウトウの雛の体重増加速度や巣立ち体重、餌荷重量について30年以上モニタリングした結果（Watanuki et al. 2022）によると、直線成長期間の体重増加速度は平均 7.6 g day^{-1} 、巣立ち体重は平均319 g、餌荷重量は平均27.3 gであった。毎日各親が給餌したとすると雛への1日給餌量は54.6 gである。本研究の対照群では60 gの給餌を行ったところ、体重増加速度は給餌量操作を開始した11日齢から巣立ちまでの間で 4.59 g day^{-1} とこれよりかなり小さかったが、これは体重が頭打ちになる期間を含めて毎日の増加の平均値として計算したせいである。一方、巣立ち体重は平均312.1 gであり、自然条件下の平均値とおおよそおなじだった。給餌重量自体は自然条件下の平均値と同等であったが、自然条件下では餌荷エネルギー密度は平均 5.7 kJ g^{-1} であったのに対し、本研究で用いたイカナゴ0才のエネルギー密度は $3.8\text{--}5.8 \text{ kJ g}^{-1}$ （Watanuki et al. 2022）とやや小さかったかもしれない。本研究と同様な、しかしエネルギー密度が $4.8\text{--}6.5 \text{ kJ g}^{-1}$ （Watanuki et al. 2022）とやや高いイカナゴ1才を用いたウトウ雛における給餌実験でも、60 gの給餌を行い巣立ち日齢は51.2日、巣立ち体重は319.9 gと、本研究のそれ（巣立ち日齢52.6日、巣立ち体重312 g）と大きな差はなかった（Takenaka et al. 2005）。したがって、本研究における対照群では、ウトウ雛としては平均的な給餌量をもって平均的な成長をしたと考えられる。

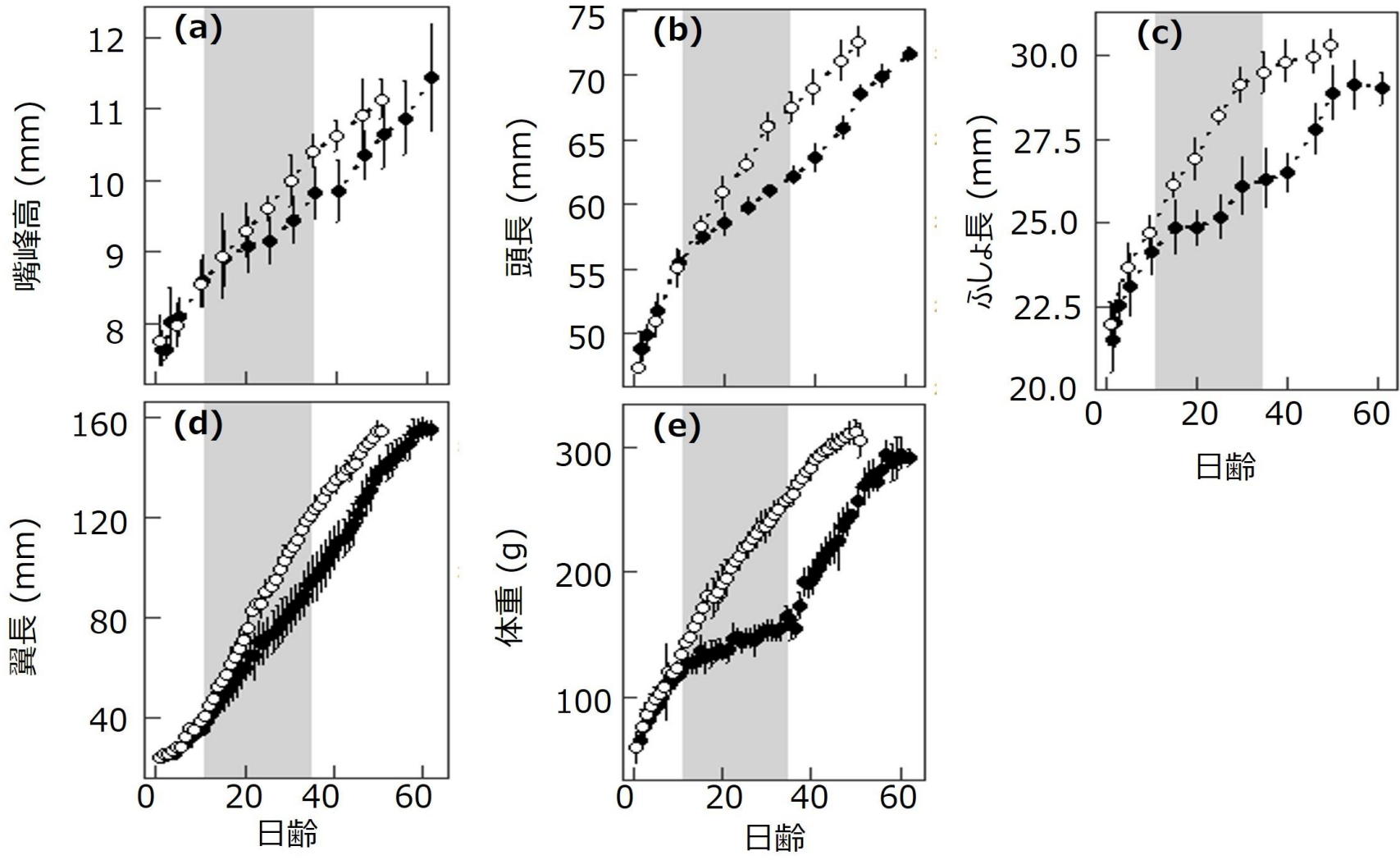


図 4-5. 対照群 (○) と長期的飢餓群 (●) における (a) 嘴峰高, (b) 頭長, (c) ふしよ長, (d) 翼長, (e) 体重の各日齢での平均値. 終点は巣立ちを示す. 網掛の部分は長期低栄養群における低栄養期を示す.

表 4-3. 応答変数を各外部形態の成長速度，説明変数を処理群（対照群，長期的低栄養群）と時期（低栄養期，平均栄養期）とこれらの交互作用，変量効果を個体とした一般化線形混合効果モデルのモデル選択結果.

応答変数	モデル	対数尤度	df	AIC	Δ AIC	Akaike weight
嘴峰高	処理群×時期	-64.3	6	125.1	0	0.30
	null	-62.5	3	125.8	0.73	0.43
	処理群	-63.9	4	126.6	1.56	0.14
	時期	-64.5	4	127.8	2.72	0.08
	処理群+時期	-65.8	5	128.6	3.56	0.05
頭長	処理群×時期	16.8	6	-41.4	0	0.97
	処理群+時期	13.5	5	-33.1	8	0.02
	処理群	14.7	4	-32.5	8.9	0.01
	時期	12.6	4	-28.4	13.0	0.00
	null	13.5	3	-27.3	14.1	0.00
ふしよ長	処理群×時期	116.1	6	-245.2	0	1.00
	時期	109.2	4	-224.0	21	0.00
	null	111.2	3	-223.9	21.3	0.00
	処理群	108.9	4	-223.4	21.8	0.00
	処理群+時期	106.8	5	-223.3	21.9	0.00
翼長	処理群×時期	-1484.7	6	2973.8	0	0.99
	処理群	-1490.2	4	2983.1	9	0.01
	処理群+時期	-1491.1	5	2985.0	11	0.00
	null	-1494.5	3	2991.7	18	0.00
	時期	-1495.3	4	2993.4	20	0.00
体重	処理群×時期	1810.43	6	3631.4	0	1.00
	処理群+時期	-1834.3	5	3676.2	45	0.00
	処理群	-1836.1	4	3678.2	47	0.00
	時期	-1836.2	4	3678.4	47	0.00
	null	-1837.8	3	3680	49	0.00

表 4-4. 対照群, 長期低栄養群における給餌量制限中と制限解除後の成長速度.

	対照群 (N=7)		低栄養群 (N=10)	
	低栄養期	平均栄養期	低栄養期	平均栄養期
	(13-35 日齢)	(36 日齢-巣立ち)	(13-35 日齢)	(36 日齢-巣立ち)
嘴峰高 (mm day ⁻¹)	0.08±0.01	0.04±0.03	0.06±0.01	0.07±0.02
頭長 (mm day ⁻¹)	0.52±0.07	0.32±0.03	0.35±0.04	0.36±0.10
ふしよ長 (mm day ⁻¹)	0.19±0.04	0.05±0.02	0.11±0.03	0.15±0.05
翼長 (mm day ⁻¹)	3.00±0.21	2.22±0.23	2.05±0.32	2.35±0.30
体重 (g day ⁻¹)	5.34±0.50	3.07±0.62	2.73±0.58	5.58±0.73

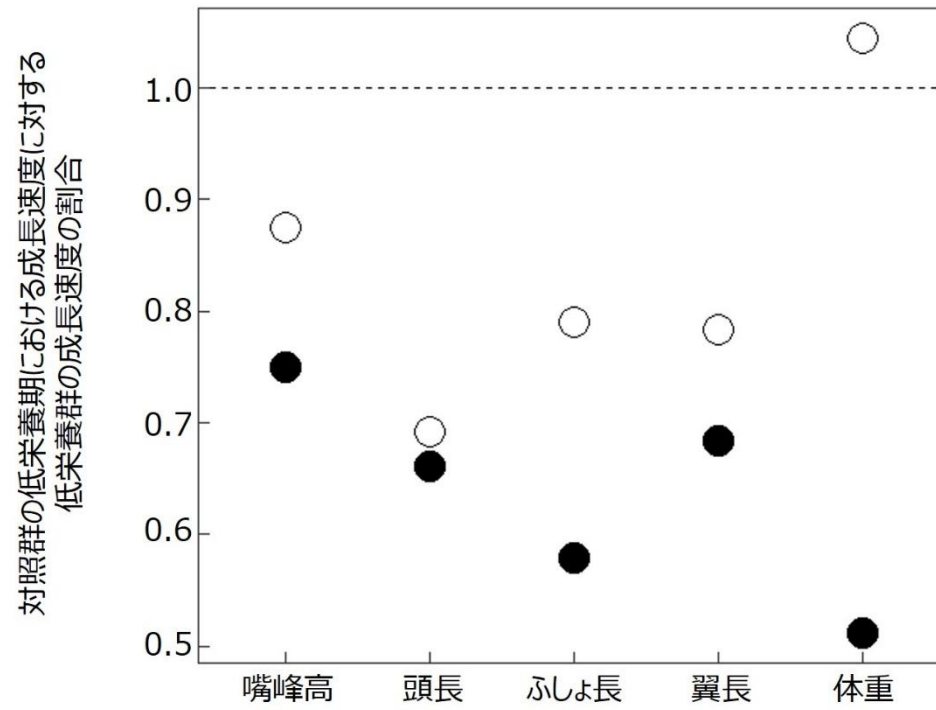


図 4-6. 対照群の低栄養期における成長速度に対する長期低栄養群 - 低栄養期 (黒丸) と平均栄養期 (白丸) の成長速度の割合.

表 4-5. 応答変数を巣立ち時の外部形態及び巣立ち日齢, 説明変数を処理群 (対照群, 短期絶食群, 長期低栄養群) とした GLM のモデル選択の結果.

	モデル	AIC	Δ AIC
巣立ち日齢	処理群	78.78	
	null	80.41	1.63
嘴峰高 (mm)	null	18.72	
	処理群	20.21	1.49
頭長 (mm)	処理群	52.76	
	null	55.07	2.31
ふしよ長 (mm)	処理群	74.49	
	null	74.95	0.46
翼長 (mm)	処理群	97.75	
	null	99.67	1.92
体重 (g)	処理群	114.48	
	null	115.86	1.38

表 4-6. 対照群, 短期絶食群, 長期低栄養群における巣立ち日齢と巣立ち時の各外部形態の平均値.

	対照群	絶食群	低栄養群
巣立ち日齢 (日)	52.6±1.8	53.3±3.1	59.7±1.9
嘴峰高 (mm)	11.1±0.3	10.9±0.5	11.2±0.7
頭長 (mm)	72.5±1.2	71.3±1.0	71.3±1.2
ふしよ長 (mm)	31.6±3.3	30.3±0.9	29.5±0.7
翼長 (mm)	154.9±3.4	150.3±5.0	154.1±5.4
体重 (g)	312.1±8.4	305.1±6.5	291.3±15.9

2) 成長と巣立ち

ウトウの雛において育雛期間中に各雛 1 回の 2 日の短期的絶食は、その間、体重を減らし、嘴峰高以外の外部形態の成長をやや鈍化させたが、巣立ち日数に影響なく、また、絶食後に明確な追いつき成長を示さないにもかかわらず、巣立ち時の外部形態は、対照群と同じになった。これは図 4-1 で示したふたつのパターンとは一致せず、一見矛盾する。これは、育雛期間が約 50 日のウトウ雛にとって 2 日の絶食による成長負債は、目に見える追いつき成長がなくても解消できることを示している。一方で、給餌量を半分にする低栄養を 24 日間続けた長期低栄養群と対照群との比較では、対照群では外部形態は直線的もしくは頭打ちになるように成長したが、長期低栄養群では低栄養期の成長速度が遅れ、平均栄養期になると成長速度を上昇させたことを示す。ただし、平均栄養期のサイズ成長速度は低栄養期よりは大きくなるものの、対照群を上回ることはなく、つまり、追いつき成長はせずに、巣立ち日数を 7.1 日長くすることで巣立ち時の体サイズを対照群と同じにした。一方、体重については追いつき成長はしたものの、巣立ち日齢が長くなるにもかかわらず巣立ち体重は小さかったことから、体重成長よりも、巣立ち時に体サイズが重要であることが示唆される。

巣立ち時の体重よりも体サイズが重要であることは、これまでの先行研究と矛盾しない結果である。ウトウの雛におけるこれまでの巣立ちに関する研究をまとめると（表 4-7）、巣立ちが早いほど巣立ち時の体重は重く、頭長やふしよ長も大きい。翼長は巣立ち日齢によらない（図 4-7）。ウトウの雛は親鳥の世話なしで巣立ち、すぐに潜水して自力で餌を採らなければならない（Gaston & Jones 1998）。そのため、巣立ち時の翼長が巣立ち日齢によらないことは、巣立ち時の骨格の中でも特に翼長が重要であることを示している。また、長期低栄養群の雛が巣立ちを遅らせた結果、巣立ち体重が対照群よりも軽かったことについても、これらの先行研究と矛盾しない。以上より、ウトウの雛は巣立ち時の体重が追いついていなくても翼長をはじめとする体サイズが追いついていれば巣立つことが示唆された。

3) サイズ成長と体重成長

ウトウの雛が短期的絶食後でも長期的低栄養状態から平均栄養状態に戻っても、

表 4-7. ウトウの雛における巣立ち日齢と巣立ち時の外部形態についての先行研究

実験条件	給餌エネルギー量 (kJ day ⁻¹)	巣立ち日齢 (日)	頭長 (mm)	ふしよ長 (mm)	翼長 (mm)	体重 (g)	文献
飼育	215	60	71.3	29.5	154.1	291	本実験
飼育	290	53	72.5	31.6	154.9	312	本実験
飼育	193	51	74.4	30.4		320	Takenaka et al. 2005
飼育	290	52	76.2	30.4		393	Takenaka et al. 2005
飼育	290	50	75.2	31		350	Takenaka et al. 2005
飼育	580	47	77.8	31.9		466	Takenaka et al. 2005
自然条件下	212	56	70.3	29.5	143.2	245	酒井 2023
自然条件下	199	65	68.5	29.7	146.1	221	酒井 2023
自然条件下	322	46	72.7	30.9	150.0	352	酒井 2023
自然条件下		55				372	Harfenist 1995
自然条件下		54				384	Harfenist 1995
自然条件下		55				344	Harfenist 1995

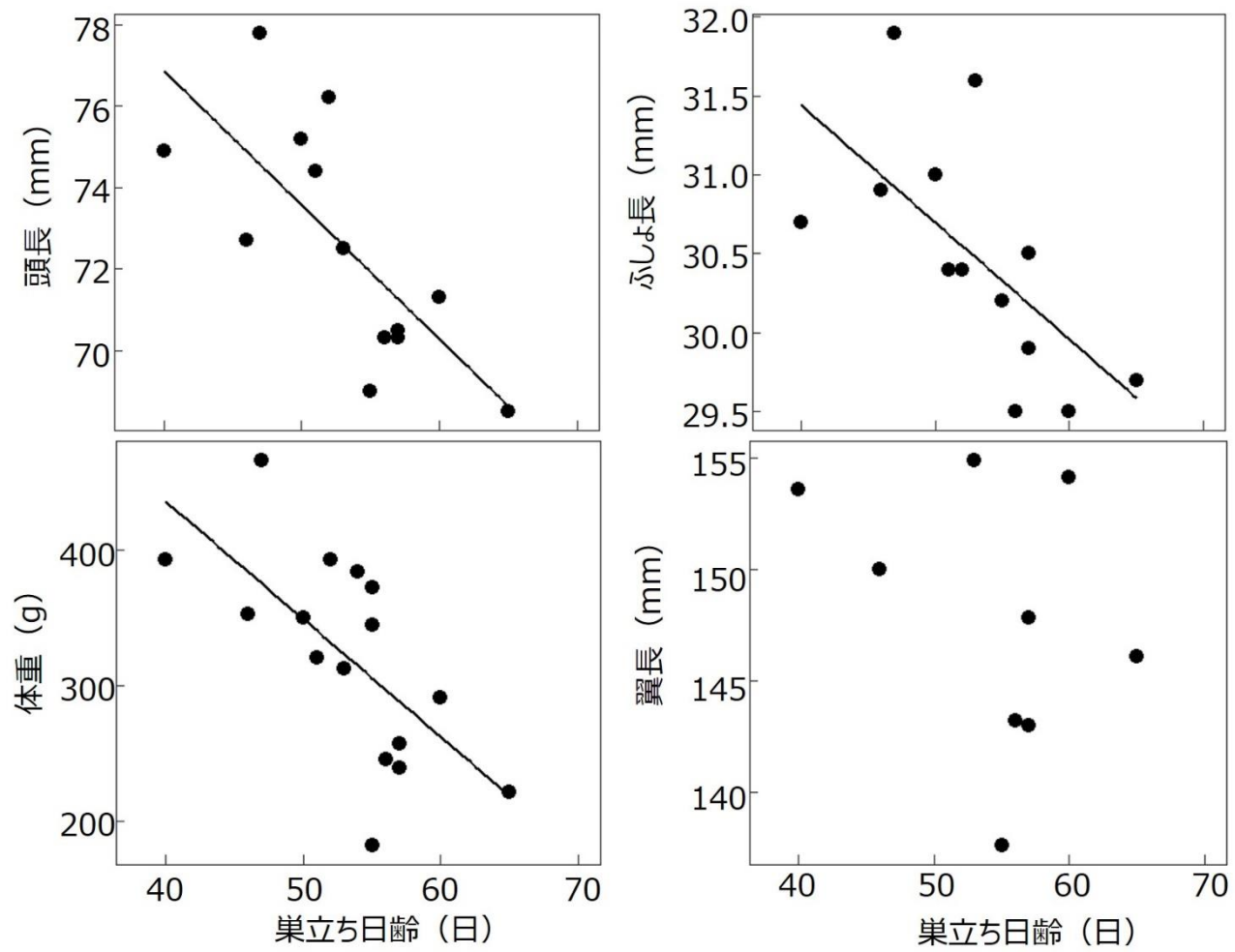


図 4-7. ウトウ雛における巣立ち日齢と外部形態の関係。データは表 47 による。

いずれの飢餓に対しても体サイズ成長においては、その後の明白な追いつき成長をできなかった理由の一つに、追いつき成長における生理的コストが考えられる (Speakman & Mitchell 2011). 追いつき成長をすることで代謝速度が上昇し、それに伴って代謝副産物である活性酸素種も上昇する可能性がある (Ozanne & Hales 2004). 一般的には、活性酸素種は蓄積量が過剰になると DNA やタンパク質、脂質などの生体分子に損傷を与える (Skrip & McWilliams 2016). 活性酸素種による DNA の損傷で、DNA 末端のテロメア部分が損傷し、寿命が短くなる. 実際に、イトトンボは追いつき成長をすると活性酸素種が上昇しており (De Block & Stoks 2008), 自然条件下のキングペンギンの雛は追いつき成長をしたことで、追いつき成長後の酸化ストレスが上昇し、テロメア長も短くなっていた (Geiger et al. 2012). マウスを用いた実験では、追いつき成長をした個体は、そうでない個体よりも約 200 日寿命が短くなっていた (Ozanne & Hales 2004). このような生理的な制約から、動物は物理的には可能な最大成長速度では成長しないと考えられている (De Block & Stoks 2008, Geiger et al. 2012). 海鳥は長寿で繁殖力が低いため、追いつき成長による、その後の寿命短縮のリスクは生涯繁殖成功率の低下につながると考えられる.

一方で、体重においては長期低栄養後に平均栄養状態に戻すと明らかな追いつき成長が観察された. この結果は、長期間低栄養状態に晒されたマウスが、給餌量を基に戻した際に体重増加速度が上昇するといった肥満に関する研究結果 (Criscuolo et al. 2008) と一致する. 第 3 章の結果から、短期絶食群では再給餌時の RMR は絶食前と同程度に戻るが、長期低栄養群では平均栄養状態に戻しても低栄養状態の低い RMR を保つことが分かった. 平均栄養期の体重当たり給餌エネルギーは $4.83 \text{ kJ g}^{-1}\text{d}^{-1}$, 消化率 81.8% (Niizuma & Yamamura 2004) と仮定するとこれは $3.95 \text{ kJ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ であり、実測された RMR は $0.346 \text{ kJ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ で $3.60 \text{ kJ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ 余剰分ができる. この時対照群の RMR は $0.502 \text{ kJ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ なので、余剰分は $3.45 \text{ kJ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ となるため、RMR を下げた分だけ脂肪蓄積に回したと考えることは可能である (詳しくは第 5・3 章参照). これは給餌量制限後の雛では脂肪の蓄積が増加していたことが考えられる. ウトウの雛は給餌量の制限が長期間になると、RMR が低いままであった平均栄養状態に戻しても低い RMR を維持し、余剰分を脂肪として蓄えておくことで次に来る給餌量制限に備えていたと考えられる (Dulloo & Girardier 1990). つまり、ウトウの雛では低栄養状態が長期間続くと、

給餌量が平均量に戻っても RMR は対照群と同程度まで戻らず、あるいは戻せず
に、外部形態の成長速度も対照群と同程度であり、そのため余った余剰分のエネ
ルギー量を脂肪として蓄積させていたのかもしれない。

4) これまでの海鳥雛の成長研究との比較

海鳥の雛では給餌量が制限されると、全ての成長を遅くするのではなく、重要な
骨格は優先的に成長させるといったエネルギー配分の柔軟性がみられる (van
Heezik, 1990)。自然条件下のハイガシラアホウドリの雛の体組成と骨格の成長を
調べた研究では、餌条件が悪い年の体重や臓器重量、脂肪量は餌環境が良い年よ
りも低かったが、骨格の成長に差はみられなかった (Reid et al. 2000)。餌量を調
整した実験ではツノメドリ *Fratercula corniculata* とエトピリカ *Fratercula cirrhata*
は給餌量が増えると頭長と翼長の成長速度は増加したが、ふしよ長の成長速度
は増加しなかった (Kitaysky, 1999)。また、ニシツノメドリ *Fratercula arctica* の
雛では、給餌量を制限されるとふしよ長の成長を低下させ、頭長と翼長の成長は
維持していた (Øyan & Anker-Nilssen 1996)。ミドルトン島のウトウの雛では、対
照群の半分の給餌量を給餌された低栄養群の雛は、嘴峰高やふしよ長の成長を
遅くしたが、翼長の成長は遅くしなかった (Sears & Hatch 2008)。本研究の長期
的低栄養の低栄養期にはこのような骨格各部分へのエネルギー配分を変えると
いった柔軟性は見られず、低栄養状態では骨格成長が全体が遅れた。その要因の
一つに給餌エネルギー量の違いが挙げられる。Sears & Hatch (2008)では、低栄養
群には毎日 224 kJ–229 kJ の餌が与えられており、これは本研究の対照群の給餌
エネルギー量 (289.8 kJ) と同程度であり、本研究の長期低栄養群の低栄養期の
給餌エネルギー量 (144.9 kJ) はその約半分である。これらのことから、ウトウ
の雛は本研究の対照群程度の給餌エネルギー量であれば重要な骨格は優先的に
成長させることができるが、低栄養群程度の給餌エネルギー量になると重要な
骨格へのエネルギー配分さえも低下させなければならなかった、そのため骨格
成長全体が遅れたのだと考えられる。

5 章 総合考察

5・1 本研究の課題

食物を摂取して消化をするとき、熱の発生に伴い RMR が上昇する特異動的作用 (Specific Dynamic Action, SDA) が生じる (Jobling 1983). ウミスズメ科海鳥の雛における消化速度は $4\text{--}6.2\text{ g h}^{-1}$ であり (Kitaysky, 1999), これによると 60 g の給餌量では消化までに $9.6\text{--}22$ 時間を要する. 本研究では給餌してから 15 時間– 21 時間後に RMR を測定しており, 測定前後での体重変化率に測定時刻による差はみられなかったため, RMR の測定中に消化活動すなわち SDA は生じていないものと判断した. 本研究では, イカナゴの消化率はエネルギーベースでウトウ成鳥では 84.6% (Niizuma & Yamamura 2004), 雛で 89.6% (Kume et al. 2015) をつかって本研究ではエネルギー配分を試算した. 餌の質については, 脂質含有量が高いと消化率が向上するなどの例が報告されている (Brekke & Gabrielsen 1994) が, 本研究ではウトウなどの海鳥にとって普遍的に食べられるイカナゴ (Takahashi et al., 2001) を使っており問題はないだろう. ただし, 絶食後の消化速度の上昇 (Wang et al. 2006) が想定されるがこれは加味していない. 今後, ウトウの雛の消化についても調べることで, より正確なエネルギー代謝を得ることができるだろう.

飢餓状態におかれると体温が下がることはメンフクロウの成鳥やウズラ, ヨーロッパヒメウの雛などで知られており, これはエネルギーの節約のためとこれまでは言われてきた (Schew 1995). 本研究では, 短期的絶食中と長期低栄養期において体温低下がみられたが, そのエネルギー節約への貢献の解釈は困難だった. ウトウは短期的絶食時でも長期的低栄養時でも体温を 0.7°C 程度下げたが, 本研究の計算ではその程度の低下によるエネルギー節約は全体の RMR の $0.065\text{--}0.074\%$ に過ぎず, その効果はわずかであると推定された. では, 例えば 200 g のウトウの雛において体温を 5°C 下げれば RMR の 0.34% を節約できるのに, なぜもっと体温を下げなかったのだろうか? 体温を低下させると, その後体温を

上昇させるために大きなコストがかかる (Schmidt-Nielsen K 1997). このコストを回避するために、体温の低下は最小限度に抑えていたのかもしれない。

本研究では形態的応答として骨格の成長に注目し、また体重変化についても議論した。しかしながら、筋肉、内臓、蓄積脂肪など体組成については、殺傷を伴うため、本研究では測定しなかった。今後、本研究と同一の実験設定で臓器や筋肉の成長速度を調べることで、給餌量制限に対するより詳細なエネルギー配分を知ることができるだろう。

5・2 ウトウ雛の代謝速度

様々な鳥類における体重と RMR のアロメトリー指数を表 5-1 にまとめる。アロメトリー指数は小型のスズメ目の種では体重と RMR におけるアロメトリー指数は 1.08-1.67 と、成鳥のアロメトリー指数 (0.73) より大きかった。これは、第 2 章でも考察したように、代謝に関連する臓器の成長速度が速いことが要因であると考えられる。RMR は代謝に関わる臓器の相対重量が大きくなるほど高くなるため、成熟が早い種では体重に対して臓器の相対重量も大きく、予想されるよりも RMR が高くなるためにアロメトリー指数は大きくなったのだろう。スズメ目の他、比較的体重の軽いチドリ目のアジサシの一部もアロメトリー指数は高かった。本研究のウトウの雛における平均的な給餌量を与えた対照群では、体重と RMR のアロメトリー指数は 0.93 と他の雛の中でも比較的高かった (表 5-1)。このことから、ウトウの雛は平均的な給餌量を与えられた場合、その成熟速度は他種と比較して速いことが示唆された。

ウトウの雛におけるアロメトリー式から推定される 200 g 時における RMR は、平均的な給餌量を与えていた対照群でも 90.3 kJ day^{-1} であり、近縁種のエトピリカ・ツノメドリ ($297.1 \text{ kJ day}^{-1}$) や、ウミオウム・エトロフウミスズメ ($352.3 \text{ kJ day}^{-1}$) から推定される RMR のそれぞれ 30%と 25%であった。つまり、ウトウの雛は平均的な給餌量を与えても近縁種よりも RMR が低いことが明らかとなった。この理由として考えられるのが、ウトウの低い給餌頻度である。哺乳類では、餌資源の利用可能性が低い砂漠性の種では陸生の種よりも RMR が低いことが知られている (Lovegrove 2000)。夜行性のウトウの給餌頻度は 1 親当たり 1 日 1

回以下であり (Takahashi et al. 1999), 他の昼行性ウミスズメ科の 1 親当たり 1 日当たり 2-11 回より低い (表 2-2). この低い給餌頻度に適応するためにエネルギー要求量を低くしていたため (Ricklefs et al. 1980), 近縁種よりも RMR が低かったと考えられる.

また, ウトウの生息環境も低い RMR に影響を与えているかもしれない. 鳥類では RMR は生息地の影響も受け, 高緯度であるほど寒さに耐えるためにエネルギーが必要となり, 熱的中性環境温度で測定した RMR も高くなる (Klaassen et al. 1989, Ellis & Gabrielsen 2002), つまりアイドリリング状態での寒い地方の鳥類の代謝速度は大きい. 天売島は北緯 44 度であるが, ツノメドリ・エトピリカ, ウミオウム・エトロフウミスズメは北緯 59 度, ヒメウミスズメは北緯 77 度といった高緯度に生息している. このような生息地の特性もウトウの低い RMR に影響しているかもしれない. 海鳥全体で比較すると, 緯度と体重当たりの RMR には正の相関があるものの, ウトウの雛の体重当たり RMR は中緯度帯にしては低い部類に入る (図 5-1) ので, 生息地の緯度だけでは説明がつかない.

表5-1. 鳥類雛における $RMR (kJ h^{-1}) = aM^b$ についての a と b. ウトウは本研究第2章, *1は Click et al.1990, それ以外は Weathers & Siegel (1995)のレビューによる.

種	目	親鳥の		
		体重 (g)	a	b
メキシコユキヒメドリ <i>Junco phaeonotus</i>	スズメ目	19	0.01	1.67
イエスズメ <i>Passer domesticus</i>	スズメ目	25	0.02	1.43
スズメ <i>Passer montanus</i>	スズメ目	19	0.03	1.40
ズアオアトリ <i>Common Chaffinch</i>	スズメ目	20	0.03	1.25
クサチヒメドリ <i>Savannah Sparrow</i>	スズメ目	19	0.04	1.24
ハゴロモガラス <i>Agelaius phoeniceus</i>	スズメ目	51	0.05	1.08
アジサシ <i>Sterna hirundo</i>	チドリ目	130	0.02	1.15
ナンキョクアジサシ <i>Sterna sandvicensis</i>	チドリ目	133	0.04	1.12
イワトビペンギン*1 <i>Eudyptes chrysocome</i>	チドリ目	2900	2.00	1.11
キョクアジサシ <i>Sterna paradisaea</i>	チドリ目	107	0.06	1.01
エトロフウミスズメ・ウミオウム <i>Aethia cristatella, Aethia psittacula</i>	チドリ目	172	0.29	0.98
マカロニペンギン*1 <i>Eudyptes chrysolophus</i>	ペンギン目	3800	2.74	0.98
アデリーペンギン*1 <i>Pygoscelis adeliae</i>	ペンギン目	3000	2.92	0.95
ウトウ <i>Cerorhinca monocerata</i>	チドリ目	560	-0.2	0.93
ドングリキツツキ <i>Melanerpes formicivorus</i>	キツツキ目	80	0.06	0.91
タゲリ <i>Vanellus vanellus</i>	チドリ目	200	0.06	0.86
アカアシシギ <i>Tringa totanus</i>	チドリ目	99	0.09	0.81
チョウゲンボウ <i>Falco tinnunculus</i>	ハヤブサ目	276	0.14	0.79
ウズラ <i>Coturnix japonica</i>	キジ目	110	0.17	0.78
アデリーペンギン <i>Pygoscelis adeliae</i>	ペンギン目	3000	0.13	0.78
ミツユビカモメ <i>Rissa tridactyla</i>	チドリ目	410	0.17	0.75
サンドウィッチアジサシ <i>Sterna sandvicensis</i>	チドリ目	180	0.14	0.73
オグロシギ <i>Limosa limosa</i>	チドリ目	264	0.18	0.69
ダイシャクシギ <i>Numenius arquata</i>	チドリ目	648	0.19	0.69
ニワトリ <i>Gallus gallus domesticus</i>	キジ目	300	0.55	0.61
トラフズク <i>Asio otus</i>	フクロウ目	248	0.21	0.60
ヒゲペンギン <i>Pygoscelis antarcticus</i>	ペンギン目	2960	0.47	0.59
ジェンツーペンギン <i>Pygoscelis papua</i>	ペンギン目	5976	0.47	0.59
ヒゲペンギン*1 <i>Pygoscelis antarctica</i>	ペンギン目	2960	2.88	0.50

ジェンツーペンギン* ¹ <i>Pygoscelis papua</i>	ペンギン目	5976	2.89	0.50
ヒメウズラ <i>Coturnix chinensis</i>	キジ目	40	0.22	0.48
ツノメドリ・エトピリカ <i>Fratercula</i> <i>corniculata, Fratercula cirrhata</i>	チドリ目	697	1.70	0.34
キングペンギン <i>Aptenodytes patagonicus</i>	ペンギン目	14000	8.45	0.25

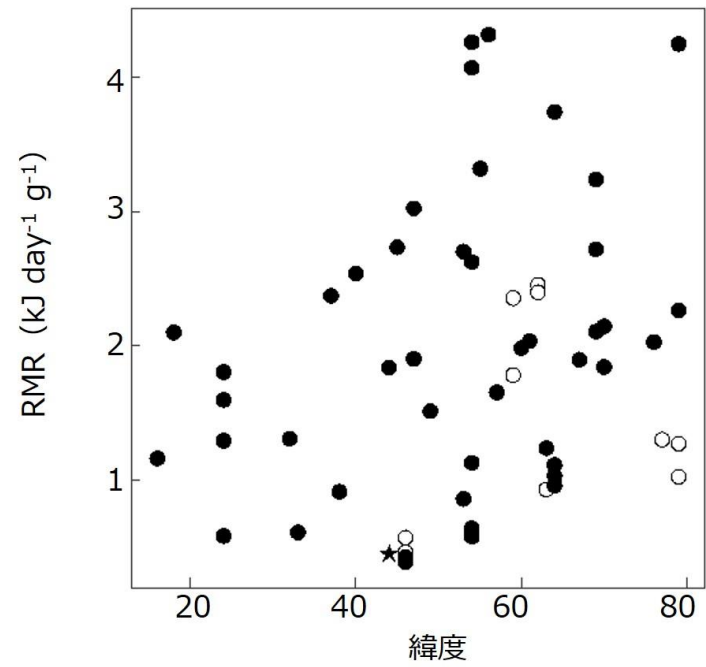


図 5-1. 海鳥における生息地の緯度と体重あたりの RMR の関係. 黒丸は親鳥を, 白丸は雛を, 星はウトウ (本研究) を示す.

5・3 短期的・長期的飢餓でのエネルギー配分

第3章より、絶食中の雛は蓄積エネルギーを減らすことでエネルギー代謝を賄っていたことが示唆された。短期的絶食中でも、成長速度は絶食前よりも遅くなっていたものの、完全に成長が止まることはなかった。一方で、絶食中の体重増加速度は、蓄積脂肪を使って代謝を行っていたために大きく減少していた。これらのことから、絶食中のエネルギー配分としては、成長のためのエネルギーは絶食前よりもやや減らしたものの、0にはせず、蓄積分のエネルギーを減らしていたと考えられる。1日 226.8 kJ の餌（消化率を加味すると 203 kJ に相当）を再給餌すると、RMR は絶食前と同程度の 103 kJ に戻るが、餌がもたらすエネルギーの 45%なので、蓄積エネルギーを使う必要なく、逆に、骨格や内臓にくわえ、蓄積エネルギーもふくめた体重増加速度も絶食前と同じぐらいに戻ったのだと考えられる（図 5-2）。

一方で長期的飢餓群において給餌エネルギー量を半分とした低栄養期には、骨格成長を低下させたので、成長に回すエネルギー量を減らし、RMR も低下させた。さらに、体重増加速度も低下させたので、蓄積エネルギーを、絶食時よりは低い率にせよ、使ったか、筋肉などへの配分を減らしたかいずれかあるいは両方である。給餌エネルギー量は消化効率を加味すると、対照群で 236 kJ、長期的飢餓群の低栄養期で 118.2 kJ となる。平均 RMR は対照群と長期低栄養群の低栄養期でそれぞれ 87 kJ と 58 kJ であるから、脂肪や筋肉、内臓をふくめた成長・蓄積エネルギーは対照群と長期的飢餓群の低栄養期でそれぞれ 149 kJ、60.2 kJ となる。脂肪は 1 g あたり 38 kJ であるため、すべて脂肪として蓄積したとすれば、長期的飢餓群の低栄養期における蓄積脂肪量は約 1.5 g なる。制限解除後は、RMR を対照群よりも低く保つことで、脂肪や筋肉、内臓を含めた成長・蓄積エネルギーが対照群よりも増え、その結果、体重増加速度が対照群よりも大きくなったと考えられる（図 5-3）。これは、一定期間給餌量を制限した後、対照群と同じ給餌量を与えると体重増加速度が対照群を上回るという先行研究（Dulloo & Girardier 1990）における報告と矛盾しない。

本研究では RMR の測定のみであり、実際に成長へ分配されたエネルギー量や自

己維持のためのエネルギー量の具体的な数値は不明である。しかし、絶食中や低栄養期には成長速度が低下しており、成長へのエネルギー分配量が減っているのは明らかである。結論として、ウトウの雛は給餌エネルギー量が低下すると成長へのエネルギー分配を低下させるように調整し、給餌エネルギー量が平均的に戻っても生理的制約・エネルギーの制約があるので追いつき成長をすることはなく、巣立ちを遅らせることで巣立ち時の体サイズをそろえていたことが示唆された。これらの結果は、巣立ち時の体重よりも翼などの体サイズの方が巣立ち後の生存に有利となる (Hedgren 2018; Øyan & Anker-Nilssen 1996) ことや、巣立ちのタイミングを同調させない (Deguchi et al. 2016) といった先行研究に一致し、適応的な応答であることが示唆された。

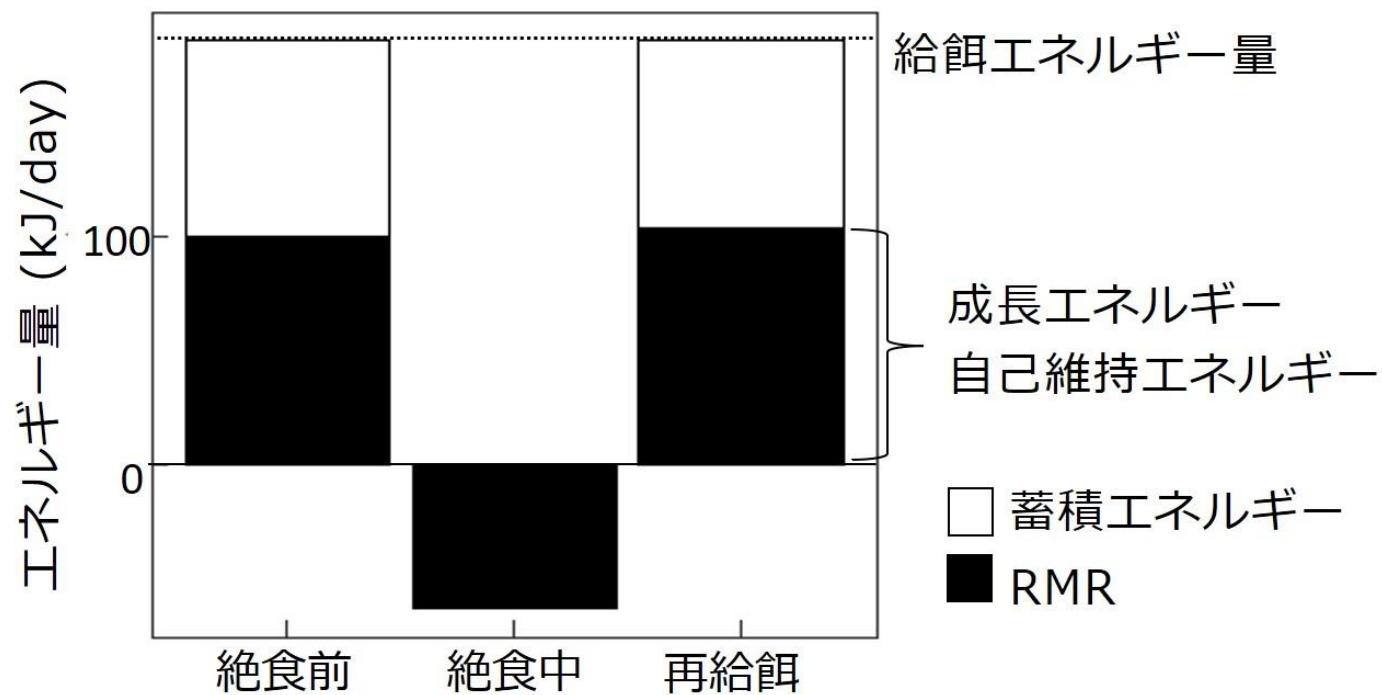


図 5-2. 短期絶食群におけるエネルギー配分の模式図.

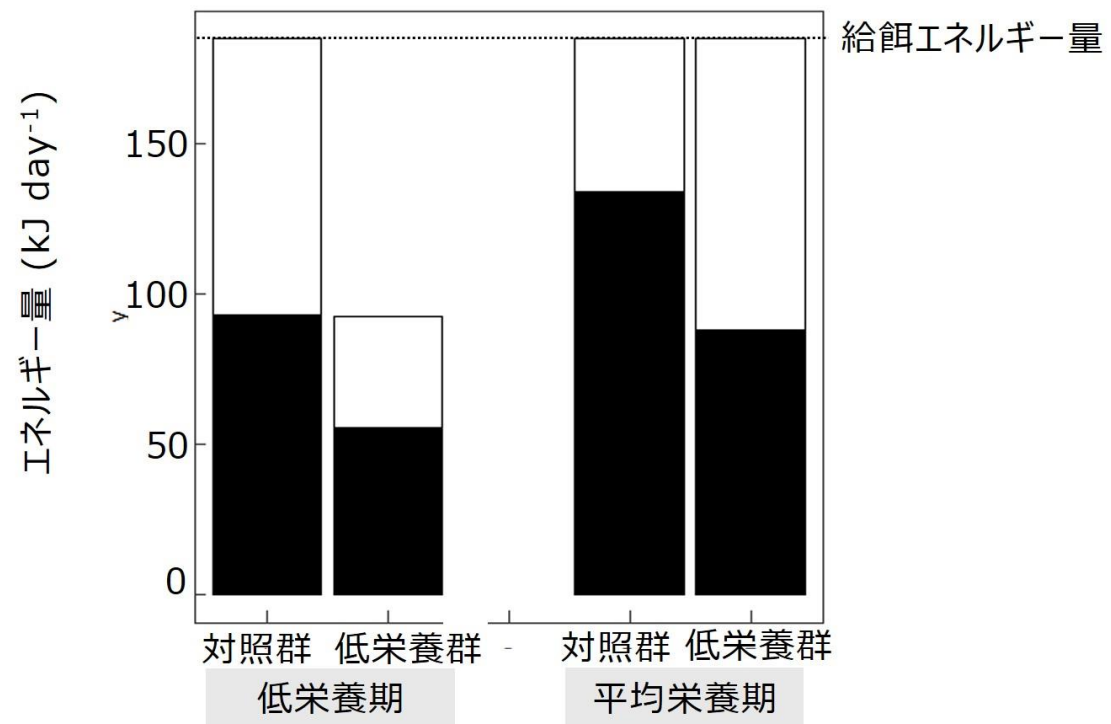


図 5-3. 長期低栄養群におけるエネルギー配分の模式図.

5・4 飢餓に対する鳥類雛の反応

これまで海鳥の雛では、短期的絶食中や長期的低栄養での生理的、形態的応答に注目した研究があるが、再給餌時や長期的低栄養後の平均栄養状態に戻した時の応答について調べた研究はほとんどなかったのだが、このような給餌量の変動をよく経験している自然条件下の海鳥の雛での応答を知ることは海鳥の雛の生活史戦略を理解するうえで不可欠である。本研究は、短期絶食中 RMR が低下するが、再給餌をすると速やかに絶食前に戻るという予想通りの反応を示すことがわかった。全ての部位の成長速度も絶食中は絶食前よりも低く、再給餌時には絶食前と同程度に戻り、絶食はそれぞれの個体につき 2 日と短期的であったため、巣立ち日数も巣立ち時のサイズは対照群と差がなかった。一方、長期的低栄養状態では、予想通り RMR は低下し全ての部位の成長速度が対照群よりも低かった。ところが平均栄養状態に戻しても RMR は低いままであり、体重増加速度のみが対照群を上回ったが、他の外部形態の成長速度は、対照群と同程度であり、追いつき成長は見られなかった。つまり、RMR を低く保つことによって蓄積エネルギーを増やしたがサイズ成長の追いつきを許さない強い生理的制約があることがうかがえた。そのため、巣立ち日数を伸ばし、体サイズを対照群の巣立ちサイズと同じにしたが、巣立ち体重は小さかった。これは、これまで示唆されていたように、ウトウの巣立ちには体重よりも骨格サイズが重要であることが示された。

こうした反応の種間差をみることで、どういった適応とこうした生理的・形態的反応が関係しているかが見えてくるだろう。Schew (1995) は、成長様式の異なるウズラとヨーロッパホシムクドリを材料に、給餌量制限中と制限解除後に成長速度がどのような応答を示すか比較した。ウズラの雛では、3 日間の給餌量制限中に素早く翼長とふしよ長の成長速度を低下させ、給餌量制限を解除すると翼長の成長速度は対照群と同程度に戻り、ふしよ長の成長速度は対照群を上回る追いつき成長を示したため、60 日齢における翼長とふしよ長は対照群と差がなかった。一方、ヨーロッパホシムクドリの雛では、給餌量制限を開始すると翼長とふしよ長の成長速度はゆっくりと低下し、6 日後に給餌量制限を解除しても翼長とふしよ長のいずれにおいても対照群よりも成長速度は低いままであり、結果として巣立ちが近い 20 日齢における翼長とふしよ長は対照群よりも小さかつ

た。ウズラの雛は孵化直後から自力で餌を探索するため、最初は採餌能力が低いことや餌となる無脊椎動物の利用可能性が変動しやすい等の要因から餌量制限をよく経験するため、給餌量制限に対して成長を柔軟に変えるが、ヨーロッパホシムクドリは、複数羽の兄弟と巣に留まり親鳥からより餌をもらえるように兄弟間で競争が起こるため、給餌量を制限されても成長速度を保とうとし、成長の柔軟性が低かったと考えられている。ウトウは雛を1羽のみ巣穴の中で育てるため兄弟間の競争はない。また、年によって帰巣頻度が低下したり餌資源の変動に伴う給餌エネルギー量の制限をよく経験するため、給餌量が制限されたときは素早く骨格の成長速度を下げエネルギーを節約することができると考えられる。しかしながら、追いつき成長するための生理的コストが大きいので、遅れた成長を取り戻すことはなく、巣立ち日齢を遅らせるという選択をしていると考えられる。

オオミズナギドリ *Calonectris leucomelas* の雛において、実験的に2日間と6日間の絶食を行った場合、いずれの期間でも絶食中のRMRは絶食前と差が見られず、2日間の絶食中翼の成長は低下せず、絶食後も絶食前と同程度であったが、体重増加速度は絶食中低下し、給餌を再開したのちの体重増加速度は絶食前よりも高くなっていた(越智 2010)。再給餌後の体重増加速度が、絶食前を上回る点ではウトウと同じ結果であるが、絶食中のRMRが絶食前よりも低下しない点ではウトウと結果が異なる。オオミズナギドリはウトウと比較してかなり頻繁に短期的絶食を経験するため、ウトウとは別の生理的なメカニズムを持っているのかもしれない。

5・5 海洋環境変化と海鳥の応答

育雛期の海鳥は、自身のボディコンディションを変動させないという制約の範囲内で、海洋環境の変化に対して帰巣頻度や採餌時間、採餌範囲といった行動を変化させる(Cairns 1988, Piatt et al. 2007)。例えば、ミツユビカモメは餌の利用可能性が低い年には採餌範囲を広げて採餌努力量を上昇させることで、低い餌の利用可能性を埋め合わせ、雛の成長速度を低下させなかったが、同じ島に繁殖するハシブトウミガラスは、餌の利用可能性が低下しても採餌努力量を上昇させることはせず、雛の成長速度は低下した(Kitaysky et al., 2000)。この違いは、

ハシブトウミガラスの飛行コストはミツユビカモメのそれよりも高く (Elliott et al. 2013), 1日に消費できるエネルギー消費量が上限に達していたため, それ以上採餌努力量を上昇させると死亡率が上昇するために, 自己維持を優先して雛への投資を下げたものと考えられる (Elliott et al. 2014). このように, 海鳥の中でも海洋環境の変化への応答はそれぞれの生態的, 形態的特性などによって異なる. そのため, 雛が経験する給餌量制限も種によって異なり, その応答も異なるだろう. 今後, 雛を含めた海鳥の海洋環境変化に対する応答について種ごとに調べ, 海鳥がどのようにして様々な環境に適応しているか明らかにしていくことが期待される. ウトウでは, 海洋環境の変動に対して行動的な適応戦略を持っていることが明らかになっている. 育雛期のウトウは海洋環境の変化を受けて年によって雛に持ち帰る餌を大きく変える (Takahashi et al., 2001; Watanuki et al., 2022). 雛に持ち帰る餌種が変化すると, 餌荷重とそのエネルギー価が変わる (Watanuki et al., 2022) とともに, 餌種によって分布域が異なるため, それに伴いトリップ長やトリップ時間が変化する (酒井 2023).

本研究はこれまでにわかったこうした行動的・生態的な応答に連携して, ウトウがどのような生理的な応答を示すかを明らかにした. ウトウではトリップ時間が長くなると帰巣頻度が2日1回以下になり, 雛は短期的絶食状態になる. また, 持ち帰る餌のエネルギー量が低下することで雛は育雛期を通しての長期的低栄養状態を経験する. 同じ年内でも, 育雛期間中, 特に育雛期後半に餌環境が好転する年もある (Takahashi et al. 2001; Watanuki et al. 2009). ウトウの雛はこのように短期絶食, 長期低栄養, 餌環境の好転を経験すると生理的, 形態的応答を示すことが分かった. 短期絶食中はRMR, 体温, 成長速度を低下させるが, 再給餌をするとすぐに戻ることができる. 絶食が短期である場合, 追いつき成長することなく, 巣立ち日齢を遅らせずに巣立つことができる程度のフレキシブルに応答する能力は持っている. ところが, 長期的低栄養状態ではRMR, 体温, 成長速度を下げ, 平均栄養状態に戻すと体温や骨格成長はもどすものの追いつき成長はせず, RMRは低い状態を維持し, その分体重増加にまわし, 飢餓に備えた. そのため, 巣立ち日齢は対照群より1週間ほど遅くなった. これが, ウトウでは巣立ち翼長に年変化がないが, 巣立ち日齢や巣立ち体重が年によって大きく異なるメカニズムであることを本研究は明らかにした.

これまでの海鳥の海洋環境変化に対する適応戦略についての研究は、成鳥についての行動的応答や生理的応答について調べられたものが多かった。特にバイオロギングの進歩によって、海鳥は海洋環境の変化に適応するためかなり柔軟な採餌戦略を持っていることが明らかになっている。こうした親鳥の柔軟な採餌行動に適応するように雛も柔軟な生理的・形態的応答を示すことを明らかにした。また、種間比較をすることで、そうした生理的・形態的応答が種の生活史特性に大きく関係するらしいことも明らかにした。本研究の対象としたウトウのように1回の繁殖で1羽のみ育雛する種もいれば、カモメ類やウ類のように1回の繁殖で3-5羽程度の複数羽を育雛する種もいる。また、採餌戦略も様々で、1日複数回雛に給餌できる種もいれば、ウトウのように1日1回のみ給餌をする種や、ミズナギドリ類のように短距離採餌トリップと長距離採餌トリップを繰り返す種もいる。このように海鳥は、種によって様々な戦略をもって環境変化の大きい海洋に適応している。本研究では、ウトウ雛のRMRが低い給餌頻度に適応するために他種の雛よりも低かったこと(2章)、餌環境が悪い期間が長く続くと、餌環境が元に戻ってもRMRを戻さず(3章)、成長速度も大きく上昇させずに巣立ちを遅らせる(4章)ことが明らかとなった。

現在、人間活動の影響によって世界中で温暖化が進んでいることは明確になり、大気や海洋、寒冷圏、生物圏では前例のない急速な変化が起こっている(IPCC 2022)。海洋では温暖化の影響で海洋熱波が頻発し、糧秣魚類の資源量は大きな影響を受けている。アラスカ湾では、2014年から2016年にかけての太平洋の海洋熱波の間、カラフトシシャモやイカナゴ、ニシンの個体数が歴史的低水準に達し(Arimitsu et al. 2021)、海洋生態系への影響が懸念されている。また、北太平洋北部の海域では、これまでにない海洋気候レジームに移り(Kuroda et al. 2020)、今後さらなる海洋生態系への影響が懸念されており、海洋環境モニタリングの必要性はより高まるだろう。

海鳥は海洋環境の変化による糧秣魚類の変動を受けて、採餌行動や分布、餌構成などを柔軟に変化させる(Cairns 1988)。前節で述べたように、餌の資源量が低下すると採餌範囲を広げて採餌時間を延ばす応答を示す種もいる。また、餌構成は優占魚種の変化を反映し、雛の成長速度や巣立ち率、巣立ち体重といった繁殖成績にも影響が出る。22年間に渡るジェンツーペンギン *Pygoscelis papua* やマカ

ロニペンギン *Eudyptes chrysolophus* における繁殖成績のモニタリング研究では、オキアミの密度が高くなると繁殖成績も高くなることが分かっている (Boyd & Murray 2001). 同様にウトウでは、エネルギー価が高く好適な餌であるカタクチイワシの資源量が多いと、雛に持ち帰って給餌し、そのような年には雛の成長速度は速く、早く重い体重で巣立つ。したがって、海鳥の繁殖成績や持ち帰り餌を調べることで海洋環境の変化を推察することができるため、海洋環境の急激な変化が見込まれる今後、海鳥の繁殖成績モニタリングの重要性がますます高まるだろう (Sydeman et al. 2021).

本研究は、給餌量を人工的に操作することで給餌量が低下した時の雛の生理的・形態的応答を分析し、巣立ち体重が軽くなったり巣立ち日齢が遅くなったりするメカニズムを明らかにした。特に本研究 3・4 章で行った実験における、長期低栄養群での形態的応答は自然条件下でのモニタリング結果の解釈に有用であると考えられる。本研究では、長期間低栄養状態に晒された雛は、栄養状態が平均的に戻っても成長速度は対照群を上回らず、巣立ちを遅らせることで巣立ち時の体サイズを対照群に追いつかせていた。この時巣立ち体重は対照群に追いつかせることなく、むしろ軽い状態で巣立ち、巣立ちの要因には体重よりも体サイズが重要であることが再確認された。実際に、2021 年の自然条件下では、6 月下旬まで繁殖地から遠くに分布するホッケを雛に与えていたが、7 月に入ってから比較的繁殖地から近くに分布し、エネルギー量もホッケよりも高いカタクチイワシやニシンに切り替えていた。しかしながら、巣立ち体重は 222.1 g と軽く、巣立ち日齢も 65 日齢と遅かった。このような現象を理解するのに、本研究の結果が役立つこのように、餌条件のどの時間スケールのどの程度の減少が海鳥雛の体サイズと体重成長にどう影響するか明らかにできたので、これまで使われてきたモニタリング項目（巣立ち日齢、巣立ち体サイズ、体重など）の年変化の解釈をより正確なものにできるだろう。

謝辞

本研究を進めるにあたり、北海道大学大学院水産科学研究院の綿貫豊教授には調査計画から原稿執筆に至るまで懇切なる指導を頂きました。北海道大学大学院水産科学研究院の高津哲也教授、山村織生准教授、JB ティエボ助教授には、

博士論文をまとめるにあたってご指導，ご助言をいただきました。名城大学農学部の新妻泰明教授には，代謝測定機器の借用，測定手法のご助言をいただき，論文執筆の際にも様々なご助言をいただきました。天売島での調査は，青塚松寿氏や日下部美憲氏，斎藤暢氏をはじめ，多くの島民の方々にご理解を頂き実施することができました。北海道大学水産学部資源生物学講座資源生態学領域の三上かつら博士，大槻真由子博士，大門純平博士をはじめとした皆様とは日頃から研究の議論を行って頂き，また多くの励ましのお言葉を頂きました。本研究は以上に述べた方々の多大なる協力なくしてはできませんでした。ここに深く感謝の意を述べます。

引用文献

- Ali M, Nicieza A, Wootton RJ (2003) Compensatory growth in fishes: A response to growth depression. *Fish Fish* 4:147–190.
- Arimitsu ML, Piatt JF, Hatch S, Suryan RM, Batten S, Bishop MA, Campbell RW, Coletti H, Cushing D, Gorman K, Hopcroft RR, Kuletz KJ, Marsteller C, McKinstry C, McGowan D, Moran J, Pegau S, Schaefer A, Schoen S, Straley J, von Biela VR (2021) Heatwave-induced synchrony within forage fish portfolio disrupts energy flow to top pelagic predators. *Glob Chang Biol* 27:1859–1878.
- Aschoff VJ, Pohl H (1970) Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *JOrn* 111:38–47.
- Auer SK, Salin K, Rudolf AM, Anderson GJ, Metcalfe NB (2015) Flexibility in metabolic rate confers a growth advantage under changing food availability. *J Anim Ecol* 84:1405–1411.
- Bech C, Langseth I, Gabrielsen GW (1999) Repeatability of basal metabolism in breeding female kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Proc R Soc B Biol Sci* 266:2161–2167.
- Bech C, Østnes JE (1999) Influence of body composition on the metabolic rate of nestling European shags (*Phalacrocorax aristotelis*). *J Comp Physiol - B Biochem Syst Environ Physiol* 169:263–270.
- Bennett RSL, Bennett PH (2001) Type 2 diabetes: The thrifty phenotype – an overview. *Br Med Bull* 60:21–32.

- Berruti A, Adams NJ, Brown CR (1985) Chick energy balance in the whitechinned petrel, *Procellaria aequinoctialis*. *Antarct Nutr cycles food webs*:460–465.
- De Block M, Stoks R (2008) Compensatory growth and oxidative stress in a damselfly. *Proc R Soc B Biol Sci* 275:781–785.
- Boersma B, Wit MJ (1997) Catch-up Growth. *Endocr Rev* 18:646–661.
- Boersma P, Wheelwright N, Nerini M (1980) The Breeding Biology of the Fork-Tailed Storm-Petrel (*Oceanodroma Furcata*). *Auk* 97:268–282.
- Boersma PD (1986) Body temperature, torpor, and growth in chicks of Fork-tailed storm-petrels (*Oceanodroma furcata*). *Physiol Zool* 59:10–19.
- Boyd IL, Murray AWA (2001) Monitoring a marine ecosystem using responses of upper trophic level predators. *J Anim Ecol* 70:747–760.
- Brekke B, Gabrielsen GW (1994) Assimilation efficiency of adult Kittiwakes and Brünnich's Guillemots fed Capelin and Arctic Cod. *Polar Biol* 14:279–284.
- Cairns DK (1988) Seabirds as Indicators of Marine Food Supplies. *Biol Oceanogr* 5:261–271.
- Chavez FP, Ryan J, Lluch-Cota SE, Niquen CM (2003) Climate: From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* (80-) 299:217–221.
- Cherel Y, Le Maho Y (1985) Five months of fasting in king penguin chicks: Body mass loss and fuel metabolism. *Am J Physiol - Regul Integr Comp Physiol* 18.
- Criscuolo F, Monaghan P, Nasir L, Metcalfe NB (2008) Early nutrition and phenotypic development: 'Catch-up' growth leads to elevated metabolic rate in adulthood. *Proc R Soc B Biol Sci* 275:1565–1570.
- Daan S, Masman D, Groenewold A (1990) Avian basal metabolic rates: Their association with body composition and energy expenditure in nature. *Am J Physiol* 259:333–340.
- Davoren GK, Burger AE (1999) Differences in prey selection and behaviour during self-feeding and chick provisioning in rhinoceros auklets. *Anim Behav* 58:853–863.
- Deguchi T, Nomura H, Otsuka R, Wada M, Watanuki Y (2016) The triggers of fledging in Rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata* chicks when they experienced mass recession, examined by a supplementary feeding experiment. *Ornithol Sci* 15:15–

21.

- Deguchi T, Takahashi A, Watanuki Y (2004) Proximate factors determining age and mass at fledging in Rhinoceros Auklets (*Cerorhinca monocerata*): intra- and interyear variations. *Auk* 121:452–462.
- Dewasmes G, LeMaho Y, Cornet A, Groscolas R (1980) Resting metabolic rate and cost of locomotion in long-term fasting emperor penguins. *Am Physiol Soc* 49:888–896.
- Dobson SH, Holmes RM (1984) Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J Fish Biol* 25:649–656.
- Dulloo AG, Girardier L (1990) Adaptive changes in energy expenditure during refeeding following low-calorie intake: Evidence for a specific metabolic component favoring fat storage. *Am J Clin Nutr* 52:415–420.
- Elliott KH, Ricklefs RE, Gaston AJ, Hatch SA, Speakman JR, Davoren GK (2013) High flight costs, but low dive costs, in auks support the biomechanical hypothesis for flightlessness in penguins. *Proc Natl Acad Sci* 110:9380–9384.
- Elliott KH, Le Vaillant M, Kato A, Gaston AJ, Ropert-Coudert Y, Hare JF, Speakman JR, Croll D (2014) Age-related variation in energy expenditure in a long-lived bird within the envelope of an energy ceiling. *J Anim Ecol* 83:136–146.
- Ellis H, Gabrielsen G (2002) Energetics of free-ranging seabirds. In: *Biology of marine birds*. Schreiber EA, Burger J (eds) CRC Press., Washington, D.C., p 359–407
- Emlen ST, Wrege PH, Demong NJ, Hegner RE (1991) Flexible growth rates in nestling white-fronted bee-eaters : a possible adaptation to short-term food shortage. *Condor* 93:591–597.
- Ferguson M, Sohal BH, Forster MJ, Sohal RS (2007) Effect of long-term caloric restriction on oxygen consumption and body temperature in two different strains of mice. *Mech Ageing Dev* 128:539–545.
- Gaston A, Jones I (1998) *The Auks*. New York: Oxford University Press.
- Geiger S, Le Vaillant M, Lebard T, Reichert S, Stier A, Le Maho Y, Criscuolo F (2012) Catching-up but telomere loss: Half-opening the black box of growth and ageing trade-off in wild king penguin chicks. *Mol Ecol* 21:1500–1510.
- Geiser F (2004) Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annu Rev Physiol* 66:239–274.

- Genin A, Greene C, Haury L, Wiebe P, Gal G, Kaartvedt S, Meir E, Fey C, Dawson J (1994) Zooplankton patch dynamics: daily gap formation over abrupt topography. *Deep Res Part I* 41:941–951.
- Grey E, Road SP (1992) Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? *Proc R Soc B Biol Sci* 249:195–197.
- Groscolas U, Robin J (2001) Long-term fasting and re-feeding in penguins. 645–655.
- Hedd A, Montevecchi WA, Otley H, Phillips RA, Fifield DA (2012) Trans-equatorial migration and habitat use by sooty shearwaters *Puffinus griseus* from the South Atlantic during the nonbreeding season. *Mar Ecol Prog Ser* 449:277–290.
- Hedgren S (2018) Effects of fledging weight and time of fledging on survival of Guillemot *Uria aalge* chicks. *Scand J Ornithol* 12:51–54.
- van Heezik Y (1990) Patterns and Variability of Growth in the Yellow-Eyed Penguin. *Condor* 92:904–912.
- Hirose F, Kazama K, Ito M, Watanuki Y (2012) Accelerated growth rates in late-hatched Rhinoceros Auklet *Cerorhinca monocerata* chicks depend on food conditions and growth stage: An experimental approach. *Ibis (Lond 1859)* 154:296–306.
- Jobling M (1983) Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). *J Fish Biol* 23:549–555.
- 環境省自然環境局生物多様性センター (2023) モニタリングサイト 1000 小島嶼 (海鳥) 調査報告書.
https://www.biodic.go.jp/moni1000/findings/reports/pdf/2022_seabirds.pdf
- Kato A, Watanuki Y, Kato YN, Watanuki A, Naito Y, Kato A (2003) Foraging behaviour of chick-rearing rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata* at Teuri Island, Japan, determined by acceleration-depth recording micro data loggers. *J Avian Biol* 34:282–287.
- Kitaysky A, Hunt J, Flint E, Rubega M, Decker M (2000) Resource allocation in breeding seabirds: Responses to fluctuations in their food supply. *Mar Ecol Prog Ser* 206:283–296.
- Kitaysky AS (1999) Metabolic and developmental responses of alcid chicks to experimental variation in food intake. *Physiol Biochem Zool* 72:462–473.
- Klaassen M, Bech C, Slagsvold G (1989) Basal metabolic rate and thermal conductance

- in arctic tern chicks and the effect of heat increment of feeding on thermoregulatory expenses. *Ardea* 77:193–200.
- Klaassen M, Drent R (1991) An analysis of hatchling resting metabolism: In search of ecological correlates that explain deviations from allometric relations. *Condor* 93:612–629.
- Konarzewski M, Taylor JRE, Gabrielsen GW (1993) Chick energy requirements and adult energy expenditures of Dovekies (*Alle alle*). *Auk* 110:343–353.
- Koteja P (1996) Measuring Energy Metabolism with Open-Flow Respirometric Systems : Which Design to Choose ? *Func Ecol* 10:675–677.
- Kuenzel WJ, Kuenzel NT (1977) Basal metabolic rate in growing chicks *Gallus domesticus*. *Poult Sci* 56:619–627.
- Kume Y, Niizuma Y, Kazama K, Ito M, Yamashita R, Watanuki Y (2015) Assimilation efficiency and growth of Rhinoceros Auklet chicks fed with Japanese Sand Lance and krill. *Japanese J Ornithol* 64:219–226.
- Kuroda H, Saito T, Kaga T, Takasuka A, Kamimura Y, Furuichi S, Nakanowatari T (2020) Unconventional Sea Surface Temperature Regime Around Japan in the 2000s–2010s: Potential Influences on Major Fisheries Resources. *Front Mar Sci* 7:1–21.
- 黒木麻希, 加藤明子, 綿貫豊 (1998) ウトウの繁殖生態の研究における人工巣箱の利用. *山階鳥類研究所研究報告* 30:40–46
- Lane MA, Baer DJ, Rumpler W V., Weindruch R, Ingram DK, Tilmont EM, Cutler RG, Roth GS (1996) Calorie restriction lowers body temperature in rhesus monkeys, consistent with a postulated anti-aging mechanism in rodents. *Proc Natl Acad Sci U S A* 93:4159–4164.
- Lasiewski RC, Dawson WR (1967) A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69:13–23.
- Lindström J (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol Evol* 14:343–348.
- Lovegrove BG (2000) The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. *Am Nat* 156:201–219.
- Le Maho Y (1977) The emperor penguin: a strategy to live and breed in the cold. *Am Sci* 65:680–693.

- McNaughton SJ (1983) Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. *Oikos* 40:329–336.
- Meerlo P, Bolle L, Visser GH, Masman D, Daan S (1997) Basal metabolic rate in relation to body composition and daily energy expenditure in the field vole, *Microtus agrestis*. *Physiol Zool* 70:362–369.
- Metcalf NB, Monaghan P (2001) Compensation for a bad start: Grow now, pay later? *Trends Ecol Evol* 16:254–260.
- Moe B, Brunvoll S, Mork D, Brobakk TE, Bech C (2004) Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J Exp Biol* 207:4067–4076.
- Mrosovsky N, Sherry DF (1980) Animal Anorexias. *Science* (80-) 207:837–842.
- Niizuma Y, Araki Y, Mori H, Takahashi A, Watanuki Y (2002) Responses of body components to changes in the energetic demand throughout the breeding stages of rhinoceros auklets. *Can J Zool* 80:1549–1555.
- Niizuma Y, Watanuki Y (1997) Effects of Circadian Rhythm and Breeding Stage on Resting Metabolic Rates in Fasting Leach’s Storm-petrels. *J Yamashina Inst Ornithol* 29:83–90.
- Niizuma Y, Yamamura O (2004) Assimilation efficiency of Rhinoceros Auklet (*Cerorhinca monocerata*) chicks fed Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and Japanese sand lance (*Ammodytes personatus*). *Comp Biochem Physiol Part A Mol Integr Physiol* 139:97–101.
- Norin T, Metcalfe NB (2019) Ecological and evolutionary consequences of metabolic rate plasticity in response to environmental change. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 374.
- 越智大介 (2010) オオミズナギドリにおける給餌行動の調節および間欠給餌に対する雛の生理的応答. 北海道大学博士論文, 函館.
- Okado J, Watanuki Y (2023) Small interannual variability in the body mass of a seabird with high flight costs. *Mar Biol* 170:1–15.
- Øyan HS, Anker-Nilssen T (1996) Allocation of growth in food-stressed atlantic puffin chicks. *Auk* 113:830–841.
- Ozanne SE, Hales CN (2004) Catch up growth and obesity in mice. *Nature* 427:411–412.

- Pedersen BH (1993) Growth and mortality in young larval herring (*Clupea harengus*); effects of repetitive changes in food availability. *Mar Biol* 117:547–550.
- Piatt JF, Harding AMA, Shultz M, Speckman SG, Van Pelt TI, Drew GS, Kettle AB (2007) Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. *Mar Ecol Prog Ser* 352:221–234.
- Piersma T, Drent J (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends Ecol Evol* 18:228–233.
- Prader A, Tanner JM, von Harnack GA (1963) Catch-up growth following illness or starvation. An example of developmental canalization in man. *J Pediatr* 62:646–659.
- Reid K, Prince PA, Croxall JP (2000) Fly or die: The role of fat stores in the growth and development of Grey-headed Albatross *Diomedea chrysostoma* chicks. *Ibis (Lond 1859)* 142:188–198.
- Ricklefs RE (1976) Growth rates of birds in the humid new world tropics. *Ibis (Lond 1859)* 118:179–207.
- Ricklefs RE, White SC, Cullen J (1980) Energetics of postnatal growth in Leach's storm-petrel. *Auk* 97:566–575.
- Robin JP, Frain M, Sardet C, Groscolas R, Maho YL (1988) Protein and lipid utilization during long-term fasting in emperor penguins. *Am J Physiol - Regul Integr Comp Physiol* 254.
- Rothwell J, Elizabeth M (1983) Metabolic responses to fasting and refeeding in lean and genetically obese rats. *Am Physiol Soc*:615–620.
- 酒井理佐 (2023) ウトウの餌と、採食場所の季節・年変化と繁殖. 北海道大学修士論文, 函館
- Santora JA, Schroeder ID, Field JC, Wells BK, Sydeman WJ (2014) Spatio-temporal dynamics of ocean conditions and forage taxa reveal regional structuring of seabird-prey relationships. *Ecol Appl* 24:1730–1747.
- Schaub R, Prinzinger R, Schleucher E (1999) Energy metabolism and body temperature in the Blue-naped Mousebird (*Urocolius macrourus*) during torpor. *Ornis Fenn* 76:211–219.
- Schew WA (1995) The evolutionary significance of developmental plasticity in growing birds. *Univ Pennsylvania*.

- Schmidt-Nielsen K (1997) *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge university press.
- Sears J, Hatch SA (2008) Rhinoceros Auklet Developmental Responses To Food Limitation: an Experimental Study. *Condor* 110:709–717.
- 四方, 恵 (2011) ウトウの同種内餌略奪とその意義. 北海道大学修士論文, 函館
- Shimabukuro U, Takahashi A, Okado J, Kokubun N, Thiebot J, Will A, Watanuki Y, Addison B, Hatch S, Hipfner J, Slater L, Drummond B, Kitaysky A (2023) Across the North Pacific, dietary-induced stress of breeding rhinoceros auklets increases with high summer Pacific Decadal Oscillation index. *Mar Ecol Prog Ser* 708:177–189.
- Shirai M, Ito M, Yoda K, Niizuma Y (2012) Applicability of the doubly labelled water method to the rhinoceros auklet, *Cerorhinca monocerata*. *Biol Open* 1:1141–1145.
- Shirai M, Ito M, Yoda K, Niizuma Y (2013) Basal metabolic rate of the rhinoceros auklet *Cerorhinca monocerata*, as measured using respirometry. *Mar Ornithol* 41:151–153.
- Skrup MM, Mcwilliams SR (2016) Oxidative balance in birds: An atoms-to-organisms-to-ecology primer for ornithologists. *J F Ornithol* 87:1–20.
- Speakman JR, Mitchell SE (2011) Caloric restriction. *Mol Aspects Med* 32:159–221.
- Sturkie PD (ed) (1986) *Avian Physiology*, fourth. Springer-Verlag, New York.
- Sydeman WJ, Schoeman DS, Thompson SA, Hoover BA, García-Reyes M, Daunt F, et al. (2021) Hemispheric asymmetry in ocean change and the productivity of ecosystem sentinels. *Science* 372:980–983.
- Takahashi A, Kuroki M, Niizuma Y, Kato A, Saitoh S, Watanuki Y (2001) Importance of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) to breeding rhinoceros auklets (*Cerorhinca monocerata*) on Teuri Island, Sea of Japan. *Mar Biol* 139:361–371.
- Takahashi A, Kuroki M, Niizuma Y, Watanuki Y (1999) Parental Food Provisioning Is Unrelated to Manipulated Offspring Food Demand in a Nocturnal Single-Provisioning Alcid, the Rhinoceros Auklet. *J Avian Biol* 30:486.
- Takenaka M, Niizuma Y, Watanuki Y (2005) Resource allocation in fledglings of the rhinoceros auklet under different feeding conditions: an experiment manipulating meal size and frequency. *Can J Zool* 83:1476–1485.
- Thouzeau C, Duchamp C, Yves H (1999) Comparative biology energy metabolism and

- body temperature of Barn Owls fasting in the cold. *Physiol Biochem Zool* 72:170–178.
- Wang T, Hung CCY, Randall DJ (2006) The comparative physiology of food deprivation: from feast to famine. *Annu Rev Physiol* 68:223–51.
- Watanuki Y (1987) Breeding Biology and Foods of Rhinoceros Auklets on Teuri Island, Japan. *Polar Biol* 1:175–183.
- 綿貫豊 (2016) ウミスズメ科の多様性. *Strix* 32:3–16.
- Watanuki Y, Yamamoto M, Okado J, Ito M, Sydeman W (2022) Seabird reproductive responses to changing climate and prey communities are mediated by prey packaging. *Mar Ecol Prog Ser* 683:179–194.
- Weathers WW, Siegel RB (1995) Body size establishes the scaling of avian postnatal metabolic rate: an interspecific analysis using phylogenetically independent contrasts. *Ibis (Lond 1859)* 137:532–542.
- Weathers WW, Sullivan KA (1991) Growth and energetics of nestling Yellow-eyed juncos. *Condor* 93:138–146.
- Weimerskirch H, Ancel A, Caloin M, Zahariev A, Spagiari J, Kersten M, Chastel O (2003) Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *J Anim Ecol* 72:500–508.
- Whittow GC (1986a) Energy metabolism. In: *Avian physiology*, 4 th. Sturkie P. (ed) Springer-Verlag New York, New York, p 253–268
- Whittow GC (1986b) Regulation of body temperature. In: *Avian physiology*, forth. Sturki P (ed) Springer Berlin Heidelberg, New York, p 221–252
- Wilson PN, Osbourn DF (1960) Compensatory Growth After Undernutrition in Mammals and Birds. *Biol Rev* 35:324–361.
- Withers PC (1977) Measurement of VO_2 , VCO_2 , and evaporative water loss with a flow through mask. *J Appl Physiol* 42:120–123.
- Wrege PH, Emlen ST (1994) Family structure influences mate choice in white-fronted bee-eaters. *Behav Ecol Sociobiol* 35:185–191.
- Ydenberg RC, Clark CW, Harfenist A, Fraser S (1995) Intraspecific Fledging Mass Variation in the Alcidae , with Special Reference to the Seasonal Fledging Mass Decline. *Am Nat* 145:412–433.
- Zeng LQ, Fu C, Fu SJ (2018) The effects of temperature and food availability on

growth, flexibility in metabolic rates and their relationships in juvenile common carp. *Comp Biochem Physiol -Part A Mol Integr Physiol* 217:26–34.

Zeng LQ, Wang L, Wang GN, Zeng Y, Fu SJ (2017) The relationship between growth performance and metabolic rate flexibility varies with food availability in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*). *Comp Biochem Physiol -Part A Mol Integr Physiol* 212:56–63.