



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	気候変化と海鳥の繁殖タイミングおよび生産
Author(s)	綿貫, 豊; Watanuki, Yutaka
Citation	Memoirs of the Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 53(2), 19-26
Issue Date	2011-06
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/47549
Type	departmental bulletin paper
File Information	19-26.pdf



気候変化と海鳥の繁殖タイミングおよび生産

綿貫 豊

Climate Variability and the Timing of Breeding and Reproduction in Seabirds

Yutaka WATANUKI

Abstract

Timing of breeding in terrestrial birds has been progressed with the global warming trend during recent decades. This paper reviewed the inter-annual trends of the timing of breeding in seabirds and potential mechanisms driving these changes. Their timing of breeding was progressed in 3 of 4 cases in the Arctic at the rates of 0.3–1.5 d/year, but it was delayed in 6 of 10 cases in the Antarctic at slower rates (<0.1 d/year). In cool-temperate areas, timing of seabird's breeding tended to delay in western Atlantic, progressed in Canadian Pacific, but no significant trends were observed in California coast and Japan. Factors explaining these trends varied among regions and included the sea-ice extent, SST, air temperature and strength of upwelling and primary production. These shifts of the timing of breeding in seabirds sometimes caused their mismatch with the seasonal prey availability, hence their decreased reproduction. This review indicates that the studies of local marine ecosystem are essential to understand the effects of global warming on seabird phenology and population change.

Key words : Warming trend, mismatch, regional variation, regime shift

気候変化と生物季節

樹木・草本・植物プランクトンの展葉・結実・ブルーミング (増殖) のタイミングは日長, 光, 温度, 水分や栄養塩などの条件に左右される。変温動物である昆虫, 魚やイカなどでも日長や温度が交尾・産卵タイミングを決め, その後の有効積算温度が卵発生速度に影響し, 結果的にふ化タイミングや変態のタイミングが決まる。また, 環境温度変化に生理的にはそれほど影響されことなく生活する鳥類や哺乳類でも, 渡り, 産卵や交尾などのタイミングがある程度季節的に決まっている。こういった季節的に決まっている生活上重要な時期を生物季節またはフェノロジーとよぶ。

気候変化がおきて気温, 水温や降水量などが変化すれば, 生物季節が変わる。陸上生態系においては, 地球温暖化にともない, さまざまな生物の出現や繁殖タイミングが早まっていることが数多く報告されている。北半球では11年間に植物が新葉を急に展開するタイミングはおよそ8日間早くなり (Myneni et al. 1997), ヨーロッパにおいて, 開葉, 開花, 着実のタイミングが, 春・夏の気温が1度上昇するごとに平均して2.5日早くなっている (Menzel et al. 2006)。昆虫においても, その出現のタイミングが大まかには温暖化に応じて早まっているようである (Gordo and Sanz 2005, 2006, Both et al. 2009)。

生物群集は, 捕食, 競争, 共生など, 生態的機能が異なる

グループに属する多くの種の相互作用によって成り立っている。すべての種の生物季節が同じように変化すれば, 生物群集は変化しないかもしれない。ところが種ごとに生物季節の変化の仕方が異なれば, これらの相互作用がうまくいかなくなるだろう。このマッチ・ミスマッチ原理はさまざまな生物間相互作用にあてはまるので, 普遍性が高い原理である (Stenseth and Mysterud 2002, Durant et al. 2007)。魚類ではふ化直後の稚魚期にすぐに餌を得られるかどうかが生存に直接作用する。この短いクリティカル・ステージが稚魚の餌であるカイアシ類の出現とうまく一致しないとその年生まれの年級群の加入量が小さくなる, という魚資源変化を説明するために提案された原理である (Hjort 1914, Cushing 1990)。

気候変化が陸上生態系において, 鳥類とその餌生物の生物季節の間にミスマッチをもたらすことがくわしく研究されている。多くの森林性鳥種の産卵のタイミングがここ30年近くの間年0.4日程度の速度で早くなっている (Crick et al. 1997, McCleery and Perrins 1998, Visser et al. 2003)。しかしながらその早期化傾向は彼らの餌である食植性昆虫よりゆっくりであり, その結果, 鳥類においても餌要求量の高い育雛時期が食植性昆虫の現存量が最大となるタイミングの早期化に追いつかず, 繁殖成績が低下して年々個体数が減少している種・個体群も多い (Both et al. 2006, Møller et al. 2008)。このように, 気候変化による生物季節のミスマッチが, 高次捕食者の個体数減少に関与

することが陸上生態系ではわかっている。

海洋における生物の分布やその生物季節の調査は陸上に比べはるかに難しい。直接我々の目に触れることがないからである。そのせいか、最近の IPCC の報告では、海洋における長期生物データをつかった報告の数は陸上生態系の 0.3% に満たない (Richardson and Poloczanska 2008)。生物季節の変化についての長期傾向の報告もそう多くないように思える。海鳥は水面上で観察できる唯一の海洋生物であり、毎年同じ場所に戻ってきて集団で繁殖する。繁殖地は古くから知られており、長年にわたる研究が比較的多くある。海鳥は繁殖地を変えることはあまりないので、これらの長期研究によって、海鳥の数や繁殖生態の年変化をとらえることができる。この総説では、海鳥の生物季節の長期的傾向とそれに影響する要因をレビューする。その上で、海鳥において、育雛時期と餌生物のピーク時期にミスマッチが起こっているか、その結果繁殖成績などに影響が出ているかについて考える。

繁殖タイミングの長期的年変化傾向

海鳥の繁殖地への渡来や産卵のタイミングは近年早まっているのだろうか？ 渡来、産卵またはふ化、あるいは一定の大きさの雛に足輪を付けた時期を、他の要因をコントロールせずに単純に年に回帰させて、これらの繁殖のタイミングの近年の長期的年変化傾向を分析した研究がある。鳥類の場合、産卵からふ化までの日数はほとんど変化せず、ヒナの成長速度もそう大きくは変わらないので、こういった測定値を繁殖のタイミングの指標に使える。これらをまとめてみると、ここ 30 年ほどの間に繁殖のタイミングが早まっているとする例が 12 あるが、遅れてきているとする報告 (11 例) や長期傾向がないとする報告 (17 例) も多い (Table 1)。陸鳥では、やや古いレビューになるが、英国の 65 種について 1971-1995 年間の傾向を分析したところ、遅れたのは 1 種に過ぎず、多くの種 (20 種) で産卵が早まっていた (Crick et al. 1997)。このように、海鳥で早期化傾向が顕著ではないのは、以下に示すように海鳥では海域ごとに傾向が異なるためであり、これは地球温暖化が海洋生態系に及ぼす効果が複雑であることを示唆するのかもしれない。

例をあげよう。北極域 (北緯 66 度以北) では海鳥の繁殖タイミングが早まる傾向が報告されている。スバルバル島においては、ミツユビカモメ *Rissa tridactyla* ではふ化タイミングに一定の変化傾向はなかったが、岩の間に営巣するヒメウミスズメ *Alle alle* は 1963 年から 2008 年間に 5 日ほどふ化タイミングを早めた (Moe et al. 2009)。カナダ大西洋沿岸・ハドソン湾のコーツ島のハシブトウミガラス *Uria lomvia* のふ化タイミングは 1988 年から 2007 年間に 5 日早まった (Gaston et al. 2009)。北部ベーリング海に面したノートンサウンドで繁殖するミツユビカモメは、1975 年から 1989 年間に 23 日もふ化タイミングが早

まった (Murphy et al. 1991)。やや南のベーリング海のセントジョージ島・セントポール島に繁殖するミツユビカモメとアカアシミツユビカモメ *R. brevirostris* では、1975 年から 2006 年間に 17 日から 26 日ふ化タイミングが早まる傾向があったが、ウミガラス *U. aalge* やハシブトウミガラスではその傾向は弱かった (Byrd et al. 2008)。逆に、南極のアデリーランドでは、アデリーペンギン *Pygoscelis adeliae*、ミズナギドリ科 3 種 (*Fulmarus glacialis*, *Thalassoica antarctica*, *Daption capense*) とアシナガウミツバメ (*Oceanites oceanicus*) では、その遅れはそう大きくはないが、1950 年代に比べると現時点 (2000 年代) では、繁殖地への到着は 9.1 日、産卵タイミングは 2.1 日遅くなった (Barbraud and Weimerskirch 2006)。コウテイペンギン *Aptenodytes forsteri*、ミズナギドリ科 2 種 (*Macronectes giganteus*, *Pagodroma nivea*)、トウゾクカモメ科 1 種 (*Catharacta maccormicki*) では有意な長期傾向はなかった。

一方、中緯度地方では繁殖タイミングの年変化傾向はさまざまである。北海の英国北東部のミツユビカモメは 1960 年代から 1980 年代の間に産卵タイミングが遅くなった (Aebischer et al. 1990)。その北のスコットランドのメイ島では、その後の 1980 年から 2000 年間に、ミツユビカモメは 9 日、ウミガラスは 6 日ほど産卵タイミングが遅れた (Frederiksen et al. 2004)。同じく、英国全域でシロカツオドリ (*Morus bassanus*) のふ化タイミングの年変化をまとめたところ、1980 年と 2007 年間に平均して 6 日遅れた (Wanless et al. 2008)。ところが、同じころ (1973 年から 2008 年) イングランドのスコマー島ではウミガラスの産卵タイミングは早まる傾向にあった (Votier et al. 2009)。また、太平洋東側のカナダのプリテッシュコロンビア沿岸にあるトライアングル島では、1975 年から 1999 年間に、ウトウ *Cerorhinca monocerata* とエトピリカ *Fratrercula cirrhata* では 20 日程度、ウミガラスでは 55 日以上ふ化タイミングが早まった (Bertram et al. 2001)。カリフォルニア沿岸のファラロン島ではウミガラスの産卵タイミングにはやや早まる傾向があったが、ウトウやアメリカウミスズメ *Ptychoramphus aleuticus* において年々産卵やふ化タイミングが早まるといった一定した明瞭な傾向はなかった (Thayer and Sydeman 2007, Schroeder et al. 2009)。また、日本海の北海道天売島でも、ウトウ、ウミネコ *Larus crassirostris*、ウミウ *Phalacrocorax capillatus*、どの種類においても、1984 年から 2009 年の間では明瞭な産卵やふ化タイミングの年変化傾向はなかった (Watanuki et al. 2009, 天売海鳥研究グループ)。南半球中緯度に繁殖するコガタペンギン *Eudyptula minor* の産卵タイミングは年々早まっている (Cullen et al. 2009)。

まとめると、海鳥の繁殖タイミングは北極域では年に 0.3-1.5 日早まる傾向があるが、中緯度地域ではその傾向はさまざまであり、南極における繁殖タイミングの遅れはきわめてゆっくりである (年に 0.1 日以下)。中期地域にお

Table 1 Regional changes in the annual trends and factors affecting timing of breeding in seabirds. Results of linear regression analyses (arrival date on the colony, egg-laying or hatching dates, or dates of banding standard size chicks) are shown as +, delayed; -, progressed, 0, no significant trends. For factors, effects are shown as -, breed earlier if factors (sea-ice) had greater value.

Location of the colony	Region	Latitude	Species	period	Trends in timing	Factors	Effects	Reference
Svalbard	Arctic	77 00N	Dovekie	1963-2008	-	Air Temp.	-	Moe et al. 2009
Svalbard	Arctic	77 00N	Black-legged Kittiwake	1970-2008	0	SST	-	Moe et al. 2009
Norton Sd.	N Bering	64 34N	Black-legged Kittiwake	1975-1989	-	Air Temp.	-	Murphy et al. 1991
Coat's I	Hudson Bay	63N	Thick-billed Murre	1988-2007	-	Sea-ice	+	Gaston et al. 2009
St. Paul I.	C Bering	57N	Black-legged Kittiwake	1975-2006	-	Sea-ice (winter/spring)	-	Byrd et al. 2008
St. Paul I.	C Bering	57N	Red-legged Kittiwake	1975-2006	-	Sea-ice (winter/spring)	-	Byrd et al. 2008
St. Paul I.	C Bering	57N	Thick-billed Murre	1975-2006	+	SST (summer)	+	Byrd et al. 2008
St. Paul I.	C Bering	57N	Common Murre	1975-2006	0			Byrd et al. 2008
St. Geogel.	C Bering	57N	Black-legged Kittiwake	1975-2006	-	SST (winter)	+	Byrd et al. 2008
St. Geogel.	C Bering	57N	Red-legged Kittiwake	1975-2006	-	SST (winter)	+	Byrd et al. 2008
St. Geogel.	C Bering	57N	Thick-billed Murre	1975-2006	0	SST (winter)	+	Byrd et al. 2008
St. Geogel.	C Bering	57N	Common Murre	1975-2006	0			Byrd et al. 2008
St. Lazaria I.	Gulf of Alaska	56 59N	Fork-tailed Storm-petrel	1994-2006	0	SST (spring)	0	Slater and Boyd 2009
St. Lazaria I.	Gulf of Alaska	56 59N	Leach's Storm-petrel	1994-2006	0	SST (spring)	-	Slater and Boyd 2009
St. Lazaria I.	Gulf of Alaska	56 59N	Glaucous-winged Gull	1994-2006	0	SST (summer)	-	Slater and Boyd 2009
St. Lazaria I.	Gulf of Alaska	56 59N	Common Murre	1994-2006	0	SST (summer)	-	Slater and Boyd 2009
St. Lazaria I.	Gulf of Alaska	56 59N	Rhinoceros Auklet	1994-2006	0	SST (spring)	-	Slater and Boyd 2009
Isle of May	W North Sea	56 11N	European Shag	1969-2002	0	SST	-	Frederiksen et al. 2004
Isle of May	W North Sea	56 11N	Black-legged Kittiwake	1969-2002	+	NAO	-	Frederiksen et al. 2004
Isle of May	W North Sea	56 11N	Common Murre	1969-2002	+	NAO	-	Frederiksen et al. 2004
England	W North Sea	48.9-62.1N	Northern Gannet	1980's-2000's	+			Wanless et al. 2008
NE England	W North Sea	55 10N	Black-legged Kittiwake	1955-1987	+	Westerly Weather	-	Aebischer et al. 1990
Skomer I.	W North Sea	51 40N	Common Murre	1973-2008	+	WinterNAO	+	Voier et al. 2009
Röst I.	E North Sea	67 26N	Atlantic Puffin	1978-2002	0	NAO	-	Durant et al. 2004
Triangle I.	Canadian Pacific	50 52N	Cassin's Auklet	1977-1999	0			Bertram et al. 2001
Triangle I.	Canadian Pacific	50 52N	Common Murre	1977-1999	-			Bertram et al. 2001
Triangle I.	Canadian Pacific	50 52N	Tufted Puffin	1977-1999	-	SST	+	Bertram et al. 2001
Triangle I.	Canadian Pacific	50 52N	Rhinoceros Auklet	1977-1999	-	SST	+	Bertram et al. 2001
Newfoundland	W Pacific	46 50N	Common Murre	1980-2006	0	Prey	+	Regular et al. 2009
Teuri I.	N Japan Sea	44 25N	Rhinoceros Auklet	1984-2009	0	Air Temp.	-	Watanuki et al. 2009
Teuri I.	N Japan Sea	44 25N	Black-tailed Gull	1984-2009	0	SST	+/-	Tomita et al. 2008
Teuri I.	N Japan Sea	44 25N	Japanese Cormorant	1992-2009	0	SST	-	Watanuki et al. Unpubl.
Fallaron Is	California coast	37 42N	Rhinoceros Auklet	1993-2003	0	Upwelling	-	Thayer and Sydeman 2007
Fallaron Is	California coast	37 42N	Cassin's Auklet	1971-2006	0	Upwelling	-	Schroeder et al. 2009
Fallaron Is	California coast	37 42N	Common Murre	1971-2006	-	Upwelling	-	Schroeder et al. 2009
Phillip I.	Indian Ocean	38 30S	Little Penguin	1968-2007	+	SST	-	Cullen et al. 2009
Adelie Land	Antarctic	66 70S	Emperor Penguin	1950-2004	0			Barbraud & Weimerskirch 2006
Adelie Land	Antarctic	66 70S	Adelie Penguin	1950-2004	+	Sea-ice	-	Barbraud & Weimerskirch 2006
Adelie Land	Antarctic	66 70S	Southern Giant petrel	1950-2004	0			Barbraud & Weimerskirch 2006
Adelie Land	Antarctic	66 70S	Southern Fulmar	1950-2004	+			Barbraud & Weimerskirch 2006
Adelie Land	Antarctic	66 70S	Antarctic Petrel	1950-2004	+	Sea-ice	-	Barbraud & Weimerskirch 2006
Adelie Land	Antarctic	66 70S	Cape Petrel	1950-2004	+	Sea-ice	-	Barbraud & Weimerskirch 2006
Adelie Land	Antarctic	66 70S	Snow Petrel	1950-2004	0			Barbraud & Weimerskirch 2006
Adelie Land	Antarctic	66 70S	Wilson's Storm-petrel	1950-2004	+	Sea-ice	-	Barbraud & Weimerskirch 2006
Adelie Land	Antarctic	66 70S	South Polar Skua	1950-2004	0	Sea-ice	-	Barbraud & Weimerskirch 2006

いて、太平洋側ではベーリング海を含め、かなり急速に繁殖タイミングが早まる例(年に0.5-2.3日)があったが、大西洋では逆に遅れる傾向があった(年に0.3-0.5日)。さらに、同じ場所でも、ある種は早まるが別の種ではその傾向はないといった場合もあった(表1)。

繁殖タイミングの年変化に影響する環境要因

このように、陸鳥と異なり、海鳥では地球温暖化に伴って繁殖タイミングが世界的にどの地域でも年々早まっているという一貫した傾向はなかった。海鳥においても、日長変化によって、ホルモン分泌が起これ、それによって渡りや繁殖衝動が誘発される(ギル2009)。それに加えて、産卵前の餌条件、渡り直前の栄養状態が、繁殖や渡りのタイミングの年変化に影響するだろう。餌の利用可能性の季節性を決めるメカニズムが海域ごとに違うので、繁殖タイミングの長期的年変化に一貫した傾向がないのがその原因のひとつなのかもしれない。

Table 1には、各地各種の繁殖タイミングに影響しているとされる環境要因も示した。北極海の海水は1970年代以降減少し続けており、これが海鳥の繁殖タイミングの変化に大きな影響を与えている。温暖化は、北極域では、海水の減少によって、採食可能海域を早く提供する。北極域カナダのコーツ島のハシブトウミガラスの繁殖の早期化は海水の流失時期が早まり、早い時期に繁殖地周辺で採食できるようになったことと関連すると考えられている(Gaston et al. 2009)。逆に、南極のアデリーランドでは、海水の広がり大きい年ほど繁殖が早まる傾向があった(Barbraud and Weimerskirch 2006)。つまり、海水の張り出しが年々小さくなったために、ゆっくりではあるが、年々繁殖タイミングが遅れた。その理由については十分にはわかっていない。南極で繁殖する海鳥の主要な餌はナンキョクオキアミ *Euphausia superba* である。ナンキョクオキアミの資源量は海水が多い海域で多く、南極周辺での海水の減少にともない減少傾向にあり、高次捕食者を含む南極海洋生態系に大きな影響を及ぼしている(Loeb et al. 1997, Atkinson et al. 2004)。近年の海水の減少に伴うオキアミ資源量の減少が繁殖タイミングの遅れにかかわっているのかもしれない。同じ海水の効果が北極と南極で逆転しているのは、このように餌の利用可能性との関連性に差があるからなのかもしれない。

大地域的な気圧分布が海鳥の繁殖時期に影響することがヨーロッパで知られている。英国東部海岸のミツユビカモメの繁殖が1955年から1987年に遅くなったのは、西風が弱くなる傾向にあったことと連動しており(Aebischer et al. 1990)、同様に、1990年以降、スコットランドのミツユビカモメとウミガラスの繁殖タイミングは北大西洋振動(NAO)インデックスが大きいと(つまり偏西風が強いと)早まった(Frederiksen et al. 2004)。ただし、年々繁殖が遅れているのはNAOの年変化とは直接は関係がない可能性

もあり、ミツユビカモメについては個体数の減少など他の要因も考えられている。また、イングランドのウミガラスでもNAOにくわえ、個体数が増えると産卵タイミングが早まる傾向があった(Votier et al. 2009)。気候インデックスが海鳥の繁殖タイミングに与える影響が年代によって異なることもある。ノルウェーのニシツノメドリ *F. artica* では、1985年以前と1995年以降は、NAOインデックスが大きいと繁殖タイミングが早まったが、1985年から1995年にはその傾向はなかった(Durant et al. 2004)。どのようにしてNAOインデックスと海鳥の繁殖時期が関連するのかについて十分な説明はまだなされていない。ノルウェーではNAOインデックスが大きいと海水温が高い傾向があり、表層性魚類の資源量が大きくなることと関係していると考えられている(Durant et al. 2004)。

地域的な海水温が海鳥の繁殖タイミングに影響する例が多く知られている。カリフォルニアのアメリカウミスズメおよびウトウ(Abraham and Sydeman 2004, Thayer and Sydeman 2007)、ベーリング海ブリピロフ諸島のミツユビカモメ(Byrd et al. 2008)では、周辺の海水温が低い年に繁殖を早く開始する傾向があった。カリフォルニア沿岸では、冬の季節風が強いとそれによって駆動される春先の湧昇が強くなり、海水温が低い年には一次生産性が高く、そのため、海鳥の主要な餌である魚類やオキアミの資源量が大きくなることで、繁殖タイミングが早くなったりヒナの生産率が大きくなったりする(Thayer and Sydeman 2007, Schroeder et al. 2009)。オキアミのスウオーミングはある温度範囲で起こる(Hanamura et al. 1989)ので、それを餌とするウミネコの繁殖は水温の影響を受ける可能性がある(Tomita et al. 2008)。カリフォルニア沿岸ではウミスズメ科の春先の餌はオキアミ類であり、湧昇の強さが一次生産に影響したり、オキアミの利用可能性を高めたりして、産卵前の栄養状態を決めることで産卵タイミングに影響することはありそうである。実際に、冬の季節風が強くて湧昇が強くなり表面海水温が低い年には、ファラロン島に繁殖するウミスズメ科は、早く産卵し、雛生産も大きい(Thayer and Sydeman 2007)。

周辺海域の海水温が高い年に、早く繁殖する例も知られている。ブリテッシュコロンビアのウトウ、エトピリカ(Bertram et al. 2001, Gjerdrum et al. 2003)、スコットランドのヨーロッパヒメウ *Phalacrocorax aristoptelis* (Frederiksen et al. 2004)、スバルバールのミツユビカモメ(Moe et al. 2009)、ノートンサウンドのミツユビカモメ(Murphy et al. 1991)、バス海峡(オーストラリア)のコガタペンギン(Cullen et al. 2009)である(Table 1)。ブリテッシュコロンビアでは、水温が高いとカイアシ類のブルーミングが早く起きるが、この海域のトライアングル島において年々繁殖が早まったウミガラス、エトピリカ、ウトウが産卵期になりに食べているか十分な餌情報は無い。同じ島に繁殖し大型カイアシ類を主に食べるアメリカウミスズメのふ化タイミングは早まっていない。以上述べてきたように、偏西風、

湧昇の強さや繁殖地周辺海域の海水温が海鳥の繁殖タイミングに影響する場合は、産卵直前の餌の利用可能性がカギになるようであるが、そのメカニズムは詳しくはわかっていない。

極域では営巣地が雪や氷に覆われていると物理的に営巣できないために、繁殖開始が遅れることもあるだろう。とくに地面に巣穴を掘ったり、岩の割れ目に営巣する、ウミスズメ科やミズナギドリ科でその傾向が報告されている。亜南極のサウス・ジョージア島に繁殖するナンキョククジラドリ (*Pachyptila desolata*) では、気温が低い年には、岩の割れ目が氷でブロックされ、繁殖が遅れた (Liddle 1994)。岩が積み重なった隙間に営巣するヒメウミスズメは、スバルバル島では、春の気温が高い年には早く繁殖をはじめめる傾向があるが、それは地面の温度が上がり営巣環境が早く整うためであると考えられている (Moe et al. 2009)。後で述べるように、中緯度地域でも春先の気温が低かったり多雪であったりすれば、巣穴営巣性の海鳥の繁殖が遅れることがある。

ミスマッチと繁殖成功

鳥類において餌要求量が最も大きくなるのは育雛期である。海鳥においても餌要求量が最大となる育雛期と餌のピーク時期とのミスマッチがおこることが報告されている。カナダ大西洋側の北極圏のハドソン湾沿岸で繁殖するハシブトウミガラスでは、海氷の流失時期と餌利用可能性ピーク時期は 1988 年から 2007 年の間に 17 日早まったが、産卵日は 5 日しか早まっておらず、ミスマッチの程度は年々大きくなっている (Gaston et al. 2009)。先に述べたように、カナダ太平洋岸ブリテッシュコロンビアのトライアングル島に繁殖するアメリカウミスズメの主たる餌は大型カイアシ類である。この大型カイアシ類は冬に深層でふ化して春に表層に浮上し、植物プランクトンを食べて成長する。大型カイアシ類の表層での現存量は、表層水温が彼らにとって好適となる初夏にピークを迎える。この地域では 1975 年から 2006 年までの間に表面海水温度は上昇しつづけ、そのため大型カイアシ類の表層での現存量がピークになる時期も 2ヶ月近く早まった。一方、アメリカウミスズメのふ化タイミングがそれにつれて早まることはなかった。そのため 1990 年代には、大型カイアシ類の現存量のピークが雛のふ化時期よりも早くなり、ミスマッチがおこり繁殖成績が低下した (Bertram et al. 2001, Hipfner 2008)。熱帯に繁殖するベニアジサシ *Sterna dougallii* でも、繁殖タイミングと一次生産がピークとなる時期との時間的ずれが大きい年には繁殖成績が低下した (Monticelli et al. 2007)。

なぜ、餌の生物季節と海鳥の繁殖時期が同調して変化しないのだろうか？ 北海道天売島で繁殖するウトウにおいてその理由が明らかになっている。本種は地面に長さ 1~2m の巣穴を掘り、産室に枯れ草を敷き詰めてその上に産卵する (Fig. 1)。春先の気温が低くて雪が多い年には、地

面が凍っていて巣穴を掘りづらいため、ウトウの産卵は、年によっては 1 カ月近く遅れる (Watanuki 1987, Watanuki et al. 2009)。ウトウは 1980 年代後半まではマイワシ *Sardinops melanostictus*、ニシン *Clupea pallasii* やイカナゴ *Ammodytes personatus* といったこの海域では寒冷性の魚を雛に与えていたが、1990 年代以降は温暖性のカタクチイワシ *Engraulis japonicus* を雛に与えている (Fig. 2, Deguchi et al. 2004)。カタクチイワシはイカナゴやホッケ幼魚 *Pleurogrammus azonus* に比べると単位重量あたりのエネルギー価が高くウトウにとってよい餌である (Takahashi et al. 2001)。カタクチイワシは北海道沿岸では表面海水温 12°C から 15°C の海域に分布する。13°C の等温線が季節とともに日本海沿岸を北上し、天売島からウトウが日帰りで帰れる最大採食範囲 (約 150 km) に達したところに、ウトウは餌をカタクチイワシに切り代える (Watanuki et al. 2009)。その切り替えタイミングは対馬暖流の流量が大きい年ほど早かった。つまり、春先の気温が高い年にウトウは繁殖を早く始めるが、その年にたまたま



Fig. 1 Nest burrows of Rhinoceros Auklets. Photo by K. Hirata



Fig. 2 Rhinoceros Auklet returned to the colony with anchovy in their bills during the night. Photo by N. Tomita

対馬暖流が弱いとカタクチイワシの来遊が遅れるので、ミスマッチがおこり、餌中のカタクチイワシの比率が小さく、雛の成長速度が下がった。また、巣立ち率も低下する傾向があった。

このように、天売島のウトウでミスマッチが起こるのは、産卵タイミングに影響する春先の気温とカタクチイワシへの切り替え日を決める 13°C 等温線の到来日の間に強い相関がないためである。春先のコロニーの気温と北半球の各場所の気圧との相関分析から、春先の北極圏の気圧が低くその南方周辺の気圧が高い年には天売島の春先の気温が高い傾向があることがわかった (Watanuki et al. 2009)。これは冬の季節風が弱くなり日本では春先の気温が高くなるせいである (Minobe and Nakamura 2004)。一方、冬の西部北太平洋の気圧が高い年には採食圏内に暖かい水が到来する日が早い傾向があったが、これはこの気圧パターンでは対馬暖流が駆動されやすくなるためである (Minobe et al. 2004)。つまり、春の気温と対馬暖流流量というふたつの地域的气候要因がそれぞれ異なる気圧配置システムによって影響を受けるために、これらの間には相関がない。これが、天売島で繁殖するウトウの繁殖タイミングと餌の現存量がピークとなる時期のミスマッチがおこる理由である。

鳥類はこういったミスマッチを回避する手段を持っているのだろうか？ 鳥類の生理・行動的反応は比較的外気温から独立している。そのため、鳥類は、雛への給餌期に餌の利用可能性が高くなるように産卵タイミングを前もって調整するとする考えもある (Lack 1968)。繁殖を始める春先の気候と夏の雛の餌の出現時期に強い相関があり、しかも海鳥が春の気候をキューとして使える場合には、海鳥は餌のピーク時に雛を育てることができるよう産卵時期を調節できるかもしれない。ブリテッシュコロンビアのトライアングル島で巣穴営巣するエトピリカでは、周辺の海水温が高いと早く繁殖する。海水温が急に低いフェーズに入った 1999 年から 3 年間は繁殖が早いままだったが、4 年後の 2002 年には、雛の餌の出現を“予測しているかのよう”に繁殖タイミングを遅らせた (Gjerdrum et al. 2003)。また、カリフォルニアのファラロン島で繁殖するアメリカウミスズメも、雛の主要な餌であるオキアミの出現時期にあわせてふ化するよう産卵タイミングを調整していると考えられている (Abraham and Sydeman 2004)。カナダのニューファウンドランドのウミガラスのふ化タイミングは、餌であるカラフトシシャモ *Mallotus villosus* が“その前年”に産卵のため岸に寄ってきた時期とより強く一致しており、ハシブトウミガラスは前年の経験をもとに産卵タイミングを調節しているのかもしれないと考えられている (Regular et al. 2009)。

天売島のウトウでミスマッチが起こるのは繁殖開始を決める春の気温と彼らの餌であるカタクチイワシの到来時期を決める夏の水温が異なる気圧パターンに支配されているためであった。天売島周辺の夏の表層水温と春のそれとの相関は弱く、ウトウでは夏の餌のピーク時期を決める気象

要因に関連した春のキューがない。さらに、もっと強く産卵タイミングを制限する要因 (地面の凍結) がある。一方、ヨーロッパでは NAO などの広域気候指標の春先の値は夏の育雛期の餌資源季節性を決める気候要因とも強く関係している可能性がある。北海に繁殖するミツユビカモメは繁殖地からはなれた越冬海域においてもこのキューをつかって産卵タイミングを決めており、それを夏の餌のピークに合わせていると考えられている (Frederiksen et al. 2004)。

まとめと将来予測に向けて

以上をまとめると、まず、海鳥の繁殖タイミングは、たしかに、地域的な気象条件に影響される。それは一次生産と餌であるマイクロネクトンや魚の資源量変化や出現時期の変化を通じてであったり、採食場所や営巣場所が物理的に利用可能になる時期の変化が原因であったりする。そのため、海洋物理・生態系システムが違う地域では、地球温暖化に対する海鳥の繁殖タイミングの長期的な年変化傾向が異なっていたり、変化傾向が顕著でなかったりするのだと考えられる。2 番目として、気候変化は海鳥の繁殖成績や個体数変化に影響する。気候変化が原因となる繁殖タイミングの変化は、海鳥の餌要求量が高くなる時期とのミスマッチを引き起こすことによって繁殖成績を下げることを本稿では示した。産卵タイミングと育雛期間中の餌の利用可能性がピークとなる時期を決める気象要因が異なり、それぞれが関連しないことがミスマッチがおこるメカニズムのひとつであろう。

2 番目の点は、海鳥の個体数の将来予測において重要である。最近 IPCC の気象変化予測を使って、南極での海鳥の個体数変化を予測した研究が発表された。海鳥の個体数変化には成鳥の生存率と繁殖成績の両方が影響する。親の生存率が平均的に高い海鳥では、成鳥生存率の変化がとくに重要である。コウテンペンギンの親鳥の生存率は、オスメスとも気温が高い年に低く、オスでは氷が少ない年に低く、一方ユキドリはこれらによってあまり影響されなかったが、生きている成鳥のうち繁殖する割合は、秋に海水が多く、春に気温が高い年に大きくなった (Barbraud and Weimerskirch 2001, Jenouvrier et al. 2005)。繁殖成績は、ユキドリでは春の気温が低い年に低く、コウテンペンギンでは南方振動インデックスが大きく、冬の氷の張り出しが小さい年に高かった。これらをつかって、Jenouvrier et al. (2009) は、現在のまま温暖化が進行すると、温暖イベントの頻度が上がり海水の張り出しが小さくなるので、極大陸のアデリーランドのコウテンペンギン個体群は 2100 年までに 36% の確率でほぼ絶滅するだろうと予測している。こういった生態学的なメカニズムで、気温や氷の張り出しが親の生存率や繁殖成績に影響するかまではわかっていないが、このまま同じメカニズムが働いたら、気候変化予測から直接これらを予測し、個体数変化が予測できることを示している。

3番目として、恒温性であり、たぶんそれなりの記憶力を持つ海鳥は、最も多く餌を必要とする育雛期に餌の利用可能性のピークがくるように、産卵タイミングを調節できる可能性もある。こういった行動的な調節や、より長期的には、進化的な適応によって、繁殖タイミングを餌の季節性にマッチさせることで気候変化の影響が弱まる可能性はあるだろう。これらの3点は、地球温暖化は、海鳥の繁殖のタイミングと主たる餌生物の利用可能性がピークになる時期とのミスマッチや餌の利用可能性の変化を通じて、海鳥の繁殖成績や親の生存率、そしてその結果として個体数変化に影響するだろうが、その傾向を予測するためには、地域・種類毎に詳細な研究が必要であることを示す。南極における長年にわたる研究は、気候予測から海鳥の個体数変化が予測できることを示したが、ある場所、ある種類で得られたメカニズムを、他の地域や種類に外挿する場合には十分注意を払わなくてはならない。

謝 辞

本研究は文部科学省科学研究費補助金 (16108002 代表岸) によった。

文 献

- Abraham, C.L., Sydeman, W.J. (2004) Ocean climate, euphausiids and auklet nesting: inter-annual trends and variation in phenology, diet and growth of planktivorous seabird, *Ptychoramphus aleuticus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **274**, 235–250.
- Aebischer, N.J., Coulson, J.C., Colebrook, J.M. (1990) Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature*, **347**, 753–755.
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E., Rothery, P. (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, **432**, 100–103.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H. (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature*, **411**, 183–185.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H. (2006) Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **103**, 6248–6251.
- Bertram, D.F., Mackas, D.L., McKinnell, S.M. (2001) The seasonal cycle revisited: interannual variation and ecosystem consequences. *Progress in Oceanography*, **49**, 283–307.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M., Visser, M.E. (2006) Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, **441**, 81–83.
- Both, C., van Asch, M., Bijlsma, R.G., van den Burg, A.B., Visser, M.E. (2009) Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *J. Anim. Ecol.*, **78**, 73–83.
- Byrd, G.V., Sydeman, W.J., Renner, H.M., Minobe, S. (2008) Responses of piscivorous seabirds at the Pribilof Islands to ocean climate. *Deep-Sea*

- Research II*, **55**, 1856–1867.
- Crick, H.Q.P., Dudley, C., Glue, D.E., Thomson, D.I. (1997) UK birds are laying eggs earlier. *Nature*, **388**, 562.
- Cullen, J.M., Chambers, L.E., Coutin, P.C., Dann, P. (2009) Predicting onset and success of breeding in little penguins *Eudyptula minor* from ocean temperatures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **378**, 269–278.
- Cushing, D.H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations — an update of the match mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.*, **26**, 249–293.
- Deguchi, T., Watanuki, Y., Niizuma, Y., Nakata, A. (2004) Interannual variations of the occurrence of epipelagic fish in the diets of the seabirds breeding on Teuri Island, northern Hokkaido, Japan. *Progress in Oceanography*, **61**, 267–275.
- Durant, J.M., Anker-Nilssen, T., Hjermmann, D.O., Stenseth, N.C. (2004) Regime shift in the breeding of an Atlantic puffin population. *Ecology Letters*, **7**, 388–394.
- Durant, J.M., Hjermmann, D.O., Ottersen, G., Stenseth, N.C. (2007) Climate and match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, **33**, 271–283.
- Frederiksen, M., Harris, M.P., Daunt, F., Rothery, P., Wanless, S. (2004) Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species. *Global Change Biology*, **10**, 1214–1221.
- Gaston, A.J., Gilchrist, H.G., Mallory, M.L., Smith, P.A. (2009) Changes in seasonal events, peak food availability, and consequent breeding adjustment in a marine bird: a case of progressive mismatching. *Condor*, **111**, 111–119.
- Gill, F.B. (2007) Ornithology, 3rd ed, Freeman and Company (ギル F.B., (2009) 鳥類学, 山階鳥類研究所訳, 山岸哲監修, 新樹社).
- Gjerdrum, C., Vallee, A.M.J., Clair, C.C.St., Bertram, D.F., Ryder, J.L., Blackburn, G.S. (2003) Tufted puffin reproduction reveals ocean climate variability. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **100**, 9377–9382.
- Gordo, O., Sanz, J.J. (2005) Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, **146**, 484–495.
- Gordo, O., Sanz, J.J. (2006) Temporal trends in phenology of the honey bee *Apis mellifera* (L.) and the small white *Pieris rapae* (L.) in the Iberian peninsula (1952–2004). *Ecol. Entomol.*, **31**, 261–268.
- Hanamura, Y., Kotori, M., Hamada, S. (1989) Day-time surface swarms of the euphausiid *Thysanoessa inermis* off the west coast of Hokkaido, northern Japan. *Mar. Biol.*, **102**, 369–376.
- Hipfner, J.M. (2008) Matches and mismatches: ocean climate, prey phenology and breeding success in a zooplanktivorous seabird. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **368**, 295–304.
- Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. PV Reun. Cos. Int. Exp. Mer.*, **20**, 1–228.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., Weimerskirch, H. (2005) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology*, **86**, 2889–2903.

- Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Stroeve, J., Weimerskirch, H. (2009) Demographic models and IPCC climate projections predicted the decline of an emperor penguin population. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **106**, 1844–1847.
- Lack, D. (1968) *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.
- Liddle, G.M. (1994) Interannual variation in the breeding biology of the Antarctic prion *Pachyptila desolata* at Bird Island. *J. Zool. Lond.*, **234**, 125–139.
- Loeb, V., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitt, R., Fraser, W., Trivelpiece, W., Trivelpiece, S. (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, **387**, 897–900.
- McCleery, R.H., Perrins, C.M. (1998) Temperature and egg-laying trends. *Nature*, **391**, 30–31.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Mäge, F., Mestre, A., Nordli, O., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remišov, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.-M., Zach, S., Züst, A. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, **12**, 1969–1976.
- Minobe, S., Sako, A., Nakamura, M. (2004) Interannual to interdecadal variability in the Japan Sea based on a new gridded upper water temperature dataset. *Journal of Physical Oceanography*, **34**, 2382–2397.
- Minobe, S., Nakamura, M. (2004) Interannual to decadal variability in the southern Okhotsk Sea based on a new gridded upper water temperature data set. *J. Geophys. Res.*, **109**, C09S05, doi: 10.1029/2003JC001916.
- Moe, B., Stempniewicz, L., Jakubas, D., Angelier, F., Chastel, O., Dinessen, F., Gabrielsen, G.W., Hassen, F., Karnovsky, N., Ronnin, B., Welcker, J., Wojczulanis-Jakubas, K., Bech, C. (2009) Climate change and phenological responses of two seabird species breeding in the high-Arctic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **393**, 235–246.
- Møller, A.P., Rubolini, D., Lehikoinen, E. (2008) Populations of migratory species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **105**, 16195–16200.
- Monticelli, D., Ramos, J.A., Quartly, G.D. (2007) Effects of annual changes in primary productivity and ocean indices on breeding performance of tropical roseate terns in the western Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **351**, 273–286.
- Murphy, E., Springer, A., Rose, D.G. (1991) High annual variability in reproductive success of kittiwakes (*Rissa tridactyla* L.) at a colony in Western Alaska. *J. Anim. Ecol.*, **60**, 515–534.
- Myneni, R.B., Keeling, C.D., Tucker, C.J., Asrar, G., Nemani, R.R. (1977) Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, **386**, 698–702.
- Regular, P.M., Shuhood, F., Power, T., Montevecchi, W.A., Robertson, G.J., Ballan, D., Piatt, J.F., Nakashima, B. (2009) Murres, capelin and ocean climate: inter-annual association across a decadal shift. *Environ. Monit. Assess.*, **156**, 293–302.
- Richardson, A.J., Poloczanska, E.S. (2008) Under-resourced, under-threat. *Science*, **320**, 1294–1295.
- Schroeder, I.D., Sydeman, W.J., Sarkar, N., Thompson, S.A., Bograd, S.J., Schwing, F.B. (2009) Winter pre-conditioning of seabird phenology in the California Current. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **393**, 211–223.
- Slater, L., Byrd, G.V. (2009) Status, trends, and patterns of covariation of breeding seabirds at St Lazaria Island, Southeast Alaska, 1994–2006. *J. Biogeogr.*, **36**, 465–475.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A. (2002) Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **99**, 13379–13381.
- Takahashi, A., Kuroki, M., Niizuma, Y., Kato, A., Saito, A., 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.
- Thayer, J.A., Sydeman, W.J. (2007) Spatio-temporal variability in prey harvest and reproductive ecology of a piscivorous seabird, *Cerorhinca monocerata*, in an upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **329**, 253–265.
- Tomita, N., Niizuma, Y., Takagi, M., Ito, M., Watanuki, Y. (2008) Effect of interannual variations in sea-surface temperature on egg-laying parameters of black-tailed gulls (*Larus crassirostris*) at Teuri Island, Japan. *Ecol. Res.*, Doi 10.1007/s1128-008-0493-1.
- Visser, M.E., Adriaansen, F., van Balen, J.H., Blondel, J., Dhondt, A.A., van Dongen, S., du Feu, C., Ivankina, E.V., Kerimov, A.B., de Laet, J., Matthysen, E., MacCleery, R., Orell, M., Thomson, D.L. (2003) Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **270**, 367–372.
- Votier, S.C., Hatchwell, B.J., Mears, M., Birkhead, T.R. (2009) Changes in the timing of egg-laying of a colonial seabird in relation to population size and environmental condition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **393**, 225–233.
- Wanless, S., Harris, M.P., Lewis, S., Frederiksen, M., Murray, S. (2008) Later breeding in northern gannets in the eastern Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **370**, 263–269.
- Watanuki, Y. (1987) Breeding biology and foods of Rhinoceros Auklets on Teuri Island, Japan. *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.*, **1**, 175–183.
- Watanuki, Y., Ito, M., Deguchi, T., Minobe, S. (2009) Climate-forced seasonal mismatch between the hatching of rhinoceros auklets and the availability of anchovy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **393**, 259–271.