



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 [論文内容及び審査の要旨]
Author(s)	永谷, 奈央
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産科学)
Dissertation Number	甲第15707号
Issue Date	2024-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/92453
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Nao_Nagatani_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学位論文内容の要旨

博士の専攻分野の名称：博士（水産科学）

氏名：永谷奈央

学位論文題目

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

【はじめに】

動物は食物から得たエネルギーを体温調節、恒常性維持、採食・繁殖や成長にエネルギーを配分する。野生動物は餌の利用可能性が変化しやすい環境に生息しており、様々な形で、短期的・長期的な餌不足を経験し、飢餓状態に陥る。飢餓状態に直面すると個体はエネルギー配分を調整し、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、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。

飢餓状態に陥ったとき野生動物はさまざまな応答を示す。まず、安静時代謝速度（Resting Metabolic Rate; 以下 RMR）や体温を低下させるといった生理的な応答がある。また、成長中の動物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う形態的応答がある。一方、こうした飢餓状態から通常の栄養状態に戻ると、飢餓状態の時に遅れていたサイズ成長を加速させる場合と、加速せず発育期間を延長させることである発育段階でのサイズを追いつかせる場合とが知られている。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、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。

海鳥が餌場とする海洋環境は変動性が大きく、予測できない悪天候によって短期間採餌できなかつたり、巣に戻ることができなくなつたりする。また温暖化やレジームシフトといった長・中期的気候変動に伴って餌となる糧秣魚類資源は大きく年変動するため、繁殖シーズンの間に長期的に餌不足に陥ることもある。海鳥の雛はすべてのエネルギー源を親鳥からの給餌に頼っている。そのため、海鳥の雛も、海洋環境変動により、数日単位の短期的飢餓や、育雛期を通しての長期的飢餓に直面する。

本論文では、ウミスズメ科のウトウを対象に、雛における RMR の測定法を確立し(2章)、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、他のウミスズメ科と比較して、その特性を明らかにした(2章)。次に野外での人工飼育実験をおこない(3章・4章)、短期的に絶食をさせる「絶食群」と、長期的に給餌量を制限する「低栄養群」を設け、絶食中と絶食前後及び低栄養期と平均栄養期でそれぞれどのような生理的応答を示すか(3章)、形態的応答を示すか(4章)を分析し、巣立ち日齢、巣立ちサイズと体重を比較して、絶食や低栄養状態に対しどういった仕組みでどう適応しているかを明らかにした。さらに、これまでのウトウの雛の成長研究や、他のウミスズメ科雛での先行研究などと比較し(3章、4章)、海鳥雛の短期的・長期的飢餓に対する反応について議論し、海鳥の環境条件に対する変化の特性を明らかにし、生態系変動のモニターとしての特性について議論した(5章)。

【材料と方法】

ウトウは北太平洋中緯度地域に多数繁殖するウミスズメ科海鳥で、孤島の地面に巣穴を掘って営巣し、1卵を生み、約50日かけて雛を育てる。昼に潜水してイカナゴ、カタクチイ

ワシなど重要な糧秣魚類を採食し、およそ毎晩1回、嘴に魚をくわえて巣に戻って給餌する。遠方で採食する場合は2日に1回以下の給餌となったり、餌条件の悪い時は成長速度が半分くらいになったりと、短期絶食と長期低栄養状態を経験する。本研究では、北海道天売島に繁殖するウトウの雛を使い、RMR測定手法の確立と自然条件下のRMR測定を2021年5月-7月に実施し、2022年には飼育実験の予備研究を行い、2023年の5月-7月にかけて短期絶食と長期低栄養の飼育実験をおこなった。

自然条件下でのウトウ雛のRMR測定 自然条件下でのウトウの雛のRMRを測定するため、調査区画から29巣を適宜選び調査対象とした。各雛をランダムな日齢で、育雛期間中1-2回選び、RMRを測定した。ウトウの雛をアクリルチャンバーに入れてチャンバー内の酸素濃度を測定する呼気ガスチャンバー法によって、およそ2時間、呼気の酸素濃度を測定し、代謝速度に換算した。代謝速度の計算に用いる時間範囲を5分間から40分間の間で変えて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ので、15分時間範囲で得られた平均酸素消費速度の最小値から得られた値とすることとした。

飼育実験における実験設定 自然条件下からウトウの雛28羽を適宜選び、繁殖地内にある人工巣に移した。餌には体長70-80mmの0歳の冷凍イカナゴを解凍して使った。10日齢まで1日40g給餌し、対照群(8羽)では平均的な年の1日の給餌量である1日60gを与え、短期絶食群(10羽)では毎日60g給餌しランダムな日齢で2日間絶食させた。長期低栄養群(10羽)では半分の1日30gを35日齢まで与え(低栄養期)、36日齢からは1日60gを与えた(平均栄養期)。給餌は雛が自然と巣立つまで行った。

RMR, 体温, 外部形態測定 対照群と長期低栄養群ではランダムな日齢で、絶食群では1羽につき、絶食前、絶食2日目、再給餌1日目の3回RMRを測定した。体温は、雛を巣から取り出して60秒以内に、動物用体温計を総排泄腔に挿入することで測定した。外部計測は、嘴峰高、頭長、ふしよ長、翼長、体重について測定した。体温の測定と外部計測は、対照群と長期低栄養群は5日齢毎に、絶食群は1羽あたり、絶食前、絶食中(2日間)、再給餌時の4回測定した。

【結果】

低栄養年における生理的応答 2021年のウトウ雛では、体重に対するRMRのアロメトリー指数は0.47であり、鳥類の雛の一般的なアロメトリー指数の中では比較的小さかった。アロメトリー式から算出した体重200g時RMRは、近縁種のツノメドリ・エトピリカグループ、ウミオウム・エトロフウミスズメグループのそれぞれ18%、16%とかなり低かった。

飢餓時の生理的応答 短期絶食群では、2日間の絶食中RMRを絶食前の76%に低下させ、体温を0.9°C下げた。再給餌1日目にはRMRと体温を絶食前に戻した。長期低栄養群は、24日間の低栄養期にはRMRを対照群の89%に低下させ、体温も0.7°C下げた。平均栄養期にはRMRを対照群の67%とさらに低下させたままだったが、体温は対照群と同程度に戻した。

飢餓時の形態的応答 短期絶食群は2日間の絶食中、頭長、ふしよ長、翼長の成長速度を下げ、再給餌後は回復させた。絶食中に体重を失ったが再給餌後には絶食前と同程度に戻した。長期低栄養群は、低栄養期には成長を鈍化させ、平均栄養状態では戻したが、その

成長速度は対照群の同時期より小さかった。一方、体重増加については、低栄養期には停滞させたが、平均栄養状態に戻すと対照群より大きくなった。短期絶食群は対照群と同じ巣立ち日齢で同じ体サイズ・体重で巣立ったが、長期低栄養群は巣立ち日齢を 7.1 日延長させ対照群より軽いが同じ体サイズで巣立った。

【考察】

ウトウ雛における体重と RMR のアロメトリー指数は、2021 年では 0.47 であったが、人工飼育における対照群では 0.93 となった。アロメトリー指数は、代謝に関連する臓器の成長速度が関連するとされており、2021 年は餌条件が悪く臓器の成長が遅かったためにアロメトリー指数が小さかったと考えられる。また、低栄養状態だったと考えられる 2021 のみならず、平均的栄養状態と考えられる 2023 年の対照群の体重 200 g 時 RMR もツノメドリ・エトピリカグループ、ウミオウム・エトロフウミスズメグループの 30%、26%とかなり低かった。本研究の実験グループ間で比較すると RMR は給餌速度が下がると比例して低下し、ウトウでの一般的給餌速度はこれらの種より低く、ウトウ雛の RMR は他のウミスズメ科の雛よりも低いことの理由の一つはウトウ雛が低い給餌速度に適応した結果であることが示唆された。さらに、給餌速度を加味してもさらにウトウ雛の代謝速度は低く、これはその分布がより南であり、経験温度が高いこと、給餌頻度が小さく、飢餓を経験しやすいことなどがその理由と考えられた。

本研究は飢餓の際に代謝エネルギーを下げエネルギー配分を調整していること、体温低下の寄与は小さいことを明らかにした。餌から得たエネルギーのうち、成長や自己維持のためのエネルギーが RMR に相当し、餌エネルギーから RMR を引いた残りは、脂肪や骨格、筋肉や臓器になり蓄積エネルギーとなって蓄えられる。短期絶食中は体重を減らし蓄積エネルギーを使って最低限のエネルギー代謝をしていた。長期低栄養期では餌エネルギーが半分になったため、RMR を低下させなおかつ蓄積エネルギーを小さくしたため体重増加速度も低くなったと考えられる。また、平均栄養に戻した際には、RMR を対照群よりも低く保つことで、蓄積エネルギーが対照群よりも余分に増え、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。

本研究では絶食経験後も低栄養から平均栄養に戻しても体サイズの追いつき成長を示さなかった。これは体サイズ成長を制限するなんらかの生理的なメカニズムがあることを示唆する。一方、低栄養状態が継続すると体サイズ成長速度が低下したため、巣立ち日数を伸ばして巣立ち時の体サイズは維持したが、巣立ち体重は軽かったことは、これまでの海鳥雛の研究から予想されるように、巣立ちには体サイズが最も重要であることを示す。

現在、地球温暖化や海洋熱波による海洋生態系への影響が懸念されている。海鳥の繁殖成績はこうした環境変化に大きく影響されるため、海洋生態系変化の指標として適しており、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。本研究は、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。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。