

氏 名 島袋 羽衣

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 2322 号

学位授与の日付 2022 年 3 月 24 日

学位授与の要件 複合科学研究科 極域科学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 海洋環境変動がウトウに与える影響に関する生理生態学的
研究

論文審査委員 主 査 高橋 晃周
極域科学専攻 准教授
渡辺 佑基
極域科学専攻 准教授
國分 互彦
極域科学専攻 助教
綿貫 豊
北海道大学 大学院水産科学研究院 教授
新妻 靖章
名城大学 農学部 教授

(様式3)

博士論文の要旨

氏名 島袋 羽衣

論文題目 海洋環境変動がウトウに与える影響に関する生理生態学的研究

海洋生態系の高次捕食者である海鳥は、海洋環境変動が海洋生態系に与える影響を統合的に示す生物指標として注目されている。海洋環境変動が海鳥に与える影響を明らかにする上で、成鳥（親鳥）への影響を評価することは、海鳥の将来的な個体数変動を予測する上で重要である。しかし、一般に長寿命である海鳥の成鳥は、繁殖に際して自身の生存率を高く維持する生活史戦略をとると考えられており、成鳥の生存率や体重などの変化を指標として海洋環境変動が成鳥へ与える影響を評価することは困難とされてきた。一方で、成鳥は餌の利用可能性の変動に対して生理的に応答していると考えられ、ストレスホルモンの分泌状態（生理的ストレス状態）を定量化することにより、海洋環境変動が成鳥に与える影響を評価できる可能性がある。鳥類の代表的なストレスホルモンであるコルチコステロン（CORT）は、採餌環境の変化などにより動物のエネルギーバランスが崩れると副腎皮質から分泌され、糖新生の促進や行動変化を引き起こす役割を担っている。海鳥においては、実験的に給餌量を減少させると血中のベースライン CORT 濃度が上昇することが知られており、CORT 濃度が環境中の餌の利用可能性を反映していることが示唆されている。しかし、野生下の海鳥の成鳥において、CORT 濃度の年・季節変動とその変動要因について調査した研究は少ない。

ウトウ *Cerorhinca monocerata* は、北太平洋の東西に広く分布するウミスズメ科の海鳥である。ウトウは、主にカタクチイワシやホッケ、イカナゴなどの浮魚を主要な餌としており、これらの魚種の現存量やエネルギー価は、海水温の年変動や太平洋十年規模振動（PDO: Pacific Decadal Oscillation）のような海洋物理環境の変動の影響を受けることが知られている。また、ウトウは繁殖期には繁殖地周辺の比較的狭い範囲（<160 km）で採餌し、非繁殖期には渡りに伴って広範囲（<1500 km）を移動するため、海洋環境変動の影響は季節によって異なる可能性がある。そこで本研究では、海洋環境変動がウトウ成鳥の生理的ストレス状態に与える影響を明らかにすることを目的として、繁殖期および非繁殖期のウトウ成鳥の CORT 濃度の測定を行った。調査は、複数年にわたり複数の繁殖地で行い、ウトウ成鳥の生理的ストレス状態の年・季節変動とその変動要因を評価した。

まず、繁殖期における海洋環境変動とウトウ成鳥の生理的ストレス状態の関係を調べるために、太平洋東西にある 5 つの繁殖地（西部：天売島、大黒島、東部：ミドルトン島、トライアングル島、セント・ラザリア島）において、各繁殖地において 1~5 年にわたり成鳥が雛に与えるために持ち帰った餌（餌荷：load）を採取し、成鳥から採血を行った。餌荷に含まれる餌種ごとの湿重量を計測し、餌種ごとのエネルギー価を用いて餌荷全体のエネルギー量を算出した。採取した血液は、放射免疫測定法を用いて血中 CORT 濃度を測定した。その結果、太平洋の東西いずれの地域においても餌荷重（16.6-31.0 g/load）および餌荷エネルギー量（74.3-160.7 kJ/load）には年変動が確認された。太平洋西部の繁殖地で

は、これまで主要な餌種であったカタクチイワシの重量比は低く、その代わりにホッケ幼魚やイカナゴ、イカの重量比が高くなった。天売島ではイカの重量比が高い年に餌荷重が減少し、大黒島ではサケ幼魚の重量比が高い年に餌荷重が増加する傾向があった。太平洋東部の繁殖地では、いずれの繁殖地でもイカナゴ1歳魚以上が出現し、その重量比が高い年に餌荷重が増加した。繁殖地周辺の海面水温とウトウの餌荷重および餌荷エネルギー量の間には関係はなかったものの、繁殖期のPDO値(5-7月平均)と餌荷重および餌荷エネルギー量の間には負の関係が見られた。さらに、餌荷重および餌荷エネルギー量と成鳥の血中CORT濃度(0.64-1.60 log ng/ml)の間には負の関係が見られた。これらの結果から、海洋環境の年変動がウトウの主要な餌種の利用可能性を変化させ、ウトウ成鳥の生理的ストレス状態に影響していることが示唆された。

次に、非繁殖期におけるウトウ成鳥の生理的ストレス状態の季節変動を調べるために、太平洋西部にある2つの繁殖地(天売島、大黒島)において、ウトウ成鳥の羽(風切羽および胸羽)の採取を行った。ウトウ成鳥の風切羽および胸羽はそれぞれ秋(8-9月)と冬(1-3月)に換羽すると考えられている。羽の窒素安定同位体比($\delta^{15}\text{N}$)から換羽期の個体の食性を推定し、羽に蓄積されたCORT濃度から換羽期の生理的ストレス状態を評価した。さらに、非繁殖期間中の利用海域や行動の変化を明らかにするため、ジオロケータを装着して繁殖後のウトウ成鳥の渡り経路と潜水行動を調査した。その結果、まず、ウトウは繁殖を終えると、繁殖地から北上して8-10月にかけてオホーツク海周辺に滞在した後、南下して12-2月にかけて日本海南部に滞在したことが示された。羽のCORT濃度は、オホーツク海周辺の海域に滞在していた秋(1.51 log ng/g)よりも、日本海南部に滞在していた冬(1.67 log ng/g)のほうが高かった。 $\delta^{15}\text{N}$ の値は、秋(15.4‰)よりも冬(14.0‰)のほうが低かった。潜水行動は、秋よりも冬で一日あたりの総潜水時間が長く、平均潜水深度も深くなっていた。平均経験水温は、秋(14.8℃)よりも冬(11.8℃)のほうが低かったものの、いずれの季節も、体温調節のために安静時代謝率が上昇するとされる水温(5-10℃)を上回っていた。これらのことから、非繁殖期のウトウ成鳥は、秋には北上してオホーツク海の好適な採餌環境を利用することで生理的ストレス状態を低く維持し、冬には体温調節にかかるエネルギーコストを抑えるために比較的温暖な日本海南部まで南下して越冬するものの、採餌環境は秋と比べて好適でなく生理的ストレス状態が高くなると考えられた。

さらに、非繁殖期におけるウトウ成鳥の生理的ストレス状態の季節ごとの年変動とその変動要因を調べた。太平洋西部にある2つの繁殖地(天売島、大黒島)において、秋および冬のウトウの羽のCORT濃度には年変動が見られたものの、年変動の程度は繁殖期に比べると小さかった。非繁殖期の採餌環境に影響すると考えられる海洋環境要因(PDO、水温、クロロフィル濃度、春先の海水張り出し面積)や食性を示す羽の $\delta^{15}\text{N}$ の値と羽のCORT濃度の間には関係は認められず、秋および冬のウトウ成鳥の生理的ストレス状態の年変動に影響する要因は特定できなかった。

以上のように、本研究は、繁殖期間中の採餌環境の年変動や非繁殖期間中の利用海域の季節的な変化に伴って、ウトウ成鳥の生理的ストレス状態に顕著な年・季節変動があることを明らかにした。CORT濃度の測定による生理的ストレス状態の評価は、従来難しいとされていた海洋環境変動が海鳥の成鳥に与える影響を明らかにする上で有効な手法である

と考えられる。また、非繁殖期の CORT 濃度の季節変動と渡り経路に関する知見を組み合わせることにより、海鳥の成鳥にとって生理的ストレス状態が高くなる季節や海域を特定できると考えられる。この手法は様々な種類の海鳥に適用が可能であり、海洋環境変動に伴う海鳥への影響を評価する指標として今後の活用が期待される。

Results of the doctoral thesis defense

博士論文審査結果

Name in Full
氏 名 島袋 羽衣

論文題目 海洋環境変動がウトウに与える影響に関する生理生態学的研究

海洋生態系の高次捕食者である海鳥は、海洋生態系の変動を統合的に示す生物指標として注目されており、海洋環境変動が海鳥に与える影響を正確に把握することは重要である。これまで、海洋環境変動と海鳥の繁殖成績との関係については数多くの研究が行われてきた。しかし、繁殖中および繁殖後の渡り期間中の成鳥（親鳥）にどのような影響があるかについては、体重などの形態的指標からは評価が難しいと考えられてきた。一方、成鳥が餌資源量の変動に対して生理的に応答している可能性が指摘されており、野外における海鳥成鳥の生理的ストレス状態を定量化して海洋環境変動との関係を明らかにすることが課題となっていた。

申請者は、北太平洋の東西に広く分布するウミスズメ科の海鳥ウトウを対象とし、海洋環境変動が海鳥の成鳥に与える影響に関する生理生態学的研究を実施した。繁殖中のウトウ成鳥を捕獲して血液や羽を採取し、血液中や羽に蓄積されたストレスホルモン（コルチコステロン）を分析することで、繁殖期および繁殖後の渡り期間中における成鳥の生理的ストレス状態の年・季節変動を明らかにし、その結果を5章からなる博士論文にまとめた。海鳥の生理的ストレス状態の年変動に関する既存研究は限定的で、また渡り期間中の成鳥の生理的ストレス状態に顕著な季節変動があることは初めての報告であることから、本博士論文は海鳥の生理生態研究に新規性の高い知見をもたらしたものとして高く評価できる。

第1章は導入であり、海洋環境変動が海鳥に与える影響について、特に成鳥への影響を明らかにすることの意義と生態学的背景を概説している。

第2章では、夏の繁殖期間中のウトウ成鳥の血中コルチコステロン濃度に顕著な年変動が見られ、その濃度は、成鳥が雛のために持ち帰った餌の重量が大きい年ほど低くなることを明らかにした。また、餌の重量は、成鳥が持ち帰る餌の種構成および北太平洋における代表的な海洋環境変動指標である太平洋十年規模振動の指数値と相関することを示した。そこから、海洋環境変動に伴う繁殖地周辺での主要な餌種の利用可能性の変化が、繁殖中のウトウ成鳥の生理的ストレス状態に影響を与えたと結論づけた。

第3章では、羽に蓄積されたコルチコステロン濃度を秋に換羽する風切羽と冬に換羽する胸羽で比較し、風切羽のほうが胸羽よりも顕著にコルチコステロン濃度が低いことを示した。同時に成鳥に装着した小型行動記録計のデータから、太平洋西部で繁殖するウトウが秋にはオホーツク海を、冬には日本海南部を利用することを示し、ウトウがオホーツク海において好適な採餌環境を利用した結果として秋の生理的ストレス状態を低く維持していたと結論づけた。

第4章では、風切羽と胸羽に蓄積されたコルチコステロン濃度について、それぞれの羽タイプの中での5年間の年変動を解析し、年変動の程度が比較的小さく、海洋環境変動指

数との相関が見られないことを示した。ウトウがそれぞれの季節での餌の利用可能性の変化に合わせて利用海域を年ごとに変化させることで、生理的ストレス状態の変動を小さく抑えていたのではないかと考察している。

第5章は、総合考察として、第2～4章で示した結果に基づきウトウの生理的ストレス状態の年変動の程度を繁殖期と繁殖後の渡り期間中で比較し、繁殖期で特に年変動が大きい理由を考察している。また、先行研究の中での本研究の成果の位置づけや今後の課題についてまとめている。

以上のように、申請者は、海鳥成鳥の生理的ストレス状態の年・季節変動とその海洋環境変動との関係について重要かつ興味深い知見を得て、海洋環境変動が海鳥に与える影響の理解に貢献した。また、審査論文の内容や関連する内容については、国際学会で6件の発表を行っており、審査論文の一部は既に査読付き国際誌論文（*Marine Ornithology* 誌）として公表されている。以上の理由から、博士の学位論文の内容としては十分であると認められる。よって、審査委員会は、審査論文が博士（理学）の学位を授与するのにふさわしいと全員一致で認めた。