

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

島袋 羽衣

博士（理学）

総合研究大学院大学
複合科学研究科
極域科学専攻

令和3年度
(2021)

目次

第1章 序論	1
1-1. 海洋環境変動が海鳥に与える影響.....	1
1-2. 海洋環境変動と海鳥の生理的ストレス状態.....	2
1-3. ウミスズメ科ウトウの生態.....	5
1-4. 本研究の目的・構成.....	7
1-5. 図表.....	8
第2章 繁殖期のウトウの生理的ストレス状態と海洋環境変動	11
2-1. 背景と目的.....	11
2-2. 方法.....	13
2-2-1. 調査地.....	13
2-2-2. 海洋環境データの取得.....	14
2-2-3. 餌サンプリングと計測・エネルギー量計算.....	15
2-2-4. 血液のサンプリングとコルチコステロン測定実験.....	16
2-2-5. 体サイズ計測.....	17
2-2-6. 統計解析.....	17
2-3. 結果.....	18
2-3-1. 餌構成.....	18
2-3-2. 餌荷およびコルチコステロン濃度、肥満度の年変動.....	19
2-3-3. 餌荷に占める各餌種の重量比が餌荷重に与える影響.....	20
2-3-4. 海洋環境変動と餌荷重およびエネルギー量との関係.....	21
2-3-5. コルチコステロン濃度の変動要因.....	22
2-3-6. 天売島個体の体重・肥満度・コルチコステロン濃度の変動要因.....	24
2-4. 考察.....	24
2-4-1. 海洋物理環境の変動と太平洋西部のウトウの餌荷の変化.....	24
2-4-2. 海洋物理環境の変動と太平洋東部のウトウの餌荷の変化.....	26
2-4-3. ウトウの餌荷とコルチコステロン濃度.....	28
2-4-4. 海洋環境変動が成鳥の生理的ストレス状態に与える影響.....	29
2-5. 第2章のまとめ.....	30
2-6. 図表.....	32

第3章 非繁殖期のウトウの行動と生理的ストレス状態の季節的变化	48
3-1. 背景と目的.....	48
3-2. 方法.....	51
3-2-1. 野外調査.....	51
3-2-2. ジオロケータ解析.....	53
3-2-3. 安定同位体比分析実験.....	54
3-2-4. 羽のコルチコステロン測定実験.....	55
3-2-5. 統計解析.....	56
3-3. 結果.....	57
3-3-1. 非繁殖期のウトウの行動の季節的变化	57
3-3-2. 安定同位体比の季節的变化および繁殖地間の差.....	58
3-3-3. コルチコステロン濃度の季節的变化および繁殖地間の差	59
3-3-4. 利用海域とコルチコステロン濃度の関係.....	59
3-4. 考察.....	60
3-4-1. 非繁殖期のウトウの分布および飛翔・潜水行動の季節的变化.....	60
3-4-2. 安定同位体比とコルチコステロン濃度の季節的变化	62
3-4-3. 安定同位体比とコルチコステロン濃度の繁殖地間の差.....	64
3-5. 第3章のまとめ	65
3-6. 図表.....	67
第4章 非繁殖期のウトウの生理的ストレス状態と海洋環境変動	78
4-1. 背景・目的.....	78
4-2. 方法.....	80
4-2-1. 海洋環境データの取得.....	80
4-2-2. 羽のコルチコステロン測定および安定同位体比分析実験.....	81
4-2-3. 統計解析.....	81
4-3. 結果.....	83
4-3-1. 渡り経路の年変化	83
4-3-2. 羽の $\delta^{15}\text{N}$ およびコルチコステロン濃度の年変動	84
4-3-3. 海洋環境変動と羽の窒素安定同位体比およびコルチコステロン濃度の関係....	84
4-4. 考察.....	86
4-4-1. 利用海域の繁殖地間および年間比較.....	86

4-4-2. 海洋環境変動と羽の窒素安定同位体比およびコルチコステロン濃度の関係....	88
4-5. 第4章のまとめ	90
4-6. 図表.....	92
第5章 総合考察.....	104
5-1. 本研究の成果のまとめ	104
5-2. 繁殖期と非繁殖期での生理的ストレス状態の年変動の比較.....	105
5-3. 海洋環境変動が海鳥成鳥の生理的ストレス状態に与える影響に関する先行研究との比較.....	107
5-4. 今後の課題.....	110
5-5. 表	113
謝辞.....	114
引用文献.....	116

第1章 序論

1-1. 海洋環境変動が海鳥に与える影響

海洋環境の変動が海洋生態系に与える影響を正しく評価することは、海洋生態系の構造を理解し、保全する上で重要である。海鳥は、海洋生態系の高次捕食者であり、繁殖期を除いて一生のほとんどを海上で過ごす。餌も海洋に強く依存しており、地球全体での海鳥の餌の消費量は毎年 7 千万トンと推測されている (Brooke 2004)。そのため、海洋環境変動によって餌生物の資源量が変化すると、海鳥が捕食できる餌の量も変化し、結果として海鳥の繁殖成績に強く影響する (Cury et al. 2011)。これらのことから、海鳥は海洋環境の変動を敏感に反映する有効な生物指標として着目されることが多い (Cairns 1987)。

海鳥は、一般的に長寿命であり、生存率が高いという特徴がある。尚且つ一腹の産卵数が少なく繁殖速度が遅いため (Hamer et al. 2002)、成鳥の生存率が低下すると将来的な個体数変動に大きく影響する。したがって、海鳥の個体数変動を予測する上では、海洋環境変動が成鳥に与える影響を明らかにすることが重要な課題である。しかし、繁殖成績に比べて、海洋環境変動が成鳥に与える影響についての研究は遅れている。その理由として、餌の利用可能性の変化が繁殖成績に強く影響していることは明確であるものの、成鳥の体重や肥満度 (体サイズに対する体重の残差) は年々の変化が小さく、餌の利用可能性の変化との関連が不明瞭であることが挙げられる (Piatt et al. 2007)。これは海鳥の生活史戦略によるもので、餌環境の悪い年には、繁殖期の海鳥は繁殖して自身の死亡リスクを高めるよりも、採餌行動を変化させたり繁殖をスキップしたり

することで、まず自身の生存率の維持を優先しようとするためだと考えられる (Cairns 1987)。したがって、海鳥においては体重や肥満度の変動を指標として海洋環境変動が成鳥に与える影響を評価することは困難とされてきた。その一方で、海鳥は餌の利用可能性の低下などの外的刺激に対して生理的に応答していると考えられ、海洋環境変動の影響が海鳥の体内でのストレスホルモンの分泌状態（生理的ストレス状態）に現れている可能性が考えられる。海鳥を含む多くの動物では、内的・外的要因によって体内の恒常性が崩れると、ストレスホルモンを分泌することで行動を変化させ、体のエネルギーバランスを維持することがわかっており、先述したような海鳥の生活史戦略もこのホルモン分泌によって制御されていると考えられている (Goutte et al. 2010)。しかし、海鳥成鳥の生理的ストレス状態を長期的にモニタリングして海洋環境の年変動との関係について評価した先行研究は少なく、海洋環境変動が海鳥成鳥の生理的ストレス状態に与える影響については明らかでない。

1-2. 海洋環境変動と海鳥の生理的ストレス状態

動物の体内では、環境変化や餌不足のような外的刺激によって恒常性が変化し、生理的応答が生じる。そのため、動物の生理的ストレス状態を定量化することにより、外的刺激が動物へ与える影響を評価することができると考えられている (Wikelski & Cooke 2006)。環境変化に伴う動物の生理的ストレス状態の変化を示す指標として活用されているのが、グルココルチコイドである (Romero 2004, Wikelski & Cooke 2006)。グルココルチコイドは副腎皮質から血液中に分泌されるホルモンで、ストレスホルモンとも呼ばれる。例えば、動

物が餌不足などを経験してエネルギーバランスが崩れると血中のグルココルチコイド濃度が上昇する。グルココルチコイドは、体内の脂質やタンパク質の分解を促進して糖を生成し、体のエネルギーバランスを維持する役割がある (Sapolsky et al. 2000)。鳥類の体内ではコルチコステロン (CORT) と呼ばれるグルココルチコイドが分泌される。CORT 濃度は、エネルギーバランスの維持を行うために常に分泌されている「ベースライン CORT 濃度」と、捕食者からの攻撃のような予期せぬストレス要因に対応するために瞬間的に上昇する「ストレス誘発 CORT 濃度」の 2 種類に分けられる。多くの鳥類では、餌生物の資源量とベースラインの CORT 濃度の間には負の関係があり、餌の利用可能性が個体の生理的ストレス状態と関連していることが示唆されている (例えば Wingfield & Kitaysky 2002, Jenni-Eiermann et al. 2008, Barrett et al. 2015)。

本研究では、海洋環境変動が海鳥の生理的ストレス状態に与える影響を評価する指標として、この CORT に着目した。海鳥は、鳥類の中でも特に CORT に関する研究が進んでおり、個体の生理的ストレス状態を示す指標として CORT 濃度の測定が有用であることが示唆されている (Sorenson et al. 2017)。ウミガラス *Uria aalge* では、直近 2 週間の採食海域での餌となる魚類の資源量とベースライン CORT の濃度 (捕獲から 3 分以内に採取した血液サンプルから測定される) の間に負の関係が示されており、餌となる生物の利用可能性が低下すると、個体の生理的ストレス状態も悪化することが示唆されている (Kitaysky et al. 2007)。ミツユビカモメ *Rissa tridactyla* では、実験者によって定期的に餌を与えられた個体の血中ベースライン CORT 濃度は他の個体に比べて低くなることがわかっており、給餌量と個体の CORT 濃度の間には強い関連が示されてい

る (Kitaysky et al. 2010)。ストレスとなる刺激が長期化して高濃度の CORT 分泌が慢性化すると、免疫機能や繁殖機能が低下して成鳥の死亡率の上昇や繁殖の休止が起こると考えられている (Goutte et al. 2010)。実際に、ミツユビカモメでは、前年の繁殖期中の CORT 濃度が低い個体ほど翌年の帰還率が高く、CORT 濃度が高い個体ほど繁殖地に戻ってこない (おそらく死亡した) 傾向にあることがわかっており、ある年の繁殖期中の CORT の高さがその個体の翌年までの生存率に影響すると示唆されている (Kitaysky et al. 2010)。また、2008 年には、血液だけではなく鳥の羽に含まれる CORT の測定方法も開発された (Bortolotti et al. 2008)。血中の CORT はその羽の伸長に伴って羽弁および羽軸に蓄積されるため、羽の CORT 濃度は羽が生え変わった時期の生理的ストレス状態を反映すると考えられる (Jenni-Eiermann et al. 2015)。この手法を非繁殖期間に換羽を行う種類の鳥に適用すると、繁殖地から離れた場所での個体の生理的ストレス状態を羽の CORT 濃度から知ることが可能になる。このように、海鳥の CORT 濃度は個体のエネルギーバランスを示す指標として有用であり、その測定方法も開発されているが、野生下の海鳥成鳥を対象に CORT 濃度の年・季節変動を調査した研究は少なく、調査対象となった海鳥種や時期、海域が限定的であることが課題となっている。また、海洋物理環境変動と生理的ストレス状態の関連を報告した先行研究もあるが (Satterthwaite et al. 2012, Will et al. 2018)、どのようなプロセスで海洋環境変動が CORT 濃度に影響しているかは明らかでない。

1-3. ウミスズメ科ウトウの生態

ウトウ *Cerorhinca monocerata* は、北太平洋の東西で繁殖する中型（480-620g）のウミスズメ科の鳥類である（Gaston & Jones 1998、図 1-1 および図 1-2）。ウトウは、春に 1 卵を産卵し、夏にかけて子育てを行う（Gaston & Jones 1998）。成鳥は日の出とともに巣を離れて海で採餌を行い（<160 km, Kato et al. 2003）、日没頃になると嘴に餌となる魚類・頭足類をくわえて巣に戻り、夜間に雛への給餌を行う（Gaston & Jones 1998）。育雛を終えて非繁殖期に入ると、ウトウは繁殖地から 1000km 以上離れた海域まで渡りを行う（Takahashi et al. 2015, Hipfner et al. 2020）。その間、繁殖期終了後の 8-10 月に風切羽が、繁殖期に入る前の 1-3 月に胸羽が換羽していることが知られる（Pyle 2009）。ウトウを含むウミスズメ類は翼を飛行と羽ばたき潜水の両方に用いている（Gaston & Jones 1998）。そのため、風切羽の換羽は、飛行や潜水といった移動に関わる主要な行動の制限要因になることが知られている（Gaston & Elliott 2008, Bridge 2004）。非繁殖期間のウトウの移動経路についてはジオロケータを用いた研究が進んでいるものの（Takahashi et al. 2015, Hipfner et al. 2020）、その間のウトウの生理的ストレス状態の季節的变化についてはこれまで調査されていない。

ウトウが餌として利用する主な魚種はカタクチイワシ *Engraulis japonicus* やイカナゴ *Ammodytes* spp.などの浮魚である（Gaston & Jones 1998）。これらの魚種の資源量やエネルギー価は太平洋十年規模振動（PDO：Pacific Decadal Oscillation）との強い関連が示されている（Chavez et al 2003, Thompson et al. 2019）。PDO 指数は北太平洋域での代表的な環境変動指標であり、北緯 20-65 度の範囲の海面水温データをもとに、温暖化の傾向を除去して算出されている

(Mantua et al. 1997)。PDO 指数が示す北太平洋域の海洋環境変動に関する特徴として、太平洋東部と西部で真逆の海水温の変化傾向を示すことが挙げられる。例えば、PDO 指数が高くなると、太平洋東部では水温が平年よりも高くなり、西部では平年よりも低くなる傾向にある。一方で PDO 指数が低くなると、太平洋東部では水温が平年よりも低く、西部では平年よりも高くなる傾向にある。2001 年から 2020 年までの月ごとの PDO 指数の変動を図 1-3 に示した。PDO 指数は、2008 年ごろから負の値が続いていたものの、2013 年から 2014 年の間に負から正の位相に遷移している。

PDO の年変動は餌の利用可能性の変化を介して、海鳥成鳥の生理的ストレス状態に影響する可能性が大きい。しかし、野生のウトウ成鳥を対象に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評価した研究は、繁殖期および非繁殖期を通して一例のみであり、調査年数も 2 年に限られている (Fairhurst et al. 2015)。また、ウトウが繁殖地に滞在する時間は 1 年のうち約 3 か月程度であり、それ以外の時間は繁殖地から離れた海域 (最大 1500 km) で過ごす。そのため、渡りに伴う移動によってウトウ成鳥の経験する海洋環境が季節的に変化している可能性がある。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的变化を調査し、渡り経路と組み合わせることにより、ウトウ成鳥の生理的ストレス状態が高くなる海域や季節を特定することが可能になると考えられる。

1-4. 本研究の目的・構成

以上のような背景を踏まえ、本博士論文では、海洋環境変動がウトウ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、複数の繁殖地および複数の年に渡って調査を行った結果を議論する。

本論文は、本章を含め全 5 章で構成されている。まず、第 2 章では繁殖期に焦点を当てた。北太平洋の西側と東側にある 5 つの繁殖地のウトウを調査し、北太平洋広域で生じる海洋環境変動が異なる海域の繁殖地で育雛しているウトウ成鳥の生理的ストレス状態にどのような影響を与えるかを調査した。次に、第 3 章と第 4 章では非繁殖期に焦点を当てた。第 3 章では、北海道周辺にある天売島・大黒島のウトウ成鳥を対象に、生理的ストレス状態の季節的変化を調査するとともに、天売島の個体について潜水行動の季節的変化についても調査した。第 4 章では、ウトウが利用した海域の海洋環境の経年的変化と個体の生理的ストレス状態との関係について調査した。最後に第 5 章では、総合考察として 2-4 章で得られた成果をまとめ、繁殖期および非繁殖期を通じた海洋環境変動とウトウの生理的ストレス状態の変化について考察した。また、先行研究をふまえて本研究の位置づけと意義について議論するとともに、今後の課題について述べた。

1-5. 図表

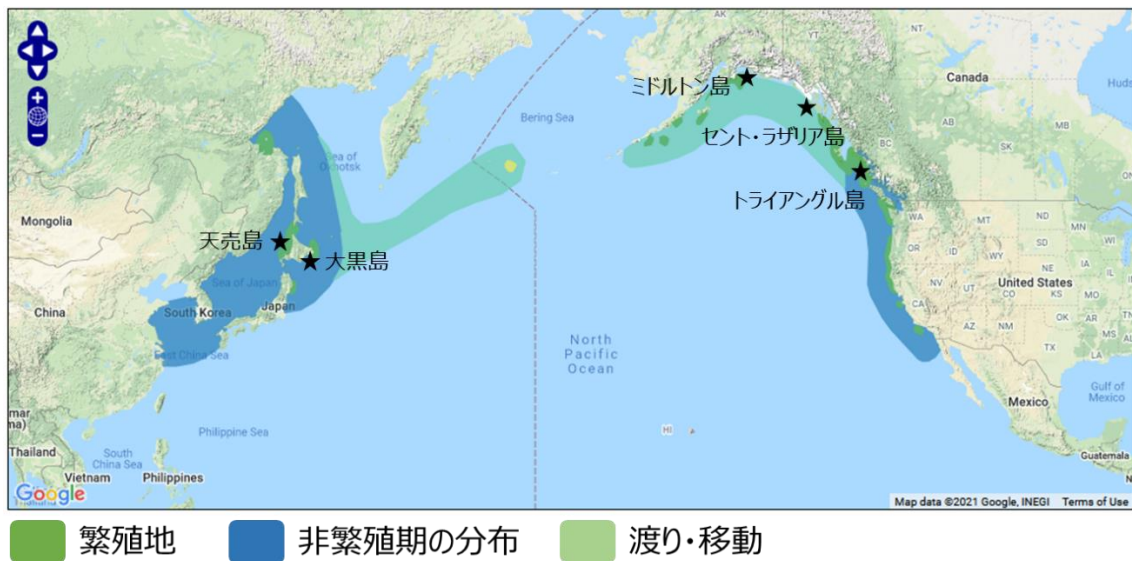


図 1-1. ウトウ *Cerorhinca monocerata* の分布図。Bird Life International (<http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/rhinoceros- auklet-cerorhinca-monocerata>) より引用、改変。本研究の調査地を地図上に星マークで示した。



図 1-2. 雛に与えるための餌（ホッケ）を嘴に咥え、繁殖地に戻るウトウ。

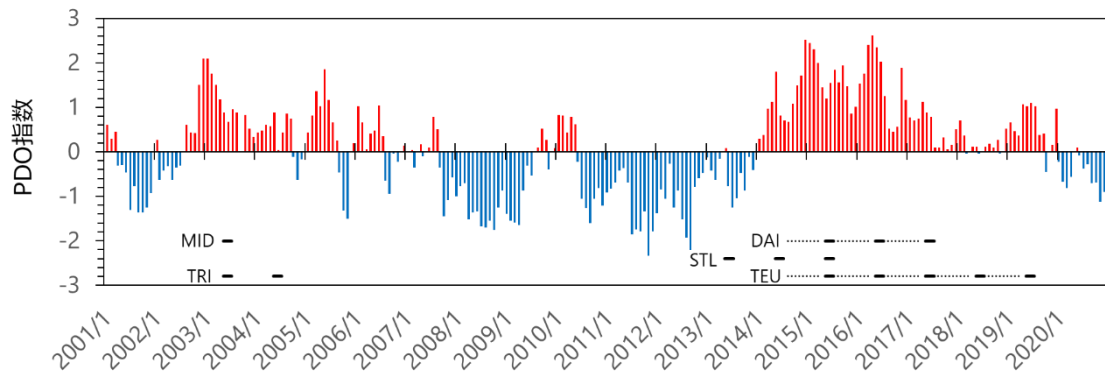


図 1-3. 月ごとの PDO 指数の変動（2001-2020 年）。PDO 指数が負の値の月は青、正の値の月は赤で示される。黒い実線と点線は、それぞれ本研究での各繁殖地の繁殖期または非繁殖期の調査期間を示す。MID：ミドルトン島、TRI：トライアングル島、STL：セント・ラザリア島、DAI：大黒島、TEU：天売島。

第 2 章 繁殖期のウトウの生理的ストレス状態と海洋環境変動

2-1. 背景と目的

海洋環境変動が海洋生態系に与える影響は海域によって異なり、その影響を正しく評価することは重要である。海鳥は海洋生態系の高次捕食者であり、海洋環境変動による海洋生態系の変化を反映する指標として注目されている (Cairns 1987)。例えば、イギリス諸島にある複数のミツユビカモメ繁殖地では、繁殖地周辺の海面水温 (SST) と繁殖成績の間に負の関係が示されている (Frederiksen et al. 2007)。これは、SST の上昇によってカイアシ類の資源量が減少したことで、それらを餌とするイカナゴが減り、それによってイカナゴを主要な餌種とするミツユビカモメの繁殖成績が低下したと考えられている (Frederiksen et al. 2007)。一方、ベーリング海で繁殖するミツユビカモメを対象に太平洋十年規模振動 (PDO) とコルチコステロン (CORT) 濃度の関係を評価した研究によると、北部の繁殖地では、比較的温暖な年のほうが個体の CORT 濃度が低くなるのに対して、南部の繁殖地では、比較的寒冷な年のほうが個体の CORT 濃度が低くなることが示されており、環境変動が海鳥の生理的ストレス状態に与える影響は繁殖地ごとに異なると考えられている (Satterthwaite et al. 2012)。そのため、広域的に分布する海鳥種について、海洋環境変動が種の個体群全体に与える影響を理解するためには、主要な分布域にまたがる複数の繁殖地を対象に調査を行うことが必要である。

ウトウは、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り、ウトウ成鳥が雛へ給餌する主な餌種は繁殖地域によって異なることが知られている。太平洋西部の繁殖地では、主にカタクチイワシやマイワシ *Sardinops melanostictus*、サケ幼魚 *Oncorhynchus* spp.などがウトウの雛の主要な餌種である (Watanuki & Ito 2012, Okado et al. 2020)。その中でも特に、ウトウ成鳥が嘴に啜って持ち帰る餌 (餌荷) に占めるカタクチイワシの重量比が高くなるほど、ウトウの繁殖成績が高くなることがわかっている (Takahashi et al. 2001)。カタクチイワシは暖水性魚類で、天売島では繁殖地周辺の SST が 13°C 以上になると多く分布するようになり、餌荷に占めるカタクチイワシの重量比が高くなることが報告されている (Watanuki et al. 2009)。一方、太平洋東部の繁殖地では、主にイカナゴやカラフトシシャモ *Mallotus villosus*、メバル幼魚 *Sebastes* spp.がウトウの雛の主要な餌種である (Burger et al. 1993, Thayer et al. 2008, Cunningham et al. 2018)。これらの魚種が餌荷に占める重量比は水温が低い時により高くなることが報告されている (Thayer et al. 2008)。

ウトウの主要な餌種であるカタクチイワシの資源量やイカナゴ 1 歳魚以上 (≥ 1 イカナゴ) の体長やエネルギー量は、それぞれ PDO の変動によって影響を受けることがわかっている (von Biela et al. 2019, Nielsen et al. 2021)。つまり、PDO 変動はウトウが利用する魚種の資源量やそのエネルギー価に影響することで、繁殖期のウトウの餌の利用可能性に影響していると考えられる。先行研究では、餌荷重が多い年ほど、ウトウの雛の成長速度および巣立ち率が上昇し (Takahashi et al. 2001, Hedd et al. 2006, Borstad et al. 2011)、雛の羽に含まれる CORT 濃度が低下することが示されている (Will et al. 2014, Will et al. 2015)。

一方ウトウ成鳥では、捕食量を直接調べることは難しく、餌の利用可能性と生理的ストレス状態との関係は明らかでない。そこで本研究では、雛への餌荷に着目した。先行研究では、安定同位体比分析によって成鳥と雛の利用する餌種が類似していることが報告されている (Ito et al. 2009, Hipfner et al. 2013)。つまり、餌荷に含まれる餌種はウトウ成鳥も利用している餌種であると考えられ、餌荷重や餌荷エネルギー量はウトウ成鳥が利用可能な餌種や相対的な餌量・エネルギー量の指標になると考えられる。

以上のことから、海洋環境変動は雛だけでなくウトウ成鳥の餌の利用可能性を変化させ、その結果としてウトウ成鳥の生理的ストレス状態に影響を与えると予想した。この予想を検証するため、太平洋東西にある 5 つの繁殖地でウトウの餌荷のサンプリングおよび成鳥の血中 CORT 濃度の測定を複数年に渡って実施した。

2-2. 方法

2-2-1. 調査地

本研究は、北太平洋東西にある 5 つの繁殖地で繁殖しているウトウ成鳥を対象に行った。太平洋西部の調査地は、北海道西部の日本海沿岸に位置する天売島 (44°25'N, 141°18'E) と北海道東部の太平洋沿岸に位置する大黒島 (42°57'N, 144°52'E) の 2 か所である。太平洋東部の調査地は、アラスカ湾北部に位置するミドルトン島 (59°26'N, 146°19'W)、アラスカ湾東部に位置するセント・ラザリア島 (56°59'N, 135°42'W)、カナダにあるバンクーバー島の北西部に位置するトライアングル島 (50°52'N, 129°05'W) の 3 か所である。調査は、2003 年

から 2019 年の 5 月から 8 月の間に各繁殖地で行われた（表 2-1）。太平洋西部の調査は北海道大学を中心に 2015-2019 年の間に、また太平洋東部の調査はアラスカ大学を中心に 2003-2015 年の間に行われた。天売島以外の繁殖地で得られた餌データおよび太平洋東部の繁殖地で採取された血液サンプルの分析データについては、共同研究者が取得したものを共同研究の一貫として使用の許可を頂いたものである。

2-2-2. 海洋環境データの取得

本研究では、北太平洋域の海洋環境指標として、PDO の変動指数および SST を用いた。PDO 指数は場所によらず毎月一つの値で表されるが、今回は調査年における 5-7 月の値を平均することで年ごとの夏季 PDO 値を算出した。5-7 月はウトウの繁殖期であり、夏季 PDO 平均値はその期間の餌生物の分布やサイズにも関係すると考えられる。また、夏季 PDO 平均値は、1-12 月の年 PDO 平均値および 2-4 月の春季 PDO 平均値ともそれぞれ有意に相関しており、夏と同様の PDO 値の傾向が長期的に観測されたことが示されている（年 PDO 平均値：夏季 PDO 平均値の回帰係数 ± 標準誤差 = 1.07 ± 0.12 、自由度調整済決定係数 $R^2_a = 0.912$ 、 $p < 0.001$ 、 $n = 9$ 年、春季 PDO 平均値：夏季 PDO 平均値の回帰係数 ± 標準誤差 = 0.83 ± 0.13 、 $R^2_a = 0.823$ 、 $p < 0.001$ 、 $n = 9$ 年）。夏季 SST は、5-7 月におけるそれぞれの繁殖地周辺（繁殖地を含む $2^\circ \times 2^\circ$ の範囲）の SST のアノマリー値を調査年ごとに平均して算出した。データは以下のウェブサイトから取得した。

PDO 指数：

https://oceanview.pfeg.noaa.gov/erddap/taledap/cciea_OC_PDO.htmlTable?time,PDO

SST アノマリー：<https://www.ncei.noaa.gov/products/extended-reconstructed-sst>

2-2-3. 餌サンプリングと計測・エネルギー量計算

雛への給餌のために繁殖地へ戻ってきた成鳥を捕獲して、合計 967 個体から餌サンプル（餌荷、Food Load）を採集し、餌種を同定した。種判別において、イカナゴは体長の計測結果をもとに以下の二つのサイズに分けた。太平洋西部の繁殖地では、全長 110 mm 未満のものをイカナゴ 0 歳魚（0+イカナゴ）、全長 110 mm 以上のものをイカナゴ 1 歳以上魚（ ≥ 1 イカナゴ）とした（Takahashi et al. 2001）。太平洋東部の繁殖地では、全長 100 mm 未満のものをイカナゴ 0 歳魚（0+イカナゴ）、全長 100 mm 以上のものをイカナゴ 1 歳魚（ ≥ 1 イカナゴ）とした（Will et al. 2015）。

各餌荷に含まれる餌生物の湿重量（0.1 g 単位）を一個体ずつ測定し、それぞれの餌荷重（g/load）を算出した。また、各餌種が全餌荷内で占める重量割合（%）を計算し、繁殖地ごとおよび年ごとの餌構成を算出した。さらに、各餌荷において、餌種別の湿重量（g）およびその餌種のエネルギー価（kJ/g）から餌種別のエネルギー量を算出し、それを合計して各餌荷に含まれるエネルギー量（kJ/load）を算出した（表 2-2）（Vermeer & Devito 1986, Takahashi et al. 2001, Will et al. 2015, Okado et al. 2021）。

2-2-4. 血液のサンプリングとコルチコステロン測定実験

大黒島以外の 4 か所の繁殖地では育雛期に、大黒島では抱卵後期から育雛初期にかけて調査を行い、対象となるウトウ成鳥を巣穴内もしくは巣穴周辺で捕獲した。捕獲から 3 分以内に採血を行い、合計 251 個体から血液サンプルを採取した（表 2-1）。3 分以内に採取できた血液サンプルのホルモン濃度には、個体の捕獲に起因する副腎皮質からのコルチコステロン分泌の影響が反映されないため、その個体が持つベースラインの CORT 濃度を得ることができる（Kitaysky et al. 2007）。血液サンプルは遠心分離機で血球と血漿に分けたのち、冷凍保存した。その後、Kitaysky et al. (2007) に従い、放射免疫測定法にて血漿サンプル 20 μ l 中に含まれる CORT 濃度を測定した。まず、ホルモン抽出時の抽出効率を測るために、放射性物質の一つであるトリチウムで標識した CORT (2000 cpm) を各血漿サンプル内に 20 μ l ずつ加え、4 ml のジクロロメタン (HPLC 用) で血漿サンプルからホルモン抽出を行った。各サンプルにおける標識ホルモンの抽出効率は、最終的なホルモン濃度の補正計算に用いられた（平均抽出効率 93.5%）。抽出液の溶媒を蒸発させたのち、チューブ内に残った CORT はゼラチン・リン酸緩衝液に溶解した。チューブに抗体 (Esoterix B3-163) および放射性物質で標識した CORT を添加し、放射免疫測定法を用いてサンプルに含まれる CORT 濃度を測定した。抗体と結合したホルモンと非結合ホルモンの分離にはデキストランコーティングされた活性炭を用いた。本実験における分析内および分析間の分析誤差は、それぞれ 1.8 % と 7.9% であった。以上の実験作業は、アラスカ大学野生生物学部北極生物学研究所にて行った。

2-2-5. 体サイズ計測

天売島では、成鳥を捕獲して採血した後体サイズの計測を行った。バネばかりを用いて体重（1 g 単位）を計量し、ノギスまたは物差しを用いて、嘴峰高（0.05 mm 単位）、頭長（0.05 mm 単位）、ふしよ長（0.05 mm 単位）、自然翼長（1 mm 単位）を計測した。一度計測した個体を翌年以降に再捕獲した場合には、体重と翼長のみ再度計測した。得られた外部計測値を主成分分析して得られた第 1 主成分を体サイズ指標とし、体サイズ指標に体重を直線回帰してその残差体重を肥満度とした。測定した嘴峰高および頭長を用いて、Niizuma et al. (1999) に基づいて雌雄を判別した。

2-2-6. 統計解析

繁殖地ごとのウトウの餌荷重、エネルギー量、血中 CORT 濃度、および天売島のウトウの肥満度の年変動の有無について、R パッケージ stats の aov 関数を用いて一元配置分散分析を行った。年変動が有意に示された場合は、多重比較のために R パッケージ DescTools の ScheffeTest 関数を用いてシェッフエの多重比較検定を行った。また、繁殖期と非繁殖期の CORT 濃度の年変動の大きさを比較するため、天売島のウトウ成鳥については、血中 CORT 濃度の年平均値の変動係数（CV：Coefficient of Variation）を計算した。

各繁殖地の餌荷に占める主要な餌種の重量比と餌荷重の関係および夏季 PDO 平均値とウトウの餌荷重、エネルギー量、血中 CORT 濃度、体重、肥満度との関係について、R パッケージ lme4 の lmer 関数を用いて一般化線形混合モデルで評価した。複数繁殖地のデータを含む場合、繁殖地は固定効果としてモデル

に含めた。調査年はランダム効果としてモデルに含めた。R パッケージ `multcomp` の `glht` 関数を用いてそれぞれのモデルの有意性を検定した。R パッケージ `MuMIn` の `r.squaredGLMM` 関数を用いて、Marginal R^2 (R^2_m) および conditional R^2 (R^2_c) を算出した。 R^2_m は固定効果のみから、 R^2_c は固定効果およびランダム効果から推定された値である (Nakagawa & Schielzeth 2013)。

解析はすべて統計ソフトウェア R (ver. 4.1.0) で行い、有意水準は $p < 0.05$ とした。図中の回帰直線は、統計結果の p 値が $p < 0.05$ の場合は有意な関係として実線で、 $0.05 \leq p < 0.1$ の場合は有意に近い関係とみなして点線で、 $p \geq 0.1$ の場合は回帰直線無しで示した。

2-3. 結果

2-3-1. 餌構成

太平洋西部の 2 つの繁殖地で得られた餌荷の種構成を図 2-1a に示した。天売島での各年の優占種はそれぞれ、ホッケ幼魚 *Pleurogrammus azonus* (2015 年：34%、2017 年：70%、2019 年：36%)、イカ (2016 年：29%)、0+イカナゴ (2018 年：51%) であった。大黒島での優占種は、調査した 3 年すべてにおいてサケ幼魚 (2015 年：40%、2016 年：54%、2017 年：74%) であった。いずれの繁殖地においてもカタクチイワシの割合は 16% 以下と少なく、2016 年および 2017 年には一頭も観察されなかった。

太平洋東部の 3 つの繁殖地で得られた餌荷の種構成を図 2-1b に示した。餌の種構成は繁殖地ごと、調査年ごとに異なっていた。ミドルトン島での優占種はイカナゴ (0+イカナゴ：44%、 ≥ 1 イカナゴ：21%) であった。トライアング

ル島での優占種は、サンマ *Cololabis saira* (2003年：53%) および ≥ 1 イカナゴ (2004年：35%) であった。セント・ラザリア島での優占種は、ニシン *Clupea* spp. (2013年：32%、2014年：23%、2015年：23%)、もしくはカラフトシシヤモ (2013年：28%、2014年：31%、2015年：37%) であった。セント・ラザリア島では、2013年および2014年の種構成は類似していたものの、2015年にはギンダラ幼魚 *Anoplopoma fimbria* が2番目に優占度の高い餌種 (27%) として出現した。

2-3-2. 餌荷およびコルチコステロン濃度、肥満度の年変動

太平洋東西の繁殖地域において、餌荷重、餌荷エネルギー量、血中 CORT 濃度の年変動を評価した (図 2-2、図 2-3 および図 2-4)。

天売島では、2016年の餌荷重および餌荷エネルギー量は2019年と比較して有意に低かった ($p < 0.05$)。2016年の CORT 濃度は、他のすべての年と比較して有意に高かった ($p < 0.05$)。また、血中 CORT 濃度の CV は 26.4%であった。ウトウ成鳥の体重には年変動は認められなかったものの (オス・メスいずれも $p > 0.05$)、2015年および2019年の肥満度は2016年および2018年と比較して有意に低かった ($p < 0.05$ 、図 2-5a および図 2-5b)。

大黒島では、2017年の餌荷重および餌荷エネルギー量が他のすべての年と比べて有意に高かった ($p < 0.05$)。2016年の CORT 濃度は、他のすべての年と比較して有意に高かった ($p < 0.05$)。

トリアングル島では、餌荷重および餌荷エネルギー量には有意な年間差は認められなかったものの、CORT濃度は2003年よりも2004年のほうが有意に低かった ($p=0.027$)。

セント・ラザリア島では、2015年の餌荷重は他の年と比べて有意に低く ($p < 0.05$)、2015年の餌荷エネルギー量は2013年と比較して有意に低かった ($p = 0.035$)。CORT濃度には有意な年間差は認められなかった。

2-3-3. 餌荷に占める各餌種の重量比が餌荷重に与える影響

太平洋東西の繁殖地の餌荷重には統計的に有意な年変動があった (図 2-2)。それぞれの繁殖地の餌荷重は特定の餌種の重量比に影響を受けており、太平洋西部の繁殖地である天売島では、餌荷に占めるイカの重量比が高い年に餌荷重が低かった (イカ重量比の回帰係数 $= -0.18 \pm 0.05$ 、 $p=0.001$ 、 $R^2m=0.031$ 、 $R^2c=0.033$ 、図 2-6a)。イカの他には、ホッケ幼魚、0+イカナゴ、 ≥ 1 イカナゴがいずれの調査年でも頻繁に観察されたが、それぞれの重量比とウトウの餌荷重には関係がなかった (ホッケ幼魚： $p=0.746$ 、0+イカナゴ： $p=0.615$ 、 ≥ 1 イカナゴ： $p=0.233$ 、図 2-6b-d)。大黒島では、3年分とデータ数が少なく、統計的に有意ではないものの、餌荷に占めるサケ幼魚の重量比が最も大きかった年には餌荷重も他の年と比べて増加する傾向があった (サケ重量比の回帰係数 $= 0.27 \pm 0.19$ 、 $p=0.191$ 、 $R^2m=0.113$ 、 $R^2c=0.247$ 、図 2-6e)。太平洋東部の3つの繁殖地では、すべての繁殖地・年を合わせると、 ≥ 1 イカナゴの重量比が高いと餌荷重が有意に増加した (≥ 1 イカナゴ重量比の回帰係数 $= 0.49 \pm 0.11$ 、 $p < 0.001$ 、 $R^2m=0.058$ 、 $R^2c=0.063$ 、図 2-6f)。しかし、いずれの繁殖地でも、

主要な餌種の重量比と SST アノマリー値には有意な関係は示されなかった ($p > 0.05$ 、図 2-7)。

2-3-4. 海洋環境変動と餌荷重およびエネルギー量との関係

まず、夏季 PDO 平均値および夏季 SST アノマリー平均値と餌荷重の関係について、太平洋東西の繁殖地でわけて解析を行った。PDO と餌荷重には、太平洋西部では統計的には有意でないものの負の関係にある傾向が示された (夏季 PDO 平均値の回帰係数 $= -3.25 \pm 1.5$ 、 $p = 0.082$ 、 $R^2m = 0.062$ 、 $R^2c = 0.095$ 、図 2-8a)。太平洋東部においても同様に、PDO と餌荷重には統計的には有意でないものの負の関係にある傾向が示された (夏季 PDO 平均値の回帰係数 $= -4.31 \pm 1.84$ 、 $p = 0.066$ 、 $R^2m = 0.053$ 、 $R^2c = 0.092$ 、図 2-8b)。太平洋東西すべての繁殖地を含めて解析した場合には有意な負の関係が示され、夏季 PDO 平均値が高くなると餌荷重が減少することが明らかとなった (夏季 PDO 平均値の回帰係数 $= -3.72 \pm 1.09$ 、 $p = 0.004$ 、 $R^2m = 0.112$ 、 $R^2c = 0.137$ 、図 2-8c)。夏季 SST アノマリー平均値と餌荷重の関係について、太平洋東西の繁殖地でわけて解析を行った。太平洋西部では、SST アノマリー値と餌荷重の間に有意な関係は示されなかった (夏季 SST アノマリー平均値の回帰係数 $= -1.15 \pm 3.28$ 、 $p = 0.969$ 、 $R^2m = 0.043$ 、 $R^2c = 0.142$ 、図 2-9a)。太平洋東部でも、SST アノマリー値と餌荷重の間に有意な関係は示されなかった (夏季 SST アノマリー平均値の回帰係数 $= -5.28 \pm 4.8$ 、 $p = 0.639$ 、 $R^2m = 0.045$ 、 $R^2c = 0.148$ 、図 2-9b)。

次に、夏季 PDO 平均値および夏季 SST アノマリー平均値と餌荷エネルギー量の関係について、太平洋東西の繁殖地でわけて解析を行った。太平洋西部で

は、PDO とエネルギー量には統計的には有意でないものの負の関係にある傾向が示された（夏季 PDO 平均値の回帰係数 = -15.05 ± 7.12 、 $p=0.086$ 、 $R^2m = 0.060$ 、 $R^2c=0.086$ 、図 2-10a）。太平洋東部においては、PDO とエネルギー量の間有意な関係は示されなかった（夏季 PDO 平均値の回帰係数 = -12.36 ± 6.03 、 $p=0.126$ 、 $R^2m = 0.108$ 、 $R^2c = 0.116$ 、図 2-10b）。太平洋東西すべての繁殖地を含めて解析した場合には、有意な負の関係が示され、夏季 PDO 平均値が高くなると餌荷エネルギー量が減少することが明らかとなった（夏季 PDO 平均値の回帰係数 = -13.09 ± 4.51 、 $p=0.020$ 、 $R^2m=0.129$ 、 $R^2c=0.141$ 、図 2-10c）。夏季 SST アノマリー平均値と餌荷エネルギー量の関係について、太平洋東西の繁殖地でわけて解析を行った。太平洋西部では、SST アノマリー値と餌荷エネルギー量の間有意な関係は示されなかった（夏季 SST アノマリー平均値の回帰係数 = -0.970 ± 14.8 、 $p=1.000$ 、 $R^2m=0.044$ 、 $R^2c=0.120$ 、図 2-11a）。太平洋東部でも、SST アノマリーと餌荷エネルギー量の間有意な関係は示されなかった（夏季 SST アノマリー平均値の回帰係数 = -18.7 ± 12.8 、 $p=0.386$ 、 $R^2m=0.092$ 、 $R^2c=0.111$ 、図 2-11b）。

2-3-5. コルチコステロン濃度の変動要因

餌荷重と血中 CORT 濃度の関係について、太平洋東西すべての繁殖地を含めて解析した。その結果、有意な負の関係が示され、餌荷重が高くなると血中 CORT 濃度が減少することが明らかとなった（餌荷重の回帰係数 = -0.03 ± 0.01 、 $p=0.027$ 、 $R^2m=0.237$ 、 $R^2c=0.318$ 、図 2-12a）。

餌荷エネルギー量と血中 CORT 濃度の関係について、太平洋東西すべての繁殖地を含めて解析した。その結果、餌荷重同様に有意な負の関係が示され、餌荷エネルギー量が高くなると血中 CORT 濃度が減少することが明らかとなった（餌荷エネルギー量の回帰係数 = -0.01 ± 0.003 、 $p=0.015$ 、 $R^2m=0.247$ 、 $R^2c=0.318$ 、図 2-12b）。

夏季 PDO 平均値と血中 CORT 濃度の関係について、太平洋東西の繁殖地でわけて解析を行った。太平洋西部では、PDO と血中 CORT 濃度の間に有意な関係は示されなかった（夏季 PDO 平均値の回帰係数 = 0.25 ± 0.13 、 $p=0.141$ 、 $R^2m=0.250$ 、 $R^2c=0.399$ 、図 2-13a）。太平洋東部においても同様の解析を行ったところ、PDO と血中 CORT 濃度の間に有意な関係は示されなかった（夏季 PDO 平均値の回帰係数 = 0.14 ± 0.08 、 $p=0.204$ 、 $R^2m=0.067$ 、 $R^2c=0.127$ 、図 2-13b）。太平洋東西すべての繁殖地を含めて解析した場合には、有意な正の関係が示され、夏季 PDO 平均値が高くなると血中 CORT 濃度が高くなることが明らかとなった（夏季 PDO 平均値の回帰係数 = 0.20 ± 0.08 、 $p=0.044$ 、 $R^2m=0.254$ 、 $R^2c=0.353$ 、図 2-13c）。

夏季 SST アノマリー平均値と血中 CORT 濃度の関係について、太平洋東西の繁殖地でわけて解析を行った。太平洋西部では、SST アノマリー値と血中 CORT 濃度の間に有意な関係は示されなかった（夏季 SST アノマリー平均値の回帰係数 = -0.064 ± 0.3 、 $p=0.985$ 、 $R^2m=0.098$ 、 $R^2c=0.424$ 、図 2-14a）。太平洋東部でも、SST アノマリー値と血中 CORT 濃度の間に有意な関係は示されなかった（夏季 SST アノマリー平均値の回帰係数 = 0.021 ± 0.1 、 $p=0.995$ 、 $R^2m=0.018$ 、 $R^2c=0.112$ 、図 2-14b）。

2-3-6. 天売島個体の体重・肥満度・コルチコステロン濃度の変動要因

夏季 PDO 平均値とウトウ成鳥の体重、肥満度、血中 CORT 濃度の関係について、体重と外部計測値のデータが唯一得られている天売島の個体データを用いて解析を行った。PDO と体重の間に有意な関係はみられず、本研究の調査期間においては夏季 PDO 平均値と体重との関係は認められなかった（夏季 PDO 平均値の回帰係数 = -4.22 ± 10.6 、 $p=0.948$ 、 $R^2m=0.253$ 、 $R^2c=0.378$ 、図 2-15a および図 2-15b）。PDO と肥満度の間にも有意な関係はみられなかった（夏季 PDO 平均値の回帰係数 = -2.45 ± 13.4 、 $p=0.961$ 、 $R^2m=0.002$ 、 $R^2c=0.340$ 、図 2-15b）。PDO と血中 CORT 濃度の間には、統計的には有意でないものの正の関係にある傾向が示された（夏季 PDO 平均値の回帰係数 = 0.23 ± 0.12 、 $p=0.091$ 、 $R^2m=0.104$ 、 $R^2c=0.235$ 、図 2-15c）。

2-4. 考察

2-4-1. 海洋物理環境の変動と太平洋西部のウトウの餌荷の変化

天売島での餌荷に占めるカタクチイワシの重量比は、先行研究では 16-95% であるのに対して（1992-2013 年：Watanuki & Ito 2012, Watanuki et al. 2022）、本研究（2014-2019 年）では 0-8% と著しく低下していた（図 2-1a）。カタクチイワシの重量比が低下した要因として、日本周辺でのカタクチイワシの資源量の減少が挙げられる（Kuroda et al. 2020, Watanuki et al. 2022）。また、2013 年と 2014 年の間に生じた負から正への PDO 位相の遷移に伴って、天売島でのウトウの主要な餌種がカタクチイワシからホッケ幼魚に交替したことがわかってお

り (Watanuki et al. 2022)、太平洋広域で生じる海洋環境変動がウトウの利用する餌の種類に影響を与えていると考えられた。

ホッケ幼魚は、天売島でのすべての調査年で観察された (図 2-1a)。13°C以上の比較的温暖な水温域に分布するカタクチイワシと異なり、ホッケ幼魚は、8-13°C以下の水温域に分布する冷水性の魚種である (石垣・中道 1958)。そのため、PDO が正位相であるような、平年よりも比較的寒冷的な海洋環境に適していると考えられる。しかしながら、本研究ではその予想に反して、PDO 指数が最も高い 2016 年に餌荷中のホッケ幼魚の重量比が減る傾向が見られた。水産資源研究所の調査では、2016 年の北海道周辺海域のホッケ資源量は 1985 年以降で最も少なかったことが明らかになっており (水産資源研究所 2020)、ホッケ幼魚の資源量の低下がウトウの捕食する餌構成に影響していたと考えられる。また、Okado et al. (2021) は、2016 年の育雛期の比較的早い時期に 13°C以上の暖かい水塊が天売島周辺に流れ込んだことで、天売島で繁殖するウトウではホッケ幼魚の利用可能性が低下したことを示唆している。

天売島のウトウの餌荷重は、イカの重量比が大きくなるにつれて有意に減少した (図 2-6a)。特に、2016 年のイカの重量比は同年の他の餌種の重量比と比べて最も大きく、餌荷重は最も少なかった。採餌行動圏 (繁殖地から <160 km : Kato et al. 2003) にカタクチイワシやホッケ幼魚のような餌種が十分に分布していない年には、天売島のウトウ成鳥はそれらの魚の代替種として頻繁にイカを持ち帰っていたと考えられる。つまり、イカの重量比の増加は繁殖地周辺の海洋環境がカタクチイワシやホッケ幼魚の分布に適していないことを反映

しており、天売島のウトウの採餌環境を評価する一つの指標になりうると考えられる。

大黒島では、調査年が少なく統計的に有意な関係はなかったものの、餌荷に占めるサケ幼魚の重量比が増えると餌荷重が増加する傾向がみられた（図 2-6e）。サケの重量比が最も少なかった 2016 年には、大黒島周辺にサケが分布しない黒潮由来の水塊が流入していたことがわかっており、繁殖地周辺の海洋環境が大黒島のウトウの餌の利用可能性に影響していたことが示唆されている（Okado et al. 2021）。

以上のことから、太平洋西部でのウトウの餌の利用可能性は、PDO のような広域的な海洋環境変動と繁殖地周辺の局所的な環境変動の双方に複合的に影響されると考えられた。

2-4-2. 海洋物理環境の変動と太平洋東部のウトウの餌荷の変化

太平洋東部の繁殖地では、餌荷に占める ≥ 1 イカナゴの重量比が高い年に、餌荷重が増加することが示された（図 2-6f）。先行研究においても、イカナゴは太平洋東部の複数の繁殖地で主要な餌種とされており（Thayer et al. 2008）、イカナゴの利用可能性は太平洋東部のウトウの餌荷重に強く影響していることが示唆された。本研究において、太平洋東部の調査は、ミドルトン島およびトリアングル島では PDO が正位相にある年に、セント・ラザリア島では PDO が負位相から正位相に遷移する時期に行われた。PDO が負から正の位相に遷移する間の餌変化を観察できたセント・ラザリア島では、PDO が完全に正位相に移り変わった 2015 年に ≥ 1 イカナゴの重量比が減少した。その一方で、2013-

2014年には観察されなかったギンダラの割合が2015年には27%まで増加した。ミドルトン島で行われた先行研究でも、ギンダラの重量比はPDOの負から正への遷移(2013/2014年)と同時に増加していた(Cunningham et al. 2018)。逆に、PDOの正から負への遷移(1997/1998年)の後には、ギンダラの割合は減少してイカナゴへ切り替わっていた(Thayer et al. 2008)。これらのことから、PDOの位相遷移と太平洋東部の繁殖地のウトウが利用する餌種の変化に関連があると推測される。 ≥ 1 イカナゴとギンダラのエネルギー価自体には大きな差はないが(Vermeer & Devito 1986, Will et al. 2015)、ウトウが持ち帰る餌荷重は2013-2015年間で減少しており、その結果として餌荷エネルギー量も低下したと考えられる。

イカナゴの体長やエネルギー価はその年の海洋環境によって変化する。例えば、0+イカナゴの体長およびエネルギー価はPDO指数と正の関係にあるが、 ≥ 1 イカナゴではPDO指数と負の関係にあることが報告されている(Thompson et al. 2019)。また、PDO指数が高かった2015-2016年には、イカナゴやメバルなどの幼魚の個体数やエネルギー価が低下傾向にあったという調査結果も示されている(von Biela et al. 2019, Nielsen et al. 2021)。以上のことから、太平洋東部の繁殖地では、PDO指数が高くなると ≥ 1 イカナゴの利用可能性やエネルギー価が低下し、その結果としてウトウの餌荷重およびエネルギー量に負の影響を与えている可能性が示唆された。

2-4-3. ウトウの餌荷とコルチコステロン濃度

ウトウの餌荷の重量とエネルギー量は、ウトウ成鳥の血中 CORT 濃度と有意な負の関係を示した (図 2-12)。CORT は鳥類における主要なグルココルチコイドであり、個体がエネルギー不足に陥ったときに脂質やタンパク質を分解してエネルギー生成を促進するために分泌される (Sapolsky et al. 2000)。実験的に飼育下の海鳥の餌量を操作した先行研究では、餌量が多い場合もしくはエネルギー価の高い餌を食べた場合のほうが、血中 CORT 濃度が低くなる結果が示されており、海鳥においても血中ベースライン CORT 濃度は個体の捕食量を反映していると考えられる (Kitaysky et al. 2001)。本研究では、成鳥の餌に関する情報を得ることはできなかつたため、雛の餌荷重および餌荷エネルギー量とウトウ成鳥の血中 CORT 濃度の関係を評価した。雛への餌荷が成鳥の生理的ストレス状態に直接的な影響を与える可能性は認められないものの、先行研究では、環境変化によって雛のエネルギー獲得量が低下したときには、成鳥の生理的ストレス状態にもその餌変化の影響が現れたとされている (Will et al. 2015, Kokubun et al. 2018)。ウトウにおいては、炭素・窒素安定同位体を用いた先行研究では、成鳥と雛の同位体値は同程度であり、成鳥は雛に給餌する餌種と同様の餌を捕食している可能性が示されていたものの (Ito et al. 2009, Hipfner et al. 2013)、餌を直接観察した先行研究では、成鳥と雛は異なる餌種を利用している可能性が示されており (Davoren & Burger 1999)、雛の餌荷と成鳥の捕食量の関係は不明瞭であった。本研究では、雛への餌荷重およびそのエネルギー量の増加に応じて、成鳥の血中 CORT 濃度が低下していたことが示された (図 2-12)。このことから、ウトウの雛への餌荷重および餌荷エネルギーが低下した

年には、成鳥も体内のエネルギーバランスを維持できる量の餌を獲得できておらず、血中 CORT 濃度が高くなる傾向にあったと考えられる。また、餌の利用可能性が低い場合、一般に海鳥の成鳥は採餌時間を長くするなど、採餌努力量を増加させることがわかっており (Piatt et al. 2007)、その採餌努力量の増加によってエネルギー消費量が大きくなり血中 CORT 濃度が高くなった可能性も考えられる。

夏季 PDO 平均値とウトウ成鳥の血中 CORT 濃度には有意な正の関係が示された (図 2-13c)。2-4-1 および 2-4-2 で示したように、餌の利用可能性は PDO の変動に強く影響を受けており、PDO が正位相寄りのときに太平洋東西のウトウ繁殖地において餌荷重やエネルギー量が低くなる。つまり、PDO 指数が上昇した年においてはウトウの獲得できる餌量やエネルギー量が減少する傾向にあり、それによってウトウ成鳥の捕食量が低下した結果、血中 CORT 濃度が高くなったと考えられる。

2-4-4. 海洋環境変動が成鳥の生理的ストレス状態に与える影響

本研究では、太平洋東西での調査年は異なるものの、いずれの地域のウトウも、PDO 指数の上昇に対して血中 CORT 濃度が上昇する傾向が観察された (図 2-13c)。先行研究では、海洋環境変動がミツユビカモメの生理的ストレス状態へ与える影響は繁殖地域間で異なることが示されている (Satterthwaite et al. 2012)。ウトウの場合、好適な餌種やその餌種の利用可能性が高まる環境条件が繁殖地域間で大きく異なった結果、いずれの地域にとっても PDO 指数が高くなることで餌の利用可能性を低下させる一つの要因となっていると考えられ

る。その結果として、ウトウ成鳥の生理的ストレス状態にも東西の繁殖地で似たような PDO 指数の影響が見られたと考えられる。

天売島のウトウ成鳥の肥満度および CORT 濃度はいずれも年変動したものの、PDO との関係が示されたのは CORT 濃度だけであった (図 2-15)。CORT には糖新生を促進して体のエネルギーバランスを維持する役割があるため、餌の利用可能性が低下した年のウトウ成鳥は、生理的な反応として CORT を盛んに分泌することで体のエネルギーバランスを維持し、自身の体重や肥満度に影響が出ないようにしていたのかもしれない。先行研究によると、高濃度の CORT 分泌が慢性化すると免疫機能や繁殖機能が低下し、成鳥の死亡率の上昇や翌年の繁殖の休止が起こると考えられている (Goutte et al. 2010)。例えば、ミツユビカモメやウミガラスでは血中 CORT 濃度が低かった個体と比べて、CORT 濃度が高かった個体が翌繁殖期に再び観察される可能性は低くなると報告されており、その 1 年の間で個体は死亡したと考えられている (Kitaysky et al. 2007, Kitaysky et al. 2010)。ウトウにおいては、高い CORT 濃度が成鳥の生存率を低下させるかどうかは確認されていないものの、もしウミガラスやミツユビカモメと同様の関係があるとするならば、PDO の変動に伴う餌の利用可能性の低下が、生理的ストレス状態の悪化による将来的な生存率の低下を通じて、太平洋の東西で繁殖するウトウの個体数変動に大きな影響を与える可能性がある。

2-5. 第 2 章のまとめ

本章では、海洋環境変動が餌の利用可能性の変化を介して、繁殖期における太平洋東西のウトウの生理的ストレス状態に与える影響を評価した。まず、ウ

トウの餌荷重、餌荷エネルギー量およびウトウ成鳥の血中 CORT 濃度にはそれぞれ年変動が見られた。餌荷重の年変動要因として、餌荷に占める繁殖地ごとの特定の餌種の重量比が影響していることが示された。次に、北太平洋広域の海洋環境変動を示す PDO 指数の夏季平均値と太平洋東西のウトウ繁殖地で得られた餌荷重および餌荷のエネルギー量との間に、負の関係があることを示した。さらに、餌荷重および餌荷のエネルギー量はウトウ成鳥の血中 CORT 濃度と負の関係にあり、海洋環境変動による餌環境の変化がウトウ成鳥の生理ストレス状態に影響を与えていると考えられた。海洋環境変動が海鳥の成鳥に与える影響を捉える指標として、血中 CORT 濃度が有用であることが示唆された。

2-6. 図表

表 2-1. 2章で行った研究の調査期間および調査で得たデータ数。

	太平洋西部									太平洋東部						
	天売島					大黒島				ミドルトン島	トライアングル島		セント・ラザリア島			
調査年	2015	2016	2017	2018	2019	2015	2016	2017	2018	2019	2004	2003	2004	2013	2014	2015
餌	53	63	111	100	96	36	27	46			107	85	41	97	51	54
血液	39	12	22	12	14	18	15	10			8	29	20	32	11	9

表 2-2. 主要な魚種のエネルギー価一覧。

繁殖地	魚種	学名	エネルギー価 (kJ/g wet)	引用
太平洋西部	カタクチイワシ	<i>Engraulis japonicus</i>	6.29	Takahashi et al. 2001
	0+イカナゴ	<i>Ammodytes</i> spp.	3.78	Takahashi et al. 2001
	≥1イカナゴ	<i>Ammodytes</i> spp.	5.47	Takahashi et al. 2001
	ホッケ幼魚	<i>Pleurogrammus azonus</i>	4.78	Takahashi et al. 2001
	サケ幼魚	<i>Oncorhynchus</i> spp.	4.62	Okado et al. 2021
	イカ	<i>Todarodes pacificus</i>	4.70	Okado et al. 2021
太平洋東部	0+イカナゴ	<i>Ammodytes</i> spp.	4.49	Will et al. 2015
	≥1イカナゴ	<i>Ammodytes</i> spp.	8.22	Will et al. 2015
	カラフトシヤマ	<i>Mallotus villosus</i>	4.19	Will et al. 2015
	サンマ	<i>Cololabis saira</i>	4.81	Vermeer & Devito 1986
	ニシン	<i>Clupea pallasii</i>	1.36	Will et al. 2015
	ギンダラ	<i>Anoplopoma fimbria</i>	4.66	Vermeer & Devito 1986

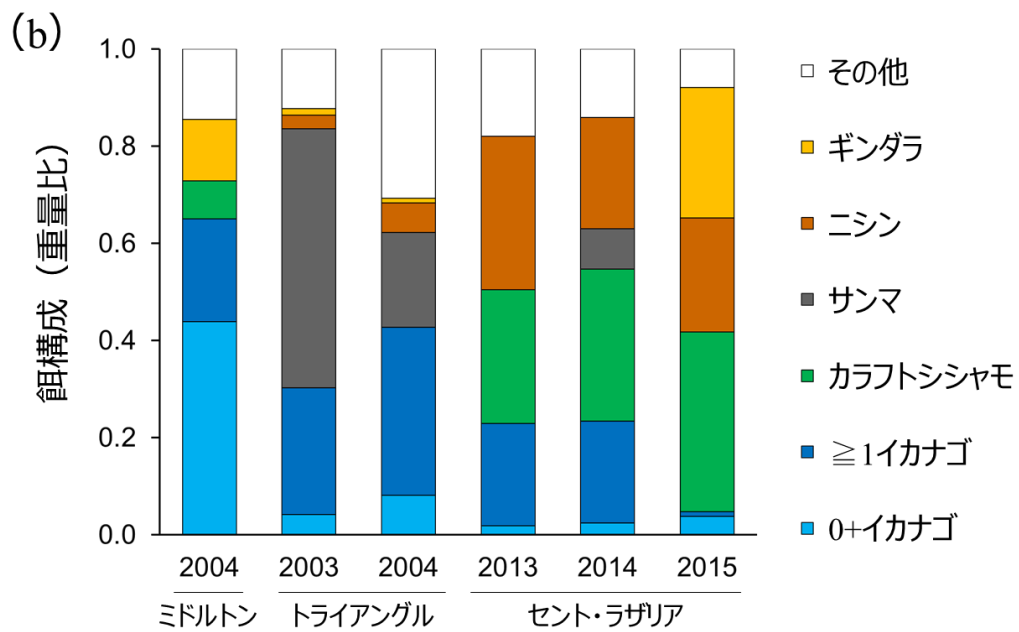
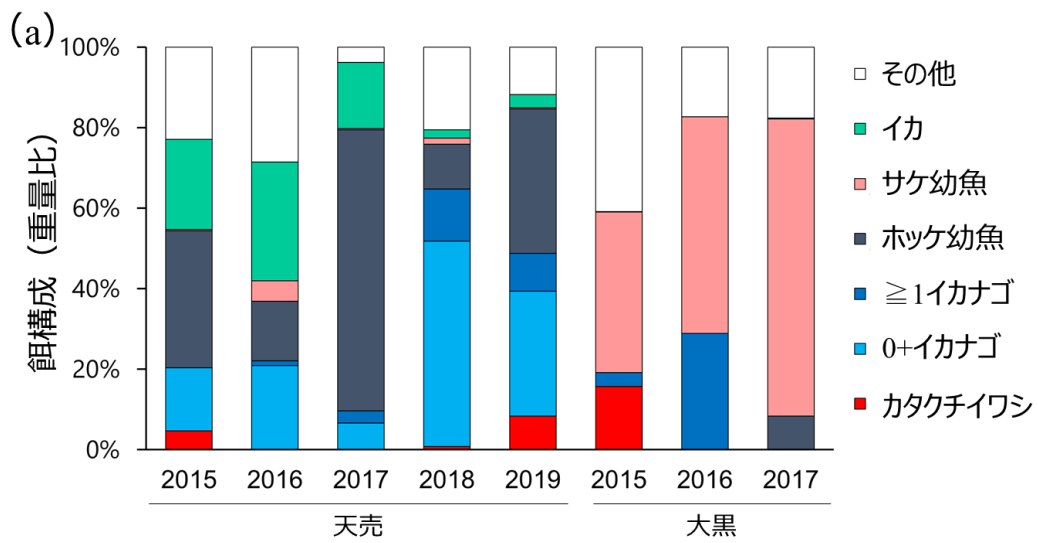
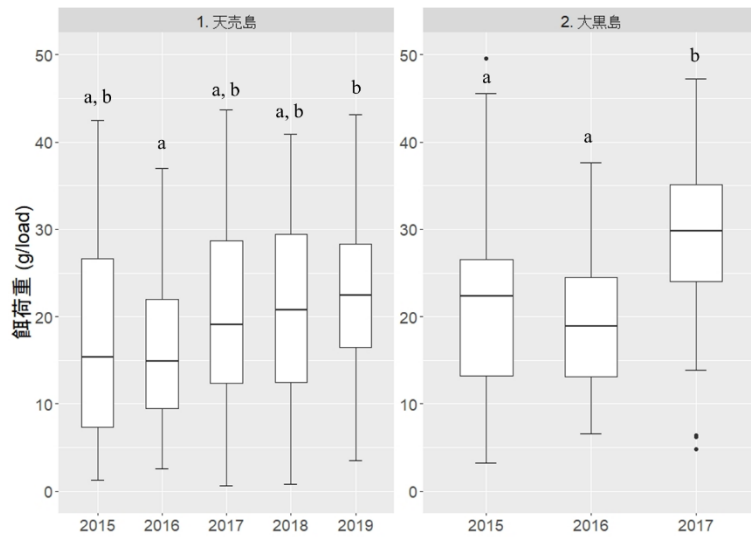


図 2-1. 繁殖地ごとの各年のウトウの餌構成。(a) 太平洋西部の繁殖地と (b) 太平洋東部の繁殖地の餌構成の重量比を示す。

(a)



(b)

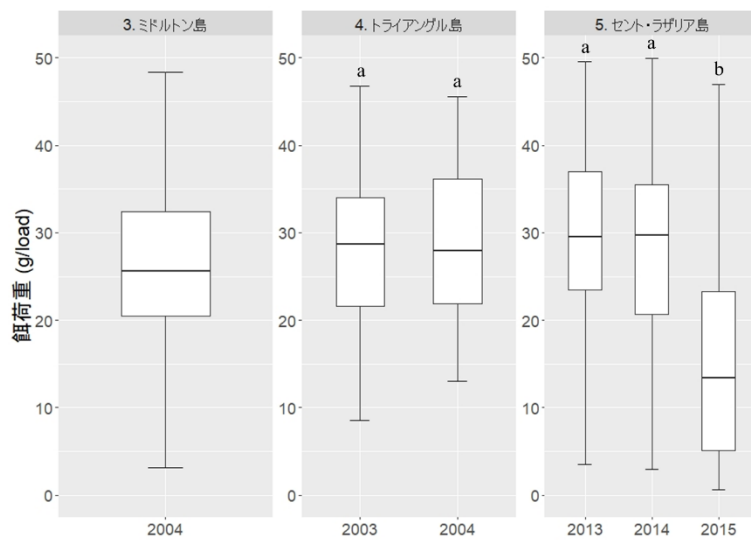
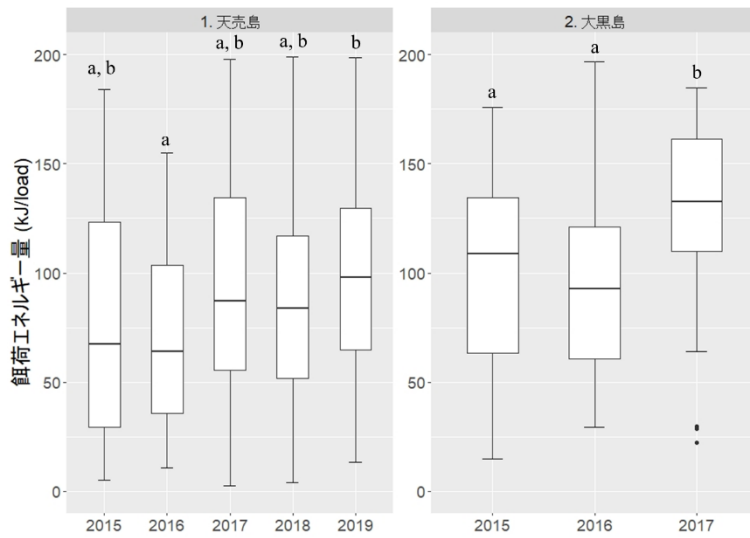


図 2-2. 繁殖地ごとの餌荷重の年変動のボックスプロット。(a) 太平洋西部の繁殖地と (b) 太平洋東部の繁殖地の餌荷重の年変動を示す。図中のアルファベットはシェッフェの多重比較検定の結果を示し、異なるアルファベットは統計的に有意な差があることを示す。

(a)



(b)

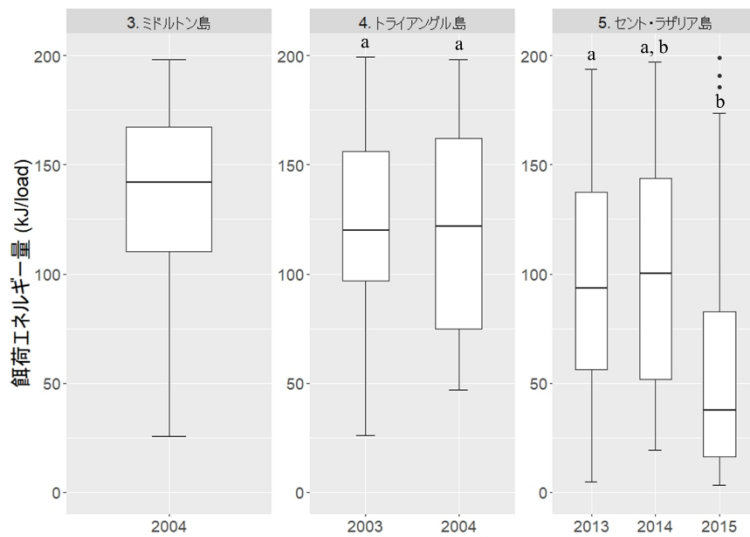
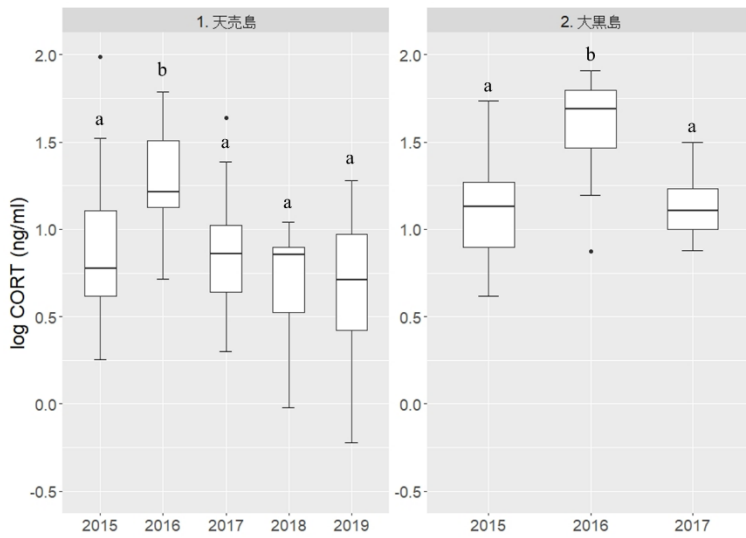


図 2-3. 繁殖地ごとの餌荷エネルギー量の年変動のボックスプロット。(a) 太平洋西部の繁殖地と (b) 太平洋東部の繁殖地の餌荷エネルギー量の年変動を示す。図中のアルファベットはシェッフェの多重比較検定の結果を示し、異なるアルファベットは統計的に有意な差があることを示す。

(a)



(b)

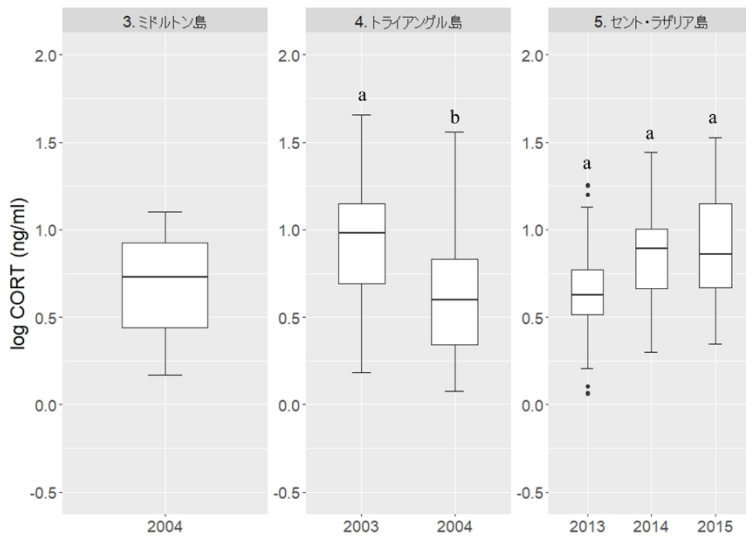


図 2-4. 繁殖地ごとの血中コルチコステロン (CORT) 濃度の年変動のボックスプロット。(a) 太平洋西部の繁殖地と (b) 太平洋東部の繁殖地の血中 CORT 濃度の年変動を示す。図中のアルファベットはシェッフェの多重比較検定の結果を示し、異なるアルファベットは統計的に有意な差があることを示す。

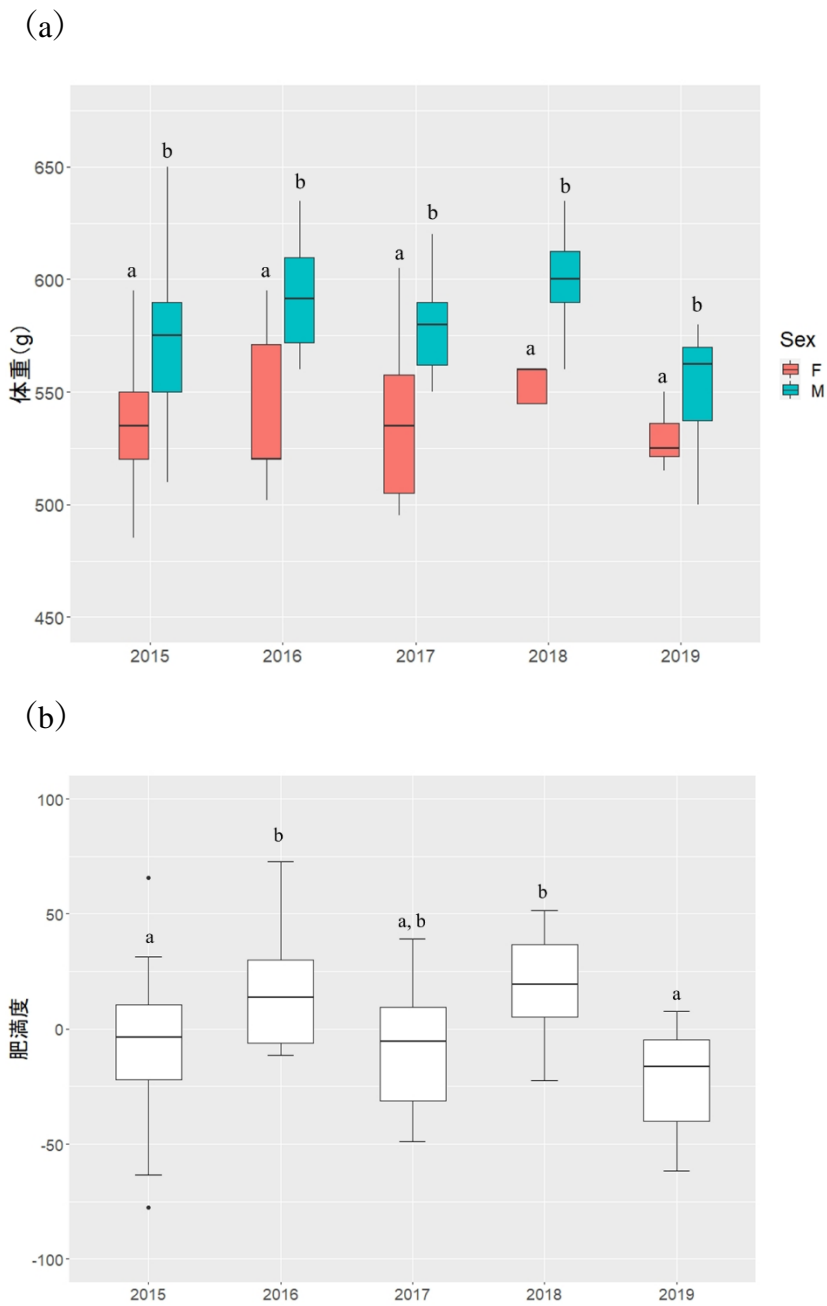


図 2-5. 天売島のウトウの (a) 体重および (b) 肥満度の年変動。図中のアルファベットはシェッフェの多重比較検定の結果を示し、異なるアルファベットは統計的に有意な差があることを示す。

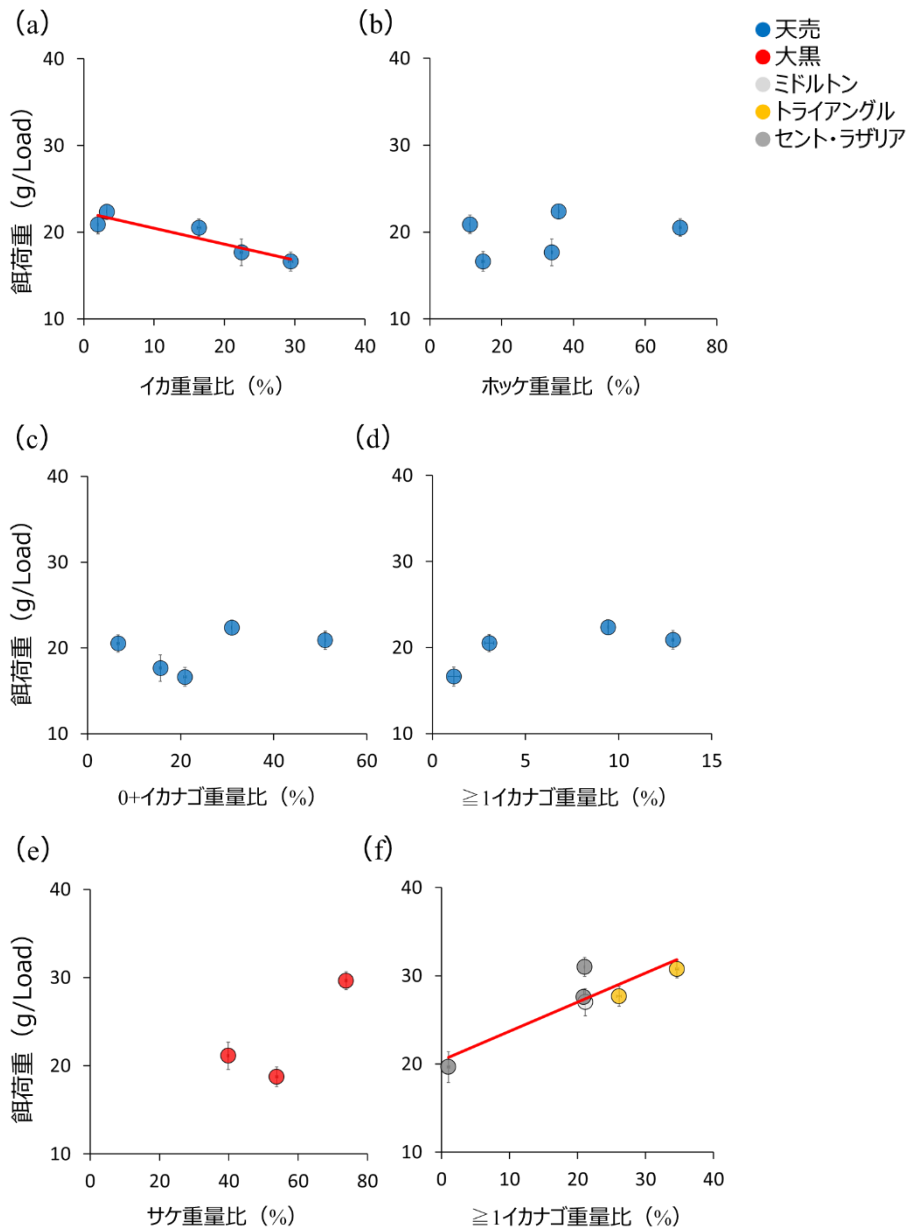


図 2-6. 各繁殖地の主要な餌種が餌荷に占める重量比と餌荷重との関係。(a) から (d) は天売島の、(e) は大黒島の、(f) は太平洋東部の繁殖地の結果を示す。図中の回帰直線については、2-2-5 を参照。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

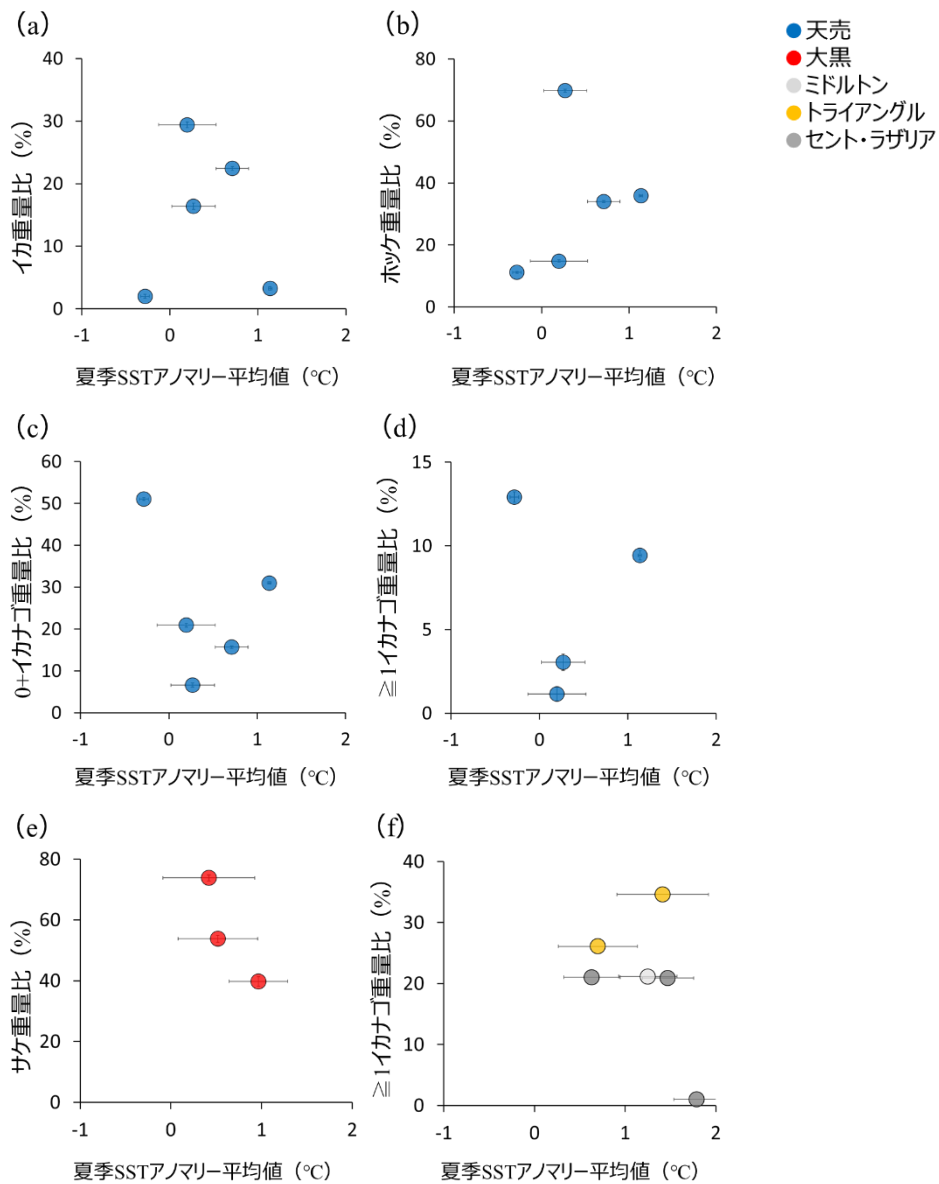


図 2-7. 夏季 SST アノマリー平均値と各繁殖地の主要な餌種が餌荷に占める重量比 (%) の関係。(a) から (d) は天売島の、(e) は大黒島の、(f) は太平洋東部の繁殖地の結果を示す。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

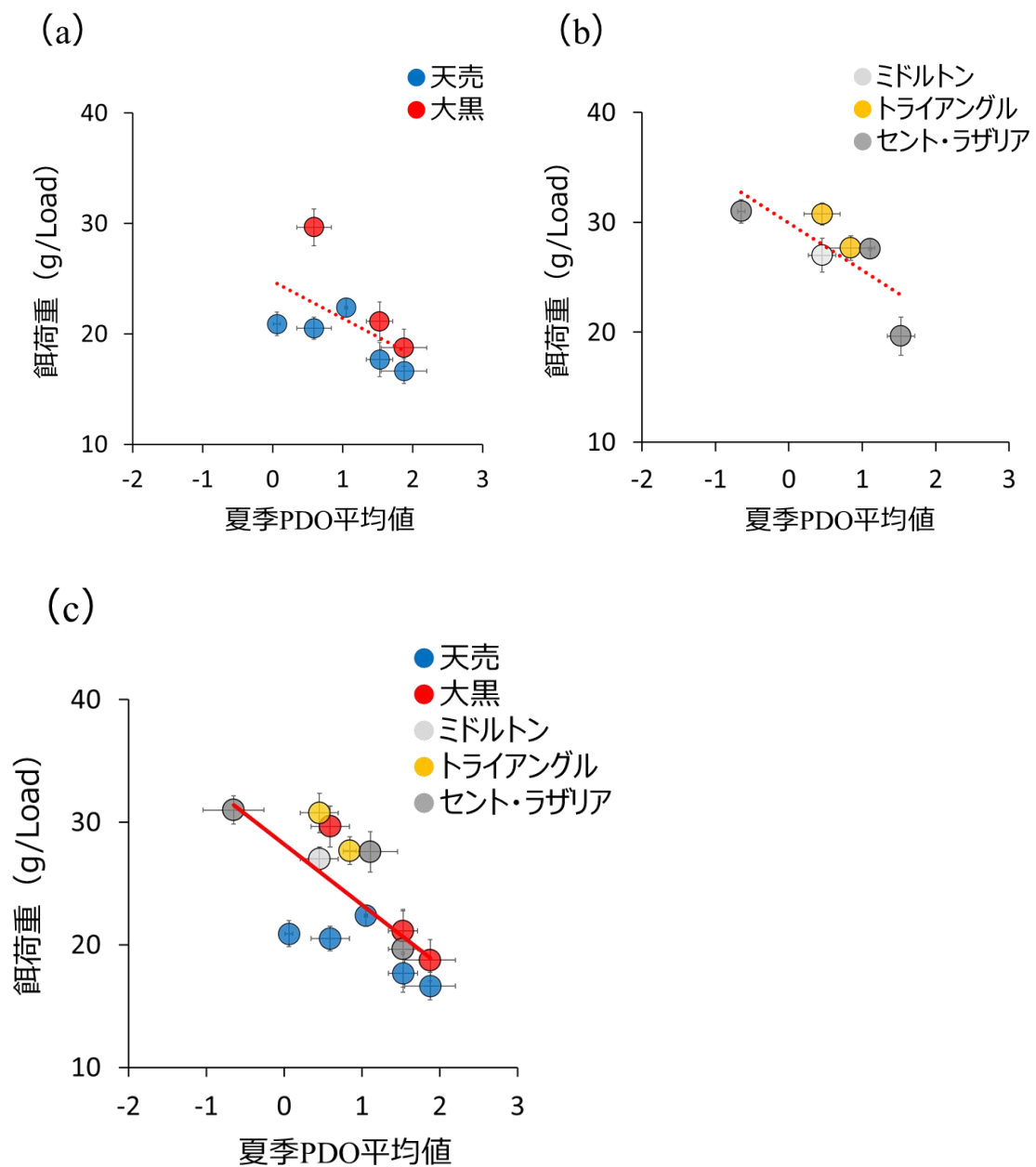


図 2-8. 夏季 PDO 平均値とウトウの餌荷重の関係。(a) 太平洋西部の繁殖地のみ、(b) 太平洋東部の繁殖地のみ、(c) 太平洋東西の繁殖地の結果を示す。図中の回帰直線については、2-2-5 を参照。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

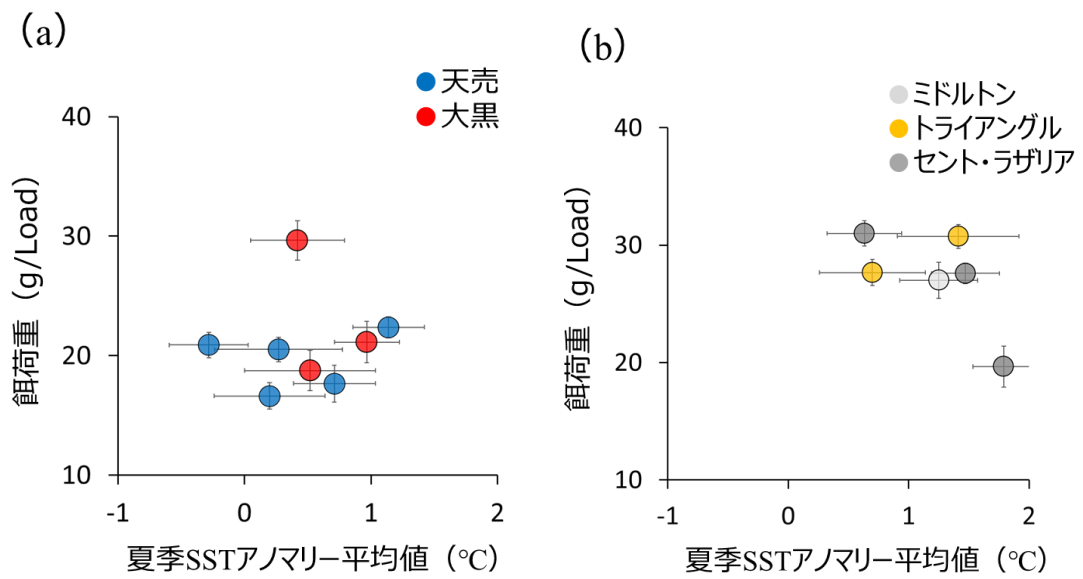


図 2-9. 夏季 SST アノマリー平均値とウトウの餌荷重の関係。(a) 太平洋西部の繁殖地のみ、(b) 太平洋東部の繁殖地のみの結果を示す。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

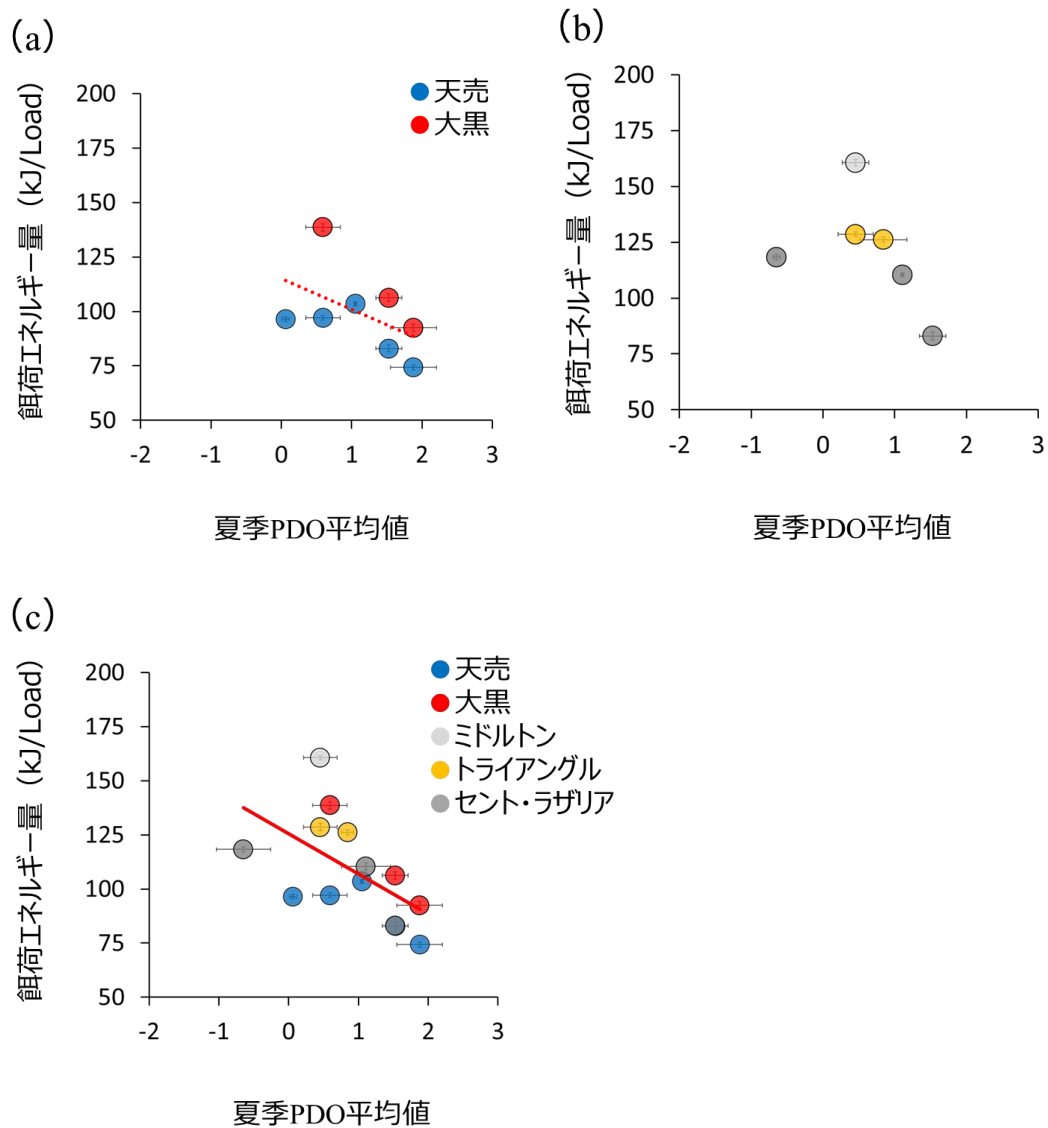


図 2-10. 夏季 PDO 平均値とウトウの餌荷エネルギー量の関係。(a) 太平洋西部の繁殖地のみ、(b) 太平洋東部の繁殖地のみ、(c) 太平洋東西の繁殖地の結果を示す。図中の回帰直線については、2-2-5を参照。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

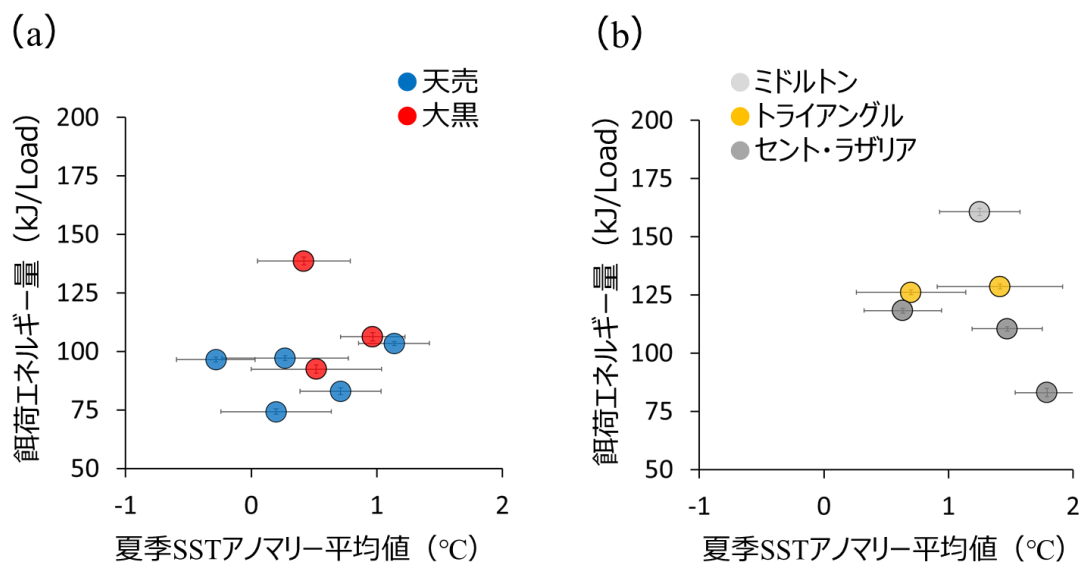


図 2-11. 夏季 SST アノマリー平均値とウトウの餌荷エネルギー量の関係。(a) 太平洋西部の繁殖地のみ、(b) 太平洋東部の繁殖地のみの結果を示す。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

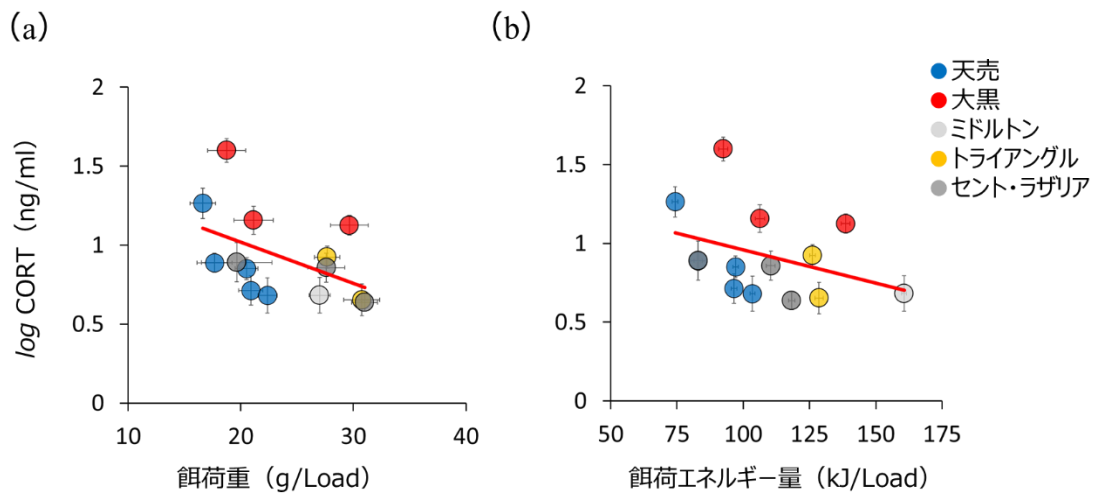


図 2-12. 餌とウトウ成鳥の血中コルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) 餌荷重と血中 CORT 濃度の関係、(b) 餌荷エネルギー量と血中 CORT 濃度の関係を示す。図中の回帰直線については、2-2-5 を参照。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

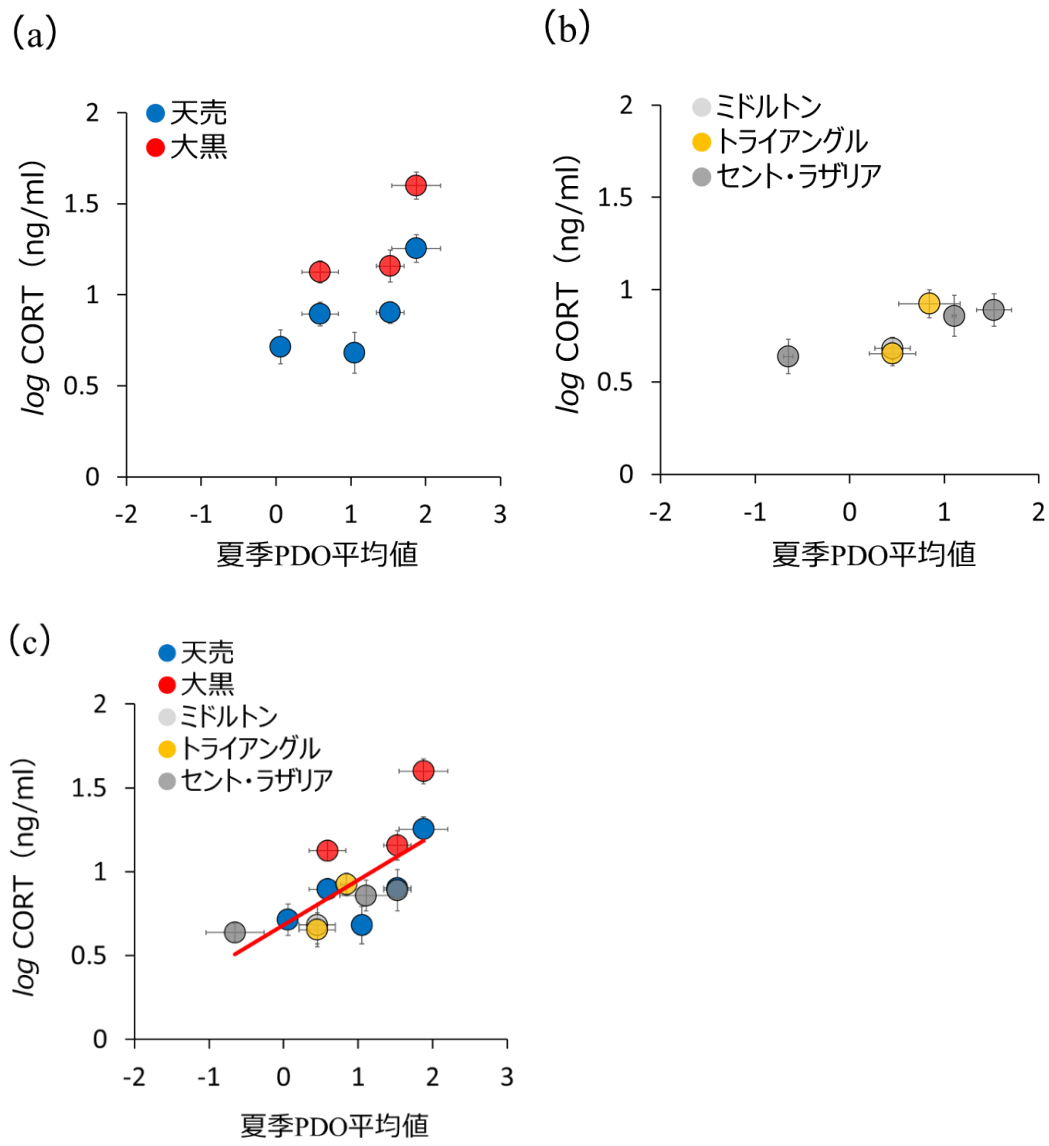


図 2-13. 夏季 PDO 平均値とウトウ成鳥の血中コルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) 太平洋西部の繁殖地のみ、(b) 太平洋東部の繁殖地のみ、(c) 太平洋東西の繁殖地の結果を示す。図中の回帰直線については、2-2-5 を参照。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

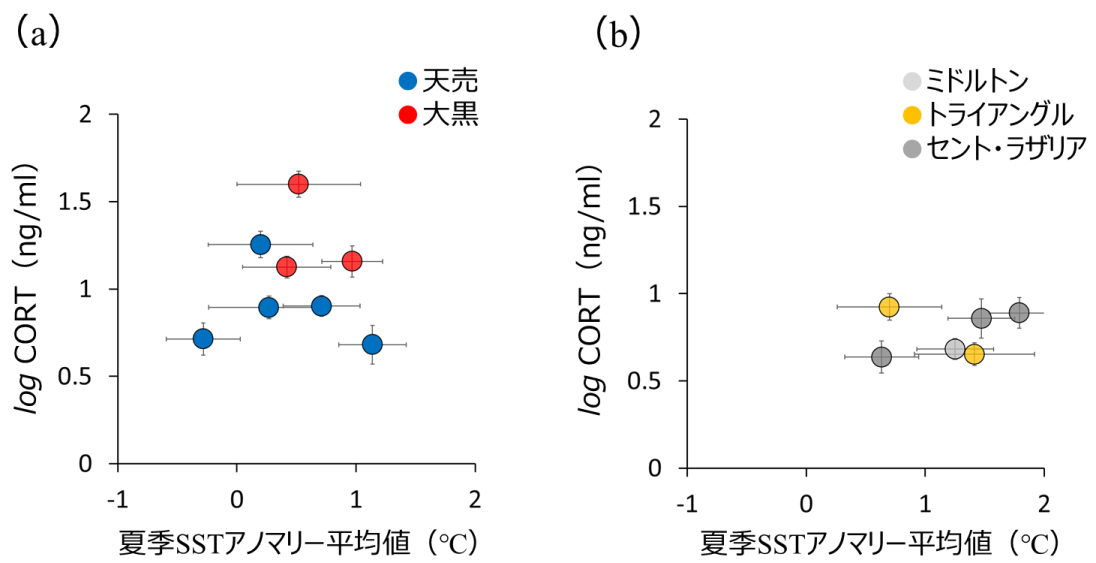


図 2-14. 夏季 SST アノマリー平均値とウトウ成鳥の血中コルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) 太平洋西部の繁殖地のみ、(b) 太平洋東部の繁殖地のみの結果を示す。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

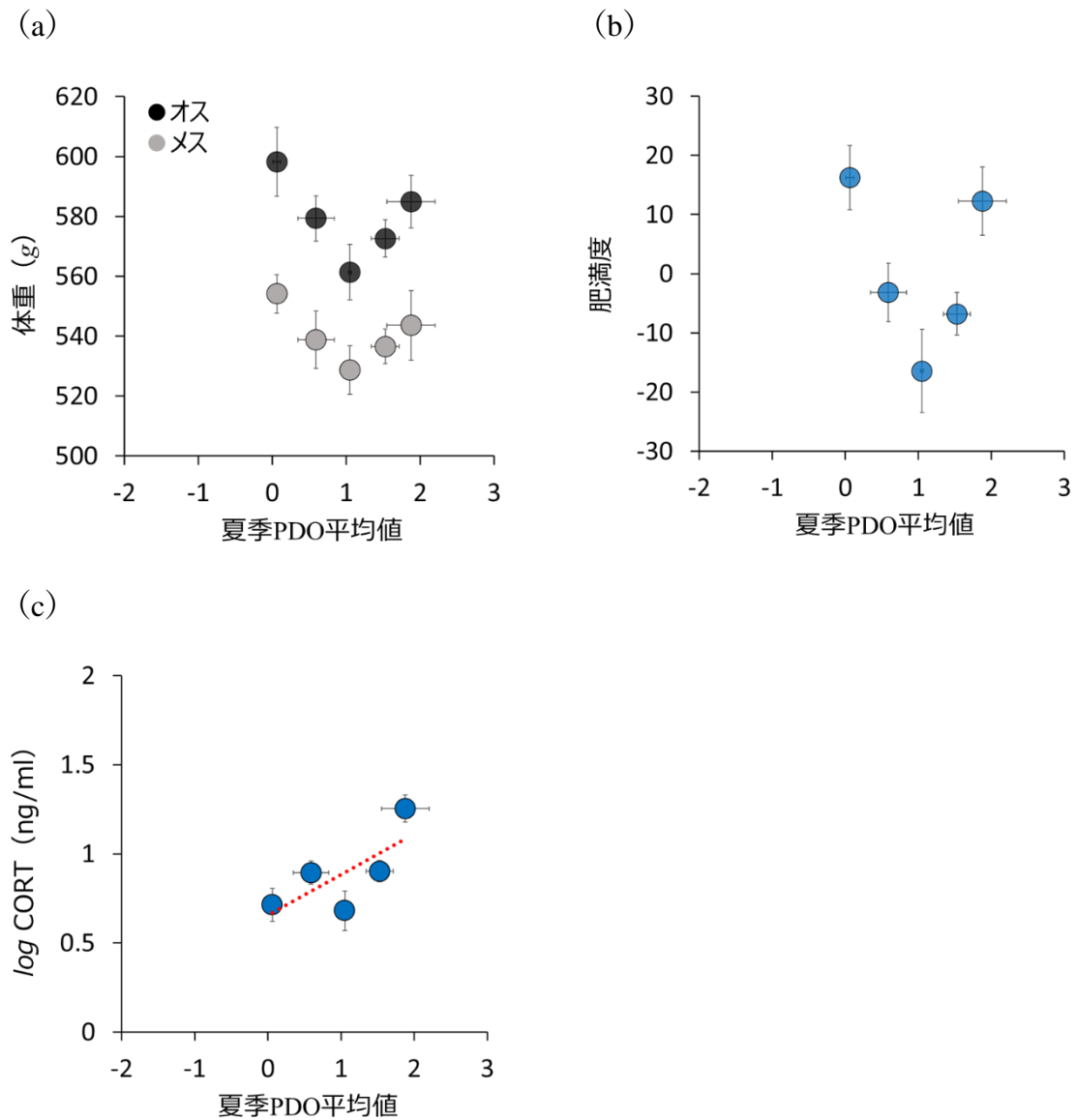


図 2-15. 夏季 PDO 平均値と天売島のウトウ成鳥の体重、肥満度、血中コルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) PDO と体重の関係、(b) PDO と肥満度の関係、(c) PDO と CORT 濃度の関係を示す。図中の回帰直線については、2-2-5 を参照。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

第 3 章 非繁殖期のウトウの行動と生理的ストレス状態の季節的变化

3-1. 背景と目的

海鳥は、繁殖期を除いてそのほとんどの時間を海上で過ごす。非繁殖期に渡りを行う海鳥では、移動による利用海域の変化に伴って様々な海洋環境・採餌環境を経験すると考えられ、それに応じて生理的ストレス状態も季節的に変動すると予想される (Kouwenberg et al. 2016)。そのため、海洋環境変動が海鳥の生理生態に与える影響を明らかにするためには、繁殖期だけでなく、非繁殖期の行動や生理的ストレス状態の季節的变化とその変動について理解することが不可欠である。

非繁殖期の海鳥の行動は、近年の行動記録計の小型化および記録時間の長期化によって徐々に明らかになっている。特に、海鳥にジオロケータを装着することで、個体の滞在位置の推定が可能となり、繁殖地を離れた後の移動軌跡に関する知見が増えている (Fayet et al. 2017, Hipfner et al. 2020)。それによって、非繁殖期の海鳥は繁殖期と異なり、広い海域を利用していることが明らかになってきた。しかし渡り期間中の海鳥の行動（例えば潜水行動）については知見が少ない（例えば Gutowsky et al. 2014, Dunn et al. 2020）。さらに、渡りを行う海鳥では、移動に伴う海洋環境の季節的变化が海鳥の食性や生理的ストレス状態に影響する可能性が考えられる。非繁殖期は繁殖期と違って個体を観察したり捕獲したりすることは難しいため、先行研究では、非繁殖期に生え変わる羽を採取・分析することによって、換羽時期の海鳥の食性や生理的ストレス状態

を推定してきた (Becker et al. 2007, Fairhurst et al. 2013)。しかしながら、換羽時期が異なる羽同士での生理的ストレス状態の値の比較が可能であるとされたのは 2019 年であるため (Will et al. 2019)、これまでに季節間での生理的ストレス状態の違いを報告した研究は存在しない。非繁殖期の海鳥の移動経路と羽のコルチコステロン (CORT) 濃度の分析結果を組み合わせることにより、非繁殖期中で生理的ストレス状態が高くなる時期や海域を特定することができると考えられる。

ウトウは、繁殖期 (5-7 月ごろ) を終わると非繁殖期に入り、換羽や渡りを行うことが知られている。換羽については、博物館標本を使用してウトウ成鳥の換羽状況を調べた先行研究があり、繁殖期終了後の 8-10 月に風切羽が、繁殖期に入る前の 1-3 月に胸羽が換羽していることが報告されている (Pyle 2009)。渡り行動については、太平洋東西の繁殖地でジオロケータによる渡り経路の推定が行われている (Takahashi et al. 2015, Hipfner et al. 2020)。特に、天売島で繁殖するウトウの渡り経路は特徴的であり、一度繁殖地から北上して秋をオホーツク海周辺で過ごした後、朝鮮半島付近まで南下する (Takahashi et al. 2015)。ウトウが一度北上する理由としては、オホーツク海周辺では春だけでなく秋にも植物プランクトンの大量発生が生じ、生物生産が上昇することでウトウが利用する浮魚類の利用可能性が高まるためであると考えられている (Takahashi et al. 2015)。一方で、ウトウは秋に風切羽の換羽を行うが、ウミスズメ類では風切羽の換羽によって飛翔能力が低下することが知られており (Bridge 2004)、採餌場所を柔軟に変更することも難しくなると考えられる。つまり、秋には、ウトウの生理的ストレスが上昇する可能性と低下する可能性

の両方が考えられる。しかし、太平洋西部で繁殖するウトウの非繁殖期の CORT 濃度を調査した研究はないため、渡りによる利用海域の変化がウトウの生理的ストレス状態にどのような影響を与えているかは不明である。

そこで本研究は、以下の 3 つの手法により、非繁殖期のウトウの飛翔および潜水行動と、食性および生理的ストレス状態の調査を行った。まず 1 つ目に、行動調査のためにウトウ成鳥に 2 種類のジオロケータを装着した。本研究では、Takahashi et al. (2015) で使用されたものと同様の照度および着水データを記録するジオロケータ (Mk ジオロケータ) に加えて、深度も記録できるジオロケータ (LAT ジオロケータ) を用いた。Mk ジオロケータは天売島および大黒島の繁殖地において、複数年のウトウの移動パターンを比較するために用いた。LAT ジオロケータは天売島の繁殖地において、非繁殖期中のウトウの飛翔・潜水行動の時間配分を推定するために用いた。2 つ目に、繁殖地において成鳥から採取した羽の炭素・窒素安定同位体比測定を行った。鳥類は定期的な換羽により体の各部位の羽が生え変わる。羽の炭素・窒素安定同位体比測定はこれまでに多数の海鳥種で行われており、換羽期における海鳥の栄養段階を推定することができる (Becker et al. 2007)。3 つ目に、羽の CORT 濃度測定を行った。血中の CORT は、換羽時に羽が伸長する際に羽に蓄積される (Jenni-Eiermann et al. 2015)。つまり、羽に蓄積された CORT は、換羽時の血中のベースライン (慢性的な刺激に反応して分泌される) およびストレス誘発 CORT 濃度 (急性な刺激に反応して分泌される) を反映していると考えられる (Fairhurst et al. 2013)。ウトウの場合、風切羽が秋 (8-9 月) に、胸羽が冬 (1-2 月) に換羽すると推定されており (Pyle 2009)、風切羽先端 25 mm に蓄積された CORT 濃度

は生え始めから約 10 日の血中 CORT 濃度を (Will et al. 2015)、胸羽全長に蓄積された CORT 濃度は生え始めから生え揃うまでの約 25 日間の血中 CORT 濃度を (Will et al. 2014)、それぞれ反映していると考えられている。つまり、ウトウの羽を採取・分析することで、その羽が伸長した時期の食性と生理的ストレス状態の両方の情報を得ることが可能である。

本章では、繁殖期のウトウの利用海域および行動の季節的变化を調査すると同時に、異なる時期に生え変わる 2 種類の羽の安定同位体比分析および CORT 濃度測定を行うことで、非繁殖期のウトウ成鳥の生理的ストレス状態の季節的变化とその要因を明らかにすることを試みた。

3-2. 方法

3-2-1. 野外調査

本研究は、北太平洋西部にある 2 つの繁殖地で繁殖しているウトウ成鳥を対象に行った。対象とした調査地は、北海道西部の日本海沿岸に位置する天売島 (44°25'N, 141°18'E) と北海道東部の太平洋沿岸に位置する大黒島 (42°57'N, 144°52'E) の 2 か所である。調査は、天売島で 2014 年から 2019 年の 5-7 月に、大黒島で 2014 年から 2017 年の 5 月に行った (表 3-1)。天売島では育雛期に、大黒島では抱卵後期から育雛初期にかけて調査を行い、対象となるウトウ成鳥を巣穴内もしくは巣穴周辺で捕獲した。

ウトウを捕獲後、左翼の風切羽 (P1) の先端 5cm を切り取り、胸羽 5 枚を根元から抜き取った (2014 年を除く)。これらの羽は、前年の秋 (8-9 月: 風切羽換羽) および調査年の冬 (1-2 月: 胸羽換羽) に分泌された CORT を蓄積し

ていると考えられる。採取した羽はジッパー付きポリ袋に入れ、分析に使用するまで冷蔵もしくは冷凍保存した。合計 223 個体から 2 種類の羽サンプルを採取した（表 3-1）。その後、ウトウの右足に足環でジオロケータ（MK3006, Biotrack Ltd, UK）を装着した（n=185 羽、2019 年を除く）。Mk ジオロケータは、照度変化を 1 分ごとに測定して 10 分ごとに 0-64 の値で記録し、それと同時に 3 秒ごとに着水の有無を測定して 10 分ごとに集計した値を記録する。さらに着水が 20 分間継続すると、温度が 20 分ごとに記録される仕様となっている。2015 年には、Mk ジオロケータに加えて、天売島で深度計付きジオロケータ（LAT2500, Lotek Wireless, Canada）を 5 羽に装着した。LAT ジオロケータは、ロガー内蔵のアルゴリズムによって照度変化から推定された日の出時刻および日の入り時刻を一日ごとに記録すると同時に、2 分ごとに深度と着水の有無、60 分ごとに温度を記録するよう設定した。ジオロケータを装着した個体は、翌年以降の繁殖期に再捕獲して、足環ごとジオロケータを回収した。天売島では、MK ジオロケータの全装着数 136 個体に対して回収できたものが 76 個体、そのうちジオロケータ装着時から回収時までのすべてのデータが記録できていたものが 56 個体あった（表 3-1）。大黒島では、MK ジオロケータの全装着数 49 個体に対して回収できたものが 22 個体、そのうちジオロケータ装着時から回収時までのすべてのデータが記録できていたものが 13 個体あった（表 3-1）。LAT ジオロケータは、装着した 5 個体のうち翌年（2016 年）に 1 個体から、2017 年以降に 2 個体から記録計を回収し、合計 3 個体からデータを取得した（表 3-2）。そのうち 1 個体（個体 A）に関しては記録が途中で止まっており、装着日から 2015 年 10 月 12 日までのデータが得られた。

3-2-2. ジオロケータ解析

回収した記録計からデータをダウンロードした。まず着水データを確認し、夜中 0 時を含む 5 時間以上連続した非着水日を繁殖地に滞在していたとみなして、繁殖地からの出発日および到着日を決定した (Takahashi et al. 2015)。Mk ジオロケータについては、照度データから日ごとの日の出時刻および日の入り時刻を決定し、大まかな緯度経度を推定した。その後、ジオロケータに記録された水温データを衛星から取得した海面水温のデータ (Aqua MODIS、Sea Surface Temperature、4 μ nighttime、8 day composite、9km) と照らし合わせて、日毎の緯度を補正した。最終的な位置情報は、Thiebot & Pinaud (2010) に基づいて R (ver. 2.9.0) で推定した。移動経路の推定は 1000 回実行し、その中で最も確からしい経路を決定した。LAT ジオロケータについては、記録された日の出時刻および日の入り時刻をもとに、R パッケージ ProbGLS (Merkel et al. 2016) で日毎の位置情報を推定した。

LAT ジオロケータに記録された深度データに基づいて、日毎の総潜水時間 (1m 以下の深度記録時間の一日の総和) および、日毎の平均および最大潜水深度を算出した。LAT ジオロケータは深度の記録間隔が 2 分と長いため、深度変化を時系列で示したときに、1m 以上の深度記録の中で下に凸の変曲点が見られた深度を潜水深度とみなして、日毎の平均および最大深度を算出した。この手法による潜水深度のバイアスを検討するため、育雛期間中に過去に得られた 1 秒ごとのウトウの深度記録 (合計 19 日分) を 2 分ごとにリサンプルして、1 秒ごとのデータから得られた一日の平均潜水深度および最大深度と比較した。両者の間には高い相関関係があり (いずれも $R^2=0.75$)、2 分ごとの深度記録で

も一日の平均潜水深度・最大深度の季節変化を明らかにできると考えられた（詳細は Shimabukuro & Takahashi 2020）。また、日の出から日の入までの間に着水データに記録された“dry”をウトウの飛翔行動によるものとみなし、“dry”に分類された時間を合計することで日毎の飛翔時間を算出した。着水データを日中に限った理由として、ウトウは主に日中に飛翔を行うことが知られており（Kato et al. 2003）、また夜間にはレッグタッキング（鳥が脚を曲げて羽毛内に収めている状態）によって“dry”と記録されてしまう可能性があるためである（Elliott & Gaston 2014）。LAT ジオロケータを装着したいずれの個体でも一日の飛翔時間が急減する時期が観察されたため、一日の飛翔時間が 1 時間を下回る期間を「換羽期」とみなした。加えて、ジオロケータ装着 3 日後から繁殖地を出発するまでを「繁殖期」、換羽期終了後の 2 週間を「換羽後」、繁殖地に戻るために北上を開始する前の 4 週間を「越冬期」とみなし、換羽期の潜水行動をそのほかの期間と比較した。

Mk ジオロケータに記録された温度データから、ウトウが経験した水温の季節的な変化を推定した。Mk ジオロケータでは、20 分間着水が連続した時のみ温度が記録されるため、記録された温度データから、秋（8-9 月）および冬（1-2 月）のウトウの経験水温の平均値を個体ごとに算出した。

3-2-3. 安定同位体比分析実験

羽は常温に戻した後、表面の汚れを落とすために 1%水酸化ナトリウム水溶液と蒸留水で洗浄した。その後、羽をガラスシャーレに移し、60°Cに設定した乾熱乾燥機にて一晩乾燥させた。乾燥後、風切羽は数ミリ程度の長さに刻んで

クラッシャーとともにエッペンチューブに入れ、液体窒素で凍結させてから凍結粉砕機で粉砕した。胸羽は切らずに密閉型の粉砕容器に入れ、液体窒素で凍結させてから凍結粉砕機で粉砕した。分析試料を 0.5 (± 0.05) mg 秤量して錫カプセルに包み、質量分析計で窒素 ($\delta^{15}\text{N}$) および炭素 ($\delta^{13}\text{C}$) の安定同位体比を分析した。標準物質には L-アラニンを用いた。分析試料に含まれる脂質が結果に影響していないことを確かめるため、測定値の C/N 比を計算してその結果が 4 以上になることを確認した。一つの分析試料について 2 つの測定値の平均値を算出し、最終的な分析結果とした。1 つ目の測定値と 2 つ目の測定値の誤差が互いに 10%以内になるように、必要に応じて複数回分析を行った。本測定における分析間誤差と分析内誤差はそれぞれ、 $\delta^{15}\text{N}$ で 0.22‰と 0.28‰、 $\delta^{13}\text{C}$ で 0.07‰と 0.11‰であった。以上の実験作業は、名城大学農学部環境動物学研究室にて行った。

3-2-4. 羽のコルチコステロン測定実験

羽は蒸留水で汚れをすすぎ落とし、一晩乾燥させた。風切羽は先端から 25 mm の部分をメスで切り取って分析試料とし、胸羽は 2 枚を分析に使用した。チューブにそれぞれの羽サンプルと 4 ml のメタノールを入れ、50°Cの超音波洗浄機で 1 時間振とうさせたのち、50°Cで一晩湯煎して羽サンプルからホルモン抽出を行った。ホルモン抽出時の抽出効率を測るために、放射性物質の一つであるトリチウムで標識した CORT (2000 cpm) を抽出液に 20 μl ずつ加えた。各サンプルにおける標識ホルモンの抽出効率は、最終的なホルモン濃度の補正計算に用いられた (平均抽出効率 93.0%)。その後、抽出液は吸引ろ過して不純物を

取り除き、溶媒を蒸発させた。チューブ内に残った CORT はゼラチン・リン酸緩衝液に溶解したのち、抗体 (Esoterix B3-163) および放射性物質で標識した CORT を添加し、放射免疫測定法を用いてサンプルに含まれる CORT 濃度を測定した。抗体と結合したホルモンと非結合ホルモンの分離にはデキストランコーティングされた活性炭を用いた。本実験における分析内および分析間の分析誤差は、それぞれ 1.4 %と 2.3%であった。以上の実験作業は、アラスカ大学野生生物学部北極生物学研究所にて行った。

羽の CORT 濃度は、羽の重量単位 (ng/g) で表すことにより、体の異なる部位から採取されたタイプの異なる羽同士で CORT 濃度の比較が可能であることも報告されている (Will et al. 2019)。ウトウでは、風切羽が秋に、胸羽が冬に換羽するため (Pyle 2009)、風切羽と胸羽の CORT 濃度を比較することで、秋と冬のウトウの生理的ストレス状態を比較できる。

3-2-5. 統計解析

LAT ジオロケータから得られた一日の総潜水時間、平均潜水深度、最大潜水深度について、換羽期とそれ以外の 3 期間 (繁殖期、換羽後、越冬期) の差を、R パッケージ lme4 の lmer 関数を用いて一般化線形混合モデルで評価した。個体 ID はランダム効果としてモデルに含めた。

ウトウの羽の安定同位体比および CORT 濃度の羽タイプ間での差および繁殖地間での差を R パッケージ lme4 の lmer 関数を用いて一般化線形混合モデルで評価した。羽タイプまたは繁殖地を固定効果、調査年をランダム効果としてモデルに含めた。

秋と冬のウトウの経験水温の差を R パッケージ lme4 の lmer 関数を用いて一般化線形混合モデルで評価した。経験水温は Mk ジオロケータに記録された温度データを用い、季節と繁殖地を固定効果、調査年をランダム効果としてモデルに含めた。

天売島のウトウの利用海域と安定同位体比、CORT 濃度の関係は、R パッケージ lme4 の lmer 関数を用いて一般化線形混合モデルで評価した。調査年および個体 ID はランダム効果としてモデルに含めた。R パッケージ multcomp の glht 関数を用いてそれぞれのモデルの有意性を検定した。R パッケージ MuMIn の r.squaredGLMM 関数を用いて、Marginal R^2 (R^2m) および conditional R^2 (R^2c) をそれぞれ算出した。 R^2m は固定効果のみから、 R^2c は固定効果およびランダム効果から推定された値である (Nakagawa & Schielzeth 2013)。

解析はすべて統計ソフトウェア R (ver. 4.1.0) で行い、有意水準は $p < 0.05$ とした。また結果の数値は平均値 \pm 標準偏差 (SD) として示した。

3-3. 結果

3-3-1. 非繁殖期のウトウの行動の季節的变化

渡り期間中の移動経路は天売島および大黒島のウトウで同様のパターンを示していた (図 3-1 および図 3-2)。まず、繁殖地を出発した後はオホーツク海まで北上し、8-10 月をサハリンの北部、東部、南部の海域で過ごしていた。その後、日本海まで南下し、12- 2 月を朝鮮半島沖、新潟県沖、もしくはその両方で過ごしていた。

飛翔行動については、LAT ジオロケータを装着したいずれの個体も、8 月中旬から 7 週間ほど一日の平均飛翔時間が減少し（表 3-2）、一日の総飛翔時間は 0.2 ± 0.02 h であった（図 3-3a）。

潜水行動には季節的な変化が見られた（図 3-3b-d および図 3-4）。非繁殖期間の平均最大潜水深度は 25.8 ± 8.5 m で、換羽期の一日の平均潜水深度は、繁殖期、換羽後、越冬期と比較して有意に浅かった（ $p < 0.05$ 、表 3-3 および図 3-4a）。また、換羽期の一日の平均潜水時間は、他の 3 つの期間と比較して有意に短かった（ $p < 0.05$ 、表 3-3 および図 3-4b）。潜水深度は特に越冬期（2 月）には深く、最大潜水深度は 81 m であった（図 3-3d）。非繁殖期の潜水開始時刻および終了時刻は、日の出時刻および日の入時刻と同調して変化しており、潜水行動は日中に限定されていた（図 3-5）。3 個体とも、一日の総潜水時間は日毎の平均潜水深度が深くなるにつれて直線的に増加したが（図 3-6）、換羽期の一日の総潜水時間は、平均潜水深度から推定される一日の総潜水時間よりも短かった（表 3-3）。越冬期のウトウの潜水時間は、換羽期と比べて 2 倍以上長かった（表 3-3 および図 3-4b）。

Mk ジオロケータを装着したウトウが経験した日毎の平均水温は秋（8-9 月、 $14.8 \pm 1.6^\circ\text{C}$ ）に比べて冬（1-2 月、 $11.8 \pm 1.7^\circ\text{C}$ ）で有意に低かった（ $p < 0.001$ 、図 3-7）。

3-3-2. 安定同位体比の季節的変化および繁殖地間の差

まず、羽タイプの違いによる窒素・炭素安定同位体比の差を検定した。風切羽（秋）よりも胸羽（冬）のほうが $\delta^{15}\text{N}$ の値は低く、かつ $\delta^{13}\text{C}$ の値は高いこ

とが示された（いずれも $p < 0.001$ 、図 3-8a、図 3-8b）。次に、繁殖地間の差を検定した。風切羽（秋）では、 $\delta^{15}\text{N}$ の値は大黒島個体よりも天売島個体のほうが有意に高く（ $p < 0.001$ 、図 3-8a）、 $\delta^{13}\text{C}$ の値には差がないことが示された（ $p < 0.943$ 、図 3-8b）。胸羽（冬）では、 $\delta^{15}\text{N}$ の値には繁殖地間で差はないものの（ $p < 0.98$ 、図 3-8a）、 $\delta^{13}\text{C}$ の値は天売島よりも大黒島のほうが有意に高かった（ $p < 0.001$ 、図 3-8b）。

3-3-3. コルチコステロン濃度の季節的変化および繁殖地間の差

まず、羽タイプの違いによる CORT 濃度の差を検定したところ、風切羽（秋）よりも胸羽（冬）のほうが高いことが示された（ $p < 0.001$ 、図 3-8c）。次に、繁殖地間の差を検定した。風切羽の CORT 濃度は大黒島個体よりも天売島個体のほうが有意に低かった（ $p < 0.001$ 、図 3-8c）。胸羽の CORT 濃度は天売島個体と大黒島個体の間で差がなかった（ $p < 0.53$ 、図 3-8c）。

3-3-4. 利用海域とコルチコステロン濃度の関係

MK ジオロケータのデータが多数得られた天売島の個体について、季節ごとの利用海域の個体差と CORT 濃度を比較した。ジオロケータから推定された移動経路によると、個体ごとの位置は、秋（8-9 月）は北海道北部からサハリン北部までの南北方向に、冬（1-2 月）は日本海東部から朝鮮半島周辺までの東西方向にばらついていた。そのため推定された位置情報をもとにして、秋の平均滞在緯度と冬の平均滞在経度を個体ごとに算出し、風切羽（秋）または胸羽（冬）の CORT 濃度との関係について解析を行った。秋の平均滞在緯度と風切

羽の CORT 濃度には、統計的に有意な関係はなかった（秋季平均滞在緯度の回帰係数 $=0.01 \pm 0.01$ 、 $R^2_m=0.017$ 、 $R^2_c=0.358$ 、 $p=0.381$ 、図 3-9a）。冬の平均滞在経度と胸羽の CORT 濃度にも、統計的に有意な関係はなかった（冬季平均滞在経度の回帰係数 $=-0.01 \pm 0.003$ 、 $R^2_m=0.052$ 、 $R^2_c=0.223$ 、 $p=0.116$ 、図 3-9b）。

3-4. 考察

3-4-1. 非繁殖期のウトウの分布および飛翔・潜水行動の季節的变化

ウトウ成鳥は、繁殖終了後（6月下旬から8月上旬）に繁殖地を離れ、渡り行動を行っていた。非繁殖期のウトウは、先行研究と同様の移動経路を辿っており（Takahashi et al. 2015）、秋にオホーツク海周辺の海域を、冬に朝鮮半島周辺の海域や新潟県沖海域を利用していた（図 3-1）。利用海域の年比較については 4 章で詳しく述べるが、秋に北上して冬に南下するという移動パターンは、調査年および繁殖地（天売島・大黒島）によらず共通していた。日本海で越冬した後、ウトウは 2月下旬から 3月上旬の間に繁殖地へ向かって北上を開始し、3月上旬から 4月下旬には繁殖地周辺海域に到着していた。

非繁殖期の飛翔行動および潜水行動は、季節的に変化した（図 3-3）。まず秋の換羽期には、飛翔時間が 7 週間ほど顕著に減少する期間が見られた。この期間は、Pyle（2009）によって標本から推定されたウトウの風切羽の換羽期（8-9 月）とおおむね一致しており、風切羽の換羽はウトウの飛翔行動を制限していることが示唆された。風切羽の換羽期のウトウは、他の期間と比べて、一日あたりの平均潜水深度が浅く、一日あたりの総潜水時間も短かった。この

換羽期の潜水行動の変化は、換羽中に翼面積が減少することによるものではないかと考えられる。飼育下で観察されたウミガラスおよびエトピリカでは、換羽中の遊泳においては羽ばたき回数が通常より高く、これは風切羽の換羽による推進力の減少を補うためだと考えられている (Bridge 2004)。また、本研究で示された換羽期のウトウの平均潜水深度は他の期間と比較して浅かったため、風切羽の換羽が潜水時の鉛直方向の移動の制限要因になっている可能性を示している。換羽期のウミスズメ科の海鳥の採餌行動は、換羽によって制限された採餌範囲内の餌生物の分布量によって影響を受けることが示唆された。

次に、越冬期のウトウは、一日あたりの平均潜水深度が深く、また総潜水時間も長かった (図 3-4)。本研究で示された越冬期の最大潜水深度は 81m で、先行研究で報告されていた繁殖期の潜水深度よりも深かった (繁殖期の最大潜水深度 : 57m (Kuroki et al. 2003)、52m (Cunningham et al. 2018))。この深い潜水深度は、冬の間餌生物の分布の分布深度変化、もしくは冬の日照時間 (つまりウトウの潜水可能時間) の減少に対するウトウの採餌努力量の増加を示している可能性がある (Burke & Montevicchi 2018)。しかし、今回の研究結果では、一年の中でもっとも日照時間が短くなる冬至前後のウトウの潜水深度は越冬期と比べて比較的浅かったため、潜水深度が深くなった要因として後者の説は考えにくい。また、一日の平均潜水深度と総潜水時間に直線的な正の関係が観察されているが (図 3-6)、越冬期に限っては、その回帰式と越冬期の平均潜水深度から求めた総潜水時間の推定値よりも、実際の総潜水時間のほうが長かった (表 3-3)。このことは、越冬期のウトウが潜水努力を顕著に増加させていたことを示唆する。

また、越冬期の潜水努力量の増加は、体温調節のためのエネルギー要求量の増加を反映している可能性もある。先行研究では、水温が 10°C と 15°C の場合にはウトウの安静時代謝率に有意な差はないものの、10°C から 5°C に下がると有意に上昇することが知られている (Umeyama et al. 2021)。本研究で得られたウトウの経験水温の値はオホーツク海周辺の海域に滞在していた秋 ($14.8 \pm 1.6^\circ\text{C}$) よりも、朝鮮半島沖に滞在していた冬 ($11.7 \pm 1.7^\circ\text{C}$) のほうが有意に低かったものの (図 3-7)、代謝率が上昇すると考えられる水温 (5-10°C) よりは高かった。もしウトウが冬に南下せずオホーツク海に留まっていた場合、オホーツク海では 11 月ごろから徐々に海氷が張り出すためウトウの経験水温は 0°C 近くまで低下し、安静時代謝率が上昇すると予想される。つまり、ウトウは冬に比較的温暖な海域に移動することで、体温調節にかかるコスト増加を回避していた可能性を示している。

3-4-2. 安定同位体比とコルチコステロン濃度の季節的变化

安定同位体比と CORT 濃度の季節的变化について解析を行ったところ、 $\delta^{15}\text{N}$ は風切羽 (秋) で有意に高く、CORT 濃度は胸羽 (冬) で有意に高いことが示された (図 3-8a および図 3-8c)。一般に、 $\delta^{15}\text{N}$ は栄養段階を示すことから、海鳥の羽の安定同位体比測定は換羽期における個体の食性を把握する目的で行われる (Hobson et al. 1994, Becker et al. 2007)。コシジロウミツバメ *Oceanodroma leucorhoa* では、 $\delta^{15}\text{N}$ の増加に伴って羽の CORT 濃度が減少することが示されており、 $\delta^{15}\text{N}$ で表される栄養段階の高さが海鳥にとっての餌の質に関係していると示唆されている (Fairhurst et al. 2015)。一方で、 $\delta^{15}\text{N}$ は

対象個体の捕食量の低下による影響も受けやすい。飢餓状態もしくは栄養不足に陥った個体では体組織のタンパク質分解および代謝による再利用が行われ、食物よりも値の高い、体組織由来の $\delta^{15}\text{N}$ が再度体内に取り込まれることによって $\delta^{15}\text{N}$ が増加することが報告されている (Hobson et al. 1993)。本研究では、 $\delta^{15}\text{N}$ が高かった風切羽の CORT 濃度は胸羽と比べて低かったため、秋に $\delta^{15}\text{N}$ が高いことはウトウの餌獲得量の低下による影響ではなく、冬に比べてウトウの餌の質が高かったことを反映している可能性がある。先行研究では、天売島のウトウが秋にオホーツク海周辺に移動する理由としてオホーツク海周辺で秋に生じる植物プランクトンの大量発生にともなう高い生物生産を利用するためと考えられている (Takahashi et al. 2015)。本研究の結果は、オホーツク海の利用がウトウの生理的ストレス状態の低下にも影響している可能性を示唆する。一方で、冬は秋に比べて $\delta^{15}\text{N}$ が低く CORT 濃度が高かったことから、秋と比べると栄養段階の低い餌生物を捕食し、ウトウの生理的ストレス状態が高くなったと考えられる。LAT ジオロケータの結果からも、ウトウは冬に一日の総潜水時間を増加させていたことが明らかになっており、冬のウトウは餌の利用可能性の低下によって生理的ストレス状態が高くなったために採餌努力量を増やしていた、もしくは、多くの餌を獲得するために採餌努力量が増えることで生理的ストレス状態が高くなっていた可能性がある。

$\delta^{13}\text{C}$ は、風切羽 (秋) よりも胸羽 (冬) のほうが有意に高いことが示された (図 3-8b)。一般に、 $\delta^{13}\text{C}$ は、値が高いほど沿岸起源の餌を、低いほど沖合起源の餌を採食していたことを示しているとされる (Hobson et al. 1994)。また、海洋物理・生化学モデルによる $\delta^{13}\text{C}$ の全球推定では、日本海南部の δ

^{13}C の値はおおよそ-20‰、オホーツク海周辺の $\delta^{13}\text{C}$ の値はおおよそ-26‰であり、日本海南部のほうが比較的 $\delta^{13}\text{C}$ の値が高くなると予測されている (Magozzi et al. 2017)。このモデルによる予測値と実際のウトウの羽の分析値は異なるものの、オホーツク海周辺に滞在している秋（風切羽）のほうが朝鮮半島沖に滞在している冬（胸羽）よりも $\delta^{13}\text{C}$ が低いという結果は類似しており、季節間のウトウの $\delta^{13}\text{C}$ の違いは、秋と冬の利用海域の違いによる $\delta^{13}\text{C}$ 値のベースラインの地理的変異を反映している可能性がある。

3-4-3. 安定同位体比とコルチコステロン濃度の繁殖地間の差

安定同位体比と CORT 濃度の繁殖地間の違いについて解析を行ったところ、風切羽（秋）の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度には繁殖地間で差が見られたことから（図 3-8a および図 3-8c）、天売島個体と大黒島個体はそれぞれ異なる餌種を捕食していた可能性が示唆された。それぞれの繁殖地の個体が非繁殖期に利用していた海域とその重なり度合いの年変動については 4 章で詳しく述べるが、実際に、利用海域の重なり度合いが最も小さい 2014 年と最も大きい 2016 年の $\delta^{15}\text{N}$ を比較すると、2014 年よりも 2016 年のほうが繁殖地間の値の差が小さくなっており、それと同様に CORT 濃度の差も小さくなっている（図 3-8a および図 3-8c）。つまり、利用海域が共通であるほど捕食する餌種も類似していると考えられ、繁殖地間で見られる $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度の差が小さくなる傾向にあった。また、 $\delta^{15}\text{N}$ は大黒島個体よりも天売島個体のほうが有意に高く、CORT 濃度は大黒島個体よりも天売島個体のほうが有意に低かったことから、本調査期間の秋の換羽期においては天売島個体のほうが大黒島個体よりも栄養

段階の高い質の高い餌を捕食し、好適な採餌環境を利用していた可能性が示唆された。一方で、餌生物の起源（沿岸もしくは沖合）を示すとされる $\delta^{13}\text{C}$ には差が見られなかった（図 3-8b）。ジオロケータから推定された天売島と大黒島のウトウの秋の利用海域の重なり度合いは年によって異なっていたものの、捕食した餌生物の起源（沿岸もしくは沖合）には違いがなかったと考えられる。

胸羽（冬）の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度には繁殖地間で差はないものの、 $\delta^{13}\text{C}$ の値は天売島よりも大黒島のほうが有意に高いことが示された（図 3-8）。天売島と大黒島で冬の行動圏の間には $\delta^{13}\text{C}$ との関連が示されるような滞在緯度の違いは見られなかったものの、大黒島の個体は日本海だけでなく太平洋沿岸の海域も比較的頻繁に利用していた。2 月は繁殖地へ戻るために北上し始めるタイミングでもあるため、それぞれの繁殖地の個体が経由する海域の違いが $\delta^{13}\text{C}$ の差として表れたのかもしれない。

3-5. 第 3 章のまとめ

本章では、非繁殖期のウトウ成鳥の行動と羽の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度が、それぞれ季節的に変化することを示した。ウトウ成鳥は、秋にはオホーツク海周辺まで北上し、冬よりも栄養段階の高い餌種を捕食し、好適な採餌環境を利用することで生理的ストレス状態が低かったと考えられた。一方、冬には日本海まで南下し、秋よりは栄養段階の低い餌種を捕食しており、生理的ストレス状態が高くなっていたと考えられた。また冬は、一日あたりの総潜水時間が長く、より多くの餌を捕食するために潜水努力を増やしていたと考えられた。以

上のことから、渡りに伴う利用海域の変化がウトウ成鳥の非繁殖期の生理的ストレス状態の季節的变化に影響している可能性が示唆された。

3-6. 図表

表 3-1. 3章で行った研究の調査期間および調査で得たサンプル数および分析・解析後のデータ数。出発日はそれぞれの年の平均値。

	調査年	天売島						大黒島			
		2014	2015	2016	2017	2018	2019	2014	2015	2016	2017
羽	同位体データ (風切羽/胸羽)	-	44/47	19/23	34/34	35/35	21/23	-	29/30	17/17	10/12
	CORT濃度 (風切羽/胸羽)	-	48/48	23/23	34/34	35/35	23/23	-	30/30	18/18	12/12
Mkジオロケータ	装着/回収	9/6	35/20	23/15	34/20	35/15	-	14/10	20/3	15/9	-
	個体の渡り経路	3	15	11	17	13	-	2	3	8	-
	出発日	7月10日	7月18日	7月18日	7月23日	7月22日	-	7月25日	8月1日	7月21日	-

表 3-2. LAT ジオロケータを装着した個体の渡りと換羽のタイミング。

個体 ID	繁殖地からの 出発日	北上して 北緯45度を 通過した日	換羽開始日	換羽終了日	南下開始日	繁殖地への 北上開始日	繁殖地への 到着日
A	2015-07-23	2015-07-27	2015-08-13	2015-10-04	2015-09-29	-	-
B	2015-06-28	2015-07-18	2015-08-17	2015-09-29	2015-10-14	2016-02-16	-
C	2015-07-19	2015-07-20	2015-08-16	2015-09-30	2015-10-18	2016-03-15	2016-03-18

表 3-3. 一日の総潜水時間および平均潜水深度の季節的変化。結果は平均±標準誤差で示す。

個体 ID	総潜水時間 (h) ^a				平均潜水深度 (m) ^b			
	[mean ± SD (n = 日数)]				[mean ± SD (n = 日数)]			
	繁殖期	換羽期	換羽後	越冬期	繁殖期	換羽期	換羽後	越冬期
A	3.5 ± 1.6	0.9 ± 0.4			13.1 ± 3.7	6.4 ± 1.6		
	0.43 ± 1.5	-0.49 ± 0.6	-	-	29.1 ± 9.1	12.1 ± 3.2	-	-
	(n = 36)	(n = 53)			(n = 36)	(n = 53)		
B	4.1 ± 2.4	1.3 ± 0.6	3.3 ± 1.5	5.6 ± 1.3	11.0 ± 1.7	12.2 ± 3.4	15.2 ± 5.9	26.6 ± 4.7
	1.93 ± 2.5	-1.03 ± 0.8	0.31 ± 1.1	0.48 ± 1.1	24.3 ± 6.7	20.8 ± 6.6	31.4 ± 11.0	50.5 ± 6.6
	(n = 11)	(n = 44)	(n = 14)	(n = 28)	(n = 11)	(n = 44)	(n = 14)	(n = 28)
C	2.6 ± 1.8	1.4 ± 0.6	2.6 ± 0.9	4.2 ± 1.6	11.7 ± 5.9	10.4 ± 3.9	19.1 ± 4.3	31.5 ± 5.3
	0.92 ± 1.6	-0.10 ± 0.6	0.12 ± 0.7	0.32 ± 1.7	25.6 ± 11.9	22.6 ± 6.8	39.5 ± 8.7	59.2 ± 10.0
	(n = 31)	(n = 46)	(n = 14)	(n = 28)	(n = 31)	(n = 46)	(n = 14)	(n = 28)

^a 上段は総潜水時間を、下段の太字は総潜水時間の残差を示す。総潜水時間の残差は、一日の平均潜水深度に対する総潜水時間の回帰直線から算出した。

^b 上段は平均潜水深度を、下段の太字は最大潜水深度を示す。

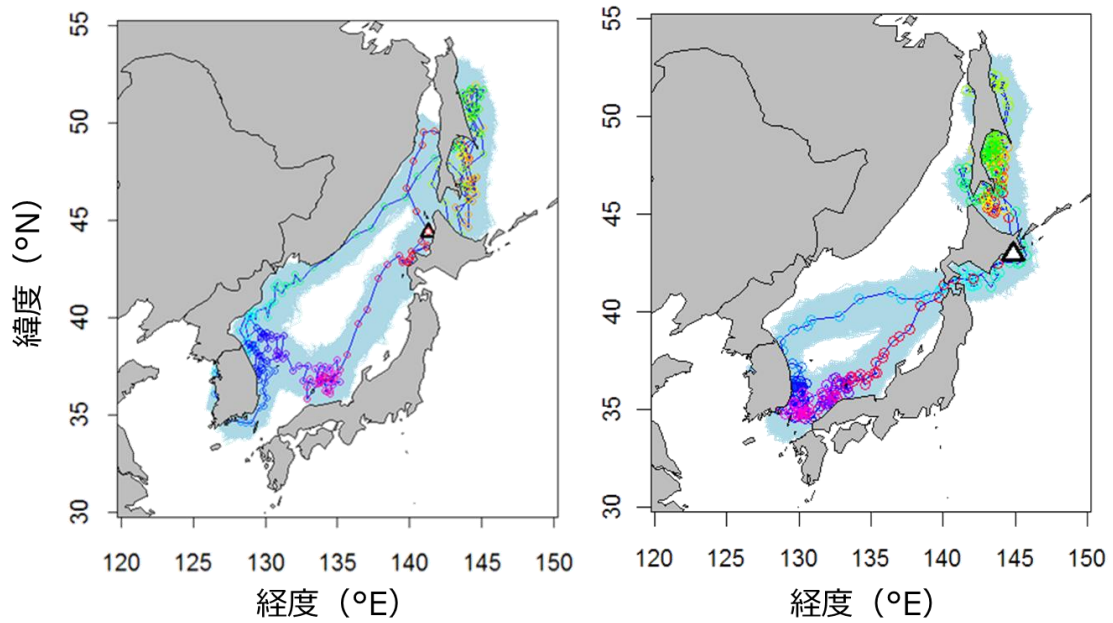


図 3-1 . 天売島と大黒島のウトウの渡り経路の例。左図は天売島、右図は大黒島のそれぞれ 1 個体の結果を示す。三角のマークは各繁殖地を示す。青い実線とその実線上にあるプロットが最も確からしい移動経路を示している。プロットの色は、繁殖地を出発してからの時間変化を表しており、時間が経つにつれて赤→オレンジ→黄色→緑→水色→青→ピンクと変化している。シミュレーションによって推定された 1000 通りの移動経路は水色で示されており、推定された移動経路の誤差範囲を示す。

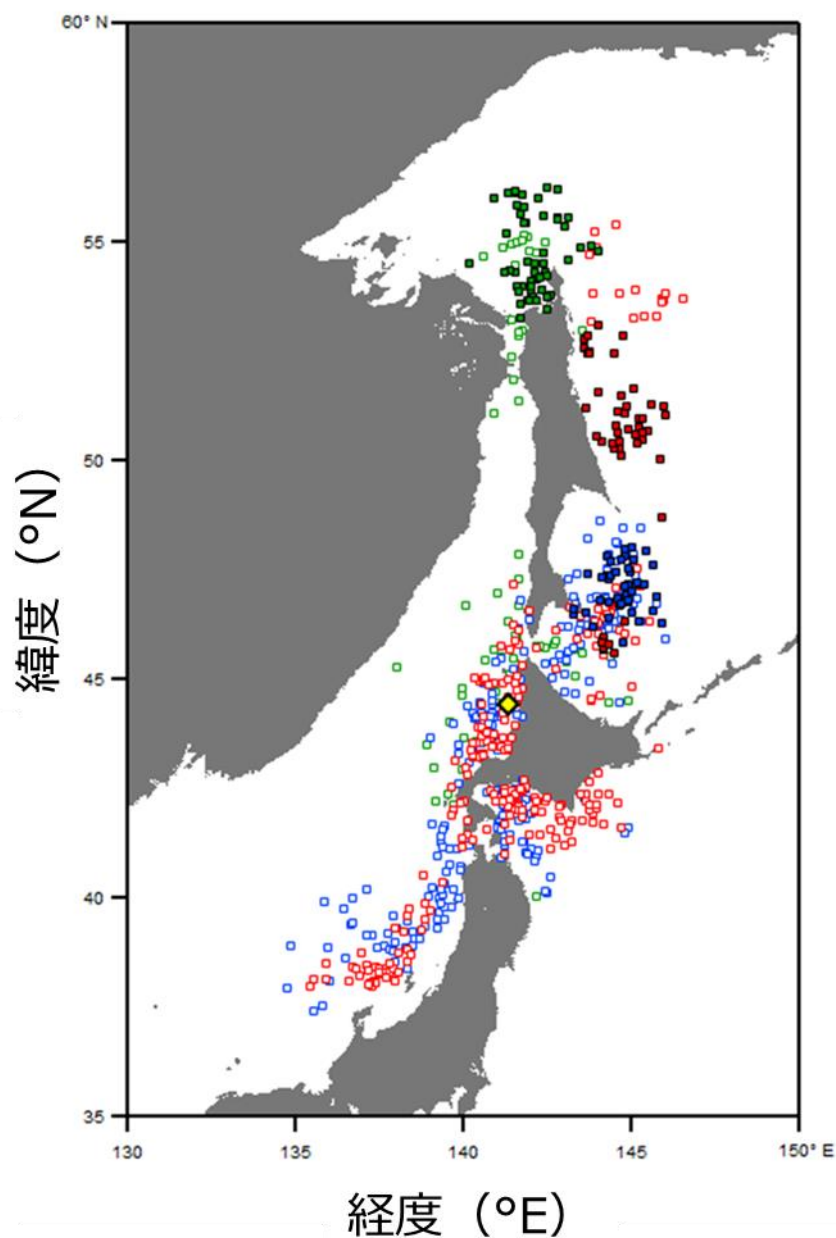


図 3-2. LAT ジオロケータを装着したウトウ成鳥の日毎の滞在位置。各点の色は個体を示す。塗りつぶされた点は、一日の総飛行時間が1時間未満だった日の滞在位置を示す（緑：個体 A、青：個体 B、赤：個体 C）。黄色のダイヤは天売島を示す。

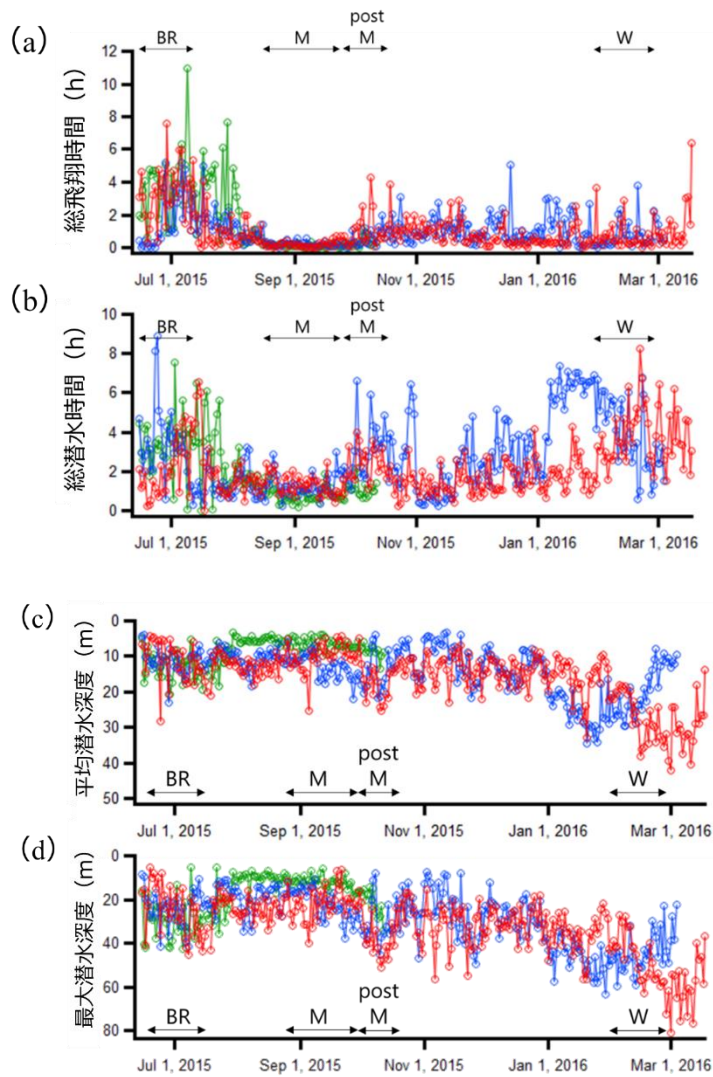


図 3-3. LAT ジオロケータを装着したウトウの一日の (a) 総飛行時間、(b) 総潜水時間、(c) 平均潜水深度、(d) 最大潜水深度の季節的变化。両矢印とアルファベットはそれぞれ、繁殖期 (BR)、換羽期 (M)、換羽後 (post M)、越冬期 (W) を示す。図中の折れ線の色は個体を示す (緑：個体 A、青：個体 B、赤：個体 C)。

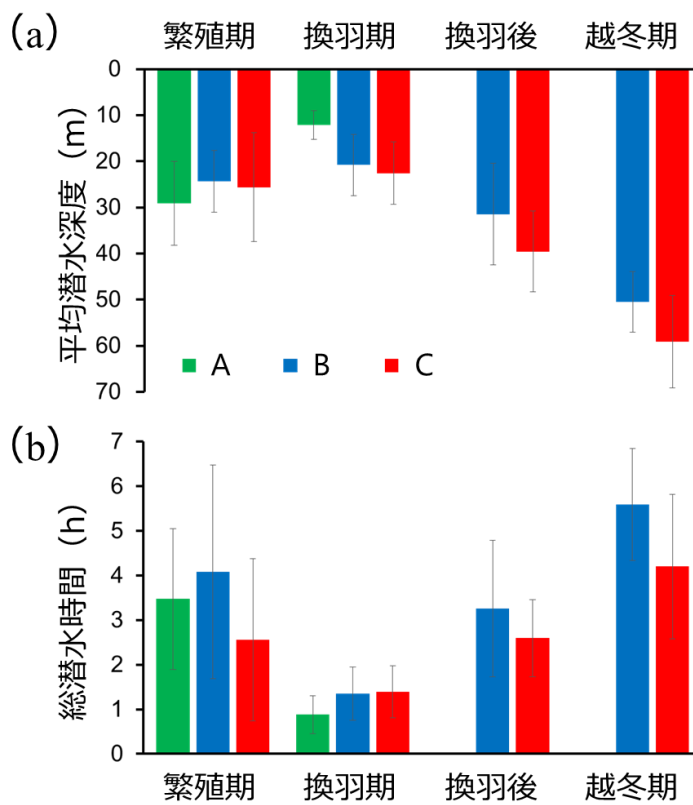


図 3-4. 繁殖期 (BR)、換羽期 (M)、換羽後 (post M)、越冬期 (W) の4つの期間における、ウトウの (a) 一日あたりの平均潜水深度と (b) 一日あたりの平均総潜水時間。棒グラフの色は個体を示す (緑：個体 A、青：個体 B、赤：個体 C)。エラーバーは標準偏差を示す。

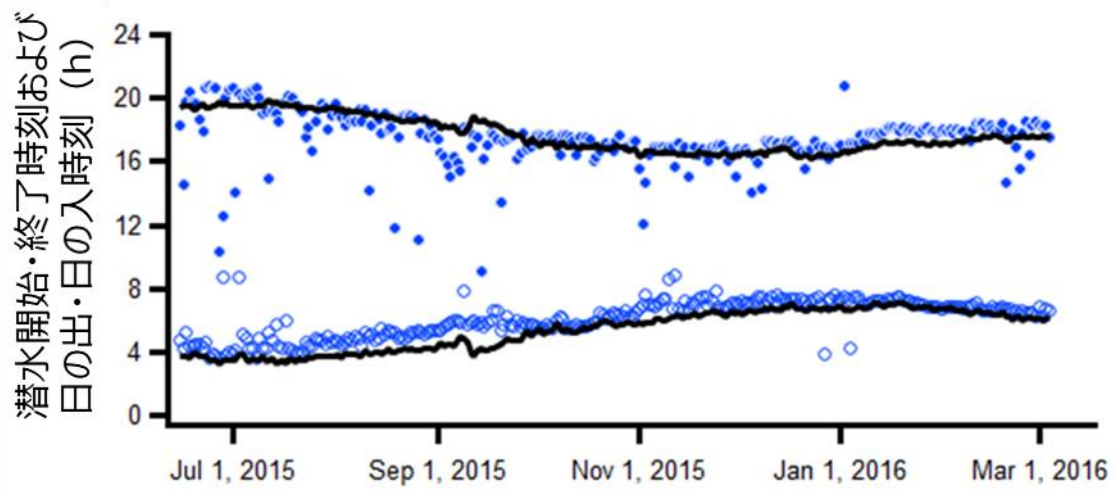
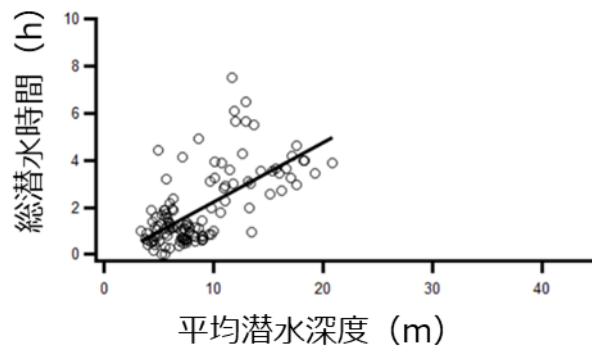
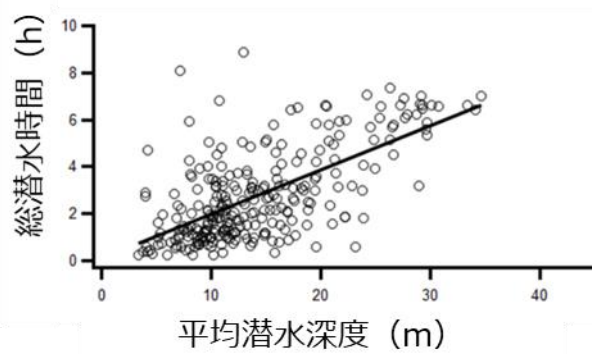


図 3-5. LAT ジオロケータを装着した個体の、日毎の潜水開始時刻および潜水終了時刻の季節的变化（個体 B の例）。白抜きの点は潜水開始時刻、塗りつぶされた点は潜水終了時刻を示す。黒線は、日毎の日の出および日の入時刻の変化を示す。

個体 A



個体 B



個体 C

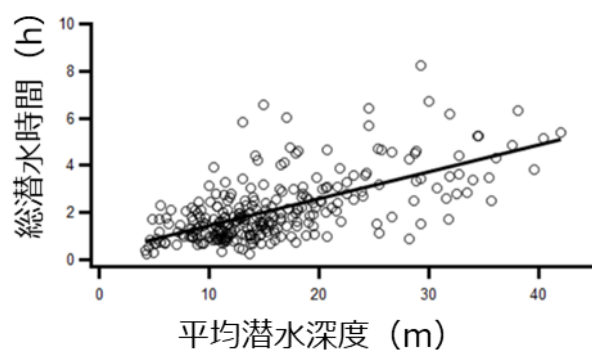


図 3-6. LAT ジオロケータを装着した 3 個体のウトウの、日毎の平均潜水深度と総潜水時間の関係。回帰直線は個体ごとに黒い実線で示した。

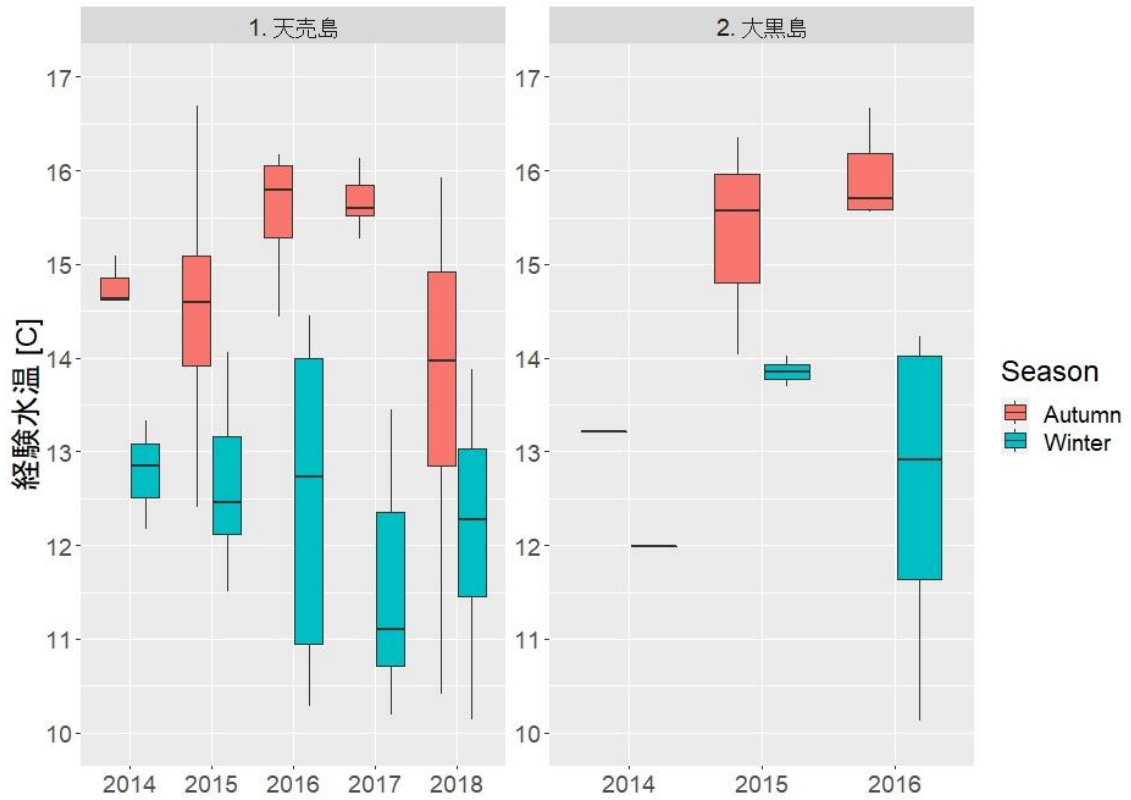


図 3-7. 天売島と大黒島のウトウにおける、季節による経験水温の差。左図は天売島の個体（2014-2018年）、右図は大黒島の個体（2014-2016年）の結果を示す。

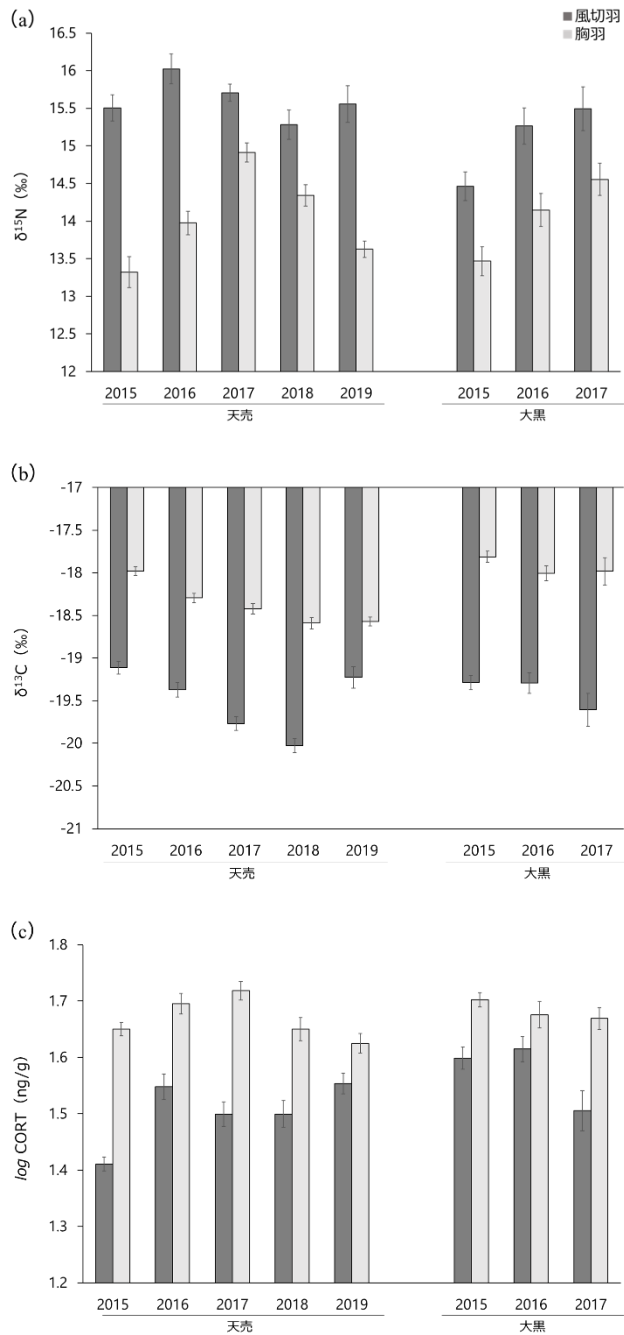


図 3-8. 天売島と大黒島のウトウにおける、羽タイプによる安定同位体比およびコルチコステロン (CORT) 濃度の差。(a) 風切羽と胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ 、(b) 風切羽と胸羽の $\delta^{13}\text{C}$ 、(c) 風切羽と胸羽の CORT 濃度の結果を示す。エラーバーは標準誤差を示す。

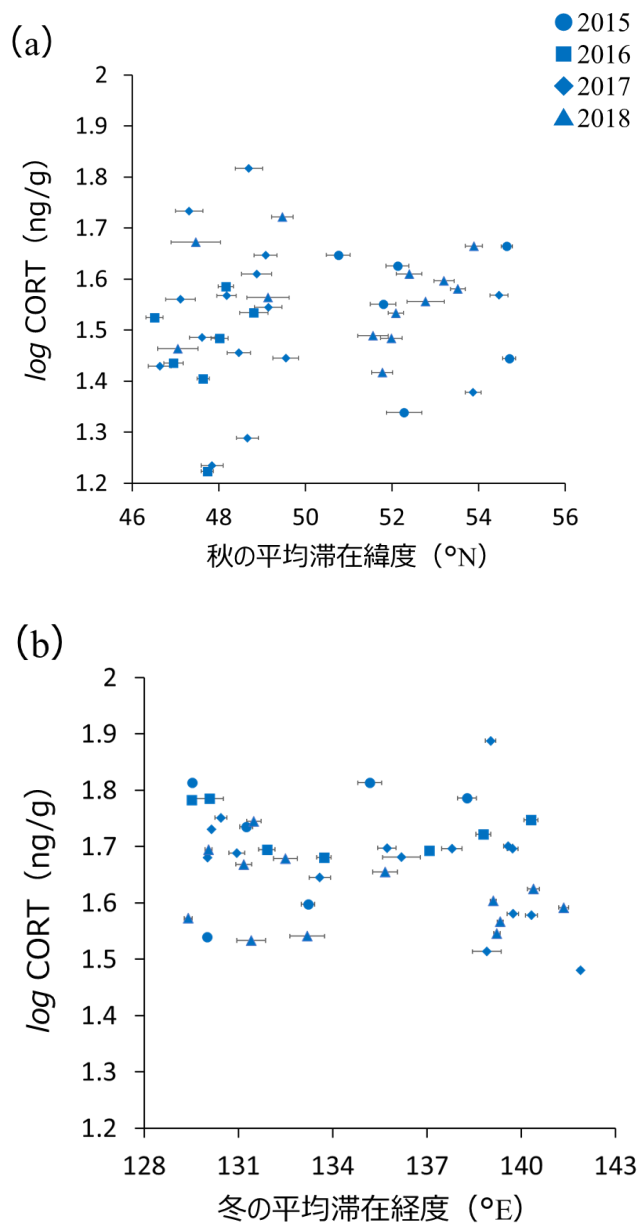


図 3-9. 天売島のウトウにおける、滞在場所の個体差と羽のコルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) 秋季 (8-9 月) の平均滞在緯度と風切羽の CORT 濃度、(b) 冬季 (1-2 月) の平均滞在経度と胸羽の CORT 濃度の結果を示す。各データポイントは個体ごとの値と標準誤差を示す。

第 4 章 非繁殖期のウトウの生理的ストレス状態と海洋環境変動

4-1. 背景・目的

非繁殖期に渡りを行う海鳥は、渡り先の海域に一定期間滞在した後、別の海域もしくは繁殖地へと移動する。渡り期間に利用が集中する海域は年によって変化が認められるが、移動する範囲は年によらず類似することが多い (Orben et al. 2018)。そのため非繁殖期の海鳥は、繁殖期と同様に、利用海域の海洋環境の年変動に影響を受けると予想される。しかし、非繁殖期の海鳥成鳥の生理的ストレス状態の年変動とその変動要因に関する報告はこれまで 3 例に限られている (Fairhurst et al. 2015, Will et al. 2018, Takahashi et al. 2021)。それらの先行研究では、海洋環境変動の指標として太平洋十年規模振動 (PDO) (Will et al. 2018) や北大西洋振動 (NAO) (Fairhurst et al. 2015)、海氷張り出し面積の年変動 (Takahashi et al. 2021) が海鳥の生理的ストレス状態に与える影響を評価しているが、それらの影響の有無もしくは影響の仕方は海鳥種によって異なることが示されており、非繁殖期の海洋環境変動が海鳥成鳥に与える影響を種ごとに評価することが不可欠である。

本博士論文の 3 章では、利用海域の季節的变化に伴ってウトウの生理的ストレス状態が季節変動することが明らかとなった。日本周辺で繁殖するウトウの場合、利用海域は年によって違いが見られないものの、その利用海域の海洋環境 (例えばクロロフィル濃度) は年によって大きく変動することが示されている (Radchenko et al. 2010, Takahashi et al. 2015)。つまり、非繁殖期のウトウが

経験する海洋環境は毎年同じではなく、このような非繁殖期の海洋環境の年変動は、餌の利用可能性の変化を介して成鳥の生理的ストレス状態に影響すると予想される。

ウトウ成鳥において、非繁殖期のコルチコステロン (CORT) 濃度を測定した研究はカナダの繁殖地において 1 例報告されている (Kouwenberg et al. 2016)。その研究では、クロロフィル濃度が高い年は餌の利用可能性が高いと考えてウトウの CORT 濃度が低くなると予想し、ブリティッシュ・コロンビア沖の繁殖地のウトウ成鳥を対象に、クロロフィル濃度が高い年と低い年の 2 年間の胸羽の CORT 濃度を比較した (Kouwenberg et al. 2016)。しかし、仮説とは逆にクロロフィル濃度が低い年のほうがウトウの CORT 濃度は低かったことが示された (Kouwenberg et al. 2016)。しかし、CORT 濃度の年変化が生じた理由は特定できておらず、また、調査期間も 2 年と限られているため、海洋環境の年変動との関係についても限定的な解析しかなされていない。

本博士論文の 2 章では、繁殖期の PDO 変動が餌の利用可能性の変化を介して、ウトウ成鳥の生理的ストレス状態に影響していた可能性が示された。冬においても、比較的温暖な年 (低 PDO、高 SST) ほどカタクチイワシが好む暖水域が北方まで広がるため、天売島・大黒島のウトウの越冬海域周辺 (黄海) のカタクチイワシの資源量が増加すると考えられている (Zhou et al. 2015, Liu et al. 2020)。非繁殖期のウトウの餌種はまだ特定されていないものの、繁殖期と同様にカタクチイワシなどの浮魚類を好んで利用していると仮定した場合、PDO 指数の上昇 (SST の低下) は餌の利用可能性の低下を介して、ウトウの生理的ストレス状態を上昇させると予想した。

本章では、海洋環境の年変動が非繁殖期のウトウ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、まず、日本周辺にある 2 つの繁殖地（天売島・大黒島）のウトウを対象に、複数年に渡ってジオロケータを装着して秋と冬の利用海域の年変動を評価した。それと同時に、風切羽および胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度を測定し、非繁殖期のウトウの栄養段階および生理的ストレス状態の年変動を評価した。そして最後に、利用海域の海洋環境と $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度の関係を評価した。

4-2. 方法

4-2-1. 海洋環境データの取得

本研究では、海洋環境データとして、PDO の変動指数、秋および冬の利用海域の SST およびクロロフィル（Chl）濃度を用いた。また、ウトウが秋に利用するオホーツク海では冬から春にかけて海氷が張り出し、その融解によって季節的に一次生産が高まることが報告されている（Mustapha et al. 2009）。その春先の生物生産の年変動が秋のウトウの餌の利用可能性に影響するかを評価するため、春先のオホーツク海の海氷張り出し面積についてもデータを取得した。PDO 指数は場所によらず毎月一つの値で表されるが、本研究では年ごとの 1-2 月の平均値を冬季 PDO 値とし、8-9 月の平均値を秋季 PDO 値とした。SST および Chl (mg/m^3) は、ジオロケータから推定された各年・各繁殖地の秋（8-9 月）および冬（1-2 月）のウトウの 50%カーネル行動圏のシェープファイルを作成して（図 4-1 および図 4-2）、それぞれのエリアにおける秋および冬の SST お

よび Chl 濃度を抽出して平均した。海氷張り出し面積 (km²) のデータは各年の 3 月の値を取得した。データは以下のウェブサイトから取得した。

PDO 指数 :

https://oceanview.pfeg.noaa.gov/erddap/tabledap/cciea_OC_PDO.htmlTable?time,PDO

SST (MODIS-Aqua、Monthly、4km、night) :

<https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/directaccess/MODIS-Aqua/Mapped/Monthly/4km/sst4/>

クロロフィル濃度 (MODIS-Aqua、GSM、Monthly、4km) :

https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/directaccess/MODIS-Aqua/Mapped/Monthly/4km/chl_gsm/

海氷張り出し面積 (オホーツク海、Monthly) :

<https://nsidc.org/arcticseaicenews/sea-ice-tools/>

4-2-2. 羽のコルチコステロン測定および安定同位体比分析実験

羽の CORT 濃度および安定同位体比については、3 章で測定したデータを用いた。

4-2-3. 統計解析

PDO 値とウトウの羽の安定同位体比、CORT 濃度の関係は R パッケージ lme4 の lmer 関数を用いて一般化線形混合モデルで評価した。繁殖地は固定効果、調査年はランダム効果としてモデルに含めた。天売島のウトウの利用海域と安定同位体比、CORT 濃度の関係は、R パッケージ lme4 の lmer 関数を用いて一般化線形混合モデルで評価した。調査年および個体 ID はランダム効果としてモデルに含めた。R パッケージ multcomp の glht 関数を用いてそれぞれのモ

デルの有意性を検定した。R パッケージ MuMIn の `r.squaredGLMM` 関数を用いて、Marginal R^2 (R^2m) および conditional R^2 (R^2c) もそれぞれ算出された。 R^2m は固定効果のみから、 R^2c は固定効果およびランダム効果から推定された値である (Nakagawa & Schielzeth 2013)。

Mk ジオロケータ推定された移動軌跡をもとに、R パッケージ `adehabitatHR` の `kernelUD` 関数を用いて秋 (8-9 月) および冬 (1-2 月) の各繁殖地の 50% カーネル行動圏を年ごとに推定した。さらに `kerneloverlap` 関数を用いて繁殖地間および年ごとの重なり度合い Utilization Distribution Overlap Index (UDOI) を計算した。UDOI の値は重なり度合いが小さいほど 0 に、大きいほど 1 に近づき、面積の重なりが非常に大きい場合には 1 以上を示す。

ジオロケータで推定できる移動経路は最長でも装着から約 1 年半後までである。また羽は毎年換羽するため、ジオロケータで推定した移動経路と羽に蓄積された CORT 濃度を比較するためには、ジオロケータを装着した翌年に同一個体を再捕獲する必要がある。本研究では、ジオロケータ装着から 2 年後以上経過して再捕獲された個体は除き、尚且つジオロケータの結果が繁殖地出発から到着まですべて記録されていた個体 (天売島 59 個体、大黒島 13 個体) に絞って、統計解析を行った。

繁殖地ごとのウトウの風切羽と胸羽の $\delta^{15}N$ および CORT 濃度について、R パッケージ `stats` の `aov` 関数を用いて一元配置分散分析を行った。年変動が有意に示された場合は、多重比較のために R パッケージ `DescTools` の `ScheffeTest` 関数を用いてシェッフエの多重比較検定を行った。また、繁殖期と非繁殖期の CORT 濃度の年変動の大きさを比較するため、天売島のウトウ成鳥については、

調査で得られた風切羽および胸羽の CORT 濃度の年平均値の変動係数 (CV : Coefficient of Variation) を計算した。

解析はすべて統計ソフトウェア R (ver. 4.1.0) で行い、有意水準は $p < 0.05$ とした。

4-3. 結果

4-3-1. 渡り経路の年変化

天売島および大黒島のウトウの移動経路について、繁殖地間での利用場所の重なり度合いを示す UDOI を秋と冬の季節ごとに計算した (表 4-1)。天売島と大黒島のウトウでは、秋の UDOI の値は 0.41-1.31、冬の UDOI の値は 0.58-1.15 であり、年ごとにばらつきが見られた。2 つの繁殖地の個体の利用海域の重なり度合いは年によって異なり、ほぼ同じ海域を利用している年 (UDOI が大きい) もあれば、あまり重なりが生じない年 (UDOI が小さい) もあることが示された (図 4-1 および図 4-2)。

天売島のウトウにおいて、年ごとの利用海域の比較を行った (表 4-1)。その結果、秋の UDOI は 0.47-1.30 となり、秋の利用海域は年によって類似する場合と異なる場合があることが示された。秋には、主にサハリン北東部を利用する年とサハリン南東部を利用する年に分かれており、2016 年および 2017 年はあまり北上せずサハリンの南東部を利用している傾向にあった (図 4-1 および図 4-3)。一方で、冬の UDOI は 0.85-1.20 であったことから、冬の利用海域は年によって大きく変わらないことが示された。冬には、朝鮮半島沖と東北～新潟

沖（日本海東部）の 2 つの海域が主なカーネル行動圏として示された（図 4-2 および図 4-4）。

4-3-2. 羽の $\delta^{15}\text{N}$ およびコルチコステロン濃度の年変動

風切羽と胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度の年変動を評価した（図 4-5 および図 4-6）。天売島では、風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ には有意な年間差は認められなかった（ $p > 0.05$ ）。2017 年に採取した胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ は、2015 年、2016 年、2019 年と比較して有意に高かった（ $p < 0.05$ ）。また、2015 年に採取した風切羽の CORT 濃度は、他のすべての年と比較して有意に低かった（ $p < 0.05$ ）。2017 年に採取した胸羽の CORT 濃度は、2015 年および 2019 年と比較して有意に高かった（ $p < 0.05$ ）。風切羽（秋）の CORT 濃度の年平均値の CV は 3.8 %、胸羽（冬）の CORT 濃度の年平均値の CV は 2.3 %であった。

大黒島では、2015 年の風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ は他のすべての年と比較して有意に低かった（ $p < 0.05$ ）。2015 年に採取した胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ は 2017 年と比較して有意に低かった（ $p < 0.05$ ）。また、2017 年に採取した風切羽の CORT 濃度は、他のすべての年と比較して有意に低かった（ $p < 0.05$ ）。胸羽の CORT 濃度には有意な年間差は認められなかった（ $p > 0.05$ ）。

4-3-3. 海洋環境変動と羽の窒素安定同位体比およびコルチコステロン濃度の関係

まず、窒素安定同位体比およびコルチコステロン濃度の年変動に影響する要因について、まずウトウがサハリン周辺に滞在して風切羽の換羽が起こるとき

れる秋（8-9月）について解析を行った。秋の PDO 値と風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度には、統計的に有意な関係はなかった（ $\delta^{15}\text{N}$ に対する秋季 PDO 平均値の回帰係数 = 0.32 ± 0.23 、 $p=0.334$ 、 $R^2_{\text{m}}=0.090$ 、 $R^2_{\text{c}}=0.134$ 、図 4-7a、CORT 濃度に対する秋季 PDO 平均値の回帰係数 = -0.001 ± 0.04 、 $p=1$ 、 $R^2_{\text{m}}=0.133$ 、 $R^2_{\text{c}}=0.263$ 、図 4-7c）。秋の利用海域の SST と風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度には、統計的に有意な関係はなかった（ $\delta^{15}\text{N}$ に対する秋季 SST 平均値の回帰係数 = 19.4 ± 35.8 、 $p=0.873$ 、 $R^2_{\text{m}}=0.087$ 、 $R^2_{\text{c}}=0.170$ 、図 4-8a、CORT 濃度に対する秋季 SST 平均値の回帰係数 = -1.60 ± 4.79 、 $p=0.96$ 、 $R^2_{\text{m}}=0.131$ 、 $R^2_{\text{c}}=0.263$ 、図 4-8c）。秋の利用海域の Chl 濃度と風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度には、統計的に有意な関係はなかった（ $\delta^{15}\text{N}$ に対する Chl 濃度の回帰係数 = 0.33 ± 0.34 、 $p=0.59$ 、 $R^2_{\text{m}}=0.092$ 、 $R^2_{\text{c}}=0.173$ 、図 4-9a、CORT 濃度に対する Chl 濃度の回帰係数 = -0.04 ± 0.05 、 $p=0.667$ 、 $R^2_{\text{m}}=0.131$ 、 $R^2_{\text{c}}=0.309$ 、図 4-9c）。オホーツク海における春先の海氷張り出し面積と風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度にも、統計的に有意な関係はなかった（ $\delta^{15}\text{N}$ に対する海氷張り出し面積の回帰係数 = $1.923\text{e-}06 \pm 2.740\text{e-}06$ 、 $p=0.734$ 、 $R^2_{\text{m}}=0.082$ 、 $R^2_{\text{c}}=0.152$ 、図 4-10a、CORT 濃度に対する海氷張り出し面積の回帰係数 = $-2.6\text{e-}07 \pm 3.835\text{e-}07$ 、 $p=0.746$ 、 $R^2_{\text{m}}=0.125$ 、 $R^2_{\text{c}}=0.240$ 、図 4-10b）。風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ と CORT 濃度についても、統計的に有意な関係は示されなかった（ $\delta^{15}\text{N}$ の回帰係数 = -0.01 ± 0.01 、 $p=0.661$ 、 $R^2_{\text{m}}=0.136$ 、 $R^2_{\text{c}}=0.214$ 、図 4-11a）。

次に、ウトウが日本海に滞在して胸羽の換羽が起こるとされる冬（1-2月）について解析を行った。冬の PDO 値と胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度には、統計的に有意な関係はなかった（ $\delta^{15}\text{N}$ に対する冬季 PDO 平均値の回帰係数 = -

0.43 ± 0.32、p=0.383、R²_m=0.085、R²_c=0.277、図 4-7b、CORT 濃度に対する冬季 PDO 平均値の回帰係数=0.01 ± 0.02、R²_m=0.010、R²_c=0.095、p=0.939、図 4-7d)。冬の利用海域の SST と胸羽の δ¹⁵N および CORT 濃度には、統計的に有意な関係はなかった (δ¹⁵N に対する冬季 SST 平均値の回帰係数=-0.04 ± 0.27、p=0.98、R²_m=0.001、R²_c=0.287、図 4-8b、CORT 濃度に対する冬季 SST 平均値の回帰係数=-0.002 ± 0.02、p=0.994、R²_m=0.003、R²_c=0.093、図 4-8d)。冬の利用海域の Chl 濃度と胸羽の δ¹⁵N および CORT 濃度には、統計的に有意な関係はなかった (δ¹⁵N に対する Chl 濃度の回帰係数=0.54 ± 2.54、p=0.982、R²_m=0.001、R²_c=0.280、図 4-9b、CORT 濃度に対する Chl 濃度の回帰係数=0.47 ± 0.24、p=0.117、R²_m=0.056、R²_c=0.343、図 4-9d)。胸羽の δ¹⁵N と CORT 濃度についても、統計的に有意な関係はなかった (δ¹⁵N の回帰係数=0.001 ± 0.01、p=0.990、R²_m=0.004、R²_c=0.060、図 4-11b)。

4-4. 考察

4-4-1. 利用海域の繁殖地間および年間比較

天売島および大黒島のウトウは、いずれも繁殖地を出発した後に北上してオホーツク海周辺で過ごしたのちに、南下して日本海周辺で越冬するという移動経路を辿っていた。しかし、秋および冬に利用している海域は繁殖地間で類似する年と異なる年が見られた。繁殖地間での UDOI の値は、2014 年から 2016 年 (ジオロケータ装着年) にかけて徐々に高くなっており、利用海域の重なり度合いが年を追うごとに大きくなっていることが示された (表 4-1)。渡りに出発したタイミングをみると、2014 年および 2015 年にジオロケータを装着し

た個体の平均出発日は、大黒島個体よりも天売島個体のほうが 2 週間ほど早かった（表 3-1）。特に、大黒島では 8 月に入ってからようやく繁殖地を離れる個体も観察されたため、カーネル行動圏の一部が大黒島周辺に描かれており、同時期の天売島個体と比べて移動距離に差が開いたと思われる（図 4-3）。一方で、2016 年に装着した個体の平均出発日は、繁殖地間で 3 日しか差がなかった（表 3-1）。この繁殖地からの出発日の差がウトウの秋の渡りスケジュールに影響し、繁殖地間での利用海域の違いとして表れたと考えられる。しかし、2014 年および 2015 年は移動軌跡のデータ数が少ないため、推定された行動圏が特定の個体の移動軌跡に強く影響を受けている可能性も考えられる。

天売島のデータを用いて年ごとの利用海域の重なり度合いを算出した結果、秋は年によって利用海域の重なりが大きい場合と小さい場合が見られたが、冬はいずれの年でも利用海域の重なりは大きく、年による違いは見られなかった。秋の利用海域は、主にサハリンの北東部と南東部に分かれた（図 4-1）。2015 年と 2018 年はサハリン北東部に、2016 年と 2017 年はサハリン南東部に 50%カーネル行動圏が示された。利用海域に違いが生じる一つの要因として餌の利用可能性の地域差が考えられるが（Davoren et al. 2002）、非繁殖期のウトウがどのような餌種を捕食しているかは不明である。繁殖地を離れた後のウトウの餌に関する情報は、非繁殖期のウトウの利用海域の年間差について議論する上で重要である。

4-4-2. 海洋環境変動と羽の窒素安定同位体比およびコルチコステロン濃度の関係

羽の $\delta^{15}\text{N}$ には年変動が認められたものの（天売島の風切羽を除く）、PDO 平均値または SST 平均値との間に有意な関係は認められなかった。先行研究では、複数の海鳥種において海洋環境指標（PDO や NAO）による $\delta^{15}\text{N}$ への影響が報告されている。例えば、コアホウドリ *Phoebastria immutabilis* など複数の海鳥種では、PDO 指数の上昇に応じて栄養段階が低下した（Gagne et al. 2018）。ウミガラスでは、PDO 指数の上昇に応じて $\delta^{15}\text{N}$ が上昇することが示されており、ハシブトウミガラス *U. lomvia* では、PDO が負の位相では PDO 指数の上昇に応じて $\delta^{15}\text{N}$ が上昇するものの、正の位相では PDO 指数の上昇に応じて $\delta^{15}\text{N}$ が減少することが示されている（Kalia et al. 2021）。一方で、コシジロウミツバメでは 100 年以上の羽サンプルを用いて $\delta^{15}\text{N}$ が測定されたが、時系列的な変動傾向は検出されず、NAO の変動指数との関係も示されなかった（Fairhurst et al. 2015）。これらの研究結果は、海洋環境変動と $\delta^{15}\text{N}$ の関係が種によって異なることを示している。本研究で調査した太平洋西部のウトウでは、PDO または SST の変動は $\delta^{15}\text{N}$ で表された非繁殖期のウトウの食性には影響していなかったと考えられる。また、ハシブトウミガラスの例が示すように、PDO 指数の変化に対する $\delta^{15}\text{N}$ の変化は PDO の位相によっても異なる場合がある（Kalia et al. 2021）。本章の調査はすべて PDO が正位相のときに行われたため、PDO と $\delta^{15}\text{N}$ との関係を確認するには、PDO が負位相の時の $\delta^{15}\text{N}$ についても調査する必要がある。

羽の CORT 濃度には年変動が認められたものの（大黒島の胸羽を除く）、PDO 平均値または SST 平均値との間に有意な関係は認められなかった。先行研究では、温暖な年ほどカタクチイワシの分布する水塊が北方まで広がり、日本海周辺のカタクチイワシの資源量が増加すると考えられている（Zhou et al. 2015, Liu et al. 2020）。本研究では、冬の海洋環境変動がカタクチイワシの利用可能性の変化を介してウトウ成鳥の生理的ストレス状態に影響すると予想したが、この予想は支持されなかった。その理由として、2013 年から 2014 年にかけて生じた PDO の負から正への位相遷移に関連して対馬暖流系のカタクチイワシの資源量自体が減少したことで（Watanuki et al. 2022）、調査期間のウトウは非繁殖期にもカタクチイワシではない別の魚種を利用していた可能性が考えられる。そして、おそらくその魚種の利用可能性が PDO や SST の変動の影響を受けにくかったために、海洋環境指標とウトウの食性および生理的ストレス状態に関係が示されなかったのかもしれない。Will et al. (2018) では、PDO 指数が上昇傾向にあるとき、非繁殖期のアカアシミツユビカモメの CORT 濃度が低下することが示されているが、そのプロセスについては明らかでない。繁殖期と比べて、非繁殖期において PDO 指数と CORT 濃度の関係を示した先行研究は少なく、非繁殖期の PDO 変動が北太平洋に生息する海鳥の生理的ストレス状態にどのような影響を与えるかは不明である。

本章では PDO 指数や SST に加えて、利用海域の Chl 濃度および海氷張り出し面積の年変動とウトウの $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度との関係も評価した。太平洋東部のウトウに関する先行研究では、好適な採餌環境であると考えられる寒冷年（La Niña）に羽の CORT 濃度が高く、温暖年（El Niño）に低くなる傾向

が見られている (Kouwenberg et al. 2016)。本研究では利用海域のクロロフィル濃度と $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度間に有意な関係は認められず、調査を行った5年間においては、一次生産の変動はウトウの栄養段階や生理的ストレス状態に影響しなかったと考えられる。ベーリング海北部で繁殖するハシブトウミガラスでは、秋の海氷張り出し面積と風切羽の CORT 濃度間に負の関係が示されており、海氷張り出し面積の減少が成鳥の生理的ストレス状態を上昇させることを示している (Takahashi et al. 2021)。本研究では春先のオホーツク海周辺の海氷張り出し面積と秋の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度間に有意な関係は見られず、海氷状況の年変動は秋のウトウの栄養段階や生理的ストレス状態に影響しない可能性が示唆された。

以上のように、海洋環境変動が海鳥の $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度に与える影響は種間で大きく異なる。本研究では、調査をおこなった年数が3-5年と少なく、統計的な検出力も不十分であるものの、ウトウの $\delta^{15}\text{N}$ と CORT 濃度はいずれの海洋環境変動とも関連を示さなかった。本章で注目した海洋環境指標 (PDO、SST、Chl、海氷張り出し面積) の変動は太平洋西部の非繁殖期のウトウの生理的ストレス状態を変化させる要因ではないと考えられ、生理的ストレス状態の年変動の要因を特定することはできなかった。

4-5. 第4章のまとめ

本章では、非繁殖期における太平洋西部のウトウの年ごとの利用海域を推定し、その利用海域における海洋環境指標と $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度の関係を評価した。その結果、 $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度には秋と冬でそれぞれ年変動が

見られたものの、海洋環境指標の変動との有意な関係は示されず、生理的ストレス状態の年変動の要因を特定することはできなかった。ただし、本研究の問題点として調査年数が少ないことが挙げられ、それが統計的な検出力に影響した可能性が考えられる。また、今回着目したものとは異なる海洋環境変動がウトウの生理的ストレス状態に影響している可能性も考えられる。海洋環境変動が非繁殖期のウトウの生理的ストレス状態へ与える影響を理解するためには、非繁殖期のウトウが利用する餌種を特定し、その餌種の利用可能性に影響する環境要因を特定することが必須である。

4-6. 図表

表 4-1. 天売島のウトウが利用した海域の重なり度合い（UDOI）。年ごとの利用海域の比較結果、および大黒島のウトウの利用海域との比較結果を、秋(8-9月)と冬(1-2月)それぞれについて示す。

		ジオロケータ装着年	2015	2016	2017	2018	vs. 大黒島
秋	2014		1.08	0.41	0.78	1.21	0.41
	2015		-	0.47	0.78	1.19	0.64
	2016		-	-	1.30	0.59	1.31
	2017		-	-	-	0.91	-
冬	2014		0.95	0.68	0.47	0.65	0.58
	2015		-	1.20	0.85	1.06	0.82
	2016		-	-	0.98	1.15	1.15
	2017		-	-	-	1.15	-

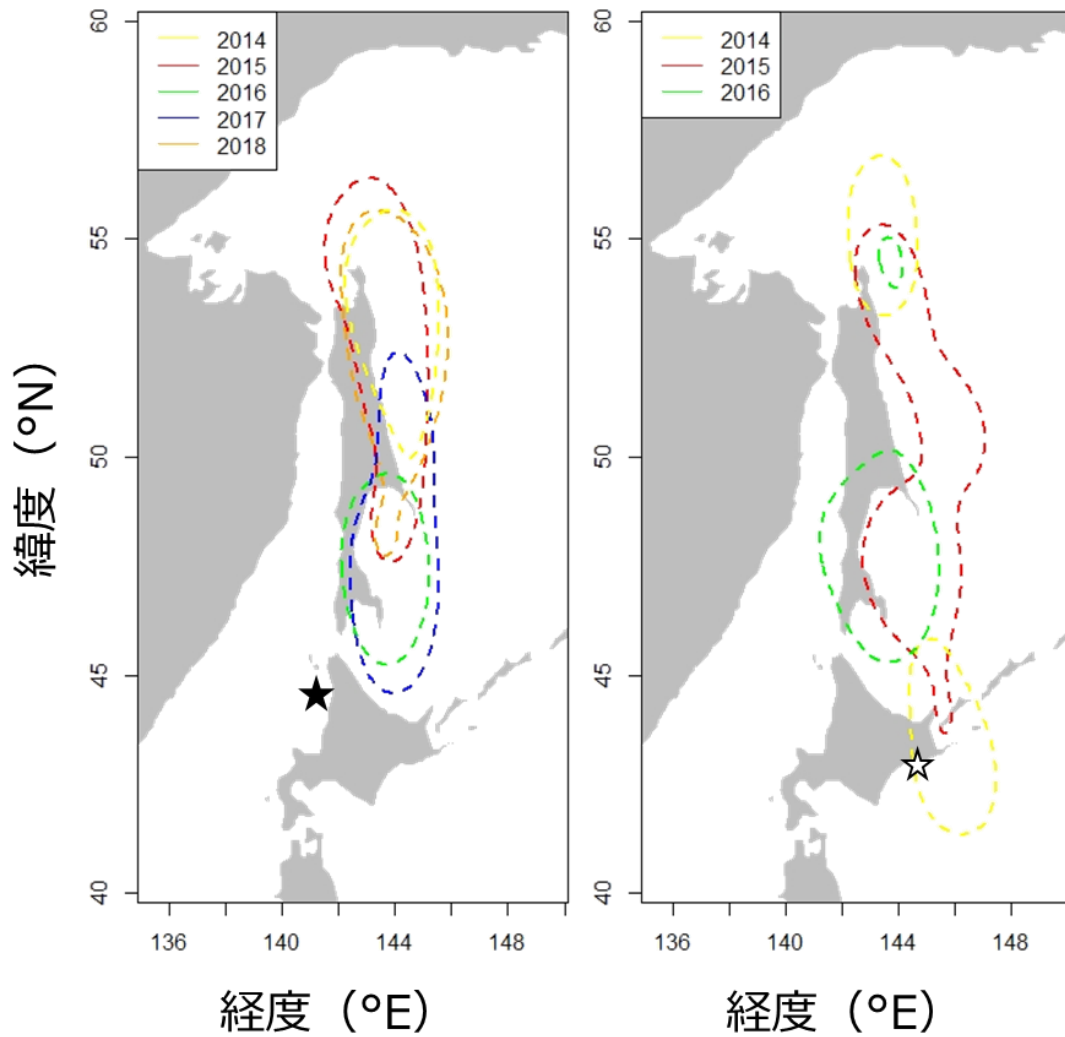


図 4-1. 天売島と大黒島のウトウにおける、秋(8-9 月)の 50%カーネル行動圏の年間比較。左図は天売島、右図は大黒島の個体の結果を示す。黒い星マークは天売島、白い星マークは大黒島を表す。

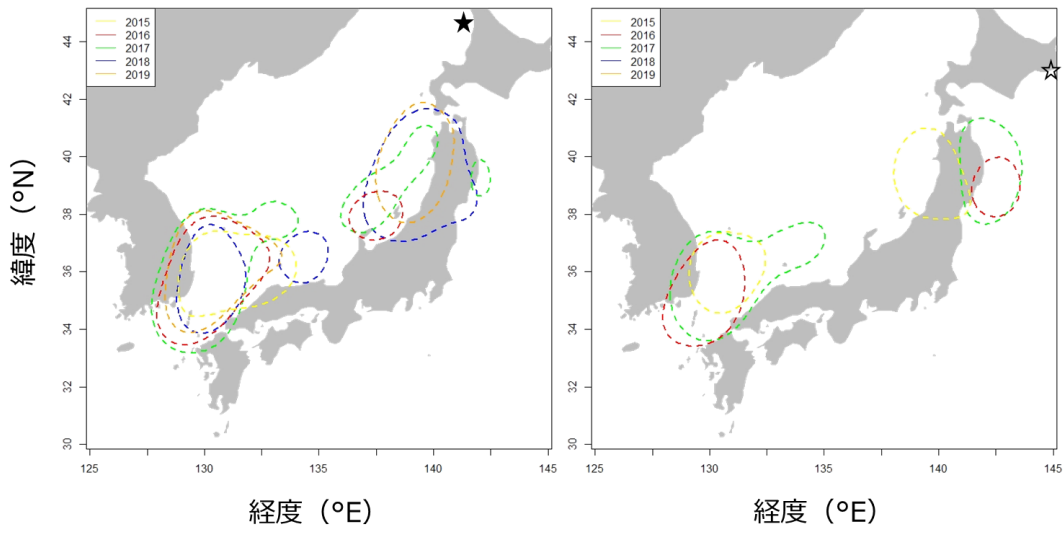


図 4-2. 天売島と大黒島のウトウにおける、冬(1-2 月)の 50%カーネル行動圏の年間比較。左図は天売島、右図は大黒島の個体の結果を示す。黒い星マークは天売島、白い星マークは大黒島を表す。

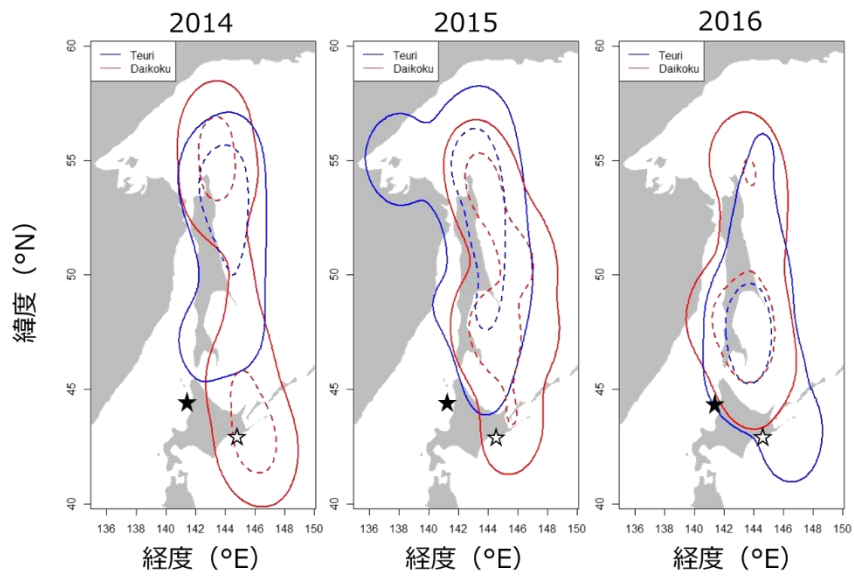


図 4-3. 天売島のウトウと大黒島のウトウにおける、2014-2016年の秋（8-9月）の利用海域の比較。点線は50%カーネル行動圏、実線は95%カーネル行動圏を示す。黒い星マークは天売島、白い星マークは大黒島を表す。

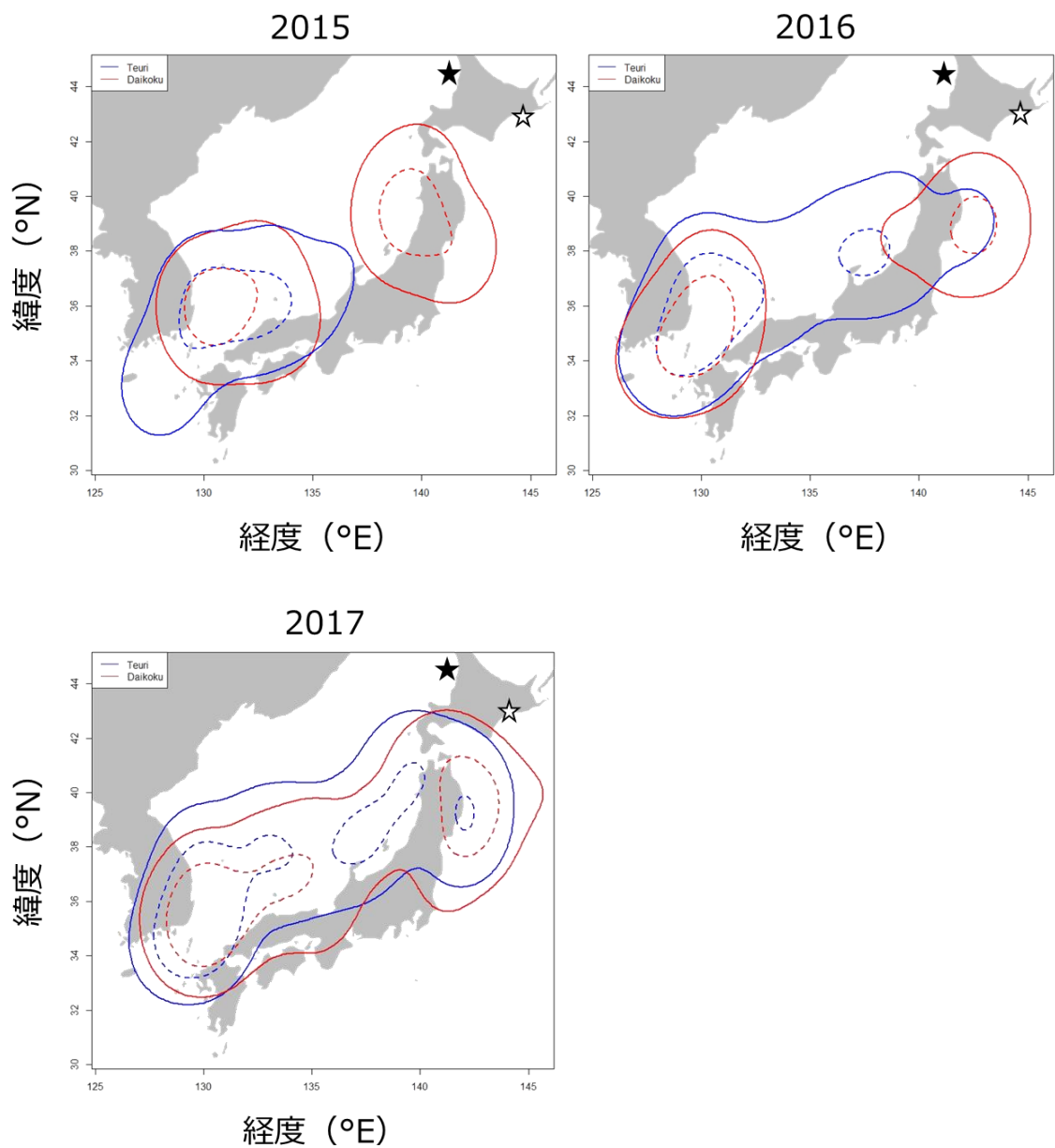
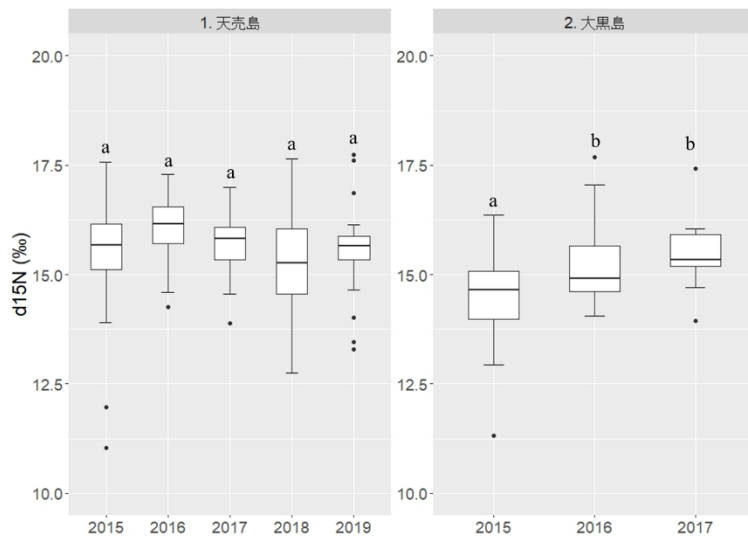


図 4-4. 天売島のウトウと大黒島のウトウにおける、2015-2017 年の冬（1-2 月）の利用海域の比較。点線は 50%カーネル行動圏、実線は 95%カーネル行動圏を示す。黒い星マークは天売島、白い星マークは大黒島を表す。

(a)



(b)

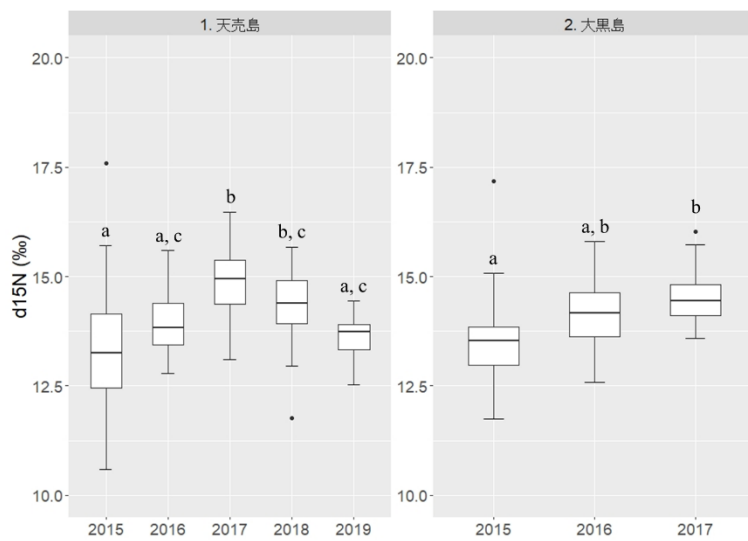
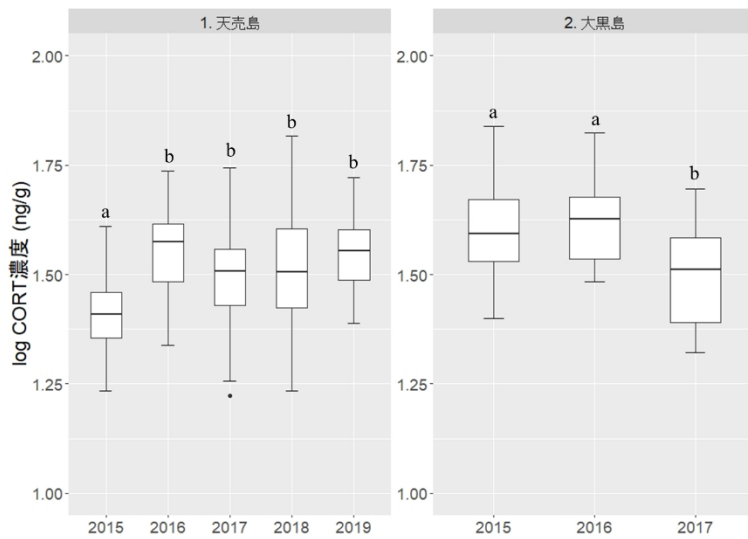


図 4-5. 繁殖地ごとの羽の $\delta^{15}\text{N}$ 濃度の年変動のボックスプロット。(a) 風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ の年変動、(b) 胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ の年変動を示す。図中のアルファベットはシェッフェの多重比較検定の結果を示し、異なるアルファベットは統計的に有意な差があることを示す。

(a)



(b)

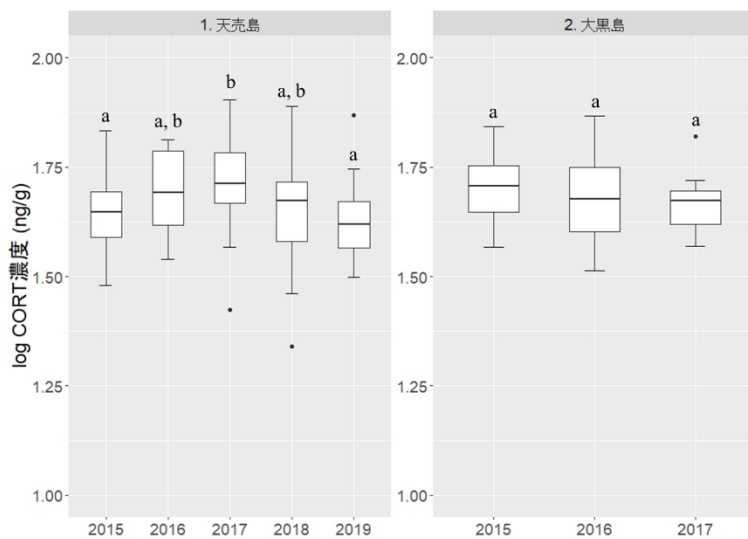


図 4-6. 繁殖地ごとの羽のコルチコステロン (CORT) 濃度の年変動のボックスプロット。(a) 風切羽の CORT 濃度の年変動、(b) 胸羽の CORT 濃度の年変動を示す。図中のアルファベットはシェッフエの多重比較検定の結果を示し、異なるアルファベットは統計的に有意な差があることを示す。

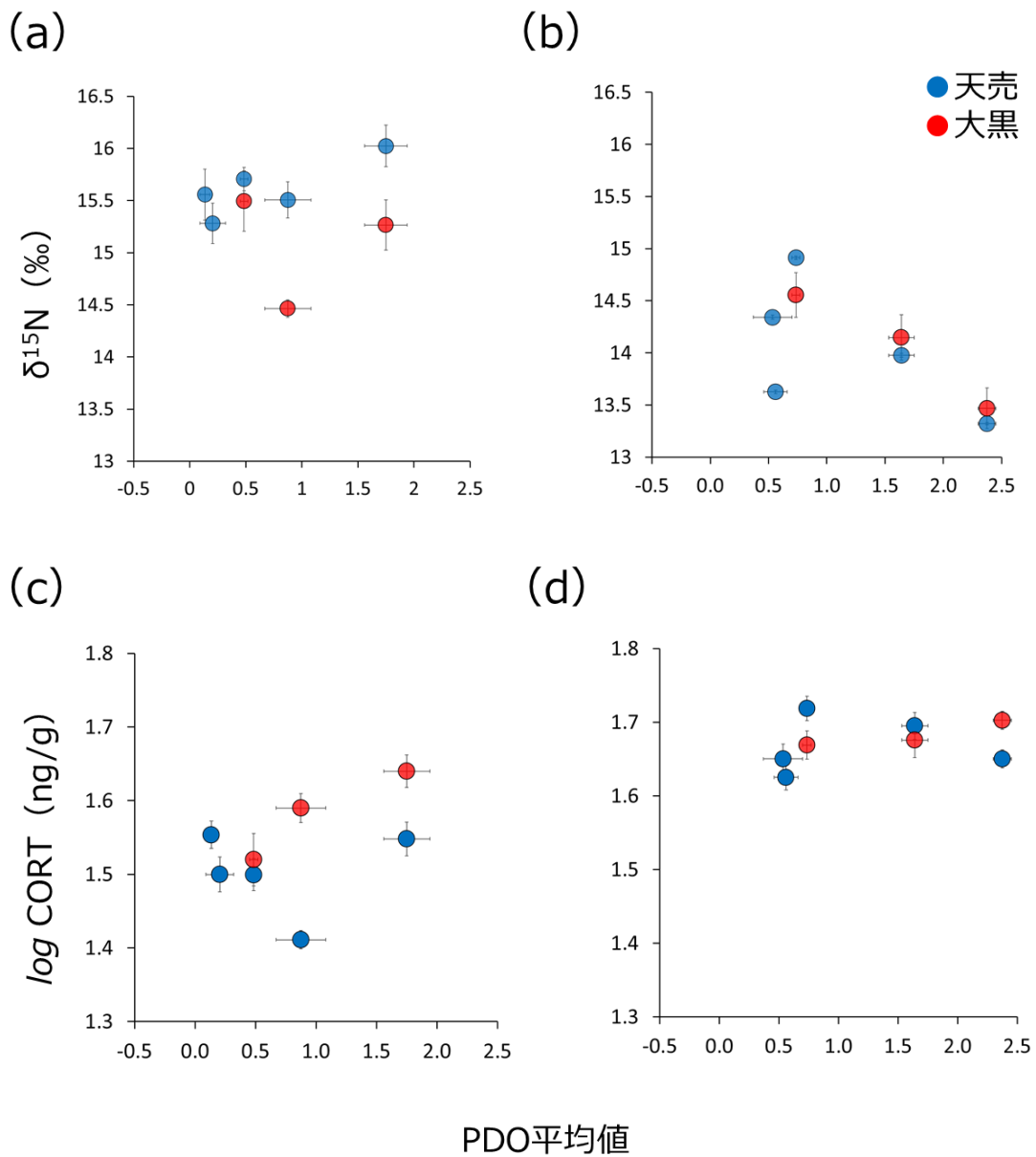


図 4-7. 天売島と大黒島のウトウにおける、秋季および冬季 PDO 平均値と羽の $\delta^{15}\text{N}$ およびコルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) 秋季 PDO 平均値と風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ 、(b) 冬季 PDO 平均値と胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ 、(c) 秋季 PDO 平均値と風切羽の CORT 濃度、(d) 冬季 PDO 平均値と胸羽の CORT 濃度の結果を示す。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

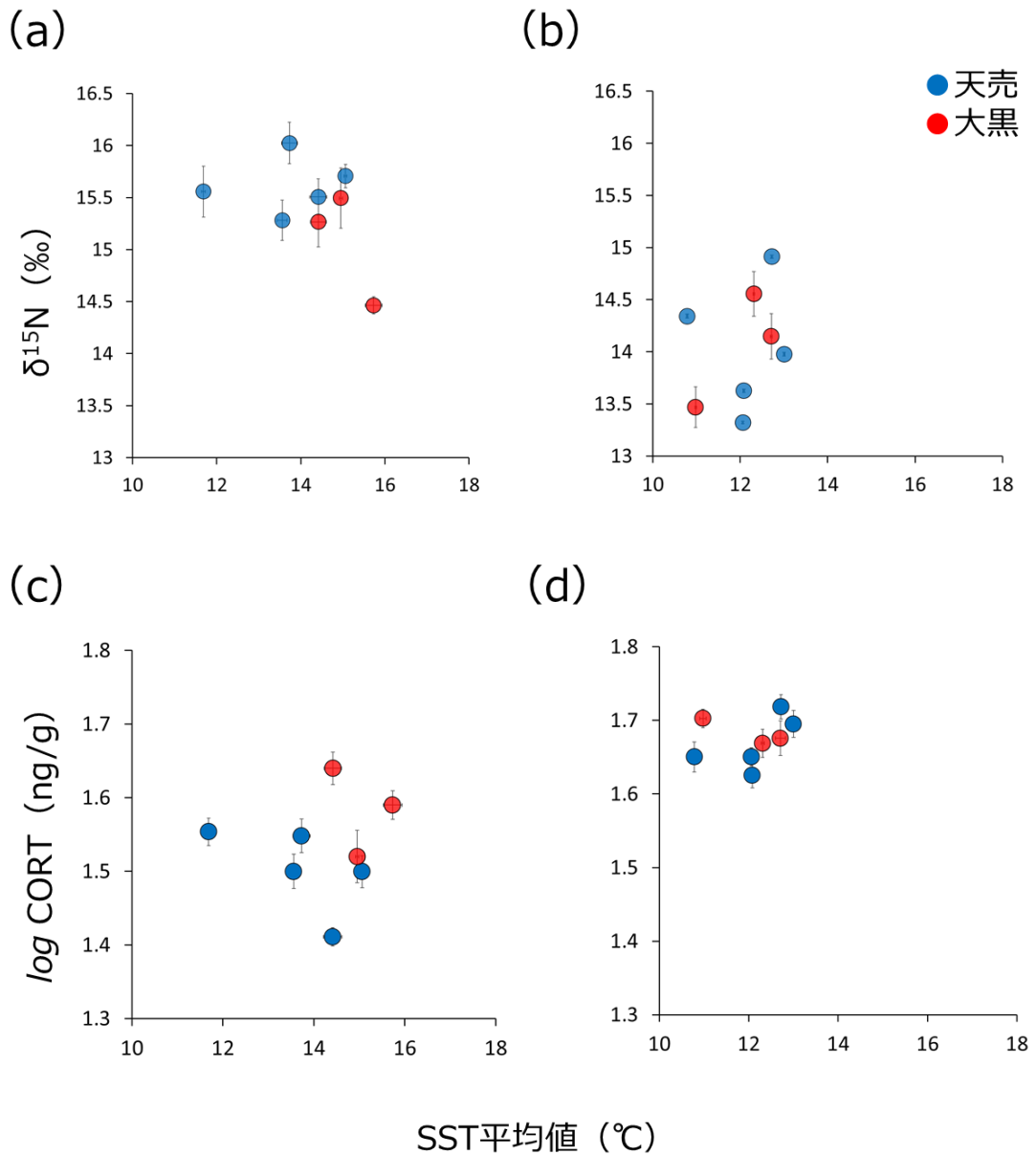


図 4-8. 天売島と大黒島のウトウにおける、秋季および冬季 SST と羽の $\delta^{15}\text{N}$ およびコルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) 秋季 SST と風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ 、(b) 冬季 SST と胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ 、(c) 秋季 SST と風切羽の CORT 濃度、(d) 冬季 SST と胸羽の CORT 濃度の結果を示す。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

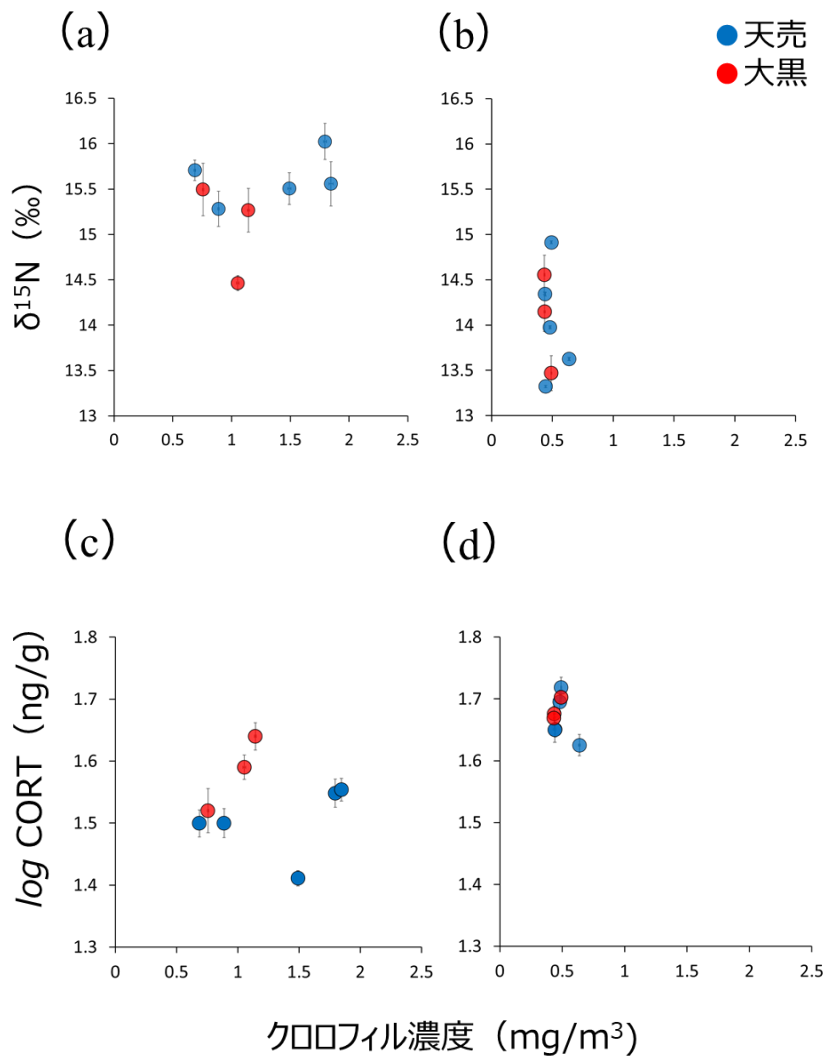


図 4-9. 天売島のウトウにおける、秋季および冬季クロロフィル濃度と羽の $\delta^{15}\text{N}$ およびコルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) 秋季クロロフィル濃度と風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ 、(b) 冬季クロロフィル濃度と胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ 、(c) 秋季クロロフィル濃度と風切羽の CORT 濃度、(d) 冬季クロロフィル濃度と胸羽の CORT 濃度の結果を示す。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

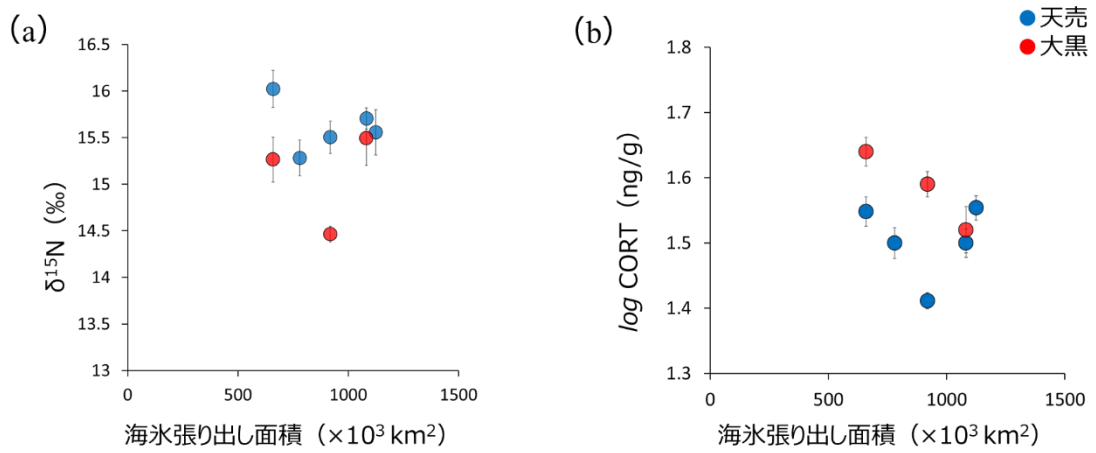


図 4-10 . 天売島と大黒島のウトウにおける、3 月のオホーツク海の海水張り出し面積と風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ およびコルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) 3 月の海水張り出し面積と $\delta^{15}\text{N}$ 、(b) 3 月の海水張り出し面積と羽の CORT 濃度の結果を示す。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

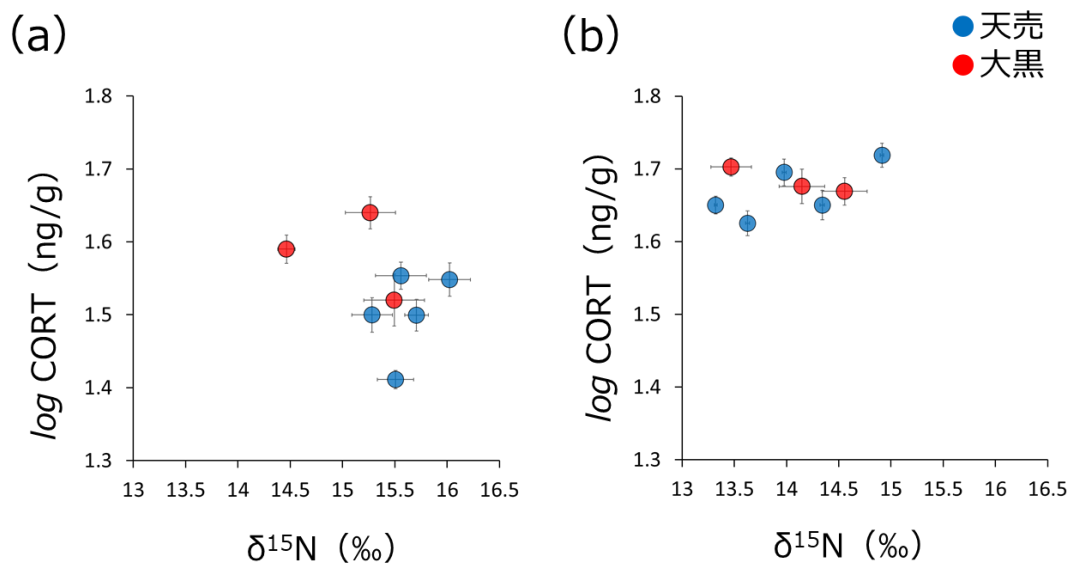


図 4-11. 羽の $\delta^{15}\text{N}$ とコルチコステロン (CORT) 濃度の関係。(a) 風切羽の $\delta^{15}\text{N}$ と CORT 濃度、(b) 胸羽の $\delta^{15}\text{N}$ と CORT 濃度の結果を示す。各データポイントは各調査年の平均値と標準誤差を示す。

第5章 総合考察

5-1. 本研究の成果のまとめ

本博士論文では、海洋環境の年変動や利用海域の季節的变化に伴って、繁殖期および非繁殖期のウトウ成鳥の生理的ストレス状態が年・季節変動することを明らかにした。

繁殖期では、餌荷重、餌荷エネルギー量、血中コルチコステロン（CORT）濃度に年変動が見られた（図 2-2、図 2-3 および図 2-4）。また、餌荷に占める特定の餌種の重量比がウトウの餌荷重に影響していることが示された（図 2-6）。さらに、太平洋十年規模振動（PDO）の夏季の平均値の上昇とともに、太平洋東西のウトウの餌荷重およびそのエネルギー量が有意に減少し、その餌荷重およびそのエネルギー量の減少は、ウトウ成鳥の血中 CORT 濃度の上昇と有意な関係にあった（図 2-8c、図 2-10c および図 2-12）。これらのことから、太平洋広域の海洋環境変動は、太平洋東西のウトウの餌の利用可能性の変化を介して、それぞれの地域で繁殖しているウトウ成鳥の生理的ストレス状態に同じ方向性の影響を与えていることが明らかになった。これらの結果は、CORT 濃度測定による生理的ストレス状態の評価が、これまで困難とされてきた海洋環境変動が海鳥成鳥に与える影響を評価する上で有効な手法であることを示していると考えられる。

非繁殖期では、秋と冬に換羽する風切羽と胸羽の間で $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 、および CORT 濃度にそれぞれ有意な差が認められた（図 3-8）。太平洋西部のウトウは繁殖を終えると北上して秋にはオホーツク海周辺の海域を利用し、その後は

南下して冬には朝鮮半島沖・新潟県沖の日本海を利用していた（図 3-1）。ウトウの $\delta^{15}\text{N}$ は冬よりも秋のほうが高く、CORT 濃度は冬よりも秋のほうが低かった（図 3-8）。秋のオホーツク海ではブルーム（植物プランクトンの大量発生）が生じるため、ウトウが好んで捕食する浮魚の利用可能性が高かったと考えられる。季節間での利用海域の違いが、非繁殖期のウトウの生理的ストレス状態の季節変化に影響している可能性が示唆された。非繁殖期の CORT 濃度には年変動も認められたが（図 4-6）、PDO を含む複数の環境指標との間にはいずれも有意な関係は示されず（図 4-7 から図 4-10）、非繁殖期のウトウの生理的ストレス状態の変動要因を特定することはできなかった。

5-2. 繁殖期と非繁殖期での生理的ストレス状態の年変動の比較

本研究では、繁殖期と非繁殖期（秋・冬）の両方について生理的ストレス状態の年変動があることを明らかにした（図 2-4 および図 4-6）。ここでは両方の結果が得られた天売島について、年変動の程度を比較し、年変動の程度に季節間で差が生じた原因を考察する。

各季節の CORT 濃度の年平均値のばらつき度合い比較するために年平均値の変動係数（CV）を計算したところ、繁殖期の血中 CORT 濃度の CV は 26.4 %、風切羽（秋）の CORT 濃度の CV は 3.8 %、胸羽（冬）の CORT 濃度の CV は 2.3 %であった。年平均値の CV は非繁殖期よりも繁殖期のほうが大きく、また非繁殖期では冬よりも秋のほうが大きかった。ただし、血中 CORT 濃度と羽の CORT 濃度が反映する生理的ストレス状態の時間スケールは異なるため、それぞれの CORT 濃度を比較する上では注意が必要である（血中 CORT 濃度：約 2

週間 (Kitaysky et al. 2001)、風切羽先端 25 mm の CORT 濃度：約 10 日 (Will et al. 2015)、胸羽全長の CORT 濃度：約 25 日間 (Will et al. 2014))。

非繁殖期に比べて繁殖期で年変動が大きかった理由として、繁殖期のウトウの生理的ストレス状態は、限られた採餌行動圏での餌の利用可能性の年変動の影響を強く受けていることが考えられる。一般に、繁殖期は、鳥類のエネルギー消費が一年の中で特に大きくなる時期である (Bryant 1997)。特に、central place forager である海鳥種においては、採餌に費やす時間や移動範囲が制限されるため、繁殖期の採餌行動圏内の餌の利用可能性は個体の捕食量を大きく左右する (Elliott et al. 2009)。繁殖期の海鳥は、自身の餌だけでなく雛への餌も捕食する必要があるため、利用する餌種の利用可能性が高い時期・海域を選んで繁殖を行うものの、一旦繁殖が始まると採餌行動圏を大きく拡大・変更することは難しい。2 章で詳しく述べたように、天売島のウトウの繁殖期の血中 CORT 濃度は餌荷重や餌種の重量比に現れた天売島周辺の餌の利用可能性の変化に影響されていたと考えられる。また、繁殖期にはその限られた採餌行動圏内に多くの個体が集中するため種内競争が激しくなっていた可能性も考えられる。一方、非繁殖期は、繁殖地に拘束される必要がないため、利用海域に餌の利用可能性が低下した場合には、採餌場所を柔軟に変更することで餌不足を回避し、結果的に生理的ストレス状態の年変動が小さかったのかもしれない。

繁殖期や秋と比較して、冬のウトウの生理的ストレス状態は年変動が小さいことが明らかになった。その理由として、繁殖期や秋は、餌の利用可能性が海洋環境変動やブルームの大きさやタイミングに強く影響を受けて年変動することで、ウトウ成鳥の CORT 濃度にも比較的大きな年変動が生じたことが考えら

れる。一方、冬にはブルームは生じないため、餌の利用可能性の年変動が小さく、ウトウの生理的ストレス状態の年変動も小さかった可能性が考えられた。ただし、非繁殖期のウトウの利用する餌種は不明であり、その餌種の資源量がどのような環境要因によって決定されているかについて明らかにすることは今後の課題である。

5-3. 海洋環境変動が海鳥成鳥の生理的ストレス状態に与える影響に関する先行研究との比較

1章で詳しく述べたように海鳥の個体数変動を予測する上で、海洋環境変動が海鳥成鳥の生理的ストレス状態に与える影響を評価することは重要な課題であるが、これまで関連研究は少ない。この節では、3年以上にわたって海鳥成鳥の CORT の年変動をモニタリングした研究のうち、海洋環境変動と CORT 濃度との関係性を評価した研究（7例、表 5-1）をレビューし、本博士論文で得られた成果と比較した。

本研究では、夏季 PDO 指数と繁殖期における太平洋東西のウトウ成鳥の CORT 濃度間に正の関係が示された（図 2-13c）。先行研究では、7例のうち3例で、PDO 変動がベーリング海で繁殖する海鳥の CORT 濃度に与える影響を評価している。コウミスズメ *Aethia pusilla* では、PDO 指数の上昇に伴って、餌中のカイアシ類の重量比の低下および血中 CORT 濃度の上昇が示された（Dorresteijn et al. 2012）。一方、アカアシミツユビカモメでは、PDO 指数が上昇した場合に、繁殖期および非繁殖期の CORT 濃度が低くなるという結果が示された（Will et al. 2018）。この結果に関する詳細なプロセスは明らかでないも

の、PDO の変動と関連がある気候要素（例えばアリューシャン低気圧）の変化が餌の利用可能性に影響していると考えられている（Will et al. 2018）。ミツユビカモメでは、ベーリング海の複数の繁殖地域で PDO 指数と冬の海氷面積の変動と CORT 濃度の関係が評価されており、繁殖地域によって温暖な年ほど CORT 濃度が高くなる地域と低くなる地域があったことから、海洋環境変動が生理的ストレス状態へ与える影響は地域によって異なることを示している（Satterthwaite et al. 2012）。これらの研究はいずれも、PDO 変動が海鳥の生理的ストレス状態に関係していることを示している。しかし、PDO 変動は北太平洋広域で生じる海洋環境変動であるのに対し、海鳥の生理的ストレス状態との関係性を評価した研究は太平洋東部（ベーリング海）に偏っている。本博士論文は、太平洋東部および西部の両方で繁殖するウトウ成鳥を対象にして PDO 変動が生理的ストレス状態に与える影響を評価し、ウトウの生理的ストレス状態は PDO 指数の上昇によって東西どちらの繁殖地域においても高くなる傾向をもつことを示した点で特色がある。

本研究では、オホーツク海における春の海氷張り出し面積とウトウ（太平洋西部）の秋の CORT 濃度には関係が認められなかった（図 4-10）。しかし、寒冷な地域に分布する海鳥にとって海氷変動は重要な環境変動要因であり、海氷と海鳥の CORT 濃度の関係性を評価した研究が複数存在する。ベーリング海北部での繁殖期の調査では、春の海氷密接度と 5 種の海鳥（ミツユビカモメ、ハシブトウミガラス、ウミガラス、エトロフウミスズメ、コウミスズメ）の血中 CORT 濃度に負の関係が示されている（Will et al. 2020）。非繁殖期も同様に、秋の海氷張り出し面積と風切羽の CORT 濃度間に負の関係が示され、海氷の

消失が繁殖期および非繁殖期の生理的ストレス状態に負の影響を与えているとされている (Takahashi et al. 2021)。一方、ベーリング海南東部のハシブトウミガラスでは、海底水温と CORT 濃度に負の関係が示されており、温暖年ほど生理的ストレス状態が低くなることが示唆されている (Kokubun et al. 2018)。繁殖地域によって海洋環境変動がハシブトウミガラスの生理的ストレス状態に与える影響が異なる理由として、利用する餌種の違いが挙げられる。北部の個体は冷水性魚類 (イカナゴやカラフトシシャモ) を、南東部の個体は暖水性魚類 (スケトウダラ *Gadus chalcogrammus*) を主な餌種として利用するため、ベーリング海の環境変動はそれぞれの繁殖地域の餌の利用可能性に対して異なる影響を与えると考えられる。これらの研究が示すように、同種であっても、海洋環境変動が海鳥成鳥の生理的ストレス状態に与える影響は繁殖地または繁殖地域によって異なる可能性があり、その影響の違いを明らかにするためには海洋環境変動が生理的ストレス状態に影響するプロセスにも注目する必要がある。本博士論文では、ウトウが利用する餌種は太平洋東西で異なるものの、それぞれの地域でのウトウにとっての主要な餌種の利用可能性は PDO 指数の上昇によって低下することが示されており、結果として東西どちらの繁殖地域においても PDO 指数の上昇が生理的ストレス状態の上昇と関係していたと考えられた。

以上に挙げた研究はすべて北太平洋域に分布する海鳥を対象にした研究だが、1 例だけ、北大西洋西部のコシジロウミツバメを対象にして NAO (北大西洋変動) の指数と $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度の関係を評価した研究がある (Fairhurst et

al. 2015)。しかし、この研究では NAO と $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度には有意な関係は認められなかったと報告されている。

さらに、本研究は海洋環境の年変動と生理的ストレス状態の関係の評価に加えて、非繁殖期の生理的ストレス状態の季節的な変化についても着目し、ウトウの生理的ストレス状態が秋に低く、冬に高くなる傾向があることを示した(図 3-8)。先行研究では、非繁殖期に換羽する羽の CORT 濃度を測定した例は存在するが (Kouwenberg et al. 2016, Will et al. 2018)、異なる時期に換羽する複数の種類の羽同士で CORT 濃度の値を比較した研究はまだ報告されていない。そのため本研究は、海鳥において初めて、渡りに伴う利用海域と生理的ストレス状態の季節的な変化の関連性を示した点で特徴的である。

以上のように、本研究では海洋環境変動とウトウの生理的ストレス状態の関係を評価した。それに加えて、本研究の特色として、餌種の環境応答や餌荷重を決定する要因についても解析を行い、海洋環境変動が海鳥成鳥の生理的ストレス状態に影響する過程について、より詳細に明らかにすることができた。ただし、上記の先行研究が示すように、海洋環境変動が海鳥成鳥の生理的ストレス状態に与える影響は、繁殖地または繁殖地域ごとの海洋環境や餌種の違いによって、種間もしくは繁殖地域間で異なる可能性が十分に考えられ、今後も慎重な議論が必要である。

5-4. 今後の課題

本博士論文では、海洋環境変動がウトウの採餌環境および生理的ストレス状態に与える影響を評価した。その結果、繁殖期では、PDO 指数の上昇が採餌環

境の変化を介して、ウトウの餌荷重・餌荷エネルギー量の低下および CORT 濃度の上昇を引き起こすことが示された。生理的ストレス状態の高い状態が慢性化すると、繁殖期以降の個体の生存率を低下させることが他種の海鳥で報告されている (Kitaysky et al. 2007, Kitaysky et al. 2010)。しかし、本研究では、CORT 濃度がウトウの生存率に与える影響は明らかにできていない。CORT 濃度変化の個体群レベルでの影響を明らかにするためには、長期的な生存率調査を並行して行うことによって、繁殖期のウトウの生理的ストレス状態が繁殖期以降の生存率にどのように影響しているかを評価する必要がある。

非繁殖期では、ウトウの $\delta^{15}\text{N}$ (食性) および CORT 濃度に年変動が確認された。しかし、今回使用した 4 つの海洋環境指標とウトウの $\delta^{15}\text{N}$ および CORT 濃度の関係は示されず、CORT の年変動の要因を特定することはできなかった。今回の研究では調査年が 5 年と、PDO 変動などの影響を捉えるには短すぎた可能性があり、今後、羽の CORT 濃度の長期な評価が必要である。とくに非繁殖期の調査は、PDO が正位相のときにのみ行われており、PDO が負位相である期間を含む長期的な調査が必要である。また、現段階では、非繁殖期のウトウの餌に関する情報は乏しく、炭素・窒素安定同位体比のデータをもとに食性の変化を考察している。しかし、安定同位体比のベースラインは年によって変動するため、生態系の低次に位置する生物種 (例えば動物プランクトン) やウトウが実際に捕食したと思われる餌種の安定同位体比に関する情報も併せて考察する必要がある。ただし、ウトウが非繁殖期に利用している海域では、それらの生物種の安定同位体比に関する情報が少ない。今後は、年ごとの安定同位体比のベースラインの変動の調査もしくは非繁殖期のウトウが実際に捕食

している餌種の特定を行うことで、非繁殖期のウトウを取り巻く採餌環境の変化とウトウの生理的ストレス状態についてより詳細な理解が可能になるだろう。

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ことは従来困難であると考えられてきたが、本研究の成果として、CORT 濃度の測定は海洋環境変動が海鳥成鳥の生理的ストレス状態に与える影響を評価する上で有効な手法であることが示された。また、非繁殖期の異なる時期に生え変わる羽の CORT 濃度を測定し、それぞれの羽の CORT 濃度と渡り経路に関する知見を組み合わせることによって、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可能性が示された。本研究で得られたこれらの成果は、ウトウだけでなく様々な種類の海鳥に適用することが可能であり、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生理的ストレス状態を示す CORT 濃度の今後の活用が期待される。

5-5. 表

表 5-1. 海洋環境変動と海鳥成鳥の生理的ストレス状態の関係を評価した研究一覧。

種名	調査場所	繁殖地	調査期間 (調査年数)	調査地・ 調査年数	期間		海洋環境指標	海鳥の生理生態への影響			備考	文献
					BR	NBR		採卵環境 の $\delta^{15}N$	イソトレン			
Rhinoceros auklet <i>Cerorhinca monocerata</i>	日本・アラスカ沿岸	5	2003-2019 (9)	14	x		PDO- SSTa	+	-*	*PDOのみ影響		
Least auklet <i>Aethia pusilla</i>	ベーリング海	2	2003-2009 (5)	10	x		PDO-	+	-			Dorresteijn et al. 2012
Leach's Storm-petrel <i>Oceanodroma leucorhoa</i>	北大西洋西部 (生体および標本)	4	1859-20012 (63)	NA	x		NAO	0	0			Fairhurst et al. 2015
Red-legged kittiwake <i>Rissa brevirostris</i>	ベーリング海 (生体および標本)	NA	1913-2016 (24)	24	x		PDO-	+/-*	+	*タイムスケールによって異なる		Will et al. 2018
Black-legged kittiwake <i>Rissa tridactyla</i>	ベーリング海	6	1913-2016 (27)	27	x		PDO- Sea ice+	+	+	$\delta^{15}N$ の上昇は海鳥の栄養状態の悪化を反映		
Thick-billed murre <i>Uria lomvia</i>	ベーリング海	1	1996-2009 (12)	36	x		PDO- Sea ice+		+/-*	*繁殖地によって異なる		Satterthwaite et al. 2012
Thick-billed murre <i>Uria lomvia</i>	ベーリング海	1	2003-2015 (10)	10	x		Temperature+		-			Kokubun et al. 2018
Thick-billed murre <i>Uria lomvia</i>	ベーリング海	1	1996-2018 (7)	7	x		Sea ice+		-	-		Takahashi et al. 2021
5 species Black-legged kittiwake <i>Rissa tridactyla</i> Thick-billed murre <i>Uria lomvia</i> Common murre <i>Uria aalge</i> Crested auklet <i>Aethia cristatella</i> Least auklet <i>Aethia pusilla</i>	ベーリング海	1	2016-2019 (4)	4	x		Sea ice+	+	+	-		Will et al. 2020

注 1) 期間の BR、NBR は、それぞれ繁殖期、非繁殖期を示す。

注 2) +/- の符号は、各指標の上昇（増加）または低下（減少）傾向を示す。

謝辞

本研究を行うにあたり、野外調査の計画・実施から論文執筆に至るまで、懇切丁寧なご指導・ご鞭撻を賜った国立極地研究所・総合研究大学院大学の准教授高橋晃周博士に深く感謝いたします。本博士論文の執筆にあたり、多大なご指導・ご鞭撻を賜った北海道大学の綿貫豊教授、名城大学の新妻靖章教授に深く感謝いたします。国立極地研究所・総合研究大学院大学の渡辺佑基准教授と國分互彦助教には、データ解析や論文執筆の過程でご指導いただくとともに、本論文の審査では多くのご助言を賜りました。ここに深く感謝いたします。また、本研究に関して終始多大なるご助言を賜りましたアラスカ大学フェアバンクス校の Alexander S. Kitaysky 教授に心より御礼申し上げます。

本研究の野外調査は、北海道大学との共同研究の一環として行われました。調査地では、山本真理子氏、梅山愛加氏をはじめとする北海道大学水産学部・大学院水産科学研究院および名城大学の多くの学生に調査、生活などの面で多大なご協力を賜りました。ここに厚く感謝いたします。天売島での生活で大変お世話になった青塚松寿氏、青塚洋子氏、日下部美憲氏、斉藤暢氏にも、ここに深く感謝いたします。

本研究の分析実験は、アラスカ大学フェアバンクス校の Alexis Will 博士、名城大学の谷日向子氏、永谷奈央氏に長期に渡ってご指導いただきました。深く御礼申し上げます。

東北大学の塩見こずえ助教、東邦大学の伊藤元裕准教授、国立極地研究所の Jean-Baptiste Thiebot 博士、伊藤健太郎博士、北海道大学の佐藤信彦博士、大門

純平氏には、日々の研究生活および野外調査にあたって多くのご助言を賜りました。心より感謝申し上げます。

国立極地研究所・総合研究大学院大学の教員と事務職員の皆様、そして総合研究大学院大学の先輩・同期・後輩の皆様には、日ごろの学生生活や野外調査、データ解析そして論文執筆に至るまで、多くのご支援を賜りました。厚く感謝いたします。

最後に、大切な友人である與那嶺まこ氏、在学中の生活面をサポートしてくださった叔母、そして長かった学生生活を沖縄から暖かく辛抱強く見守り支えてくださった両親と祖父母に深く感謝いたします。

本研究の野外調査は、国立極地研究所動物実験委員会における動物倫理面での確認と、各国関係省庁からの許可を得て、関係法令を遵守して実施されたものです。

引用文献

- Barrett RT, Erikstad KE, Sandvik H, Myksovoll M, Jenni-Eiermann S, Kristensen DL, Moum T, Reiertsen TK, Vikebø F (2015) The stress hormone corticosterone in a marine top predator reflects short-term changes in food availability. *Ecol Evol* 5:1306–1317.
- Becker BH, Newman SH, Inglis S, Beissinger SR (2007) Diet–Feather Stable Isotope ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$) Fractionation in Common Murres and Other Seabirds. *Condor* 109:451.
- von Biela V, Arimitsu M, Piatt J, Heflin B, Schoen SK Trowbridge J, Clawson C (2019) Extreme reduction in nutritional value of a key forage fish during the Pacific marine heatwave of 2014–2016. *Mar Ecol Prog Ser* 613:171–182.
- Borstad G, Crawford W, Hipfner JMJ, Thomson R, Hyatt K (2011) Environmental control of the breeding success of rhinoceros auklets at Triangle Island, British Columbia. *Mar Ecol Prog Ser* 424:285–302.
- Bortolotti GR, Marchant TA, Blas J, German T (2008) Corticosterone in feathers is a long-term, integrated measure of avian stress physiology. *Funct Ecol* 22:494–500.
- Bridge ES (2004) The effects of intense wing molt on diving in alcids and potential influences on the evolution of molt patterns. *J Exp Biol* 207:3003–3014.
- Brooke MDL (2004) The food consumption of the world's seabirds. *Proc R Soc B Biol Sci* 271:246–248.
- Bryant DM (1997) Energy expenditure in wild birds. *Proc Nutr Soc* 56:1025–1039.
- Burger AE, Wilson RP, Garnier D, Wilson M-PT (1993) Diving depths, diet, and underwater foraging of Rhinoceros Auklets in British Columbia. *Can J Zool* 71:2528–2540.
- Burke CM, Montevecchi WA (2018) Taking the Bite Out of Winter: Common Murres (*Uria aalge*) Push Their Dive Limits to Surmount Energy Constraints. *Front Mar Sci* 5:1–13.
- Chavez FP, Ryan J, Lluch-Cota SE, Niquen CM (2003) From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* (80-) 299:217–221.
- Cunningham J, Elliott K, Cottenie K, Hatch S, Jacobs S (2018) Individual foraging

- location, but not dietary, specialization: implications for rhinoceros auklets as samplers of forage fish. *Mar Ecol Prog Ser* 605:225–240.
- Cury PM, Boyd IL, Bonhommeau S, Anker-Nilssen T, Crawford RJM, Furness RW, Mills JA, Murphy EJ, Österblom H, Paleczny M, Piatt JF, Roux JP, Shannon L, Sydeman WJ (2011) Global seabird response to forage fish depletion - One-third for the birds. *Science* (80-) 334:1703–1706.
- Cairns DK (1987) Seabirds as Indicators of Marine Food Supplies. *Biol Oceanogr* 5:261–271.
- 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.
- Davoren GK, Montevecchi WA, Anderson JT (2002) Scale-dependent associations of predators and prey: Constraints imposed by flightlessness of common murre. *Mar Ecol Prog Ser* 245:259–272.
- Dorresteijn I, Kitaysky AS, Barger C, Benowitz-Fredericks ZM, Byrd G V., Shultz M, Young R (2012) Climate affects food availability to planktivorous least auklets *Aethia pusilla* through physical processes in the southeastern Bering Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 454:207–220.
- Dunn RE, Wanless S, Daunt F, Harris MP, Green JA (2020) A year in the life of a North Atlantic seabird: behavioural and energetic adjustments during the annual cycle. *Sci Rep* 10:1–11.
- Elliott KH, Gaston AJ (2014) Dive behaviour and daily energy expenditure in Thick-billed Murre *Uria lomvia* after leaving the breeding colony. *Mar Ornithol* 42:183–189.
- Elliott KH, Woo KJ, Gaston AJ, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Davoren GK (2009) Central-place foraging in an arctic seabird provides evidence for Storer-Ashmole's halo. *Auk* 126:613–625.
- Fairhurst GD, Bond AL, Hobson KA, Ronconi RA (2015) Feather-based measures of stable isotopes and corticosterone reveal a relationship between trophic position and physiology in a pelagic seabird over a 153-year period. *Ibis (Lond 1859)* 157:273–283.
- Fairhurst GD, Marchant TA, Soos C, Machin KL, Clark RG (2013) Experimental relationships between levels of corticosterone in plasma and feathers in a free-

living bird. *J Exp Biol* 216:4071–4081.

- Fayet AL, Freeman R, Anker-Nilssen T, Diamond A, Erikstad KE, Fifield D, Fitzsimmons MG, Hansen ES, Harris MP, Jessopp M, Kouwenberg AL, Kress S, Mowat S, Perrins CM, Petersen A, Petersen IK, Reiertsen TK, Robertson GJ, Shannon P, Sigurðsson IA, Shoji A, Wanless S, Guilford T (2017) Ocean-wide Drivers of Migration Strategies and Their Influence on Population Breeding Performance in a Declining Seabird. *Curr Biol* 27:3871-3878.e3.
- Frederiksen M, Edwards M, Mavor RA, Wanless S (2007) Regional and annual variation in black-legged kittiwake breeding productivity is related to sea surface temperature. *Mar Ecol Prog Ser* 350:137–143.
- Gagne TO, David Hyrenbach K, Hagemann ME, Van Houtan KS (2018) Trophic signatures of seabirds suggest shifts in oceanic ecosystems. *Sci Adv* 4:1–9.
- Gaston, AJ, & Jones, IL (1998) *The auks: alcidæ*. Oxford University Press, USA.
- Goutte A, Angelier F, Welcker J, Moe B, Clément-Chastel C, Gabrielsen GW, Bech C, Chastel O (2010) Long-term survival effect of corticosterone manipulation in Black-legged kittiwakes. *Gen Comp Endocrinol* 167:246–251.
- Gutowsky SE, Gutowsky LFG, Jonsen ID, Leonard ML, Naughton MB, Romano MD, Shaffer SA (2014) Daily activity budgets reveal a quasi-flightless stage during non-breeding in Hawaiian albatrosses. *Mov Ecol* 2:1–14.
- Hamer KC, Schreiber EA, Burger J (2002) Breeding biology, life histories, and life history–environment interactions in seabirds. In: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of marine birds*. CRC press, Boca Raton, FL.
- Hedd A, Bertram DF, Ryder JL, Jones IL (2006) Effects of interdecadal climate variability on marine trophic interactions: Rhinoceros auklets and their fish prey. *Mar Ecol Prog Ser* 309:263–278.
- Hipfner JM, McFarlane-Tranquilla L, Addison BA, Hobson KA (2013) Trophic responses to the hatching of offspring in a central-place foraging seabird. *J Ornithol* 154:965–970.
- Hipfner JM, Prill MM, Studholme KR, Domalik AD, Tucker S, Jardine C, Maftei M, Wright KG, Beck JN, Bradley RW, Carle RD, Good TP, Hatch SA, Hodum PJ, Ito M, Pearson SF, Rojek NA, Slater L, Watanuki Y, Will AP, Bindoff AD, Crossin GT, Drever MC, Burg TM (2020) Geolocator tagging links distributions in the

- non-breeding season to population genetic structure in a sentinel North Pacific seabird. PLoS One 15:e0240056.
- Hobson KA, Alisauskas RT, & Clark RG (1993) Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. The Condor 95(2): 388-394.
- Hobson KA, Piatt JF, Pitocchelli J (1994) Using Stable Isotopes to Determine Seabird Trophic Relationships. J Anim Ecol 63:786.
- 石垣富夫・中道克夫 (1958) ホッケの研究 (VI) —行動, 食性および棲息条件—. 北水試月報 15: 4–13.
- Ito M, Minami H, Tanaka Y, Watanuki Y (2009) Seasonal and inter-annual oceanographic changes induce diet switching in a piscivorous seabird. Mar Ecol Prog Ser 393:273–284.
- Jenni-Eiermann S, Glaus E, Gruebler M, Schwabl H, Jenni L (2008) Glucocorticoid response to food availability in breeding barn swallows (*Hirundo rustica*). Gen Comp Endocrinol 155:558–565.
- Jenni-Eiermann S, Helfenstein F, Vallat A, Glauser G, Jenni L (2015) Corticosterone: Effects on feather quality and deposition into feathers. Methods Ecol Evol 6:237–246.
- Kalia V, Schuur SS, Hobson KA, Chang HH, Waller LA, Hare SR, Gribble MO (2021) Relationship between the Pacific Decadal Oscillation (PDO) and persistent organic pollutants in sympatric Alaskan seabird (*Uria aalge* and *U. lomvia*) eggs between 1999 and 2010. Chemosphere 262:127520.
- Kato A, Watanuki Y, Naito Y (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 AS, Kitaiskaia E V., Wingfield JC, Piatt JF (2001) Dietary restriction causes chronic elevation of corticosterone and enhances stress response in red-legged kittiwake chicks. J Comp Physiol - B Biochem Syst Environ Physiol 171:701–709.
- Kitaysky AS, Piatt JF, Hatch SA, Kitaiskaia E V., Benowitz-Fredericks ZM, Shultz MT, Wingfield JC (2010) Food availability and population processes: severity of nutritional stress during reproduction predicts survival of long-lived seabirds.

Funct Ecol 24:625–637.

- Kitaysky AS, Piatt JF, Wingfield JC (2007) Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 352:245–258.
- Kokubun N, Takahashi A, Paredes R, Young RC, Sato NN, Yamamoto T, Kikuchi DM, Kitaiskaia E V., Ito M, Watanuki Y, Will AP, Lauth R, Romano MD, Kitaysky AS (2018) Inter-annual climate variability affects foraging behavior and nutritional state of thick-billed murre breeding in the southeastern Bering Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 593:195–208.
- Kouwenberg AL, Hipfner JM, McKay DW, Storey AE (2016) Corticosterone levels in feathers and blood of rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata* are affected by variation in environmental conditions. *Mar Biol* 163:1–11.
- 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.
- Kuroki M, Kato A, Watanuki Y, Niizuma Y, Takahashi A, Naito Y (2003) Diving behavior of an epipelagically feeding alcid, the Rhinoceros Auklet (*Cerorhinca monocerata*). *Can J Zool* 81:1249–1256.
- Liu S, Liu Y, Alabia ID, Tian Y, Ye Z, Yu H, Li J, Cheng J (2020) Impact of Climate Change on Wintering Ground of Japanese Anchovy (*Engraulis japonicus*) Using Marine Geospatial Statistics. *Front Mar Sci* 7:1–15.
- Magozzi S, Yool A, Vander Zanden HB, Wunder MB, Trueman CN (2017) Using ocean models to predict spatial and temporal variation in marine carbon isotopes. *Ecosphere* 8.
- Mantua NJ, Hare SR, Zhang Y, Wallace JM, Francis RC (1997) A Pacific Interdecadal Climate Oscillation with Impacts on Salmon Production. *Bull Am Meteorol Soc* 78:1069–1079.
- Mustapha MA, Sei-Ichi S, Lihan T (2009) Satellite-measured seasonal variations in primary production in the scallop-farming region of the Okhotsk Sea. *ICES J Mar Sci* 66:1557–1569.
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 4:133–142.
- Nielsen JM, Rogers LA, Brodeur RD, Thompson AR, Auth TD, Deary AL,

- Duffy-Anderson JT, Galbraith M, Koslow JA, Perry RI (2021) Responses of ichthyoplankton assemblages to the recent marine heatwave and previous climate fluctuations in several Northeast Pacific marine ecosystems. *Glob Chang Biol* 27:506–520.
- Niizuma Y, Takahashi A, Kuroki M, Watanuki Y (1999) Sexing by External Measurements of Adult Rhinoceros Auklets Breeding on Teuri Island. *Japanese J Ornithol* 48:145–150.
- Okado J, Koshino Y, Kudo H, Watanuki Y (2020) Consumption of juvenile chum salmon by a seabird species during early sea life. *Fish Res* 222:105415.
- Okado J, Ito M, Hasebe M, Shoji A, Hayashi H, Sato N, Koshino , Watanabe K, Kuwae T, Watanuki Y (2021) Differences in rhinoceros auklet diet and chick body mass at 4 breeding sites in Hokkaido. *Japanese J Ornithol* 70:37–52.
- Orben RA, Kokubun N, Fleishman AB, Will AP, Yamamoto T, Shaffer SA, Paredes R, Takahashi A, Kitaysky AS (2018) Persistent annual migration patterns of a specialist seabird. *Mar Ecol Prog Ser* 593:231–245.
- Van Pelt TI, Piatt JF, Lance BK, Roby DD (1997) Proximate composition and energy density of some North Pacific forage fishes. *Comp Biochem Physiol - A Physiol* 118:1393–1398.
- 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.
- Pyle P (2009) Age determination and molt strategies in North American alcids. *Mar Ornithol* 37:219–226.
- Radchenko VI, Dulepova EP, Figurkin AL, Katugin ON and others (2010) Status and trends of the Sea of Okhotsk region, 2003-2008. In: McKinnell SM, Dagg MJ (eds) *Marine ecosystems of the North Pacific Ocean, 2003-2008*. PICES Spec Pub 4, Sidney, p 268–299.
- Romero LM (2004) Physiological stress in ecology: Lessons from biomedical research. *Trends Ecol Evol* 19:249–255.
- Sapolsky RM, Romero LM, Munck AU (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr Rev* 21:55–89.

- Satterthwaite WH, Kitaysky AS, Mangel M (2012) Linking climate variability, productivity and stress to demography in a long-lived seabird. *Mar Ecol Prog Ser* 454:221–235.
- Shimabukuro U, Takahashi A (2020) Seasonal changes in diving and flying activities of rhinoceros auklets *cerorhinca monocerata* throughout the non-breeding period. *Mar Ornithol* 48:289–295.
- Sorenson GH, Dey CJ, Madliger CL, Love OP (2017) Effectiveness of baseline corticosterone as a monitoring tool for fitness: a meta-analysis in seabirds. *Oecologia* 183:353–365.
- 水産資源研究所 (2020) 令和 2 (2020) 年度ホッケ道北系群の資源評価.
- Sydeman WJ, Thompson SA, Kitaysky A (2012) Seabirds and climate change: Roadmap for the future. *Mar Ecol Prog Ser* 454:107–117.
- Takahashi A, Ito M, Suzuki Y, Watanuki Y, Thiebot JB, Yamamoto T, Iida T, Trathan P, Niizuma Y, Kuwae T (2015) Migratory movements of rhinoceros auklets in the northwestern Pacific: Connecting seasonal productivities. *Mar Ecol Prog Ser* 525:229–243.
- 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, Thiebot JB, Will A, Tsukamoto S, Merkel B, Kitaysky A (2021) Breeding together, wintering an ocean apart: Foraging ecology of the northern Bering Sea thick-billed and common murrelets in years of contrasting sea-ice conditions. *Polar Sci* 27:100552.
- Thayer JA, Bertram DF, Hatch SA, Hipfner MJ, Slater L, Sydeman WJ, Watanuki Y (2008) Forage fish of the Pacific Rim as revealed by diet of a piscivorous seabird: synchrony and relationships with sea surface temperature. *Can J Fish Aquat Sci* 65:1610–1622.
- Thiebot JB, Pinaud D (2010) Quantitative method to estimate species habitat use from light-based geolocation data. *Endanger Species Res* 10:341–353.
- Umeyama A, Niizuma Y, Shirai M (2021) Field and laboratory metabolism and thermoregulation in rhinoceros auklets. *PeerJ* 9:e11460.

- Vermeer K, Devito K (1986) Size, caloric content, and association of prey fishes in meals of nestling rhinoceros auklets. *The Murrelet* 67:1.
- Watanuki Y, Ito M (2012) Climatic effects on breeding seabirds of the northern Japan Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 454:183–196.
- 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.
- 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*. *In press*.
- Wikelski M, Cooke SJ (2006) Conservation physiology. *Trends Ecol Evol* 21:38–46.
- Will AP, Suzuki Y, Elliott KH, Hatch SA, Watanuki Y, Kitaysky AS (2014) Feather corticosterone reveals developmental stress in seabirds. *J Exp Biol* 217:2371–2376.
- Will A, Watanuki Y, Kikuchi DM, Sato N, Ito M, Callahan M, Wynne-Edwards K, Hatch S, Elliott K, Slater L, Takahashi A, Kitaysky A (2015) Feather corticosterone reveals stress associated with dietary changes in a breeding seabird. *Ecol Evol* 5:4221–4232.
- Will AP, Kitayskaia E V., Kitaysky AS (2018) Red-legged kittiwake feathers link food availability to environmental changes in the Bering Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 593:261–274.
- Will A, Wynne-Edwards K, Zhou R, Kitaysky A (2019) Of 11 candidate steroids, corticosterone concentration standardized for mass is the most reliable steroid biomarker of nutritional stress across different feather types. *Ecol Evol* 9:11930–11943.
- Will A, Takahashi A, Thiebot JB, Martinez A, Kitayskaia E, Britt L, Nichol D, Murphy J, Dimond A, Tsukamoto S, Nishizawa B, Niizuma Y, Kitaysky A (2020) The breeding seabird community reveals that recent sea ice loss in the Pacific Arctic does not benefit piscivores and is detrimental to planktivores. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 181–182.
- Wingfield JC, Kitaysky AS (2002) Endocrine responses to unpredictable environmental events: Stress or anti-stress hormones? *Integr Comp Biol* 42:600–609.

Zhou X, Sun Y, Huang W, Smol JP, Tang Q, Sun L (2015) The Pacific decadal oscillation and changes in anchovy populations in the Northwest Pacific. *J Asian Earth Sci* 114:504–511.