

学 位 論 文 題 名

Regulation of foraging and food provisioning behavior
of parents and physiological responses of chicks to
intermittent feeding in Streaked Shearwater

（オオミズナギドリにおける給餌行動の調節および
間欠給餌に対するヒナの生理学的応答）

学位論文内容の要旨

背景と目的

外洋性海鳥のミズナギドリ目鳥類の親は、育雛期に餌生物が豊富な海域で採食するため、遠方(数百～一万 km)まで・長期間(数日～数週間)の採食に出かける場合(以下、長距離トリップ)と、ヒナに頻繁に給餌するために繁殖コロニー近くで採食する短距離(数十～数百 km)・短期間(1～数日間)の採食に出かける場合(以下、ショートトリップ)がある。既往研究では、長距離・短距離トリップの選択には親のボデーコンディションが関わっていることが明らかにされた。しかし、最近の研究では、親の性別、つがいの協調行動、ヒナの保有エネルギー・栄養量や絶食に対する生理的応答などが、この選択に密接に関わることが示唆されている。さらに、餌重量当たりのエネルギー効率を高めるため、長距離トリップ後に採食した餌から抽出した胃油をヒナに与えることが知られている、脂質に偏った餌によるヒナへの悪影響も想定される。そこで本研究では、オオミズナギドリ *Calonectris leucomelas* を対象として、長・短距離トリップ要因と考えられる親の給餌行動とヒナの絶食や質の異なる餌に対する生理・生化学的応答に関する検証を試みた。

1. 親の給餌の意思決定に及ぼす要因

自動帰巢記録・体重記録装置を用いて、5 つがいの計 10 個体の帰巢パターン、採食トリップ中の帰

巣時の体重変化、および給餌量の推移を記録し、親の長・短距離トリップの選択に影響を与える要因を解析した。その結果、既往の研究と同様に、親はボデーコンディションが低下するほど長距離トリップを開始する傾向が認められた。さらに、オス親はメス親よりもロングトリップを高い確率で行うことが明らかとなった。一方、ヒナのボデーコンディションや日齢は、モデルをよく説明する要因に含まれた。これらの結果から、従来の研究と同様にトリップ選択は親のボデーコンディションに強く影響を受けるが、親の性別やヒナの状態・日齢も無視できない要因であることを示した。

2. つがい内での協調的な給餌行動とヒナの成長との関係

前述の自動帰巣記録装置を用いて、16 つがい 32 個体の帰巣パターンを記録し、両親が協調して帰巣タイミングを調整することによって、ヒナの長期絶食の回避が起きているのかを検証した。さらに、その協調の程度が強いつがいではヒナの成長速度が高いのか検証した。両親が互いに独立して帰巣した場合の帰巣パターンを観測されたデータをもとに一万回シミュレーションし、ヒナの長期の絶食期間(3 日以上)が育雛期間中に占める割合の推定値を求めた。この推定値の分布を基に長期絶食期間の実測値について偏差を求め協調の強度とした。その結果、全 16 つがい中 15 つがいにおいて、両親が独立して帰巣をすると仮定した場合よりも長期絶食の割合が少ないことが明らかとなった。さらに、協調的な帰巣をした 15 つがいでは、協調の強度が高いほどヒナの体重増加速度が大きいことが明らかとなった。この結果から、長・短距離トリップを繰り返す採食戦略はヒナの長期絶食の原因となるが、つがいの協調によって低減できること、長期絶食の経験はヒナの成長に悪影響を引き起こす可能性が示された。

3. 絶食がヒナの成長と発達に及ぼす影響

長期絶食経験がヒナの外部形態の成長、内部器官の発達および保有栄養量に与える影響を検証するため、人工飼育実験を行った。餌の質・総給餌量が同じになるようにして給餌パターンのみを変えた 3 つの群（毎日給餌・2 日絶食・6 日絶食）を設けて、計 22 羽のヒナを 30 日齢から 50 日間飼育（間欠給餌実験）した。3 群間で、絶食・再給餌の期間中の日間体重・翼長伸長の変化、および体重・翼長の最終サイズ(80 日齢時)、内部器官の湿・乾重量及び含水率、保有栄養量(脂質・たんぱく質・灰分)の差を

比較した。さらに、長距離トリップで親が持ち帰る餌由来の胃油が成長へ与える影響を検証した。別のヒナ 19 羽を用いた 2 つの群(毎日生餌を給餌・6 日絶食後に魚油を 3 日給餌)を設け、10-11 日間の飼育(魚油給餌実験)を行い、絶食と再給餌の進行に伴う日間体重・翼長成長量の変化を比較した。魚油給餌実験では、2 日・4 日絶食群で絶食の進行とともに体重が日ごとに減少した。翼長伸長は 2 日絶食群では維持されたものの、6 日絶食群でのみ絶食 4 日目以降停滞した。しかし、体重・翼長共に再給餌後は補償的な増加・伸長を示して毎日給餌群と同水準に速やか(0-1 日後)に回復したため、最終的な外部・内部器官のサイズ、保有栄養量いずれも 3 群間で有意な差は見られなかった。魚油給餌実験では、魚油給餌群で間欠給餌実験と同様の体重減少・翼長成長の停滞を示し、絶食後に魚油を給餌したにもかかわらず毎日給餌群と同水準に回復するような成長が認められた。これらの結果から、長期絶食の経験自体は、給餌量や餌の質が一定ならばヒナの成長に影響を与えないことが明らかとなった。

4. 絶食・再給餌期間におけるヒナの生理・生化学的応答

間欠給餌・魚油給餌実験のヒナを対象に、絶食・再給餌の期間中の体温、代謝速度、血中の生化学成分の変化を測定した。間欠給餌実験での給餌終了後の 77-80 日齢のヒナを 3 日間の絶食させた場合は、毎日給餌群と 2 日絶食群で、夜間から早朝にかけての 2-10℃の体温低下が生じたが、6 日絶食群では体温低下は見られなかった。また、魚油給餌実験における魚油給餌群でも、体温低下は見られなかった。さらに、間欠給餌実験のヒナの安静時代謝速度は、実験群間で差はなく、絶食進行も有意な影響を与えなかった。魚油給餌実験の魚油給餌群ヒナにおいて、血漿成分中の脂質の消化吸收を示すトリグリセリド・脂肪細胞からの脂質分泌を示す遊離脂肪酸が再給餌後に急増した。さらに、脂肪細胞の縮小を示すと思われる HDL-コレステロールおよびリン脂質は、絶食進行とともに増加した。一方、血中蛋白質とアルブミンは、再給餌後に大きく低下した。以上の結果から、本種のヒナでは 6 日間の絶食では特異的な生理的応答は発生せず、深刻な体脂肪の消耗もなかったことから、野外で通常経験する程度の絶食ならば、ヒナは通常のエネルギー消費の状態を維持できることが明らかとなった。しかし一方で、絶食後の魚油の給餌は深刻な体内蛋白質欠乏、特にアルブミンの欠乏を発生させる可能性が示唆された。

6. まとめ

本研究から、本種がロング/ショートトリップ織り交ぜ戦略をとる原因は、既往の研究で示された親のエネルギー保持だけではなく、両親の協調によりロングトリップの影響を低減可能であること、ヒナの成長に必須な栄養素の確保も重要であることが示された。ミズナギドリ目鳥類がロングトリップで持ち帰る胃油は、エネルギーは濃縮されるが必須栄養素を欠く「ジャンクフード」であり、餌資源が潤沢な採食海域から胃油しか持ち帰れない場合、ロングトリップによってヒナはエネルギー面については十分満たされるが、成長に必須な栄養素が欠乏するため、ショートトリップによって新鮮な餌を持ち帰る必要性があることが示唆された。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 桜 井 泰 憲

副 査 教 授 埴 山 雅 秀

副 査 准教授 綿 貫 豊

副 査 准教授 新 妻 靖 章 (名城大学農学部)

学 位 論 文 題 名

Regulation of foraging and food provisioning behavior of parents and physiological responses of chicks to intermittent feeding in Streaked Shearwater

(オオミズナギドリにおける給餌行動の調節および
間欠給餌に対するヒナの生理学的応答)

背景と目的

ミズナギドリ目鳥類の親は、育雛期に自身の蓄積エネルギー回復のために、遠方の高餌資源海域まででかける長期間の採食 (以下、長距離トリップ) と、ヒナに頻繁に給餌するために短距離・短期間の採食に出かける場合 (以下、短距離トリップ) がある。先行研究では、長・短距離トリップの選択には親のコンディションが関わることを報告されている。しかし最近の研究では、親の性別、つがいの協調行動、ヒナの絶食耐性も関わっていることが示唆されている。さらに、長距離トリップ後には、餌中に含まれる消化しづらいオイル成分からなる高エネルギーの胃油をヒナに与えることが知られているが、これがヒナ成長に与える影響も不明である。そこで本研究では、オオミズナギドリ *Calonectris leucomelas* を対象として、両親が長・短距離トリップを選択する要因の解明と、ヒナの絶食や質の異なる餌に対する生理・生化学的応答に関する検証を試みた。

1. 親の給餌の意思決定に及ぼす要因

自動記録装置を用いて、つがいの帰巢パターン、採食トリップ前後の親の体重変化、および給餌量の推移を記録し、親の長・短距離トリップの選択に影響を与える要因を解析した。その結果、先行研究と同様に、親は蓄積エネルギーが低下するほど長距離トリップを開始する傾向が認められた。一方、オスは長距離トリップを多く行うことが明らかとなった。また、ヒナの蓄積エネルギーや日齢も親のトリップ選択に関与していることが明らかとなった。

2. つがい内での協調的な給餌行動とヒナの成長との関係

自動帰巢記録装置を用いて、つがいの帰巢パターンを記録し、片親が長距離トリップをするときに、もう片方が短距離トリップを繰り返すという補完的な帰巢によってヒナの長期絶食を回避するのか、補完的な帰巢を行うつがいではヒナの成長速度が高いのかを検証した。両親が互いに独立に帰巢したと仮定した場合の帰巢パターンを、観測されたトリップ長をもとにシミュレーションし、長期絶食の発生割合を推定して実測値との偏差を求めて補完の強度の尺度とした。9割以上のつがいにおいて、両親が補完的帰巢により長期絶食の割合を減らしており、補完の強度が高いつがいほどヒナの体重増加速度が大きかった。この結果から、補完的給餌によってヒナの長期絶食は低減できること、長期絶食はヒナの成長に悪影響を引き起こす可能性が示された。

3. 絶食がヒナの成長と発達に及ぼす影響

長期絶食経験が、ヒナの外部形態の成長、内部器官の発達、保有栄養量に与える影響を検証するため、間欠給餌実験を行った。餌の質・総給餌量を各個体均質にして、3群（毎日給餌・2日絶食・6日絶食）を設けて、ヒナを50日間飼育した。絶食期に体重は低下、翼長伸長は停滞したが、再給餌期に速やかに回復し、最終サイズや内部器官サイズ、保有栄養量(脂質・タンパク質・灰分)については、3群間で違いは見られなかった。さらに、長距離トリップで持ち帰る胃油がヒナ成長へ与える影響を検証するため、魚油給餌実験を行った。新たに2つの群(毎日生餌を給餌・6日絶食後に魚油を3日給餌)を設けて飼育を行った。絶食させたヒナは、間欠給餌実験と同様に絶食期に体重減少・翼長成長の停滞を示し、後に魚油を給餌した際には、体重減少・翼長成長の停滞から回復した。これらの結果から、ヒナの長期絶食は、給餌量が一定ならば成長に影響は無いことが示されたが、タンパク質が欠乏した餌で成長を維持できるメカニズムは不明であった。

4. 絶食・再給餌期間におけるヒナの生理・生化学的応答

絶食時のヒナの生理・生化学的応答を検証するため、間欠給餌・魚油給餌実験のヒナを対象に、体温・代謝速度、血中の生化学成分の変化を測定した。間欠給餌、魚油給餌実験ともに、絶食進行に伴う体温低下は見られなかった。同様に、間欠給餌実験のヒナでは、絶食進行による代謝速度への影響はなかった。魚油給餌実験において、絶食後魚油を給餌したヒナでは、体脂肪の分解を示す血中遊離脂肪酸両は絶食中に変化しなかった。一方、体内のたんぱく質貯蔵量を示す血中アルブミン量は、再給餌後に大きく低下した。以上の結果から、野外で通常経験する程度の絶食ならば、ヒナは通常の生理状態を維持できることが明らかとなった。しかし一方で、絶食後の魚油給餌はタンパク質の消耗を発生させる可能性が示唆された。

5. まとめ

本研究から、オオミズナギドリが長・短距離トリップを使い分ける要因として、既往の研究で示された親の状態だけではなく、つがい相手の行動やヒナの状態が重要であることが示された。ロングトリップで持ち帰る胃油は、エネルギーは濃縮されるが必須栄養素を欠き、ショートトリップによって新鮮な餌を持ち帰る必要性があること

が示唆された。

本論文では、オオミズナギドリの最適な採食戦略について、行動・生理の両面から解析し、長・短距離採食戦略の意義がヒナへのエネルギー補給ではなく、必須栄養素の補給が目的であるとする新知見を得ている。今後、外洋生態系上位捕食者である海鳥の行動生態学研究に大きく寄与するものと評価した。審査員一同は、申請者が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。