

## 論文の内容の要旨

論文題目 オオミズナギドリ (*Calonectris leucomelas*) の繁殖戦略に関する研究  
(Breeding strategy of streaked shearwaters (*Calonectris leucomelas*))

氏名 坂尾 美帆

オオミズナギドリのつがい外父性

つがい以外の異性と交尾して子孫を残すつがい外父性は、鳥類の9割にあたる種で観察されている現象である。一度に複数の卵を産んだり1年間に複数回繁殖したりするスズメ目の小鳥ではつがい外父性率が高いが、つがいで協調しつつ抱卵や育雛を行い、1年に1個の卵を産み育てる海鳥では、つがい外父性率は非常に低いと考えられてきた。つがい外父性によって誰がどのような利益を得るのか、なぜこの行動が定着してきたのかについて多数の既往研究がなされており、現在ではメスに利益があるとするよい遺伝子仮説・遺伝的適合仮説と、オスにのみ利益があるとする遺伝的制約仮説・オスによる操作仮説の4つが主に検証されている。日本近海の島で繁殖する海鳥の一種であるオオミズナギドリ (*Calonectris leucomelas*) は、一夫一妻で1年に1羽の雛を育てる。しかし代表的な繁殖地である京都府冠島において古くから繁殖期に巢外で複数のオスとの交尾行動が観察されており、乱婚性ではないかと考えられてきた。しかしオオミズナギドリの繁殖行動は多数の島で観察されているものの遺伝学的検証がなされていないために、本種で実際につがい外父性が起きているかどうかは明らかになっていない。本研究ではまずオオミズナギドリのつがい外父性率を調べるとともに、成鳥の体サイズ、行動的つがい間の血縁度、巢利用状況を調べ、つがい外父性との関連を明らかにすることを目的とした。さらに、つがい外父性が起きる状況では、交尾期間のオスは父性を確実に得るための行動戦略を持つと考えられる。この戦略を明らかにするために、つがいに行動記録計を装着し、繁殖期間の行動を解析した。

岩手県船越大島、新潟県粟島、山口県宇和島の3つの繁殖地で親子のDNAサンプリングを行い、各島で親子鑑定を行なった結果、それぞれ14.2%、5.6%、0%のつがい外父性率であることが明らかになった。この3つの島でのつがい外父性率は有意に異なっていた (Fisher's Exact Test,  $P=0.0039$ )。船越大島、粟島、宇和島の3つの島間で、同じ巢を使い続けられる割合 (Nest Fidelity) に有意な差はなかった (Fisher's Exact Test,  $P=0.88$ ) が、各島の巢穴の利用率は、3つの島間で有意な差がみられ、船越大島が最も高く、ついで粟島、最も低いのが宇和島という結果になった ((Fisher's Exact Test,  $P<0.05$ )。巢穴性海鳥を対象とした先行研究では、巢をめぐる競争が激しい環境下において繁殖のために巢を獲得するのが最優先事項であるために、メスはまずつがい相手を見つけて巢を確保すると考えられている。巢を確保した後に有利な形質を持つオスとつがい外交尾をすることで、雛を育てる環境を確保しつつ、良い遺伝子を持つ子供を残すように振舞うと考えられてきた。オオミズナギドリでも同様の理由でつがい外父性が生じていると

考えられ、3つの繁殖地間でみられたつがい外父性率の差は、繁殖地間の巣をめぐる競争の強さの違いによって生み出されている可能性がある。

また、つがい外父性によって父性を失ったオスは、つがい内で生まれたヒナの父性を得たオスよりも嘴、頭、羽の長さが短く、体サイズが小さいことが明らかになった。陸生鳥類や近縁種海鳥でも、体サイズの小さいオスが父性を失う傾向が見られている。嘴の長いオスは巣穴やつがい相手の防衛時に起きるオス間の争いに有利である。体の小さなオスが父性を失った理由として、オス間競争に負けた可能性と、小さなオスは魅力でないために、つがいのメスが積極的につがい外交尾を行なって、より魅力的なオスの子供を残そうとした可能性が考えられる。オオミズナギドリは巣穴の中でつがい相手とともに過ごして交尾するが、巣の外では別々に行動することが知られており、オスが巣の外でつがい相手を防衛している様子は観察されていない。オオミズナギドリのつがい外父性は、体の小さなオスとつがいになってしまったメスが、より良い遺伝子を得るために良い相手と交尾した結果によって生じたと考えられる。

#### 交尾期間の行動と父性獲得戦略

多くの鳥類では、オスは父性を得るために、交尾期間に繁殖地でメスの防衛や多回交尾をすることが知られている。しかしこの期間にもオスは自身のために採餌をしなければならず、交尾期間にも育雛期間と同様に繁殖地と採餌場所とを頻繁に行き来する必要がある。研究対象種であるオオミズナギドリは、5-6月の交尾期間だけオスとメスで採餌場所が大きく異なることが知られている。オスは、先述した父性獲得と、繁殖する巣の防衛のためにメスよりも頻繁に帰巢しなければならず、良い餌場を諦めて繁殖地の島に近い海域で採餌することがわかっている。しかし、この期間のオスメスが交尾行動と採餌に割く時間をそれぞれどのように配分しているかはわかっていなかった。また、ほとんどの時間を巣内で過ごすために、交尾期間にオオミズナギドリがどのような行動を取っているかも知られていなかった。そこで、2016年には4巣の内部に暗視カメラを設置し、オオミズナギドリの巣内行動をモニタリングした。さらに、2012年、2015年、2016年、2017年に計14ペアに行動記録計を装着し、採餌と帰島に行動を分類して、オスメスそれぞれの交尾期間の帰島回数を数えた。また、1回の帰島から次の帰島までの日数を採餌トリップ長と定義した。

巣内部に設置したカメラからは、合計約480時間の映像が得られ、オスかメスが単独で巣にいる場合には、目を閉じて座っている様子や、自身の羽繕い行動が観察された。また、巣の奥を嘴と足を使って掘る行動や巣穴内の落ち葉をどける行動が観察され、巣滞在時に巣のメンテナンスと見られる行動をしていることがわかった。また、オスとメスが2羽で巣内にいる場合であっても、出会ってすぐに交尾を開始するわけではなく、2羽が互いに羽繕いをする行動、目を閉じて休む行動が観察された。撮影した4巣のうち、2巣で明確な交尾行動が観察された。交尾の前には、オスがメスの顔や首周りの羽繕いを行っていた。交尾の際にはオスがメスの上に乗り、嘴でメスの嘴をたたいて頭を同時に左右に振る行動が見られた。オスは2分間ほど鳴き声をあげながら首振り続け、尾部をメスの尾部に打ち付けるような行動を繰り返し、高い鳴き

声をあげた後に交尾が終了していた。交尾が終了するとオスはメスから降り、互いに羽繕いをする行動が見られた。オオミズナギドリの詳細な交尾行動の流れを観察・記載した初めての例となった。

続いて、2012年、2015年、2016年、2017年の計14ペアの行動記録計のデータを解析した。越冬終了から抱卵開始までの間の帰島回数をオスメスで比較した結果、4月から6月まではオスの方がメスよりも有意に帰島回数が多く、この期間のオスは採餌よりも繁殖に時間を割いていることが明らかになった。また、トリップ長を調べた結果、どの年でも、交尾期間のオスは1日トリップが最も多く、全233トリップ中、64.1%は1日トリップであった。それに対してメスの1日トリップの割合は低く、全体の39.3%であった。続いて、オスメスそれぞれが島で単独で過ごした後のトリップ長の分布と、一緒に過ごした後のトリップ長の分布とを比較した。オスは島でつがい相手のメスと出会って一緒に過ごした場合には、次のトリップ長が長くなる傾向にあり、メスと出会わず単独で過ごした場合には、次も1日トリップを行ってすぐに島に戻ってきていた。これに対してメスでは、島でつがい相手のオスと出会った場合も出会わなかった場合もトリップ長の分布は変わらないように見え、オスに比べて長い(3-5日)トリップを行っていた。この結果を踏まえ、オスメスそれぞれのトリップ長が何によって説明されるかを明らかにするためにGLMM (Generalized Linear Mixed Model) を用いたモデル選択を行なった。その結果、オスのトリップ長の説明変数として年とつがいのメスの在不在が選ばれたのに対し、メスではどのモデルも $\Delta AIC$ が2以上にならず、いずれのモデルも選ばれなかった。これらの結果から、オスはつがい相手のメスと島で出会った場合にはトリップ長を伸ばして採餌に時間をかけるが、出会えなかった場合には1日で島に帰ってくるということが明らかになった。メスのトリップ長がオスの在・不在に影響されていることを支持する結果は得られなかった。また、オスのトリップ長分布には年間差がみられ、2012年と2017年は1日トリップを繰り返していたのに対し、2015年と2016年は長いトリップにでかけるようになっていた。このことから、交尾期間のオオミズナギドリのオスは島でつがい相手と出会えたかどうかに応じて自身のトリップ長を調整し、メスとの交尾機会を失わないように振る舞うことで父性を獲得する戦略を持っていることが明らかになった。さらに、つがい外父性が起きた個体と起きなかった個体の交尾期間の帰島回数を比較した。その結果、オスでは差がみられなかったが、メスではつがい外父性が起きた個体は他の個体よりも有意に多く島に戻ってきていることが明らかになった。行動観察の結果から、メスはオスの強制的な交尾から逃げ出せることがわかっている。また、つがい外父性が起きたメスの体サイズは起きなかったメスの体サイズと有意な差は見られなかった。このことから、小さいメスが大きなオスに抵抗することができず、頻繁に帰ったメスがオスによる強制交尾の結果つがい外父性が生じたということは考えにくい。また、つがい外父性が起きたオスは他のオスよりも体サイズが有意に小さいことがわかっており、質が低いオスであることが示唆されていることから、メスがつがいのオスよりも質の高い交尾相手を探すために島に頻繁に戻っていた可能性がある。

以上のように、本研究では、行動観察が難しく繁殖行動、特に交尾期間の振る舞いがわかって

いなかった夜行性・巣穴性海鳥であるオオミズナギドリにおいて、親子関係と親鳥の行動、繁殖地環境とを結びつけて考察した初めての報告を行うことができた。また、採餌と繁殖の場が異なる海鳥にとって非常に重要な時間配分戦略を明らかにする上で、本研究のようなアプローチは今後も有用であると考えられる。