

氏 名 佐藤 信彦

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 1924 号

学位授与の日付 平成29年3月24日

学位授与の要件 複合科学研究科 極域科学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 ベーリング海におけるウミガラス属2種の採餌行動に関する研究

論文審査委員 主 査 准教授 高橋 晃周
教授 小達 恒夫
教授 伊村 智
教授 綿貫 豊 北海道大学
教授 森 貴久 帝京科学大学

論文の要旨

Summary (Abstract) of doctoral thesis contents

動物は、効率良く採餌するために、様々な行動をとっていると考えられている。肺呼吸をする潜水動物の場合、息を止めて水中に潜り採餌をする。水中では酸素を補給できないため、潜水時間には生理的に大きな制約がある。この制約の下、潜水動物は水中でより多くの餌生物を捕食できるように、様々な行動をとっていることが予想される。これまで、大きなロガーの装着や複数のロガーの同時装着が可能である大型の潜水動物を中心に、効率的に採餌するための行動が研究されてきたが、小型の潜水動物での研究例は少ない。本研究では、北半球を代表する潜水性海鳥として位置づけられているウミガラス属 2 種、ハシブトウミガラス *Uria lomvia* とウミガラス *U. aalge* を対象とした。ウミガラス属は、翼を羽ばたかせることによって、飛行と潜水という物理的制約が大きく異なった運動をしている。そのため、アザラシやペンギンといった他の潜水動物に比べ、形態的・生理的に潜水のみに特化できていないと考えられる。また、潜水を繰り返して採餌するため、潜水行動の最適化は効率良く採餌する上で重要であると考えられる。そこで、本研究ではウミガラス属がどのような行動をとることによって、効率的に採餌しているのか明らかにすることを目的とした。

採餌の効率の良さを評価するためには、野外における動物の捕食の回数やタイミングを調べる必要がある。そこで、捕食行動を映像によって直接観察できる動物装着型のビデオロガーをウミガラス属に用いた。しかし、ビデオロガーは記録時間が短く、鳥の出巢から帰巢までの捕食行動全てを記録することができない。そこで、ビデオロガーより記録期間の長い加速度ロガーを併用し、捕食の回数やタイミングを長期間モニタリングする手法の確立を試みた。ビデオロガーで記録された映像から、ハシブトウミガラスは 1,469 回 (8 個体)、ウミガラスは 278 回 (3 個体) の採餌イベントを観察できた。両種共に餌組成の半数以上がスケトウダラの幼魚であったこと、大型のクラゲの触手に群がる小魚を捕食していたこと、従来は捕食をしていないと考えられていた潜水中の浮上期間も捕食していることが分かった。さらに、捕食に伴い sway 軸の加速度が大きく変化することを見出し、sway 軸の分散を定量化することによって、加速度データのみから捕食の有無を $78.8 \pm 1.5\%$ の的中率で判別できる手法を確立した。

これまで、ベーリング海に生息するウミガラス属は、水温躍層のある深度に頻繁に潜水していることが示されている。先行研究では、潜水回数や深度滞在の時間割合から水温躍層の重要性を示唆していたが、本研究では、捕食の回数やタイミングを行動データから取得し、水温躍層で採餌することの意味を効率の面から評価した。ハシブトウミガラスについて 2013 年～2015 年の 3 年分、ウミガラスについて 2014 年と 2015 年の 2 年分取得した深度・温度・加速度のデータを見ると、飛行によって区切られた採餌場所の半数以上 (年・種間の幅: 55 ~ 89 %) で水温躍層の形成が確認された。潜水時間あたりの捕食回数を潜水スケールの採餌速度と定義し、躍層が形成されていた場所での潜水とそうでなかった場所での潜水との間で比較した。その結果、躍層が形成されていた場所では、潜水スケールの採餌速度がハシブトウミガラスでは 1.25 倍、ウミガラスでは 1.50 倍高くなっていた。さ

(別紙様式 2)
(Separate Form 2)

らに、潜水中 10 秒毎の捕食回数から、深度変化に伴う採餌速度の変化を推定した結果、躍層深度付近（水深 5 ~ 35 m）で最も採餌速度が高くなり、且つその深度で頻繁に採餌していたことが分かった。また、2015 年のウミガラスは、躍層深度から 40 m 深い深度においても頻繁に採餌していた。これは、この年のウミガラスが躍層よりも深い深度に分布する餌種を好んでいたことを示すのかもしれない。以上のことから、水温躍層が形成されている場所の躍層深度付近で採餌することは、採餌速度の増加につながり、他の深度で採餌する場合や躍層の形成されていない場所で採餌する場合に比べて、効率的であることが示された。

潜水動物の場合、水中での餌条件に応じて潜水行動を変化させることが、採餌効率を大きく左右する。採餌に費やす最適な潜水時間を理論的に予測するものとして、最適採餌理論の古典モデルの一つである限界値の定理がある。この定理に従うと、潜水動物は短期的な採餌速度と長期的な採餌速度という 2 つの異なる時間スケールの採餌速度を考慮し、潜水時間を決定することが最適である。これまで、潜水のみに特化しているアデリーペンギンとオーストラリアオットセイの採餌に費やす潜水時間の変化が、限界値の定理からの予測に従っていると報告されている。そこで、ウミガラス属のような飛行と潜水を両立し、潜水のみに特化していない種においても、潜水時間の変化が限界値の定理からの予測に従うか検証を試みた。本研究では、潜水 1 回あたりの餌条件を短期的な採餌速度として、複数の潜水が含まれる潜水バウト全体の餌条件を長期的な採餌速度と定義した。その結果、潜水時間は、短期的な採餌速度が高い場合、つまりその潜水で餌を多く捕食できていたほど長く、一方で長期的な採餌速度が高い場合、つまりバウト全体で平均的に餌を多く捕食できていたほど短くなっていた。このことから、潜水のみに特化していないウミガラス属の潜水時間の変化も限界値の定理からの予測に従っていることが分かった。また、ハシブトウミガラスでは短期的な採餌速度が潜水時間により強い影響をもち、ウミガラスでは長期的な採餌速度が潜水時間により強い影響をもつという種間の違いも見られた。バウト内での短期的な採餌速度の変動はハシブトウミガラスで大きくなっており、潜水時間が短期・長期どちらの採餌速度により強く影響されるかは、餌生物の変動特性に依存している可能性が示唆された。

本研究は、ウミガラス属にビデオロガーと加速度ロガーを同時に装着することで、従来は得られなかった捕食の回数やタイミングに関するデータを取得する手法を確立した。そして、ウミガラス属 2 種は、水温躍層が形成されている場所の躍層深度付近で頻繁に採餌し、その行動は採餌速度の増加に繋がっていること、また、餌条件に応じて潜水時間を変化させ、効率良く採餌していることを明らかにした。本研究の結果から、ベーリング海の水温躍層がウミガラス属に安定した餌場を供給する物理的構造であること、採餌行動に関わる限界値の定理からの理論的な予測がウミガラス属に当てはまることが示唆された。本研究によって確立したビデオ・加速度ロガーを併用して詳細な採餌行動を明らかにする手法は、様々な海鳥類に適用が可能である。今後装置の小型化にともなって、これまで研究が遅れていた比較的小型の海鳥類の採餌生態の解明が進むことが期待される。

Summary of the results of the doctoral thesis screening

本論文は、北極域から亜寒帯域の代表的な海鳥、ウミガラス属 2 種（ハシブトウミガラス、ウミガラス）の採餌行動の特徴について、特に両種がどのような行動を取ることで効率的に採餌しているのか明らかにすることを目的としている。潜水性の海鳥類・海生哺乳類が、限られた潜水時間の中で採餌速度をどのように高めているかについて、これまで行動の最適化の観点からの理論研究や潜水深度の記録を用いた実証研究が進められてきた。しかし、技術的な制約から潜水中の餌の捕食回数・タイミングを実測した研究は少なく、水中での採餌行動の実態解明は不十分であった。

本論文の中核は 3 つの章で構成されており、それぞれ (1) ビデオロガーによる採餌行動の直接観察と加速度記録からの餌の捕食回数・タイミングの抽出方法の検討、(2) 海洋の水温構造とウミガラス属 2 種の採餌行動との関係、(3) 経験した採餌速度に基づく潜水時間の調節、となっている。

(1) では、まず、小型ビデオロガーをウミガラス属 2 種に装着して餌の捕食行動を直接観察した結果を報告している。その結果、両種はともにスケトウダラの幼魚を主に捕食しており、また捕食に伴って体が大きく左右に動くことがわかった。そこで体に装着した加速度ロガーを用いて、ビデオによる観察がない場合でも加速度波形から餌の捕食行動を抽出することが検討された。その結果、体の左右軸の加速度の分散を定量し閾値を設定することで、ビデオでの観察結果に対して 78.8% の正答率で餌の捕食の回数・タイミングを加速度波形から抽出できる手法が確立された。

(2) では、先の手法をもちいて抽出した捕食の回数・タイミングから潜水中の採餌速度を算出し、両種の採餌海域で見られる主要な海洋物理構造の一つ、水温躍層と採餌速度との関係を検討している。ウミガラス属 2 種の採餌速度は、水温躍層の発達した海域において、水温躍層が見られない海域よりも高く、また水温躍層のある深度帯において高い傾向にあることが示された。両種とも水温躍層が発達した海域において、潜水の回数が多い傾向が見られ、水温躍層に集積した餌を捕食することで、採餌速度が高まっていることが示唆された。

(3) では、算出された採餌速度を用いてウミガラス属 2 種が「限界値の定理」という採餌理論から導かれる予測に従って潜水時間を変化させているか検討している。この理論によれば、潜水動物が個々の潜水において一つの餌パッチを利用すると仮定した場合、動物は個々の潜水スケールにおける短期的な採餌速度が高くなるほど一回の潜水時間を長くし、また複数の潜水がまとまった潜水バウトスケールにおける長期的な採餌速度が高くなるほど一回の潜水時間を短くすることが最適であると予想される。検証の結果、両種ともに、短期的な採餌速度が高い場合には潜水時間を長くする一方、長期的な採餌速度が高い場合には潜水時間を短くする傾向を示していた。ここから両種は「限界値の定理」から導かれる予測と一致して、経験した採餌速度に合わせて潜水時間を調節していることが示唆された。

総合考察では、海洋高次捕食動物の広範な種における水温躍層と採餌行動の関係や「限

(別紙様式 3)

(Separate Form 3)

「境界値の定理」の予測の検証に関する研究についてレビューを行い、餌の捕食の回数・タイミングを実測することの重要性や本研究の意義について論じている。

以上の研究は、小型ビデオロガーと加速度ロガーを併用することで、これまでの技術的な制約を克服し、餌の捕食回数・タイミングに関するデータを基に潜水動物の採餌行動を詳細に明らかにした点で新規性が高いと認められる。またその成果は、海鳥類の海洋環境への適応様式や環境変動への応答に関わる今後の研究に重要な貢献があると考えられる。また本研究の一部は国際学術誌 *Biology Letters* に既に発表されている。従って、審査委員会では、提出された論文が学位論文に値するものと、全員一致で判定した。