

南極半島域におけるペンギン2種の
採餌戦略に関する研究

國分 互彦

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

平成20年度

(2008)

南極半島域におけるペンギン2種の採餌戦略に関する研究

目次

第1章 序論

1-1 海洋性高次捕食者の採餌戦略を調べることの意義.....	1
1-2 海洋性高次捕食者の採餌戦略を調べる方法.....	2
1-3 南極半島域の海洋生態系の変動とペンギン類の個体数変化.....	4
1-4 本研究の目的・構成.....	6

第2章 ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌場所と潜水行動の種間比較

2-1 背景・目的.....	11
2-2 方法.....	12
調査地	
データロガーによる行動調査	
GPS・潜水データ解析	
胃内容物分析	
統計解析	
2-3 結果.....	19
データロガーの回収およびデータの取得状況	
採餌トリップの特徴	
採餌場所と潜水パラメータの特徴	
胃内容物の分析	
2-4 考察.....	23
採餌場所の利用の仕方の違い	
採餌場所の利用の仕方の違いに関する説明可能な理由	
2-5 第2章のまとめ.....	27

第3章 採餌効率から見たペンギン2種の採餌戦略

3-1 背景・目的	43
3-2 方法	45
解析の対象とした海域	
海洋環境データ	
「採餌効率」の定義	
統計解析	
3-3 結果	46
海洋環境の分布	
採餌効率の空間分布: 沿岸・沖合	
採餌効率の空間分布: 沿岸における表層・中層潜水と底潜水	
3-4 考察	50
海洋環境の分布	
採餌効率の測定結果の概要	
ヒゲペンギンの採餌戦略	
ジェンツーペンギンの採餌戦略	
3-5 第3章のまとめ	56

第4章 総合考察

4-1 本研究で得た成果のまとめ	67
4-2 南大洋で同所的に生息する潜水性高次捕食者の採餌戦略の特徴	68
水平的な採餌場所	
鉛直的な採餌場所	
餌の違い	
4-3 ペンギン2種の個体数変化傾向に対する示唆	71
4-4 今後の課題	73

謝辭.....	77
引用文献.....	79
要旨.....	91

第1章. 序論

1-1. 海洋性高次捕食者の採餌戦略を調べることの意義

海洋に生息する高次捕食者は様々な時空間スケールで変動する餌資源に生活を依存している(Boyd et al. 2006)。このような生息環境において、予測することの難しい餌をどのような戦略で獲得するかということは、海洋性高次捕食者の生存にとって重要な問題である。中でも繁殖期は、自らと子のエネルギー要求を満たすためにエネルギー負荷が生活史中最大となる期間であり、どれだけ効率的に採餌するかが、彼らの生存過程に対して大きなインパクトを持つ期間である(Ricklefs 1983)。そのため、繁殖期間中の海洋性高次捕食者の採餌戦略を調べることは、彼らの生活史の海洋環境への適応を考える上で、重要な研究テーマである。

様々な種の海洋性高次捕食者は、それぞれの種に特有な方法で、海洋の多様な餌環境を利用している(Boyd et al. 2006, Pinaud & Weimerskirch 2007)。例えば近年の研究によると、ペンギン、オットセイ、アホウドリなどの捕食者において、それぞれ同所的に生息する近縁な種間で、採餌範囲、潜水行動、餌生物などに違いがあることがわかってきた(Lynnes et al. 2002, Page et al. 2005, Pinaud & Weimerskirch 2007)。特に近縁な捕食者が共存している場合には、こういった種に特有の採餌行動が、餌資源利用の分割などの生態的な分離機構の1つとしてはたらくと考えられる(MacArthur, 1958)。したがって同所的に生息する近縁な種間で採餌行動を比較することで、彼らがどのような生態的地位を占めているのか明らかにすることが可能になると考えられる。

一方、地域的な海洋環境の変化は、同所的に生息する高次捕食者に対し、採

餌行動の種間の違い(すなわち生態的地位の違い)を通じて異なる影響を及ぼし得る。実際に、同所的に生息する飛翔性海鳥類と潜水性海鳥類、プランクトン食性海鳥類と魚食性海鳥類など、採餌行動が大きく異なった海洋性高次捕食者の間で、同じ年間においても繁殖成績の変化傾向に違いがあることが、明らかにされてきた(Croxall et al. 1999, Kitaysky & Golubova 2000)。このようなことから、同所的に生息している種の間で採餌戦略を比較することは、その地域の環境の変化に対する彼らの応答の仕方の違いを理解する上で、重要であると考えられる。

1-2. 海洋性高次捕食者の採餌戦略を調べる方法

海洋に生息する高次捕食者の採餌戦略を直接的に調べることは、動物の行動追跡が困難であったため、従来不可能であった。そのため彼らの採餌戦略は、例えば繁殖地で餌生物を採取して食性を分析したり、(Volkman et al. 1980)、海上で調査船上からスナップショット的に分布を計測し、その周囲の海洋環境との関連性を詳しく調べるなど(Kokubun et al. 2008)、間接的な方法で調べられてきた。しかし海上における動物の行動と、その結果としてどれくらい効率的に餌を得ていたのかを結び付けて考えるには、海上で個体の行動を連続的に追跡して記録する直接的な観測手法が不可欠である。その中でも高次捕食者の採餌戦略を調べる上で、彼らがどのように水平的な採餌場所を利用しているか調べることは重要である(例えば Phillips et al. 2005)。例えば潜水性の海鳥類であるペンギン類の採餌戦略を詳しく明らかにするには、水平的な採餌場所のデータに、潜水深度データを加えた、3次元的な採餌場所の利用を調べる必要がある(Bost et al. 1997, Steinfurth et al. 2008)。ペンギンの水平的な採餌場所を調べるにあつ

では、これまで主に VHF 発信機や衛星発信機などが利用されてきた(Trivelpiece et al. 1986, Lynnes et al. 2002)。しかし、これらの手法は、得られるデータの精度が粗く、微細な空間スケール(<1 km)で採餌場所を調べることは難しかった上、同時に潜水深度の情報を得ることもできなかった。潜水性海鳥の利用する採餌環境は、同じ海域内においても例えば底層・表層・中層などといったように変化に富み、海鳥はこれらの多様な環境に生息する餌生物を利用していることが、動物装着型の小型カメラを用いた研究で明らかとなってきた(Watanuki et al. 2008, Takahashi et al. 2008)。したがって、小型の潜水性動物の採餌戦略を詳しく調べる際には、微細な空間スケールでの 3 次元的な採餌場所の調査が重要であると考えられるものの、このような調査はこれまで技術的制約から難しかった。

近年開発されてきた動物装着型の GPS-深度データロガーは、高次捕食者の採餌戦略を調べる上で基本的かつ重要なパラメータである、採餌場所の情報を、非常に細かいスケール(10-100 m)で取得することができる。このロガーを高次捕食者の採餌生態調査に使用することには、次のような 2 つの利点がある。1 つめに、ペンギンのような小型の捕食者にも装着可能であり、大きさの制約からこれまで得ることの難しかったこれらの捕食者の水平的な採餌場所について、詳細な情報を得られること(Ryan et al. 2004)、2 つめに、潜水性の捕食者の採餌戦略を解明する上で重要なパラメータである潜水深度を位置情報と同時に得られることである(Mattern et al. 2007, Steinfurth et al. 2008)。このような GPS-深度ロガーの特性は、例えばこれまで知ることの難しかった小型の潜水性高次捕食者の採餌場所を 3 次元的に詳しく調べ、採餌戦略の特徴を明らかにしたり、さらに近縁な種間で採餌戦略を比較したりする際、有効であると考えられる。

1-3. 南極半島域の海洋生態系の変動とペンギン類の個体数変化

ペンギン類は、南極海の生態系における代表的な潜水性の海洋性高次捕食者の 1 グループである。南極周辺に生息する 7 種のペンギンの合計で生物量は 24 万 3 千 t に達し、年間 366 万 t の魚類、1390 万 t の甲殻類、53 万 9 千 t のイカ類などの餌生物を消費すると推定されている(Woehler 1995)。特に、南極の中でも比較的温暖な南極半島域には、3 種の近縁な *Pygoscelis* 属のペンギン、アデリーペンギン(*P. adeliae*)、ヒゲペンギン(*P. antarctica*)、ジェンツーペンギン(*P. papua*)が多数生息しており、海洋表層にいるナンキョクオキアミ(*Euphausia superba*)を主な餌として利用している。そこで、これらのペンギンが南極半島域の海洋環境をそれぞれどのように利用しているか、そして海洋環境の変化が彼らの採餌や繁殖成績、個体数変化にどういった影響を与えているのか、といった問題が注目されている(Croxall et al. 2002, Hinke et al. 2007)。

ここで、南極半島周辺に生息するこれら 3 種のペンギンの個体数変化について調べた研究から、過去 30 年ほどの間にアデリーペンギンが全般的に減少している一方、ヒゲペンギンは北部で減少・南部の一部でわずかに増加し、ジェンツーペンギンは全般的に増加または安定傾向にあるというように、種によって個体数変化の傾向が異なることがわかってきた(図 1-1; Woehler & Croxall 1997, Forcada et al. 2006, Hinke et al. 2007)。アデリーペンギンやヒゲペンギンの個体数が多くの場所で大幅に減少していることの原因として、この地域で特に顕著に現れている温暖化(Vaughan et al. 2001)の影響が示唆されている。ペンギンの減少は、気温の上昇による冬期の海氷面積の減少や氷縁の南下(de la Mare 1997, Jacobs & Comiso 1997, Forcada et al. 2006)、またその結果として起こる、ペンギンの主要な餌生物であるナンキョクオキアミの資源量の減少(Loeb et al. 1997,

Atkinson et al. 2004, Reiss et al 2007)などの要因によるものだと考えられている (Smith et al. 1999, Croxall et al. 2002)。実際に、南極半島域における冬期の海氷の張り出しとナンキョクオキアミの現存量およびアデリーペンギンの採餌行動との間には密接な関連性があり、冬期の海氷の量が少ない年には夏季のナンキョクオキアミの現存量が低下して、ペンギンのトリップ長が長くなることが確かめられている(Fraser & Hofmann 2003)。ただし、このようなメカニズムは、同じナンキョクオキアミを主食としながらも、個体数は安定傾向または増加傾向を示しているジェンツーペンギンについては、あてはまらない。

このように、ペンギンの種によって個体数変化の傾向が異なる理由を説明し得る要因の1つとして特に注目されるのが、育雛期の採餌戦略の違いである。南極半島域において、*Pygoscelis* 属の3種のペンギンは、11月から2月にかけての夏季2-3ヶ月の間に集団で繁殖を行い、コロニー近くの海域で集中的に採餌を行う。育雛期における鳥の採餌戦略は、自身の生存のみならず、雛の生存過程にも大きな影響を与えることから、種によって特徴的な採餌戦略は個体数変動の違いを生む大きな要因の1つになっていると期待される。しかし同所的に生息する複数種のペンギンの育雛期の採餌戦略の違いを細かいスケールで調べた例はこれまでのところほとんどない。したがって、同所的に生息する近縁なペンギンの採餌戦略の違いを育雛期に詳しく調べることは、それぞれの種がどのような生態的地位を占めているかを明らかにすることにつながり、さらに種によって異なる個体数変動傾向に関して、新たな理解を加え得る、興味深い研究テーマである。

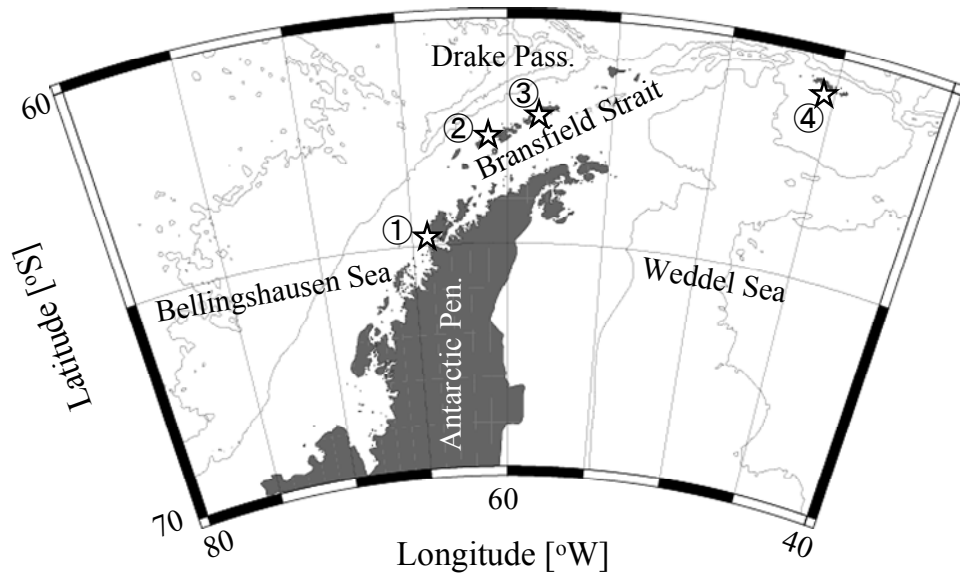
1-4. 本研究の目的・構成

以上のような背景をふまえ、本研究では、南極半島域で同所的に生息し、個体数変動傾向の異なる2種の近縁なペンギン、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの育雛期の採餌戦略にどのような違いがあるのか、近年開発されたGPS-深度ロガーを用いて詳しく調べることを目的とする。

本研究は、南極半島沖の South Shetland 諸島、King George 島の Barton 半島にあるペンギンのコロニーで実施した。この周辺は南極半島域におけるヒゲペンギンとジェンツーペンギンの中心部にあたり、ここではその2種が同所的に繁殖している(Shin & Kim 1993)。調査地周辺の Maxwell 湾沿いには、同属のペンギンのコロニーが点在している(図 1-2)。Barton 半島のコロニーにおける個体数動向は、南極半島周辺の一般的な傾向や、Maxwell 湾周辺の一般的な傾向と同様、この20年間でヒゲペンギンが減少しているのに対し、ジェンツーペンギンは緩やかに増加している(図 1-3)。過去に行われた土壌の化学分析調査の結果によると、このコロニーのジェンツーペンギンの個体数はこの60年間で急激に増加したと考えられている(Zhu et al. 2005)。

本論文は、本章および他3章からなる。第2章では、ヒゲペンギン、ジェンツーペンギンの3次元的な採餌場所と潜水行動、利用する餌生物について、両種でどのような違いがあるのかを明らかにして、両種がどのような生態的地位を占めるのかを調べる。第3章では、ペンギンの実際の行動から、「採餌効率」を算出し、採餌効率と採時場所利用の関係を解析することで2種に特徴的な採餌戦略を明らかにする。第4章では、総合考察として、本研究で得た結果と、過去に南大洋で調べられた同所的に生息する近縁な高次捕食者の採餌生態の特徴を対比させ、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌戦略の違いはどのよ

うに位置づけられるのか考察する。さらに地域的な海洋環境の変化が、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンに採餌条件の面でどのような影響を与え得るのかについて議論する。

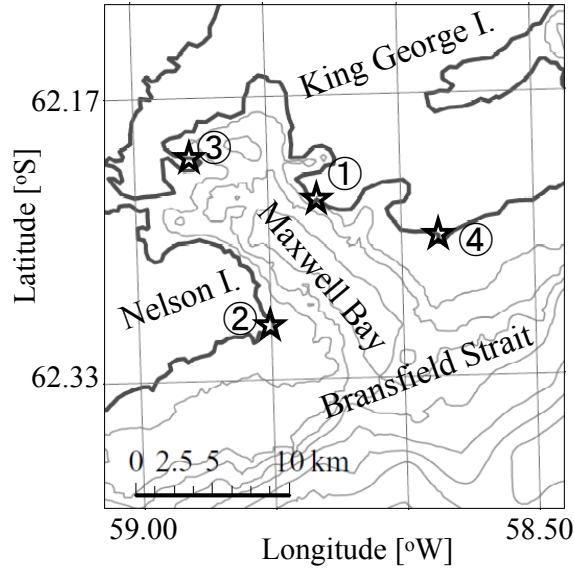


Species \ Sites	① Anvers I. (ref.)	② Livingston I. (ref.)	③ King George I. (ref.) (Admiralty Bay)	④ Signy I. (ref.)
Adelie penguin	5300 ('02-'03) ➤ a	—	2000 ('04-'05) ➤ b	1400 ('04-'05) ➤ c
Chinstrap penguin	270 ('02-'03) ➤ a	5000 ('04-'05) ➤ b	1400 ('04-'05) ➤ b	1400 ('04-'05) ➤ c
Gentoo penguin	640 ('02-'03) ➤ a	800 ('04-'05) ➔ b	2800 ('04-'05) ➔ b	750 ('04-'05) ➤ c

References:
^a Ducklow et al (2007)
^b Hinke et al (2007)
^c Forcada et al (2006)

Population trend:
 ➤ Increasing
 ➔ Stable
 ➤ Decreasing

図 1-1. 南極半島域における 3 種の *Pygoscelis* 属のペンギンの代表的なコロニーの位置、繁殖ペア数と近年の動向



Species \ Sites	① Barton Pen. (ref.)	② Duthoit Point (ref.)	③ Ardley Island (ref.)	④ Stranger Point (ref.)
	(This study)			
Adelie penguin	—	—	1056 ('86-'87) ↘ ^a	b 14554 ('88-'89) ↘ ^c
Chinstrap penguin	2961 ('06-'07) ↘ ^{a, e}	—	244 ('86-'87) ↘ ^a	b 259 ('88-'89) ↘ ^c
Gentoo penguin	1719 ('06-'07) ↗ ^{a, e}	1088 ('01-'02) → ^{a, d}	3809 ('86-'87) → ^a	b 2325 ('88-'89) → ^c

References:

^a Kim (2002)

^b Trivelpiece et al (1987)

^c Aguirre (1995)

^d Woehler & Croxall (1997)

^e This study

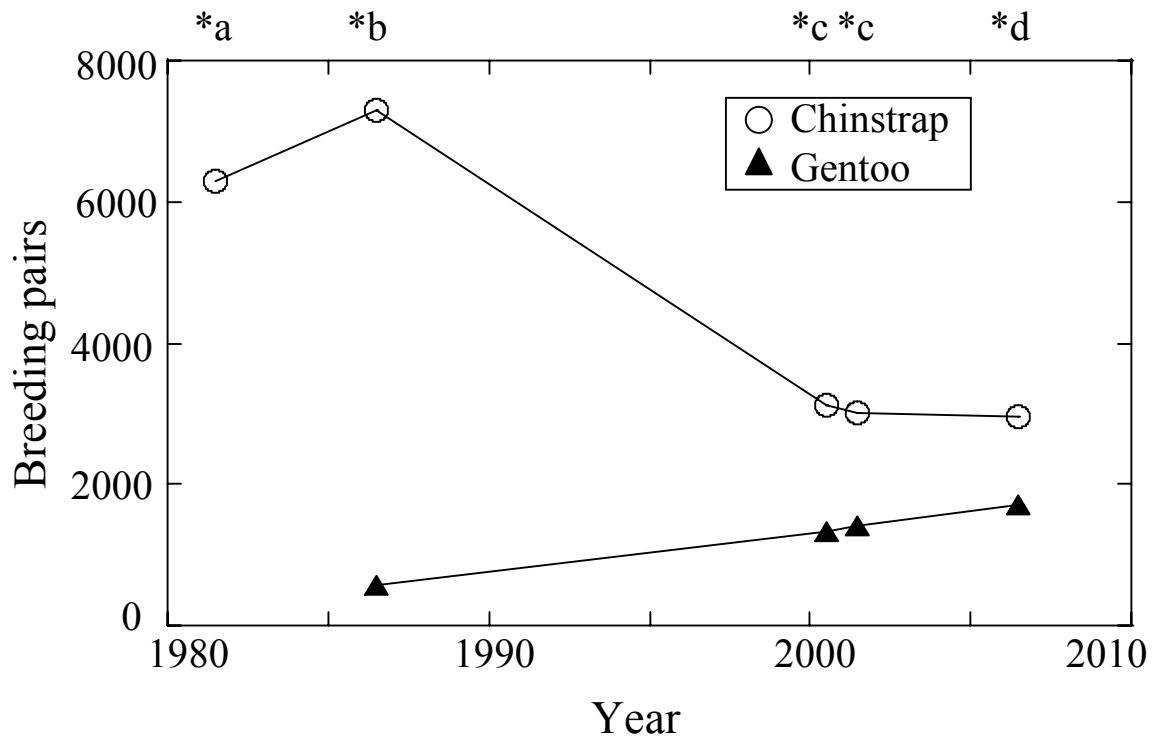
Population trend:

↗ Increasing

→ Stable

↘ Decreasing

図 1-2. 調査地およびその周辺におけるペンギンコロニーの位置、繁殖ペア数と近年の動向



References:

- a Jablonski (1984)
- b Trivelpiece et al (1987)
- c Kim (2002)
- d This study

図 1-3. King George 島 Barton 半島の調査地におけるヒゲペンギンとジェンツーペンギンの個体数動向(繁殖ペア数)

第 2 章. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌場所と潜水行動の種間比較

2-1. 背景・目的

南極半島域には、近縁な 2 種のペンギン類、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンが同所的に生息している。これら 2 種は、似た体型を持ち(Bannasch 1995)、遊泳速度や体重あたりの基礎代謝速度に大きな違いがないこと(Culik et al. 1991)、共にナンキョクオキアミを主食にしていること(Miller & Trivelpiece 2007)など、多くの点で生理的・生態的に共通点を持つことがわかっている。このような 2 種が同じ場所において共存している理由として、両種は採餌生態・繁殖生態上の違いがあり、異なる生態的地位を占めているのではないかと予想される。

これまでに、営巣ペアの観察や胃内容物の観察、VHF 発信機・衛星発信機による移動追跡などの手法によって得られた研究の結果によれば、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンに比べて早い時期から繁殖を開始し、クレイシ形成後に至るまでの長い期間雛を養育すること、採餌トリップ範囲がより沿岸側であること(Trivelpiece et al. 1987)、餌中に見られる底生性魚類の割合が多いこと(Volkman et al. 1980)、越冬中もより沿岸近くにとどまること(Wilson et al. 1998)などが明らかとなってきた。

しかし、これまでの研究で示されてきたヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌生態の違いは、大きな空間スケール(>10 km)の水平的分布または間接的・定性的な観察・餌生物組成などに基づいた推測がほとんどである。特に親鳥と雛の両方の生存にとって重要、かつ両種の採餌努力が狭い範囲に集中する

繁殖期において、両種がそれぞれどのような場所で採餌しているのかについては、断片的にしかわかっていない。細かい空間スケール(<1 km)で、この2種の採餌場所や潜水行動の違いを明らかにすることができれば、これら2種が南極半島域の沿岸海洋生態系の中でそれぞれどのような生態的地位を占めているか、検証することが可能となるであろう。

そこで本章では、近年開発された GPS-深度ロガーを用いて、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの育雛期の採餌場所や潜水の仕方、餌生物などをこれまで例のない小さな空間スケール(10-100 m)で3次元的に計測し、両種の違いを明らかにすることを目的とした。

2-2. 方法

2-2-1. 調査地

ペンギンの行動調査は、South Shetland 諸島、King George 島の Barton 半島にあるペンギンのコロニー(62°14.3'S, 58°46.5'W)で行った(図 2-1)。このコロニーでは、2006 年 12 月時点で 2961 ペアのヒゲペンギン、1719 ペアのジェンツーペンギンが同所的に繁殖していた(第 1 章 図 1-2)。この付近は、南極半島域における両種の分布の中心域にあたる。調査期間は 2006 年 12 月 9 日から 2007 年 1 月 28 日までで、2 種のペンギンの雛のガード期にあたっていた。なお、この期間中、調査地周辺で海氷は見られなかった。

2-2-2. データロガーによる行動調査

ペンギンの潜水データおよび位置情報データは、GPS-深度データロガーによる行動計測調査によって得た。調査に用いたのは、earth & OCEAN Tec 社製の

GPS-TDlog (長さ 96 mm、幅 36 mm、高さ 27 mm、重量 86 g、流線型で強化プラスチック製の耐圧容器に収納)、および Little Leonardo 社製の GPL380-DT (長さ 58 mm、幅 28 mm、高さ 20 mm の直方体のセンサー収納部と、長さ 20 mm、直径 47 mm の円柱形の電池収納部からなり、重量 92 g) の 2 種類の GPS-深度ロガーである。これらのロガーの精度を確かめるために調査地付近で静置し、携帯用小型 GPS によって測定した位置と対応させたところ、得られた全ての位置データの 95%以上が半径 10 m 以内に収まっていた。GPS-深度ロガーは、ヒゲペンギン 20 個体とジェンツーペンギン 25 個体に対して装着した。これらの個体は全て繁殖中であり、雛のガードを行っている個体であった。潜水深度と位置データは、1 秒間隔で取得するよう設定した。ロガーは、Tesa[®]-テープとケーブルタイを用いて、ペンギンの背の中央下部に取り付けた(図 2-2)。ロガーの取り付けは、ペンギンが採餌トリップに出る直前に行い、それと同時に Pesola[®]ばねばかりを用いて 50 g 単位で体重を計測した。ロガーを取り付けた個体は採餌トリップから戻った後に再捕し、ロガーを取り外して、データをパソコンに取り込んだ。ロガー回収時には、とりつけ時と同様の体重計測を行ったほか、嘴峰長(Bill length)・嘴峰高(Bill depth)・頭長(Head bill length)・足の長さ(Foot length)・フリッパー幅(Flipper width)を 0.1 mm 単位まで、ノギスを用いて計測した。またフリッパー長(Flipper length)、胴回り(Girth)を 1 mm 単位まで、定規・巻尺を用いて計測した。

2-2-3. GPS・潜水データ解析

GPS-深度ロガーによって得たデータから、まず採餌トリップの特徴を抜き出した。トリップ長は、コロニーを出た後の最初の潜水の開始時刻から、コロ

ニーに戻る直前の最後の潜水の終了時刻までとして定義した。ロガーの深度センサーの精度により、深度 1 m 未満の潜水は、全ての解析から省いた。トリップ距離は、コロニーと、コロニーから最も隔たった点との距離として算出した。またペンギンのトリップ距離の分布を元に、コロニーからの距離が 15 km 未満の海域を”沿岸”、15 km 以上の海域を”沖合”と定義し、沿岸の海域内で完結しているトリップを”沿岸トリップ”、沖合まで出て行っているトリップを”沖合トリップ”とした(図 2-1: 点線の円がコロニーからの距離 15 km を示す)。なお距離に関する解析は、全て緯度・経度座標系をユニバーサル横メルカトル座標系(UTM)に変換してから行った。

次に、GPS によって得た海上での位置と潜水深度データにより、次のような手順に則って採餌潜水の位置を抜き出した。

(1) 5 m 以上まで潜った潜水を、採餌に関連する潜水として用いた。5 m 未満の潜水数が全体の潜水数に占める割合は小さくなかったものの(ヒゲペンギンで平均 43.9 %、ジェンツーペンギンで平均 53.3 %)、全潜水の潜水時間に対して占める割合は小さかった(ヒゲペンギンで平均 7.0 %、ジェンツーペンギンで平均 8.3 %)。したがってここでは過去の研究同様、5m 未満の潜水は採餌のための潜水ではなく移動のためなどの潜水であると考えた(Takahashi et al. 2003)。

(2) ロガーは水面上に出ている時のみに位置情報を計測することができる。そのため、採餌潜水の開始直前に定位した位置をその潜水の代表位置として扱った。

(3) また、ロガーは明らかに水面上に出ていた場合でも長時間連続して定位できなくなることがあった。そのような場合、それぞれの採餌潜水の位置は、最も近隣で定位した場所の位置情報と時刻情報を用いて直線的な補間計算を行い、

推定した。

(4) 採餌トリップ中で、実際に定位できた採餌潜水の数が、全体の潜水の半分以下だった場合は、そのトリップのデータを使用しなかった。また、1 個体から複数回のトリップのデータを取得した場合は、トリップ長が長い方のトリップのデータのみを使用した。

(5) 全ての採餌潜水を地図上にプロットした後、潜水のカーネル密度推定を行った。この計算には、GIS 解析ソフト ArcView[®] V8.2 の Spatial Analyst 機能にある固定カーネル推定法(Worton 1989)を用いた。この手法に必要な固定カーネル検索半径は、2 km に設定した。この解析に続き、ペンギンの行動圏と中心的な採餌エリアの面積を定量化するために、ヒゲペンギン・ジェンツーペンギンそれぞれについて、カーネル密度等高線で囲まれた面積を計算した(Wood et al. 2000)。ここでは過去の研究例に倣い、95 %・50 %のカーネル密度エリアを、それぞれペンギンの行動圏・中心的な採餌が集中したエリア(採餌のコアエリア)とみなした(Hamer et al. 2007)。

(6) それぞれの採餌潜水の位置の水深を、デジタル化した King George 島周辺の海図(Admiralty Chart No. 1776)の水深情報を用いて、ArcView[®] V8.2 により推定した。さらに、ペンギンの潜水深度がその地点での水柱の下部 20 %以内に達していた場合、これらの潜水は底層(Benthic layer)または亜底層(Epibenthic layer)に関係した潜水であると考え、”底潜水”であると定義した。

また潜水の特徴を評価するため、それぞれの潜水について、いくつかの潜水パラメータを算出した。ここでは、潜水深度(Dive depth)、潜水時間(Dive duration)、潜水ボトム滞在時間(Bottom duration: ペンギンが潜り始めた後、潜水深度が徐々に深くなって行き、次に深度が浅くなる瞬間から、潜水を終える前の、潜

水深度が徐々に浅くなり始める瞬間までの間の時間)、潜水中の深度のジグザグ回数(Depth wiggles)、潜水効率(Diving frequency: 潜水ボトム滞在時間/[潜水時間 + 潜水後の水面滞在時間(Post-surface duration)]); 水面滞在時間が 200 秒以上の潜水は不使用)を算出した(図 2-3)。これらの潜水データのうち、5 m 以深まで潜った潜水のみを、採餌潜水パラメータの種間比較に用いた。また、それぞれのトリップについて、1 時間あたりの潜水頻度(5 m 以深への潜水)を計算した。

ペンギンが水中で何回餌を獲ったかは、深度記録を用いて推定することができる。これまでにペンギンの採餌イベントの回数は、嘴の開閉回数や、餌を飲み込んだ際の胃内温度の変化を測ることのできるデータロガーによって、直接計測されてきた。その結果によれば、こういった潜水中の採餌イベントの回数は、潜水中の潜水ボトム滞在時間や深度のジグザグ回数と高い相関を持つことがわかっている(Simeone & Wilson 2003, Takahashi et al. 2004, Bost et al. 2007)。したがって本研究では特に、潜水ボトム滞在時間・潜水中の深度のジグザグ回数を、潜水中の採餌回数の指標として用いた。

さらに両種の潜水能力を比較するために、潜水時間と、潜水後の水面滞在時間の関係を調べた。潜水後の水面滞在時間を、潜水によって消費した酸素を呼吸によって取り込む時間と考えれば、動物の潜水能力は、潜水時間と水面滞在時間との関係を測ることで定量化できる(Mori & Boyd 2004)。この解析には、表面滞在時間 200 秒以下の全ての潜水データ(潜水深度 5 m 以上)を用いた。ただし 1 潜水毎のデータでは、潜水時間と水面滞在時間の関係にばらつきが大きかったため、ある一定の潜水時間に対する平均的な水面滞在時間を用いた。このためにまず個体毎に潜水を 10 秒間隔の潜水時間で階級分けした。そして各階級の潜水の平均的な水面滞在時間を個体毎に算出した。

2-2-4. 胃内容物の分析

ヒゲペンギン 16 個体とジェンツーペンギン 12 個体から、胃洗浄法(CCAMLR 1997)により、胃内容物サンプルの収集を行った。胃内容物の収集は、GPS-深度ロガーを用いた行動調査とは独立に行ったが、収集期間は GPS-深度ロガーの取り付け期間と一致させた。胃内容物の収集を行った個体のトリップ長は、様々なタイプのデータロガーを用いて記録した(GPS-深度、 遊泳速度-加速度-深度、 加速度-深度または深度ロガー)。胃内容物の重量は、韓国南極基地の実験室内で電子秤を用いて 1 g 単位で計測した。各サンプルは可能な限り下位の分類群までの分類を行った後、主要な餌生物であったナンキョクオキアミのサブサンプルを 10-200 個体として抜き出し、Makarov & Denys (1981)の方法に従って性別・成熟度の判別を行った。オキアミの体長は、剥ぎ取った甲殻の長さから、体長の推定式(Hill 1990)を用いて算出した。また、胃内容物中の魚の種は、耳石や骨を用いて同定した(Gon & Heemstra 1990)。

2-2-5. 統計解析

潜水行動の種間比較に関する統計解析には、主に一般化線形モデル(Generalized Linear Model: GLM)または一般化線形混合モデル(Generalized Linear Mixed Model: GLMM)を用いた。GLM は、分散が一定ではなかったり、誤差の分布構造が正規分布に従わなかったりするデータを一般的に広く扱うことができる。GLMM はそれに加えて、観測データが 1 個体から複数回得られている場合など、階層的な構造を持つデータを扱うことのできる統計解析方法である(Faraway 2006)。本研究においては、潜水深度・潜水時間・潜水ボトム滞在時間・ジグザグ回数・潜水効率・胃内容物から得たオキアミの体長など、1 個体から

繰り返しサンプルが得られるようなデータを扱う場合、GLMM を用いた。これらのモデルにおいては、データの誤差分布が正規分布に従わず、歪んだ構造をとっていたため、誤差分布には Gamma 分布を用いた。また、個体差に起因するデータのばらつきはランダム効果として扱った。目的変数に対する固定効果である”種の効果”の有意性は、固定効果を含む検定モデルと、固定効果を含まない帰無モデルそれぞれの対数尤度を用いた尤度比検定(Likelihood Ratio Test : LRT)によって検定した(Faraway 2006)。さらに、ペンギンの潜水深度は、潜水時間・潜水ボトム滞在時間・ジグザグ回数に対して大きな影響を持つため (Tremblay & Cherel 2000)、潜水時間・潜水ボトム滞在時間・ジグザグ回数の解析を行う際には、GLMM に潜水深度の効果を共変量として組み込んだ。一方、1 トリップ中の潜水頻度・1 トリップ中の潜水数に占める底潜水の割合・胃内容物の全重量中に占めるナンキョクオキアミの割合・ナンキョクオキアミ中に占める成熟メスの割合など、1 個体につき 1 回のサンプルを得るようなデータを扱う場合、GLM を用いた。これらのモデルのうち、1 トリップ中の潜水数に占める底潜水の割合・ナンキョクオキアミ中に占める成熟メスの割合を扱う際には、これらのデータが計数可能、かつ 2 つの状態を示す(底潜水/表層・中層潜水または、オス/メス) 変数であることから、誤差分布に二項分布を用いた (Crawley 2007)。また、1 トリップ中の潜水頻度・胃内容物の全重量中に占めるナンキョクオキアミの割合を扱う際には、誤差分布に Gamma 分布を用いた。目的変数に対する”種の効果”の有意性は、モデルにより推定される種の効果の標準誤差と、t 値または z 値を用いた Wald 検定によって検定した。2 種のペンギンの水柱利用の仕方の違いを検定する際は、データの誤差構造が明らかに正規分布にも Gamma 分布にも従っていないことがわかったため、ノンパラメト

リックな Mood のメディアン検定を用いた。

また、両種の潜水能力を比較するための、潜水時間と水面滞在時間の関係の解析には、指数関数回帰を用いた(Mori & Boyd 2004 の手法に準じる)。この指数関数回帰は GLMM によって行い、個体差をランダム効果として扱った。

GLM、GLMM の各解析には、R[®] 2.7.1 の”lme4”パッケージ(R Development Core Team 2008)、その他の各解析には、Minitab[®] V14、StatView[®] V5.0 を用いた。数値データを表示する際には、平均値と標準偏差(SD)を用いた。また統計検定の有意水準は 5%とした。

2-3. 結果

2-3-1. データロガーの回収およびデータの取得状況

GPS-深度ロガーを取り付けた 20 個体のヒゲペンギン、25 個体のジェンツーペンギンは、取り付け後 1-3 日に全個体を再捕獲することができた。これらの個体のうち、ヒゲペンギン 18 個体、ジェンツーペンギン 14 個体から取得したデータをその後の解析に使用した。残りの個体のうち、ヒゲペンギン 2 個体、ジェンツーペンギン 8 個体から取得したデータは、後の解析に使用し得るだけの位置情報が不足していた(<50%)。このように複数個体で位置情報の取得率がよくなかったことの原因は、ペンギンが水面上に出た後、ロガーが衛星情報を捕捉するまでにかかる時間が長かったことであり、これはペンギンの水面上での行動や、海上の天候などに起因すると考えられる。さらにジェンツーペンギン 1 個体に取り付けたロガーは浸水のため故障した。またジェンツーペンギン 2 個体にとりつけたロガーによって得られたデータは、深度センサー異常により使用することができなかった。

解析に使用した個体の体重は、ジェンツーペンギンの方がヒゲペンギンより重かった(トリップ出発前に測った平均体重: ヒゲペンギン 3.80 ± 0.27 kg ($n = 18$), ジェンツーペンギン 5.19 ± 0.42 kg ($n = 14$), ANOVA, $F = 129.7$, $p < 0.01$)。

2-3-2. 採餌トリップの特徴

採餌トリップ長に、種間で有意な差はなかった(平均トリップ長: ヒゲペンギン 9.7 ± 4.9 h, ジェンツーペンギン 9.2 ± 3.7 h, ANOVA, $F = 0.11$, $p = 0.74$)。全てのトリップが 24 時間以内に終了していた。ヒゲペンギン 2 個体、ジェンツーペンギン 3 個体のみが深夜をまたぐトリップを行っており、残りのヒゲペンギン 16 個体、ジェンツーペンギン 11 個体は深夜になる前にトリップを終了させていた。1 トリップ中のコロニーからの最大距離(トリップ距離)にも、種間で有意な差はなかった(平均トリップ距離: ヒゲペンギン 16.4 ± 10.1 km, ジェンツーペンギン 12.4 ± 8.7 km, ANOVA, $F = 1.34$, $p = 0.26$)。ヒゲペンギンのトリップは、コロニーからの距離 15 km を境に 8 個体が沿岸トリップ、10 個体が沖合トリップと、2 つに分かれていた一方で、ジェンツーペンギンのトリップは、多くの場合(12 個体)が沿岸トリップであった(図 2-4 A, B)。トリップ長とトリップ距離には、2 種共に有意な相関があった(図 2-5 A; ヒゲペンギン: $R^2 = 0.71$, $F = 39.6$, $p < 0.01$; ジェンツーペンギン: $R^2 = 0.52$, $F = 13.2$, $p < 0.01$)。また 2 種共に、時期が進むにつれてトリップ長が長くなっていた(図 2-5 B; ヒゲペンギン: $R^2 = 0.35$, $F = 8.8$, $p < 0.01$; ジェンツーペンギン: $R^2 = 0.38$, $F = 7.2$, $p = 0.02$)。さらにヒゲペンギンは時期が進むにつれてトリップ距離が大きくなっていたが、ジェンツーペンギンではそのような明確な関係が見られなかった(図 2-5 C; ヒゲペンギン: $R^2 = 0.32$, $F = 7.4$, $p = 0.02$; ジェンツーペンギン: $R^2 = 0.22$, $F = 3.3$,

$p = 0.09$)。なおいずれの解析においても、トリップ長・トリップ距離と種の有意な交互作用は検出されなかった(ANCOVA, $p > 0.05$)。

2-3-3. 採餌場所と潜水パラメータの特徴

ヒゲペンギンの潜水地点は沿岸(Maxwell 湾内)から沖合(Bransfield 海峡)にかけての水深の深い場所に広く分布していたのに対し(図 2-6 A, B)、ジェンツーペンギンの潜水地点は沿岸の浅い場所(Bransfield 海峡に面した大陸棚上や Maxwell 湾内の大陸棚上)に多く分布していた(図 2-6 A, C)。ヒゲペンギンの行動圏(95%カーネル密度エリア)は、ジェンツーペンギンの行動圏より面積が広がった(表 2-1)。ヒゲペンギンの行動圏の 26.0 %はジェンツーペンギンの行動圏と重なっており、ジェンツーペンギンの行動圏の 68.5 %はヒゲペンギンの行動圏と重なっていた(表 2-1)。ヒゲペンギンの採餌のコアエリア(50 %カーネル密度エリア)は、ジェンツーペンギンの採餌のコアエリアより面積が広がった(表 2-1)。ヒゲペンギンの採餌のコアエリアの 12.8 %、ジェンツーペンギンの採餌のコアエリアの 25.0 %はそれぞれお互いの種のコアエリアと重なっていたが、これらの重複度は、行動圏の重複度より小さかった(表 2-1)。

ジェンツーペンギンの潜水が最も集中していた採餌のコアエリアは、Nelson 島の南の海域だった(図 2-6 C)。ヒゲペンギンのうち 3 個体のみが、この Nelson 島南の海域を通過していた(図 2-7)。これらの 3 個体を除くと、多くのヒゲペンギンはジェンツーペンギンの採餌のコアエリアとは関係なく直接的に沖合へ出て行ったり、または沿岸の海域に留まっていたりするように見える(図 2-7)。

ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの潜水パラメータを比べたところ、潜水頻度と潜水深度に種間の差はなく、また潜水時間の種間の差は、潜水深度の影

響を考慮すると有意ではなかった(表 2-2, 図 2-8 A, B)。しかしジェンツーペンギンはヒゲペンギンに比べて、潜水深度の影響を考慮しても、潜水ボトム滞在時間が長く、1 潜水中のジグザグ回数が多かった(表 2-2, 図 2-8 C)。さらにジェンツーペンギンは、1 潜水サイクル中の相対的な潜水ボトム滞在時間の割合である潜水効率もヒゲペンギンより値が高かった(表 2-2)。潜水ボトム滞在時間、ジグザグ回数の種間差は、2 種の分布の重なりが大きい沿岸トリップ(ヒゲペンギン 8 個体, ジェンツーペンギン 12 個体)のみを解析した場合にも有意であったが、潜水効率については有意差が見られなかった(表 2-2)。2 種が水深に対してどのような深さ(水柱)を利用しているか調べたところ、水柱の利用の仕方には有意差が見られた(Mood メディアン検定, $\chi^2 = 1174, p < 0.01$)。ヒゲペンギンは海表面から 20 %以内の表層を利用する傾向があったのに対し、ジェンツーペンギンは海表面付近に加え、海底から 20 %以内の底層を利用する傾向があった(図 2-8 D)。また底潜水(海底から 20 %以内の深度に達した潜水)の割合は、ジェンツーペンギンがヒゲペンギンに比べて高かった(表 2-2)。このような水柱の利用パターンおよび底潜水の割合の種間差は、沿岸トリップのみを解析した場合にも有意だった(水柱利用: Mood のメディアン検定, $\chi^2 = 554.3, p < 0.01$; 底潜水の割合: 表 2-2)。採餌トリップの軌跡に沿った潜水深度と海底地形を重ね合わせた図を、ヒゲペンギン・ジェンツーペンギンそれぞれについて例示する(図 2-9)。ヒゲペンギンは深い海域で表層潜水を繰り返す一方で、ジェンツーペンギンは深い海域を通り過ぎ、浅い海域で底潜水を繰り返す傾向があった(図 2-9)。

さらにヒゲペンギンとジェンツーペンギンの潜水能力を比較するために、潜水中の潜水時間と表面滞在時間の関係を指数関数回帰により解析した。2 種共

に、潜水時間が増加すると表面滞在時間は増加していた(図 2-10)。しかし、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンと比べると、同じ潜水時間でも表面滞在時間がわずかに短かった(図 2-10)。このため潜水時間に表面滞在時間を加えた 1 潜水サイクルを考えた場合、特に長い潜水において、ジェンツーペンギンは相対的に長い時間潜ることができる。

2-3-4. 胃内容物の分析

胃内容物の重量を 2 種間で比較したところ、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの間で有意な差はなかった。またトリップ中の単位時間あたりに獲った餌の量にも、種間で有意な差はなかった(表 2-3)。2 種共に、主な餌生物はナンキョクオキアミであった(表 2-3)。2 種の利用していたオキアミの特徴を比べると、ジェンツーペンギンの方がわずかに体長の大きなオキアミを利用する傾向があったものの、有意な差は見られなかった(図 2-11, 表 2-3)。しかしジェンツーペンギンはヒゲペンギンに比べて成熟メスのオキアミを利用する割合が高かった(表 2-3)。ナンキョクオキアミの他には、2 個体のヒゲペンギンと 5 個体のジェンツーペンギンの胃内容物中に魚類が見られた(ヒゲペンギン: 2 個体のコオリイワシ *Pleuragramma antarcticum*, ジェンツーペンギン: 1 個体のコオリイワシ, 1 個体の *Lepidonotothen larseni*, 4 個体の種不明の魚類)。また、ごく少数の種不明の端脚類も見つかった。胃内容物重量中に占める魚類と端脚類の割合は小さかった(ヒゲペンギン: $0.2 \pm 0.5 \%$, ジェンツーペンギン: $2.4 \pm 6.2 \%$, いずれも湿重量割合)。

2-4. 考察

2-4-1. 採餌場所の利用の仕方の違い

GPS-深度ロガーを用いた行動計測の結果、2種の採餌場所の利用の仕方の違いがいくつかの面で明らかとなった。第一に、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンは似た採餌範囲の中で採餌しており(図 2-4)、また行動圏も重なり合っていたものの、細かいスケールで見ると、採餌のコアエリアはヒゲペンギンが深い海域、ジェンツーペンギンが浅い海域というように水平的に分かれていた(表 2-1, 図 2-6)。これまでに King George 島で行われたヒゲペンギンとジェンツーペンギンの水平的な採餌場所に関する研究によれば、トリップ長から見てヒゲペンギンはジェンツーペンギンより採餌範囲が広いこと(Trivelpiece et al. 1987)、両者の採餌範囲に大きな違いはないこと(Wilson 1995)など、相反するような結果が報告されている。ただしこれらの先行研究の結果を解釈する際には、観測手法の精度を考慮する必要がある。Trivelpiece et al. (1987)の示した採餌範囲は、繁殖中のペアを観察して記録したペンギンのトリップ長と、平均的な遊泳スピードを乗じて得た推測値であり、あくまで潜在的に移動可能な範囲を示したものである。また Wilson (1995)の用いた方法は、ペンギンが地球の磁場に対してどのような角度・速さで泳いでいたかをロガーで記録し、それを積算して行動軌跡を得るものであるが、この手法も、潮流などの影響を受け、短時間であっても誤差が大きいことが知られている(Shiomi et al. 2008)。したがって、これらの先行研究で得たペンギンの採餌範囲は、誤差が大きいと考えられる。ただしこれらの測定精度の問題を無視するならば、Trivelpiece et al. (1987)と Wilson(1995)の観測結果の違いは、年間の行動の違いを反映しているのかもしれない。本研究の結果は、採餌範囲に種間で違いがなかったという点で Wilson

(1995)の研究結果と一致する。しかし1 km以下の微細なスケールで両種の採餌のコアエリアが違っていたという点は、GPS-深度ロガーによる計測で初めて直接的にわかったことである。

第二に、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンは潜水行動の面で違いが見られた。2種の潜水深度に違いはなかったものの、ヒゲペンギンはほぼ専門的に表層・中層潜水を行っていたのに対し、ジェンツーペンギンはしばしば底潜水を行っていた(図 2-8, 表 2-2)。またジェンツーペンギンはヒゲペンギンと比較して潜水中の潜水ボトム滞在時間が長く、ジグザグ回数が多く、1潜水サイクル中の相対的な潜水ボトム滞在時間である潜水効率が高かった(表 2-2)。こういった特徴は、いずれも典型的な底潜水の特徴として知られている(Takahashi et al. 2003, Tremblay & Cherel 2000)。したがって両種の潜水行動の違いは、水平的な採餌場所の違いと、そこでの潜水の仕方の違いを反映していると考えられる。

第三に、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンと比較すると高い割合で成熟メスのナンキョクオキアミを捕食していた(表 2-3)。南極半島域における他の研究でも、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンに比べて高い割合でメスのオキアミ・体長の大きいオキアミを捕食するという結果が報告されている(Miller & Trivelpiece 2007)。彼らは、2種のペンギンの利用するナンキョクオキアミの質の違いが2種の水平的な採餌場所の違いや潜水深度の違いによるのではないかと考察している。また、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンと比べて、底生性の魚類を含む多様な餌を獲る傾向があることも報告されている(Volkman et al. 1980)。本研究の結果得られた、2種のペンギンの餌中に出現するオキアミの成熟メスの割合の違いも、2種の水平的な採餌場所の違いを反映しているのかもしれない。実際に、ナンキョクオキアミの体長組成や性組成には海域間で差が

あることが調査船による曳網調査でわかっている(Britton 1991, Ichii et al. 2007)。また、成熟メスのオキアミは、オスのオキアミや未成熟メスのオキアミに比べて栄養価が高いこともわかっている(Clarke 1980, Ichii et al. 2007)。ジェンツーペンギンがヒゲペンギンに比べてより高い割合で成熟メスのオキアミを捕食していたことは、エネルギー獲得の面から見て、より効率的に採餌していたことを示しているのかもしれない。

2-4-2. 採餌場所の利用の仕方の違いに関する説明可能な理由

ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌場所の利用の仕方に違いが見られたことの理由をはっきりとはわからないものの、可能性のある理由としては、餌を巡る種間競争と、種による採餌環境の好みの違いの2点が考えられる。最初に、種間競争について考える。2種の潜水時間と表面滞在時間の関係を調べたところ、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンに比べ、同じ潜水時間に対して表面滞在時間がわずかに短かった(図 2-10)。このことは、一定の時間の潜水を行った場合、ジェンツーペンギンの方が1回の潜水あたりに多くの時間を捕食行動に費やせることを意味する。したがって、例えば底層の餌を狙って同じような深度へヒゲペンギンとジェンツーペンギンが潜水した場合、1回の潜水あたりにより多くの時間を底で費やすことのできるジェンツーペンギンが、ヒゲペンギンより効率よく潜水することができると考えられる。

以上のような潜水特性上の理由から考えて、もし餌を巡る種間競争が2種の採餌場所の利用の仕方に強い影響を持っているとすれば、採餌のために沖合を訪れたヒゲペンギンは、ジェンツーペンギンの採餌のコアエリアである沿岸の浅い海域から競合の少ない場所へ、結果的に排除されていたのかもしれない。

このような場合には、ヒゲペンギンが沖合の採餌エリアに行く際、まずジェンツーペンギンが主に利用している沿岸の浅い海域を訪れ、その後に沖合へ向かうといったことが想定できるかもしれない。本研究で得たヒゲペンギンの詳細な移動軌跡をみると、沖合トリップを行っていた 10 個体のうち 2 個体が、ジェンツーペンギンの採餌のコアエリアである Nelson 島の南を通り過ぎてから沖合へ向かっていた(図 2-7)。このような行動は、種間競争による競争排除の影響を示唆するのかもしれない。しかし、野外において種間競争による資源利用の分割を示すことは容易ではなく、多くの場合、他方の種を取り除くといった操作実験を行わない限り厳密な実証は不可能と考えられており(嶋田ら 2005)、本研究の結果から明瞭に種間競争の効果を示すことはできなかった。その一方で、沖合トリップを行っていたヒゲペンギンの多くの個体(10 個体中 8 個体)は直接沖合の採餌エリアへ向かっていた(図 2-7)。このことは、ヒゲペンギンがジェンツーペンギンの採餌エリアとは関係なく、元から沖合の採餌エリアへ目的地を定めていたと考えることもできる。したがって本研究で得たペンギンの行動からみると、2 種の採餌場所の違いに対しては、餌を巡る種間競争と、種による採餌環境の好みの違いの両方が関わっているということが示唆される。

2-5. 第 2 章のまとめ

- ・南極半島域で同所的に生息するヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌場所の 3 次元的な利用の仕方を、近年開発された GPS-深度ロガーによって詳細な空間スケールで調べた。
- ・2 種は似た採餌範囲を利用していたものの、細かい空間スケールで見ると、ヒゲペンギンが深い海域の表層・中層を利用していた一方、ジェンツーペン

ギンは沿岸の浅い海域の底層を利用していた。

- ・ 2 種の潜水行動には、潜水中の潜水ボトム滞在時間、ジグザグ回数、潜水効率等のパラメータに違いが見られた。これらの違いは、水平的な採餌場所の違いと、その場所での潜水の仕方の違いを反映していると考えられた。
- ・ ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌場所の利用の仕方の違いは、種間競争または種による採餌環境の好みの違いの両方の要因によるものだと考えられた。

本章では、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌場所の利用の仕方の違いを明らかにした。ここで、このように両種の採餌場所の利用の仕方が異なる理由として、両種がそれぞれにとって好適な餌場を異なる方法で利用しているのか、またはどちらかの種が、共通の好適な餌場を優占的に利用しているのか、という疑問が生じる。このことを確かめるには、ペンギンがどのような場所で効率よく餌をとっていたのか、そして両種が実際にそこを頻繁に利用していたのかを調べる必要がある。次章では、このような観点から、ペンギンの行動軌跡と潜水データを用いて「採餌効率」を算出し、この指標から、両種の採餌戦略を明らかにしてゆく。

2 章図表

表 2-1. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの行動圏(95 %カーネル密度エリア)と採餌のコアエリア(50 %カーネル密度エリア)の面積およびその種間での重複度

Contour lines of kernel density [%]	Chinstrap		Gentoo	
	Area [km ²]	% overlap with gentoo	Area [km ²]	% overlap with chinstrap
20	3.1	0.0	1.8	0.0
50	16.8	12.8	8.6	25.0
80	114.2	22.9	57.7	45.4
95	326.6	26.4	126.0	68.5

表 2-2. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの潜水行動の比較(means \pm SD)。

全てのトリップのデータと沿岸トリップのデータが別々に示してある。統計用語は次のように省略した。一般化線形モデル: GLM, 一般化線形混合モデル: GLMM, Wald 検定: W, 尤度比検定: LRT。GLMM において”G”と”B”はそれぞれ誤差の分布構造に Gamma 分布, 二項(Binomial)分布を用いたことを示している。

	Chinstrap	Gentoo	Model used	Statistic	p value
All trips					
n	18 birds	14 birds			
Dive frequency [dive h ⁻¹]	24.8 \pm 7.2	21.4 \pm 6.3	GLM (G) & W	$t = 1.4$	0.17
Dive depth [m]	29.1 \pm 6.1	32.4 \pm 7.4	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 2.1$	0.15
Dive duration [s]	70.8 \pm 8.3	81.4 \pm 13.0	GLMM (G) & LRT ^a	$\chi^2 = 5.9$	0.053
Bottom duration [s]	24.2 \pm 4.5	33.1 \pm 6.6	GLMM (G) & LRT ^a	$\chi^2 = 29.5$	<0.01*
Depth wiggles per dive	5.1 \pm 0.9	6.2 \pm 0.9	GLMM (G) & LRT ^a	$\chi^2 = 9.2$	0.01*
Diving efficiency	0.24 \pm 0.05	0.30 \pm 0.06	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 8.8$	<0.01*
Proportion of benthic dives [%]	4.5 \pm 8.4	25.7 \pm 24.8	GLM (B) & W	$z = 20.5$	<0.01*
Nearshore trips					
n	8 birds	12 birds			
Dive frequency [dive h ⁻¹]	27.1 \pm 7.8	22.4 \pm 6.3	GLM (G) & W	$t = 1.7$	0.12
Dive depth [m]	29.7 \pm 6.4	30.9 \pm 6.4	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 0.2$	0.63
Dive duration [s]	69.9 \pm 8.4	78.1 \pm 10.9	GLMM (G) & LRT ^a	$\chi^2 = 3.9$	0.14
Bottom duration [s]	25.4 \pm 5.9	32.0 \pm 5.9	GLMM (G) & LRT ^a	$\chi^2 = 19.1$	<0.01*
Depth wiggles per dive	5.4 \pm 1.1	6.1 \pm 0.8	GLMM (G) & LRT ^a	$\chi^2 = 8.4$	0.01*
Diving efficiency	0.26 \pm 0.07	0.29 \pm 0.06	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 1.7$	0.19
Proportion of benthic dives [%]	6.1 \pm 11.6	29.4 \pm 24.9	GLM (B) & W	$z = 11.9$	<0.01*

^a 潜水時間、潜水ボトム滞在時間、ジグザグ回数の各解析では、深度を共変量として組み込んである(方法を参照)。

表 2-3. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの胃内容物の比較(means \pm SD)。統計用語は次のように省略した。一般化線形モデル: GLM, 一般化線形混合モデル: GLMM, Wald 検定: W, 尤度比検定: LRT。GLMM において”G”と”B”はそれぞれ誤差の分布構造に Gamma 分布, 二項(Binomial)分布を用いたことを示している。

	Chinstrap	Gentoo	Model used	statistic	p value
n	16 birds	12 birds			
Stomach content mass [g]	559 \pm 223	477 \pm 187	GLM (G) & W	$t = 1.1$	0.30
Stomach content mass per foraging trip duration [g h ⁻¹]	72.3 \pm 35.1	58.6 \pm 29.8	GLM (G) & W	$t = 1.1$	0.27
Proportion of Antarctic krill in stomach content mass (wet weight) [%]	99.8 \pm 0.5	97.6 \pm 6.4	GLM (G) & W	$t = 1.4$	0.17
Body length of Antarctic krill [mm]	46.9 \pm 4.0	49.8 \pm 1.8	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 1.7$	0.19
Proportion of female adult krill in total number of Antarctic krill [%]	62.5 \pm 17.1	81.1 \pm 12.8	GLM (B) & W	$z = 3.9$	<0.01*

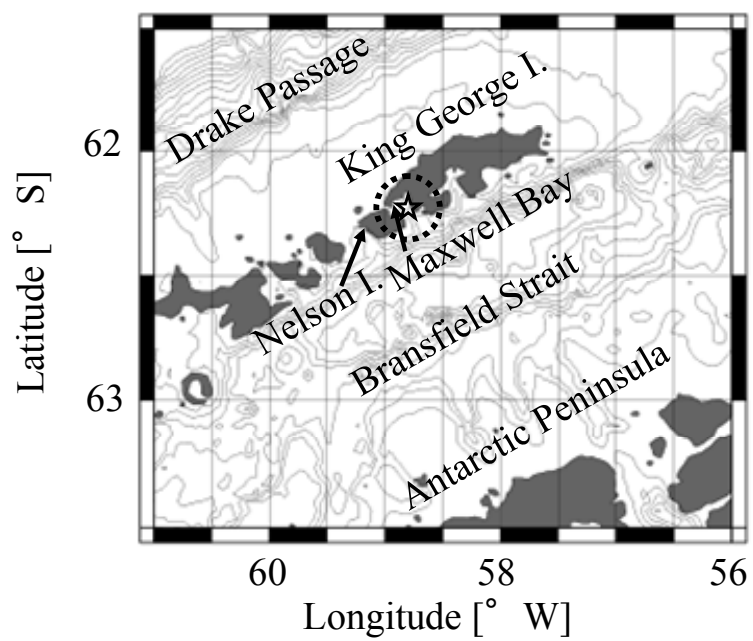
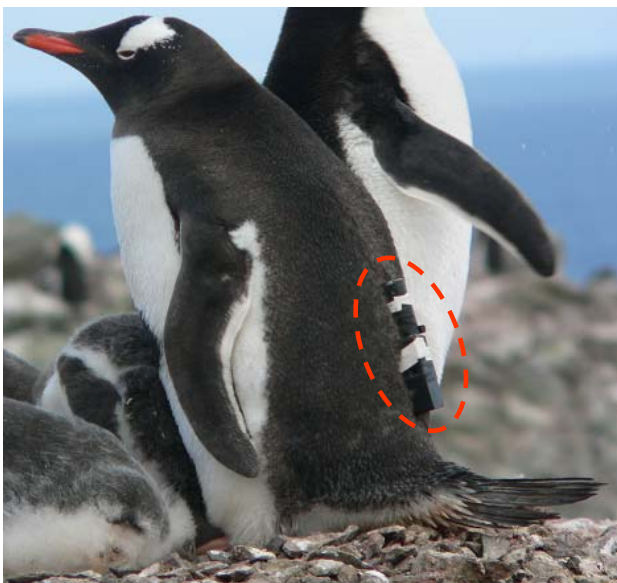


図 2-1. 本研究の調査地。星印はコロニーの位置、点線はコロニーから 15 km の距離を示す。

A. GPL380-DT



B. GPS-TD log



図 2-2. ペンギンへの GPS-深度ロガーの取り付けの状況。(A) GPL380-DT、(B) GPS-TD log の 2 タイプのロガーをジェンツーペンギンに取り付けたところ。

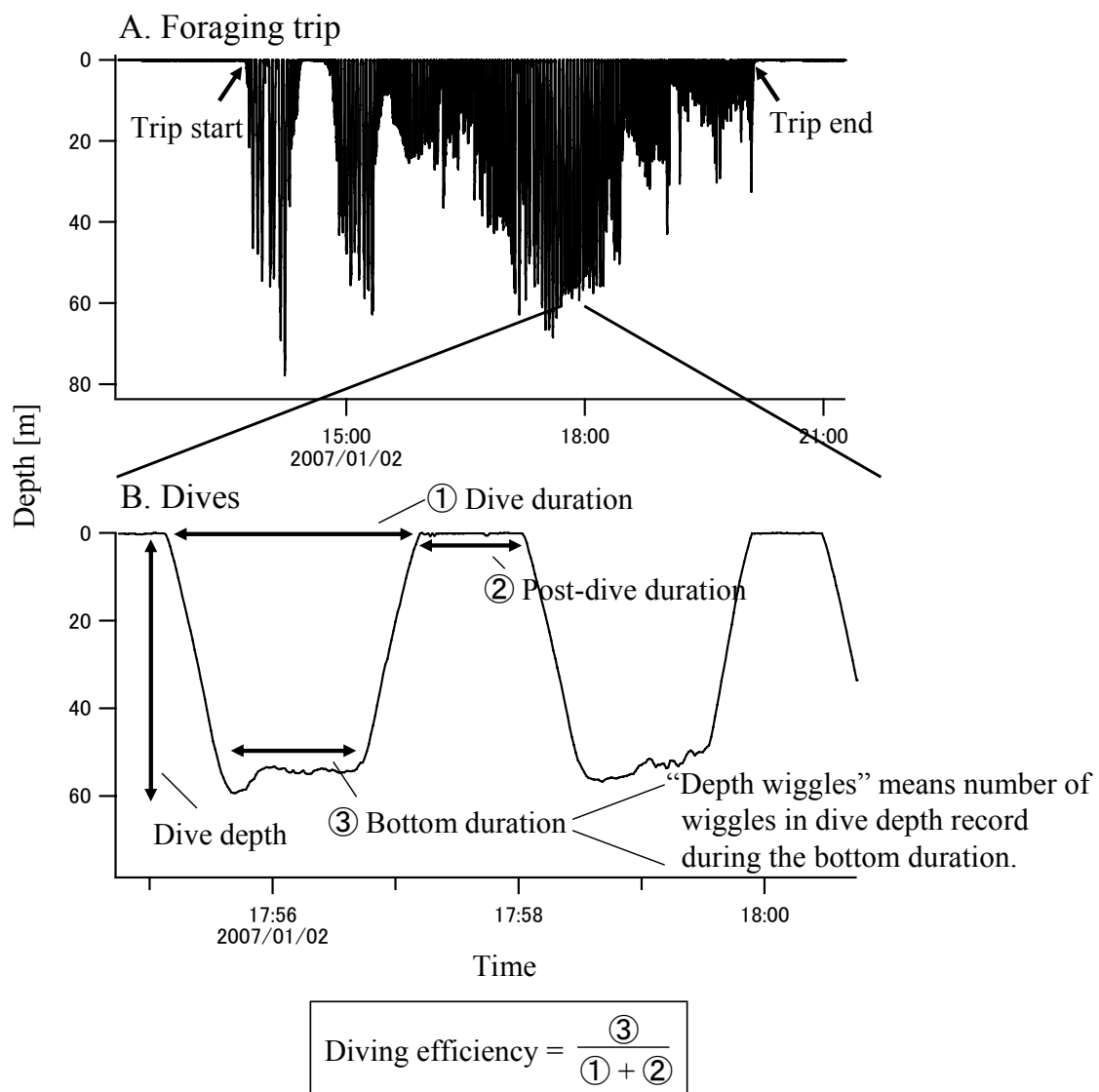


図 2-3. ペンギンの潜水中の深度記録と解析に用いた潜水パラメータ

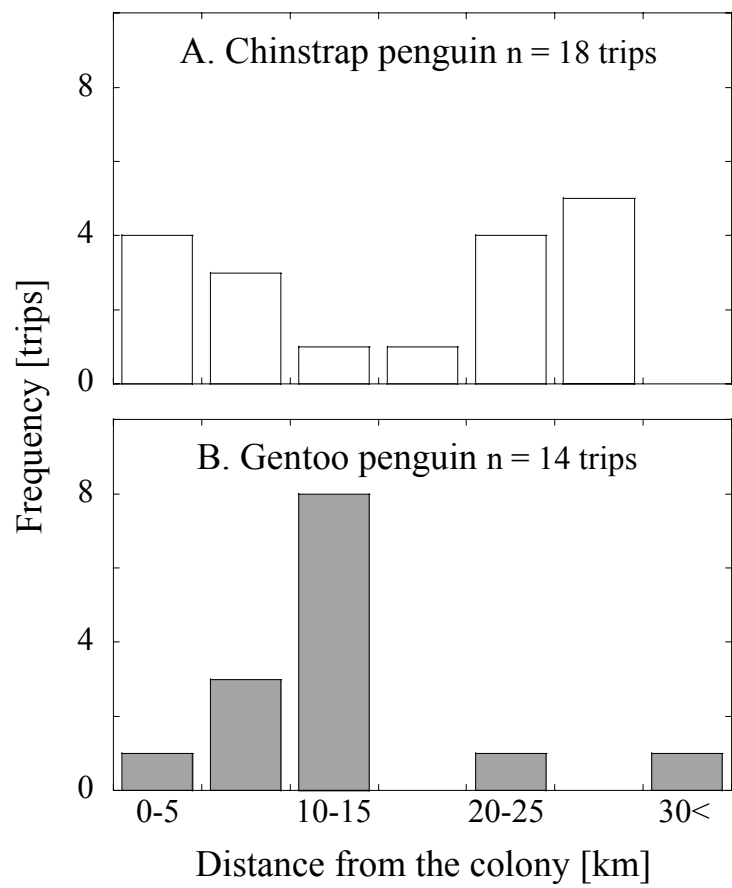


図 2-4. (A) ヒゲペンギン、(B) ジェンツーペンギンの採餌トリップ距離の頻度分布

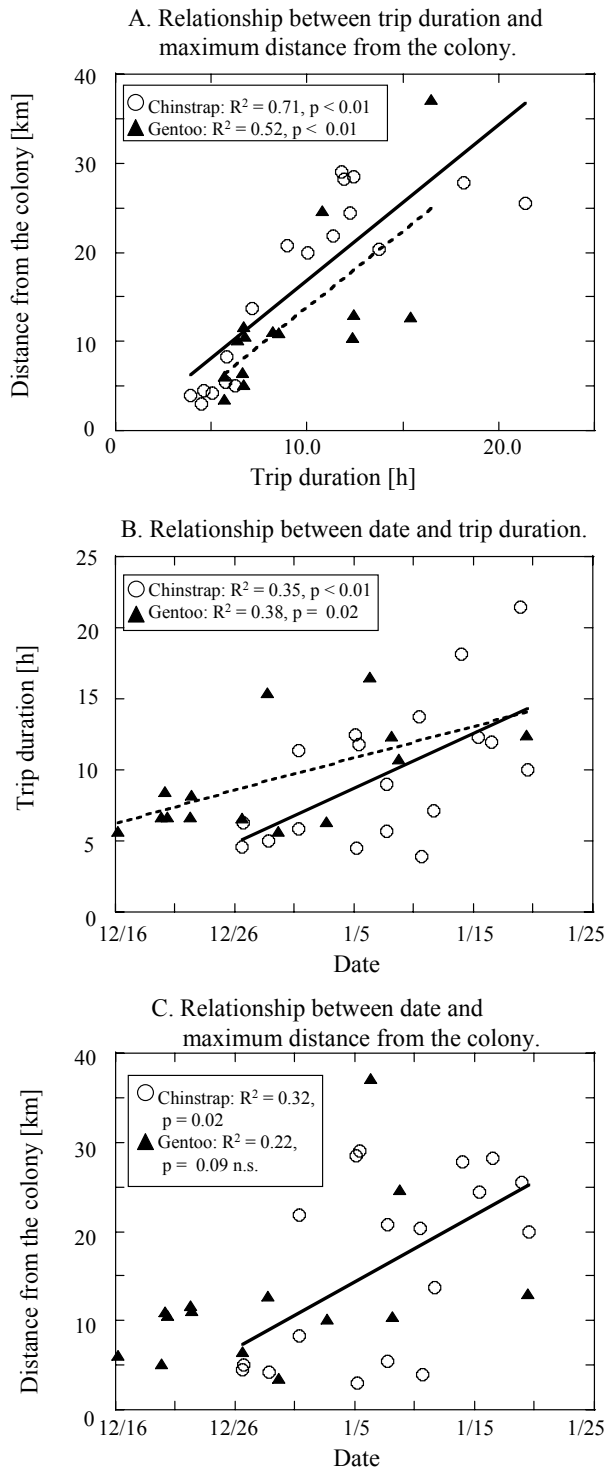


図 2-5. (A) トリップ長とトリップ距離の関係、(B) 時期とトリップ長の関係、(C) 時期とトリップ距離の関係。

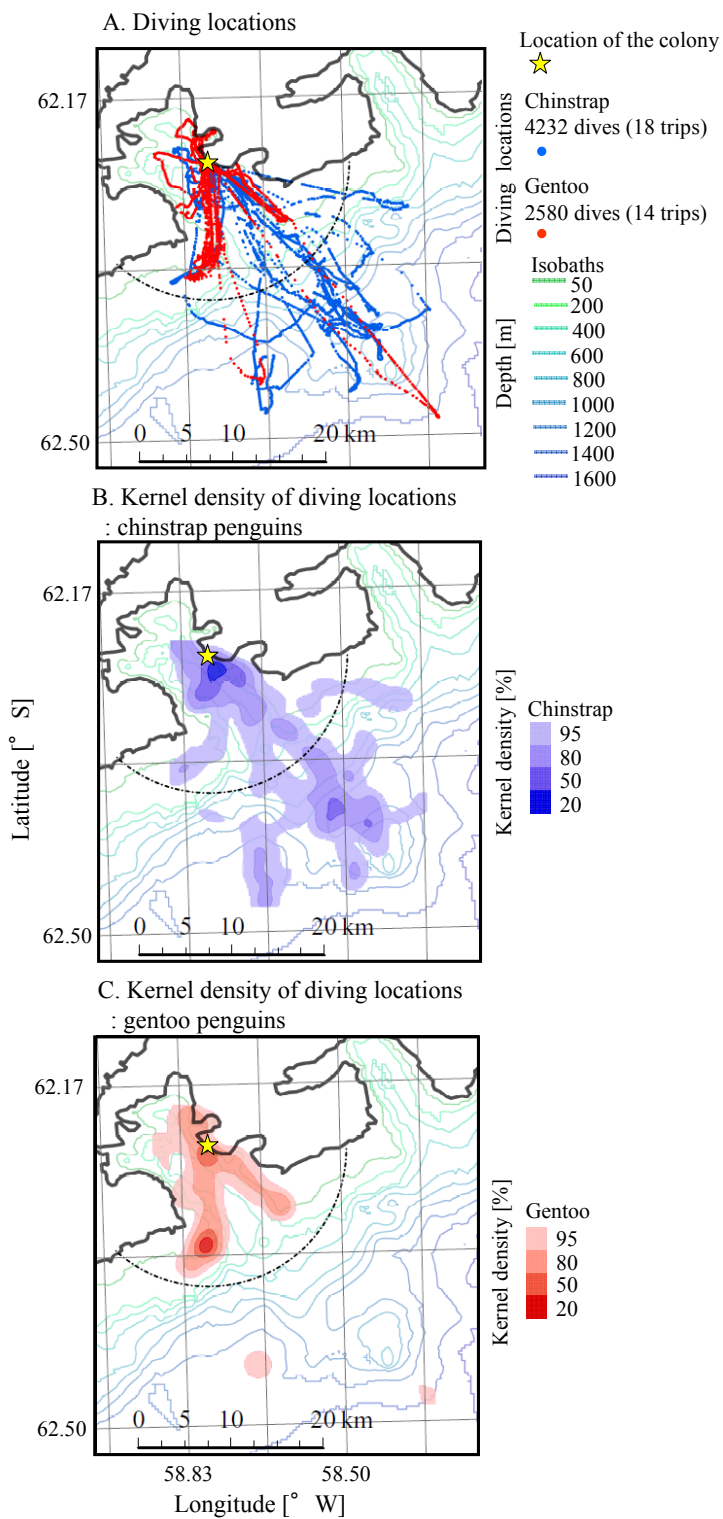


図 2-6. (A)ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌潜水位置、(B) ヒゲペンギンの潜水位置のカーネル密度分布、(C)ジェンツーペンギンの潜水位置のカーネル密度分布。

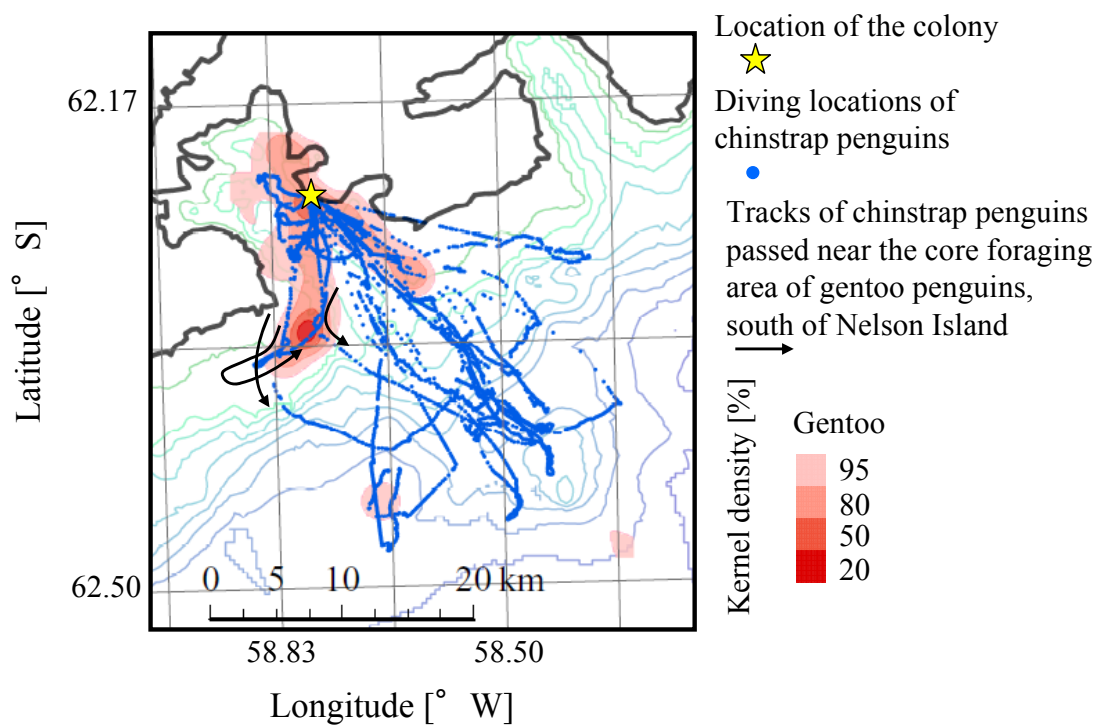


図 2-7. ジェンツーペンギンの採餌のコアエリアと関連した、ヒゲペンギンの行動の例

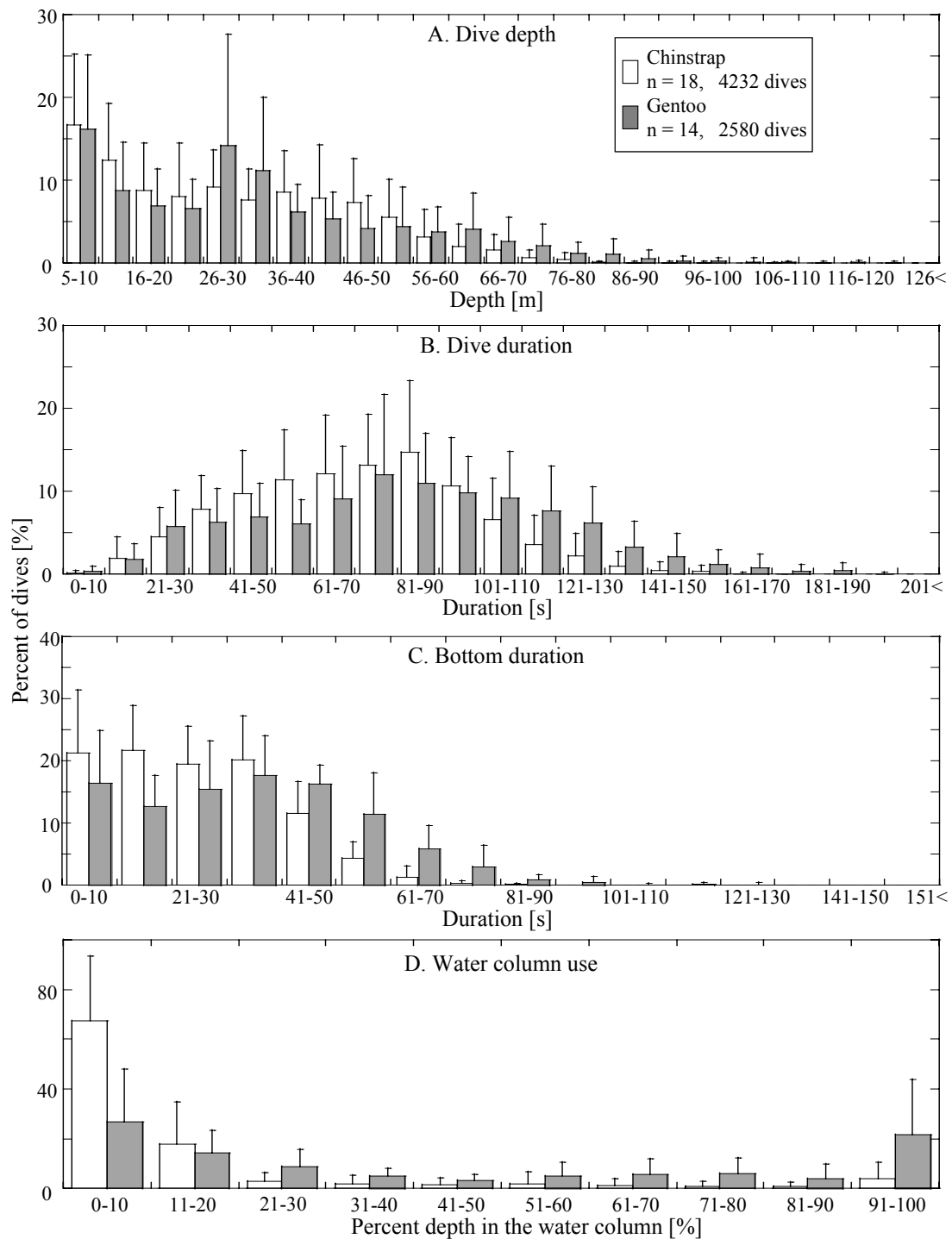


図 2-8. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの (A) 潜水深度、(B) 潜水時間、(C) 潜水ボトム滞在時間、(D) 水深に対してどれだけ深く潜水したか、の頻度分布

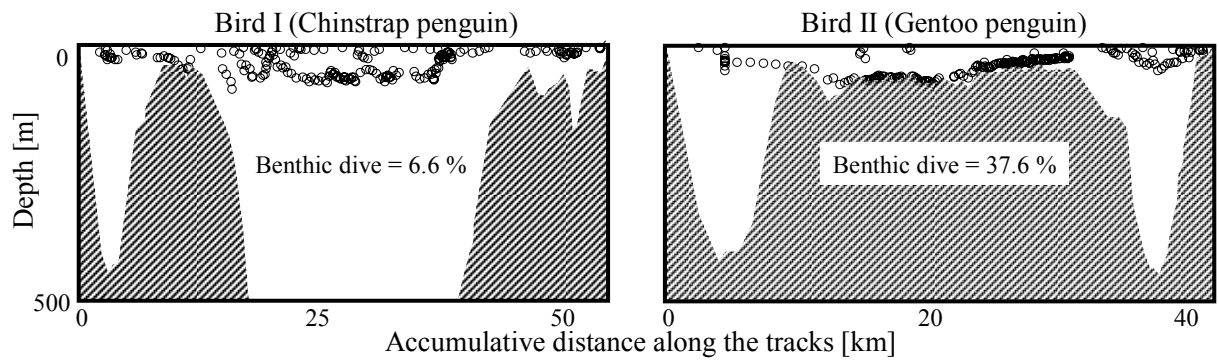


図 2-9. ヒゲペンギン(左)とジェンツーペンギン(右)の行動軌跡に沿った潜水深度と海底地形の例。影の部分が海底の深度を示す。

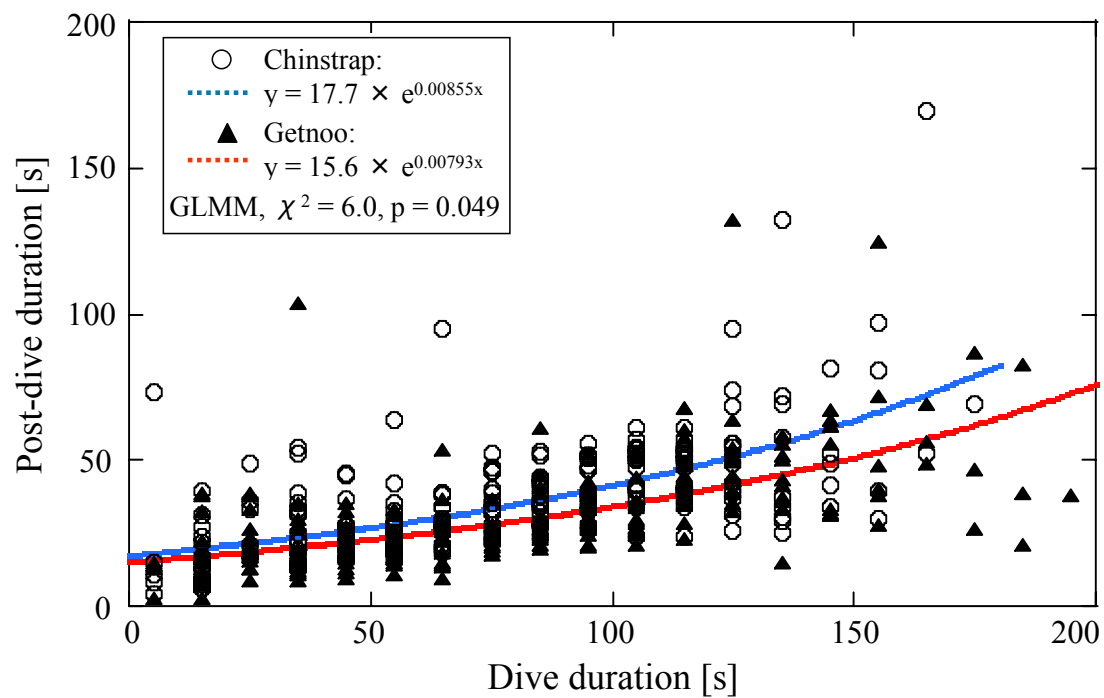


図 2-10. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの潜水時間とその後の表面滞在時間の関係。プロットは個体毎の潜水時間 10 秒間隔の階級における平均表面滞在時間を示している。曲線はそれぞれの種のプロットの GLMM 回帰曲線を示している。

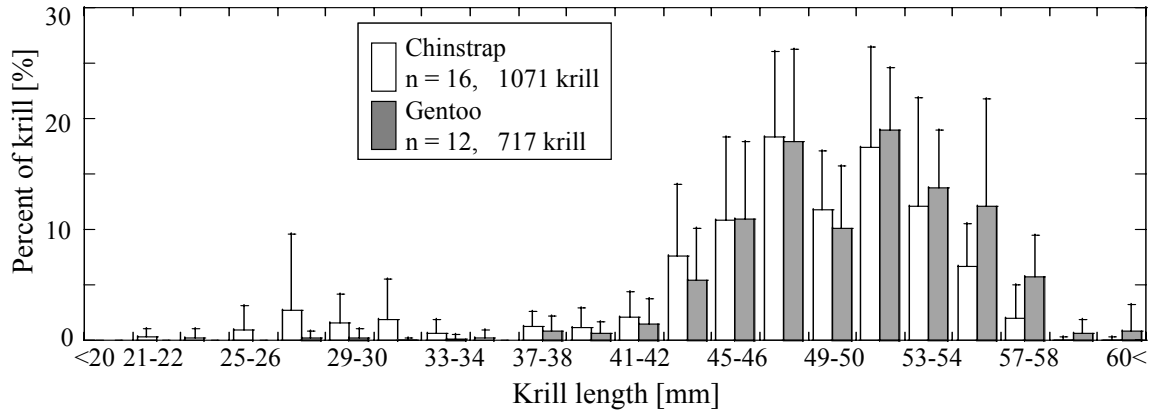


図 2-11. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの胃内容物から得られたナンキョクオキアミの体長組成

第3章. 採餌効率から見たペンギン2種の採餌戦略

3-1. 背景・目的

第2章では、同所的に繁殖するヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌場所と潜水行動の違いを細かい空間スケールで明らかにした。その結果によれば、ヒゲペンギンが沿岸から沖合にかけての表層・中層を専門的に利用するのに対して、ジェンツーペンギンは沿岸の底層をしばしば利用しており、潜水行動や餌の質もこれらの採餌場所の違いに対応して異なっていた。このような採餌の仕方の違いが生じる理由として、(1) これら2種のペンギンは、両方にとって好適な餌場を共有するが、どちらか一方の種がそこを優占的に利用しており、もう片方の種は好適な餌場を排除されて次善的に別の採餌場所を利用している、(2) 2種は、それぞれにとって好適な餌場を異なる戦略で利用しており、結果的には種間競争が生じないような生態的分離が成立している、といった状況が考えられる。これらのことを確かめるためには、ペンギンの実際の行動から、彼らがどのような場所で効率よく餌をとっていたのか、詳しく調べる必要がある。

時空間的に不均一な分布の餌を利用する海洋性の潜水動物は、餌を効率的に獲るために、移動速度や潜水行動を調節しながら餌を探索し、捕食を行う。逆に考えれば、動物の潜水行動パターンや移動軌跡から、動物が集中的に採餌している場所を推定することができる(Austin et al. 2006, Baileull et al. 2007)。例えば潜水性の動物がある一定の範囲のエリアの中に長時間留まって頻繁に潜水しているような場所は、その動物が集中的に採餌をしている場所と考えられる。このような研究は、これまでに様々な大型飛翔性鳥類やアザラシ類などの大型潜水動物について行われてきた(Biww et al. 2007, Weimarskirch 2007)。しかしこ

の方法は、動物に装着する機器の大きさなどの技術的制約を受け、空間精度のよい情報を小型の捕食者で得ることは特に難しかった。近年、動物装着型機器の小型化が進み、より小型の潜水動物についても、動物の行動パターンを調べることが可能となった。

本研究の対象動物であるペンギン類は、採餌海域の中を移動しながら、潜水することで餌を得ている。もし利用可能性の高い餌と遭遇した場合は、その場所に長時間留まるとともに、餌のいる深度まで潜水を繰り返しながら餌を多く捕食するであろう。一方、餌の利用可能性が低かったり、または高かった餌の利用可能性が低下してきた場合には、その場所から移動したり、潜水深度を変えたりするであろう。このような予測にもとづく小型の潜水動物の研究は、従来動物の位置を計測することが困難だったことから、主に時系列の潜水深度データを用いて、潜水深度や潜水後の表面滞在時間の変化などの情報を元に進められてきた(Mori 1997)。ここに精度の高い位置データが加われば、例えば一定の範囲のエリアを通過するのにかかる時間あたりに、どれだけの回数潜って餌を獲ったかというような、餌獲り回数の時間効率を推定することが可能となる。

そこで本章では、非常に細かいスケールで採餌場所と潜水行動を同時に計測することのできる GPS-深度ロガーを用いて、同所的に生息するヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌戦略を、採餌効率の面から明らかにすることを目的とする。具体的には、ペンギン 2 種の位置データと潜水データを用いて「採餌効率」を定量化し、2 種にとってどのような場所で採餌効率が高かったのかを明らかにする。そして両種が、どれだけ採餌効率の高い場所で潜水していたかを調べ、種毎の採餌戦略を明らかにする。

3-2. 方法

3-2-1. 解析の対象とした海域

調査地・調査期間は第2章と同一なので、ここでは省略する。

3-2-2. 海洋環境データ

デジタル化した海底地形図(Admiralty Chart No. 1776)による水深、衛星画像(Aqua-MODIS、4km×4km スケール、2006年12月20日–2007年3月20日の3ヶ月の平均値)による Chl_a 濃度・海表面水温(SST: 日中の 11 μ m の波長帯を使用)を用いて、ペンギンの行動圏における海洋環境を調べた。ペンギンの各採餌潜水地点に最も近い場所の各パラメータ値を、GIS ソフト ArcGIS[®] の Table 結合機能を使って検索し、これを各潜水地点における値として用いた。

3-2-3. 「採餌効率」の定義

育雛期間中のヒゲペンギン 18 個体、ジェンツーペンギン 14 個体分の GPS による移動軌跡、潜水深度データを取得した。これらのデータの取得方法および基本的な解析方法は、第2章と同一である。解析に用いたのは、採餌に関連すると考えられる、深度 5 m 以上への潜水データのみである。

この章では新たに、潜水位置情報と潜水深度情報を用いて、ペンギンの「採餌効率」を次のような指標によって定量化した。ペンギンの採餌効率を評価するにあたっては、ある一定の範囲内において、餌をどれくらいの時間かけてどれだけ採ったか、という単位時間あたりの捕食回数を指標値とした。餌の捕食回数は潜水中の深度記録のジグザグ回数と高い相関を持つことが知られていることから(Takahashi et al. 2004, Bost et al. 2007)、ここではジグザグ回数を捕食回

数とみなした。また、ある一定の範囲を通過するのに必要な時間については、各潜水地点を中心とする半径 500 m の円を描き、その円にペンギンが入ってから出るまでにかかった時間を指標値とした。したがって採餌効率 FE は、

$$FE = \frac{\sum n}{\sum t} \quad (1)$$

と表される。(1)式において、 $\sum n$ は半径 500 m の範囲内で行った潜水中のジグザグ回数の積算値、 $\sum t$ は半径 500 m の範囲内に初めて入る 1 つ手前の地点から、最初に出た地点まで移動するのに要した時間(First Passage Time: Fauchald & Tveraa 2003)である(図 3-1)。後の解析において、これらの $\sum t$ 、 $\sum n$ 、採餌効率 FE の値を採餌効率パラメータとして用いた。

3-2-4. 統計解析

採餌効率パラメータ(First Passage Time, 半径 500m の円内における潜水中のジグザグ回数の積算値、採餌効率)および他の潜水パラメータを、種間または採餌場所間で比較する際には、一般化線形混合モデル(GLMM)を用いた。この方法については第 2 章と同一なので、ここでは省略する。

3-3. 結果

3-3-1. 海洋環境の分布

ペンギンの行動圏における水深、Chl_a 濃度、SST の分布を示す(図 3-2)。Bransfield 海峡側では、海岸から 4-5 km の幅で水深 100 m 以浅の大陸棚が広がっている。その外洋側には 10 km の幅の陸棚斜面があつて、水深は 1500 m まで急に増加しており、そのさらに外洋側は海盆となり、水深は最大 1800 m まで

緩やかに増加している。Maxwell 湾内では大陸棚の幅は概ね 1 km 以内と狭く、最大水深は 400 m 程度となっている(図 3-2 A)。Chl_a 濃度と SST はいずれも、Maxwell 湾内や大陸棚上で低く、陸棚斜面に沿って値が上昇し、海盆域で値が最も高くなっている(図 3-2 B, C)。以上の海洋環境の分布の傾向をまとめると、沿岸から沖合にかけて、水深は深くなり、Chl_a 濃度、SST はいずれも高くなるという特徴があった。

3-3-2. 採餌効率の空間分布: 沿岸・沖合

ペンギンの採餌場所や餌の特徴の詳細については第 2 章の結果と同一である。ここでは、それぞれの種の採餌効率の特徴と、その空間分布を示す。まずヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌効率パラメータを比較したところ、ヒゲペンギンの方がジェンツーペンギンに比べて First Passage Time (半径 500 m のエリアを通過するのにかかった時間)は短く、また半径 500m の円内における潜水水中のジグザグ回数の積算値はやや小さかった。しかし採餌効率には種間で違いが見られなかった(表 3-1)。

次に (1)式によって定量化した 2 種のペンギンの採餌効率の分布図を示す(図 3-3)。ヒゲペンギンは沿岸側と沖合側の両方で値が高くなっており、ジェンツーペンギンは主に海岸近くの浅い場所で値が高くなっているように見える(図 3-3)。そこで、海岸からの距離によって採餌効率がどのように変化するかを、2 種について調べた。ヒゲペンギンは海岸から 4 km 以内の沿岸の海域と、10 km 以上の海域の両方で採餌効率の値が高くなっており、その両方の海域を目的地としてトリップを行っていた(図 3-4 A-1)。一方、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンと同様、海岸から 4 km 以内の沿岸と、15 km 以上離れた沖合の両方の海

域で採餌効率の値が高くなっていたが、ヒゲペンギンとは異なり、多くのトリップ(全 14 トリップ中 12 トリップ)が海岸から 4 km 以内の海域を目的地としていた(図 3-4 B-1)。またヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌効率が共に高かった、海岸から 4 km 以内の海域において、それぞれの種がどのような水深の場所で潜水していたか見ると、ヒゲペンギンがほとんど水深 100 m 以深の海域で潜水しているのに対して、ジェンツーペンギンは水深 100 m 以浅の海域で比較的多く潜水しているという違いがあった(図 3-4 A-2, B-2)。

3-3-3. 採餌効率の空間分布: 沿岸における表層・中層潜水と底潜水の違い

まず 2 種の採餌効率が共に高かった沿岸の海域の採餌場所について、水深と潜水場所の関係を詳しく見てみると、ヒゲペンギンは Maxwell 湾内の水深の深い場所で多くの表層・中層潜水を行っている一方で、ジェンツーペンギンは、湾外や湾内の浅い場所で、ヒゲペンギンに比べて多くの底潜水を行っているという違いがあった(図 3- 5; 沿岸トリップでの底潜水の割合: ヒゲペンギン 6.1 %, ジェンツーペンギン 29.4 %; 第 2 章 表 2-2)。ここで、両種の沿岸トリップ中の潜水について、底潜水と表層・中層潜水の採餌効率パラメータおよび潜水パラメータを比較した。ジェンツーペンギンでは、底潜水は表層・中層潜水に比べて First Passage Time が長く、同時に半径 500m の円内における潜水中のジグザグ回数の積算値も大きく、採餌効率の値も大きかった(表 3-2 A)。また底潜水は表層・中層潜水に比べて 1 潜水あたりのジグザグ回数や潜水ボトム滞在時間、潜水効率でも値が高かった(表 3-2 A)。さらに、潜水深度は底潜水が表層・中層潜水に比べて深かった(表 3-2 A)。一方ヒゲペンギンでは、底潜水を行っていた個体が 2 個体のみだったため統計検定はできなかったものの、ジェ

ンツーペンギン同様に、First Passage Time が長く、半径 500m の円内における潜水中のジグザグ回数の積算値も大きく、採餌効率の値も大きいという傾向があった(表 3-2 B)。また底潜水は表層・中層潜水に比べて 1 潜水あたりのジグザグ回数や潜水ボトム滞在時間、潜水効率でみても値が高く、さらに潜水深度も深い傾向があった(表 3-2 B)。

3-3-4. 採餌効率の高い場所: 2 種の重複度

2 種それぞれにとって採餌効率の高い場所がどのように分布しているかを調べるため、それぞれの種の採餌効率の上位 50% の点を抜き出してプロットした。ヒゲペンギンの採餌効率の高い点は、沿岸および沖合の水深の深い海域に分布している一方で、ジェンツーペンギンの採餌効率の高い点は、Maxwell 湾外部や、湾内の水深の浅い海域に集中して分布していた(図 3-6 B)。またこれらの採餌効率の高い潜水地点のカーネル密度分布図を作成し、これらのエリアの 2 種間での重複度を調べた。例えば 80% のカーネル密度エリアで見ると、全潜水地点を用いた場合、ヒゲペンギンのエリアの 23 % はジェンツーペンギンのエリアと重なっており、ジェンツーペンギンのエリアの 45 % はヒゲペンギンのエリアと重なっていた(表 3-3 A)。一方、採餌効率の高い地点(上位 50 % の地点)のみを用いた場合、ヒゲペンギンのエリアに対するジェンツーペンギンのエリアの重複は 4 %、ジェンツーペンギンのエリアに対するヒゲペンギンのエリアの重複は 12 % のみで(表 3-3 B)、いずれの場合でも全潜水地点を用いた際の重複度に比べて値が低かった(表 3-3)。

3-4. 考察

3-4-1. 海洋環境の分布

ペンギンの行動圏内において、水深、Chl_a 濃度、SST は、いずれも海岸からの距離が増えるにつれ、値が大きくなるという傾向があった(図 3-2)。ただし、Chl_a濃度と SST の最小値と最大値の差は Chl_a濃度で 1.0 [mg/m³]、SST で 0.7°C 程度であって(図 3-2 B, C)、海域の生産力の違いを説明できるほどの違いは検出されなかった。過去に調査地域周辺で行われた水理学的研究によれば、Bransfield 海峡には西から東へ向かう強い海流が存在し、表層を比較的高温・高塩分の海水が流れている(Madejski & Rakusa-Suszczewski 1990, Zhou et al. 2006, Catalan et al. 2008)。その一方で King George 島南側の湾では、海水が湾内にとどまる傾向があるものの、表層へしばしば氷河の融解水が流れ込んだり、潮汐や風の影響によって湾口部で内湾・外洋の海水の交換が起こったりすることが知られている(Brandini & Rebello, 1994)。Maxwell 湾内や沿岸で Chl_a 濃度・SST が低く、Bransfield 海峡の沖合側では Chl_a 濃度・SST が高いという結果は、海域の生産力の違いを示すものではないが、沿岸と沖合の水塊構造の違いを反映しているのだろう。

3-4-2. ヒゲペンギンの採餌戦略

ヒゲペンギンにとって採餌効率の高い場所は、沿岸—沖合というスケールで見えた場合、沿岸側と沖合側の 2 ヶ所あり、ヒゲペンギンはその両方を利用していた(図 3-4 A)。したがってこのような空間スケールで見えた場合には、ヒゲペンギンは採餌効率の高い場所で採餌していたと考えられる。これらの場所で共通する点は、多くの場合において、その場所の水深が深い地点(> 100 m)だったこ

とである(図 3-4 A)。本調査地において、ヒゲペンギンは沿岸から沖合までの広い範囲において表層・中層の採餌効率の高い場所を利用するという採餌戦略を持っていたと考えられる。

次に、沿岸の潜水を細かいスケールで見ると、浅い海域での底潜水は、表層・中層潜水に比べて採餌効率の高い傾向があったにも関わらず(表 3-2 B)、ヒゲペンギンは実際にはほとんど底潜水を行わずに、表層・中層潜水を行っていた(図 3-5 A)。したがって沿岸の海域において、表層・中層ハビタットと底層ハビタットという細かい空間スケールを見た場合には、ヒゲペンギンは必ずしも採餌効率の高い場所で採餌をしていたとは言えなかった。ヒゲペンギンにとって、底潜水が採餌行動の 1 つのオプションであり、かつ採餌効率の高い潜水方法であるということは、過去の研究からも示唆されている。例えば South Orkney 諸島では、ヒゲペンギンがしばしば底潜水を行ってナンキョクオキアミを捕食していることが報告されており、トリップ中の底潜水の割合と、単位トリップ時間あたりの餌獲得量には相関があったことから、この海域のヒゲペンギンにとっては底潜水が採餌戦略にとって重要であると考えられている(Takahashi et al. 2003)。それでは、本研究の調査地において、ヒゲペンギンが本来効率の高いはずの底潜水をあまり行わなかったのはなぜか。その理由は不明であるが、1 つの可能性として考えられるのは、同じ場所に生息するジェンツーペンギンの存在である。当海域において、ジェンツーペンギンは、ヒゲペンギンと比べると頻繁に底潜水を行っていた(図 3-5 B)。また両種共に、底潜水を行う際の潜水深度は、表層・中層潜水に比べてやや深い傾向があった(表 3-2)。さらに第 2 章の考察で言及したように(26 ページ)、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンに比べて長く深い潜水を行えると考えられる(第 2 章 図 2-10)。した

がってヒゲペンギンとジェンツーペンギンが同じ場所で生息する本研究の海域では、体重の重いジェンツーペンギンの方が、より効率的に底潜水を行うことができるために、ヒゲペンギンはより餌の競合の少ない表層・中層を利用しているのではないかという可能性が考えられる。

本研究では、なぜ沿岸側と沖合側の両方でヒゲペンギンの採餌効率が高かったのかについて、はっきりとした理由はわからなかった。しかし図 3-2 に示したように、沿岸側と沖合側では海洋環境が異なっており、それぞれの場所では餌を効率的に利用できるメカニズムも異なるのかもしれない。例えばこれまでの研究よれば、King George 島南岸では、ナンキョクオキアミの群が、潮汐や風の影響による流れにのって Bransfield 海峡から内湾へ運ばれると考えられている(Rakusa-Suszczewski 1980)。そのためオキアミの群の供給源に近い沖合では、基本的に海峡内の海流にのって流れてくるオキアミ群との遭遇頻度が高いのかもしれない。一方沿岸性の Maxwell 湾内でも、時折移送されてくるオキアミ群によって時折餌利用可能性が上昇するものの、それは風や潮汐などの影響を受け短期間で変化しやすいのかもしれない。

また、本研究で得た結果では、ヒゲペンギンは沿岸と沖合の採餌効率の高い海域の両方をトリップの目的地としていたものの、彼らのトリップの長短を決める要因については、採餌効率の分布などの他にも、雛の発育段階などが挙げられる(Meyer et al. 1997)。これは、生まれて間もない時期の雛に飢餓耐性がなく、親鳥は頻繁に給餌を行わなければならないためである。我々の得た、時期とトリップ長・トリップ距離の関係のデータを見ても、時期が進むにつれて、ヒゲペンギンのトリップ長・トリップ距離は共に長くなる傾向があった(第 2 章 図 2-5 B、図 2-5 C)。このことは、親鳥が雛への給餌頻度を高く保つために、育

雛初期には採餌効率とは関係なく近くの海域を利用していることを示しているのかもしれない。また、同属のアデリーペンギンでは、例えば、短いトリップでは雛の餌要求を満たし、長いトリップは親自身の餌要求を満たすという機能があると考えられている(Ainley et al. 1998, Watanuki et al. 2002)。

以上のことから、当調査海域において、ヒゲペンギンは表層・中層の採餌効率の高い場所である沿岸側と沖合側の両方を利用するという採餌戦略をとっているものの、沿岸側・外洋側どちらの場所を選択するかに関しては、雛の成長段階や沿岸の餌利用可能性の変化といった要因が複雑に関係していると考えられる。

3-4-3. ジェンツーペンギンの採餌戦略

ジェンツーペンギンにとって採餌効率の高い場所は、ヒゲペンギン同様、沿岸―沖合という空間スケールで見た場合、沿岸側と沖合側の2ヶ所あったものの、ジェンツーペンギンはそのうち主に沿岸側のみを利用していた(図 3-4 B)。沖合側をほとんど利用しなかった理由については、ジェンツーペンギンにとって、主に沿岸の浅い海域で十分な効率で餌をとることができたためだと考えられる。

次に沿岸の潜水を細かい空間スケールで見ると、浅い海域での底潜水は、表層・中層潜水に比べて採餌効率が高く(表 3-2 A)、またジェンツーペンギンは実際に多くの底潜水を行っていた(図 3-5 B)。したがって本調査地において、ジェンツーペンギンは浅い場所で底潜水を集中的に行うという採餌戦略を持っていたと考えられる。

ジェンツーペンギンがこのように浅い海域でしばしば底潜水を行っている理

由として、沿岸の海域の底層がナンキョクオキアミを含む餌資源の重要な生息空間であり予測しやすい餌場であること、さらに底潜水が効率のよい潜水方法であること、の2つが考えられる。まず1つめに底層に分布する餌について、しばしばナンキョクオキアミを含む大型プランクトンが、日周鉛直移動と潮汐による移送の相互作用によって浅い海底上に集積することが知られている(Coyle et al. 1992, Ichii et al. 1998)。また調査地に近い King George 島の Admiralty 湾でも、オキアミが底生性の珪藻を摂食していることから、オキアミにとって沿岸の底層が重要な生息場所の一部であると考えられている(Ligowski 2000)。このようなことから、沿岸の底層に分布するオキアミは、ジェンツーペンギンにとって利用可能性が高いと考えられる。また、海底地形の細かい変化は、潜水動物であるペンギンにとって、移動経路や餌のある場所を特定する手がかりとして利用し得る情報でもあると考えられている(Mattern et al. 2007)。したがってジェンツーペンギンにとって、底層の餌は、海底地形の影響である程度高密度にまとまっている、または発見しやすいという面でも、価値の高い餌だったのかもしれない。実際にジェンツーペンギンが底潜水を行っていた場所では、その周辺に留まる時間(First Passage Time)が長く、かつ採餌効率が高かった(表 3-2 A)ということからも、餌場としての質が高かったということを読み取ることができる。

2 つめに、底潜水は表層・中層潜水に比べて潜水ボトム滞在時間が長く、1 潜水中のジグザグ回数も多かった(表 3-2 A)。このことは、底潜水では餌の捕食にかけられる時間が相対的に長く、1 潜水あたりに多くのエネルギーを得られることを示している。これまでの研究でも、ペンギンが底潜水を行う際には、目標とする深度と水面との往復時間を最小化すると共に潜水ボトム滞在時間を

最大化することが可能となることが示唆されている(Takahashi et al. 2003)。このような底潜水行動は、ヒゲペンギン(Takahashi et al. 2003)、ジェンツーペンギン(Lescroel & Bost 2005)、イワトビペンギン(*Eudyptes chrysocome*)(Tremblay & Cherel 2000)、キガシラペンギン(*Megadyptes antipodes*)(Mattern et al. 2007)など複数のペンギンで報告されており、潜水性の捕食者であるペンギンの採餌行動にとって重要な要素の1つだと考えられている。

ただし、第2章で明らかにしたように、ジェンツーペンギンは底潜水を専門に行っているわけではなく、底潜水の割合は全潜水の3割弱にとどまっていた(第2章 表2-2)。実際の行動軌跡を見ると、ジェンツーペンギンは、コロニーの周辺や Bransfield 海峡に面した大陸棚上など、限られた場所で盛んに底潜水を行っていた。そしてこれらの場所の近傍の他、コロニーとの往復の途上においても、多くの表層・中層潜水を行っていた(図3-5B)。もしジェンツーペンギンの採餌にとって、特定の場所での底潜水のみが重要であるならば、彼らは往復中の潜水をほとんど行わず、目的地周辺のみで集中的に潜水すると考えられる。しかし実際には餌場への往復途上で多くの5m以上の潜水を行っていた。同時期に行われたカメラロガーによる調査では、ジェンツーペンギンが表層・中層潜水においてもしばしばオキアミの群に遭遇し、それらを捕食していることが明らかとなった(Takahashi et al. 2008)。こういったジェンツーペンギンの行動からは、彼らが採餌トリップの目的地を沿岸の浅い場所に定めつつも、その往復途上や目的地周辺の表層や中層に餌で餌を発見した場合には、それらを機会的に利用しているように見える。以上のことから、当調査海域において、ジェンツーペンギンは、沿岸の浅い海域で底層の餌を採るという採餌戦略を持っているものの、底潜水のみに専門化することなく、表層・中層の餌を日和見的

に利用していると考えられる。

3-5. 第3章のまとめ

- ・ペンギンの潜水行動と移動軌跡から、ペンギンの採餌効率を定量化した。
- ・ヒゲペンギンは、沿岸から沖合までの広い範囲の中でも、表層・中層の採餌効率の高い場所を利用するという採餌戦略を持っていると考えられた。一方、沿岸の表層・中層潜水と底潜水というハビタットスケールで見ると、底潜水の採餌効率が高い傾向があったものの、ヒゲペンギンはほとんどそこを利用していなかった。
- ・ジェンツーペンギンは、沿岸の採餌効率の高い場所を利用しており、その中でも特に採餌効率の高い底潜水を多く行うという採餌戦略を持っていると考えられた。
- ・ジェンツーペンギンのみが主に底層ハビタットを利用していた理由は、体重が重く、そのため潜水能力が高いと考えられるジェンツーペンギンの方が、長い潜水時間を必要とする底潜水をより効率的に行うことができるためだと考えられた。

本章では、同所的に生息するヒゲペンギンとジェンツーペンギンの行動から、彼らの採餌効率の分布を明らかにし、その採餌効率の面から彼らの採餌戦略を調べた。次章の総合考察では、本章で明らかにした2種のペンギンの採餌戦略および過去に南大洋で調べられた同所的に生息する近縁な高次捕食者の採餌生態の特徴を比較する。また南極半島域における海洋環境の変化が、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンに採餌にどのような影響を与え得るのかについて考察

する。

3 章図表

表 3-1. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌効率パラメータの比較(means \pm SD)。
 統計用語は次のように省略した。一般化線形モデル: GLM, 一般化線形混合モデル:
 GLMM, Wald 検定: W, 尤度比検定: LRT。GLMM において”G”は誤差の分布構造に
 Gamma 分布を用いたことを示している。

	Chinstrap	Gentoo	Model used	statistic	p value
n	18 birds	14 birds			
Accumulative time (First Passage Time) within a radius 500m [s]	1916 \pm 638	2636 \pm 1135	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 229$	<0.01*
Accumulative depth wiggles within a radius 500m [number]	83.9 \pm 46.5	113.7 \pm 47.1	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 3.3$	0.07
Foraging Efficiency [number/s]	0.039 \pm 0.013	0.041 \pm 0.008	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 0.9$	0.34

表 3-2. 沿岸トリップ(コロニーから 15 km 以内)における(A)ジェンツーペンギンと(B)ヒゲペンギンの底潜水と表層・中層潜水の採餌効率パラメータおよび潜水パラメータの比較(means \pm SD)。統計用語は次のように省略した。一般化線形モデル: GLM, 一般化線形混合モデル: GLMM, Wald 検定: W, 尤度比検定: LRT。GLMM において”G”は誤差の分布構造に Gamma 分布を用いたことを示している。底潜水を行っていたヒゲペンギンは 2 個体のみだったため、平均値のみを示した。ヒゲペンギンの結果については統計検定を行っていない。

A. Gentoo penguin

	Benthic dive	Pelagic dive	Model used	statistic	p value
n	12 birds	12 birds			
Accumulative time (First Passage Time) within a radius 500m [s]	3680 \pm 2144	2158 \pm 818	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 252$	<0.01*
Accumulative depth wiggles within a radius 500m [number]	165.6 \pm 94.7	88.2 \pm 35.3	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 189$	<0.01*
Foraging Efficiency [number/s]	0.047 \pm 0.013	0.040 \pm 0.010	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 10.9$	<0.01*
Dive depth [m]	43.5 \pm 26.7	26.1 \pm 7.2	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 104.1$	<0.01*
Dive duration [s]	93.2 \pm 33.1	71.9 \pm 12.0	GLMM (G) & LRT ^a	$\chi^2 = 4.8$	0.09
Bottom duration [s]	41.3 \pm 10.1	29.9 \pm 6.1	GLMM (G) & LRT ^a	$\chi^2 = 36.9$	<0.01*
Depth wiggles per dive	6.9 \pm 1.7	5.5 \pm 1.0	GLMM (G) & LRT ^a	$\chi^2 = 10.6$	<0.01*
Diving efficiency	0.34 \pm 0.04	0.28 \pm 0.08	GLMM (G) & LRT	$\chi^2 = 12.4$	<0.01*

B. Chinstrap penguin

	Benthic dive	Pelagic dive	Model used	statistic	p value
n	2 birds (79 dives)	8 birds			
Accumulative time (First Passage Time) within a radius 500m [s]	2699	2427 \pm 523	—	—	
Accumulative depth wiggles within a radius 500m [number]	152.9	117.7 \pm 46.3	—	—	
Foraging Efficiency [number/s]	0.051	0.045 \pm 0.017	—	—	
Dive depth [m]	38.3	29.1 \pm 6.2	—	—	
Dive duration [s]	75.0	69.3 \pm 8.6	—	—	
Bottom duration [s]	30.2	25.0 \pm 6.0	—	—	
Depth wiggles per dive	6.1	5.3 \pm 1.2	—	—	
Diving efficiency	0.29	0.26 \pm 0.07	—	—	

^a 潜水時間、潜水ボトム(潜水ボトム滞在)時間、ジグザグ回数の各解析では、深度を共変量として組み込んである(第 2 章 「方法」を参照)。

表 3-3. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの(A)全ての潜水と、(B)採餌効率の上位

50%の潜水地点のカーネル密度エリアの面積および種間での重複度

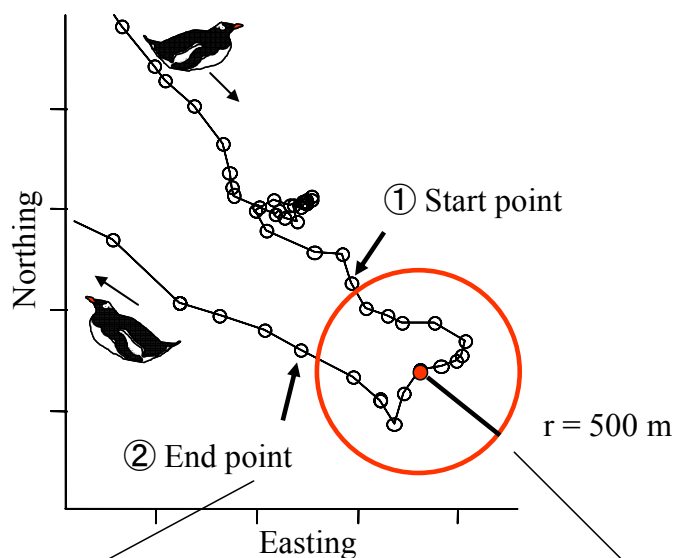
A. Area use and percentage overlap:
all dives

Contour lines of kernel density [%]	Chinstrap		Gentoo	
	Area [km ²]	% overlap with gentoo	Area [km ²]	% overlap with chinstrap
20	3.1	0.0	1.8	0.0
50	16.8	12.8	8.6	25.0
80	114.2	22.9	57.7	45.4
95	326.6	26.4	126.0	68.5

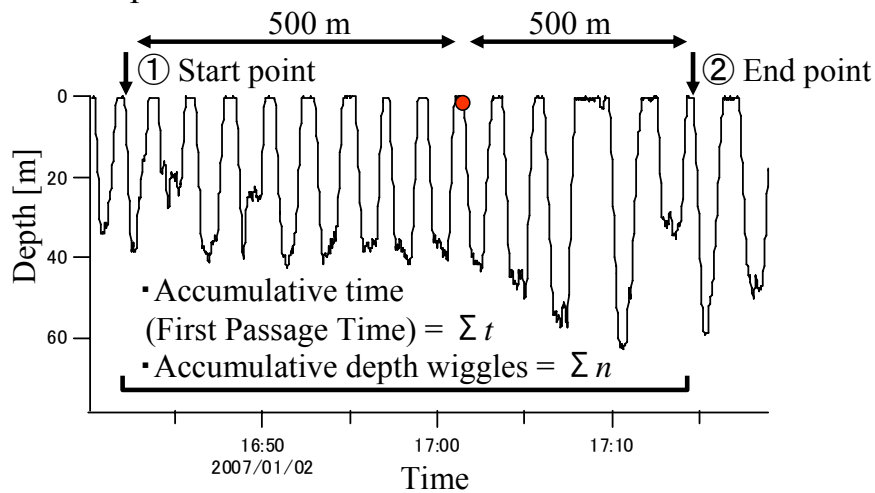
B. Area use and percentage overlap:
dives with high foraging efficiency (upper 50 % of all dives)

Contour lines of kernel density [%]	Chinstrap		Gentoo	
	Area [km ²]	% overlap with gentoo	Area [km ²]	% overlap with chinstrap
20	1.7	0.0	1.7	0.0
50	15.1	0.0	6.1	0.0
80	86.2	4.0	29.5	11.7
95	256.2	22.4	97.8	58.7

A. An example of a foraging track of a penguin, with a 500 m radius to calculate the “foraging efficiency”



B. Dive profiles within the radius



$$\text{Foraging efficiency (FE)} = \frac{\sum n}{\sum t}$$

図 3-1. ペンギンの行動から見た採餌効率(Foraging efficiency)の算出方法

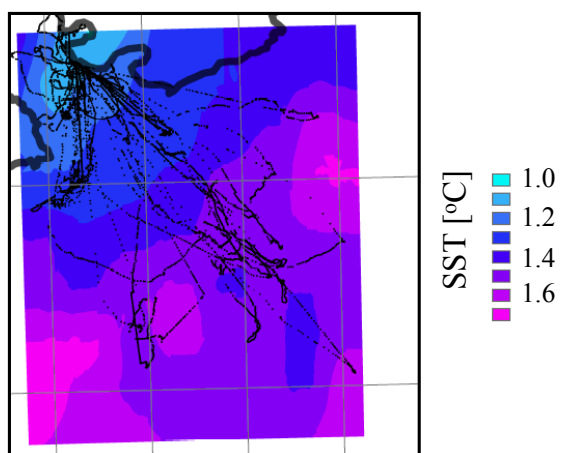
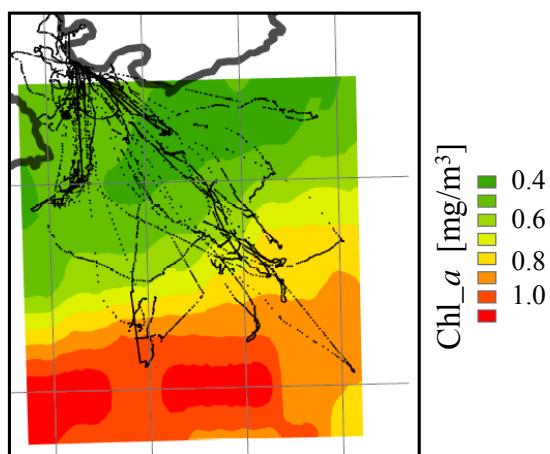
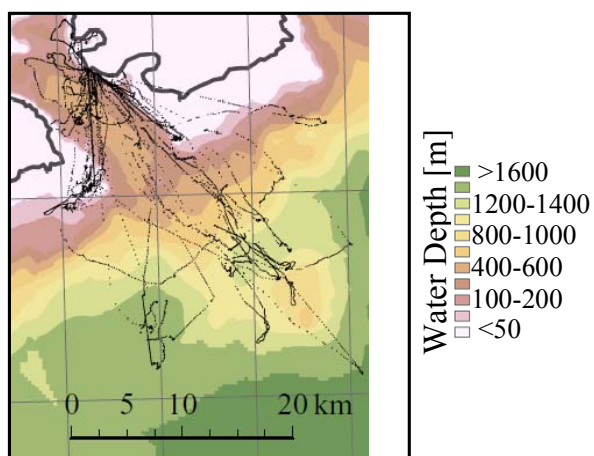


図 3-2. 調査地周辺の (A) 水深、(B) クロロフィル *a* (Chl_*a*)濃度、
(C) 表面水温(SST)分布図。各パネル中の黒い点は、ペンギン 2 種の潜水地点を
示している。

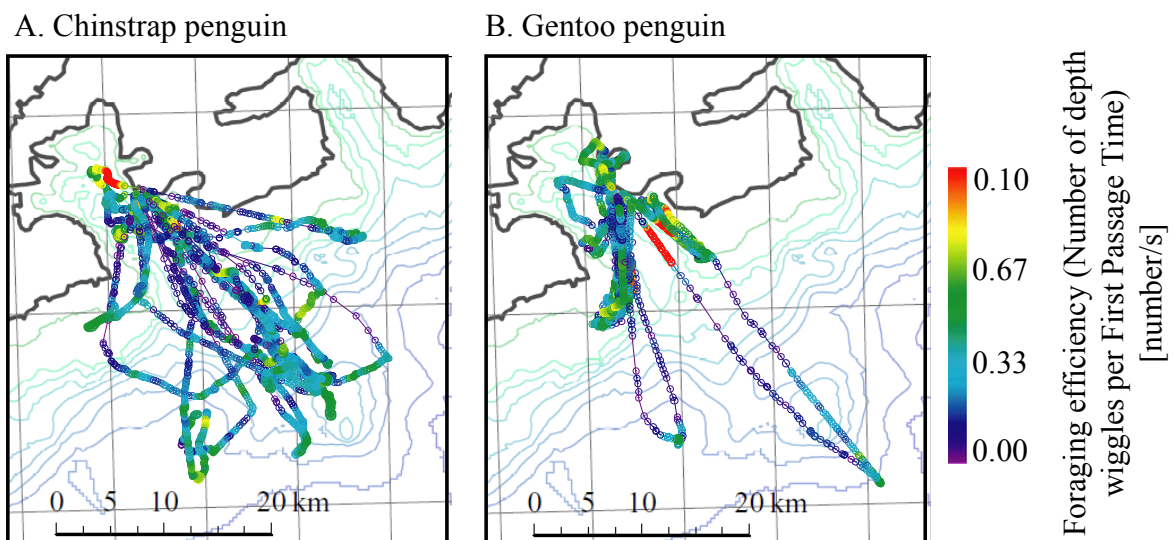


図 3-3. ペンギンの行動データによって定量化した(A) ヒゲペンギンと (B) ジェンツーペンギンの採餌効率の空間分布。値が高いほど、単位時間当たりの潜水深度ジグザグ回数(餌を捕食した回数の指標)が多いことを示す。

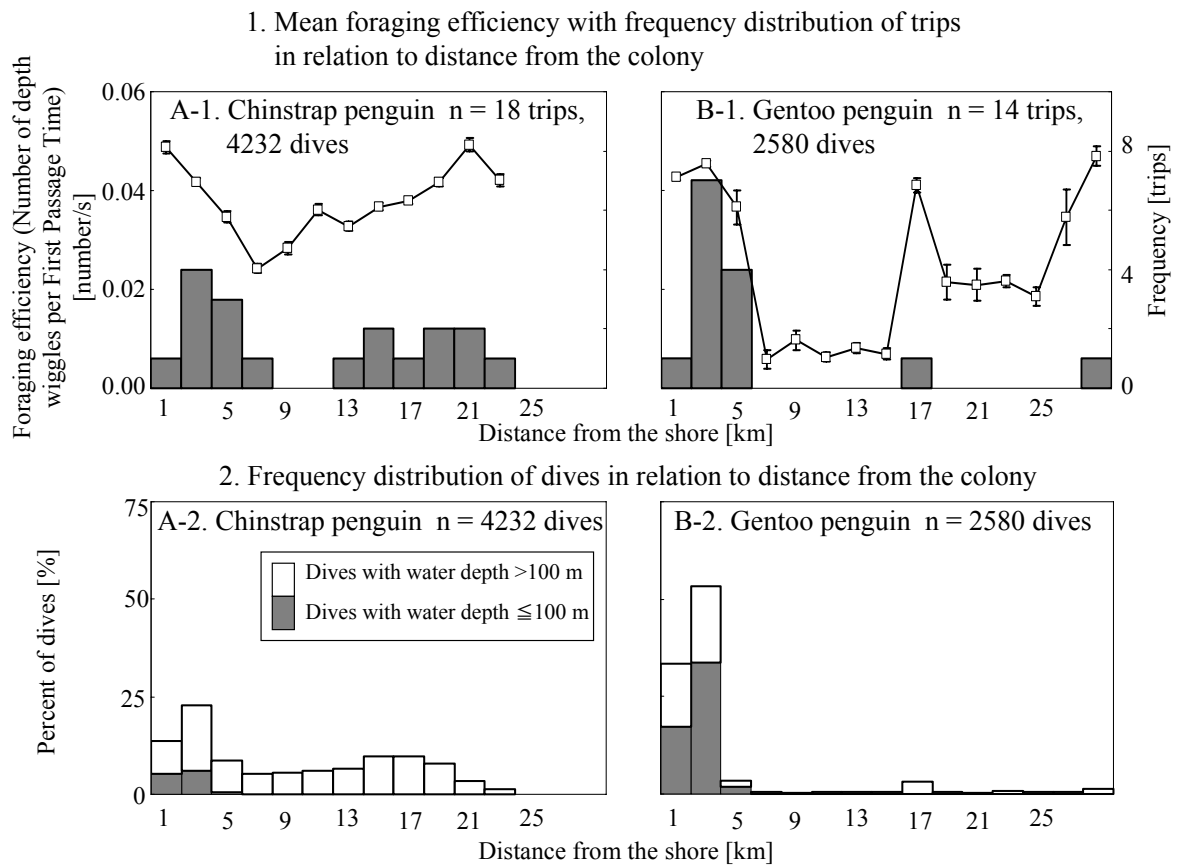


図 3-4. 海岸からの距離と(1)採餌効率の関係およびその範囲を目的地としたトリップの頻度分布、(2)その範囲で行われた潜水の頻度分布。左側のパネルはヒゲペンギン(A)、右側のパネルはジェンツーペンギン(B)のデータである。上のパネルにおいて、エラーバーは標準誤差、下のパネルにおいて、白の部分は水深 100 m より深い地点で行われた潜水、灰色の部分は水深 100 m 以浅の地点で行われた潜水を示している。

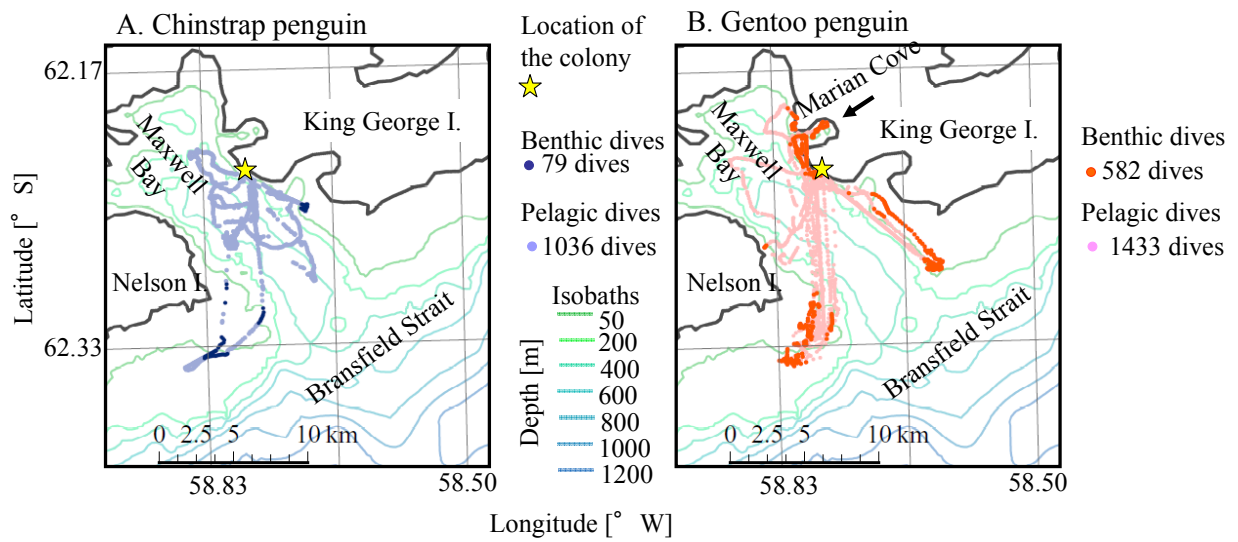
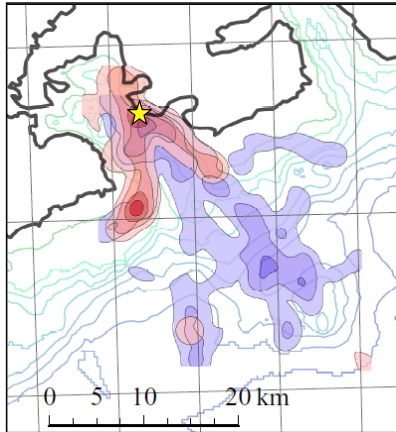


図 3-5. 沿岸トリップ(コロニーから 15 km 以内)における(A)ジェンツーペンギンと(B)ヒゲペンギンの行っていた底潜水と表層・中層潜水の分布

A. Kernel density of diving locations:
all dives



B. Kernel density of diving locations:
dives with high foraging efficiency (upper 50 % of all dives)

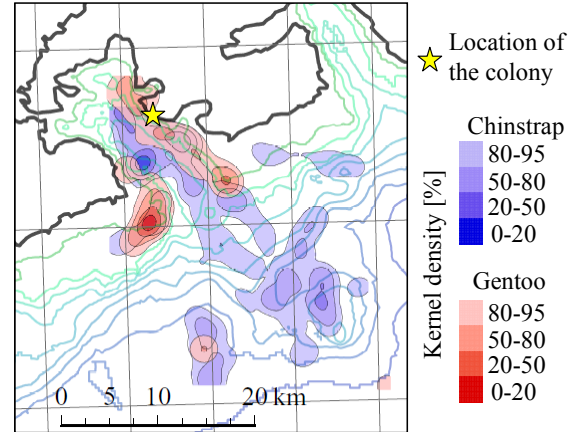


図 3-6. ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの(A)全ての潜水と、(B)採餌効率の
上位 50%の潜水地点のカーネル密度分布図

第4章. 総合考察

4-1. 本研究で得た成果のまとめ

本研究の目的は、同所的に生息する育雛中のヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌場所を3次元的に詳しく調べることで、彼らの採餌戦略にどのような違いがあるかを調べることであった。近年開発されたGPS-深度ロガーを用いて、ペンギンの採餌場所と潜水行動を微細な空間スケールで計測した結果、ヒゲペンギンが沿岸から沖合までの広い範囲で表層・中層を採餌場所として利用する一方で、ジェンツーペンギンは沿岸の浅い海域の底層を採餌場所として利用するという違いが示された。また採餌場所の違いに関連して、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンより長く潜水ボトムに滞在するような潜水の仕方をしており、多くのメスのナンキョクオキアミを捕食していることもわかった。さらに、ヒゲペンギンは表層・中層の採餌効率の高い場所を利用するという採餌戦略をとっている一方、ジェンツーペンギンは、浅い海域で底潜水を行うという採餌戦略をとっていると考えられた(図 4-1)。

以上のような2種のペンギンの採餌戦略の違いは、1 km 以下の細かい空間スケールで採餌場所を調べると同時に潜水行動・餌生物を調べ、これらの情報を組み合わせて解析することで初めて明らかになったことである。同所的に生息する2種の高次捕食者の採餌戦略の違いは、これまでも餌内容物・トリップ長・潜水深度などの分析や、精度の粗い(10-100 km の精度)空間情報などに基づいて研究されてきた。本研究はこれらの情報のみでは知り得なかった、捕食者の細かい採餌場所利用を調べ、それに基づいて採餌戦略を明らかにした、初めての研究である。

4-2. 南大洋で同所的に生息する潜水性高次捕食者の採餌生態の特徴

南大洋には、ペンギン類、鰭脚類などの潜水性高次捕食者が複数種、同所的に生息する場所(主に島嶼)が点在している。過去にこれらの動物の採餌生態を比較した研究では、そのほとんどにおいて、水平的な採餌場所や潜水深度などで種間の違いが報告されている(表 4-1)。ここでは、水平的な採餌場所・鉛直的な採餌場所・餌生物の3項目の種間の違いを総覧し、本研究によって明らかとなったヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌戦略の違いがどのように位置づけられるかを考える。

(1) 水平的な採餌場所

これまでに多くの研究において、同所的に生息する捕食者の間で、採餌範囲やトリップ長に違いがあることが報告されている(Trivelpiece et al. 1987, Lynnes et al. 2002, Hull 2000, Bailleul et al. 2005)。このような採餌範囲の違いが生じる理由の1つとしては、彼らが分布域の異なる餌(例えばハダカイワシとオキアミ(Hull 1999)、異なる種のハダカイワシ(Bailleul et al. 2005))を捕食していることが挙げられている。

その一方で、採餌範囲の違いは種間競争の結果生じたものであり、それは固定的なものではなく、環境の変動によって可変的だという説がある。Lynnes et al. (2002)は、ナンキョクオキアミの現存量の違う年間でアデリーペンギンとヒゲペンギンの採餌範囲の重複度が異なっていたことから、餌の現存量によって餌の種間競争の強さが異なり、餌の量が少なく競争の激しい年には、アデリーペンギンが遠くの海域へ排除され、餌の量が多い年には、両者が共に島の近くで採餌するのだろう、と考えている。また King George 島で3種の *Pygoscelis* 属のペンギンを調べた Trivelpiece et al. (1987)と Wilson (1995)は、それぞれ3種間で

採餌範囲が違っていた、または違っていなかったという異なる結果を報告している。Wilson (1995)は、3種の空間利用が重なっていたことについて、この年には島付近の餌が豊富で、これらの3種が競合することなく餌を利用できたのだらうと考えている。

本研究の結果を見ると、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの間で、平均トリップ距離に違いはなかった。しかし細かいスケールで見ると、両者の採餌場所はヒゲペンギンが沿岸・沖合の深い海域、ジェンツーペンギンが沿岸の浅い海域、という様に分かれていた(図 2-6)。採餌効率の面からみても、両種はそれぞれの種にとって採餌効率の高いこれらの海域を利用するような戦略を持っていた(図 3-4)。このことは、両種が大きなスケールで見ると採餌空間を共有していたことを示すものの、より小さなスケールで見ると、採餌の面で生態的分離が成立しており、資源利用の分割が起こっていたことを示すのかもしれない。ただし、このような生態的分離が種間競争の結果生じたのかどうかについて、本研究では十分に検証できなかった。

(2) 鉛直的な採餌場所

同所的に生息する2種の潜水深度の違いは、採餌範囲やトリップ長の違いほど明瞭ではなく、2つの研究のみで報告されている(Mori & Boyd 2004, Luque et al. 2008)。このような潜水深度の違いが生じる原因として、体重や代謝速度の違いによる採餌に最適な潜水深度の違いが挙げられている。

まず最適潜水深度について、Mori & Boyd (2004)は、ジェンツーペンギンとマカロニペンギンの潜水深度を調べ、体重とそれに起因する酸素保有能の違いから、浅い深度の潜水では体重の軽いマカロニペンギンが効率的に潜水する一方、深い深度の潜水では体重の重いジェンツーペンギンが効率的に潜水してい

ることを示した。また Luque et al. (2008)は、授乳頻度が高いため代謝速度の高いと考えられるナンキョクオットセイが浅い潜水を行っているのに対し、似た体重でも授乳頻度の低く代謝速度の低いと考えられるアナンキョクオットセイは、より深い潜水を行っていることを示し、これらの潜水深度の違いが、代謝速度の違いに起因していることを示唆した。

本研究で得た結果では、体重の軽いヒゲペンギンと重いジェンツーペンギンの間で、潜水深度の違いは見られなかった。したがって両種間では、潜水深度の違いを生じさせるほどの、大きな生理学的な違いはなかったものと考えられる。しかし潜水時間と表面滞在時間の関係をみると、同じ潜水時間に対してジェンツーペンギンはヒゲペンギンより表面滞在時間がわずかに短いという特徴があった(図 2-10)。潜水性の哺乳類や鳥類では一般に、大型の種ほど効率的に長時間潜水できることが知られている(Boyd & Croxall 1996)。これは、動物の酸素保有能が体重の増加に対して直線的に増加する一方で、体表面積は体重に対して増加率が低いため、水中でのエネルギー損失が少なく、その分酸素の消費速度も相対的に低くなるからだと考えられている(Boyd & Croxall 1996)。ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの体重を比べると、ジェンツーペンギンの方が重く、また両種間で体重あたりの代謝速度に大きな違いはないと考えられている(Culik et al. 1991)ことから、理論的にはジェンツーペンギンの方が効率よく長時間潜水できると考えられる。したがって本研究の結果で得られたような、表面滞在時間と潜水時間の関係のわずかな違いは、このような潜水能力の違いを反映しているのかもしれない。

(3) 餌の違い

多くの研究において、捕食者間で餌の種類や組成に違いが見られた(Volkman

1980, Croxall et al. 1988, Hull 1999)。このような餌の違いは、捕食者間の採餌場所の違いを示すのかもしれない。ただし同じ組み合わせの捕食者間でも、年によって餌の種類に違いが見られないこともあった(Volkman et al. 1980 および本研究の結果)。このような年間の違いはおそらく主要な餌の現存量の影響を受けていると考えられる。すなわち餌が豊富な年には両種が似たような場所で同じ餌を採る一方、餌の現存量が低い年には、食性の幅や潜水能力の種間の違いを反映して、違う場所で違う餌を採っているものと考えられる。

以上の過去の知見をまとめると、同所的に生息する高次捕食者間の採餌生態の違いは、餌の現存量といった外的要因と、体重や代謝活性といった内的要因の両方の要素によって決定されているように見える。特に、餌の現存量の低下など、外的要因による制限が強い時には、体重や代謝活性といった内的要因の違いによる採餌行動や餌の種間の違いが顕著になる傾向があるのだろう。

4-3. ペンギン 2 種の個体数変化傾向に対する示唆

南極半島域において、ヒゲペンギンの個体数が減少傾向にあるのに対し、ジェンツーペンギンは増加または安定傾向にある(Hinke et al. 2007)。同時に、南極半島周辺の地域では、ここ数十年で顕著な気候の温暖化が進んでいる(Vaughan et al. 2001)。本研究で明らかになった、同所的に生息する 2 種のペンギンの採餌戦略の違いが、この海域の環境変化を通じてどのように個体数変動傾向の違いと関係しているのかについて考える。

まずヒゲペンギンの採餌戦略にとって重要であった表層・中層の海洋生態系は、この海域の温暖化による影響を強く受けられている。これは、気温の上昇による冬期の海氷面積の減少や氷縁の南下(de la Mare 1997, Jacobs

& Comiso 1997, Forcada et al. 2006)と、植物プランクトン群集の変化(珪藻の減少・クリプト藻類の増加: Moline et al. 2004)、およびそれに伴う動物プランクトン群集の変化(ナンキョクオキアミの減少・サルパの増加: Loeb et al. 1997, Reiss et al. 2007)というボトムアップ的なプロセスによるものと考えられており、実際の観測データや実験データからも実証されつつある。例えば、1975年からの20年間で、南大西洋区におけるオキアミの資源量は40%近く減少したという推定がある(Atkinson et al. 2004)。ナンキョクオキアミの利用可能性の低下は、ヒゲペンギンにとって負の影響をもたらすであろう。実際に、オキアミの利用可能性が低い年に、好適な餌場がよりコロニーから遠ざかったり、または主要な餌がハダカイワシ等の魚類に切り替わったりすることで、餌場への往復や潜水のためのコストが増え、ヒゲペンギンの繁殖成績が悪化した例が報告されている(Miller & Trivelpiece 2008)。また Croll et al. (2006)は、オキアミの現存量が低下した年に、ヒゲペンギンのトリップ長やトリップの頻度・親鳥の体重は他の年と大きく変わらなかった一方、その年の繁殖成功率が低下していたことから、親鳥が繁殖へのエネルギー投資を抑えて自らの生存にまわしていたと考えている。表層・中層のナンキョクオキアミの利用可能性が低い年が続けば、繁殖成績が低いまま推移し、ヒゲペンギンは個体群を維持するのが難しくなるだろう。このように、この海域でヒゲペンギンの個体数が減少し続けていることは、この海域の環境変動によって、表層・中層でペンギンにとっての餌利用可能性が減少していることを示しているのかもしれない。

一方で、ジェンツーペンギンの採餌戦略にとって重要だと考えられる沿岸の浅い海域の底層の生態系が、この海域の温暖化によってどのような影響を受けるかについては、ほとんど詳しいことがわかっていない。しかし沿岸の底層を

利用するという採餌戦略を持つジェンツーペンギンの個体数が増加または安定傾向にあることから逆に考えると、南極半島域の浅い海域の底層の生態系は、海域の温暖化によって、表層・中層の生態系変動メカニズムとは異なる影響を受けているのかもしれない。いずれにせよ、このことを検証するためには、沿岸の底層の生態系が、この海域の温暖化によって、どのように変化しているのか調査することが不可欠であると考えられる。

4-4. 今後の課題

本研究では、細かい空間スケールでヒゲペンギンとジェンツーペンギンの採餌場所を調べ、両種に特徴的な採餌戦略を明らかにすることができた。そして今回得た結果と過去の知見から、彼らの採餌場所・餌種の違い(重複度合)は、環境の異なる年間で変化しているのではないかと考えられた。このことを実証するには、同じ調査地において環境の異なる年間でデータを取得し、それぞれの種について3次元的な採餌場所や餌の年間比較を行う必要がある。その上で両種の採餌範囲、採餌のコアエリア、潜水行動の重複度を調べ、その結果を本研究の結果と比較することで、海洋環境の年変化が実際に両種の採餌にどのような影響を与えていたのか、定量的に議論することができるであろう。

さらに、本研究では直接的に測ることのできなかつた海中の餌の利用可能性を定量化することが望ましい。例えば本研究の調査と並行して行った動物装着型のカメラロガーを用いた調査では、ジェンツーペンギンが4回の潜水中に1回程度の割合でオキアミの群と遭遇したことがわかっている(Takahashi et al. 2008)。このような手法でペンギンの餌の利用可能性を定量化できれば、ペンギンの採餌にとって重要な環境の年変動をより直接的に調べることができるだろう。

う。

本研究で行ってきた、微細な空間スケールでの採餌場所・潜水行動の調査手法は、南極半島域に生息する他の様々な高次捕食者に対しても広く応用可能であると考えられる。今後このような手法を用いて、採餌場所と採餌戦略の特徴を、個々の種の高次捕食者について明らかにしてゆくことで、それぞれの種がこの地域の環境変化に対してどのように応答しているか、解明することが可能になると期待される。

表4-1. 過去に南大洋で調べられた同所的に生息する潜水性高次捕食者の採餌生態の特徴とその比較。

*は計測値に有意差があること、NSは有意差がないこと、-はデータまたは検定をした結果がないことを示す。

Locality	Species ¹	Trip duration [h]	Range [km]	Dive depth [m]	Habitat type	Prey type	Monitoring method	References ^{II}
South Georgia	GPN	10.7 – 11.3	–	40 - 90 ^a	–	Krill & Fish	TDR	1, 2
	MPN	12.6 – 23.8	–	0 - 40 ^a	–	Krill		
South Orkney Is.	APN	–	57.8 ± 25.9 (in 2001), 99.9 ± 39.3 (in 2000)	–	–	Krill	Satellite telemetry	3
	CPN	–	35.1 ± 10.8 (in 2001), 57.8 ± 51.3 (in 2000) NS (in 2001), * (in 2000)	–	–	Krill		
King George I. (Admiralty Bay)	APN	22.3 ± 0.8 (SE)	43 (<50) ^b	–	–	Krill	Observational	4, 5
	CPN	14.7 ± 0.4 (SE)	27 (<33) ^b	–	–	Krill		
	GPN	10.5 ± 0.9 (SE)	17 (<24) ^b	–	–	Krill & Fish		
King George I. (Ardley I.)	APN	–	5 (<40)	0 - 40 ^c	–	–	Depth, speed and direction	6, 7, 8
	CPN	–	11.5 ± 9.4	0 - 40 ^c	–	–		
	GPN	–	10 (<16)	0 - 40 ^c	–	–		
King George I. (Barton Pen.)	CPN	9.7 ± 4.9	16.4 ± 10.1	29.1 ± 6.1	Pelagic	Krill	GPS-depth	9
	GPN	9.2 ± 3.7	12.4 ± 8.7	32.4 ± 7.4	Pelagic & benthic	Krill		
		NS	NS	NS	*	–		
Macquarie I.	RHPN	154 ± 108	Closer than RPN	27.3 ± 20.3	–	Krill > Fish	Satellite telemetry, TDR	10, 11
	RPN	108 ± 26	70 - 150	32.9 ± 25.6	–	Fish > Krill		
Crozet Is.	AFS	50.2 – 86.6	50 ± 27	29.2 ± 0.24 (SE)	–	Fish	Satellite telemetry, TDR	12, 13
	SFS	33.6 – 47.5	95 ± 69	39.7 ± 0.31 (SE)	–	Fish		

^I Species

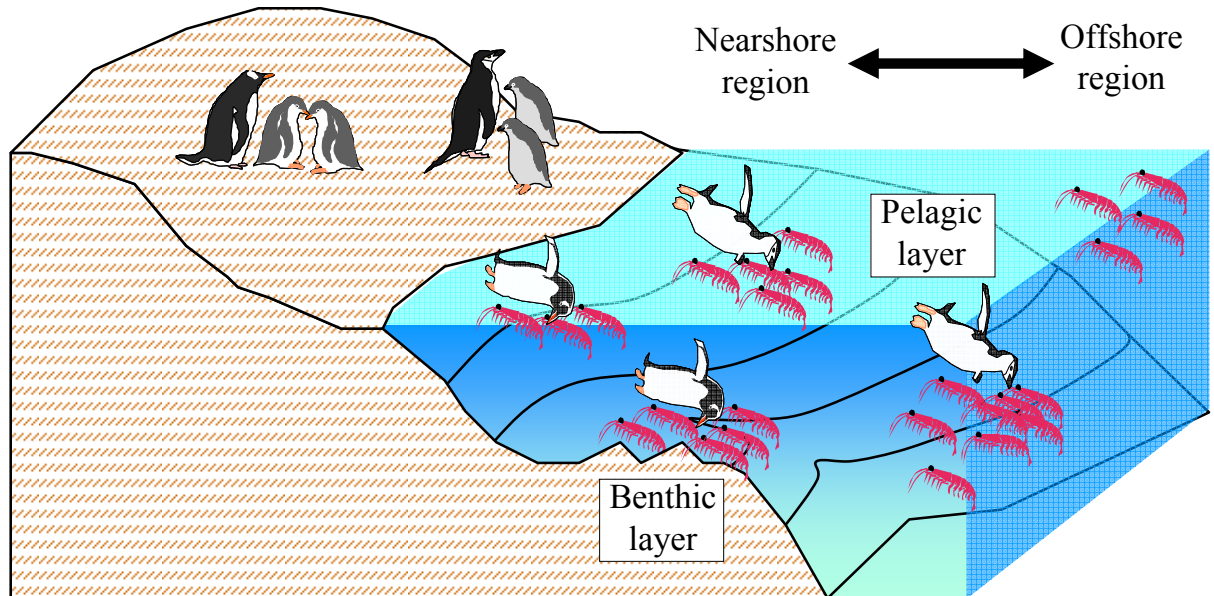
- AFS Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*)
- APN Adelle penguin (*Pygoscelis adeliae*)
- CPN Chinstrap penguin (*Pygoscelis antarctica*)
- GPN Gentoo penguin (*Pygoscelis papua*)
- MPN Macaroni penguin (*Eudyptes chrysolophus*)
- RHPN Rockhopper penguin (*Eudyptes chrysocome*)
- RPN Royal penguin (*Eudyptes schlegelii*)
- SFS Subantarctic fur seal (*Arctocephalus tropicalis*)

^{II} References

- 1 Croxall et al. (1988)
- 2 Mori & Boyd (2004)
- 3 Lynnes et al. (2002)
- 4 Trivelpiece et al. (1987)
- 5 Volkman (1980)
- 6 Wilson et al. (1998)
- 7 Wilson & Peters (1999)
- 8 Wilson (1995)
- 9 This study
- 10 Hull (2000)
- 11 Hull (1999)
- 12 Baillieul et al. (2005)
- 13 Luque et al. (2008)

^a >90 % of dives reached within 0 – 40 m for MPN, while 46.1 % of dives reached within 40 – 90 m for GPN.
^b The values were estimated by time at sea and mean travel speed.
^c >80 % of dives reached within 0 – 40 m.

^a マカロニペンギンでは90 %以上の潜水が40 m以浅だったのに対し、ジェンツーペンギンでは46.1 %の潜水が40–90 mの深度に達していた。
^b 海へ出ていた時間と平均遊泳スピードから推測した値。
^c 同種の潜水の80 %以上が40m以浅であった。



- Chinstrap penguin:**
- Foraging strategy: using both nearshore and offshore pelagic layer.
 - Nearshore benthic layer may be more optimal than pelagic layer, but they rarely used there, possibly because sympatric gentoo penguins could perform benthic dives more efficiently than them.
- Gentoo penguin:**
- Foraging strategy: using nearshore benthic layer
 - Opportunistically used nearshore pelagic layer.

Inter-specific comparison

- Mean trip distance did not differ significantly.
- Core foraging zone were segregated between the both species.
- Differences in dive parameters, prey and body size

{	bottom duration, depth wiggles per dive, proportion of benthic dives, body mass, proportion of female adult krill in total number of Antarctic krill	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px; display: inline-block;">gentoo ↓ chinstrap</div>
{	dive depth, diving frequency, proportion of Antarctic krill in stomach content mass	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px; display: inline-block;">No significant differences</div>

図 4-1. 本研究のまとめ(模式図)

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、終始懇切丁寧な御指導・御鞭撻を賜った国立極地研究所准教授 高橋晃周博士に深く感謝いたします。本研究の野外調査は、韓国極地研究所との共同研究の一環として行われました。韓国世宗基地では、共同研究者の韓国極地研究所 申炯澈博士をはじめ、第 20 次・21 次韓国南極観測隊員の皆様に、設営・野外調査支援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。北海道大学大学院水産科学研究院准教授 綿貫豊博士、帝京科学大学生命環境学部准教授 森貴久博士、国立極地研究所教授 福地光男博士、同研究所教授 神田啓史博士、同研究所教授 渡邊研太郎博士には本論文を御査読頂いた上で有益な批評を賜り、議論を深めることができました。深く感謝いたします。ペンギンの胃内容物中の魚種判別に際しては、東京家政学院大学家政学部教授 岩見哲夫博士に御協力を賜りました。また GPS データの基礎的な処理にあたっては、統計数理研究所 島谷健一郎博士、福山大学生命工学部 渡辺伸一博士に多大な御協力をいただきました。さらに統計解析手法に関して、東京大学大学院農学生命科学研究科 山口典之博士には、懇切な御教示を賜りました。あわせてここに深く御礼申し上げます。

博士後期課程の研究において、投稿論文の出版、海外での学会への参加に際しては、日本学術振興会 平成 20 年度科学研究費補助金（特別研究員奨励費）による御支援をいただきました。深く感謝いたします。

総合研究大学院大学極域科学専攻 宮木まどか氏、小濱広美氏、国立極地研究所 古木美知氏をはじめ事務職員の皆様には、博士後期課程での学生生活を

通じて大変お世話になりました。また総合研究大学院大学極域科学専攻
田邊優貴子氏、岩田高志氏、山本誉士氏をはじめ学生諸氏、国立極地研究所 生
物圏研究グループの研究員の皆様とは、研究の内容について共に議論し、切磋
琢磨することができました。厚く感謝いたします。最後に、学生生活を物心両
面から支えてくださった両親に深く感謝いたします。

引用文献

- Aguirre CA (1995) Distribution and abundance of birds at Potter Peninsula, 25 de Mayo (King George) Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Mar Orn* 23: 23-31
- Ainley DG, Wilson PR, Barton KJ, Ballard G, Nur N, Karl B (1998) Diet and foraging effort of Adelie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea. *Polar Biol* 20:311-319
- Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, Rothery P (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature* 432: 100-103
- Austin D, Bowen D, McMillan JI, Iverson SJ (2006) Linking movement, diving and habitat to foraging success in a large marine predator. *Ecology* 87(12): 3095-3108
- Bailleul F, Charrassin J-B, Monestiez P, Roquet F, Biuw M, Guinet C (2007) Successful foraging zones of southern elephant seals from the Kerguelen Islands in relation to oceanographic conditions. *Phil Trans R Soc B* 362: 2169–2181
- Bailleul F, Luque S, Dubroca L, Arnould JPY, Guinet C (2005) Differences in foraging strategy and maternal behaviour between two sympatric fur seal species at the Crozet Islands. *Mar Ecol Prog Ser* 293: 273-282
- Bannash R (1995) Hydrodynamics of penguins – an experimental approach. In: Dann P, Norman I, Reilly P (eds) *The Penguins: Ecology and Management*. Surrey Beauty & Sons Pty Limited, Chipping Norton, Australia, pp 141-176
- Biuw M, Boehme L, Guinet C, Hindell M, Costa D, Charrasin J-B, Ruquet F, Bailleul F, Meredith M, Thorpe S, Tremblay Y, McDonald B, Park Y-H, Rintoul SR,

- Bindoff N, Goebel M, Crocker D, Lovell P, Nicholson J, Monks F, Fedak M (2007) Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to *in situ* oceanographic conditions. *Pr Nat Acad Sci* 104: 13705-13710
- Bost CA, Georges JY, Guinet C, Cherel Y, Putz K, Charrassin JB, Handrich Y, Zorn T, Lage J, Le Maho Y (1997) Foraging habitat and food intake of satellite-tracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar Ecol Prog Ser* 150: 21-33
- Bost CA, Handrich Y, Butler PJ, Fahlman A, Halsey LG, Woakes AJ, Ropert-Coudert Y (2007) Changes in dive profiles as an indicator of feeding success in king and Adelie penguins. *Deep Sea Res II* 54: 248-255
- Boyd I, Croxall JP (1996) Dive durations in pinnipeds and seabirds. *Can J Zool* 74: 1696-1705
- Boyd I, Wanless S, Camphuysen CJ (eds) (2006) *Top predators in Marine Ecosystems: Their Role in Monitoring and Management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Brandini FP, Rebello J (1994) Wind field effect on hydrography and chlorophyll dynamics in the coastal pelagial of Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Ant Sci* 6(4): 433-442
- Brinton E (1991) Distribution and population structures of immature and adult *Euphausia superba* in the western Bransfield Strait region during the 1986-87 summer. *Deep-Sea Res* 38:1169-1193
- Catalan IA, Morales-Nin B, Company JB, Rotlant G, Palomera I, Emelianov M (2008) Environmental influences on zooplankton and micronecton distribution in the

- Bransfield Strait and adjacent waters. *Polar Biol* 31(6) 691-707
- Clarke A (1980) The biochemical composition of krill, *Euphausia superba* Dana, from South Georgia. *J Exp Mar Biol Ecol* 43: 221-236
- CCAMLR (1997) CCAMLR ecosystem monitoring program: standard methods for monitoring studies. Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR), Hobart
- Coyle KO, Hunt GL, Decker MB, Weingarther TJ (1992) Murre foraging, epibenthic sound scattering and tidal advection over a shoal near St. George Island, Bering Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 83:1-14
- Crawley MJ (2007) *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd., West Sussex, England, p 569-591
- Croll DA, Demer DA, Hewitt RP, Jansen J, K, Goebel ME, Terhy BR (2006) Effects of variability in prey abundance on reproduction and foraging in chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*). *J Zool* 269:506-513
- Croxall JP, Davis RW, O'Connell MJ (1988) Diving patterns in relation to diet of gentoo and macaroni penguins at South Georgia. *Condor* 90:157-167
- Croxall JP, Reid K, Prince PA (1999) Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. *Mar Ecol Prog Ser* 177: 115-131
- Croxall JP, Trathan PN, Murphy EJ (2002) Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science* 297: 1510-1514
- Culik BM, Wilson RP, Dannfield R, Adelung D, Spairani HJ, Coco Coria NR (1991) Pygoscelid penguins in a swim canal. *Pol Biol* 11: 277-282

- de la Mare (1997) Abrupt mid-twentieth-century decline in Antarctic sea-ice extent from whaling records. *Nature* 389: 57-60
- Ducklow HW, Baker K, Martinson DG, Quetin LB, Ross RM, Smith RC, Stammerjohn SE, Vernet M, Fraser W (2007) Marine pelagic ecosystems: the West Antarctic Peninsula. *Phil Trans R Soc B* 362: 67–94
- Faraway JJ (2006) *Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, Florida, p 153-183
- Fauchald P, Tveraa T (2003) Using First-Passage Time in the analysis of Area-Restricted Search and habitat selection. *Ecol* 84: 282-288
- Forcada J, Trathan PN, Reid K, Murphy EJ, Croxall JP (2006) Contrasting population changes in sympatric species of penguins in association with climate warming. *Global Change Biol* 12: 1-13
- Fraser WR, Hofmann EE (2003) A predator's perspective on causal links between Climate change, physical forcing and ecosystem response. *Mar Ecol Prog Ser* 265: 1-15
- Gon O, Heemstra PC (eds) (1990) *Fishes of the Southern Ocean*. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, South Africa
- Hamer KC, Humphreys EM, Garthe S, Hennicke J, Peters G, Gremillet D, Phillips RA, Harris MP, Wanless S (2007) Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: flexibility, consistency and constraint. *Mar Ecol Prog Ser* 338: 295-305

- Hill HJ (1990) A new method for the measurement of Antarctic Krill *Euphausia superba* Dana from predator food samples. *Polar Biol* 10: 317-320
- Hinke JT, Salwicka K, Trivelpiece SG, Watters GM, Trivelpiece WZ (2007) Divergent responses of *Pygoscelis* penguins reveal a common environmental driver. *Oecologia* 153: 845-855
- Hull C (1999) Comparison of the diets of breeding royal (*Eudyptes schlegeli*) and rockhopper (*Eudyptes chrysocome*) penguins on Macquarie Island over three years. *J Zool Lond* 247: 507-529
- Hull C (2000) Comparative diving behaviour and segregation of the marine habitat by breeding Royal Penguins, *Eudyptes schlegeli*, and eastern Rockhopper Penguins, *Eudyptes chrysocome filholi*, at Macquarie Island. *Can J Zool* 78:333-345
- Ichii T, Bengtson JL, Boveng PL, Takao Y, Jansen JK, Hiruki-Raring L, M, Cameron MF, Okamura H, Hayashi T, Naganobu M (2007) Provisioning strategies of Antarctic fur seals and chinstrap penguins produce different responses to distribution of common prey habitat. *Mar Ecol Prog Ser* 344:277-297
- Ichii T., Katayama K, Obitsu N, Ishii H, Naganobu M (1998) Occurrence of Antarctic krill (*Euphausia superba*) concentrations in the vicinity of the South Shetland Islands: relationship to environmental parameters. *Deep Sea Res I* 45: 1235-1262
- Jablonski B (1984) Distribution and numbers of penguins in the region of King George Island, South Shetland Islands in the breeding season 1980/1981. *Pol Polar Res* 5: 17-30
- Jacobs SS, Comiso J (1997) Climate Variability in the Amundsen and Bellingshausen

Seas. J Climat 10: 697-709

Kim DH (2002) Effect of variation in food supply on reproduction in Gentoo (*Pygoscelis papua*) and Chinstrap penguins (*P. Antarctica*). Annual report of environmental monitoring on human impacts at the King Sejong station, Antarctica. Korea Ocean Research and Development Institute (EC PP 01 001-B2). 195-222. [In Korean, with English abstract.]

Kitaysky SA, Golubova EG (2000) Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids. J Anim Ecol 69: 248-262

Kokubun N, Iida K, Mukai T. Distribution of murre (*Uria* spp.) and their prey south of St. George Island in the southeastern Bering Sea during the summers of 2003-2005. Deep Sea Res II 55: 1827-1836

Lescroel A, Bost C-A (2005) Foraging under the contrasting oceanographic conditions: the gentoo penguin at Kerguelen Archipelago. Mar Ecol Prog Ser 302: 245-261

Ligowski R (2000) Benthic feeding by krill, *Euphausia superba* Dana, in coastal waters off West Antarctica and in admiralty Bay, South Shetland Islands. Polar Biol 23: 619-625

Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, Hewitt R, Fraser W, Trivelpiece W, Trivelpiece S (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. Nature 387: 897-900

Luque SP, Arnould JP, Guinet C Temporal structure of diving behaviour in sympatric Antarctic and subantarctic fur seals. Mar Ecol Prog Ser 372: 277-287

Lynnes AS, Reid K, Croxall JP, Trathan PN (2002) Conflict or co-existence? Foraging

- distribution and competition for prey between Adelie and chinstrap penguins.
Mar Biol
141: 1165-1174
- MacArthur RH (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39: 599-619
- Madejski P, Rakusa-Suszczewski S (1990) Icebergs as tracers of water movement in the Bransfield Strait. Ant Sci 2: 259-263
- Makarov RR, Denys CJ (1981) Stages of sexual maturity of *Euphausia superba*. BIOMASS Handbook No. 11
- Mattern T, Ellenberg U, Houston DM, Davis L (2007) Consistent foraging routes and benthic foraging behaviour in yellow-eyed penguins. Mar Ecol Prog Ser 343: 295-306
- Meyer WR, Bengtson JL, Jansen JK, Russel RW (1997) Relationship between brood size and parental provisioning performance in chinstrap penguins during the chick guard phase. Polar Biol 17: 228-234
- Miller AK, Trivelpiece WZ (2007) Cycles of *Euphausia superba* recruitment evident in the diet of Pygoscelid penguins and net trawls in the South Shetland Islands, Antarctica. Polar Biol 30: 1615-1623
- Miller AK, Trivelpiece WZ (2008) Chinstrap penguins alter foraging and diving behavior in response to the size of their principal prey, Antarctic krill. Mar Biol 154: 201-208
- Moline MA, Claustre H, Frazer TK, Schofield O, Vernet M (2004) Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to regional warming trend.

Glob Change Biol 10: 1973-1980

Mori Y (1997) Dive Bout Organization in the Chinstrap Penguin at Seal Island,

Antarctica. J Ethol 15: 9-15

Mori Y, Boyd I (2004) Segregation of foraging between two sympatric penguin

species: does rate maximization make the difference? Mar Ecol Prog Ser 275:

241-249

Page B, McKenzie J, Goldsworthy SD (2005) Dietary resources partitioning among

sympatric New Zealand and Australian fur seals. Mar Ecol Prog Ser 293:

283-302

Phillips PA, Silk JRD, Croxall JP (2005) Foraging and provisioning strategies of the

light-mantled sooty albatross at South Georgia: competition and co-existence

with sympatric pelagic predators. Mar Ecol Prog Ser 285: 259-270

Pinaud D, Weimerskirch H (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging

Behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. J Anim Ecol 76: 9-19

R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical

computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Rakusa-Suszczewski S (1980) Environmental conditions and the functioning of

Admiralty Bay (South Shetland Islands) as part of the near shore Antarctic

ecosystem. Pol Polar Res 1: 11-27

Reiss CS, Cossio AM, Loeb V, Demer DA (2007) Variations in the biomass of

Antarctic krill (*Euphausia superba*) around the South Shetland Islands,

1996–2006 ICES J Mar Sci 65: 497–508

Ricklefs RE (1983) Some considerations on the reproductive energetics of pelagic

seabirds. *Studies in Avian Biol* 8: 84-94

Ryan PG, Peterson SL, Peters G, Gremillet D (2004) GPS tracking a marine predator: the effect of precision, resolution and sampling rate on foraging tracks of African Penguins. *Mar Biol* 145: 215-223

Shin HC, Kim S (1993) Preliminary study on the breeding of chinstrap and gentoo penguins at Barton Peninsula, King George Island. *Korean J Polar Res* 4: 97-103

嶋田正和, 山村則男, 粕谷英一, 伊藤嘉昭 (編) (2005) 種間競争と群集理論をめぐる論争. *動物生態学* pp308-341 海游社 東京

Simeone A, Wilson RP (2003) In-depth studies of Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) foraging: can we estimate prey consumption by perturbations in the dive profile? *Mar Biol* 143: 825-831

Shiomi K, Sato K, Mitamura H, Arai N, Naito Y, Ponganis PJ (2008) Effect of ocean current on the dead-reckoning estimation of 3-D dive paths of emperor penguins. *Aquat Biol* 3: 265-270

Smith RC, Ainley D, Baker Karen, Domack E, Emslie S, Fraser B, Kennett J, Leventer A, Mosley-Thompson E, Stammerjohn S, Vernet M (1999) Marine ecosystem sensitivity to climate change. *BioSci* 49: 393-404

Steinfurth A, Vargas FH, Wilson RP, Spindler M, Macdonald DW (2008) Space use by foraging Galapagos penguins during chick rearing. *Endangered Species Res* 4: 105-112

Takahashi A, Dunn MJ, Trathan PN, Sato K, Naito Y, Croxall JP (2003) Foraging strategies of chinstrap penguins at Signy Island, Antarctica: importance of benthic feeding on Antarctic krill. *Mar Ecol Prog Ser* 250: 279-289

- Takahashi A, Dunn NJ, Trathan PN, Croxall JP, Wilson RP, Sato K, Naito Y (2004) Krill-feeding behaviour in a chinstrap penguin (*Pygoscelis Antarctica*) compared with fish-eating in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): A pilot study. *Mar Orn* 32: 47-54
- Takahashi A, Kokubun N, Mori Y, Shin HC (2008) Krill-feeding behavior of gentoo penguins as shown by animal-borne camera loggers. *Polar Biol* 31: 1291-1294
- Tremblay Y, Cherel Y (2000) Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 204:257-267
- Trivelpiece WZ, Bengtson JL, Trivelpiece SG, Volkman NJ (1986) Foraging behavior of gentoo and Chinstrap Penguins as determined by a new radiotelemetry techniques. *Auk* 103: 777-781
- Trivelpiece WZ, Trivelpiece SG, Volkman NJ (1987) Ecological segregation of Adelie, Gentoo, and Chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68: 351-361
- Vaughan DG, Marshall GJ, Connolley WM, King JC, Mulvaney R (2001) Devil in the Detail. *Science* 293: 1777-1779
- Volkman NJ, Presler P, Trivelpiece W (1980) Diets of Pygoscelid penguins at King George islands, Antarctica. *Condor* 82: 373-378
- Watanuki Y, Daunt F, Takahashi A, Newell M, Wanless S, Sato K, Miyazaki N (2008) Microhabitat use and prey capture of a bottom-feeding top predator, the European shag, shown by camera loggers. *Mar Ecol Prog Ser* 356: 283-293
- Watanuki Y, Kato A, Sato K, Niizuma Y, Bost CA, Le Maho Y, Naito Y (2002) Parental mass change and food provisioning in Adelie penguins rearing chicks in colonies

- with contrasting sea-ice conditions. *Polar Biol* 25: 672-681
- Weimarskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res II* 54: 211-233
- Wilson RP (1995) The foraging range of penguins. In: Williams TD (ed) *The penguins*. Oxford University Press, Oxford, p 81-106
- Wilson RP, Alvarez B, Latorre L, Adelung D, Culik B, Bannasch R (1998) The movements of gentoo penguin *Pygoscelis papua* from Ardley Island, Antarctica. *Polar Biol* 19: 407-413
- Wilson RP, Peters G (1999) Foraging behavior of the Chinstrap Penguin *Pygoscelis antarctica* at Ardley Island, Antarctica. *Mar Ornithol* 27: 69-79
- Woehler EJ (1995) Consumption of Southern Ocean marine resources by penguins. In: Dann P, Norman I, Reiply P (eds) *The Penguins*, Surrey Beatty & Sons, pp 266-295
- Woehler EJ, Croxall JP (1997) The status and trends of Antarctic and sub-Antarctic seabirds. *Mar Orn* 25: 43-66
- Wood AG, Neaf-Daenzer B, Prince PA, Croxall P (2000) Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to albatross locations. *J Avian Biol* 31: 278-286
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164-168
- Zhou M, Niiler PP, Zhu Y, Dorland RD (2006) The western boundary current in the Bransfield Strait, Antarctica. *Deep Sea Res II* 53: 1244-1252
- Zhu R, Sun L, Yin X, Xie Z, Liu X (2005) Geochemical evidence for rapid

enlargement of a gentoo penguin colony on Barton Peninsula in the maritime

Antarctic. *Ant Sci* 17: 11-16

南極半島域におけるペンギン 2 種の採餌戦略に関する研究

(要旨)

南極半島域には、近縁な 2 種のペンギン類、ヒゲペンギン(*Pygoscelis antarctica*) とジェンツーペンギン(*P. papua*)が同所的に生息している。両種は似た体型を持ち、遊泳速度や体重あたりの基礎代謝速度に大きな違いがないこと、共にナンキョクオキアミ(*Euphausia superba*)を主食にすることなど、生理的・生態的に多くの共通点を持つことがわかっている。このような 2 種が共存している理由として、両種間には採餌場所・潜水行動など採餌生態上の違いがあり、異なる生態的地位を占めているのではないかと予想される。また過去 30 年にわたる南極半島域のペンギン種ごとの個体数変化データをみると、ヒゲペンギンが減少傾向にある一方、ジェンツーペンギンは増加または安定傾向にあるという違いが見られる。このような個体数変化傾向の違いは、種による生態的地位の違いを反映している可能性がある。ペンギン類の採餌場所や潜水行動は、近年開発された動物装着型の GPS-深度ロガーを用いて 3 次元的に微細な空間スケール(10-100 m)で計測することが可能である。そこで本研究では、南極半島域で同所的に生息するヒゲペンギンとジェンツーペンギンについて、両種の採餌努力が狭い範囲に集中する育雛期に、GPS-深度ロガーを用いて採餌場所や潜水行動を詳細に計測し、両種間で採餌戦略にどのような違いがあるのか詳しく調べることを目的とする。

2006 年 12 月から 2007 年 1 月にかけて、南極半島沖のキングジョージ島・バートン半島にあるヒゲペンギン、ジェンツーペンギンのコロニーで、生態調査を行った。そして育雛中のヒゲペンギン 18 個体、ジェンツーペンギン 14 個体から採餌トリップの移動軌跡・潜水データを得た。またこの他に、親鳥が雛に

持ち帰った胃内容物のサンプリングを行った。

GPS データから、水平的な採餌場所を調べると、両種は似た行動範囲内で採餌していた(平均トリップ距離: ヒゲペンギン 16.4 ± 10.1 km, ジェンツーペンギン 12.4 ± 8.7 km)。しかし 1 km 以下の空間スケールで見ると、潜水の集中していたエリアは、それぞれヒゲペンギンが沿岸(海岸から 15 km 以内)から沖合(15 km 以上)にかけての水深の深い海域、ジェンツーペンギンは沿岸の浅い海域というように分かれる傾向があった。2 種の潜水行動をみると、潜水深度に違いは見られなかったものの、潜水中の潜水ボトム滞在時間、潜水ボトム滞在中の深度の上下した回数、潜水効率といった潜水パラメータはいずれもジェンツーペンギンの方が値が大きかった。また海中の表層・中層または底層のいずれを利用していったか調べると、ヒゲペンギンがほとんど全ての潜水(全潜水の 95 %)で、水深の深い場所で海の表層・中層へ潜っていた一方、ジェンツーペンギンはしばしば(全潜水の 26 %)水深の浅い場所で底層(水深の 80 %以上の深さの層)へ潜っていた。さらに、両種の主な餌は共にナンキョクオキアミであったが、ジェンツーペンギンはヒゲペンギンに比べて多くの成熟メスのオキアミを捕食していた。これらの潜水行動や餌の違いは、水平的な採餌場所の違いと、その場所での潜水の仕方の違いを反映していると考えられる。ここで、このように両種の採餌場所の利用の仕方が異なる理由として、両種がそれぞれにとって好適な餌場を異なる方法で利用しているのか、または、どちらかの種が共通のよい餌場を優占的に利用しているのか、という疑問が生じる。このことを確かめるには、ペンギンが効率よく餌を獲っている場所を調べ、両種が実際にその場所をどのような頻度で利用したかを調べる必要がある。

そこで次に、ペンギンの位置データと潜水データを用いて「採餌効率」を計

算し、両種の採餌戦略をさらに詳しく解析した。採餌効率は、餌の探索・捕食にかけた時間当たりの餌の捕食回数として計算した。餌の探索・捕食にかけた時間は、半径 500 m の円をペンギンが通過するのにかかった時間として計算し、餌の捕食回数は、その円の中での潜水の潜水ボトム滞在中の深度の上下した総数を指標値として用いた。

ペンギンの行動から算出した採餌効率の空間分布を調べたところ、ヒゲペンギンの採餌効率は、海岸から 4 km 以内の沿岸側と、10 km 以上離れた沖合側の両方の海域で高かった。そしてヒゲペンギンはそのような採餌効率の高い海域を両方利用していた。またどちらの海域でも、主に水深の深い(>100 m)海域で潜水しており、ヒゲペンギンは沿岸から沖合までの広い範囲において、表層・中層の採餌効率が高い海域を利用するという採餌戦略を持っていたと考えられる。一方、ジェンツーペンギンの採餌効率は、海岸から 4 km 以内の沿岸側と、15 km 以上離れた沖合側の両方で高かったものの、実際にはジェンツーペンギンは主に沿岸側のみを利用していた。また沿岸側の海域では、多くの場合、水深の浅い(≤ 100 m)の海域で潜水しており、その中でも特に底層への潜水の採餌効率は高かった。したがって、ジェンツーペンギンは沿岸の浅い海域で底層への潜水を多く行うという採餌戦略を持っていたと考えられる。なお底層への潜水は、表層・中層への潜水に比べて深度が深く、潜水中の潜水ボトム滞在時間が長いという特徴があり、ジェンツーペンギンのみが底層への潜水をしばしば行っていた。

ヒゲペンギンが表層・中層の採餌効率の高い海域をよく利用し、一方でジェンツーペンギンが底層の採餌効率の高い海域をよく利用していたという面で、2種のペンギンにとって好適な採餌場所は異なっており、彼らはそれぞれにとっ

て好適な餌場を、異なる戦略で利用していたとすることができる。またジェンツーペンギンのみが主に底層ハビタットを利用していた理由は、体重が重く、潜水能力が高いと考えられるジェンツーペンギンの方が、長い潜水時間を必要とする底層への潜水を、より効率的に行うことができるためだと考えられる。

過去に南大洋で調べられた同所的に生息する高次捕食者の採餌生態について総覧すると、種間の採餌生態の違いは、餌の現存量などといった外的要因と、体重や代謝活性といった内的要因の両方の要素によって決定されていると考えられる。特に餌の現存量の低下など、外的要因による制限が強い時には、内的要因の違いによる採餌行動の違いが顕著に現れているように見える。本研究では、ヒゲペンギンとジェンツーペンギンの主な採餌場所は、それぞれ沿岸から沖合にかけての表層、沿岸の底層に分かれていたが、こうした採餌場所の違い(重複度合)は、餌条件などの環境の異なる年間で変化しうるのではないかと考えられる。このことを検証するためには、同じ調査地において環境の異なる年間でデータを取得し、それぞれの種について3次元的な採餌場所や餌生物を年間で比較する必要がある。このような年間比較を行うことにより、ペンギン類が種によって異なる採餌戦略を通じて、環境変化に対してどのように応答しているのか、より深く理解することができると期待される。