

氏 名 渡邊 日向

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 2453 号

学位授与の日付 2023 年 9 月 28 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 三次元潜水行動からみたペンギン類2種の採餌戦略

論文審査委員 主 査 高橋 晃周
極域科学コース 准教授
伊村 智
極域科学コース 教授
國分 互彦
極域科学コース 助教
渡辺 佑基
統合進化科学コース 教授
佐藤 克文
東京大学 大気海洋研究所 教授

博士論文の要旨

氏 名：渡邊日向

論文題目：三次元潜水行動からみたペンギン類 2 種の採餌戦略

海洋生態系の高次捕食動物である海鳥は様々な時空間スケールにおける餌の利用可能性の変動に柔軟に対応し、採餌トリップ中の捕食速度ひいては繁殖成績を維持するために採餌行動を変化させると考えられる。したがって海鳥の採餌戦略を明らかにすることは、海鳥の海洋環境への適応や環境変動への応答を理解する上で重要である。潜水性海鳥であるペンギン類の採餌は水中という三次元空間で行われる。そのため、潜水中どのように餌を探索し捕食するのか、詳細な採餌戦略を明らかにするためには、水中の三次元的な位置データ（三次元潜水経路）と捕食行動に関するデータを連続的に取得する必要がある。本研究は、近年開発されたペンギン類に搭載可能な小型地磁気加速度ロガーと加速度ロガーを用いて、水中での三次元潜水経路と捕食行動のデータを取得し、これらのデータを組み合わせて解析することで、亜南極・南極に生息するペンギン類 2 種の採餌戦略を複数の時空間スケールに着目して明らかにすることを目的とした。

第 2 章においては、亜南極の外洋域で採餌するキングペンギン *Aptenodytes patagonicus* を対象に、地磁気加速度ロガーから得られた三次元潜水経路と捕食行動に関するデータから、i)トリップスケール、ii)日周スケール、iii)潜水スケールの各時空間スケールにおけるキングペンギンの採餌行動の変化を調べた。2011 年 1 月下旬から 3 月上旬にかけて、南インド洋に位置するクローゼ諸島ポゼッション島のコロニーで共同研究者によって取得された育雛期のペンギン 8 個体分のデータを解析した。この期間中、キングペンギンの親鳥はコロニーから 400 km 以上離れた南極前線域まで、1 週間以上にわたる採餌トリップに出かける。トリップスケールでは、潜水中の平均捕食速度は移動フェイズ中に比べて採餌フェイズ中で有意に高く、水平方向への平均移動速度は、採餌フェイズ中に比べて移動フェイズ中で有意に高かった。これらの結果から、ペンギンは主要な採餌場所（南極前線域）への移動の期間中には水平方向へ速い速度で移動する一方、採餌場所へ到着すると捕食に集中すると考えられた。次に、日周スケールでは、移動フェイズ中の 1 時間ごとの平均捕食速度は、薄明薄暮付近で夜間や日中の時間帯と比べて高くなった。多くの捕食イベント（全捕食イベント数の 99.2%）は Deep dive 中（50 m より深い潜水）に起こり、また Deep dive の時間割合は薄明薄暮で高かった。薄明薄暮は、キングペンギンの主要な餌生物であるハダカイワシ類が日周鉛直移動により比較的浅い深度に分布し、視覚に依存して餌を探すキングペンギンが最も効率よく捕食できる時間帯だったと考えられる。移動フェイズ中とは対照的に、採餌フェイズ中の 1 時間ごとの平均捕食速度と Deep dive の時間割合は日中の時間帯を通じて高かった。この結果は、南極前線域は日中の時間帯を通じて餌の利用可能性が安定して高い海域であることを反映していると考えられる。さらに、潜水スケールでは、移動フェイズ中・採餌フェイズ中の両方において、潜水あたりの捕食イベント数が増加すると三次元潜水経路の直線度が低くなるという負の相関関係があった。

一方、捕食イベント数を同じに揃えた際の直線度は、採餌フェイズ中と比較して移動フェイズ中で有意に高い傾向があった。これらの結果から、キングペンギンはより多くの餌を捕食したのちに付近に留まる地域限定探索をする一方で、トリップのフェイズによって、地域限定探索の度合いを変化させていることが示唆された。

第3章においては、南極の定着氷域で採餌するアデリーペンギン *Pygoscelis adeliae* を対象に、地磁気加速度ロガー、加速度ロガーおよびビデオロガーから得られた三次元潜水経路と捕食行動のデータから、i)日周スケール、ii)潜水バウトスケール、iii)潜水スケールの各時空間スケールにおけるペンギンの採餌行動の変化を調べた。2018年12月下旬から2019年1月上旬にかけて、東南極リュツォ・ホルム湾の沿岸に位置するラングホブデ袋浦コロニーで、自ら取得した育雛期のアデリーペンギン12個体分のデータを解析した。地磁気加速度ロガーと同時に装着したGPSロガーで得られた位置データによると、ペンギンはコロニーから半径4 km範囲内の海域に点在するタイドクラックやリードを採餌場所として利用していた。採餌トリップ中、ペンギンはコロニーを出発すると歩行もしくはトボガンで海氷上を移動し、採餌場所に到着するとそこで繰り返し潜水（潜水バウト）を行っていた。再構築した三次元潜水経路によると、ペンギンは潜水開始点から定着氷下を水平方向へ泳ぎ、最大の水平到達点（潜水開始地点から40–170 mの距離）付近で捕食をすると再び潜水開始点近くへ引き返すという潜水のパターンを繰り返していた。日周スケールでは、1時間ごとの平均捕食速度には顕著な日周性がみられなかった。この結果は、調査が白夜の期間にあたり、なおかつ海面が広く海氷で覆われていたため、1日の中で大きな水中の照度変化が起こらず、アデリーペンギンの主要な餌生物であるオキアミ類の利用可能性が日周変化しなかったことを反映していると考えられる。潜水バウトスケールでは、各潜水における最大水平到達距離は、潜水バウト開始から終了にかけて徐々に増加した。この結果は、海氷下でペンギンが付近を連続して採餌することによる捕食圧の増加が局所的に餌生物の分布を変化（枯渇、分散、逃避など）させることを示唆しており、ペンギンは餌生物の分布変化に対して餌の探索範囲を徐々に広げる採餌戦略をとっていると考えられた。さらに、潜水スケールでは、潜水あたりの捕食イベント数が増加すると三次元潜水経路の直線度が低くなるという負の相関関係があった。この結果は、アデリーペンギンがより多くの餌を捕食したのちに付近に留まる地域限定探索を行っていたことを示唆している。また、潜水中の捕食イベント数が高くなると、その潜水中と直後の潜水中の捕食イベントの重心点間距離が小さくなる傾向が見られた。このことから、アデリーペンギンは、より多く捕食できた潜水場所の近くへ、次の潜水でも戻る採餌戦略をとっていることが示唆された。

本研究では、1秒ごとの三次元潜水経路と捕食行動を同時に調べ、これまで実証的研究の遅れていた潜水中のペンギン類の詳細な採餌戦略を明らかにした。とくに、潜水スケールでは、両種が餌をより多く捕食したのちに地域限定探索を行うという共通の採餌戦略を持つことが明らかになった。一方で、外洋域を長距離移動しながら採餌するキングペンギンでは、トリップ中の滞在フェイズによって地域限定探索の度合いを変化させること、また、定着氷域の狭い範囲内で採餌するアデリーペンギンは、海氷下へ潜水するという制約のもとで潜水バウト中に餌の探索範囲を徐々に広げることなど、両種はそれぞれの採餌場所の環境条件の違いに応じた採餌戦略を持つことも明らかになった。本研究で用いた詳細

な移動経路と捕食行動のデータを組み合わせて解析する手法は、様々な時空間スケールでの餌の利用可能性の変動に対する海洋高次捕食動物の採餌戦略を明らかにする上で、今後有効であると考えられる。

博士論文審査結果

Name in Full
氏名 渡邊 日向

Title
論文題目 三次元潜水行動からみたペンギン類 2 種の採餌戦略

海洋生態系の高次捕食動物である海鳥は、様々な時空間スケールでの餌の利用可能性の変動に対応して、多様な採餌戦略を発達させてきたと考えられている。潜水性海鳥であるペンギン類については、主な採餌場所が餌の豊富な海洋前線や氷縁域と対応することなど大きな時空間スケールでの採餌戦略がこれまでに報告されてきた。一方で餌分布の変動が大きく効率的な採餌が難しいと考えられる個々の潜水などの小さな時空間スケールでの採餌戦略については、これまで手法上の制約から研究が遅れていた。

出願者は、亜南極・南極域の代表的な海洋高次捕食動物であるキングペンギン・アデリーペンギンを対象に、近年開発された小型地磁気加速度ロガーおよび加速度ロガーを用いて水中での三次元潜水経路と捕食行動を高い時間分解能で調べ、個々の潜水から採餌トリップ全体まで、複数の時空間スケールでの採餌戦略を明らかにして、4章からなる博士論文にまとめた。

第1章は導入として、海洋の餌資源変動のパターンやそれに対応した海鳥の採餌戦略についての先行研究の内容を概説している。その中で、餌分布の変動が大きい小さな時空間スケールでの採餌戦略の研究が少なかったことを課題として指摘している。

第2章では、亜南極クローゼ諸島のポゼッション島で繁殖するキングペンギンの三次元潜水経路と捕食行動の記録から、外洋域を長距離移動しながら捕食する際の採餌戦略について解析した結果を報告している。キングペンギンの水平方向への移動潜水の割合や潜水中の餌の捕食速度の日周変化から、餌となるハダカイワシの利用可能性が高い薄明薄暮の時間帯に捕食を集中させ、餌の利用可能性が低い日中や夜間に移動するという行動を示すことを明らかにした。また、潜水スケールにおいて潜水中の捕食回数が増加すると潜水経路の直線度が低下することから、餌をより多く捕食した後に付近にとどまって餌を探索するという採餌戦略を用いることを明らかにした。

第3章では、南極リュツォ・ホルム湾のラングホブデ袋浦で繁殖するアデリーペンギンの三次元潜水経路と捕食行動の記録から、沿岸の定着氷下で捕食する際の採餌戦略について解析した結果を報告している。アデリーペンギンが海氷下へ潜水を繰り返す際に、個々の潜水での最大の水平到達距離が徐々に増加することを示して、捕食圧の増加による餌の枯渇や分散に伴ってペンギンが餌の探索範囲を徐々に広げていることを示唆した。また、餌をより多く捕食できた潜水の直後の潜水では、水中の同じ場所へと潜水する傾向があることを示し、直前の潜水での捕食の成功度合いに合わせて次の潜水の経路を変化させる採餌戦略を用いることを明らかにした。

第4章は総合考察で、個々の潜水という小さな時空間スケールにおいて、キングペンギンとアデリーペンギンが餌をより多く捕食した場所にとどまって集中的な餌の探索を行う

という共通の採餌戦略を用いていると結論づけた。また、様々な時空間スケールにおける両種それぞれの採餌戦略の特徴を、長距離移動しつつ捕食を行う外洋域と狭い移動範囲内で繰り返し潜水して捕食を行う定着氷域という採餌に関わる環境条件の違いに対応させて論じた。

以上のように、出願者は水中での三次元潜水経路と捕食行動を高い時間分解能で同時に調べることにより、これまで実証的研究の遅れていた潜水中のペンギン類の詳細な採餌戦略に関する新規性の高い成果を挙げたと評価できる。また亜南極・南極域を代表する2種のペンギンを対象として採餌戦略の共通点やそれぞれの採餌環境との対応関係を明らかにした点で、南大洋の多様な海洋環境へのペンギン類の行動的適応の理解に大きく貢献した。また審査論文の内容や関連する内容については、国際学会で5件の発表を行っており、審査論文の一部は既に査読付き国際誌論文(Marine Biology 誌)として公表されている。

以上の理由により、審査委員会は、本論文が学位の授与に値すると判断した。