

三次元潜水行動からみたペンギン類2種の
採餌戦略

渡邊日向
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

令和5年度
(2023)

三次元潜水行動からみたペンギン類2種の採餌戦略

目次

要旨	1
第1章 序論.....	5
1-1 海洋環境における海鳥の採餌	5
1-2 餌の利用可能性変動の時空間スケールに応じた海鳥の採餌戦略	6
1-3 小規模な時空間スケールにおける潜水性海鳥の採餌戦略を調べる方法	8
1-4 対象種：南大洋域で繁殖するペンギン類の生態	10
1-5 本論文の目的と構成	12
1-6 図表	13
第2章 外洋域におけるキングペンギンの三次元潜水行動と採餌戦略	14
2-1 背景と目的	14
2-2 方法	17
2-2-1 調査地	17
2-2-2 行動調査	17
2-2-3 データ解析	18
2-2-4 統計解析	23
2-3 結果	25
2-3-1 データの取得状況	25
2-3-2 潜水行動の変化	25
2-3-3 捕食行動の変化	25
2-3-4 移動行動の変化	26
2-3-5 潜水中の捕食イベントに対する三次元潜水経路の変化	27

2-4 考察	27
2-4-1 採餌場所の特徴	27
2-4-2 トリップスケールでの採餌行動の変化	28
2-4-3 日周スケールでの採餌行動の変化.....	29
2-4-4 潜水スケールでの採餌行動の変化.....	31
2-5 第2章のまとめ.....	31
2-6 図表	33
第3章 定着氷域におけるアデリーペンギンの三次元潜水行動と採餌戦略	52
3-1 背景と目的	52
3-2 方法	55
3-2-1 調査地.....	55
3-2-2 行動調査.....	56
3-2-3 データ解析.....	57
3-2-4 胃内容物の分析	62
3-2-5 統計解析.....	62
3-3 結果.....	63
3-3-1 データの取得状況.....	63
3-3-2 海氷状況.....	64
3-3-3 採餌トリップの概要.....	64
3-3-4 日周スケールでの採餌行動の変化.....	64
3-3-5 潜水バウト・セグメントスケールでの採餌行動の変化	65
3-3-6 潜水スケールでの採餌行動の変化.....	65
3-3-7 胃内容物の分析	66
3-4 考察	66

3-4-1	海水の存在によって制限されるアデリーペンギンの潜水行動	66
3-4-2	日周スケールでの採餌行動の変化.....	67
3-4-3	潜水バウト・セグメントスケールでの採餌行動の変化	68
3-4-4	潜水スケールでの採餌行動の変化.....	69
3-5	第3章のまとめ.....	71
3-6	図表	73
第4章	総合考察.....	98
4-1	本研究の特徴と成果のまとめ	98
4-2	餌の利用可能性変動の時空間スケールに応じたペンギン2種の採餌戦略の比較..	99
	日周スケールにおける両種の採餌戦略の比較.....	99
	潜水スケールにおける両種の採餌戦略の比較.....	101
4-3	今後の課題	103
4-4	図表	105
謝辞	106
引用文献	108

要旨

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、南極の定着水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水上を移動し、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水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、海水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、前回の潜水でより多く捕食できた水中での位置の近くへ次回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、定着水域の狭い範囲内で採餌するアデリーペンギンは、海水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。

第1章 序論

1-1 海洋環境における海鳥の採餌

海洋生態系における高次捕食動物である海鳥は、海洋環境中において様々な時空間スケールで変動する動物プランクトンや魚類などの餌生物を利用して餌を得る。このような環境下で、いかにして餌を効率よく獲得するか？という採餌戦略は、個体の繁殖成績や生存率ひいては適応度に直結すると考えられる重要な行動特性であると考えられる。したがって、海洋環境中の餌の利用可能性の時空間的な変動に対応した海鳥の採餌戦略を明らかにすることは、その個体の環境への適応や環境変動への応答を理解する上で重要な研究テーマである。

繁殖期の海鳥は、繁殖活動を陸上の繁殖地（コロニー）で行う一方で、採餌を海で行い、抱卵交代またはヒナに餌を与えるために定期的にコロニーへ戻るといふ、中心点採食者（central place forager）という特徴を持つ（Orians & Pearson 1979）。そして、このような生態的な特徴は、海鳥が海で採餌に費やすことのできる時間や移動範囲を制限し（Orians & Pearson 1979）、採餌場所選択に制約を与える。したがって、このような制約のもとで、いかにして適切な採餌場所を選択し利用するかが、採餌トリップ中の繁殖期の海鳥の採餌効率ひいてはその年の繁殖成績に影響する要素となる（Rebstock et al. 2022）。

海洋環境中の餌の分布は階層的な空間構造、すなわち小規模な空間スケールのパッチがより大規模な空間スケールにおいてパッチ状に分布するという複雑な空間構造を示すことが多い（Kotliar & Wiens 1990）。繁殖期の海鳥が採餌トリップ中にとりうる移動範囲（10s–100s km）において、海洋前線や中規模渦などの中規模スケール（100–1000 km）での海洋構造は、他の海域と比較して生物生産性や餌の資源量が特に高いため（Lima et al. 2002）、海鳥にとって餌の利

用可能性が高い採餌場所として重要な役割を持つ (例えば Weimerskirch 2007, Bost et al. 2009)。一方で、餌の分布は餌である動物プランクトンや小型魚類などの餌種の日周鉛直移動 (昼夜で分布深度を変化させる)によっても変動するため、海鳥にとっての餌の利用可能性は時間的に変化する。また、餌の時空間分布だけでなく、海鳥自身の採餌能力も海鳥にとっての餌へのアクセスを制限する重要な要因である (Nardelli et al. 2021)。特に水中で採餌を行う潜水性海鳥は、呼吸のため定期的に海面へ戻る必要があるため、限られた潜水時間内で餌が分布する深度にアクセス可能かどうか、その利用可能性が効率的な採餌に強く影響すると考えられる。

1-2 餌の利用可能性変動の時空間スケールに応じた海鳥の採餌戦略

海鳥は時空間的に変動する餌の利用可能性に対して採餌戦略を柔軟に変化することで、繁殖成績を維持することができる (例えば Piatt et al. 2007, Kokubun et al. 2018)。繁殖期の海鳥が採餌トリップ中に経験する複数の時空間スケールにおける餌の利用可能性の変動に応じてどのように採餌行動を変化させるかという採餌戦略に関する研究は、近年の動物装着型データロガー技術の発展に伴い様々な時空間スケール、様々な種を対象に広く行われている (Fritz et al. 2003, Weimerskirch et al. 2007)。比較的大きな時空間スケールにおける採餌戦略の例として、アホウドリ類やペンギン類がコロニーとコロニーから数百キロ以上離れた海洋前線や中規模渦などの中規模スケール (100–1000 km)での海洋構造との間を高い移動速度かつ直線的な移動軌跡で行き来することが知られている (例えば Weimerskirch 2007, Boersma et al. 2009)。このような海洋構造は、複数の物理的・生物学的プロセスによって海鳥の餌となる動物プランクトンや魚類が比較的長い時間スケールで安定的に豊富に分布する

ため、海鳥にとって予測しやすい採餌場所としての役割を持つと考えられている (Schneider 1990, Hunt et al. 1999, Weimerskirch 2007, Bost et al. 2009, Scales et al. 2014)。そして、海鳥はこのような予測可能な採餌場所を選択することで、採餌トリップ中の移動時間を最小化する一方で採餌場所での滞在時間を最大化することできると考えられる (Weimerskirch 2007)。

比較的小さな時空間スケールでの採餌戦略の例について、ある海域に餌が集中分布する場合、海鳥は餌を発見し捕食したのち、移動経路の方向転換率を増加させ、また移動速度を下げることによって付近に留まり餌を探索することが知られている。これは地域限定探索 (Area-restricted search (ARS)) と呼ばれ、捕食後の付近の探索によって餌との遭遇率を高めることができる点で適応的であるとされている (Pinaud & Weimerskirch 2007)。一方で、海鳥が地域限定探索を集中的に行った海域と実際に餌が集中的に分布する海域が必ずしも対応するとは限らないという先行研究もある (Weimerskirch et al. 2007)。一般に、小規模な時空間スケール (< 1 km) では、海鳥の捕食行動が餌の分布や行動を変化させる (捕食者-被食者の行動的な相互作用) などの要因によって餌の分布の変動が大きいと考えられ (例えば Hunt & Schneider 1987)、海鳥にとって採餌が難しい状況であると考えられる。そして、このような餌の利用可能性が大きく変動する時空間スケール (< 1 km) において海鳥の採餌戦略を適切に理解するためには、餌の利用可能性と海鳥の移動経路の関連性をより詳細に調べる必要がある。しかしこれまで、手法上の制約からこうした知見は乏しかった。

1-3 小規模な時空間スケールにおける潜水性海鳥の採餌戦略を調べる方法

海鳥の移動経路に関するデータは、近年の小型GPSなどの動物装着型データロガー技術の発展によって、非常に小さい空間スケール (1-100 m) で得られるようになった。しかしながら、ペンギン類などの潜水性海鳥の採餌は水中という三次元空間で行われる。したがって、潜水中に餌をどのように発見し捕食しているのか、小規模な時空間スケール (< 1 km) での潜水性海鳥の詳細な採餌戦略を明らかにするためには、海上での位置データだけでなく水中での連続した位置データ (三次元潜水経路) に関する情報が必要である。

潜水動物の三次元潜水経路を調べる方法は、潜水動物に搭載した発信器から発せられる音波データを利用する方法 (音響テレメトリー; Lagardère et al. 1990) と潜水動物に搭載したデータロガーから得られる地磁気、加速度データから推測航法の原理で再構築する方法 (Wilson & Wilson 1988) の 2 通りある (Wilson et al. 2007)。特に推測航法を用いた先行研究では、セミクジラ *Eubalaena japonica* やマッコウクジラ *Physeter macrocephalus* などの鯨類 (Johnson & Tyack 2003)、ウェッデルアザラシ *Leptonychotes weddellii* やキタゾウアザラシ *Mirounga angustirostris*、ナンキョクオットセイ *Arctocephalus gazella* などの鳍脚類 (Mitani et al. 2003, 2004, Iwata et al. 2015, Adachi et al. 2017)、エンペラーペンギンなど比較的大型の潜水性海鳥 (Shiomi et al. 2008, 2012) に限って、1 秒ごとの高い時間分解能で動物の三次元潜水経路が得られている。しかしながら、一部の大型な種を除くペンギン類にこの手法を適用することを考慮したとき、体サイズに対してデータロガーのサイズが大きいことが問題であり、比較的小型のペンギン類の三次元潜水経路に関する知見は少ない。

一方、これまで、海鳥類や海生哺乳類などの潜水動物の捕食行動に関する定量的な情報を得るために、様々な手法が開発されてきた。例えば、潜水動物の胃内や食道内に温度センサーを外科的手術によって取り付け、潜水動物が餌を捕食した際に生じる温度変化から捕食のタイミングを調べる方法 (例えば Wilson et al. 1992, 1995, Charrassin et al. 2001, Hanuise et al. 2010)、潜水動物の口に磁気センサーと磁石を装着し、口の開閉角度から捕食のタイミングを調べる方法 (例えば Takahashi et al. 2004, Hanuise et al. 2010)が挙げられる。しかしながら、これらの手法には実際に潜水動物が餌を飲み込んだタイミングと温度センサーが温度変化を検知するタイミングにタイムラグがあり、捕食のタイミングを過小評価してしまう可能性があることや、センサー自体の装着が困難という問題がある。

近年開発された動物装着型ビデオロガーによる捕食のタイミングの直接観察と小型加速度ロガーから得られるデータを組み合わせる方法は、高い時間分解能で捕食イベントを定量化することが可能である (Watanabe & Takahashi 2013, Sato et al. 2015)。また、データロガーの小型化に伴い、中型のペンギン類など比較的体サイズの小さい潜水性海鳥に対して地磁気・加速度データを記録するデータロガーを装着し、三次元潜水経路を再構築することが可能となった。さらに、ビデオロガーや遊泳速度、加速度データから捕食イベントに関する情報を三次元潜水経路と同じサンプリング間隔で定量化することも可能となっている。これらの手法により、これまで知見が乏しかった比較的小型の潜水性海鳥であるペンギン類においても、水中でどのような潜水経路をたどり、潜水経路上のどこでどのくらい捕食をしたかなど詳細な時空間スケールでの採餌行動を明らかにすることができる。

1-4 対象種：南大洋域で繁殖するペンギン類の生態

ペンギン目ペンギン科に属する 18 種のペンギン類は、飛行能力を持たない一方で、高い潜水能力を持つ種のグループである。ペンギン類は、南半球に広く分布しており、そのバイオマスは南大洋に分布する全鳥類の約 80 % を占める (Williams 1995)。したがって、ペンギン類は南大洋生態系における代表的な高次捕食動物として広く認識されている (Williams 1995)。

特に繁殖期において、ペンギン類の多くは陸上に集団営巣地 (コロニー) を形成し、そこで産卵や育雛といった繁殖行動を行う一方で、オスメス交代で海へ採餌トリップに出かける。

第 2 章の対象種であるキングペンギン *Aptenodytes patagonicus* は、ペンギン類の中でエンペラーペンギンに次いで 2 番目に大型の種である。キングペンギンは、亜南極の島々 (南緯 45 度-55 度) で繁殖し (図 1-1)、1 卵を産卵する (Williams 1995)。年間を通じて外洋域で採餌し (Charrassin & Bost 2001)、主要な餌生物としてハダカイワシ科の中深層性魚類を利用していることが、これまでの胃内容物分析の結果から明らかにされている (例えば Cherel et al. 1993)。本研究で調査を行った南インド洋に位置するクローゼ諸島ポゼッション島 (図 1-1) の個体の多くは、クローゼ諸島から南方へ 400 km 以上離れた南極前線域を主要な採餌場所として利用している (Bost et al. 1997, 2009, Pütz 2002)。採餌トリップ中、キングペンギンは南極前線へ向かって長距離移動する一方で、捕食のために最大 366.2 m の深度にも及ぶ深い潜水を繰り返す (Charrassin et al. 2002, Pütz & Cherel 2005, Shiomi et al. 2016, Proud et al. 2021)。したがって、採餌トリップ中のキングペンギンの採餌範囲は外洋域の広い範囲に及び、トリップ期間は 1 週間以上にもわたるため、キングペンギンは複数の時空間スケールにおける餌の利用可能性の変動を経験し、その変動に対して採餌行

動を変化させていると考えられる。これまで、繁殖期のキングペンギンがコロニーから遠く離れた南極前線域を主要な採餌場所とするといった比較的大きな時空間スケール (すなわちトリップスケール)での採餌戦略はよく知られている (Bost et al. 1997, 2009, 2015, Pütz 2002)。しかし、技術的な制約から、潜水中の 1 秒ごとの三次元潜水経路と捕食の回数や捕食速度など捕食に関するデータを定量化しこれらの関連について調べた研究は行なわれておらず、比較的小規模な時空間スケール (日周スケール, 潜水スケール)における餌の利用可能性の変動に対するキングペンギンの採餌戦略についてはほとんど明らかにされていない。

第 3 章の対象種であるアデリーペンギン *Pygoscelis adeliae* は、ペンギン類の中では中型に分類される種である。南極大陸の沿岸で繁殖し (図 1-1)、2 卵を産卵する (Williams 1995)。本研究で調査を行った昭和基地周辺 (図 1-1)の個体は定着水域で採餌し、潜水可能な採餌場所が微小な開放水面 (リード, タイドクラック)に限定されるため、特に育雛期の採餌トリップ中の採餌範囲は 2-10 km と狭く、トリップ期間は半日から 1 日以内である (Watanabe et al. 2020)。この地域の個体の主要な餌生物は、海水下にパッチ状に分布するオキアミ類 (ナンキョクオキアミ *Euphausia superba*, コオリオキアミ *Euphausia crystallorophias*) や小型の魚類 (ボウズハゲギス *Pagothenia borchgrevinki*) であることが胃内容物分析などから明らかにされており (Watanuki et al. 2002)、これらの餌生物を捕食するためにペンギンは 50 m 程度の潜水を繰り返すことが知られている (Watanuki et al. 1997)。外洋域で採餌する場合と異なり、呼吸のための海面が海氷の存在によって制限され、水中での採餌範囲が狭く制限されると予想される環境下で、小規模な空間スケール (潜水バウトスケール, 潜水スケール)における餌の利用可能性の変動に対してアデリーペンギンがどのよう

な採餌戦略をとるかについては技術的な制約から明らかにされていない。

1-5 本論文の目的と構成

以上のような背景を踏まえ、本博士論文では、南大洋海洋生態系の代表的な高次捕食動物であるペンギン類 2 種が、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対してどのような採餌戦略をとっているのかを明らかにすることを目的に、複数の時空間スケールに着目して三次元潜水行動と捕食行動の変化を調べた。

本博士論文は、本章を含め全 4 章から構成されている。まず、第 2 章では亜南極の外洋域を長距離移動するキングペンギンの採餌戦略を明らかにするために、地磁気加速度ロガーから得られたデータをもとに再構築した三次元潜水経路 (三次元潜水行動) および遊泳速度データから定義した捕食イベント (捕食行動) を調べ、トリップスケール、日周スケール、潜水スケールの複数の時空間スケールに着目して採餌戦略を考察する。第 3 章では、定着水域の狭い範囲内で採餌するアデリーペンギンの採餌戦略を明らかにするために、地磁気加速度ロガーから得られたデータをもとに再構築した三次元潜水経路 (三次元潜水行動) および加速度データから定義した捕食イベント (捕食行動) を調べ、日周スケール、潜水バウトスケール、潜水スケールの時空間スケールに着目して採餌戦略を考察する。4 章では、総合考察として、キングペンギンとアデリーペンギンの採餌戦略の種間での共通点や相違点とその要因について考察する。最後に今後の課題について述べる。

1-6 図表

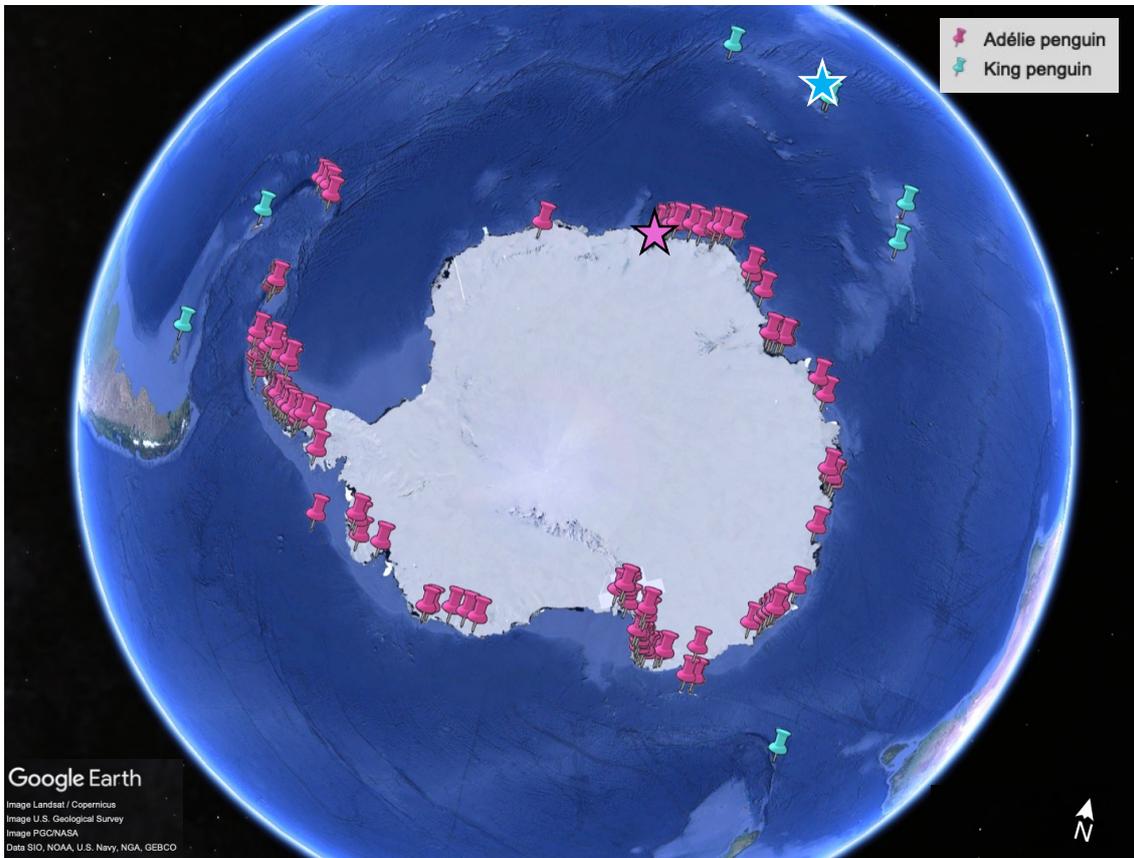


図 1-1. キングペンギンとアデリーペンギンの主要なコロニーの分布。本研究の調査地があるコロニーの位置を星印 (水色 = クローゼ諸島ポゼッション島, ピンク色 = ラングホブデ袋浦) で示した。アデリーペンギンのコロニーの分布図については、Schwaller et al. (2013)のデータを基に作成した。

Fig.1-1. Major colony locations of King Penguins and Adélie Penguins. Asterisks indicate the colony locations where we conducted the fieldworks (Light blue: Possession Island colony, Pink: Hukuro Cove colony).

第 2 章 外洋域におけるキングペンギンの三次元潜水行動 と採餌戦略

2-1 背景と目的

海洋環境において、海洋前線や中規模渦などの中規模スケール (100-1000 km)での海洋構造は、海鳥の餌生物である動物プランクトンや魚類のバイオマスや分布を決定づける上で重要な役割があると考えられている (Pakhomov et al. 1994, Hunt et al. 1999, Lima et al. 2002)。海洋前線とは異なる性質 (水温, 塩分, 密度)を持つ水塊同士の境界部のことであり、ここでは鉛直循環の形成に伴って海表面付近の生物生産性が非常に高くなる海域が形成される (Pakhomov et al. 1994, Hunt et al. 1999)。このような海洋の特徴に関連した餌の分布は海鳥にとって予測しやすい採餌場所を提供すると考えられ、採餌トリップ中の海鳥の採餌場所選択に影響を与えると考えられる。実際、船上からの海鳥の分布計測やバイオロギングによる移動追跡を行った研究から、南大洋で採餌を行う多くの外洋性海鳥種が海洋前線を主要な採餌場所として頻繁に利用することが明らかにされている (Hunt et al.1999, Weimerskirch 2007, Bost et al. 2009, Scales et al. 2014)。海鳥がいつ・どの程度、このような特定の海域を利用し採餌しているかということは、その海域での海鳥の餌の利用可能性を反映すると考えられる。したがって、海鳥が時空間的に変動する餌の利用可能性に対してどのように採餌行動を変化させているのかということ明らかにすることは、海鳥の海洋環境への適応を理解する上で重要であると考えられる。

亜南極の南インド洋クローゼ諸島・ポゼッション島で繁殖するキングペンギンは、コロニーから南方 300-500 km に位置する南極前線域を主な採餌場所として利用していることがよく知られている (Bost et al. 1997, 2009, 2015)。こ

れまで、衛星発信機 (Satellite transmitter)や全地球測位システム (Global Positioning System)などの移動追跡の手法を用いた先行研究から、キングペンギンがコロニーと南極前線の間の外洋域を高い移動速度かつ直線的な移動軌跡で行き来する、いわゆる通勤型 (Commuting type)の採餌トリップをすることが明らかにされている (Bost et al. 1997, 2015, Cotté et al. 2007, Trathan et al. 2008, Scheffer et al. 2010)。キングペンギンは、このような長距離かつ1週間以上にもわたる採餌トリップ中において、複数の時空間スケールにおける餌の利用可能性の変動を経験し、その時空間変動に対応して採餌行動を変化させていると考えられる。これまで述べてきた通り、繁殖期のキングペンギンがコロニーから遠く離れた南極前線域を主要な採餌場所とするといった、比較的大きな時空間スケール (すなわちトリップスケール)での採餌戦略はよく知られている (Bost et al. 1997, 2009, 2015, Pütz 2002)。一方で、技術的な制約から、比較的小規模な時空間スケール (例えば日周スケール, 潜水スケール)における餌の利用可能性の変動に対するキングペンギンの採餌戦略についてはこれまでほとんど明らかにされていない。

夏期、キングペンギンは主に中深層性魚類であるハダカイワシ類を捕食する (Cherel & Ridoux 1992)。ポゼッション島で繁殖する個体が主に捕食するハダカイワシ類 (例えば *Electrona carlsbergi*, *Kreftlichthys anderssoni*)は、日中100 m以上の深度に滞在する一方で、夜間は捕食のために表層付近まで移動する日周鉛直移動を行うことが知られている (Zaselsky et al. 1985, Perissinotto & McQuaid 1992, Collins et al. 2008)。したがって、呼吸のために海面と捕食深度を行き来する必要があるために潜水時間と深度に制約があるキングペンギンにとって、このような餌の分布深度に関連した利用可能性の日周変化はペンギンの捕食速度に影響を与えると予想される。しかしながら、これまで捕食の

回数や捕食速度などを調べ、捕食行動の日周変化を定量的に評価した研究は少ない (Pütz & Cherel 2005)。

これまでの先行研究において、キングペンギンが餌の利用可能性の日周変化に応じて、夜間と日中で潜水深度を変化させることが知られている。ペンギンは主に視覚を用いて水中で採餌を行うため、環境照度が低下する夜間は餌を発見することが難しいと考えられている (例えば Wilson et al. 1993)。そのため、ペンギンは日中にハダカイワシ類を捕食するために 100 m 以上の深い潜水を行う (Charrassin et al. 2002, Pütz & Cherel 2005, Shiomi et al. 2016, Proud et al. 2021)。一方で、薄明や薄暮の時間帯は、ハダカイワシ類が表層付近と深層との間を移動する時間帯であるため日中と比較して餌が浅い深度帯に分布すること、さらに夜間ほど採餌深度における環境照度が低下しないため、キングペンギンにとって餌の利用可能性が高くなる時間帯であることが予想される。したがって、このような薄明や薄暮の時間帯にペンギンは捕食行動を集中させる可能性がある。

さらに小規模な時空間スケールである潜水スケールにおいて、キングペンギンが餌の利用可能性の変動に対してどのように採餌行動を変化させているか、その詳細な採餌戦略を明らかにするためには、ペンギンの三次元潜水行動と捕食行動に関する情報を得る必要がある。具体的には、キングペンギンに装着した地磁気加速度ロガーから得られるデータから 1 秒ごとの三次元潜水経路を再構築、同時に捕食イベントを定量化する。そして、ペンギンが潜水中の捕食イベントに対してどのように三次元潜水経路を変化させるか、その詳細な採餌行動の変化を調べることで、潜水スケールでの採餌戦略を明らかにすることが可能であると考えられる。

本章では、亜南極クローゼ諸島・ポゼッション島で繁殖するキングペンギン

を対象として、キングペンギンがコロニーから約 400 km 離れた採餌場所へ移動する間、採餌行動をどのように変化させるのか、そ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。地磁気加速度ロガーから得られるデータから再構築した 1 秒ごとの三次元潜水経路や捕食イベントに関する情報を組み合わせ解析することによって、(i)トリップスケール、(ii)日周スケール、(iii)潜水スケールでのキングペンギンの採餌行動の変化を調べた。

2-2 方法

2-2-1 調査地

野外調査は南大洋インド洋区のクローゼ諸島・ポゼッション島(南緯 46 度 25 分、東経 51 度 45 分)、Baie du Marin, Grande Manchotière にあるコロニー(約 16,000 ペア)で実施した。調査期間は 2011 年 1 月下旬から 3 月上旬の間であり、この期間はキングペンギンの育雛期に該当する。この期間、親鳥はオスメス交代でコロニーを離れて外洋で採餌し、帰巣後にヒナへ給餌する採餌トリップを繰り返していた。なおこのデータについては、塩見こずえ氏(現職:東北大学 学際科学フロンティア研究所 新領域創成研究部 助教)が中心となって、日本とフランスの研究チームの共同研究として取得されたデータを使わせていただいた。

2-2-2 行動調査

採餌トリップ中のペンギンの潜水データは、地磁気加速度ロガー (W1000L-3MPD3GT; Little Leonardo Ltd., Tokyo, 直径 × 長さ; 26 × 166 mm, 132 g, 成鳥の平均体重の約 1.2% に相当, 図 2-1) を用いた行動計測調査によって得た。地磁気加速度ロガーには、圧力、温度、加速度、地磁気の各センサーとプロペ

ラが搭載されており、潜水深度 (1 Hz)、外部水温 (1 Hz)、3 軸の加速度 (8 Hz または 16Hz) と 3 軸の地磁気 (1 Hz) を記録することができる。キングペンギン 9 個体に地磁気加速度ロガーを装着した (図 2-1)。また、9 個体のうち 1 個体には温度センサーが搭載された食道温ロガーを装着した。温度センサーは食道の温度を測定するために適した位置に装着した (Charrassin et al. 2001, Bost et al. 2007 の手法を参照)。さらに、食道温ロガーを装着した個体を除いた 8 個体のうち 2 個体には海上での位置情報を記録する GPS ロガー (CatTrack; Catnip Technologies, 60 × 40 × 25 mm, 50 g) を装着したが、機器トラブルにより得られたデータ量が少なかったため、本章の解析対象としなかった (図 2-2)。

1 個体に装着したロガーの総重量は最大で 182 g であり、これは装着対象個体の体重の平均値 (10.3 kg) の約 1.8% にあたる。一方で、装着対象個体で記録された潜水深度の範囲 (1–366 m) は、本調査で使ったロガーの 1/6 程度の重量 (30 g) のロガーを装着したペンギンの潜水深度の範囲と同程度 (3–343 m) であった (Pütz & Cherel 2005)。このことから、本調査で装着したロガーの重量が装着対象個体の潜水行動に与える影響はそれほど大きくないものと考えられた。

2-2-3 データ解析

採餌トリップ後に回収した地磁気加速度ロガーおよび食道温ロガーに記録されたデータは、PC にダウンロード後、IGOR Pro version 8.0 (WaveMetrics, Inc., Lake Oswego, OR, USA) および IGOR Pro 上で動作する Ethographer (Sakamoto et al. 2009) を用いて解析した。

2-2-3-1 潜水行動の解析

潜水は、潜水深度データが1m以深かつ30秒以上を記録したとき、その一連の期間と定義した。また、最大潜水深度が50 m以上の潜水を採餌に関連すると考えられる潜水としてDeep diveと定義した (Charrassin et al.1998, 2002, Pütz et al.1998, Ropert-Coudert et al.2000a, Hanuise et al. 2013)。一方で、最大潜水深度が50 m以下の潜水をShallow diveとして定義した。さらに、少なくとも一回以上捕食イベント (抽出方法は2-2-3-2 捕食行動解析を参照) が起こった潜水を採餌潜水と定義した。

潜水行動の日周性を分析するため、時間帯を“夜間”、“日中”、“薄明薄暮”にそれぞれ定義分けした。定義分けを行うために、海上保安庁 海洋情報部のホームページ (www1.kaiho.mlit.go.jp/KOHO/automail/sun_form3.html)から調査期間中におけるコロニーの位置 (南緯46度25分、東経51度45分)の日出と日没の時刻情報をダウンロードした。調査期間中 (2011年1月27日-3月1日)の日出と日没時刻 (GMT+4時間)の範囲はそれぞれ05:17-06:07、19:23-20:14だった。薄明と薄暮はそれぞれ日出の時刻から1時間前までの期間と日没の時刻から1時間後までの期間とし、本解析では薄明と薄暮は区別せず合わせて“薄明薄暮”として定義した。また、日出から薄暮開始までの期間を“日中”とし、薄暮終了から薄明開始までの期間を“夜間”とした。

前述の通り、採餌トリップ中のペンギンの海上の正確な位置はGPSロガーの機器トラブルによって特定できなかつたため (図2-2)、日出と日没の時刻はコロニーの位置の時刻を用いた。実際の海上での位置ではなくコロニーの位置の時刻を用いることによる時間的なずれは、仮にペンギンがコロニーから南方へ5°移動したとしても (本調査地で繁殖する個体の一般的な移動範囲)、20分未満と小さいものと考えられた (Shiomi et al. 2016)。したがって、コロニーの位置の日出と日没の時刻情報を用いることによる時間的な誤差は、本解析の結果に

大きな影響を与えないものと考えられた。

遊泳速度を算出するため、地磁気加速度ロガーに搭載されている外部プロペラの回転数 ($n\ s^{-1}$) を遊泳速度 ($m\ s^{-1}$) に変換するための解析を Shiomi et al. (2008)の方法に従って行った。遊泳速度を算出するためには、ロガーの surge 軸における対水速度に比例したプロペラの回転数をペンギンの surge 軸における対水速度に変換する必要がある。このときの変換式は、ロガーの surge 軸とペンギンの surge 軸の角度差である装着角度によって異なる。まず、1 秒あたりのプロペラの回転数 ($n\ s^{-1}$) とロガーの surge 軸の角度 (水平面に対する相対角度) を用いて、1 秒ごとの鉛直移動速度 (1 秒あたりのペンギンの深度変化量) を推定した (Sato et al. 2003)。次に、潜水開始時刻から終了時刻までの各秒の鉛直移動速度を積算することによってプロペラのデータから推定される深度プロファイルを再構築した。そして、プロペラデータから推定した深度プロファイルと圧力センサーで記録された実際の潜水深度プロファイルとを比較した (Shiomi et al. 2008 の図 1 も参照)。このとき、計算上の深度プロファイルは装着角度の値の分だけ浅く計算されているため、潜水終了時のプロペラデータから推定した深度は 0 にならない。そこで、潜水終了時刻の深度 (0 m) が一致するように、ペンギンの surge 軸に対するロガーの装着角度を選んだ (Sato et al. 2003 の手法を参照)。以上の手順でプロペラデータから深度プロファイルを算出したが、ペンギンが活発に方向転換もしくは鉛直移動をした潜水では、プロペラデータから推定した深度プロファイルと圧力センサーで記録された実際の潜水深度プロファイルが大きくずれていた。そこで、プロペラのデータから推定される深度プロファイルと実際の潜水深度プロファイルの最大潜水深度が一致するような定数値を各潜水で選んだ (Shiomi et al. 2008 の手法を参照)。各潜水で得られた装着角度と定数値を個体ごとにそれぞれ平均し、その平均値

を遊泳速度の変換式に用いた。

プロペラの回転数のデータを遊泳速度に変換したのち、潜水あたりの平均遊泳速度を算出した。一部の潜水において、羽毛などの一時的な侵入由来と考えられるプロペラの回転不良によって遊泳速度データが得られなかった。このような潜水 (平均遊泳速度 $< 1.0 \text{ m s}^{-1}$, 全潜水の 3.2%) は、三次元潜水経路の算出結果に影響を与える可能性があるため今後の解析に用いなかった。

2-2-3-2 捕食行動の解析

キングペンギンの餌生物であるハダカイワシ類は外温性の魚類である。そのため、食道温度が急激に低下するタイミングは、内温性のペンギン (潜水中の胸部の平均体温: 38°C , Schmidt et al. (2006))が餌を飲み込んだ捕食のタイミングを反映すると考えられる (Charrassin et al. 2001, Hanuise et al. 2010)。本研究ではキングペンギン 1 個体 (K8) から得られた食道温度のデータを用いて、Charrassin et al (2001)の方法に従い、食道温度が $0.06 \text{ }^\circ\text{C s}^{-1}$ 低下した瞬間を捕食のタイミングと定義した。一方で、遊泳速度の急激な増加・減少もまた、餌の追跡や捕獲などの捕食に関連したイベントを反映していると考えられる (Wilson et al. 2002, Shiomi et al. 2016, Brisson-Curadeau et al. 2021)。キングペンギン 8 個体から得られた遊泳速度を用いて急激な遊泳速度 (最大 4.0 m s^{-1}) の増加の累積を”ダッシュ”として以下の式によって定量化した (Ropert-Coudert et al 2000b)。

$$\begin{aligned} U'_t &= U'_{t-1} + (dU/dt), & \text{if } (dU/dt) \geq 0 \\ U'_t &= 0, & \text{if } (dU/dt) < 0 \end{aligned}$$

まず、遊泳速度 U は加速度の累積値に変換した。ここで、 U'_t は時間 (t) の関

数としての遊泳速度の上昇を記述している。ダッシュ (遊泳速度の急激な増加) の閾値は、潜水あたりの食道温の急激な低下 ($0.06\text{ }^{\circ}\text{C s}^{-1}$) から推定される捕食のタイミングの回数と潜水あたりのダッシュ数が一致するように決定した (図 2-3)。本研究では、 0.68 m s^2 以上のダッシュを捕食イベントと定義した (図 2-3)。この閾値をペンギン 8 個体の遊泳速度データに適用し、捕食行動の解析に用いた。

繁殖期のキングペンギンはコロニーから離れた採餌場所に到達するために長距離移動する。そこで、1 日あたりの捕食イベント数をもとに、採餌トリップをペンギンがコロニーから採餌場所へ移動 (行きのトリップ)・採餌場所からコロニーへ移動 (帰りのトリップ) する期間と考えられる“移動フェイズ”、採餌場所での滞在を“採餌フェイズ”として 2 つに分けた。捕食イベントは 1 日あたり 3-665 回で (図 2-4, 図 2-5)、特に採餌トリップの中期付近で回数が顕著に増加した (図 2-5, 図 2-6)。このとき、1 日あたりの捕食イベント数のヒストグラムは二峰性の分布を示していたため、1 日あたりの捕食イベント数が 300 回よりも多いグループを採餌フェイズ、捕食イベント数が 300 回よりも少ないグループを移動フェイズとして分けた (図 2-4)。ただし、1 個体 (K8) については、トリップ 8 日目の捕食イベント数が 286 回で、前後の日 (7 日目と 9 日目) がそれぞれ 400 回と 665 回だったため、例外的に 8 日目を採餌フェイズとした (図 2-5)。また、本データセットでは、採餌場所からコロニーへ移動する期間 (帰りのトリップ) のデータをほとんど記録することができなかつたため、行きのトリップと帰りのトリップについては区別しなかつた (図 2-6, 表 2-1)。

潜水時間 1 分あたりの捕食イベント数を捕食速度 (n min^{-1}) として算出した。1 回の捕食イベントが起こった深度をそれぞれ捕食深度とした。

2-2-3-3 移動行動解析

遊泳速度、潜水深度、3 軸地磁気、3 軸加速度のデータを用い、推測航法の原理に従って三次元潜水経路の再構築を行った (Johnson & Tyack 2003, Shiomi et al. 2008)。地磁気加速度ロガーの加速度センサーから得られるデータには、動物のストロークなどの運動に伴って変化する動的加速度成分と姿勢変化などを反映する重力由来の重力加速度成分の両方が記録される。三次元潜水経路の算出において、ペンギンの水中での進行方向を求めるために必要であるのは重力加速度成分のみである。そのため、加速度データにローパスフィルター (0.69Hz) をかけることで、抽出した低周波成分を重力加速度成分とした。次に、遊泳速度、潜水深度、3 軸地磁気、3 軸重力加速度のデータを用いて Igor 上で動作するマクロ (Narazaki & Shiomi 2010, Shiomi et al. 2010) によって 1 秒間隔で三次元潜水経路を再構築した。

三次元潜水経路を再構築したのち、潜水開始点と潜水終了点を直線的に結んだ距離 (水平直線距離) を各潜水の潜水時間で除した値を水平移動速度 (m s^{-1}) として算出し (図 2-7)、トリップフェイズ間で中央値を比較した。潜水開始点と潜水終了点を直線的に結んだ距離 (水平直線距離) をペンギンが実際に遊泳した距離 (積算移動距離) で除した値を潜水経路の直線度とした (図 2-8)。

2-2-4 統計解析

統計解析は R ソフトウェア (R Core Team 2020) を用いて行った。

トリップフェイズ間の行動パラメーター (Deep dive 中の最大潜水深度、捕食速度、捕食深度、水平移動速度、直線度) を比較するため、lawstat パッケージ (Gastwirth et al. 2020) の Brunner-Munzel 検定を用いて 2 群間比較を行った。

ペンギンが経験した表層水温が捕食イベント数に与える影響を調べるため、lme4 パッケージ (Bates et al. 2015)の一般化線形混合モデル (Generalized linear mixed model, GLMM) を用いた。目的変数 (一日あたりの捕食イベント数) のデータには同一個体から複数回得たサンプルが含まれるため、個体 ID をランダム効果としてモデルに組み込んだ。また、目的変数はカウントデータであるため、誤差分布にはポアソン分布を用いた。

Deep dive における最大潜水深度が水平移動速度に与える影響を調べるため、線形混合モデル (Linear mixed model, LMM)を用いた。目的変数 (水平移動速度)のデータには同一個体から複数回得たサンプルが含まれるため、個体 ID をランダム効果としてモデルに組み込んだ。トリップフェイズ (採餌フェイズ/移動フェイズ) を固定効果としてモデルに含めた。さらに、交互作用項 (最大潜水深度 × トリップフェイズ)をモデルに含めた。

Deep dive における捕食イベント数が直線度に与える影響を調べるため、LMM を用いた。目的変数 (直線度)のデータには同一個体から複数回得たサンプルが含まれるため、個体 ID をランダム効果としてモデルに組み込んだ。トリップフェイズ (採餌フェイズ/移動フェイズ)を固定効果としてモデルに含めた。

multcomp パッケージの glht 関数を用いてそれぞれのモデルの有意性を検定した。MuMIn パッケージの r.squaredGLMM 関数を用いて、Marginal R^2 (R^2_m) および conditional R^2 (R^2_c)をそれぞれ算出した。 R^2_m は固定効果のみから、 R^2_c は固定効果およびランダム効果から推定された値である (Nakagawa & Schielzeth 2013)。

全ての検定の有意水準は 0.05 とした。結果の値は平均値±標準誤差の形式で示した。

2-3 結果

2-3-1 データの取得状況

ロガーを装着した 9 個体全てからロガーを回収した。9 個体のうち 1 個体 (K7)は、ロガー装着期間中にコロニーを離れず、採餌トリップ中の行動データを得ることができなかった。そのため、計 8 個体の行動データを以降のデータ解析に用いた (平均トリップ長:15.7±1.6 日, 表 2-1)。また、8 個体のうち 2 個体 (K2, K8)に関しては、ロガーの不具合により地磁気データを得られなかったため、三次元潜水経路を再構築することができなかった。

2-3-2 潜水行動の変化

トリップフェイズ間で Deep dive の最大潜水深度 (≥ 50 m)の中央値を比較すると、最大潜水深度は移動フェイズと比較して採餌フェイズで浅かった (採餌フェイズ: 150.4±6.9 m, n = 5 個体, 移動フェイズ: 158.9±13.1 m, n = 8 個体, 表 2-2)。

潜水深度プロファイルは、移動フェイズ・採餌フェイズの両方で日周的な変化を示した (図 2-9)。夜間において、ペンギンは Deep dive を行わなかった (図 2-9)。両トリップフェイズともに潜水深度は日出付近になると徐々に増加したが、日没付近になると徐々に減少した (図 2-9)。一方で、日中の時間帯の潜水行動にはトリップフェイズ間で違いが見られた。移動フェイズにおいて、ペンギンは Deep dive を連続して行う中でしばしば Shallow dive を行ったのに対して (図 2-9a, 図 2-10a)、採餌フェイズでは日中の時間帯を通して連続的に Deep dive を行っていた (図 2-9b, 図 2-10b)。

2-3-3 捕食行動の変化

1 日あたりの総捕食イベント数は、ペンギンが経験した表層水温が低くなる

につれて増加する傾向があった (GLMM: $y = \exp(-0.48x + 8.28)$, $p < 0.001$, $n = 57$ 日, 図 2-6, 図 2-11)。

トリップフェイズ間で捕食速度 ($n \text{ min}^{-1}$)の中央値を比較すると、捕食速度は移動フェイズよりも採餌フェイズで高い傾向があった (表 2-2)。

捕食深度の中央値は、5 個体中 2 個体が移動フェイズと比較して採餌フェイズで浅く、5 個体中 1 個体で移動フェイズの方が浅く、残りの 2 個体で有意差がなかった (表 2-2)。採餌フェイズにおいて、捕食深度は 100–140 m に集中する傾向があり、移動フェイズにおいては、大きくばらついていた (変動係数の範囲: 移動フェイズ: 30–45%, 採餌フェイズ: 25%–31%, 図 2-12a)。

捕食行動の日周パターンの特徴をトリップフェイズ間で比較した (図 2-9, 図 2-10)。まず、ペンギンの捕食イベントは両トリップフェイズにおいて、Shallow dive 中と夜間にはほとんど見られず ($0.8\% \pm 0.2\%$, $n = 8$ 個体, 図 2-9)、主に日中 ($80.2\% \pm 2.0\%$, $n = 8$ 個体, 図 2-9) と薄明 ($19.0\% \pm 2.1\%$, $n = 8$ 個体, 図 2-9) の時間帯の Deep dive 中に見られた。さらに、採餌潜水中の捕食速度 ($n \text{ min}^{-1}$)の 1 時間あたりの平均値は、夜間や日中と比較して日出後の数時間と日没前の数時間で高くなる傾向があった (図 2-13)。採餌フェイズにおいて、捕食速度は夜間と比較して日中で高かった (図 2-13b)。一方で、移動フェイズにおいては、捕食速度は夜間よりむしろ日中で低く (図 2-13b)、日周パターンにはトリップフェイズ間で違いが見られた (図 2-13)。

2-3-4 移動行動の変化

トリップフェイズ間で水平移動速度の中央値を比較すると、水平移動速度は採餌フェイズよりも移動フェイズで高い傾向があった (図 2-6, 表 2-2)。

水平移動速度は Deep dive よりも Shallow dive で高かった (Shallow dives:

1.62±0.0002 m s⁻¹, Deep dives: 0.98±0.01 m s⁻¹)。Deep dive における水平移動速度は最大潜水深度の増加とともに減少する傾向があった (回帰線の係数 = -0.003±0.0002, $p < 0.001$, $R^2_m = 0.35$, $R^2_c = 0.46$, $n = 3498$ 潜水, 図 2-14a)。さらに、深度の影響をコントロールした水平移動速度は、採餌フェイズと比較して移動フェイズで高い傾向があり、最大潜水深度とトリップフェイズの間に有意な交互作用が見られた ($p < 0.01$, 図 2-14a)。

2-3-5 潜水中の捕食イベントに対する三次元潜水経路の変化

Deep dive 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 (回帰線の係数 = -0.04±0.001, $p < 0.001$, $R^2_m = 0.48$, $R^2_c = 0.5$, $n = 2714$ 潜水, 図 2-15)。さらに、捕食イベント数の影響を統計的にコントロールした場合、潜水経路の直線度は採餌フェイズと比較して移動フェイズで高い傾向があった (図 2-15, 図 2-16)。

2-4 考察

2-4-1 採餌場所の特徴

繁殖期のキングペンギンは、コロニーから 300–500 km 離れた南極前線域を採餌場所として利用することが知られている (Bost et al. 1997, 2009, 2015)。捕食速度は、表層水温が低く、おそらくペンギンが南極前線域に到達したであろうと考えられるトリップ中期付近で高い傾向があった (表 2-2, 図 2-5, 図 2-6, 図 2-11)。これらの結果は、食道温度データから定量化した餌の飲み込み回数が南極前線域 (表層水温 5°C 付近) で有意に高かったという先行研究の結果と整合的である (Bost et al. 2015)。

繁殖期のキングペンギンは餌生物としてハダカイワシ類を捕食しており (Cherel & Ridoux 1992)、その分布深度は水温躍層の深度と関連があることが知られている (Hulley 1981)。ペンギンの捕食深度はハダカイワシ類の分布深度を反映している可能性があり、本研究の結果で一部の個体 (2/5 個体)ではあるものの、捕食深度が採餌フェイズで浅かったことは、ハダカイワシ類が分布する表層混合層の水温躍層帯がコロニーから高緯度方向へ浅くなることを反映している可能性がある (Charrassin & Bost 2001)。また、採餌フェイズにおいて、捕食深度はある特定の深度帯 (100–140 m) に集中していたことから (図 2-12a)、南極前線域においてハダカイワシ類が特定の深度帯に集中的に分布していた可能性が示唆された。これらの結果は、南極前線域がキングペンギンにとって餌の利用可能性および予測可能性が高い採餌場所であるというこれまでの仮説を支持するものである (Bost et al. 2009)。

2-4-2 トリップスケールでの採餌行動の変化

トリップスケールでのキングペンギンの採餌行動は、南極前線域での餌の利用可能性の高さを反映していると考えられる。移動フェイズの水平移動速度が採餌フェイズと比較して高かったことは (表 2-2, 図 2-6)、ペンギンが餌の利用可能性の高い南極前線域へ向かって水平方向に速い速度で移動していたことを示唆している。一方で、採餌フェイズでの比較的低い水平移動速度と直線度は、南極前線域での活発な捕食行動を反映していると考えられる。水平移動速度が低いことは、ペンギンの潜水角度が急角度でかつ、潜水経路の直線度が低いことを反映していると考えられる (図 2-14b-e, 図 2-16b)。これらの結果は、最大潜水深度が同程度であっても、その潜水中での捕食速度が比較的高い場合、ペンギンが潜降・上昇中により潜水角度を高い角度に調節することによって

(図 2-16b)、海面から捕食深度までの移動時間を短縮し、捕食深度での滞在時間を最大化しようとするという行動調節を反映している可能性がある (Sato et al. 2004, Hanuise et al. 2013)。以上の結果より、キングペンギンはコロニーから遠く離れているが、高い餌の利用可能性が予測できる南極前線域へ移動しつつ、効率的に捕食をするために潜水角度を調節していると考えられた。

2-4-3 日周スケールでの採餌行動の変化

キングペンギンの主な餌生物であるハダカイワシ類は日周鉛直移動を行う (Zaselsky et al. 1985, Perissinotto & McQuaid 1992, Collins et al. 2008)。また、キングペンギンは呼吸のために海面とハダカイワシ類が分布する深度を行き来する必要があると同時に水中での採餌を視覚に頼っていると考えられている (Martin & Young 1984, Martin 1999)。したがって、日周的な餌の鉛直分布と環境照度の変化により、ペンギンにとっての餌の利用可能性は日周変化すると考えられる (Wilson et al. 1993, Bost et al. 2002)。薄明薄暮の時間帯の捕食速度が日中や夜間よりも高かったことは (図 2-13)、これらの時間帯でハダカイワシ類が日周鉛直移動によって海面近くの深度帯に移動し、それをキングペンギンが効率的に捕食していたことを反映していると考えられる (Pütz & Cherel 2005, Scheffer et al. 2010, 図 2-13)。夜間についても、ハダカイワシ類は自身の捕食活動のために海面近くに分布していると考えられるが (Zaselsky et al. 1985)、この時間帯にペンギンはほとんど捕食をしていなかった (Pütz & Bost 1994, Pütz et al. 1998, Shiomi et al. 2016, 図 2-9, 図 2-10, 図 2-12b)。このことは、夜間は餌を発見し、追跡、捕獲するための十分な環境照度が不足していたことに起因すると考えられる (Wilson et al. 1993, Pütz et al. 1998, Bost et al. 2002)。そのため、ペンギンは日中により深い潜水を行う

ことで、ハダカイワシ類が分布する深度で捕食を頻繁に行ったものと考えられる (Pütz & Bost 1994, Bost et al. 2002, 図 2-9, 図 2-10, 図 2-12b)。

Deep dive における日中の捕食速度は、採餌フェイズと比較して移動フェイズで相対的に低かった (図 2-13)。日中にハダカイワシ類が分布すると考えられている水温躍層の深度は、南極前線域よりも低緯度の海域で深い (Charrassin & Bost 2001)。そのため、移動フェイズにおいて日中にハダカイワシ類を捕食するためには、より深い深度へ潜水する必要があるものと考えられる。また、深い深度への潜水は水平方向への移動速度を下げるが、移動フェイズではより同一深度帯に対して水平移動速度が低下する影響が大きかった (図 2-14a)。したがって、南極前線域へ向かって移動する移動フェイズにおいて、ペンギンは餌の利用可能性が相対的に低い日中に移動努力 (移動の潜水に費やす時間) を集中させるという行動調節をした可能性が考えられる (図 2-10a)。その一方で、薄明薄暮の時間帯はハダカイワシ類を視覚的に発見し捕獲するだけの照度が存在し、なおかつハダカイワシ類が分布する深度が浅いと考えられるため、餌の利用可能性は相対的に高いと考えられる。したがって、ペンギンはこの時間帯に採餌努力 (採餌に費やす時間) を集中させた可能性がある (図 2-10a)。一方で、南極前線域に滞在していたと思われる採餌フェイズにおいて、ペンギンは日中の時間帯にほとんど移動のため浅い潜水をせず、採餌努力を増やしていた (図 2-10b)。このことは、南極前線域においては餌の利用可能性がほとんど日周変化しないということを意味している。そして、この海域においてキングペンギンが水中で取りうる採餌範囲に常に餌資源が安定的に分布していることを示唆しているかもしれない (Bost et al. 2009)。

2-4-4 潜水スケールでの採餌行動の変化

潜水経路の直線度は、潜水あたりの捕食イベント数が増加すると低くなるという負の相関関係があった (図 2-15)。このことは、動物がより多くの餌を捕食したのちに付近に留まるために移動軌跡の方向転換率を増加させ移動速度を下げ、その後の餌との遭遇率を高めるという地域限定探索 (Kareiva & Odell 1987, Bovet & Benhamou 1988, Benhamou 1992)を反映していると考えられる。したがって、個々の潜水中の動きという小規模な時空間スケールにおいて、キングペンギンは餌と遭遇後に潜水経路を湾曲させ、その場所に留まることでその後の餌との遭遇率を高めていたと考えられる。

Deep dive において、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 (図 2-14b-e, 図 2-15, 図 2-16a)。この結果は、キングペンギンが滞在しているトリップフェイズによって、潜水中の捕食イベントに対して地域限定探索の程度を変化させるという階層的な意思決定を示唆しているかもしれない (図 2-16)。移動フェイズにおける潜水スケールでの採餌戦略の特徴として、キングペンギンは地域限定探索を行う一方で、高い水平移動速度を維持するために、直線的な潜水経路上で日和見的な採餌を行っていた可能性がある (図 2-16a)。

2-5 第2章のまとめ

- 本章では、亜南極クローゼ諸島ポゼッション島で繁殖するキングペンギンを対象として、長距離トリップ中の採餌行動の変化を複数の時空間スケールに着目して調べた。
- 地磁気加速度ロガーから得られた潜水深度、遊泳速度、加速度および地磁気データから三次元潜水経路を再構築し、遊泳速度データから捕食イベン

トを定量化した。

- トリップスケールで、ペンギンは主要な採餌場所である南極前線域へ向かう期間中に日中に浅い潜水にかける時間を増やすことによって、水平方向への移動速度を高め、南極前線域へ到達するとそこで集中的に捕食行動をするという採餌戦略をとっていた。
- 南極前線域へ向かう期間中において、ペンギンは餌生物であるハダカイワシ類が日周鉛直移動によって海面近くの浅い深度に分布する薄明薄暮の時間帯に集中的に捕食し、夜間と日中に移動努力を高めるという日周スケールでの採餌戦略をとっていたことが新たに分かった。一方で、南極前線域へ到達すると日中の時間帯を通じて採餌努力を高めていた。この結果は、南極前線域がキングペンギンにとって1日を通じて餌の利用可能性が高い海域であることを反映していると考えられる。
- 潜水スケールで、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行っていたと考えられた。特に南極前線域へ向かう期間中については、ペンギンは地域限定探索を行う一方で、高い水平移動速度を維持するために、直線的な潜水経路上で日和見的な採餌を行っていた可能性がある。

表 2-2 採餌トリップ中における行動パラメーター (最大潜水深度、捕食速度、捕食深度、水平移動速度)のトリップフェイズ間の比較 (平均値±標準誤差)。

Table 2-2 Comparisons of behavioural parameters of king penguins between travelling and foraging phases of foraging trips. Parameters include median maximum dive depth, median feeding rate, median feeding depth, and median horizontal movement rate. Grand mean and SE of median values among eight birds are also shown.

Bird ID	No .of dives	No .of deep dives	<i>i. Diving behaviour</i>			<i>ii. Feeding behaviour</i>			<i>iii. Horizontal movement</i>						
			Median maximum dive depth (m) in deep dives ≥ 50 m			Total no. of feeding attempts	Mean feeding rate ($n \cdot \text{min}^{-1}$)			Mean Feeding depth (m)			Mean horizontal movement rate ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)		
			Travelling	Foraging	<i>P</i>		Travelling	Foraging	<i>P</i>	Travelling	Foraging	<i>P</i>	Travelling	Foraging	<i>P</i>
K1	1,714	182	158.4	-	-	474	0.76	-	-	135.3	-	-	1.68	-	-
K2	1,332	413	146.7	135.7	NS	1,281	0.71	1.95	< 0.0001	102.1	132	< 0.0001	-	-	-
K3	1,300	318	132.9	-	-	751	0.76	-	-	110.5	-	-	1.53	-	-
K4	1,777	658	149.0	168.8	< 0.005	1,919	0.74	1.37	< 0.0001	127.8	140.5	< 0.0001	1.54	1.36	< 0.0001
K5	1,839	282	118.6	-	-	744	1.27	-	-	101	-	-	1.64	-	-
K6	3,707	753	200.9	165.0	< 0.0001	2,394	0.71	1.63	< 0.0001	155.8	140.8	< 0.0001	1.66	1.11	< 0.0001
K8	1,434	882	136.3	140.5	NS	2,909	1.09	1.38	< 0.0001	109.3	112.8	< 0.0001	-	-	-
K9	3,793	1,272	228.5	141.8	< 0.0001	3,567	0.66	1.29	< 0.0001	188.4	120.1	< 0.0001	1.48	1.17	< 0.0001
Mean ± SE			158.9 ± 13.1	150.4 ± 6.9			0.84 ± 0.08	1.52 ± 0.12		128.8 ± 10.8	129.2 ± 5.6		1.59 ± 0.03	1.21 ± 0.08	

P-values derived from Brunner-Munzel tests.



図 2-1. 地磁気加速度ロガー (W1000L-3MPD3GT) が装着されたキングペンギン。

Fig. 2-1. A king penguin with a multi-channel data logger (W1000L-3MPD3GT), on the lower back.

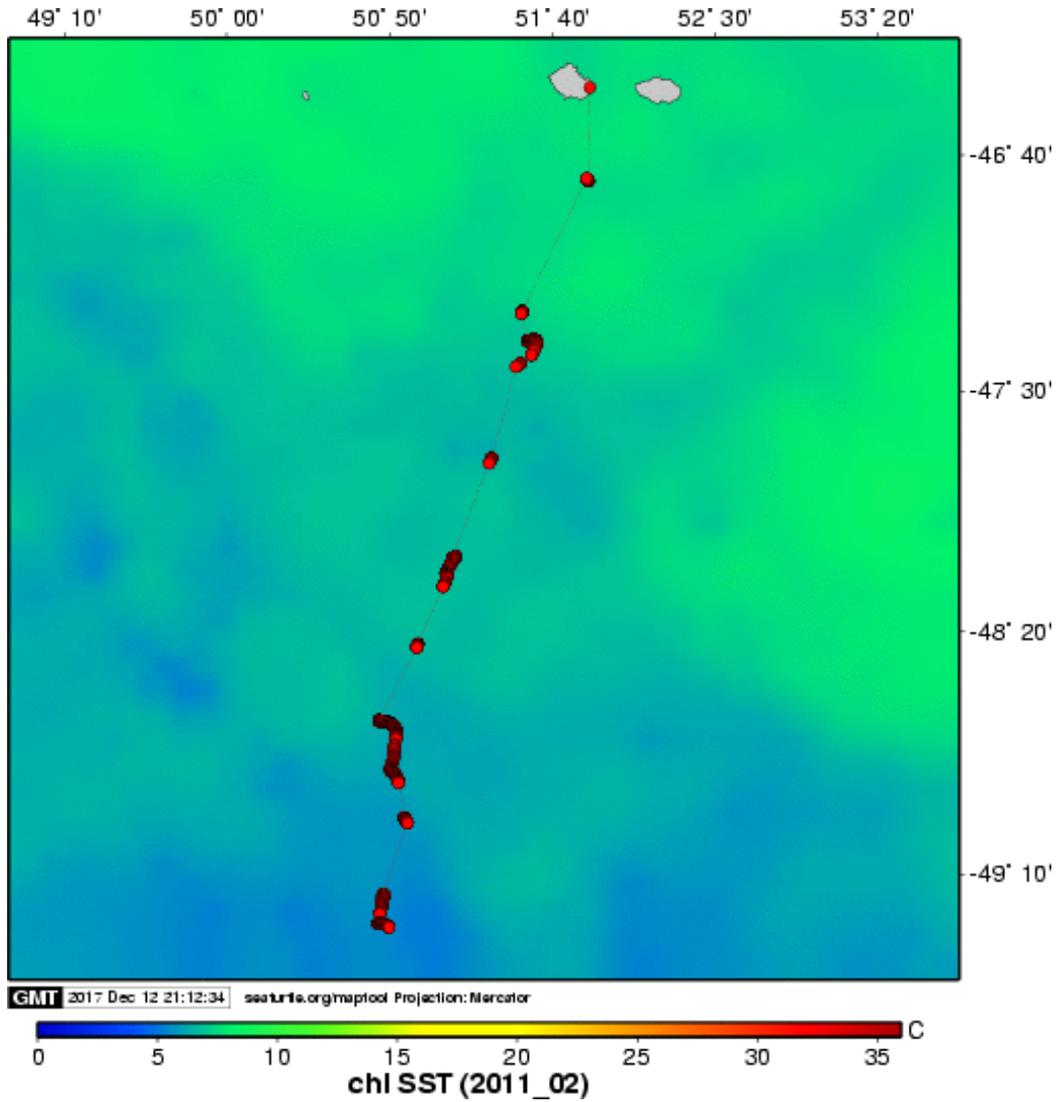


図 2-2. ペンギン 1 個体 (K5) に装着した GPS ロガーから得た移動軌跡。全トリップ期間中の 30% (2011 年 1 月 31 日から 2 月 5 日) までの期間の移動軌跡が得られた (表 2-1 も参照)。

Fig. 2-2. GPS track of the penguin (K5) obtained from 31st January 2011 to 5th February 2011.

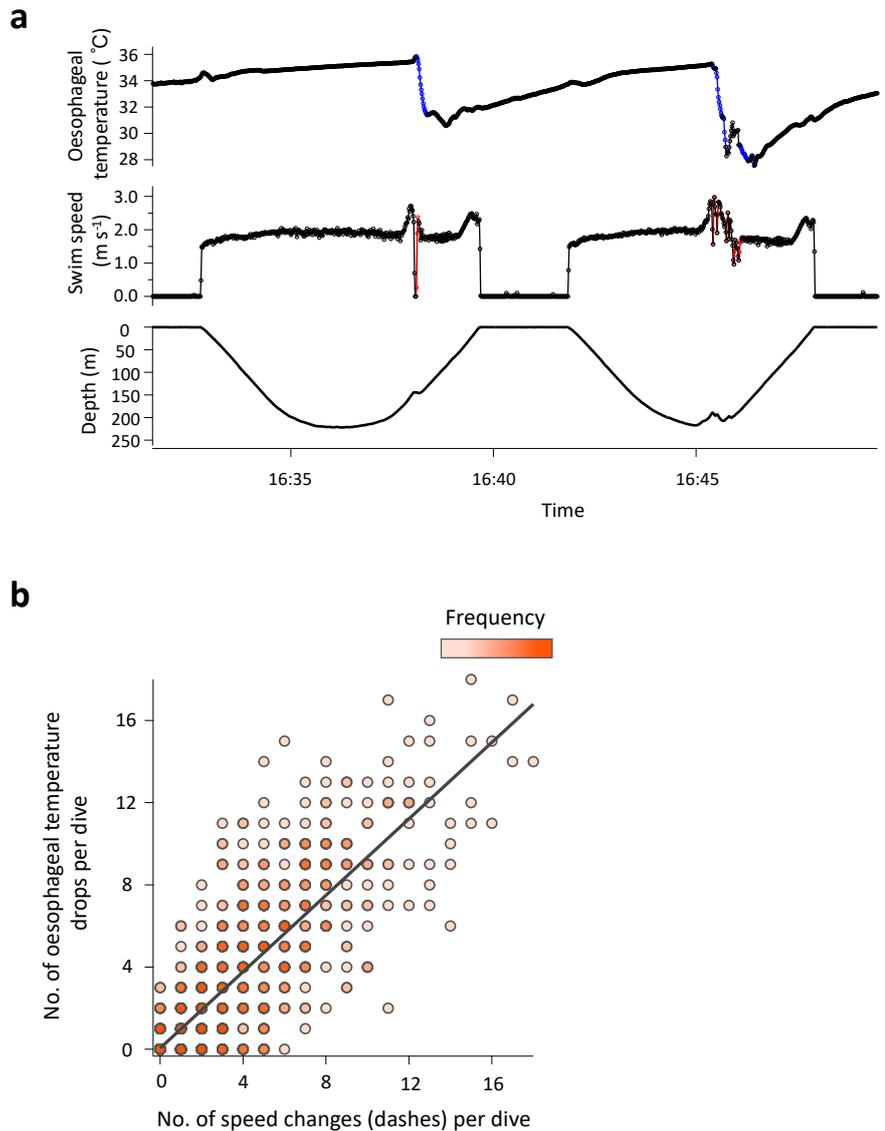


図 2-3. 捕食イベントの定義方法。(a)キングペンギン (K8)の食道温度、遊泳速度、潜水深度の時系列データ。食道温度の時系列データ内の青線は温度の変化率が $-0.06 \text{ }^{\circ}\text{C s}^{-1}$ 以上だったことを示し、遊泳速度の時系列データ内の赤線は速度の変化率が 0.68 m s^{-2} 以上だったことを示している。(b)潜水あたりの食道温度の低下 ($\geq 0.06 \text{ }^{\circ}\text{C s}^{-1}$)回数とダッシュ ($\geq 0.68 \text{ m s}^{-2}$)回数の関係。カラースケールは潜水回数の頻度を示す。回帰直線は黒い実線で示した ($y = 0.93x + 0.06$, $R^2 = 0.75$, $n = 1442$ 潜水)。

Fig. 2-3. Definition of feeding events. (a) Time series data of oesophageal temperature, swim speed, and depth in a king penguin (K8). Red lines indicate where the rate of changes in swim speeds was $\geq 0.68 \text{ m s}^{-2}$. (b)

Relationship between the number of oesophageal temperature drops per dive and the number of speed changes (dashes) per dive for a king penguin (K8). The color bar indicates the relative frequency of the number of dives. Regression is indicated by the gray line ($y = 0.93x + 0.06$, $R^2 = 0.75$, $n = 1442$ dives)

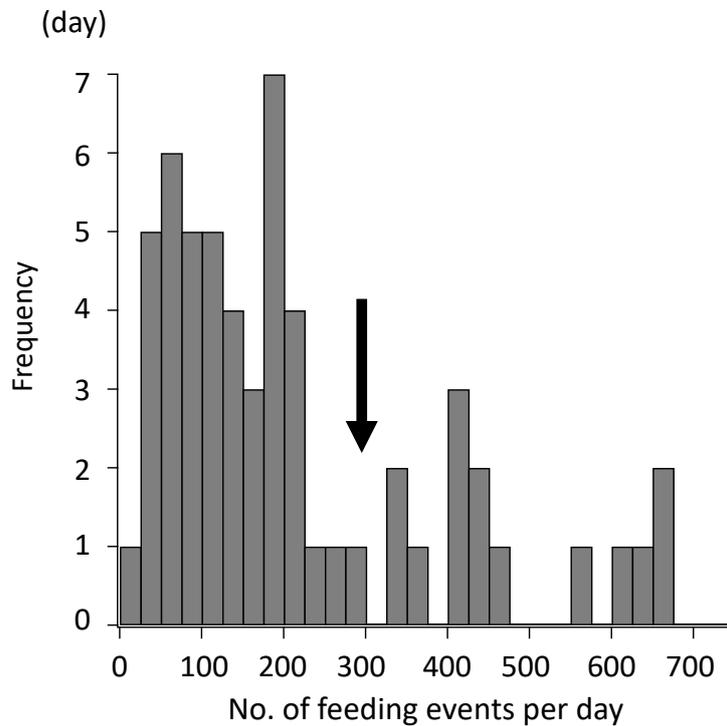


図 2-4. 1 日あたりの捕食イベント数のヒストグラム。データは 8 個体から得た 57 日分のデータをプールした。黒矢印はトリップフェイズ定義分けのカットオフ値である 300 回を示している。

Fig. 2-4. Definition of travelling/foraging phases. Frequency distribution of the number of feeding events (based on rapid changes in swim speed) per day by king penguins (n = 57 days, from 8 birds). The arrow (300 feeding events per day) shows a cut-off value discriminating the travelling and foraging phases.

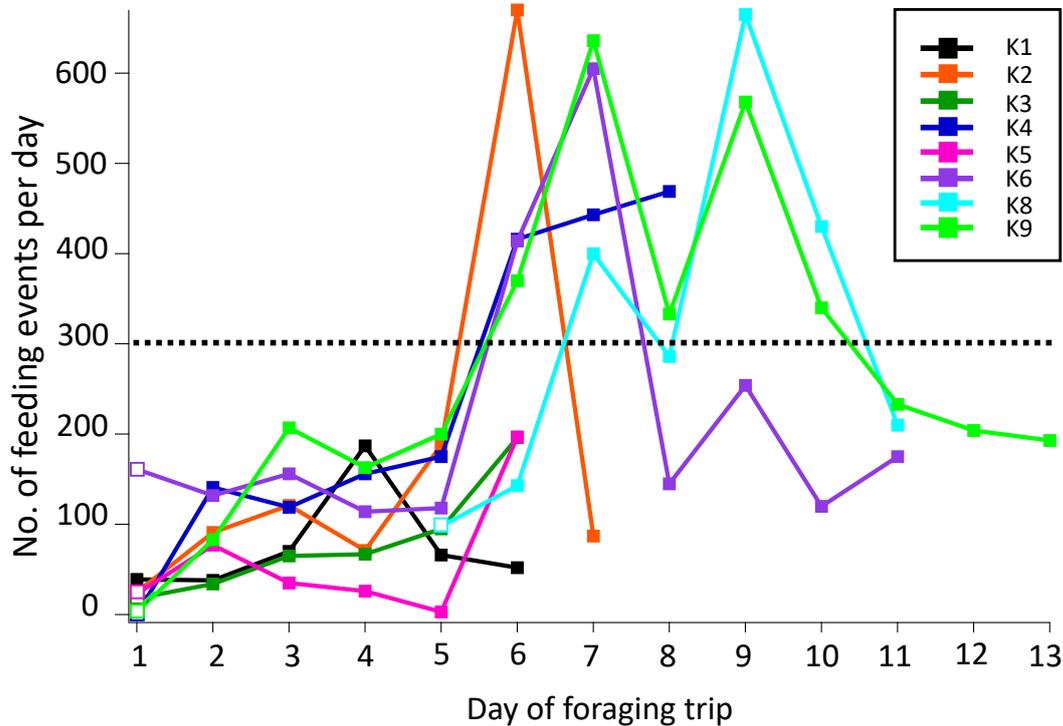


図 2-5. 採餌トリップ開始からの経過日数に対する 1 日あたりの捕食イベント数の変化。折れ線の色の違いは個体の違いを示す。黒い破線はトリップフェーズの定義分けのためのカットオフ値 (300 回/日) を表す。中が塗り潰された四角は、捕食行動データが 1 日 (24 時間) 記録された日を示す。中が白い四角は 1 日のうち一部の時間帯のみしか捕食行動データが記録されていなかった日を示し、解析から除いた。K8 (水色) についてはコロニーを出発してから 4 日後にロガーの起動をしたためトリップ開始時のデータは得られていない。

Fig. 2-5. Number of feeding events per day as a function of time since the start of the foraging trip. Each bird is represented by a line of a different color. The broken line shows a cut-off value (300 feeding events per day) discriminating the travelling and foraging phases. Closed squares represent the days when the feeding activities at sea were recorded throughout day. Open squares represent the days when the feeding activities at sea were recorded only part of the day at the start of the data recordings, and these days were excluded from analyses. Data recording of K8 started 4 d after departure from colony.

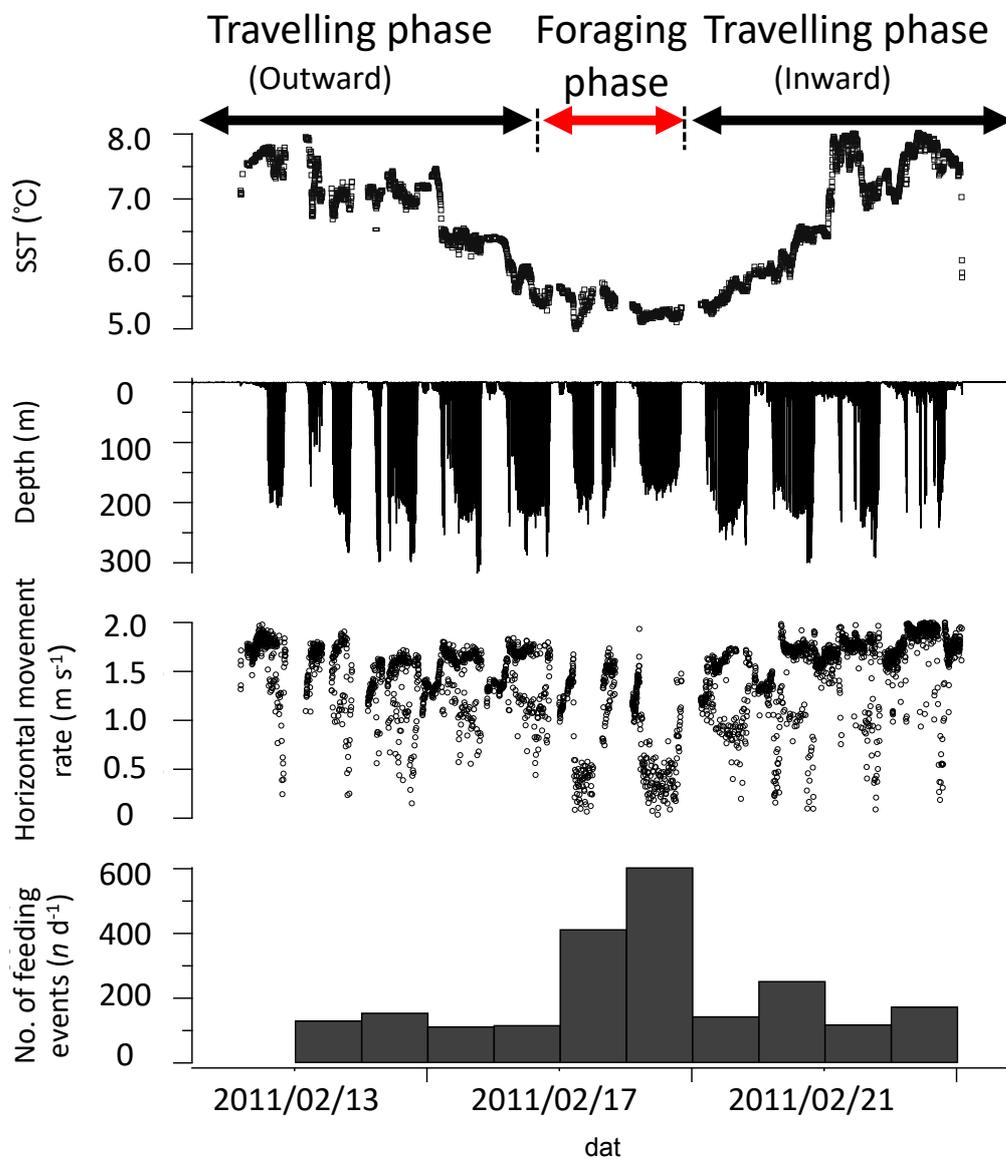


図 2-6. キングペンギン (K6) が採餌トリップ中に経験した表層水温 (SST)、潜水深度、水平移動速度、1 日あたりの総捕食数の時系列変化。

Fig. 2-6. Changes in sea-surface temperature (SST), travelling, and foraging characteristics for a king penguin (K6) during a foraging trip. Parameters include SST, depth, horizontal movement rate, and the number of feeding events per day.

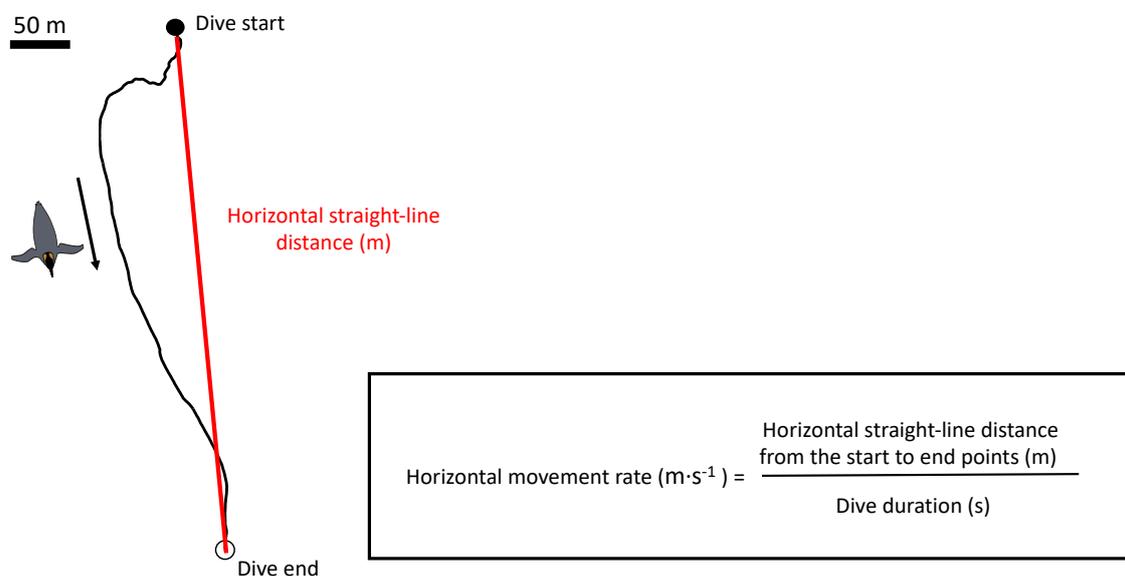


図 2-7. 水平移動速度の算出方法。黒丸は潜水の開始点、白丸は潜水の終了点を表す。黒い矢印はペンギンの進行方向を表す。赤線は、潜水経路の開始点から終了点までの水平直線距離を示す。水平移動速度 (m s^{-1}) は、水平直線距離を潜水時間で除すことによって得た。

Fig. 2-7. Overhead view of a dive path and calculation of the horizontal movement rate. Closed and open circles represent the start and the end of the dive, respectively. Arrow indicates travelling direction. Red line indicates the horizontal straight-line distance from the start to the end of this dive path. Horizontal straight-line distance was divided by dive duration to calculate the horizontal movement rate ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) for each dive.

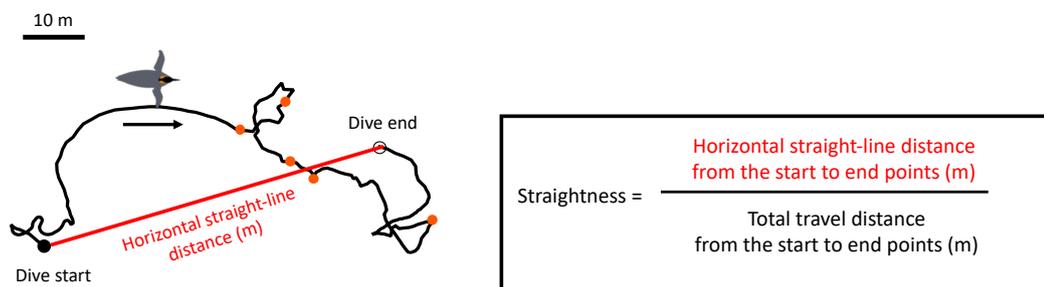


図 2-8. 直線度の算出方法。黒丸は潜水の開始点、白丸は潜水の終了点を表す。黒い矢印はペンギンの進行方向を表す。赤線は、潜水経路の開始点から終了点までの水平直線距離を示す。直線度は、水平直線距離を積算移動距離で除すことによって得た。直線度は 0 から 1 の範囲の値で表される。オレンジ色の丸は捕食イベントを表す。

Fig. 2-8. Overhead view of a dive path and calculation of the path straightness. Closed and open circles represent the start and the end of the dive, respectively. Arrow indicates travelling direction. Red line indicates the horizontal straight-line distance from the start to the end of this dive path. Path straightness was divided by total travel distance for each dive. Path straightness is expressed as a value ranging from 0 to 1. Orange circles indicate the occurrence of feeding events.

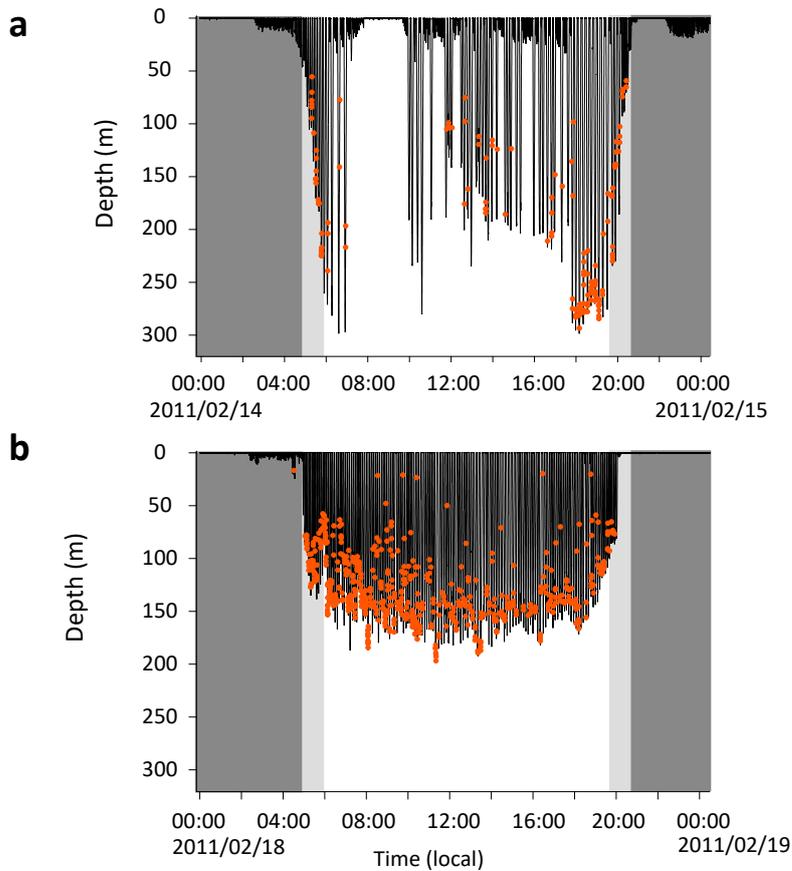


図 2-9. キングペンギン (K6)の採餌トリップ中の潜水パターン (a: 移動フェイズ, b: 採餌フェイズ)。濃い灰色の網掛け部分は夜間、薄い灰色の網掛け部分は薄明薄暮、網掛けがない部分は昼間の時間帯をそれぞれ示す。橙色の丸は捕食イベントを表す。

Fig. 2-9. Typical diel dive pattern of a king penguin (K6) in the travelling (a) and foraging (b) phases during a foraging trip. Unshaded, light gray, and dark gray zones indicate daytime, twilight, and nighttime, respectively. Orange circles indicate the occurrence of feeding events.

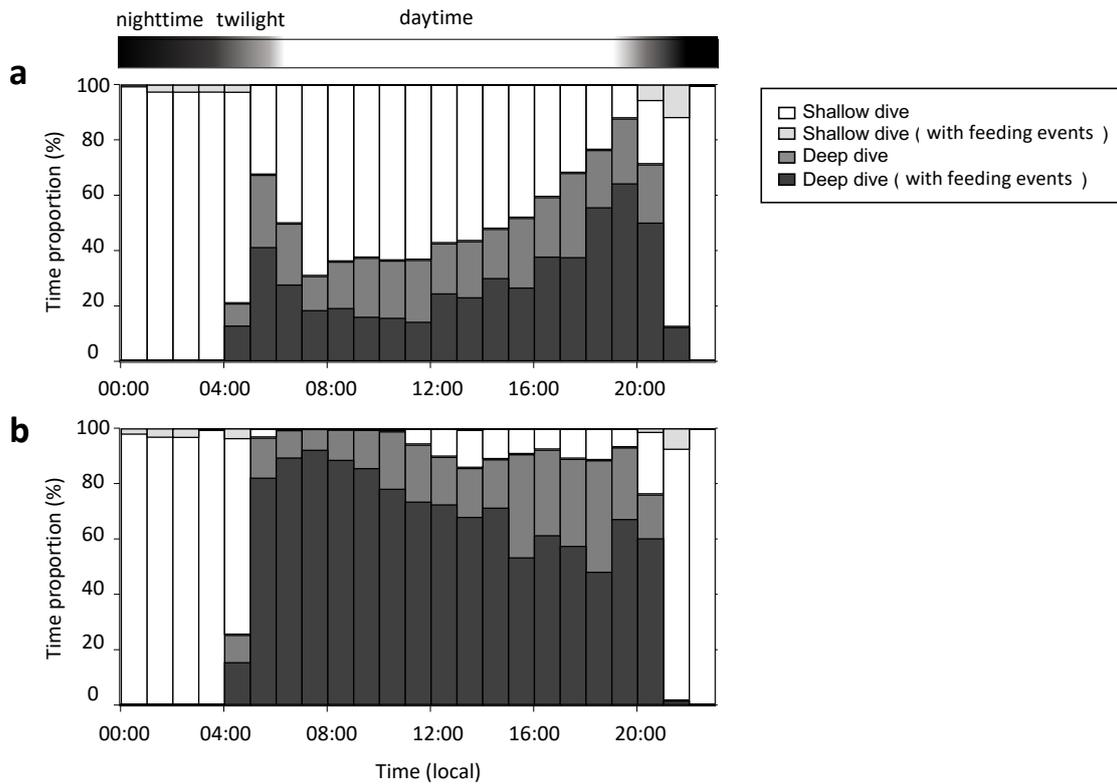


図 2-10. 1 時間あたりの総潜水時間のうち Deep dive (≥ 50 m)に費やした総潜水時間の割合の平均値と Shallow dive (< 50 m)に費やした総潜水時間の割合の平均値の日周パターン。(a)移動フェイズ (n = 8 個体)、(b)採餌フェイズ (n = 5 個体)。

Fig.2-10. Diel patterns in the time proportion of shallow and deep dives in king penguins. Mean proportion of time spent in shallow (< 50 m) and deep (≥ 50 m) dives were shown for every hour, during travelling (a, n = 8 birds) and foraging (b, n = 5 birds) phases.

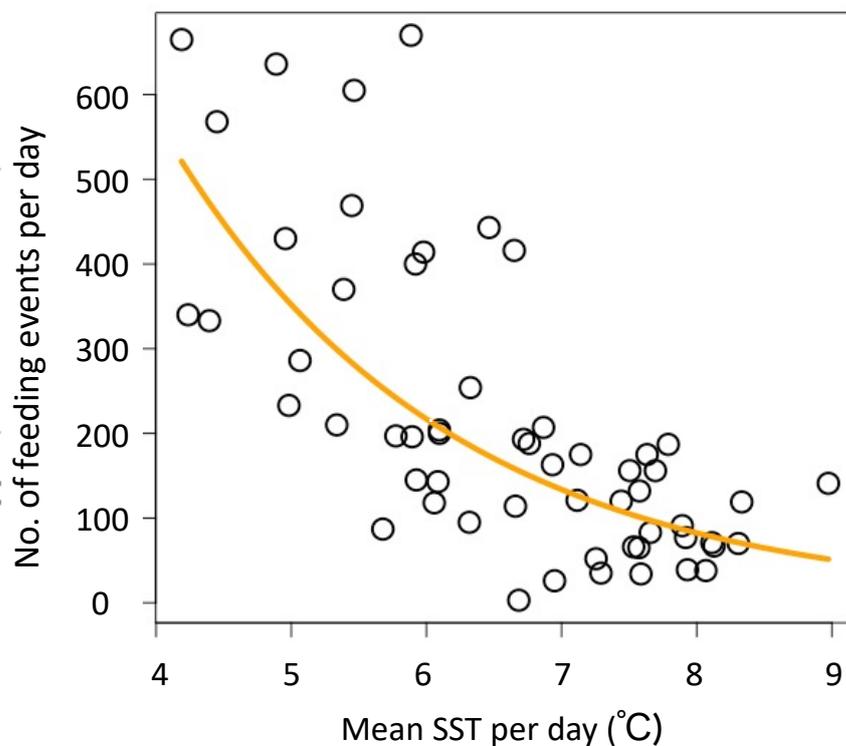


図 2-11. キングペンギンが経験した表層水温と 1 日あたりの捕食イベント数の関係。回帰曲線は橙色の線で示す ($y = \exp(-0.48x + 8.28)$, $n = 57$ 日)。データは 8 個体から得た 57 日分のデータをプールした。

Fig. 2-11. Relationship between the number of feeding events per day and daily mean sea-surface temperature (SST) experienced by king penguins. Orange line shows the fitted model ($y = \exp(-0.48x + 8.28)$, $n = 57$ days from 8 birds).

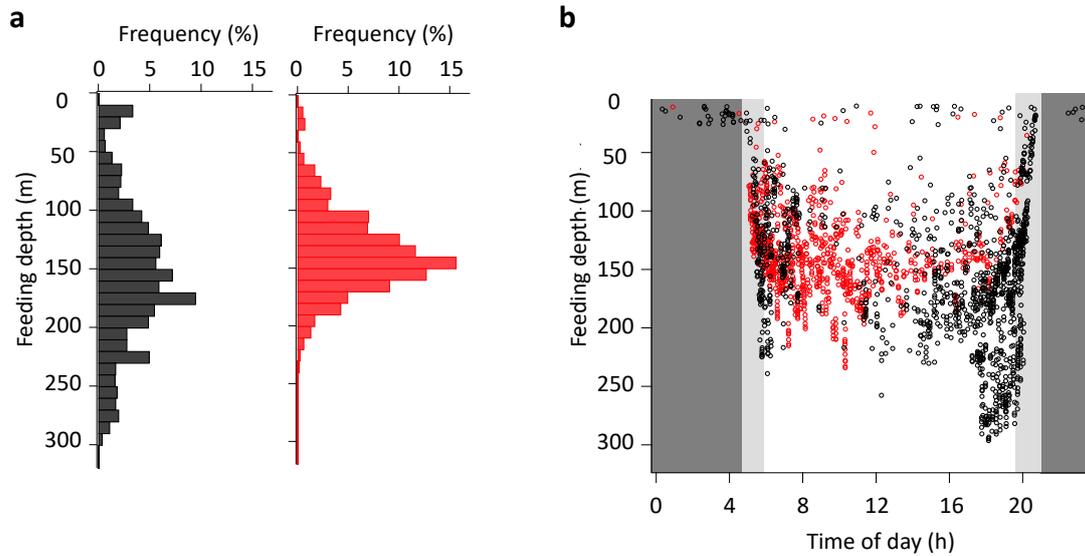


図 2-12. (a)捕食深度のヒストグラム。黒いバーは移動フェイズ、赤いバーは採餌フェイズのデータを表す。(b)時間帯に対する捕食深度。黒丸は移動フェイズ、赤丸は採餌フェイズのデータを表す。濃い灰色の網掛け部分は夜間、薄い灰色の網掛け部分は薄明薄暮、網掛けがない部分は昼間の時間帯をそれぞれ示す。

Fig. 2-12. Comparison of the vertical distribution of feeding events between travelling and foraging phases of foraging trips. **a** Frequency distribution of the feeding depths for a king penguin (K6) during the travelling (black) and foraging (red) phases. **b** Feeding depth as a function of time of the day for a king penguin (K6) during the travelling (black coloured circle) and the foraging (red coloured circle) phases. Unshaded, light gray, and dark gray zones indicate daytime, twilight, and nighttime, respectively.

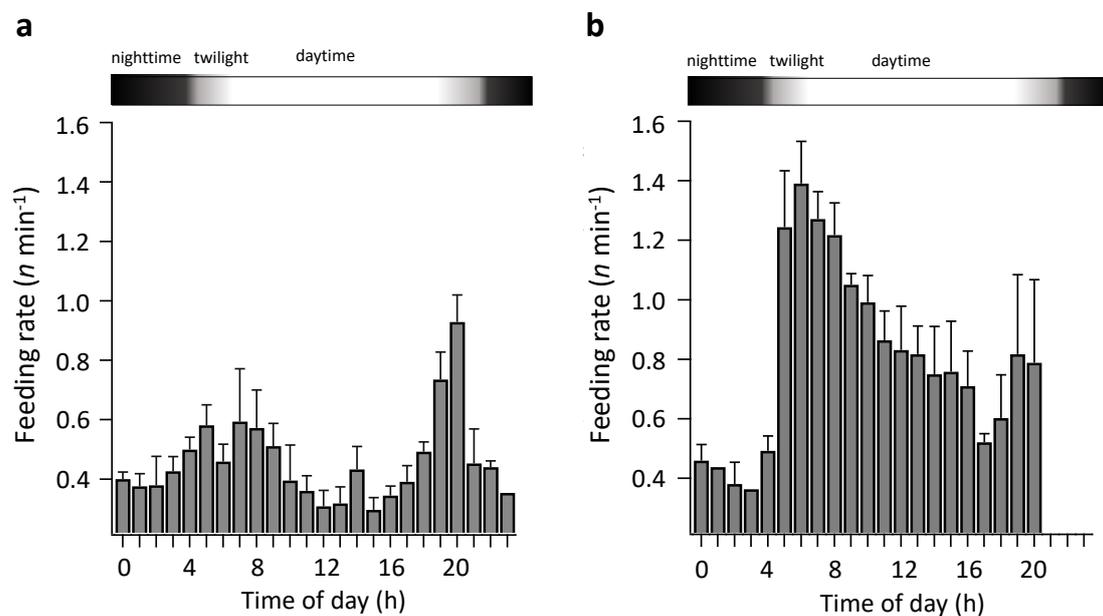


図 2-13. 捕食速度の平均値 (1 時間あたり)の日周パターン。(a)移動フェイズ (n = 8 個体)、(b)採餌フェイズ (n = 5 個体)。カラスケールは時間帯を表す。
 Fig. 2-13. Mean feeding rates and the standard error during feeding dives (dives with at least one feeding event) per hour for king penguins as a function of time of day during the travelling (a, n = 8 birds) and foraging (b, n = 5 birds) phases.

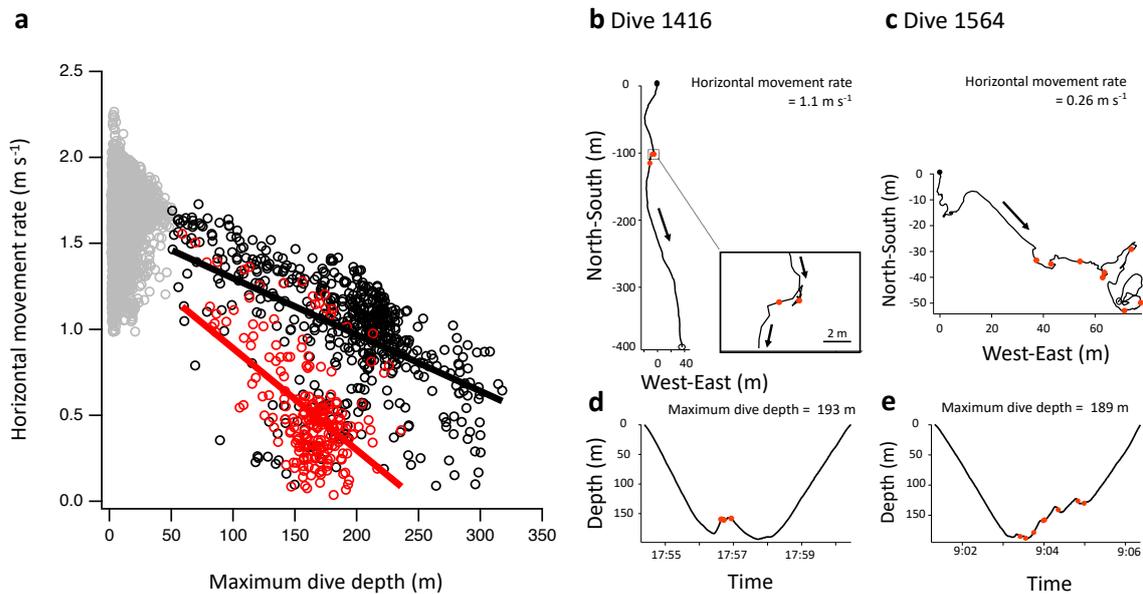


図 2-14. (a)キングペンギン (K6) の Deep dive における水平移動速度と最大潜水深度の関係。回帰線は採餌フェイズを赤色 ($y = -0.006x + 1.5$)、移動フェイズを黒色 ($y = -0.003x + 1.6$) で表す。灰色の丸は Shallow dive を示す。(b-e)移動フェイズ (b, d) と採餌フェイズ (c, e) の潜水における潜水経路 (b, c) と深度プロファイル (d, e) の一例。黒丸は潜水の開始点、白丸は潜水の終了点を表す。黒い矢印はペンギンの進行方向を表す。橙色の丸は捕食イベントを表す。

Fig. 2-14. Comparison of horizontal movements between travelling and foraging phases for a king penguin (K6). **a** Relationship between horizontal movement rates and maximum dive depth during deep dives (≥ 50 m) for a king penguin (K6). Deep dives during travelling (black coloured circle) and foraging (red coloured circle) phases are shown separately, with linear regression lines (travelling phase: $y = -0.006x + 1.5$, foraging phase: $y = -0.003x + 1.6$). Gray circles indicate shallow dives. **b–e** Examples of horizontal movement paths (b, c) and depth profiles (d, e) for dives during travelling (b, d) and foraging (c, e) phases. Closed and open circles represent the start and end of the dives, respectively. Arrows indicate travelling direction. Orange circles indicate the occurrence of feeding events.

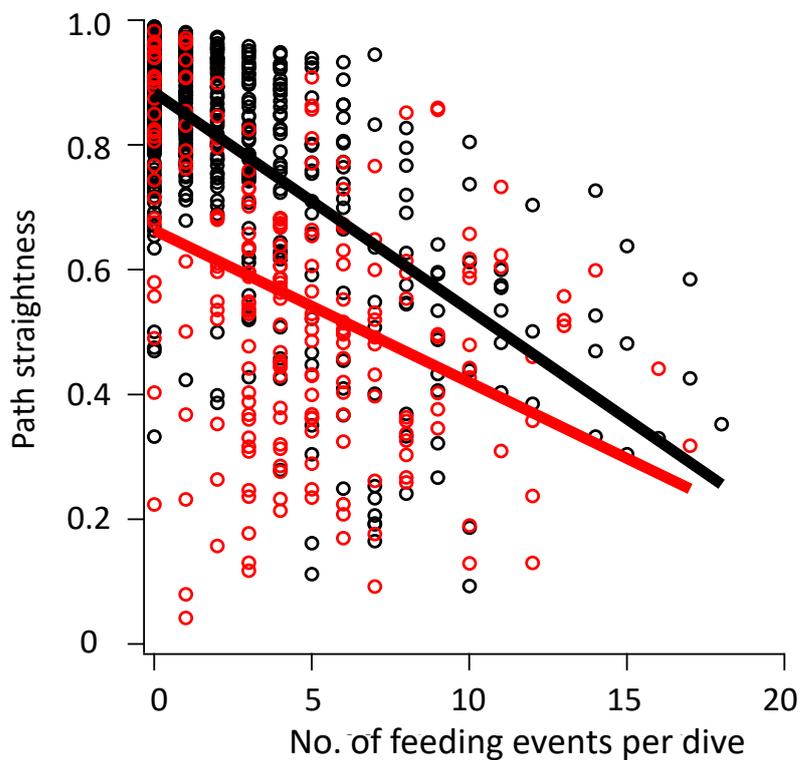
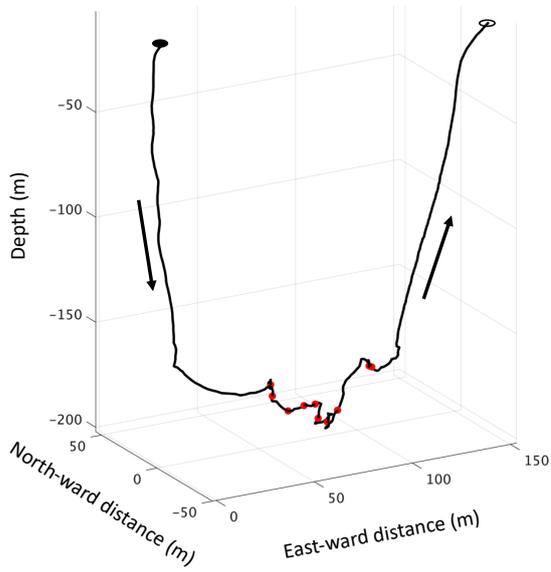


図 2-15. キングペンギン (K6)の潜水経路の直線度と潜水あたりの捕食イベント数の関係。黒丸が移動フェイズ、赤丸が採餌フェイズのデータを示す。

Fig. 2-15. Relationship between path straightness and number of feeding events per dive for a king penguin (K6). Dives during travelling (black coloured circle) and foraging (red coloured circle) phases are shown separately, with linear regression lines (travelling phase: $y = -0.04x + 0.88$, foraging phase: $y = -0.02x + 0.66$).

a

Path straightness = 0.6
No. feeding events = 10

**b**

Path straightness = 0.1
No. feeding events = 10

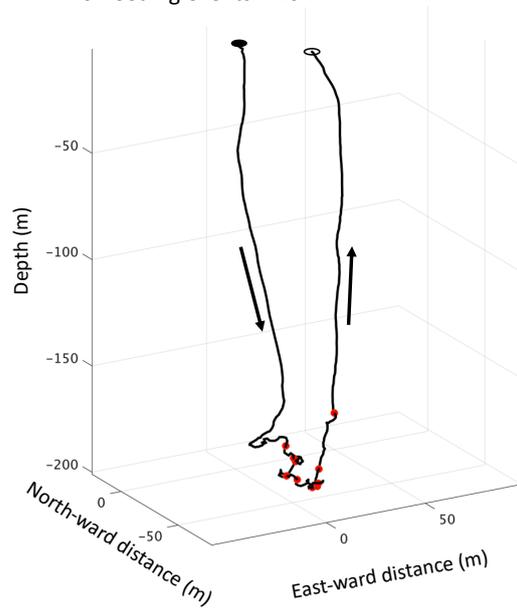


図 2-16. (a)移動フェイズと(b)採餌フェイズ中の三次元潜水経路の例。黒丸は潜水の開始点、白丸は潜水の終了点を表す。黒い矢印はペンギンの進行方向を表す。赤色の丸は捕食イベントを表す。

Fig. 2-16. Example of reconstructed three-dimensional dive paths during (a) travelling and (b) foraging phases. Closed and open circles represent the start and end of the dives, respectively. Arrows indicate travelling direction. Red circles indicate the occurrence of feeding events.

第 3 章 定着水域におけるアデリーペンギンの三次元潜水行動と採餌戦略

3-1 背景と目的

海鳥は、様々な時空間スケールにおける餌分布の変動に対して柔軟に採餌行動を変化させる必要がある。特に、水中で採餌を行う潜水性海鳥は、限られた潜水時間と空間の中で効率的に餌を獲得する必要がある。そのため、1 回の潜水で探索できる範囲での餌の分布やその利用可能性に対してどのように採餌行動を変化させるかということが、餌の獲得量や捕食速度に大きく影響すると考えられる。

餌の利用可能性は、潜水性海鳥が一回の潜水で取りうるような小規模な時空間スケール (< 1 km)において特に変動が大きいと考えられる。なぜなら、このスケールでは、捕食者 (潜水性海鳥)の採餌行動による捕食圧の増加によって被食者 (餌生物)が局所的に枯渇したり、逃避など被食者の行動が変化することによって分布が変動することが予想されるためである (Hunt & Schneider 1987, Hunt et al. 1999, Mehlum et al. 1999)。さらに、潜水性海鳥は定期的呼吸のために海面へ戻る必要があるため、海面滞在中に前回利用した餌のパッチを見失う可能性も考えられる。このように、時々刻々と餌の分布が変動し、採餌が難しいと考えられる条件下で、潜水性海鳥は捕食速度を最大化するような行動選択、採餌戦略を発達させてきたと考えられる。

小規模な時空間スケールにおいて、潜水性海鳥が餌の利用可能性の変動に対してどのように採餌行動を変化させているかを明らかにするためには、高い時間分解能で潜水中の三次元潜水経路を追跡すると同時に、潜水中のいつ・どこで餌を捕食したかなどの捕食行動に関する定量的な情報を得る必要がある。し

かしながら、潜水動物の三次元潜水経路と捕食行動を同時に、なおかつ高い時間分解能で捉えた研究は少なく、鰭脚類では数例 (例えば Iwata et al. 2015, Adachi et al. 2017)、潜水性海鳥では本博士論文 2 章で対象としたキングペンギンの一例に限られている (Watanabe et al. 2023)。

アデリーペンギン *Pygoscelis adeliae* は、南極の海洋生態系における高次捕食動物であり、主にオキアミ類 (ナンキョクオキアミ *Euphausia superba*, コオリオキアミ *Euphausia crystallorophias*) や小型の魚類 (ボウズハゲギス *Pagothenia borchgrevinki*) を捕食する潜水性海鳥である (Ainley 2002, Watanuki et al. 2002)。特にナンキョクオキアミは、南大洋において莫大なバイオマスを占めることから南極の海洋生態系の鍵種として知られ (Atkinson et al. 2009)、海水下でパッチ状に分布することが知られている (Brierley et al. 2002)。

東南極リュツォ・ホルム湾は、夏期においても海水が解けきらず周囲の大陸沿岸や座礁した氷山に固着した多年氷で覆われている。したがって、この海域の沿岸で繁殖するアデリーペンギンが潜水可能な採餌場所は、海水上に点在する微小な開放水面 (リードやタイドクラック) に限定される (Watanuki et al. 1993, 1997)。これまでに、定着氷域での海水上におけるアデリーペンギンの採餌行動については、VHF テレメトリや GPS などの移動追跡の手法を用いることによって、一度の採餌トリップでペンギンが複数箇所の採餌場所 (タイドクラックやリード) を利用すること (Watanuki et al. 1999)、個体によって利用する採餌場所に好みがあり、少なくとも 1 繁殖シーズン内において採餌場所に定着性があること (Watanuki et al. 2003)、また、採餌場所内で同種他個体との競争を緩和するため隣接するコロニーの個体を避けるような採餌場所を選択すること (Ito et al. 2021) などが知られている。

近年のバイオリギング技術の発展に伴い、海水下におけるアデリーペンギンの詳細な採餌行動についても明らかにされつつある。採餌トリップ中のアデリーペンギンは、海氷上を徒歩もしくはトボガンで移動し、採餌場所 (タイドクラックやリード) に到着するとそこで潜水を連続的に行い (潜水バウト)、海氷上で一定時間の休息を挟んだのち、再び潜水バウトを開始するというパターンを繰り返す。これまで、アデリーペンギンの海水下の採餌行動について、ペンギンの潜水深度とビデオデータおよび加速度データから定量化された捕食イベントの情報を組み合わせて解析することによって、ペンギンが連続した潜水バウト (長期間スケール) と一回の潜水 (短期間スケール) の2つの階層的な時間スケールを認識し、各時間スケールでの捕食速度に応じて潜水時間を最適に調節することが明らかにされている (Watanabe et al. 2014)。一方で、これらの2つのスケールにおける海水下でのアデリーペンギンの空間利用のパターンについては調べられていない。

海水下で潜水する際、ペンギンは潜水ごとに呼吸のためにクラックやリードの位置に戻る必要があるため、一回の潜水で利用できる水中での採餌範囲は、海氷が存在しない開放水面での水中での採餌範囲と比較してより狭く制限されると予想される。したがって、海水下という狭く制限された空間中においてペンギンが繰り返し潜水をすることによる捕食圧の集中は、オキアミ類の枯渇、分散や逃避行動を引き起こすなど、より大きな分布変動を引き起こす可能性がある (Watanuki et al. 1999, Ainley et al. 2015)。そして、このような潜水スケールで餌の利用可能性の変動の大きい条件下で、ペンギンは前回の潜水での採餌経験をもとに次回の潜水での採餌行動を変化させる可能性がある。例えば、前回の潜水で利用した海水下の採餌範囲内でパッチの枯渇が生じた場合、次回の潜水では別のパッチを選択するように採餌行動を変化させるかもしれない。

さらに、一回の潜水ごとの捕食圧が潜水バウト中に徐々に累積されれば、結果的に潜水バウト開始から終了にかけて徐々に餌の利用可能性は低下していくと予想される。そのため、海水下で採餌を行うアデリーペンギンは、潜水バウトおよび潜水スケールの2つのスケールにおける餌の利用可能性の変動に対応して採餌行動を変化させる必要があると考えられる。

本章では、定着氷域で繁殖するアデリーペンギンが様々な時空間スケールで変動する餌の利用可能性に対してどのような採餌戦略をとっているのかを明らかにすることを目的に、(i)日周スケール、(ii)潜水バウトスケール、(iii)潜水スケール複数の時空間スケールに着目して採餌行動の変化を調べた。具体的には、アデリーペンギンに装着した地磁気加速度ロガーから得られるデータから三次元潜水経路を再構築し、同時に捕食行動を定量化することで、潜水バウトスケールでの餌の利用可能性の変動に対してペンギンがどのように三次元潜水経路を変化させているか、また、潜水スケールでの餌の利用可能性の変動に対してペンギンがどのように三次元潜水経路を変化させているか、さらに過去の採餌経験に対して次の潜水でどのように三次元潜水経路を変化させているかを調べた。

3-2 方法

3-2-1 調査地

野外調査は東南極のリュツォ・ホルム湾・ラングホブデ袋浦にあるペンギンのコロニー(南緯69度12分39秒,東経39度37分48秒,170ペア,図3-1)で行った。調査期間は2018年12月下旬から2019年1月上旬の間であり、この期間はアデリーペンギンの育雛期のうちガード期に該当した。調査期間中、コロニー周辺の海域は厚い定着氷で覆われており、定着氷上には海氷の割れ目

(タイドクラックやリード)が点在していた (図 3-2)。

3-2-2 行動調査

本研究では、採餌トリップ中のペンギンの潜水行動および捕食行動に関するデータを得るために、異なるデータロガーの組み合わせを用いて2通りの行動調査を行った。

(i) 地磁気加速度ロガー装着個体

水中での三次元潜水経路などの潜水行動データを得るために、地磁気加速度ロガー (ORI-3MPD3GT, Little Leonardo, Japan; 直径 × 長さ; 16.5 × 84 mm, 42.5 g, 背中部に装着, 図 3-3a)、GPS ロガー (Axy-Trek; TechnoSmArt, Roma, Italy; 43 × 21 × 10 mm, 18 g, 背下部に装着, 図 3-3a)および小型加速度ロガー (LoggLaw-C6; Biologging Solutions Inc., Tokyo, Japan; 40 × 15 × 12 mm, 8 g, 頭部に装着, 図 3-3a)を 16 個体のペンギンに装着した (図 3-3a)。1 個体に装着したロガーの総重量は 68.5 g であり、これは地磁気加速度ロガー装着対象個体の体重の平均値 (4.4 kg)の約 1.6%にあたる。

地磁気加速度ロガーは、潜水深度 (1 Hz)、外部水温 (1 Hz)、遊泳速度 (1 Hz)、3 軸の加速度 (20 Hz)と 3 軸の地磁気 (20 Hz)を各サンプリング間隔で記録するようにセットした。GPS ロガーは、1 分ごとに位置情報を記録するようにセットしたほか、3 軸の加速度を 25 Hz で記録するようにセットした。頭部装着の加速度ロガーも同様に 3 軸の加速度を 25 Hz で記録するようにセットした。

(ii) ビデオロガー装着個体

捕食行動に関するデータを得るために、ビデオロガー (DVL400M130SW; Little Leonardo, Japan; 65 × 20 × 22 mm, 46 g, 背中部に装着, 図 3-3b)と

GPS ロガー (Axy-Trek; TechnoSmArt, Roma, Italy; 43 × 21 × 10 mm, 18g, 背下部に装着, 図 3-3b)と小型加速度ロガー (LoggLaw-C6; Biologging Solutions Inc., Tokyo, Japan; 40 × 15 × 12 mm, 8 g, 頭部に装着, 図 3-3b)を 16 個体のペンギンに装着した (図 3-3b)。1 個体に装着したロガーの総重量は 72 g であり、これはビデオロガー装着対象個体の体重の平均値 (4.5 kg)の約 1.6%にあたる。

ビデオロガーは、記録可能時間が短く、採餌トリップ期間全体をカバーできないため、より多く潜水中のデータを得ることができるようタイマーおよびソルトウォータースイッチを用いて着水時に撮影を開始するように設定した。なお、GPS ロガーの位置情報の測位間隔 (1 分)、3 軸の加速度のサンプリング間隔 (25 Hz)および頭部装着の加速度ロガーの 3 軸の加速度のサンプリング間隔 (25 Hz)は、地磁気加速度ロガー装着個体の設定と統一した。

3-2-3 データ解析

採餌トリップ後に回収したデータロガーに記録されたデータは、PC にダウンロード後、IGOR PRO version 8.0 (WaveMetrics, Inc., Lake Oswego, OR, USA)と IGOR PRO 上で動作する Ethographer (Sakamoto et al. 2009)を用いて解析した。

3-2-3-1 GPS データ解析

回収した GPS ロガーに記録された位置情報データを緯度経度座標からユニバーサル横メルカトル座標 (UTM, zone 37S)に変換した。GPS ロガーは 1 分間隔で測位するよう設定していたが、ペンギンの潜水中にロガーは衛星からの電波を受信できないため、実際に得られた位置情報の時間間隔は 1 分間を超えてい

る場合があり、その捕捉間隔は平均 1.2 分だった。そのため、位置情報を直線補間により推定し、時間間隔が 1 分間に揃ったデータを得た。

採餌トリップ長は、装着個体が巣を離れた後、コロニーからの距離が最初に 100 m を超えた時刻から帰巣前に最後に 100 m を超えた時刻までの時間と定義した。また、採餌トリップごとにコロニーからの最大距離を計算した。

3-2-3-2 捕食イベントの抽出

回収したビデオロガーに記録された映像は、Movist (cocoable 製) 上で確認した。潜水中の捕食、同種他個体やオキアミの群れとの遭遇などを記録した (図 3-4a-c)。捕食行動を記録する上で、餌と思われる生物に向かって頭を動かしていた行動 (図 3-4b) を 1 回の捕食とする基準を設け、各潜水中の捕食の回数をカウントした。結果のデータ取得状況で詳しく後述するように、ビデオロガーを装着した 16 個体のうち 11 個体のビデオデータおよび行動データを捕食イベント抽出のための解析に用いた。

水中でのアデリーペンギンの頭部の激しい動きは、ペンギンがオキアミ類を捕食したタイミングを反映していると考えられる (Watanabe & Takahashi 2013)。これまでに、ペンギンの体に対する相対的な頭の動き (体に装着したロガーと頭部に装着したロガーで記録された加速度の差) の顕著なピークがオキアミ類を捕食するタイミングを反映していることが明らかにされている (Watanabe & Takahashi 2013)。本研究においても、Watanabe & Takahashi (2013) と同様の手順でペンギンの体に対する相対的な頭の動き (Head-only acceleration) を定量化した。定量化に際して、最初に GPS ロガー (体に装着) と小型加速度 (頭部に装着) でそれぞれ記録された 3 軸加速度のベクトルを合成した。

$$B (m/s^2) = \sqrt{a_{surge}^2 + a_{sway}^2 + a_{heave}^2}$$

$$H (m/s^2) = \sqrt{a_{surge}^2 + a_{sway}^2 + a_{heave}^2}$$

ここで、 a_{surge} はペンギンの体の長軸、 a_{sway} は左右軸、 a_{heave} は背腹軸に対して記録された加速度の値を示す。B は体に装着したロガーで記録された3軸加速度をベクトル合成した値であり、H は頭部に装着したロガーで記録された3軸加速度をベクトル合成した値を表す。ベクトル合成した加速度はノイズをキャンセルするために近傍25点のデータを平均化する平滑化処理を行った。

$$\text{Head only acceleration (m/s}^2\text{)} = H_{smoothed} - B_{smoothed}$$

次に、頭部の加速度をベクトル合成し平滑化処理した値 $H_{smoothed}$ から、体の加速度をベクトル合成し平滑化処理した値 $B_{smoothed}$ を引くことで、最終的にペンギンの体に対する相対的な頭の動き (Head-only acceleration) を定量化した (Watanabe & Takahashi 2013)。

次に、ビデオデータからカウントした潜水中の捕食の回数と相対的な頭の動き ($m s^{-2}$) の波形のピークの数的一致するような加速度の閾値を個体ごとに決定した (図 3-5b, 表 3-1)。そして、個体ごとに決定した閾値を平均し、その平均値である $0.21 m s^{-2}$ を捕食イベント抽出のための閾値として定義した (表 3-1)。

最終的に、地磁気加速度ロガーを装着したペンギンについても同様に、体に装着したロガーと頭部に装着したロガーで記録された加速度のデータを用いて

相対的な頭の動き (Head-only acceleration)を定量化した。そして、加速度データが 0.21m s^{-2} 以上を記録したタイミングを捕食イベントとして抽出した。

3-2-3-3 潜水行動の解析

潜水深度データが 0.5 m 以深かつ 3 秒以上を記録したとき、その一連の期間を 1 回の潜水と定義した。また、複数の潜水が 10 回以上連続し、かつ表面滞在時間が 250 秒以上で区切られる一連の期間を 1 回の潜水バウトとして定義した (Watanabe et al. 2014)。また、本調査を行った海域では、ペンギンが呼吸のために浮上できる海面がタイドクラックもしくはリードの位置に限られているため (図 3-2)、再構築した三次元潜水経路は潜水開始点から潜水後再び潜水開始点近くへ戻る潜水か、岸やリードに沿って水平方向へ長く移動する潜水の大きく 2 つのパターンに分類可能だった (図 3-6)。再構築した三次元潜水経路から算出した各潜水の直線度 (算出方法は後述)の頻度分布は 0.1–0.2 を最頻値とする二峰性を示した (図 3-7a)。そこで、本研究では直線度が 0.4 以下の潜水を Returning dive、それ以上の潜水を Straight dive として区別した (図 3-6, 図 3-7)。12 個体のペンギンから抽出した全捕食イベント数のうち 88.4%は Returning dive 中に起こっていたことから、Returning dive は採餌に関わる潜水とみなした。多くの場合、潜水バウト中において、Returning dive と Straight dive が混在していた (図 3-8b-c)。本研究では、集中的に採餌を行っていたと考えられる期間の潜水のみを解析対象にするために、潜水バウト中において、Returning dive が 10 回以上連続した一連の期間を 1 回のバウトセグメントと定義して区別して解析を行った (図 3-8)。

潜水バウト中の潜水数が採餌トリップ全体の潜水数に占める割合は 89.5%であった。バウトセグメント中の潜水数が全潜水バウト中の潜水数に占める割合

は 47.1%と大きくはなかったが、バウトセグメント中の総捕食イベント数が全バウト中の総捕食イベント数に占める割合は 64.8%であった。

遊泳速度データのキャリブレーション方法と三次元潜水経路の再構築方法については、第 2 章で述べた方法と同様であるためここでは説明を省略する。ただし、三次元潜水経路の再構築の際、加速度データから重力加速度成分を抽出するために用いたローパスフィルターの閾値は 2.5 Hz を使用した。

三次元潜水経路を再構築した後、各潜水の始点から最遠点までの水平方向の直線距離を最大水平到達距離として算出した (図 3-9)。また、潜水開始点と終了点を直線的に結んだ距離を、実際に遊泳した積算距離で割ったものを潜水中の三次元的な潜水経路の直線度とした (図 3-9)。各潜水の潜水開始点を起点としたときの最遠点との偏角を遊泳方位として算出した (図 3-10)。そして、連続した前後の潜水間における遊泳方位の角度差を算出した (図 3-10)。

3-2-3-4 捕食行動の解析

先行研究 (Watanabe & Takahashi 2013) に合わせて、潜水時間 100 秒あたりの捕食イベント数を捕食速度 ($n \ 100 \text{ s}^{-1}$)として各潜水で算出した。

潜水中 2 回以上捕食イベントが起こった潜水について、捕食イベントの重心点を算出した (図 3-10)。ただし、潜水中に起こった捕食イベントが 1 回もしくは 0 回だった場合、それぞれ 1 回の捕食イベントが起こった位置、最遠点の位置を重心点として補完した。潜水中の捕食イベント数が 1 以下の潜水が全バウトセグメント中の潜水数に対して占める割合は 5.6% (1558 潜水中 87 回) とごく小さかった。上記の手順で各潜水の重心点を決定後、バウトセグメント中の時系列的に連続した前後の潜水間の捕食イベントの重心間距離を算出した (図 3-10)。

3-2-3-5 採餌場所の定義

採餌場所のハビタット (リードもしくはタイドクラック)を各潜水バウト開始直前の GPS 位置と最近傍の海岸線との直線距離から区別した (図 3-11a-b)。さらに、現場での観察結果 (図 3-2)を踏まえ、調査期間中のペンギン (n= 12 個体)が利用した採餌場所を 12 箇所 (A-L)に分類した (図 3-11c)。

3-2-4 胃内容物の分析

胃洗浄法 (CCAMLR 1997)を用いて、ペンギン 10 個体から胃内容物サンプルの収集を行った。10 個体のうち 2 個体は、ビデオロガーを装着した個体と同じだった。ほか 8 個体の胃内容物の収集は、データロガーを用いた行動調査とは独立して行ったが、収集期間はビデオロガーを装着した個体のデータロガーの取り付け期間と一致させた。電子秤を用いて胃内容物の重量を 1 g 単位で計測した。餌生物をオキアミ類、魚類、端脚類に分類し、分類群ごとにも重量を計測した。

3-2-5 統計解析

統計解析は R ソフトウェア (R Core Team 2020)を用いて行った。

各潜水の捕食イベント数が三次元潜水経路の直線度を与える影響を調べるために R パッケージ lme4 (Bates et al. 2015)の線形混合モデル (Linear mixed model, LMM) を用いた。バウトセグメント中の経過時間が各潜水の最大水平到達距離を与える影響を調べるため、LMM を用いた。各潜水の捕食イベント数がその潜水中と直後の潜水中の捕食イベントの重心間距離を与える影響を調べるため、LMM を用いた。同様に、各潜水の捕食イベント数がその潜水中と直後の潜水中の捕食イベントの重心点の角度差を与える影響を調べるため、

LMM を用いた。

全てのモデルの目的変数のデータ (各潜水の直線度、最大水平到達距離、遊泳方位差、重心間距離)には、同一個体、同一潜水バウト、同一バウトセグメントから複数回得たサンプルが含まれるため、個体 ID、潜水バウト ID、バウトセグメント ID をそれぞれランダム効果としてモデルに組み込んだ。

multcomp パッケージの glht 関数を用いてそれぞれのモデルの有意性を検定した。MuMIn パッケージの r.squaredGLMM 関数を用いて、Marginal R^2 (R^2m)および conditional R^2 (R^2c)をそれぞれ算出した。 R^2m は固定効果のみから、 R^2c は固定効果およびランダム効果から推定された値である (Nakagawa & Schielzeth 2013)。

潜水バウト終了直前の潜水の最大水平到達距離と次のバウト開始直後の潜水の最大水平到達距離の差を比較するために、対応のある 2 群比較であるウィルコクソンの符号順位検定を行った。

全ての検定の有意水準は 0.05 とした。結果の値は平均値±標準偏差の形式で示した。

3-3 結果

3-3-1 データの取得状況

地磁気加速度ロガーを装着した 16 個体から全てのロガーを回収した。16 個体のうち 2 個体は地磁気加速度ロガーの不具合により採餌トリップ中の一部または全期間の行動データを得ることができなかった。さらに他 2 個体では、GPS ロガーの不具合により位置データが取得できなかった。そのため、本章では全てのデータセットが揃った計 12 個体の行動データを解析に用いた。

ビデオロガーを装着した 16 個体のうち 3 個体は、ロガー装着期間中にコロ

ニーを離れなかったか、記録期間中にほとんど潜水をしなかったため、解析のために十分なビデオデータを得ることができなかった。また、他 1 個体のビデオデータについては、水中での照度が不足しており、目視によるペンギンの捕食行動の観察が行えなかった。さらに他 1 個体はロガーの不具合により加速度データを得られなかったため、捕食イベント抽出に関する解析が行えなかった。そのため、16 個体のうち 11 個体のビデオデータおよび行動データを捕食イベント抽出のための解析に用いた。

3-3-2 海氷状況

調査期間中、コロニー周辺の海域は定着氷で覆われていた (図 3-1)。そのため、ペンギンは定着氷上に点在するリード (数メートル幅の海氷の微小な割れ目) やタイドクラック (潮汐運動によって定着氷と陸地の間に発生する割れ目) でのみ潜水することが可能だった (図 3-2)。

3-3-3 採餌トリップの概要

採餌トリップ (地磁気加速度ロガー装着個体: $n = 20$ トリップ) の平均トリップ長は 15.8 ± 4.7 h、のコロニーからの平均最大距離は 1.6 ± 1.1 km だった。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、コロニーから半径 4 km 範囲内の海域を利用していた (図 3-12)。

採餌トリップ中、利用したリードやタイドクラックの場所は個体ごとに空間的なばらつきがあり、各潜水バウトにおける総捕食イベント数と平均捕食速度についても採餌場所ごとに値にばらつきがあった (図 3-13)。

3-3-4 日周スケールでの採餌行動の変化

各潜水の潜水深度や捕食速度は、時間帯ごと・個体ごとに値がばらついてお

り、顕著な日周パターンは見られなかった (図 3-14, 図 3-15)。

3-3-5 潜水バウト・セグメントスケールでの採餌行動の変化

ペンギンは一度採餌場所に到着すると、そこで連続的に潜水していた (図 3-16)。各採餌場所に滞在中、ペンギンはそこで複数回の潜水バウトを行っており (平均 2.5 ± 1.9 回, $n = 12$ 個体)、各潜水バウト中の潜水数は平均 37.5 ± 31.8 回 ($n = 75$ バウト)であった。また、各採餌場所で連続した潜水バウト間の表面滞在時間の平均は 65.01 ± 95.4 分 ($n = 49$ バウト)だった。

潜水バウトもしくはバウトセグメント中の潜水において、潜水中の最大水平到達距離は潜水バウトあるいはバウトセグメント開始から終了にかけて徐々に増加する傾向がみられた (回帰線の係数 = 0.005 ± 0.001 , $p < 0.001$, $R^2m = 0.034$, $R^2c = 0.75$, $n = 1558$ 潜水, 図 3-16, 図 3-17)。

各潜水における最大水平到達距離は、潜水バウト終了直前の潜水の値と比較して、次の潜水バウト開始時直後の潜水でその値が減少する傾向があった (ウィルコクソンの符号順位検定, $p = 0.004$, 図 3-18)。

3-3-6 潜水スケールでの採餌行動の変化

各潜水における直線度と捕食イベントの回数の関係は、有意な負の相関関係が見られたが (回帰線の係数 = -0.0013 ± 0.0002 , $p < 0.001$, $R^2m = 0.022$, $R^2c = 0.25$, $n = 2249$ 潜水, 図 3-19a)、回帰線の傾きは個体ごとにばらつきが大きかった。

Returning dive (図 3-20)について、最大潜水深度と潜水時間の平均はそれぞれ 18.6 ± 7.6 m、 78.0 ± 20.9 s であり、積算移動距離の平均は 157.4 ± 55.5 m、最大水平到達距離の平均は 62.3 ± 28.2 m だった。

連続した 2 回の Returning dive における捕食イベントの重心間距離は、前回

の潜水での捕食イベント数が多いときに距離が小さくなるという有意な負の関係が示された (回帰線の係数 $= -0.64 \pm 0.093$, $p < 0.001$, $R^2_m = 0.068$, $R^2_c = 0.45$, $n = 1482$ 潜水, 図 3-21)。

また、遊泳方位の角度差についても、前回の潜水での捕食イベント数が高くなると角度差が小さくなるという有意な負の関係が示された (回帰線の係数 $= -0.99 \pm 0.14$, $p < 0.001$, $R^2_m = 0.043$, $R^2_c = 0.43$, $n = 1482$ 潜水, 図 3-22)。

3-3-7 胃内容物の分析

胃内容物の重量は平均 393.5 ± 188.4 g ($n = 10$ 個体)であった。主な餌生物は、オキアミ *Euphausia* の中でもナンキョクオキアミ *Euphausia superba* であり、全個体の胃内容物重量中でコオリオキアミ *Euphausia crystallorophias* が占める割合は小さかった (表 3-2)。10 個体中 2 個体の胃内容物中で魚類が見つかり、3 個体でヨコエビ類が見つかったが胃内容物重量中に占める魚類と端脚類の割合はごく小さかった (表 3-2)。

3-4 考察

3-4-1 海氷の存在によって制限されるアデリーペンギンの潜水行動

Returning dive 中の三次元潜水経路の直線度の最頻値は $0.1 - 0.2$ と極端に低かった (図 3-7)。このことは、各潜水の三次元潜水経路の潜水開始点と終了点の距離が実際に遊泳した積算距離に対して短い、すなわちペンギンが潜水終了時に潜水開始点近くに再び戻ったことを意味しており (図 3-20)、海氷の存在によってペンギンが呼吸するための場所が微小な開放水面の位置に制限されていることを反映していると考えられる。

海面を覆う海氷の存在はアデリーペンギンの潜水行動に影響を与える (例え

ば Watanuki et al.1997, Watanabe et al. 2020)。本研究での調査個体の平均潜水深度と平均潜水時間は、それぞれ 18.6 ± 7.6 m、 78.0 ± 20.9 s であり、この値は、定着氷が沖合に流出しリュツォ・ホルム湾内に開放水面が広がった年(潜水深度: 16 m, 潜水時間: 54 s, Watanabe et al. 2020)、または開放水面で採餌を行う地域の個体の値(パーマー基地: 26 m, 73 s, Chappell et al. 1993; プリッツ湾: 22.9 m, 62.1 s, Watanuki et al. 1997)と比較して、同一深度帯に対して潜水時間が長いという特徴があった。同一深度帯に対して潜水時間が長い理由として、海面の海水の存在がペンギンの呼吸のための場所を制限しているため、ペンギンはより長く水平方向への移動が必要であること、また浮上時に開放水面を探す必要があるからだろうと考えられている(Watanuki et al.1997, Watanabe et al. 2020)。本研究では新たに、地磁気加速度ロガーを用いて海水下のアデリーペンギンの三次元潜水行動を調べることによって、実際にペンギンが海水下のどの程度の空間範囲を利用していたかを定量化することができた。潜水中の積算移動距離の平均は 157.4 ± 55.5 m (最大 342.1 m)、最大水平到達距離の平均は 62.3 ± 28.2 m (最大 166.7 m)であったことから、海水の割れ目を起点として、アデリーペンギンの海水下の採餌範囲は最大でも半径 200 m 内の空間に制限されていることが明らかとなった。

3-4-2 日周スケールでの採餌行動の変化

餌の利用可能性の日周変化はペンギン類の捕食行動に影響を与える(例えば Wilson et al.1993, Bost et al. 2002, Watanabe et al. 2023)。しかしながら、本研究で調査を行ったアデリーペンギンの最大潜水深度や捕食速度には顕著な日周パターンが見られなかった(図 3-14, 図 3-15)。胃内容物分析の結果から、本研究の調査個体は、高い割合でナンキョクオキアミを捕食していた(表 3-2)。

ナンキョクオキアミの群れ行動や鉛直移動行動には水中の環境照度に関連していることが知られている (Kawaguchi et al. 2010)。例えば、海面が海水で覆われていない開放水面域に分布するナンキョクオキアミは、日中と夜間で分布深度を変化させる日周鉛直移動をすることが知られている (サウスジョージア: Everson 1982, Morris et al. 1983)。したがって、この地域のアデリーペンギンは、ナンキョクオキアミの日周鉛直移動に関連した餌の利用可能性の日周変化に応じて最大潜水深度や捕食行動などを変化させる (例えば Wilson et al. 1993)。一方で、本研究の調査個体で最大潜水深度と捕食速度に顕著な日周パターンが見られなかった (図 3-14, 図 3-15)。この理由として、本研究の調査は白夜の期間にあたり、なおかつ海面に海水が存在することによって、海水下で日周的な照度変化が起こらず、ナンキョクオキアミの日周鉛直移動に伴う餌の利用可能性の変化が生じなかった可能性が考えられる。

3-4-3 潜水バウト・セグメントスケールでの採餌行動の変化

各潜水における最大水平到達距離が潜水バウトあるいはバウトセグメント開始から終了にかけて徐々に増加したことは (図 3-16, 図 3-17)、ペンギンが海水下で連続して餌を捕食することによる局所的な餌の枯渇・分散または逃避などの分布の変動を反映している可能性が考えられる。そして、海水下で採餌するアデリーペンギンは餌の利用可能性の変動に応じて潜水の度に餌の探索範囲を徐々に広げるといった採餌戦略をとっていると考えられた。

本研究の調査個体は、各採餌場所の滞在中、そこで複数回の潜水バウト (平均 2.5 ± 1.9 回) を行う場合が多かった (図 3-16)。各採餌場所で時系列的に連続した複数の潜水バウトにおいて、次回のバウト開始最初の最大水平到達距離が前回のバウト終了直前の潜水の最大水平到達距離よりも減少する傾向があった

(図 3-18)。さらに、連続した潜水バウト間の海水上で滞留時間が平均 65.01 ± 95.4 分だったことを複合的に検討すると、海水下のオキアミパッチの餌の利用可能性は潜水バウトおよびバウトセグメント中のペンギンの捕食圧の蓄積によって潜水バウト終了時に一時的に低くなるものの、1 時間程度経てば分布が海水の割れ目近くへ戻ることで再度利用可能性が高まるのかもしれない。そして、このような数時間スケールにおいて、その利用可能性が繰り返し高まるオキアミという餌資源は、海水下で採餌を行うアデリーペンギンにとって、“再利用可能な餌資源”と言えるのかもしれない。

3-4-4 潜水スケールでの採餌行動の変化

Returning dive の潜水経路の直線度は、潜水あたりの捕食イベント数が増加すると低くなるという負の相関関係があった (図 3-19)。このことは、動物がより多くの餌を捕食したのちに移動軌跡の方向転換率を増加させ移動速度を下げ、付近に留まって捕食するという地域限定探索 (Kareiva & Odell 1987, Bovet & Benhamou 1988, Benhamou 1992) を反映していると考えられる。このことから、海水下で採餌を行うアデリーペンギンは餌の捕食数に合わせて潜水経路を湾曲させ、その後の餌との遭遇率を高めようとすることによって、結果として捕食速度を高めるような採餌戦略をとっていたと考えられる。

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の距離と遊泳方位の角度差が小さくなる傾向があったことから (図 3-21, 図 3-22)、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。一般に、捕食者が過去の採餌経験を記憶し、再び同じ場所に戻る戦略は、その捕食者が採餌を行う時空間スケールにおいて餌の予測可能性が高い場合に有効であると考えられ

ている (Irons 1998)。ここで、ペンギンが潜水バウト中に一つのオキアミパッチを利用し、そのオキアミパッチが一定の方向・速度 (0.13 m s^{-1} , Kils 1982)で沖合へ逃避していく場合を仮定する。ある潜水での最後の捕食イベントから次の潜水での最初に捕食イベントまでの経過時間は平均 120 秒であったことから、ペンギンが呼吸のためにオキアミパッチを離れている間にオキアミが逃避可能な潜在的な距離は 15.6 m ($0.13 \text{ m s}^{-1} \times 120 \text{ s}$)と見積ることができる。ただし、実際のオキアミパッチの逃避方向は必ずしも一定ではないと考えられるため、実際にオキアミが沖合へ逃避していく速度は、見積もった値よりも小さくなるだろう。また、アデリーペンギンの遊泳速度 (2.0 m s^{-1} , Ropert-Coudert 2002)は、オキアミの移動速度と比較して相対的に高い。したがって、アデリーペンギンは呼吸のために定期的にオキアミパッチを離れる必要があるという採餌の制約がある一方で、相対的に移動速度が低いオキアミパッチを複数回の潜水にわたって繰り返し利用できたものと考えられた。

野外環境下において、海鳥が過去の採餌経験に対してどのように採餌行動を変化させるかということ、捕食行動を定量化した上で検証した例は少ない。近年、マユグロアホウドリ *Thalassarche melanophris* とリトルペンギン *Eudyptula minor* を対象にした研究において、餌の捕獲数や捕獲効率 (加速度データやヒナへの給餌量から定量化)に対する次のトリップでの移動距離や移動方向の変化を分析した結果、両種は前回のトリップでより餌が捕食できた海域の近くへ次回トリップで戻る傾向があることが明らかになった (Carroll et al. 2018, Bonnet-Lebrun et al. 2021)。これらの2つの先行研究では、トリップスケール (10s km)という比較的大きい時空間スケールにおいて、海鳥が過去の採餌経験をもとに餌の利用可能性を予測できていることを示唆している。一方で、本研究では新たに、より小規模な時空間スケール (100s m)において、海鳥

が以前の採餌経験をもとに採餌行動を変化させ、餌の利用可能性を予測できる可能性を示唆した。

3-5 第3章のまとめ

- ・ 本章では、南極大陸の沿岸で繁殖するアデリーペンギンを対象に、採餌トリップ中の移動経路 (GPS)に加えて、三次元潜水経路および捕食イベントに関するデータから、これまで実証研究の遅れていた海氷下の小規模な時空間スケールにおけるアデリーペンギンの採餌戦略を明らかにした。
- ・ まず、GPS データによると、ペンギンはコロニーから半径 4 km 範囲内の海域に存在するリードやタイドクラックを採餌場所として利用していた。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した。
- ・ 三次元潜水経路解析の結果によると、ペンギンは潜水開始点から定着氷下を水平方向へ泳ぎ、最大水平到達距離付近で捕食をすると再び潜水開始点近くへ引き返していた。
- ・ 各潜水における最大水平到達距離は潜水バウトもしくはバウトセグメント開始から終了にかけて徐々に増加する傾向があった。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り、オキアミなどの餌が局所的に枯渇・分散または逃避したことを反映した可能性がある。そして、アデリーペンギンはこのような自身の捕食圧の増加に由来する餌の利用可能性の変動に対して、潜水バウトスケールで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。
- ・ 潜水スケールで、アデリー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行っていたと考えられた。

- さらに、小規模な時空間スケールで変動しやすい餌の利用可能性に対してペンギンがどのように採餌行動を変化させているか、その採餌戦略を明らかにするために、過去の採餌経験に対する三次元潜水経路の変化を調べた。
- その結果、ペンギンは前回の潜水でより多く捕食できた水中での位置の近くへ次回の潜水で戻る傾向があった。
- 一般に、過去に利用した採餌場所へ再び戻る戦略は、捕食者が採餌を行う時空間スケールにおける餌の分布が予測可能な場合に有効であると考えられる。したがって、アデリーペンギンが前回の潜水でより多く捕食できた水中での位置の近くへ次回の潜水で戻るという採餌戦略をとっていたことは、餌生物であるオキアミ類の移動性が比較的 low、その分布や利用可能性がアデリーペンギンにとってある程度予測可能であることを反映している可能性がある。

3-6 図表

表 3-1 潜水中の加速度シグナルの回数とビデオ映像からカウントした捕食イベントの回数の関係から得た回帰式。個体ごとに決定した閾値の平均値 (0.21 m s^{-2})を、捕食イベントを抽出するための加速度の閾値として定義し、地磁気加速度記録計を装着したペンギンの行動データに適用した。

Table 3-1 Calibration formulas derived from the relationship between the number of acceleration signals each dive (x) and the number of krill captured counted from video footage (y). The average value of the thresholds from all individuals (0.21 m s^{-2}) was defined as an optimal threshold for extracting feeding events.

Sample ID	No. of dives	Observed time (h)	No. of krill captured	Calibration formula	R ² value	Threshold (m s^{-2})
V1	91	1.48	196	$y = 1.0021x - 0.0748$	0.87	0.21
V2	55	1.38	731	$y = 1.0807x - 1.8001$	0.79	0.11
V3	118	3.07	361	$y = 0.9834x + 0.2673$	0.71	0.22
V4	52	1.28	700	$y = 1.0441x - 0.3935$	0.73	0.16
V5	47	0.81	112	$y = 1.0556x - 0.2222$	0.79	0.23
V6	114	4.53	831	$y = 1.0315x + 1.7158$	0.54	0.28
V7	53	1.08	330	$y = 0.9885x + 2.1676$	0.62	0.23
V8	68	1.8	314	$y = 1.0093x + 1.2968$	0.65	0.29
V9	27	1.13	69	$y = 1.0658x - 0.2865$	0.63	0.22
V10	44	0.77	134	$y = 1.1249x + 0.3355$	0.71	0.2
V11	44	0.74	116	$y = 1.0275x - 1.857$	0.90	0.19
Mean	64.8	1.6	354			0.21
Total	713	18.07	3894			

表 3-2 胃内容物分析の結果。

Table 3-2 Results of stomach content analysis.

Sample ID	Capture time	Stomach content mass (g)	Euphausia (g)	Fish (g)	Amphipod (g)	Stone (g)	Identified <i>E. superba</i> (g)	Identified <i>E. crystallophias</i> (g)	<i>E. superba</i> (%)
F1	2019/1/8	235	234	0	0	1	30	0.1	99.7
F2	2019/1/9	403	403	0	0	0	77	3	96.3
F3	2019/1/10	238	237.5	0	0.5	0	66	5	93.0
F4	2019/1/11	344	344	0	0	0	73	0	100.0
F5	2019/1/11	225	224.9	0	0.1	0	39	7	84.8
F6	2019/1/13	316	316	0	0	0	5	311	1.6
F7	2019/1/14	745	743	2	0	0	79	5	94.0
F8	2019/1/14	361	361	0	0	0	361	0	100.0
F9	2019/1/16	720	720	0	0	0	49	10	83.1
F10	2019/1/16	348	345.9	2	0.1	0	6	0	100.0



図 3-1. 南極リュツォ・ホルム湾 ラングホブデ袋浦コロニーの位置。袋浦コロニー (赤丸)は昭和基地から南に約 25 km の沿岸に位置する。背景は同時期に撮影された衛星画像 (Sentinel-2、2019 年 1 月 5 日撮影)。

Fig.3-1. The location of the Hukuro cove colony (red circle) in Lützow-Holm Bay in Antarctica. This colony is about 25 km to the south of the Syowa station. Satellite image obtained from Sentinel-2 (taken on 5th January 2019).

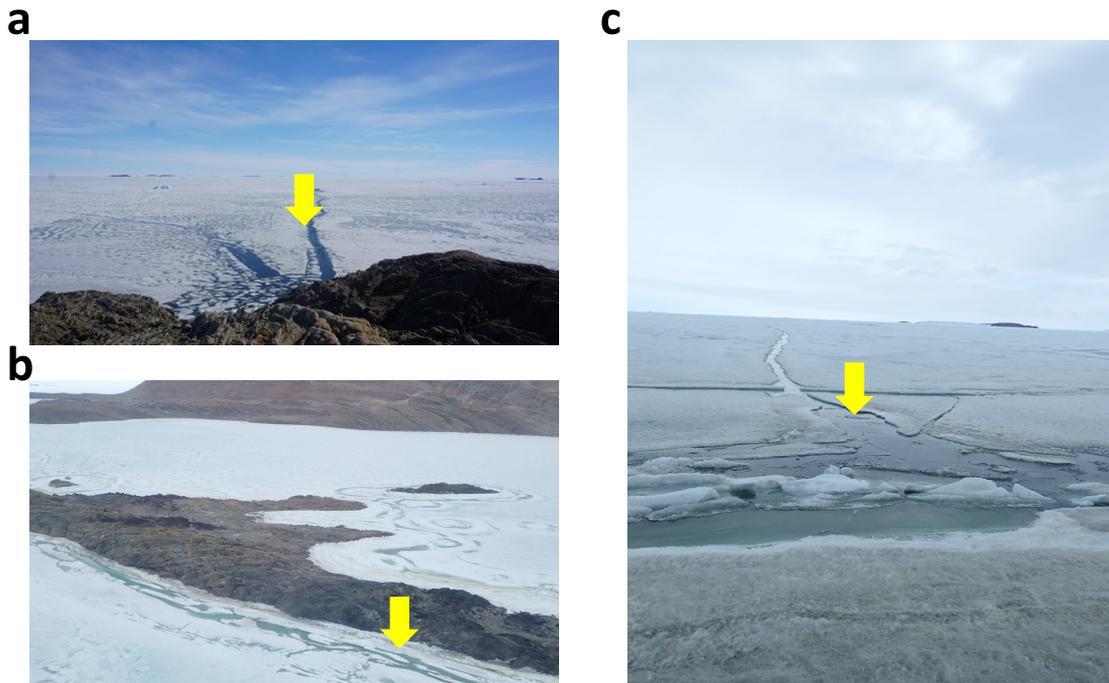


図 3-2. 袋浦コロニー周辺海域の定着氷上に生じていた微小な開放水面の現地写真。矢印は GPS の位置情報からおおよそ推定したペンギンの潜水地点の例を示している。(a)リード、(b)・(c)タイドクラック。

Fig.3-2. Small open waters along (a) leads and (b)-(c) tidal cracks used by penguins. Arrows indicate the diving locations of the penguins estimated from GPS data.



図 3-3. (a)地磁気加速度ロガー装着個体。背中部に地磁気加速度ロガー、背下部に GPS ロガー、頭部に小型加速度ロガーを装着した。(b)ビデオロガー装着個体。背中部にビデオロガー、背下部に GPS ロガー、頭部に小型加速度ロガーを装着した。

Fig.3-3. (a) An Adélie penguin with a multi-channel data logger, a GPS logger, and an accelerometer. (b) An Adélie penguin with a video logger, a GPS logger, and an accelerometer.

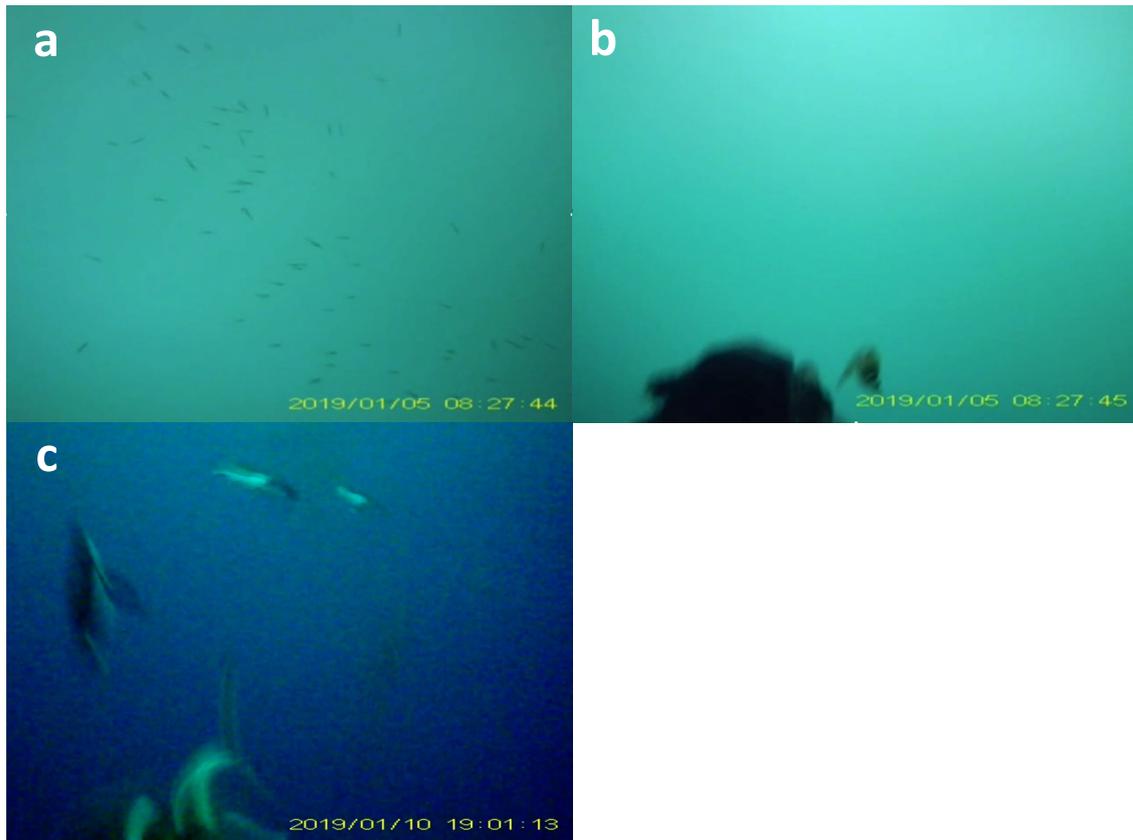


図 3-4. ビデオロガーの映像を用いたペンギンの捕食行動の観察。(a)潜水中、ペンギンが遭遇したオキアミ類の群れ。(b)ペンギンが頭部を上下に激しく振りながら一匹のオキアミ類を捕食する瞬間。(c)オキアミ類の群れと他個体の存在。
Fig.3-4. Observation of feeding behaviour of a penguin using the video footage. (a) A penguin encountered a large krill patch. (b) A penguin captured a krill by shaking its head up and down. (c) A penguin often foraged with other individuals.

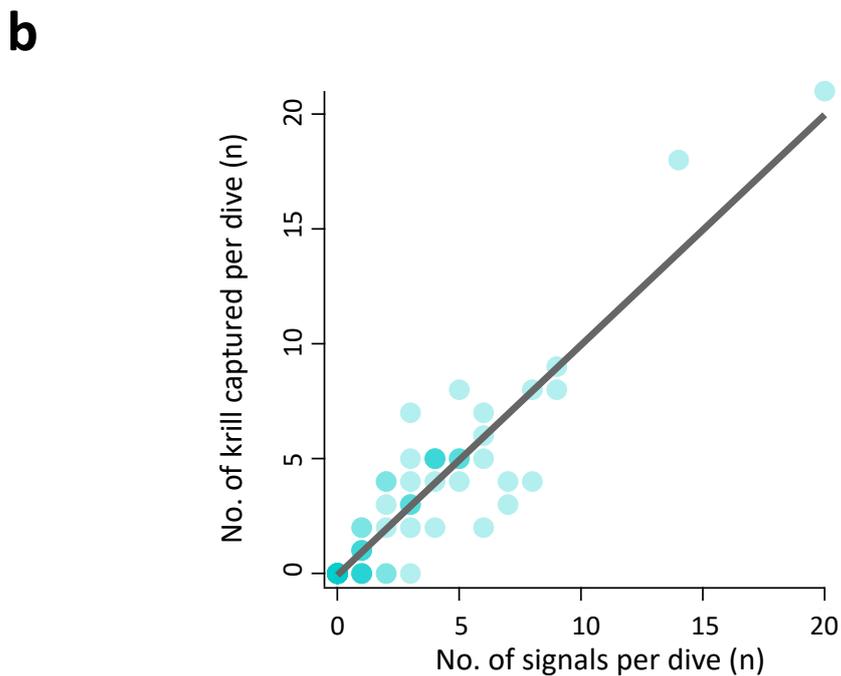
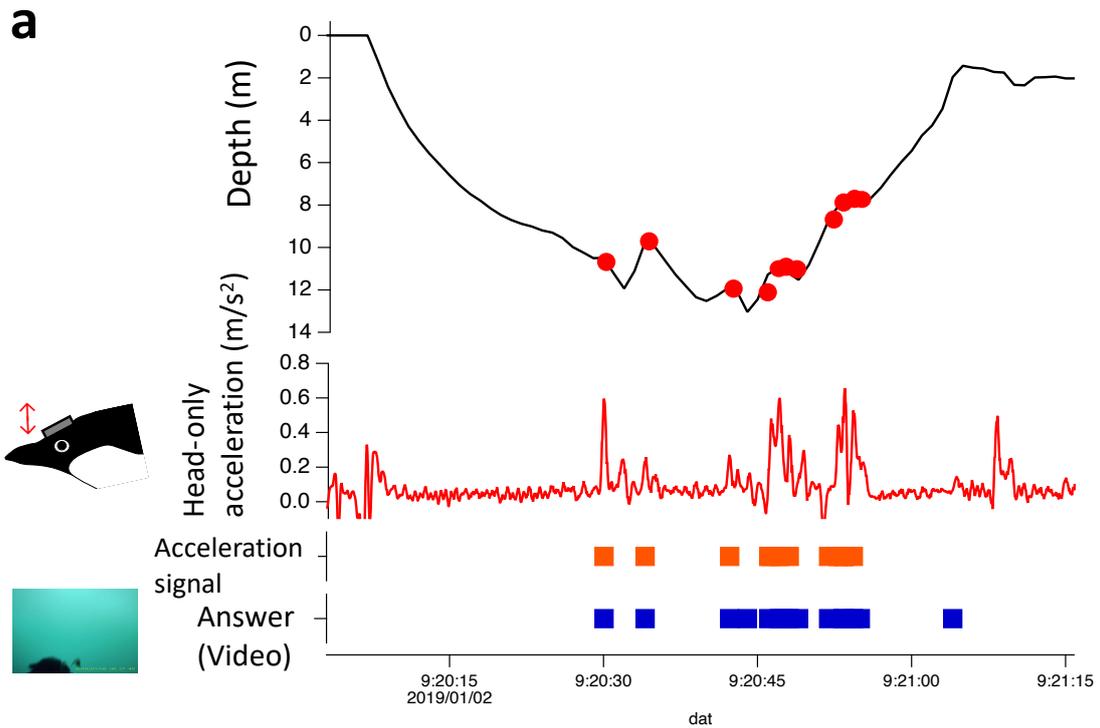
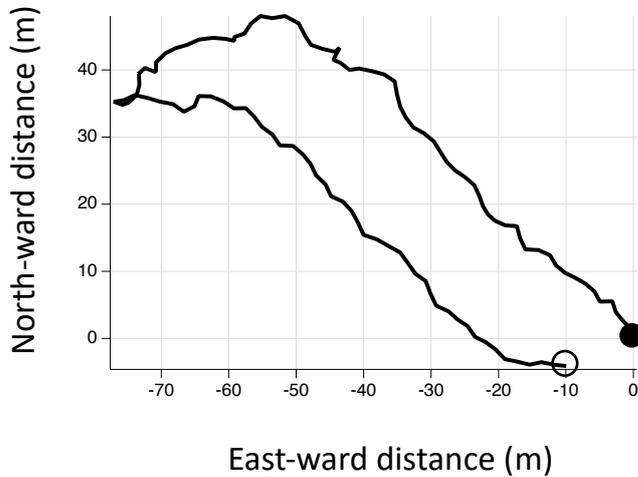


図 3-5. (a)1 回の潜水中の潜水深度と体に対して相対的な頭の動き (m s^{-2})の時系列プロファイル。(b)各潜水中のビデオデータからカウントした捕食のタイミング (Answer)の回数と頭の動きのピークのタイミングの数が一致するような閾値を決定した ($V1:y = 1.0021x - 0.0748$, $R^2 = 0.87$, 閾値 = 0.21 m s^{-2} , $n = 91$)

潜水)。表 3-1 も参照。赤丸は閾値を 0.21 m s^2 に定めた場合に抽出された捕食イベントを示す。

Fig. 3-5. (a) Time-series data of depth and head-only acceleration in an Adélie penguin. “Acceleration signal” was defined from the head-only acceleration. “Answer” derives from direct observation of feeding behaviour from video footage. (b) Relationship between the number of krill captured per dive and the number of acceleration signals per dive for an Adélie penguin. Regression is indicated by the gray line (V1: $y = 1.0021x - 0.0748$, $R^2 = 0.87$, optimal threshold = 0.21 m s^2 , $n = 91$ dives).

a Path straightness = 0.05



b Path straightness = 0.93

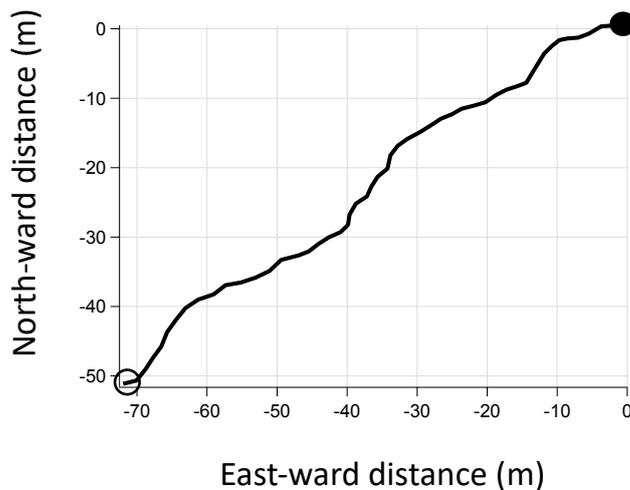


図 3-6. (a)潜水開始点から潜水後再び潜水開始点近くへ戻る特徴を持つ潜水の潜水経路。潜水バウト中の潜水で多く見られる。(b)岸やリードに沿って水平方向へ長く移動するような特徴を持つ潜水。潜水バウト開始直後や終了直前もしくは潜水バウト中に少数見られることがある。黒丸は潜水開始点、白丸は潜水終了点を示す。

Fig. 3-6. Example of reconstructed dive paths. (a) A dive path with a characteristic of returning near the diving start point at the end of the dive. (b) A dive path with a characteristic of horizontal movement along the shore or leads. Closed and open circles represent the start and end of the dives, respectively.

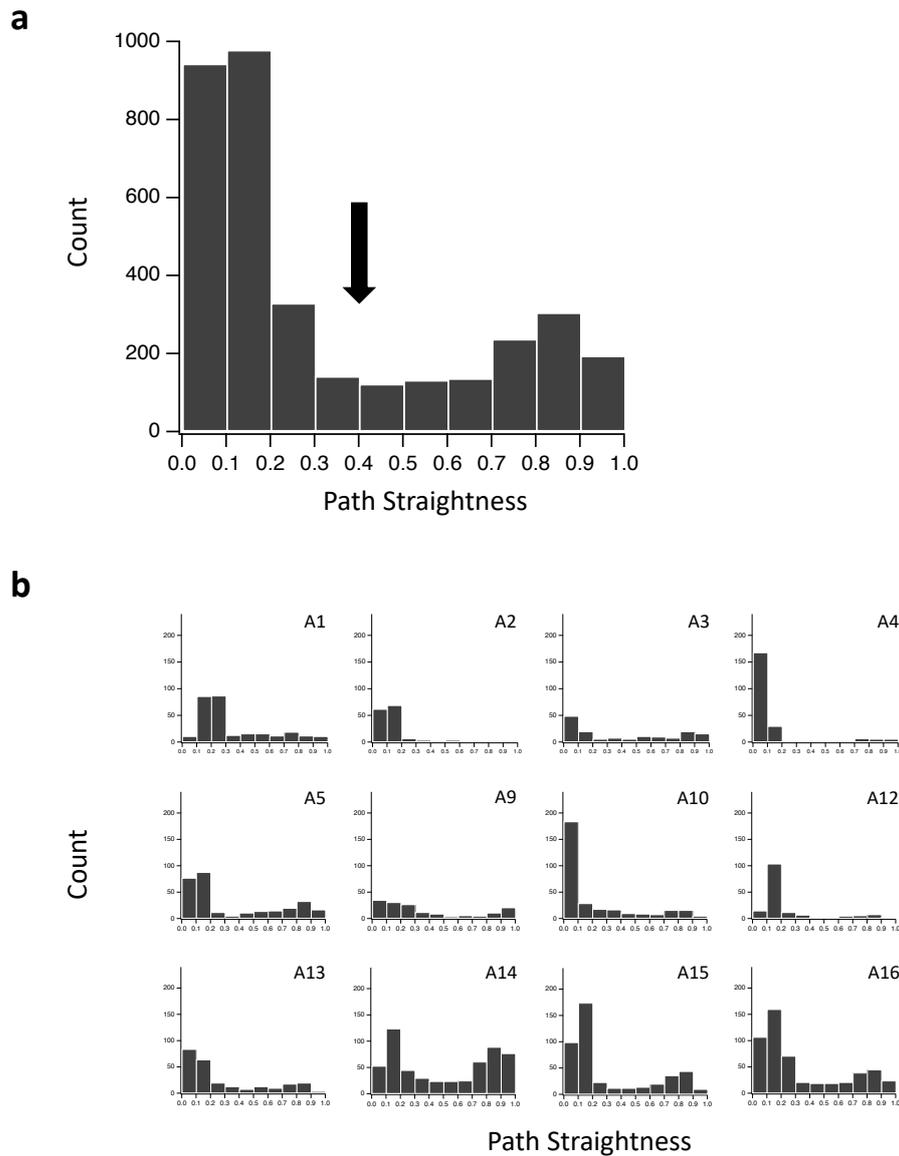
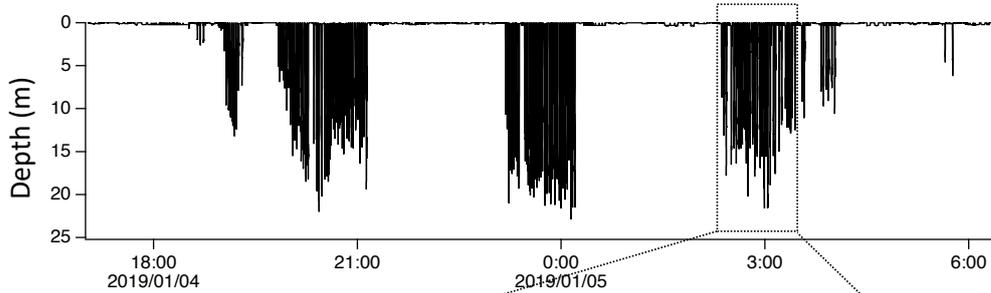


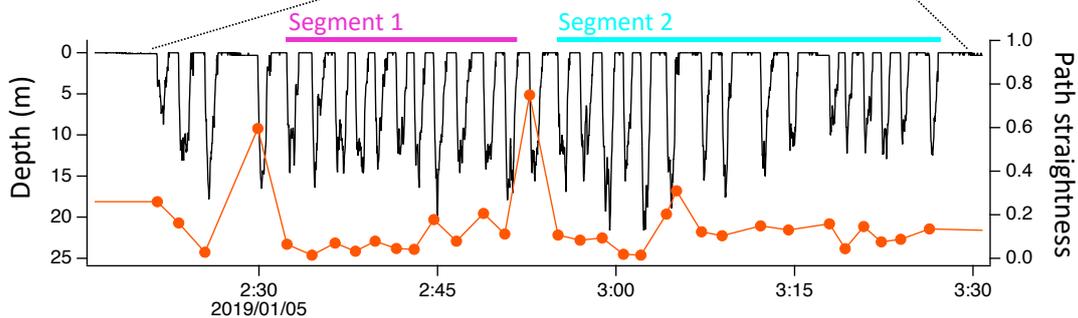
図 3-7. 採餌トリップ中における潜水の三次元潜水経路の直線度の頻度分布。(a)全個体の値をプールした場合と、(b)個体ごとに分けた場合。すべての個体で直線度の最頻値は0-0.2の間だった。黒矢印は Returning dive の定義分けのカットオフ値である 0.4 を示している。

Fig. 3-7. Frequency distribution of the straightness of the dive paths during the foraging trips. The arrow (0.4 path straightness) shows a cut-off value discriminating the returning and straight dives. (a) All individuals. (b) Each individual.

a Foraging trip scale



b Dive bout scale



c Bout segment scale

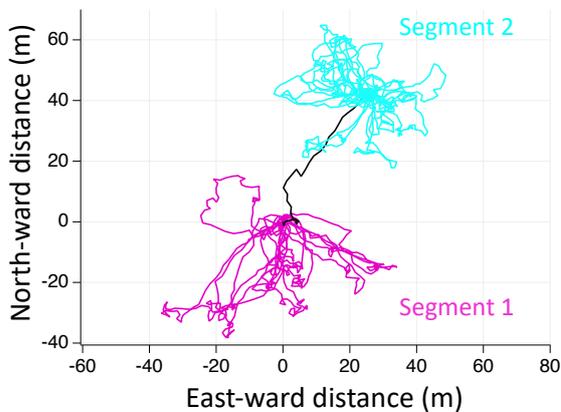


図 3-8. 潜水バウトとバウトセグメントの例。(a, b)採餌トリップ中の潜水深度の時系列変化上でみた潜水バウトとバウトセグメント。バウトセグメントは直線度が 0.4 以下の潜水 (Returning dive) が 10 回以上連続した一連の期間と定義した。(c)水平方向でみた潜水バウト中の 2 つのバウトセグメント。

Fig. 3-8. Example of a dive bout and bout segments. (a,b) Dive bouts and bout segments in relation to the time-series changes in depth. A bout segment was defined as a period of 10 or more successive dives with path straightness of 0.4 or less (“Returning dive”). (c) Two bout segments viewed in a horizontal plane.

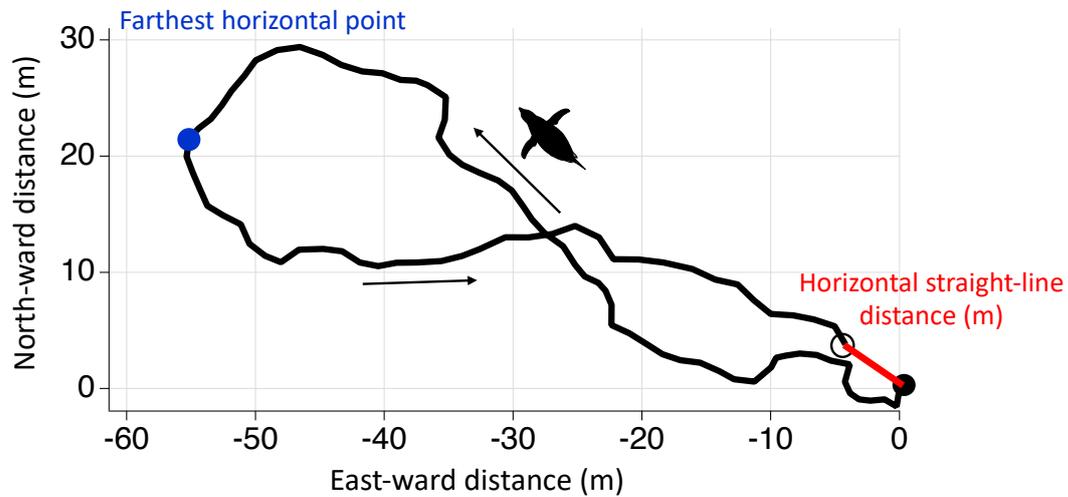


図 3-9. 最大水平到達距離の算出。黒い矢印はペンギンの進行方向を表す。最大水平到達距離は潜水開始点 (黒丸)と最遠点 (青丸)を直線で結んだ距離として各潜水で算出した。直線度は潜水開始点 (黒丸)と終了点 (白丸)を直線的に結んだ距離を実際に遊泳した積算距離で割った値として各潜水で算出した。

Fig. 3-9. Overhead view of a dive path and calculation of the maximum horizontal distance reached and path straightness. Closed and open circles represent the start and the end of the dive, respectively. Arrow indicates travelling direction. Red line indicates the horizontal straight-line distance from the start to the end of this dive path. Maximum horizontal distance reached was horizontal distance between the start and farthest horizontal point (blue circle) for each dive. Path straightness was divided by total travel distance for each dive. Path straightness is expressed as a value ranging from 0 to 1.

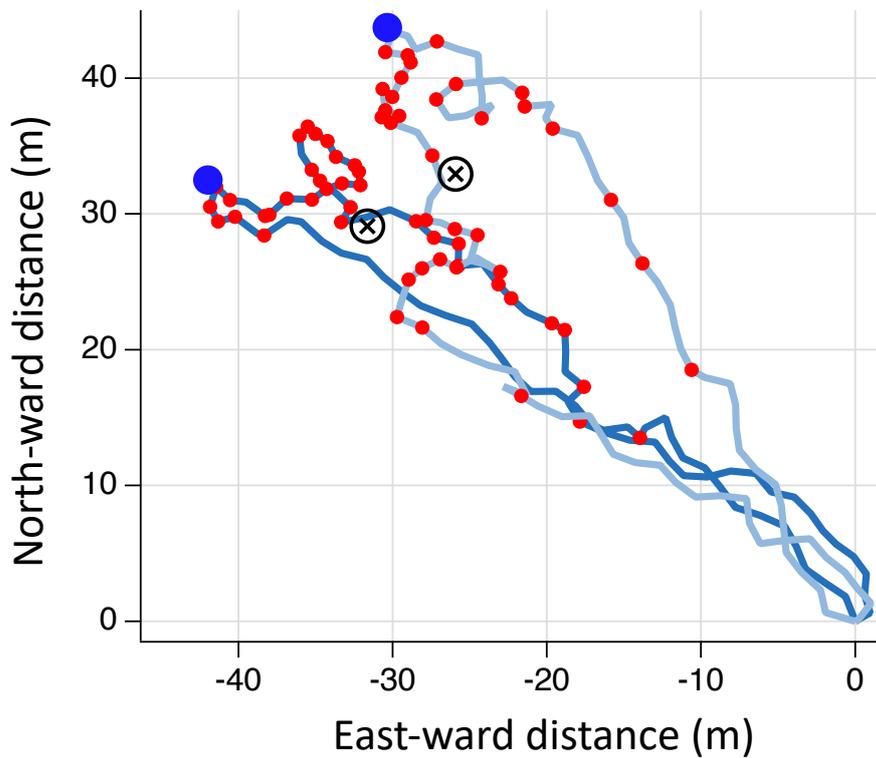


図 3-10. 遊泳方位の角度差と捕食イベント重心間距離の算出。赤丸は捕食イベントが起こった位置であり、それらの重心位置をクロスマークで示す。また、最遠点を青丸で示す。捕食イベント重心間距離は、時系列的に連続した前 (水色) 後 (青色) の各潜水の重心間 (クロスマーク間) の直線距離を示す。遊泳方位の角度差は、潜水開始点を起点とした場合の最遠点 (青丸) との偏角を各潜水で算出し、その偏角の差とした。

Fig. 3-10. Overhead view of a consecutive dive path and calculation of distance between centroids of feeding events and bearing difference with previous dive. Closed and open circles represent the start and the end of the dive, respectively. Red circles indicated the occurrence of feeding events. Black symbols indicate centroids of feeding events. Blue circles indicate the farthest horizontal point. Distance between centroids of feeding events indicates the distance between the centroids of feeding events in a consecutive dive. Bearing difference indicates the declination differences (dive start to farthest horizontal point) in a consecutive dive.

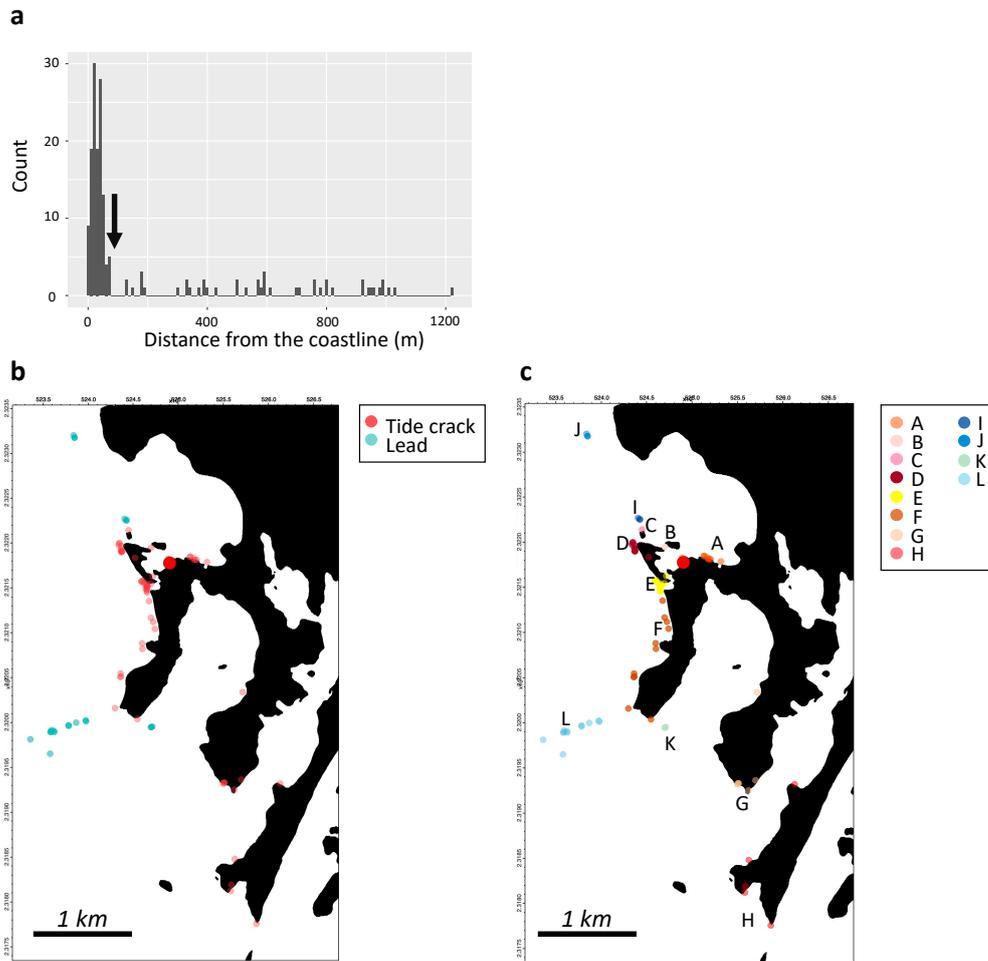


図 3-11. 採餌場所の分類方法。(a)潜水バウト開始直前の GPS 位置と最近傍の海岸線との直線距離のヒストグラム。矢印はカットオフ値である 80 m を示している。(b)本解析では、海岸線から 80 m 以内の距離で起こった潜水バウトをタイドクラックで起こったバウト、80 m 以上の距離で起こった潜水バウトをリードで起こったバウトと区別した。(c)採餌場所の分布。(a),(b)のハビタット分類の手順や現場観察の結果から採餌場所を 12 箇所 (A-L) に分類した。赤丸はコロニーの位置を示す。

Fig. 3-11. Classification method of foraging sites. (a) Histogram showing the straight-line distance between GPS positions at the start of dive bouts and the nearest coastline. Arrow indicates the cut-off value of 80 m. (b) In this analysis, dive bouts occurring within 80 m from the coastline were classified as bouts occurring at tidal cracks, while diving bouts occurring at a distance of 80 m or more were classified as bouts occurring at leads. (c) Based on the procedure in (a), (b), and field observations, foraging sites were classified (A-L). Red circle indicates the location of the colony.

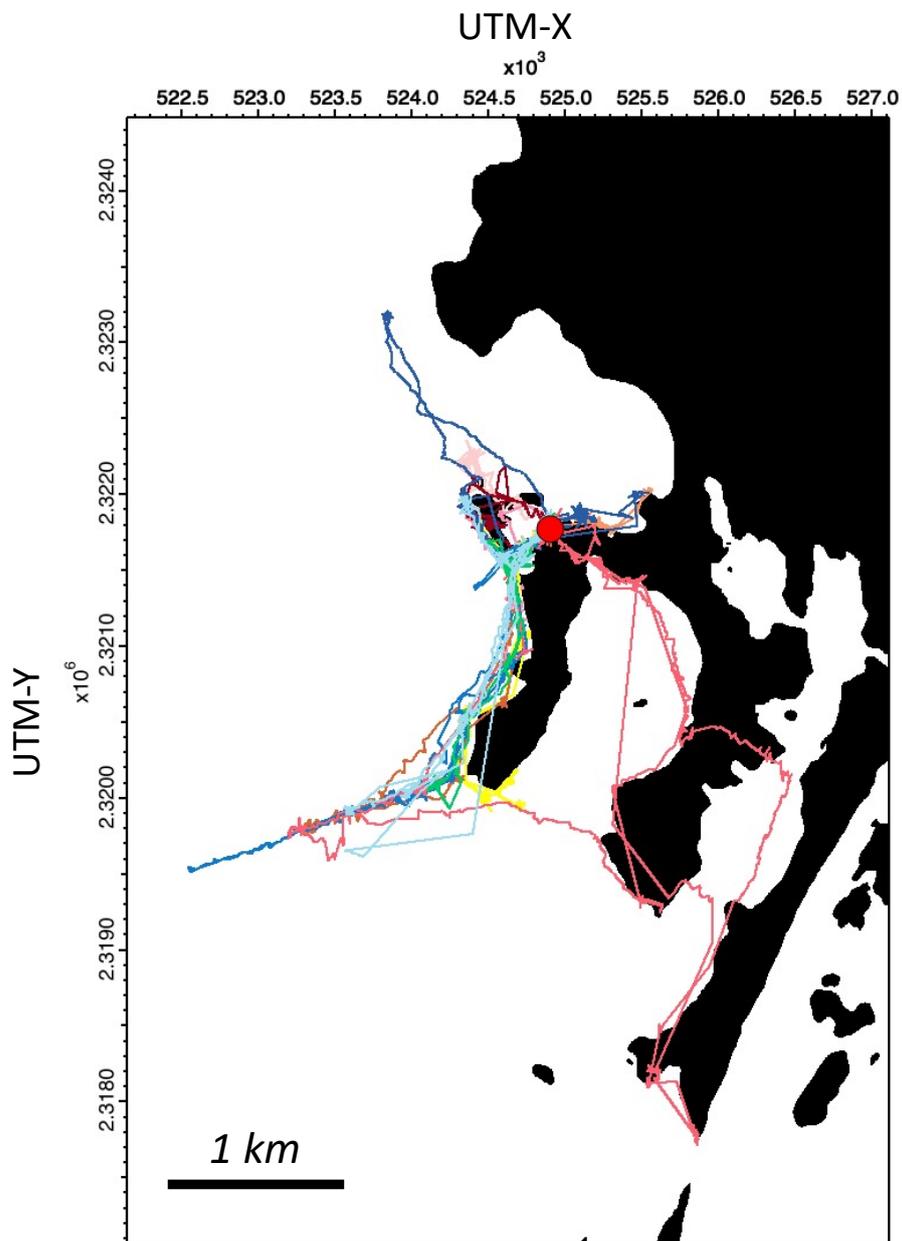


図 3-12. アデリーペンギン 12 個体に装着した GPS ロガーから得た移動軌跡 (n = 20 トリップ)。色の違いは個体の違いを示す。赤丸はコロニーの位置を示す。

Fig. 3-12. GPS tracks of the penguins during the foraging trips (n =20 trips from 12 penguins). Each bird is represented by a line of a different color. Red circle indicates the location of the colony.

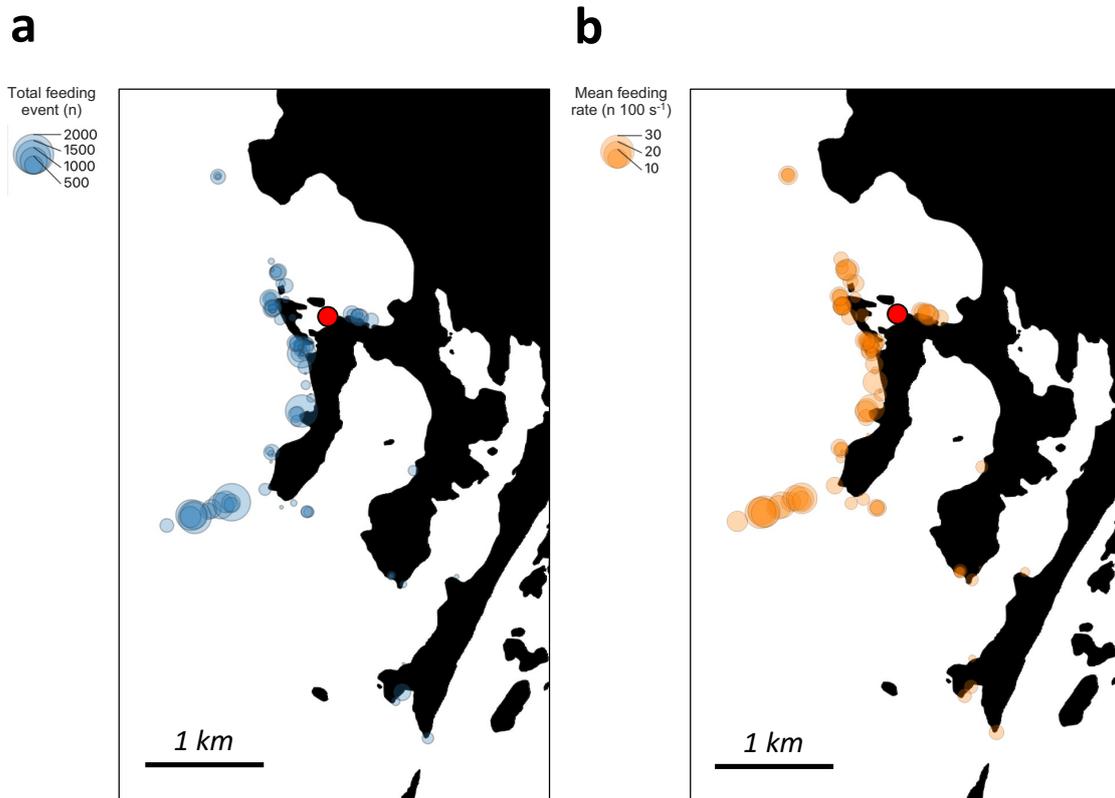


図 3-13. (a)潜水バウトあたりの総捕食イベント数と、(b)捕食速度の平均値の空間分布。プロットの大きさは総捕食イベント数と捕食速度の値の大小を表す。赤丸はコロニーの位置を示す。

Fig. 3-13. (a) Spatial distribution of total feeding events during dive bouts. (b) Spatial distribution of mean feeding rates during dive bouts. The size of the circle represents the relative number of feeding events and mean feeding rates during dive bouts. Red circle indicates the location of the colony.

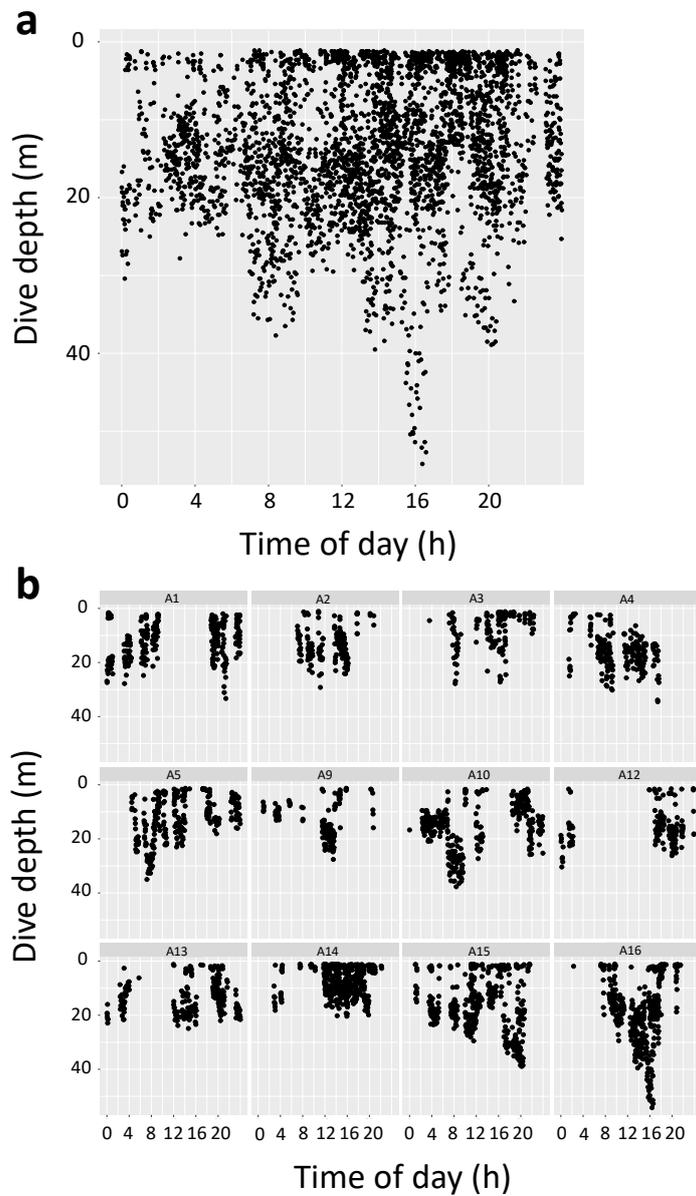


図 3-14. 最大潜水深度の日周変化。(a)全個体の値をプールした場合と、(b)個体ごとに分けた場合。

Fig. 3-14. Maximum dive depth as a function of the time of day for (a) all individuals and (b) each individual.

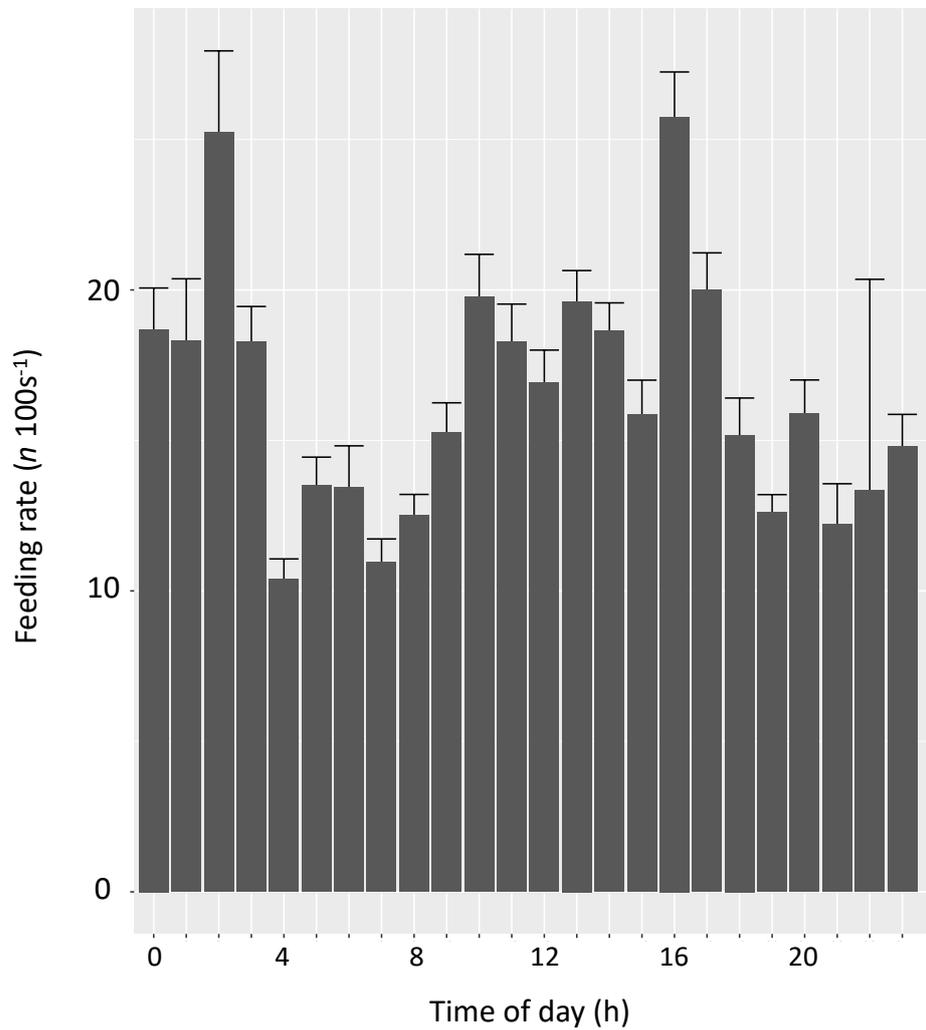


図 3-15. 捕食速度の平均値 (1 時間あたり)の日周パターン (n = 12 個体)。エラーバーは標準誤差を表す。

Fig. 3-15. Mean feeding rates and the standard error during feeding dives (dives with at least one feeding event) per hour for Adélie penguins as a function of time of day during the foraging trips (n = 12 birds).

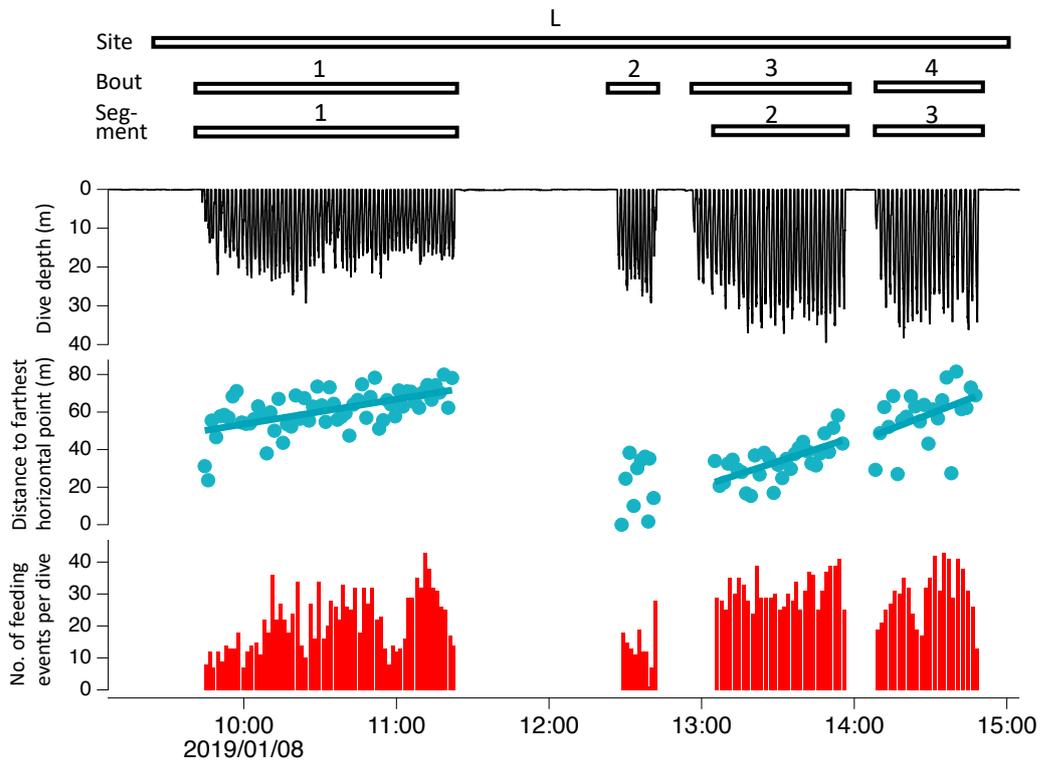


図 3-16. 採餌場所 (Site L) に滞在中のアデリーペンギン (A16) の潜水深度、各潜水中の最大水平到達距離、捕食イベント数の時系列変化。

Fig. 3-16. Time-series data of dive depth, distance to farthest horizontal point and number of feeding events per dive during the dive bouts in a penguin.

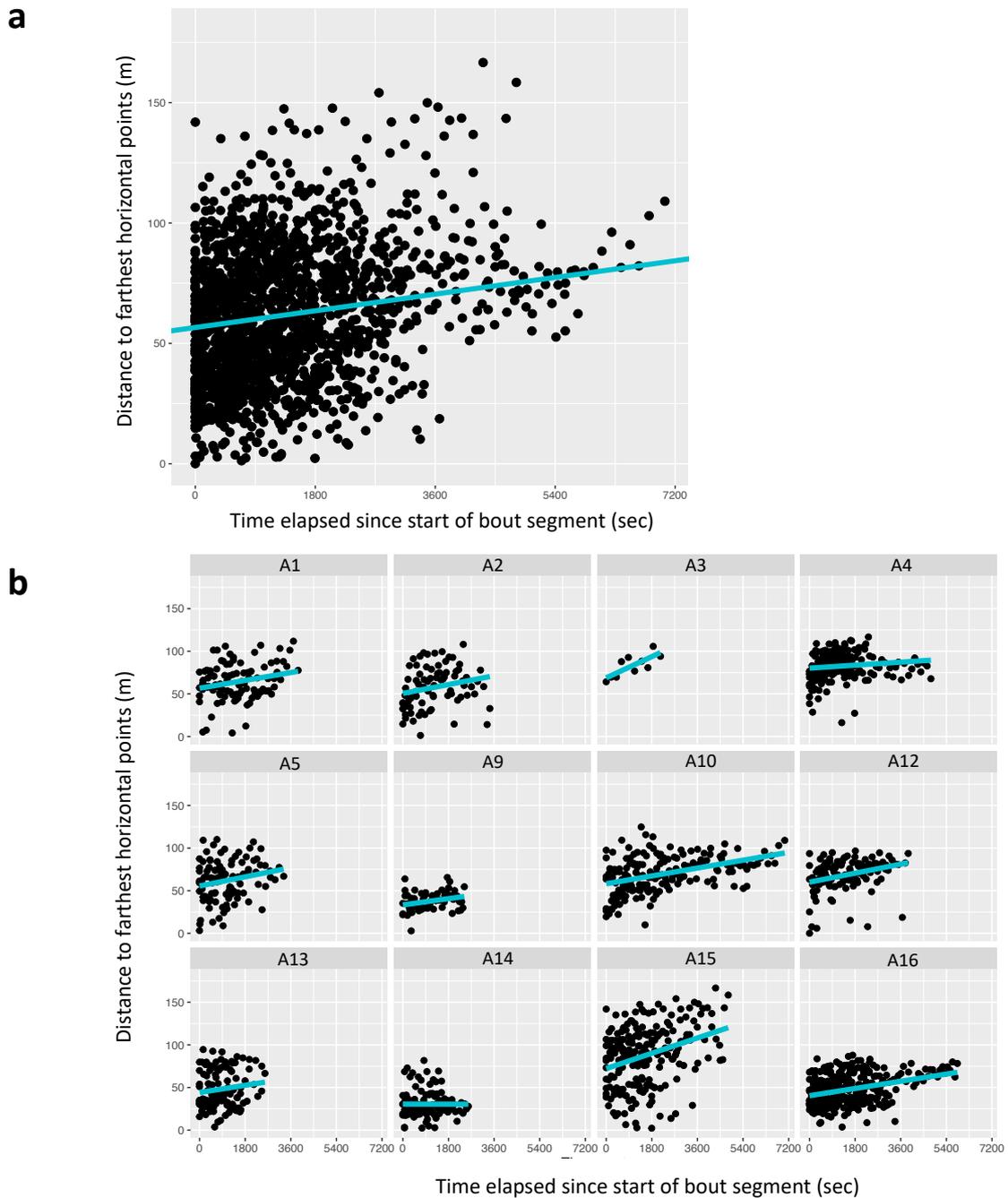


図 3-17. バウトセグメント開始からの経過時間と各潜水中の最大水平到達距離の関係。(a)全個体の値をプールした場合と (b)個体ごとに分けた場合。

Fig. 3-17. Relationship between time elapsed since the start of bout segment and distance to farthest horizontal point for (a) all individuals and (b) each individual.

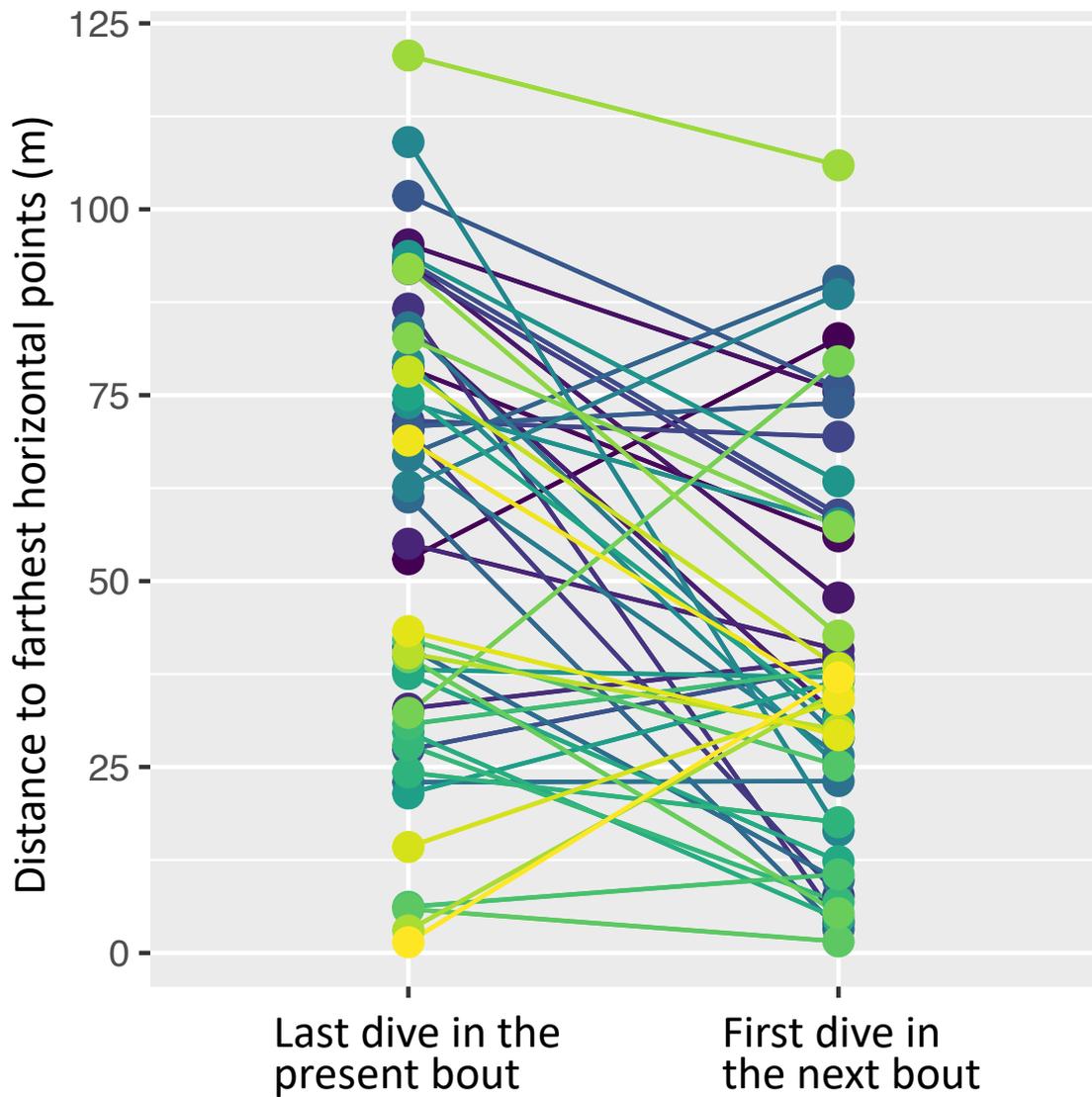


図 3-18. 潜水バウト終了直前の潜水における最大水平到達距離と次回の潜水バウト開始直後の潜水における最大水平到達距離の比較。時系列的に連続した2つの潜水バウトを直線で結んだ。

Fig. 3-18. Comparison of the distance to farthest horizontal point in the last dive in the present dive bout and in the first dive in the next dive bout.

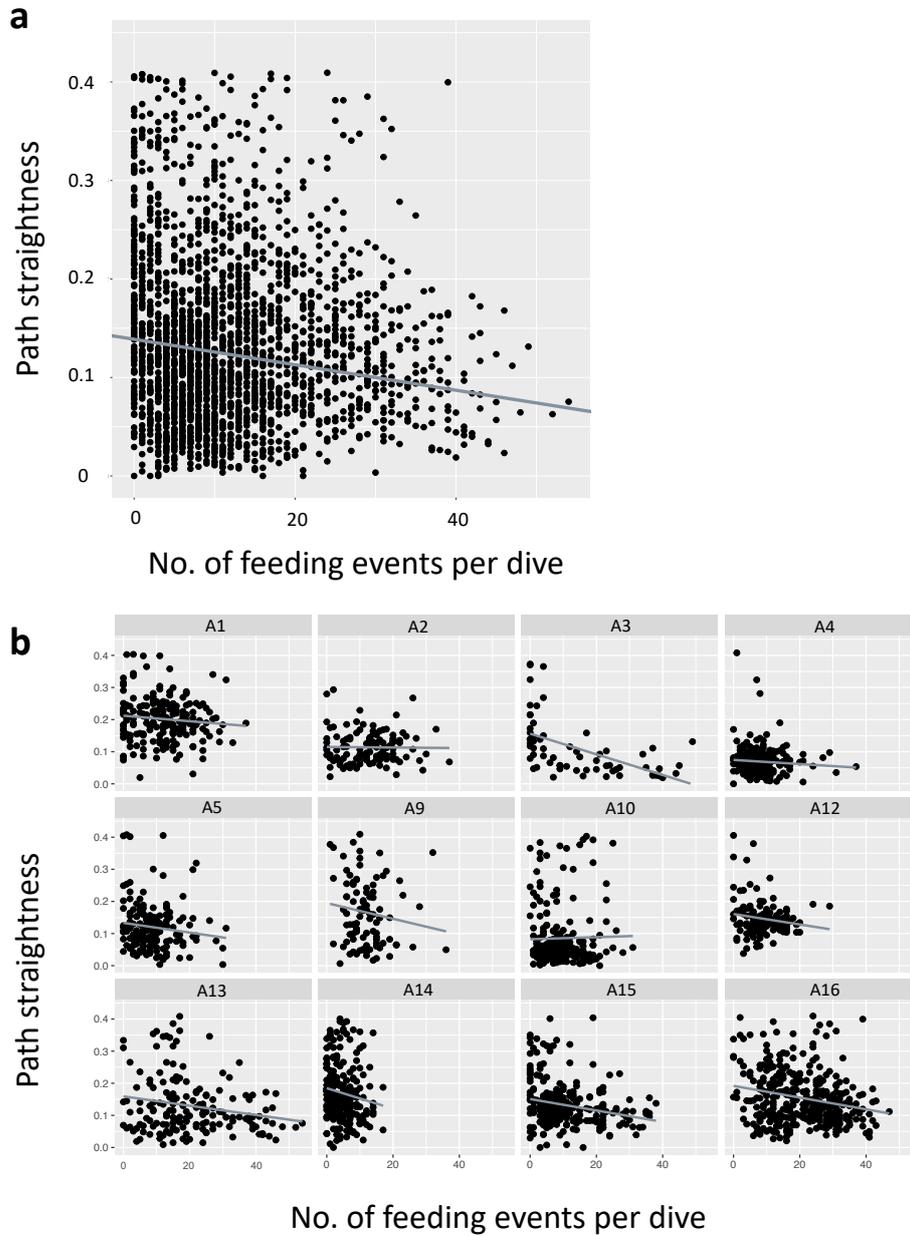


図 3-19. Returning dive 中の捕食イベント数と直線度の関係。(a)全個体の値をプールした場合と、(b)個体ごとに分けた場合。

Fig. 3-19. Relationship between path straightness and number of feeding events per returning dive for (a) all individuals and (b) each individual.

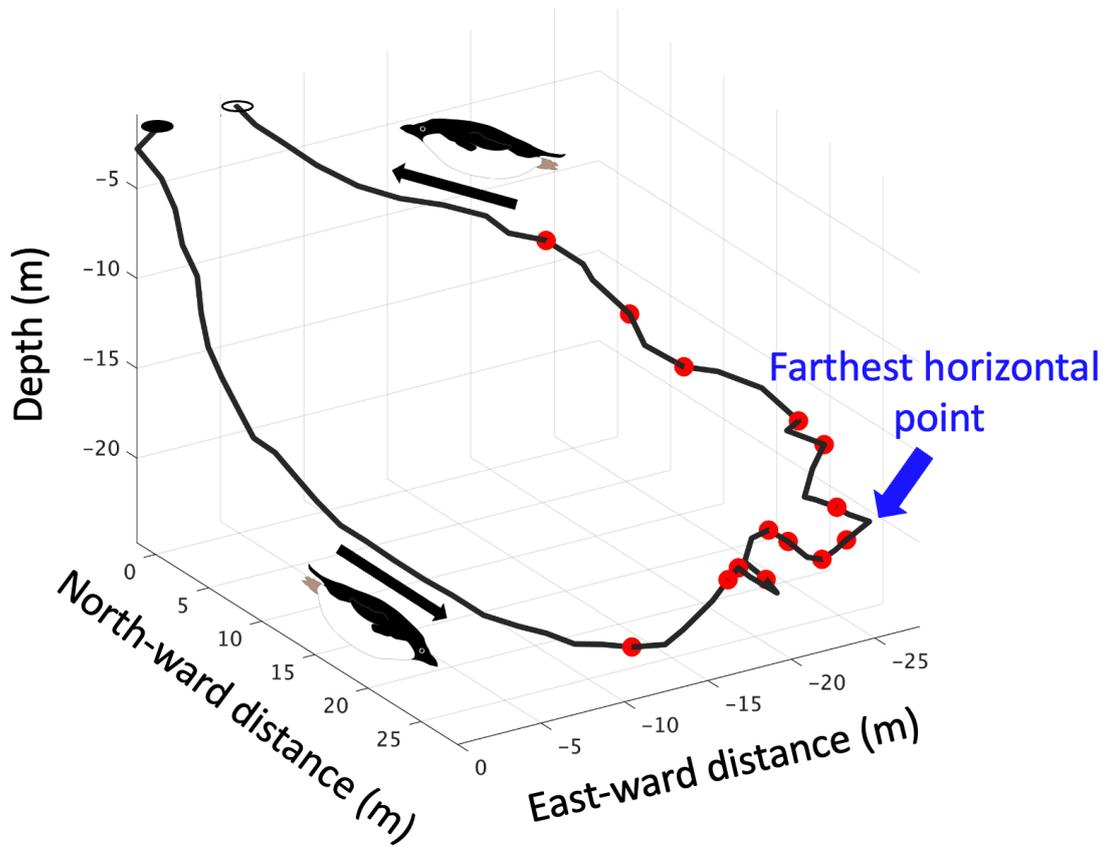


図 3-20. 典型的な Returning dive の三次元潜水経路。円を描いて潜水開始点近くへ戻るような特徴を持つ。黒丸は潜水開始点、白丸は潜水終了点を示す。赤丸は捕食イベントを示す。

Fig. 3-20. Example of reconstructed a three-dimensional dive path during a returning dive. Closed and open circles represent the start and end of the dive, respectively. Arrow indicates travelling direction. Red circles indicate the occurrence of feeding events.

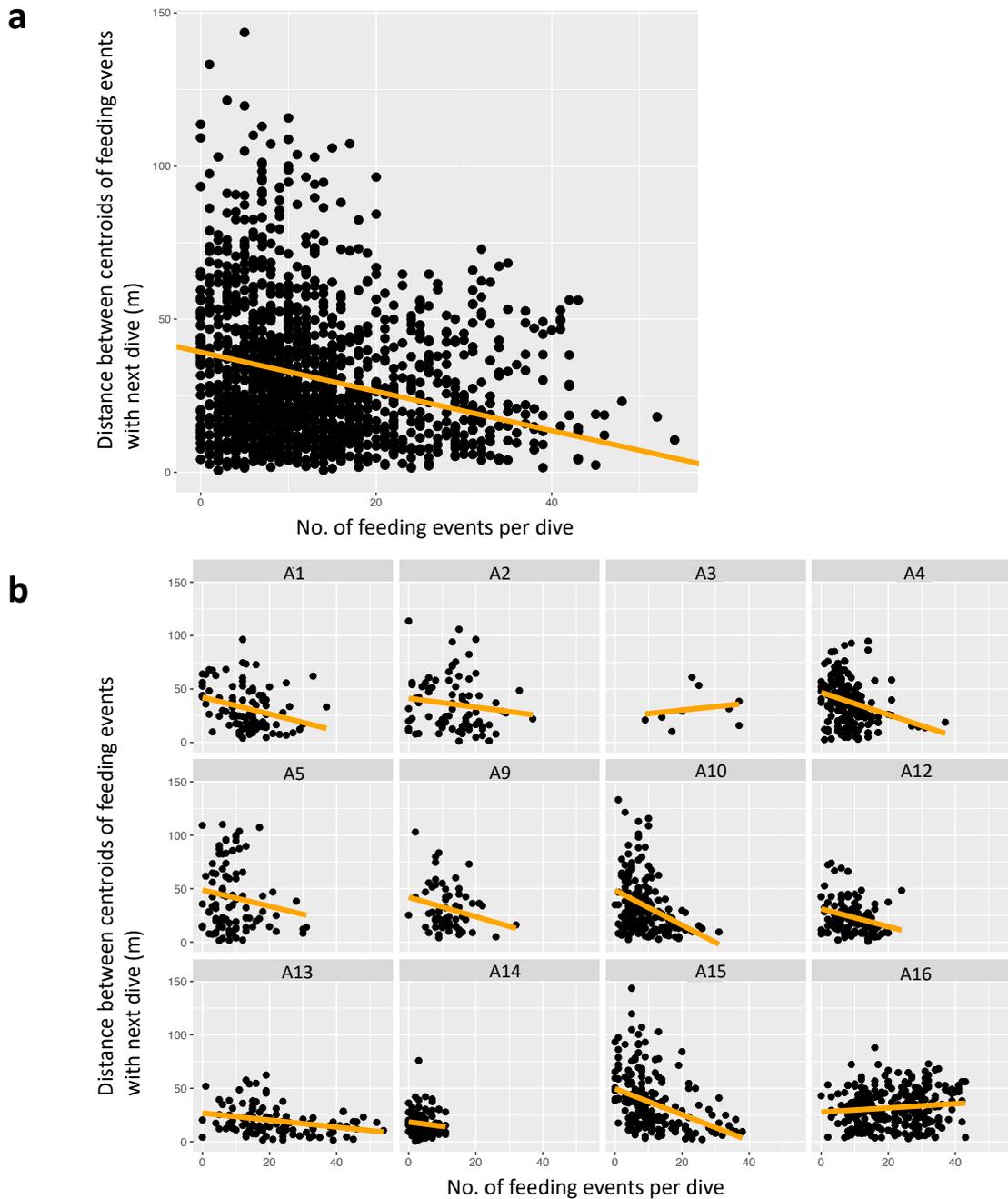


図 3-21. 各潜水中の捕食イベント数とその潜水中と直後の潜水中の捕食イベントの重心間距離の関係。(a)全個体の値をプールした場合と、(b)個体ごとに分けた場合。

Fig. 3-21. Relationship between number of feeding events per dive and distance between centroids of feeding events during the present and next dives for (a) all individuals (b) each individual.

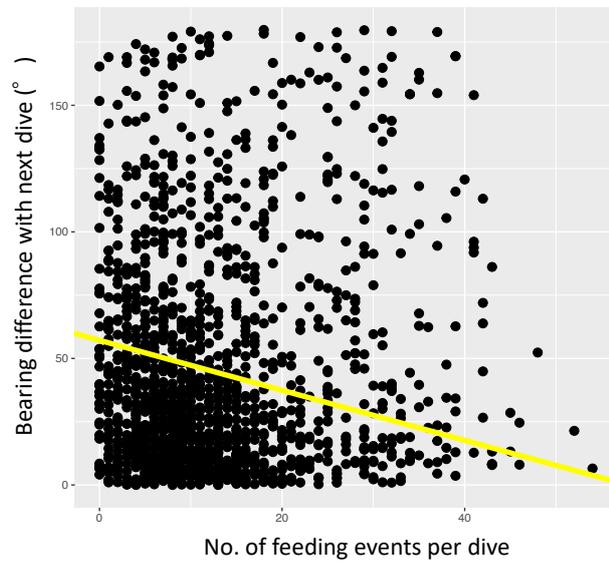
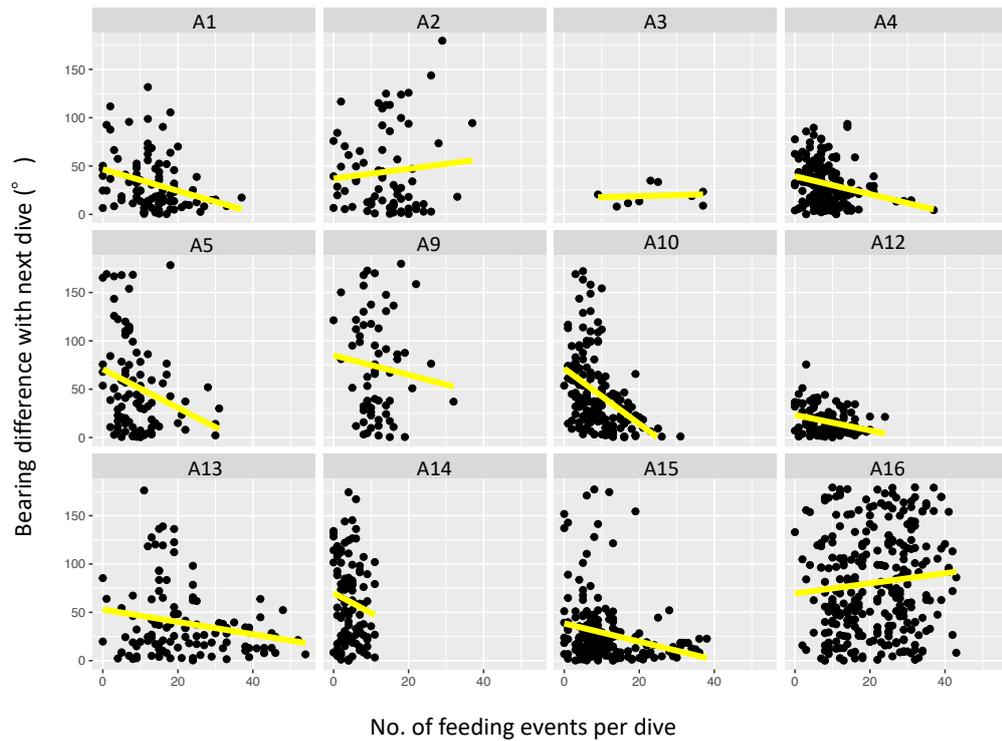
a**b**

図 3-22. 各潜水中の捕食イベント数とその潜水中と直後の潜水中の遊泳方位の角度差の関係。(a)全個体の値をプールした場合と、(b)個体ごとに分けた場合。
 Fig. 3-22. Relationship between number of feeding events per dive and bearing difference during the present and next dives for (a) all individuals (b) each individual.

第4章 総合考察

4-1 本研究の特徴と成果のまとめ

本研究では、三次元潜水経路と捕食行動を高い時間分解能 (1 秒) で捉える新規的なアプローチを用いて、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。

外洋域で採餌を行うキングペンギンは、1 週間以上にわたる採餌トリップ中に経験する複数の時空間スケール (トリップスケール、日周スケール、潜水スケール) での餌の利用可能性の変化に対応した採餌戦略をとっていた。一方で、本研究で新たに明らかになったように、キングペンギンはトリップ中の滞在フェイズによって、潜水スケールでの地域限定探索の度合いを変化させる、すなわち階層的な意思決定を行っていた。餌の利用可能性は着目する時空間スケールに応じて変動するため、海洋高次捕食動物の採餌戦略に関する解釈をする際にはスケールに留意し解析することが重要であると考えられる (Pinaud & Weimerskirch 2007)。さらに本研究において、キングペンギンの採餌行動にスケール依存的な階層性が見られたことは、海洋環境の広い範囲を移動しながら採餌する海洋高次捕食動物の複雑な意思決定、そして採餌戦略を明らかにする際には、単一の時空間スケールだけではなく複数のスケールに着目して解析することの重要性を強調している。

定着水域で採餌を行うアデリーペンギンは、定着氷下という採餌範囲が狭く制限される環境下で、潜水バウトスケール、潜水スケールの複数の時空間スケールにおける餌の利用可能性の変化に対応した採餌戦略をとっていた。潜水バウト開始から終了にかけて最大水平到達距離 (捕食イベントが頻繁に起こった位置) が徐々に増加したことから、捕食者 (ペンギン) の行動そのものが被食者

(オキアミ)の枯渇や分散、逃避を引き起こしている可能性が示唆された。Mori & Boyd (2004)は、ナンキョクオットセイの潜水バウト中の時間経過にともなう餌のパッチの質 (各潜水のボトム滞在時間から推定)の低下が捕食者 (オットセイ)自身の捕食圧による餌の枯渇を反映した可能性を示唆したが、実際に野外環境下でこのような捕食者-被食者の行動的相互作用が存在しているかは不明だった。本研究では、1 秒ごとの三次元潜水経路と捕食に関する行動データを用いて、小規模な時空間スケール (< 1 km)でのアデリーペンギンの採餌行動の変化を調べたことで、野外環境における捕食者-被食者の行動的相互作用の存在を示唆した。

4-2 餌の利用可能性変動の時空間スケールに応じたペンギン 2 種の採餌戦略の比較

本研究では、亜南極・南極という異なる地域に生息するペンギン類 2 種の採餌トリップ中の採餌戦略を調べた。そして、採餌トリップ中、いくつかの時空間スケール (日周スケール, 潜水スケール)における餌の利用可能性の変動に対する採餌戦略には、両種間で共通点や相違点があることがわかった。この節では、両種の採餌戦略の共通点や相違点、また両種で差が生じた理由について考察する。

日周スケールにおける両種の採餌戦略の比較

日周スケールでの餌の利用可能性の変動に対する採餌行動のパターンは両種間で異なった。そして、これらの特徴の違いは、それぞれの種が利用した採餌場所の環境の違いに関連する餌の利用可能性の変動の日周パターンが異なることといった外的要因の違いによって生じたものと考えられた。

まず、キングペンギンの採餌行動には日周性が見られた。これには餌生物であるハダカイワシの日周鉛直移動という生態的な特徴が関連していると考えられる。キングペンギンは、主要な採餌場所である南極前線域へ移動する期間において、ハダカイワシ類が日周鉛直移動することによって海面近くの浅い深度に分布し、餌の利用可能性が高いと考えられる薄明薄暮に採餌のための潜水にかかる時間、すなわち採餌努力を増やしていた。一方で、キングペンギンは夜間と日中の時間帯のほとんどを移動のための潜水に費やしていた。夜間は餌が比較的浅い深度に分布すると考えられるものの (Zaselsky et al. 1985, Perissinotto & McQuaid 1992, Collins et al. 2008)、それらを視覚を用いて発見し捕食するための環境照度が低いため、餌の利用可能性が低い時間帯であったと考えられる。さらに、南極前線以北の海域において、日中の時間帯ハダカイワシ類は 200 m 以深の深い深度帯に分布するため (Charrassin & Bost 2001)、餌が分布する深度までの距離が増加し、潜水時間に限りのあるペンギンにとって餌の利用可能性が低下すると考えられる。したがって、外洋域で採餌をするキングペンギンは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、最も効率よく捕食できる薄明薄暮に採餌行動を集中させる採餌戦略をとっていたと考えられる。

一方で、アデリーペンギンの採餌行動には日周性が見られなかった。本研究で調査を行った袋浦コロニーは高緯度帯に位置することと同時に、調査期間中は白夜の期間に該当した。したがって、この時期の袋浦コロニー周辺海域の海水下では、水中の環境照度が時間帯によって顕著に変化せず、環境照度の日周変化によって駆動されると考えられるオキアミ類の日周鉛直移動 (Kawaguchi et al. 2010)が起こらなかったかもしれない。

潜水スケールにおける両種の採餌戦略の比較

潜水スケールでの餌の利用可能性の変動に対する採餌行動のパターンは両種間で共通する点と相違点があった。

潜水スケールでの採餌戦略について、両種は潜水中、餌をより多く捕食したのちに地域限定探索 (潜水経路を変化させる)を行うという点で共通していた (図 2-15, 図 3-19)。序論で述べた通り、海洋高次捕食動物は餌が周辺に集中分布する場合に地域限定探索 (移動軌跡の方向転換率を増加させ移動速度を下げる)を行うことによって、その後の付近の餌との遭遇率を高めようとする戦略をとると考えられている (Pinaud & Weimerskirch 2007)。本研究では、水中でのペンギン類 2 種の三次元潜水経路の変化と行動データ (遊泳速度や加速度データ)から定量化した捕食イベントの関連性を調べることによって、数百メートルという小規模な時空間スケールにおいて、ペンギン類 2 種が効率的に採餌を行うためにより多く捕食した際に地域限定探索を行うという共通の採餌戦略をもつことを新たに明らかにした。

一方で、三次元潜水経路と捕食行動の解析から、両種の潜水中の空間利用のパターンには大きな違いがあることが明らかになった (図 4-1)。ここでは、両種の潜水中の空間利用のパターンに違いが生じた理由について、種毎の体サイズの違いに由来すると考えられる採餌能力の違いといった内的要因と採餌場所の環境の違いといった外的要因の 2 項目に着目して考察を行う。

(1) 採餌能力の違い

まず、両種において鉛直方向の空間利用パターンは、キングペンギンが鉛直方向により大きい空間を利用しているという点で大きく異なっている (図 4-1, ただし採餌場所の海水状況が両種で異なることに注意)。一般に、潜水動物では体サイズ (体重)が大きい種ほど、より深く長時間潜水することが可能である (Halsey et al. 2006)。したがって、両種を比較すれば、ペンギン類の中でも大

型種のキングペンギン (外洋域での最大潜水深度: 366 m, Shiomi et al. 2016)の方が、中型種のアデリーペンギン (外洋域での最大潜水深度: 170 m, Wilson et al. 1991)と比較してより深く長時間の潜水が可能である。キングペンギンの餌生物であるハダカイワシ類は日中 100 m 以上の深度に分布し (Zaselsky et al. 1985, Perissinotto & McQuaid 1992, Collins et al. 2008)、本研究で調査対象の個体についても 140–200 m 程度の深度帯で最も捕食を行っていたことから (表 2-2, 図 2-12)、キングペンギンは、小型種と比較してより高い潜水能力をもって、深い深度帯に分布する餌を利用可能であり、一定の捕食速度を維持することが可能なのではないかと考えられる。

(2) 採餌場所の環境の違い

採餌場所における海水の存在の有無などの環境の違いもまた両種の潜水中の空間利用のパターンの違いに関連していると考えられた。潜水動物は呼吸のために海面に戻る必要がある。したがって、定着水域の海水下で採餌する場合、採餌範囲は微小な開放水面を起点として呼吸が続く範囲内に制限される (図 4-1)。一方で、外洋のような開放水面で採餌する場合、呼吸のための海面の位置に制約がないため、水中の広範囲を大きく移動しながら餌を探索することができる (図 4-1)。三次元潜水経路の解析から、海水下で採餌を行うアデリーペンギンの採餌範囲は、最大でも 200 m 程度であり、潜水バウト中に繰り返し同じ空間を利用し続けることによる捕食圧の蓄積が餌の分布や行動を変化させ、餌の利用可能性を下げることを示唆された (図 3-16, 図 3-17)。このように海水下の採餌は、開放水面での採餌と比較して、より限られた空間でかつ餌の利用可能性の変動が大きいという点で採餌にかかる制約が大きいものと考えられる。一方で、海水下の餌の利用可能性は一定時間経過すると、再びペンギンが利用可能な範囲まで戻るという定着水域に特徴的な餌の利用可能性の変動パターン

があることも示唆された (図 3-18)。このことから、海水下で採餌を行うアデリーペンギンは、より制約的な条件下で採餌を行う必要がある一方で、過去の採餌経験をもとに予測可能なオキアミパッチへ繰り返し戻ることで一定の捕食速度を維持するという、定着水域に特徴的な餌の利用可能性の変動パターンに対応した採餌戦略を発達させてきたのかもしれない。

4-3 今後の課題

本研究では、南大洋で繁殖するペンギン類 2 種の採餌戦略について、複数の時空間スケールに着目して明らかにした。その結果、両種は潜水スケールにおいて餌の利用可能性の変動に対して柔軟に対応し効率よく採餌するような共通の採餌戦略をとっていると考えられた。一方で、それぞれの種の採餌場所の環境条件や採餌能力の違いによって餌の利用可能性の変動に対してとりうる採餌戦略は異なっていた。一般に、高次捕食動物の採餌行動は海洋生態系における環境変動をボトムアップ的に反映すると考えられており、そのため、高次捕食動物の採餌行動はしばしば環境変動の指標として扱われる (例えば Bost et al.2015)。一方で、採餌を行う場所や地域の環境の違いや採餌能力の違いによっても、採餌行動には種間あるいは種内でばらつきが生じるものと考えられる。したがって、海洋高次捕食動物の採餌行動を環境変動の指標として扱う際には、本研究で行ったように種毎の生態的な特徴、例えば採餌場所の環境条件や採餌能力の違いを考慮した上で、餌の利用可能性の時空間変動のスケールに応じた採餌行動の分析をする必要があるだろう。

また、今後は捕食動物にとっての餌の利用可能性だけではなく、小規模な時空間スケール (< 1 km)における餌資源量や分布に関する定量的な情報を取得することも重要になるだろう。例えば、近年開発された動物装着型のソナータグ

(Goulet et al. 2019)を用いて、潜水動物が採餌で取りうる小規模なスケールでの餌資源量や分布推定を行い、実際の餌の分布に対する潜水動物の三次元潜水経路の変化を分析することで、潜水動物のより詳細な採餌生態に迫ることができると考えられる。

本研究で行ってき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。

4-4 図表

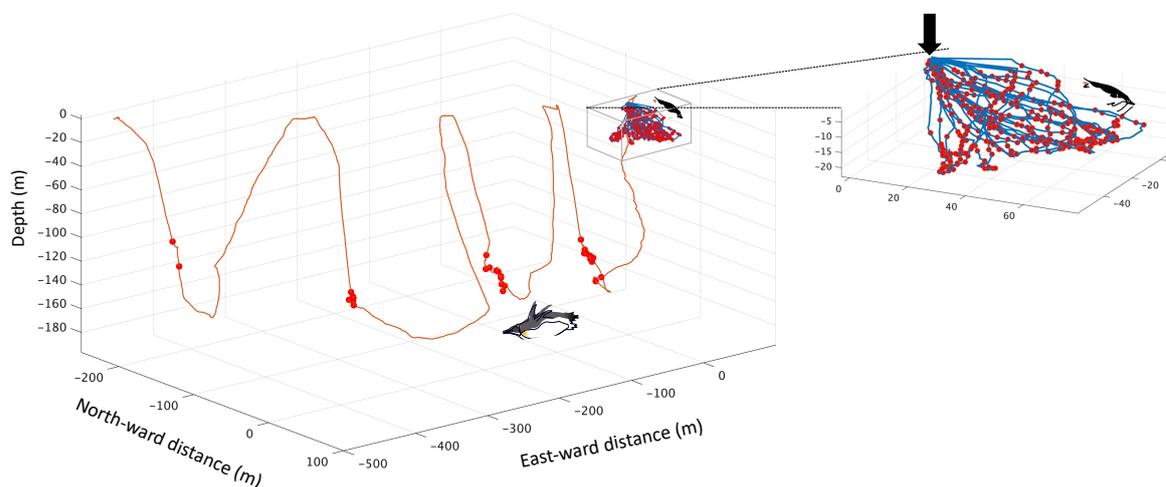


図 4-1. 同一時間内 (20 分間)で両種が利用している空間スケールの違い (オレンジ: キングペンギンの三次元潜水経路, 青: アデリーペンギンの三次元潜水経路)。矢印は海氷上の微小な開放水面から潜水するアデリーペンギンの潜水位置を示す。赤丸は捕食イベントを示す。

Fig. 4-1. Difference in spatial scale utilized by both species within the same time frame (20 minutes). Orange lines indicate the 3-D dive paths of a King penguin. Blue lines indicate the 3-D dive paths of an Adélie penguin. Arrow indicates the diving start point of an Adélie penguin. Red circles indicate the occurrence of feeding events.

謝辞

本研究を進めるにあたり野外調査の計画・実施、データ解析から論文執筆に至るまで終始懇切丁寧なご指導と激励を賜った国立極地研究所・総合研究大学院大学の高橋晃周准教授に深く感謝いたします。東北大学の塩見こずえ助教には、本研究の第2章に関わるデータの提供、データ解析に関する議論を通じて長きにわたって多くのご助力を賜りました。大変お世話になりました。心より感謝申し上げます。本研究の3章に関わる野外調査は、第60次南極地域観測隊のペンギン研究チームの活動の一環として実施されました。現地での調査期間中には、国立極地研究所・総合研究大学院大学の高橋晃周准教授と京都大学の高木淳一助教に研究と生活の両面から多くのご支援を賜りました。厚く御礼申し上げます。また、第60次南極地域観測隊の隊員の皆様、南極観測船しらせの乗員の皆様、国立極地研究所 南極観測センターの皆様には、野外調査の実施全般にわたって多大なるご支援を賜りました。深く御礼申し上げます。東京大学・大気海洋研究所の佐藤克文教授、フランス国立科学研究センターの Charles André Bost 博士および Yves Handrich 博士には投稿論文を丁寧に校閲していただき、多くのご助言を賜りました。厚く感謝いたします。

本博士論文の審査では、東京大学・大気海洋研究所の佐藤克文教授と総合研究大学院大学・統合進化科学研究センターの渡辺佑基教授より貴重なご指導とご助言を賜りました。厚く御礼申し上げます。国立極地研究所・総合研究大学院大学の伊村智教授と國分互彦助教には、本論文の審査では多くのご助言を賜りました。ここに深く感謝いたします。

博士後期課程の研究では、投稿論文の出版、国際学会への参加に関して日本学術振興会令和2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。厚く感謝いたします。

国立極地研究所・総合研究大学院大学の教員と事務職員の皆様、そして総合研究大学院大学の伊藤健太郎博士(現 国立極地研究所 南極観測センター)、島袋羽衣博士(現 明治大学)を始めとする先輩・同期・後輩の皆様には、日頃の学生生活や議論を通じて大変お世話になりました。心より感謝いたします。

最後に、長きにわたる学生生活を温かく見守り、支えてくださった家族に深く感謝いたします。ありがとうございました。

本研究の野外調査は、国立極地研究所南極観測審議委員会生物圏専門部会および国立極地研究所動物実験委員会における動物倫理面での確認と、環境省による南極地域活動計画の確認申請による許可を得て、関係法令を遵守して実施しました。

引用文献

- Adachi T, Costa DP, Robinson PW, Peterson SH, Yamamichi M, Naito Y, Takahashi A (2017) Searching for prey in a three-dimensional environment: hierarchical movements enhance foraging success in northern elephant seals. *Funct Ecol* 31(2) 361-369.
- Ainley DG (2002) *The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change*. Columbia University Press.
- Ainley DG, Ballard G, Jones RM, Jongsomjit D, Pierce SD, Smith Jr, WO., Veloz S (2015) Trophic cascades in the western Ross Sea, Antarctica: revisited. *Mar Ecol Prog Ser* 534 1-16.
- Atkinson A, Siegel V, Pakhomov EA, Jessopp MJ, Loeb V (2009) A reappraisal of the total biomass and annual production of Antarctic krill. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap* 56(5) 727-740.
- Bates D, Mächler M, Bolker BM, Walker SC (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*. 67(1):1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Benhamou S (1992). Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology*, 159(1), 67-81
- Boersma PD, Rebstock GA, Frere E, Moore SE (2009) Following the fish: penguins and productivity in the South Atlantic. *Ecol Monogr* 79(1) 59-76.
- Bonnet-Lebrun AS, Collet J, Phillips RA (2021). A test of the win-stay–lose-shift foraging strategy and its adaptive value in albatrosses. *Anim*

Behav 182 145-151.

Bost CA, Georges JY, Guinet C, Cherel Y, Pütz 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, Zorn T, Le Maho Y, Duhamel G (2002) Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins' diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Mar Ecol Prog Ser* 227:1-61.

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 Adélie penguins. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54(3-4):248-255.

Bost CA, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin JB, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *J Mar Syst* 78(3):363-376.

Bost CA, Cotté C, Terray P, Barbraud C, Bon C, Delord K, et al. (2015) Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nat Commun* 6(1):1-9.

Bovet P & Benhamou S (1988). Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *Journal of theoretical biology*, 131(4), 419-433.

Brierley AS., Fernandes PG, Brandon MA, Armstrong F, Millard NW, McPhail SD., ... & Griffiths G. (2002). Antarctic krill under sea ice:

- elevated abundance in a narrow band just south of ice edge. Science, 295(5561), 1890-1892.
- Brisson-Curadeau É, Handrich Y, Elliott KH, Bost CA (2021) Accelerometry predicts prey-capture rates in the deep-diving king penguin *Aptenodytes patagonicus*. Mar Biol 168(10): 1-10.
- Carroll G, Harcourt R, Pitcher BJ, Slip D, Jonsen I (2018) Recent prey capture experience and dynamic habitat quality mediate short-term foraging site fidelity in a seabird. Proc. Royal Soc. B 285(1883), 20180788.
- CCAMLR (1997) CCAMLR Ecosystem Monitoring Programme: Standard Methods for Monitoring Studies. Commission for the Conservation of Antarctic Marine Resources (CCAMLR), Hobart
- Chappell MA, Shoemaker VH, Janes DN, Bucher TL, Maloney SK (1993) Diving behavior during foraging in breeding Adélie penguins. Ecology 74(4), 1204-1215.
- Charrassin JB, Bost CA, Pütz K, Lage J, Dahier T, Zorn T, Le Maho Y (1998) Foraging strategies of incubating and brooding king penguins *Aptenodytes patagonicus*. Oecologia 114(2):194-201.
- Charrassin JB, Bost CA (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. Mar Ecol Prog Ser 221:285-298.
- Charrassin JB, Kato A, Handrich Y, Sato K, Naito Y, Ancel A, Bost CA, Gauthier-Clerc M, Ropert-Coudert, Le Maho Y (2001) Feeding behaviour of free-ranging penguins (*Aptenodytes patagonicus*) determined by oesophageal temperature. Proc R Soc B 268:151-

157.

Charrassin JB, Le Maho Y, Bost CA (2002) Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Mar Biol* 141(3):581-589.

Cherel Y, Ridoux V (1992) Prey species and nutritive value of food fed during summer to king penguin *Aptenodytes patagonicus* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis* 134(2):118-127.

Cherel Y, Verdon C, Ridoux V (1993) Seasonal importance of oceanic myctophids in king penguin diet at Crozet Islands. *Polar Biol* 13, 355-357.

Collins MA, Xavier JC, Johnston NM, North AW, Enderlein P, Tarling GA, Waluda CM, Hawker EJ, Cunningham NJ (2008) Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biol* 31(7):837-851.

Cotté C, Park YH, Guinet C, Bost CA (2007) Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proc R Soc B* 274(1624):2385-2391.

Everson I (1982) Diurnal variations in mean volume backscattering strength of an Antarctic krill (*Euphausia superba*) patch. *J. Plankton Res* 4(1), 155-162.

Fritz H, Said S, Weimerskirch H (2003) Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. *Proc. Royal Soc. B* 270(1520), 1143-1148.

Gastwirth JL, Gel YR, Wallace Hui WL, Lyubchich V, Miao W, Noguchi K

(2020) Package 'lawstat'. R package version 3.4. <https://CRAN.R-project.org/package=lawstat>.

Goulet P, Guinet C, Swift R, Madsen PT, Johnson M (2019). A miniature biomimetic sonar and movement tag to study the biotic environment and predator-prey interactions in aquatic animals. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 148, 1-11.

Halsey LG, Butler PJ, Blackburn TM. (2006). A phylogenetic analysis of the allometry of diving. *The American Naturalist*, 167(2), 276-287.

Hanuise N, Bost CA, Huin W, Auber A, Halsey LG, Handrich Y (2010) Measuring foraging activity in a deep-diving bird: comparing wiggles, oesophageal temperatures and beak-opening angles as proxies of feeding. *J Exp Biol* 213(22):3874-3880.

Hanuise N, Bost CA, Handrich Y (2013) Optimization of transit strategies while diving in foraging king penguins. *J Zool* 290(3):181-191.

Hulley PA (1981) Results of the research cruise of FRV 'Walter Herwig' to South America. LVIII family Myctophidae (*Osteichthyes*, *Myctophiformes*). *Archiv Fischereiwiss* 42:1-300

Hunt GL, Schneider DC (1987) Scale dependent processes in the physical and biological environment. *Seabirds: feeding ecology and roles in marine ecosystem*. Cambridge University Press, Cambridge, 7-41.

Hunt GL, Mehlum F, Russell RW, Irons D, Decker B, Becker PH (1999) S34. 3: Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In *Proc. 22nd International Ornithological Congress*.

Durban.

Irons DB (1998) Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology* 79(2), 647-655.

Ito K, Watanabe YY, Kokubun N, Takahashi A (2021). Inter-colony foraging area segregation quantified in small colonies of Adélie Penguins. *Ibis* 163(1), 90-98.

Iwata T, Sakamoto KQ, Edwards EWJ, Staniland IJ, Trathan PN, Goto Y, Sato K, Naito Y, Takahashi A (2015) The influence of preceding dive cycles on the foraging decisions of Antarctic fur seals. *Biol Lett*, 11(7), 20150227.

Johnson MP, Tyack PL (2003) A digital acoustic recording tag for measuring the response of wild marine mammals to sound. *IEEE J Ocean Eng* 28(1): 3-12.

Kareiva PG, Odell (1987) Swarms of predators exhibit “preytaxis” if individual predators use area-restricted search. *Am Nat* 130:233-270.

Kawaguchi S, King R, Meijers R, Osborn JE, Swadling KM, Ritz DA, Nicol S (2010) An experimental aquarium for observing the schooling behaviour of Antarctic krill (*Euphausia superba*). *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 57(7-8), 683-692.

Kils U (1982) The swimming behavior, swimming performance and energy balance of Antarctic krill, *Euphausia superba*. SCAR and SCOR, Scott Polar Research Institute. 122 p.

Kokubun N, Takahashi A, Paredes R, Young RC, Sato NN, Yamamoto T,

- Kikuchi DM, Kitaiskaia EV, Ito M, Watanuki Y, Will AP, Lauth R, Romano MD, Kitaysky AS (2018). Inter-annual climate variability affects foraging behavior and nutritional state of thick-billed murre breeding in the southeastern Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 593, 195-208.
- Kotliar NB, Wiens JA (1990). Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 253-260.
- Lagardère JP, Ducamp JJ, Favre L, Dupin JM, Spèrandio M (1990) A method for the quantitative evaluation of fish movements in salt ponds by acoustic telemetry. *J Exp Mar Biol Ecol* 141:221–236
- Lima ID, Olson DB, Doney SC (2002). Biological response to frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments: Biological production and community structure. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 107(C8), 25-1.
- Martin GR, Young SR (1984) The eye of the Humboldt penguin (*Speniscus Humboldtii*): visual fields and schematic optics. *Proc R Soc Lond B* 223:197–222
- Martin GR (1999) Eye structure and foraging in King penguins. *Ibis* 141:444–450
- Mehlum F, Klusek Z, Decker MB (1999) Scale-dependent correlations between the abundance of Brünnich's guillemots and their prey. *J Anim Ecol* 68(1), 60-72.
- Mitani Y, Sato K, Ito S, Cameron MF, Siniff DB, Naito Y (2003) A method

- for reconstructing three-dimensional dive profiles of marine mammals using geomagnetic intensity data: results from two lactating Weddell seals. *Polar Biol* 26, 311-317.
- Mitani Y, Watanabe Y, Sato K, Cameron MF, Naito Y (2004). 3D diving behavior of Weddell seals with respect to prey accessibility and abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 281, 275-281.
- Morris DJ, Ward P, Clarke A (1983) Some aspects of feeding in the Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Polar Biol*, 2, 21-26.
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 4:133-142. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x.
- Nardelli SC, Cimino MA, Conroy JA., Fraser WR, Steinberg DK, Schofield O (2021). Krill availability in adjacent Adélie and gentoo penguin foraging regions near Palmer Station, Antarctica. *Limnology and Oceanography*, 66(6), 2234-2250.
- Narazaki T, Shiomi K (2010) Reconstruction of 3-D path (ThreeD_path). http://japan-biologgingsci.org/home/macro/threed_path/.
- Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging, in “Analysis of Ecological Systems,”(DJ Horn, RD Mitchell, and GR Stairs, eds.).
- Pakhomov EA, Perissinotto R, McQuaid CD (1994) Comparative structure of the macrozooplankton/micronekton communities of the Subtropical and Antarctic Polar Fronts. *Mar Ecol Prog Ser* 111(1):155-169.

- Perissinotto R, McQuaid CD (1992) Land-based predator impact on vertically migrating zooplankton and micronekton advected to a Southern Ocean Archipelago. *Mar Ecol Prog Ser* 80(1):15-27.
- Piatt JF, Harding AM, Shultz M, Speckman SG, Van Pelt TI, Drew GS, Kettle, AB (2007). Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 221-234.
- Pinaud D, Weimerskirch H (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *J Anim Ecol* 76(1), 9-19.
- Pütz K, Bost CA (1994) Feeding Behaviour of Free-Ranging King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Ecology* 75(2):489-497.
- Pütz K, Wilson RP, Charrassin JB, Raclot T, Lage J, Le Maho Y, et al. (1998) Foraging strategy of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) during summer at the Crozet Islands. *Ecology* 79(6):1905-1921.
- Pütz K (2002) Spatial and temporal variability in the foraging areas of breeding king penguins. *The Condor* 104(3):528-538.
- Pütz K, Cherel Y (2005) The diving behaviour of brooding king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from the Falkland Islands: variation in dive profiles and synchronous underwater swimming provide new insights into their foraging strategies. *Mar Biol* 147(2):281-290.
- Proud R, Le Guen C, Sherley RB, Kato A, Ropert-Coudert Y, Ratcliffe N et al. (2021) Using predicted patterns of 3D prey distribution to map king penguin foraging habitat. *Front Mar Sci* 29;8.745200. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.745200>

- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rebstock GA., Abrahms B, Boersma, PD (2022). Site fidelity increases reproductive success by increasing foraging efficiency in a marine predator. *Behavioral Ecology*, 33(4), 868-875.
- Ropert-Coudert Y, Bost CA, Handrich Y, Bevan RM, Butler PJ, Woakes AJ, Le Maho Y (2000a) Impact of externally attached loggers on the diving behaviour of the king penguin. *Physiol Biochem Zool* 73(4):438-444.
- Ropert-Coudert Y, Sato K, Kato A, Charrassin JB, Bost CA, Le Maho Y, Naito Y (2000b) Preliminary investigations of prey pursuit and capture by king penguins at sea. *Polar Biosci* 13:101–112.
- Ropert-Coudert Y, Kato A, Sato K, Naito Y., Baudat J, Bost A, Le Maho Y (2002). Swim speed of free-ranging Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* and its relation to the maximum depth of dives. *Journal of Avian Biology*, 33(1), 94-99.
- Sakamoto KQ, Sato K, Ishizuka M, Watanuki Y, Takahashi A, Daunt F, Wanless S (2009) Can ethograms be automatically generated using body acceleration data from free-ranging birds? *PLoS ONE* 4(4):e5379.
- Sato K, Mitani Y, Cameron MF, Siniff DB, Naito Y (2003) Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. *J Exp Biol* 206:1461-1470.

- Sato K, Charrassin JB, Bost CA, Naito Y (2004) Why do macaroni penguins choose shallow body angles that result in longer descent and ascent durations? *J Exp Biol* 207(23):4057-4065.
- Sato NN, Kokubun N, Yamamoto T, Watanuki Y, Kitaysky AS, Takahashi A (2015) The jellyfish buffet: jellyfish enhance seabird foraging opportunities by concentrating prey. *Biol Lett*, 11(8), 20150358.
- Scales KL, Miller PI, Hawkes LA, Ingram SN, Sims DW, Votier SC (2014) On the front line: Frontal zones as priority at-sea conservation areas for mobile marine vertebrates. *J Appl Ecol*, 51(6), 1575-1583.
- Scheffer A, Trathan PN, Collins M (2010) Foraging behaviour of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) in relation to predictable mesoscale oceanographic features in the Polar Front Zone to the north of South Georgia. *Prog Oceanogr* 86(1-2):232-245.
- Schmidt A, Alard F, Handrich Y (2006) Changes in body temperatures in king penguins at sea: the result of fine adjustments in peripheral heat loss?. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 291(3), R608-R618.
- Schneider (1990) Seabirds and fronts: a brief overview. *Polar research*, 8(1), 17-21.
- Schwaller MR, Southwell CJ, Emmerson LM (2013) Continental-scale mapping of Adélie penguin colonies from Landsat imagery. *Remote Sensing of Environment*, 139, 353-364.
- 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(3):265-270.
- Shiomi K, Narazaki T, Sato K, Shimatani K, Arai N, Ponganis PJ, Miyazaki N (2010) Data-processing artefacts in three-dimensional dive path reconstruction from geomagnetic and acceleration data. *Aquat Biol* 8(3):299-304.
- Shiomi K, Sato K, Ponganis PJ (2012) Point of no return in diving emperor penguins: is the timing of the decision to return limited by the number of strokes? *J Exp Biol* 215(1), 135-140.
- Shiomi K, Sato K, Handrich Y, Bost CA (2016) Diel shift of king penguin swim speeds in relation to light intensity changes. *Mar Ecol Prog Ser* 561:233-243.
- Takahashi A, Dunn MJ, 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. Ornithol.* 32, 47-54.
- Trathan PN, Bishop C, Maclean G, Brown P, Fleming A, Collins MA (2008) Linear tracks and restricted temperature ranges characterise penguin foraging pathways. *Mar Ecol Prog Ser* 370:285-294.
- Watanabe H, Shiomi K, Sato K, Takahashi A, Handrich Y, Bost CA. (2023). King penguins adjust their fine-scale travelling and foraging behaviours to spatial and diel changes in feeding opportunities. *Marine Biology*, 170(3), 29.
- Watanabe YY, Takahashi A (2013) Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proc Natl Acad Sci*

110(6), 2199-2204.

Watanabe YY, Ito M, Takahashi A (2014) Testing optimal foraging theory in a penguin–krill system. *Proc Royal Soc B*, 281(1779), 20132376.

Watanabe YY, Ito K, Kokubun N, Takahashi A (2020) Foraging behavior links sea ice to breeding success in Antarctic penguins. *Sci Adv*, 6(26), eaba4828.

Watanuki Y, Kato A, Mori Y, Naito Y (1993) Diving performance of Adélie penguins in relation to food availability in fast sea-ice areas: comparison between years. *J Anim Ecol* 634-646.

Watanuki Y, Kato A, Naito Y, Robertson G, Robinson S (1997) Diving and foraging behaviour of Adélie penguins in areas with and without fast sea-ice. *Polar Biol* 17, 296-304.

Watanuki Y, Miyamoto Y, Kato A (1999) Dive bouts and feeding sites of Adélie penguins rearing chicks in an area with fast sea-ice. *Waterbirds* 120-129.

Watanuki Y, Kato A, Sato K, Niizuma Y, Bost CA, Le Maho Y, Naito Y (2002) Parental mass change and food provisioning in Adélie penguins rearing chicks in colonies with contrasting sea-ice conditions. *Polar Biol* 25, 672-681.

Watanuki Y, Takahashi A, Sato K (2003) Feeding area specialization of chick-rearing Adélie Penguins *Pygoscelis adeliae* in a fast sea-ice area. *Ibis* 145(4), 558-564.

Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54(3-4):211-223.

- Weimerskirch H., Pinaud D, Pawlowski F, Bost CA (2007). Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the wandering albatross. *The American Naturalist*, 170(5), 734-743.
- Williams TD (1995) *The Penguins.*, Oxford University Press: New York.
- Wilson RP, Wilson MP (1988) Dead reckoning—a new technique for determining penguin movements at sea. *Kieler Meeresforsch* 32:155–158
- Wilson RP, Culik BM, Adelung D, Spairani HJ, Coria NR (1991). Depth utilisation by breeding Adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*, at Esperanza Bay, Antarctica. *Marine Biology*, 109, 181-189.
- Wilson RP, Cooper J, Plötz J. (1992). Can we determine when marine endotherms feed? A case study with seabirds. *Journal of Experimental Biology*, 167(1), 267-275.
- Wilson RP, Pütz K, Bost CA, Culik BM, Bannasch R, Reins T, Adelung D (1993) Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight? *Mar Ecol Prog Ser* 94:101-104.
- Wilson RP (1995) Foraging ecology. In: Williams TD (ed). *The penguins.* Oxford University Press, Oxford. p. 81-106.
- Wilson RP, Ropert-Coudert Y, Kato A (2002) Rush and grab strategies in foraging marine endotherms: the case for haste in penguins. *Anim Behav* 63(1):85-95.
- Wilson RP, Liebsch N, Davies IM, Quintana F, Weimerskirch H, Storch S,

and others (2007) All at sea with animal tracks; methodological and analytical solutions for the resolution of movement. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 54(3-4), 193-210.

Zaselsky VS, Kudrin BD, Poletayev VA, Chechenin SC (1985) Some features of the biology of *Electrona carlsbergi* (Tanning) (*Myctophidae*) in the Atlantic sector of the Antarctic. J Ichthyol 25:163-166.