

亜南極域サウスジョージアにおける
ナンキョクオットセイの
採餌戦略に関する研究

岩田 高志

博士（理学）

総合研究大学院大学
複合科学研究科
極域科学専攻

平成 23 年度
(2011)

亜南極域サウスジョージアにおけるナンキョクオットセイの 採餌戦略に関する研究

目次

序論

1. 海洋高次捕食者の採餌行動を調べる意義	1
2. 海洋高次捕食者の採餌戦略	2
2-1 地域限定探索 (Area-Restricted Search (ARS))	
2-2 様々な時間スケールにおける行動の変化	
3. ナンキョクオットセイの生態	4
4. 本論文の目的・構成	5
図	6

第1章 加速度記録計を用いたナンキョクオットセイの口の開閉の検出

1. 研究の背景と目的	7
2. 方法	9
2-1 野外調査	
2-2 データ解析	
3. 結果	12
3-1 口の開閉の検出	
3-2 口の開閉と体の加速度や潜水プロファイルの関係	
4. 考察	15
4-1 口の開閉の検出	
4-2 口の開閉と体の加速度や潜水プロファイルの関係	

第2章 3 次元遊泳軌跡と口の開閉記録から見たナンキョクオットセイの餌探索行動

1. 研究の背景と目的 3 0

2. 方法 3 3

2-1 野外調査

2-2 データ解析

2-2-1 潜水深度・移動軌跡の解析

2-2-2 潜水バウトを対象とした解析

2-2-2-1 潜水バウト中の口の開閉頻度と潜水バウト終了後の水平直線移動距離の関係

2-2-2-2 連続した潜水における過去 10-90 分間の口の開閉回数とその後の水平直線移動距離および進行方向の変化率（角度）の関係

2-2-2-3 連続した潜水における過去 1-50 回の潜水中の口の開閉回数とその後の水平直線移動距離の関係

2-2-3 1 回の潜水を対象とした解析

2-2-4 潜水中のボトムを対象とした解析

3. 結果 3 9

3-1 採餌トリップ長・遊泳軌跡・口の開閉回数

3-2 潜水バウトスケールにおける口の開閉と遊泳軌跡

3-2-1 潜水バウト中の口の開閉頻度と潜水バウト終了後の水平直線移動距離の関係

3-2-2 過去 10-90 分間の口の開閉回数とその後の水平直線移動距離およびその地点の進行方向の変化率（角度）の関係

3-2-3 過去 1-50 回の潜水中の口の開閉回数とその後の水平直線移動距離の関係

3-3 1 回の潜水スケールにおける口の開閉と遊泳軌跡の関係

3-4 潜水中のボトムスケールにおける口の開閉と遊泳軌跡の関係

4. 考察 4 3

4-1 潜水バウトスケールでの餌探索

4-2 1 回の潜水スケールでの餌探索

4-3 潜水中のボトムスケールでの餌探索

図表 4 7-5 6

第 3 章 餌環境が異なる年間でのナンキョクオットセイの採餌行動の比較

1. 研究の背景と目的 5 7

2. 方法 5 8

2-1 野外調査

2-2 データ解析

3. 結果 6 1

3-1 採餌トリップ長、潜水深度、親の体重、親の体重変化

3-2 1 日あたりの総潜水数、総鉛直ターン数、総水中滞在時間

3-3 潜水中の鉛直ターン頻度

3-4 潜水中のボトムの鉛直ターン間隔

3-5 1 日あたりの鉛直ターンを伴う潜水の割合

4. 考察	6 4
4-1 餌パッチ内の餌遭遇率と餌パッチに遭遇する確率	
4-2 オキアミ資源量の少ない年におけるオットセイの行動	
図表	6 8-7 3
総合考察	7 4
謝辞	7 8
引用文献	8 0
要旨	9 4

序論

1. 海洋高次捕食者の採餌行動を調べる意義

海棲哺乳類や海鳥類などの海洋高次捕食者の採餌行動を調べることは、動物行動学的観点、環境学的観点で重要であると考えられる。動物行動学的観点としては、どのようにして効率的に餌の探索、捕食を行っているかという問題があげられる。肺呼吸をする潜水性海洋高次捕食者には、特徴的な採餌の制約がある。彼らは水中で餌探索や捕食をするので、呼吸をするために水面に出る必要がある。そのため、水中の餌場に滞在できる時間が限られている。また、陸上環境に比べ特徴のない海洋環境で、水平方向だけでなく鉛直方向にも餌を探索する必要がある。さらに彼らは、遊泳エネルギーコストをかけて採餌のために長距離移動する。こうした制約の中でどのように効率の良い採餌を達成しているかが長年、研究者によって注目されてきた。

環境学的観点としては、海棲哺乳類や海鳥類などの海洋高次捕食者の生態が、海洋環境変化にともなう生態系変動の指標として各地で使用されていることがあげられる (Merrick et al. 1997, Reid and Croxall 2001, Croxall et al. 2002, Forcada et al. 2005)。海洋高次捕食者の生態を生態系変動の指標として使用することのメリットとして、様々な栄養段階で現れる生態系中の変動が食物連鎖の上位にある高次捕食者の生態の変化に統合的に反映される点がある。一方、個体数変動や繁殖成績の変化は、高次捕食者が環境の変化に対応して採餌行動を変化させることによって、小さくなる場合があることが示唆されている

(Monaghan 1996)。海洋高次捕食者の採餌行動は環境の変化に敏感に反応することから、生態系変動の指標として特に重要であると考えられる。また、海

棲哺乳類の採餌海域と海洋環境の関係を調べることで、海棲哺乳類の採餌にとって重要な海洋環境特性を特定することも行われている。例えば、ワモンアザラシ *Phoca hispida* の餌探索地域は海氷の分布と関わっていることが示されている (Freitas et al. 2008)。ニュージーランドオットセイ *Arctocephalus forsteri* は、季節的に湧昇流の生じる海域で採餌をすることが示されている (Baylis et al. 2008)。キタオットセイ *Callorhinus ursinus* は、水温躍層の深度帯に潜水することが示されている (Kuhn 2011)。このように、動物の採餌行動と海洋環境特性との関係を詳細に示すことによって、動物の採餌行動の変化がどのような生態系変化を反映するのか明らかにできれば、環境学的側面からも役立つと考えられる。

2. 海洋高次捕食者の採餌戦略

2-1 地域限定探索 (Area-Restricted Search)

最適採餌理論の研究では、動物が純エネルギー獲得速度を最大化するために、どのように餌を探索しどのくらいの時間餌場に滞在するかが長い間注目されてきた。(MacArthur and Pianka 1966, Stephens and Krebs 1986)。また、餌探索に関する理論研究では、捕食者が餌捕食に対応してその後の行動をどのように調整すべきかが予想されてきた (Pyke 1984)。例えば、パッチ状に分布する餌を利用する動物では、餌に遭遇した場合に移動軌跡の方向転換率を増加させ、移動速度を低下させることが効率的であると予測されている (Bovet and Benhamou 1988, Benhamou 1992)。この行動は、一般的に地域限定探索 (Area-Restricted Search) と呼ばれている (Kareiva and Odell 1987)。

陸上の哺乳類や鳥類では、餌捕獲とその時の動物の移動を観察することで、地域限定探索行動をしていたことが示されている（Fortin 2003, Amano and Katayama 2009）。一方、海洋高次捕食者、特に海棲哺乳類において餌獲得やその時の動物の移動軌跡を調べることは、技術的に難しかった。そのため、実際に餌捕食や餌遭遇と移動軌跡の情報を使用して地域限定探索行動を調べた研究例はほとんどない。詳細なスケールでの餌遭遇と遊泳軌跡の情報を用いて行動を調べることができれば、海洋動物がどのように餌探索をしているのか初めて詳細に明らかにすることができると考えられる。

2-2 様々な時間スケールにおける行動の変化

海洋高次捕食者は、様々な時間スケールで行動を変化させていると考えられてきた（Boyd et al. 1997）。個々の潜水スケールでは、潜水時間と潜水間の水面で過ごす時間を合わせた潜水サイクル時間中のパッチ滞在時間を最大化するために行動を変化させていると考えられている（Kramer 1988, Houston and Carbone 1992）。次の時間スケールでは、潜水を連続的に行うこと（潜水バウト）によって、餌の持続的なパッチに滞在する時間を変化させることが示唆されている（Boyd 1996）。次に大きな時間スケールでは、子供（パップ）への授乳サイクル（採餌トリップ長）を変化させると考えられている（Costa and Gentry 1986）。さらに大きな時間スケールでは、繁殖期間を通して自分自身と子供へのエネルギー供給を変化させることが考えられる。このように海洋高次捕食者は、個々の潜水から繁殖期間全体までの様々な時間スケールにおいて、採餌行動を変化させていることが示されてきた。しかし、これまでの研究では、動物がいつどのくらいの餌を獲得したかという採餌行動の研究の基本となる情

報がほとんど調べられてこなかった。実際に、様々な手法によって動物の餌獲得について調べた研究はあるものの、技術的な制約からそれらの手法はあまり広く使われていない（第1章参照）。餌捕食の情報は、それぞれの時間スケールにおいて動物のエネルギー獲得の指標となるだろう。そのため、海洋高次捕食者の餌捕食を詳細に調べることは、最適採餌理論に基づいた動物の行動を知る上で重要であると考えられる。

3. ナンキョクオットセイの生態

ナンキョクオットセイ *Arctocephalus gazella* は、アシカ科、ミナミオットセイ属に属する鰭脚類の一種で、南大洋生態系中の主要な高次捕食者である。ナンキョクオットセイは、12～3月（南半球の夏）に、南緯50度以南の南極域や亜南極域の島々で繁殖をする。オットセイの繁殖様式は一夫多妻制で、子育ては雌のみが行う。授乳期間中の雌のオットセイは、約1週間の海での採餌、2～3日間の繁殖地での授乳を繰り返し行う（Boyd 1999）。南大西洋にあるサウスジョージア・バード島（南緯54度00分、西経38度03分）（図0-1）は、ナンキョクオットセイの最大の繁殖地であり、彼らは、ナンキョクオキアミ *Euphausia superba* を主要な餌とする（Reid and Arnould 1996）。海棲哺乳類の中でもゾウアザラシのような種では、水中で移動、採餌、休息をしているので、海で過ごす時間の多くが水中で費やされる（Le Boeuf et al. 1988, Le Boeuf et al. 1992）。一方オットセイのような種では、海で過ごす時間の多くを水面に滞在する時間に費やしているため、潜水は採餌行動を反映していると考えられてきた（Croxall et al. 1985, Boyd and Croxall 1992）。しかし、水圧の変化から潜水深度を記録するだけでは、動物が実際に餌を捕っているのか、移

動や休息のような採餌以外の行動をしているのかを調べることは難しかった (Hindell et al. 2010)。餌捕食や餌遭遇のような具体的な情報を明らかにすることができれば、オットセイがどのように餌探索をしているかを調べることできるだろう。また、変動する餌環境に対応したオットセイの採餌行動を詳細に捉えることができるだろう。

4. 本論文の目的・構成

以上のような背景をふまえ、本研究では餌遭遇回数や遊泳軌跡の情報を近年開発された最新のデータロガーを用いて調べることで、ナンキョクオットセイの採餌戦略を明らかにすることを目的とした。

本論文は、全3章により構成されている。第1章では、野生下におけるナンキョクオットセイの口の開閉を加速度ロガーの記録から検出する手法を確立する。第2章では、ナンキョクオットセイの口の開閉と3次元遊泳軌跡の情報をを用いて、潜水バウト、1回の潜水、潜水中のボトムの短期間の様々な時間スケールにおけるオットセイの餌探索戦略を明らかにする。第3章では、餌環境が異なった2年間で餌遭遇数や潜水行動の情報を比較することで、変動する餌環境に対応したオットセイの採餌行動を明らかにする。最後に、総合考察として、本研究のまとめをし、さらに今後の課題について述べる。

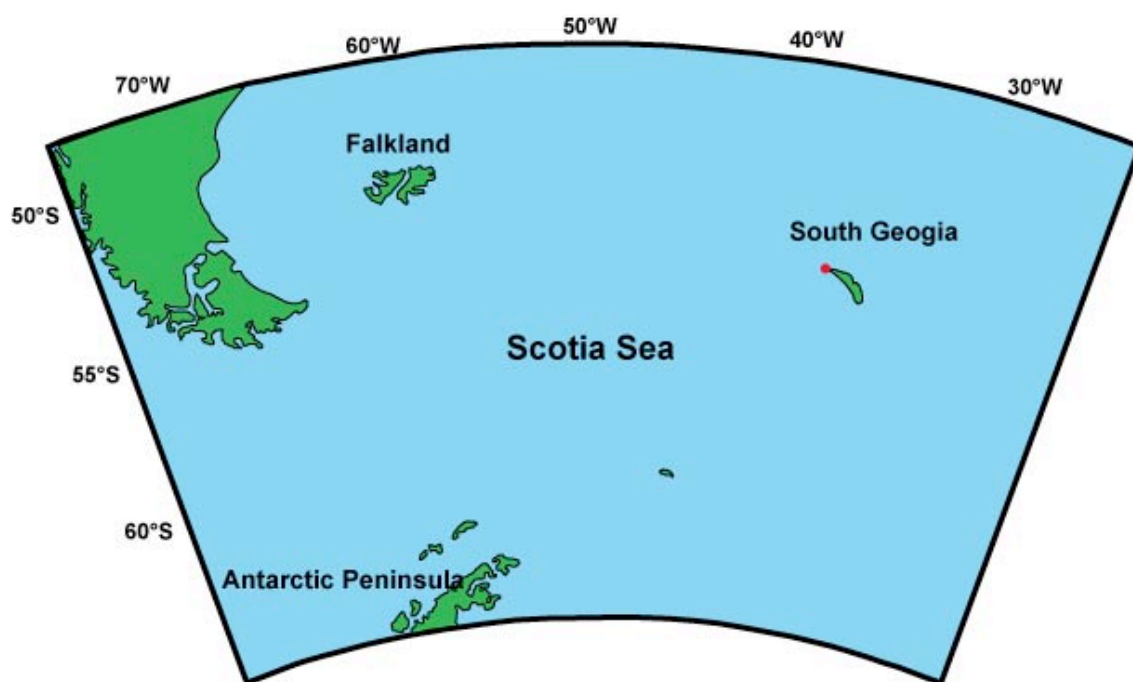


図0-1 サウスジョージア・バード島（南緯54度00分、西経38度03分）の位置。赤い点はバード島の位置を示す。

第1章 加速度記録計を用いたナンキョクオットセイの 口の開閉の検出

1. 研究の背景と目的

海洋高次捕食者の採餌行動に関する知見は、海洋生態系中の彼らの役割や他の種に与える影響を理解するために重要である (Boyd et al. 2006)。しかし、水中で採餌する海洋高次捕食者の直接観察はほとんど不可能で、採餌行動を研究することは難しかった。動物装着型小型深度記録計 (Time-depth recorder (TDR)) の発達に伴い、海洋高次捕食者の潜水行動記録が、水中での採餌行動を推測するために使われてきた (Le Boeuf et al. 1988, Boyd and Croxall 1992)。現在深度記録計は広く使われている。しかし、水圧の変化から潜水深度を記録するだけでは、動物が実際に餌を採っているのか、移動や休息のような採餌以外の行動をしているのかを調べることは難しかった (Hindell et al. 2010)

最近では海洋高次捕食者の捕食に関わるイベントを調べるため、様々な手法が用いられている。胃内温度記録計は、餌を摂取したときに生じる胃内温度の変化を検出することで餌の飲み込みを直接的に記録することが可能であるが、反応速度が遅く時間分解能が低いといった問題がある (Wilson et al. 1992, Austin et al. 2006, Kuhn and Costa 2006)。Inter-mandibular angle sensor (IMASEN) は、口の開閉を検出できるが、アザラシのような口吻の柔らかい動物に対して適用すると、口吻の振動による記録のノイズが大きく、小さな餌を採った際の口の開閉の検出が難しいときがある (Liebsch et al. 2007)。胃内温度記録計と IMASEN はどちらも、野生動物への装着が難しく、詳細な捕食

イベントを決定するのに問題があると言われている (Naito 2007)。また、最近では捕食者がどのような餌食っているかを調べるために、動物装着型のカメラが使用されている (Bowen et al. 2002, Hooker et al. 2002)。この手法は、暗闇の環境下で使用する時フラッシュを用いるため、フラッシュが捕食者や餌生物の行動に影響を与えてしまうという報告がある (Heaslip and Hooker 2008)。

近年、動物の行動を記録するために加速度記録計が使用されている。加速度記録計を海棲哺乳類や海鳥類などの潜水動物の体に取り付けることで、ヒレや翼の動き (ストローク)、ポーポイジングや体軸角度の変化といった動物の体の動きを直接的に計測することが可能である (Yoda et al. 2001, Sato et al. 2003)。最近の研究では、加速度記録計を飼育下のアザラシやアシカの下顎に装着し、口の開閉を調べる試みがなされてきた (Suzuki et al. 2009, Viviant et al. 2010)。この手法は、野外のウェッデルアザラシ *Leptonychotes weddellii* の詳細な採餌行動を調べるのに使われている (Naito et al. 2010)。捕食の成功・不成功を判別できないという難点があるが、この手法はアザラシの捕食に関わる行動について新しい情報をもたらすことが考えられる。

サウスジョージアで繁殖するナンキョクオットセイ *Arctocephalus gazella* は、ナンキョクオキアミ *Euphausia superba* を主要な餌とする海洋高次捕食者の1種である (Reid and Arnould 1996)。これまでの研究では、ナンキョクオットセイの採餌行動を推測するために潜水時間といった潜水深度記録から得られる情報が使用されてきたが (Boyd 1996, Mori and Boyd 2004, Croxall et al. 1985)、それらの推測は潜水深度以外の情報を使用し確認されることはほとんどなかった。そこで本研究では、(1) ナンキョクオットセイの詳細な捕食イベ

ントを口の開閉から推測すること（２）どのような潜水パラメータや体の動きが、ナンキョクオットセイの口の開閉と関連しているかを調べることを目的とした。

２．方法

２-１ 野外調査

野外調査を、2009 年の 1 月から 3 月に、サウスジョージア・バード島にて、授乳期間中の雌のナンキョクオットセイ 10 個体を対象に実施した。Gentry and Holt (1982) の方法に従い、長い（約 2m）ポールの先に取り付けた縄をオットセイの首に掛け捕獲し、専用の保定具を用いてオットセイの動きを抑制した。次に、データロガーをケーブルタイでナイロン生地固定したものを、エポキシ樹脂接着剤を用いてオットセイの毛に取り付けた。データロガーの回収は、オットセイが採餌トリップより戻った際に再捕獲し、ケーブルタイを切断して行った。本研究では 4 種類の様々なセンサを搭載したデータロガー (Little Leonardo Ltd., 東京, 日本) : M190-D2GT (直径×長さ: 15 x 53 mm; 重量 17 g)、W380-PD2GT (21 x 117 mm; 60 g)、W1000L-3MPD3GT (26 x 174 mm; 135 g)、DSL (Digital Still Logger) (カメラロガー) (22 x 135 mm; 82 g) と DSL のフラッシュ (22 x 125mm; 100g) を使用した。D2GT、PD2GT、3MPD3GT といったデータロガーの名前は、それぞれ記録できるセンサのタイプを表しており、D は深度 (Depth)、2G または 3G は 2 軸または 3 軸の加速度 (Gravity)、T は温度 (Temperature)、P は速度 (Propeller)、3M は 3 軸の地磁気 (Magnetism) を意味する。全てのロガーは深度と温度を 1 秒の間隔で記録するように設定した。他のパラメータはロガーにより記録間隔を変えた。

D2GT は surge 軸のみ、または surge 軸と heave 軸の加速度を 32Hz で記録した。PD2GT は遊泳速度を 1Hz または 8 Hz で記録し、surge 軸と heave 軸の加速度を 32 Hz で記録した。3MPD3GT は遊泳速度と 3 軸の地磁気を 1Hz で記録し、surge 軸と heave 軸と sway 軸の加速度を 32 Hz で記録した。DSL は 15 秒または 30 秒間隔で記録した。D2GT を下顎の前方（ロガーの前方部が下顎の先端から 6-10cm 以内の場所）に装着し（図 1-1）、他のロガー全てを肩甲骨の間の背骨の線に沿って背中に装着した。さらに GPS データロガー（Sirtrack Ltd., Havelock North, New Zealand、長さ×幅×高さ: 90 mm x 50 mm x 22 mm; 重量 105 g）を首の後ろに装着した。本研究では、3 つの組み合わせ（D2GT と PD2GT (n=3)、D2GT と 3MPD3GT と GPS (n=4)、D2GT と DSL (n=3)）でロガーを装着した。このうち本章の解析には、顎の動きの検出と体の動きの検出をするために、D2GT と PD2GT と 3MPD3GT の記録を用いた。口の開閉は surge 軸 heave 軸のどちらでも検出可能（Suzuki et al. 2009, Viviant et al. 2010）なので、7 台の D2GT は記録期間を長くするために surge 軸のみを記録するように設定した。残りの 3 台の D2GT は surge 軸と heave 軸の両方を記録するように設定した。D2GT は 72 – 99 時間後に記録開始をするタイマーを設定し、トリップの様々な段階を記録できるようにした。オットセイがトリップから戻ってきたことを知るために VHF 発信器（（長さ 65 mm、幅 29 mm、高さ 12 mm、アンテナ長 240 mm）；重量 40 g, Sirtrack Ltd.）を動物の背中のデータロガーの近くに取り付けた。それぞれのオットセイに装着したデータロガーと VHF の横断面の合計は、オットセイの体の平均横断面積（484 cm²）の 5%以下、データロガーと VHF の総重量はオットセイの平均体重（34.5 kg）の 1%以下であった。この値は、オットセイに対して行

われているデータロガーを使用した過去の研究よりも小さい (Hooker et al. 2002, Boyd et al. 2002, Hooker et al. 2003)。

2-2 データ解析

データロガーにより得られたデータを IGOR Pro version 6.0 (WaveMetrics, Inc., Lake Oswego, OR, USA) および IGOR Pro 上で作動する Ethographer (Sakamoto et al. 2009) を用いて解析した。深度記録計が 2m 以深を記録した時を潜水と定義し、潜水を沈降 (潜水開始から最初の浮上まで)、ボトム (潜水中最初の浮上から最後の沈降まで)、浮上 (最後の沈降から潜水終了まで) の 3 段階に分け解析した (図 1-2)。また、動物がボトム中に沈降から浮上、または浮上から沈降へ方向転換した回数をジグザグ回数と定義した (図 1-2)。採餌行動の日周パターンを解析するために、1 時間毎の潜水回数を 1 日の総潜水回数で割ることによって潜水頻度を算出した。

口の開閉の動きの特性を調べるために、Ethographer を用いて顎と体に装着した加速度記録計に記録された surge または heave の加速度の周期性を解析した。この解析では、Morlet ウェーブ関数を用いた連続ウェーブレット変換によって加速度の原波形から加速度スペクトルを構築した。スペクトルは加速度記録の周期と強度を統合して図として表すことができる。構築したスペクトルから、顎の加速度記録の卓越周波数を決定した。口の開閉は体の動きに比べ速いので、顎の加速度の原波形にハイパスフィルターを用いれば、抽出された高周成分が口の開閉に対応することが飼育下の実験で示されている (Suzuki et al. 2009)。口の開閉を抽出するためのカットオフ周波数に、スペクトルから決定した卓越周波数を適用した。体の素早い動きを検出するために、体に装着した

加速度記録計の surge の加速度に、顎の加速度に用いたものと同様のハイパスフィルターを適用した。

オットセイが休息または一定の速度で遊泳している時、加速度記録計には体軸に沿った重力成分が記録される。この重力成分を用いることで鉛直成分の体軸角度を計算することができる (Sato et al. 2003)。この重力成分は、ローパスフィルターを用いて体の加速度記録から高周波成分を取り除くことによって抽出される。沈降姿勢は負の体軸角度、浮上姿勢は正の体軸角度として示される (Sato et al. 2003)。ローパスフィルターのカットオフ周波数を視覚的に判断し、0.5Hz と設定した。体軸角度の急速な変化 (5 秒以内に 60 度以上、負から正にまたは正から負に変化したとき) を鉛直ターンと定義した。

一般化線形混合モデル Generalized linear mixed models (GLMMs) (ポアソン分布、ランダム効果：切片＝個体) を使用し、口の開閉回数を従属変数とし、潜水段階を固定効果とした。口の開閉回数に対する固定効果である潜水段階の効果の有意性を、口の開閉を固定効果に含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定によって検定した。個体毎に (1) 顎の加速度のピークの回数について、surge 軸と heave 軸との関係を、(2) 口の開閉回数と体の動きや潜水プロファイルに関連したパラメータとの関係を、線形回帰分析を用いて調べた。これらの統計解析は、R software version 2.10.1 (R Development Core team 2010) パッケージ lme4 を使用し行った。本章で記した平均値のばらつきは全て標準偏差 (SD) を意味する。

3. 結果

本研究で対象とした全 10 個体のナンキョクオットセイからデータロガーを

回収した。ロガーを装着したオットセイの採餌トリップ期間 (206.6 ± 75.3 時間 (SD)) は、VHF 発信器のみを装着したオットセイの採餌トリップ期間 (172.4 ± 55.3 時間 (SD)、 $n=19$ 個体、British Antarctic Survey, 2009 unpublished data) と有意な差は見られなかった (one-way ANOVA, $F_{1,28} = 1.95$ $P = 0.17$)。10 個体の顎の surge の加速度記録を取得し、うち 3 個体は heave の加速度記録も取得した。10 個体中 7 個体には背中にも加速度記録計を装着したが、顎と同時に取得できた体の動きの加速度記録は 6 個体で、残りの 1 個体は、データロガーが破損したためデータをダウンロードできなかった。その他に 3 個体ではカメラロガーで画像記録を取得した。しかし、画像記録は解析をする上で暗すぎ、またそれらの映像記録から採餌を示す映像を見つけられなかった。顎の加速度記録が得られた期間は、メモリー容量の制限によって平均 55 ± 20 時間 (SD) で、それぞれの採餌トリップ全体を記録できなかった。記録開始までのタイマーを様々な時間で設定したため、ある加速度記録 (記録期間の 50%以上) はトリップの開始部分 ($n = 4$ 個体：トリップ開始からトリップの 30%まで) を記録し、他の加速度記録はトリップの中間部分 ($n = 4$ 個体：トリップの 30%からトリップの 70%まで)、または終了部分 ($n = 2$ 個体：トリップの 70%からトリップ終了まで) を記録していた。

3-1 口の開閉の検出

深度、顎の加速度、背中中の加速度の時系列記録を取得した (図 1-3)。顎と背中中の加速度信号の周波数スペクトルの時間変化 (以下行動スペクトル) を計算した (図 1-3)。顎の surge の加速度の行動スペクトルにおいて高い強度の信号は、ボトム中に 0.3 秒周期 (約 3Hz) で記録された。しかし体の加速度の

行動スペクトルにおいて同様の信号は記録されなかった。そのため、加速度の高周波成分（3Hz 以上）の動きは顎の動きと考えられた。顎と体の加速度の高周波成分の動きを抽出するために、3Hz のハイパスフィルターを使用した。フィルター適用後、0.5 秒ウィンドウ以内で 5.0m/s^2 以上の絶対値を持つピークを、個体の高周波の動きを示していると考えた（図 1-4）。高周波成分は、顎と背中に同時に記録されていた。顎の surge と heave の加速度波形のピーク強度が、背中の加速度記録よりも大きく鮮明であったため、背中で記録される高周波成分は、顎の動きに関連して生じると思われる（図 1-3）。顎の surge の加速度記録におけるピークは、口の開閉と同様にヘッドストライクと呼ばれる頭部の前方への力強い動き（Skinner et al. 2009）に関連して生じるかもしれないが、顎の heave の加速度記録におけるピークは、口の開閉時にのみ生じると考えられる。ボトム中で、顎の surge 加速度における高周波成分のピークの数、heave の加速度のピークと強く相関していた ($n = 3$ 個体: $y_1 = 0.89x - 0.01$, $r_1^2 = 0.98$, $P_1 < 0.001$ (個体 ID914), $y_2 = 0.97x - 0.39$, $r_2^2 = 0.97$, $P_2 < 0.001$ (ID916), $y_3 = 0.98x + 0.10$, $r_3^2 = 0.94$, $P_3 < 0.001$ (ID917)) (図 1-4)。このことから、surge と heave の顎の加速度記録における高周波成分の多くは、オットセイの口の開閉である可能性が示唆された。それぞれの口の開閉は、捕食または捕食の試みと関連していると思われるが、捕食の成功の有無を確実に区別できるような、顎の加速度のパターンを識別することはできないと考えられた。

1 潜水中の surge の加速度から記録された口の開閉の平均回数は、個体間のばらつきが大きく 10.7 ± 10.4 回 (SD) であった ($n = 10$ 個体、468-3664 潜水)。また、口の開閉を伴う潜水に限ってみると 1 潜水中の口の開閉の平均回数は、

16.7 ± 9.7回 (SD) であった (n = 10個体、270-1152潜水)。口の開閉回数はトリップの開始、中間、終了部分で有意な差はなかった (開始: 5.65 ± 5.63回 (SD), 中間: 10.14 ± 5.09回 (SD), 終了: 21.79 ± 20.99回 (SD), Scheffe's test, $P > 0.2$)。口の開閉は沈降時や浮上時よりもボトム時に多く生じた ($\chi^2 = 109,400$, $P < 0.001$, GLMM) (図 1-5)。ボトム中の口の開閉頻度は深度と関連していなかった (図 1-6)。最も浅い深度帯 (10m以浅) を除き、オットセイは様々な深度帯で一定の割合で口を開閉していた。オットセイは、昼間より夜間の潜水深度が浅く、潜水深度と潜水頻度には日周パターンが見られた (図 1-7)。しかし、ボトム中の口の開閉頻度には日周パターンは見られなかった (図 1-7)。

3-2 口の開閉と体の加速度や潜水プロファイルの関係

口の開閉が検出された潜水では、オットセイは鉛直ターンや素早い (3Hz以上) 体の動きをしていたが、口の開閉が検出されなかった潜水では、それらの行動をほとんどしていなかった (図 1-4)。実際に口の開閉回数は、ボトム時間やジグザグ回数、鉛直ターンの回数、高周波の体の動きといった潜水パラメータや体の動きと有意な正の相関を示した (表 1-1) (図 1-8)。特に、ボトム中の鉛直ターンの回数は、全ての個体で高い決定係数を示した。鉛直ターンは、口の開閉が生じる前後2秒以内に高い確率 (75.4%-96.4%) で生じていた。一方、鉛直ターンの前後2秒以内に口の開閉が生じる確率は、53.3%-71.2%であった。

4. 考察

本章の結果は、口の開閉が顎の加速度記録のピークとして検出できることを示唆した。実際に、高周波成分のピークは顎の加速度に鮮明に観察され、背中の加速度には鮮明に観察されなかった。過去の飼育下の研究では、トド *Eumetopias jubatus* に対し加速度記録計を用いて捕食イベントの79%を正しく抽出することに成功している (Viviant et al. 2010)。口の開閉は潜水のボトム中に多く検出され (図 1-5)、このことは、ナンキョクオットセイがボトム中に主に採餌していることを示唆する先行研究を支持する (Hooker et al. 2002)。

4-1 口の開閉の検出

口の開閉は必ずしも採餌行動に関連しているわけではなく、同種他個体への攻撃のような他の活動が、口の開閉回数を増やしている可能性もあることに注意しなければならない。さらに、口の開閉を記録するだけでは、捕食の成功・不成功を区別できないだろう。この手法にはこうした限界があるが、口の開閉の記録により、海棲哺乳類の餌捕食の試みの頻度の時系列変化をモニターすることが可能となる。海棲哺乳類の餌捕食の試みの時系列変化は、海洋の生息地特徴に関連した彼らの採餌行動を理解するのに使用されるだろう。

ナンキョクオットセイの潜水行動は、夜間に浅い深度帯で頻繁に潜水するという特徴が報告されており (Croxall et al. 1985, Boyd and Croxall 1992)、本研究でも同様の結果が確認された (図 1-7)。潜水深度の日周変化は、オットセイの主要な餌であるナンキョクオキアミの日周鉛直移動に連動していると考えられている (Croxall et al. 1985, Boyd and Croxall 1992)。しかし、本

章の結果では、捕食の指標として考えられるボトム中の1秒あたりの口の開閉回数には、日周パターンや深度と関連した顕著なパターンは見られなかった。

4-2 口の開閉と体の加速度や潜水プロファイルの関係

潜水中の口の開閉と体の動きや潜水プロファイルに関連したパラメータとの間には相関関係が見られた（表 1-1）。口の開閉回数と体の動きや潜水プロファイルの間には線形の相関関係があり、体の動きと潜水プロファイルがナンキョクオットセイの口の開閉の指標として使用できることを示唆する。特に、鉛直ターンの回数は、調査した全てのオットセイにおいて口の開閉と高い決定係数で相関していた（表 1-1）。ナンキョクオットセイは体をひねるツイストやターンをしながらオキアミを捕食するという水中ビデオカメラの映像における断片的な報告や（Boyd et al. 1995）、水族館における過去の研究において、キタオットセイ *Callorhinus ursinus* が餌追跡や餌捕食時に体軸角度を大きく変化させると報告されている（Iwata et al. 2009）。以上の結果は潜水中のオットセイの鉛直ターンが餌遭遇の良い指標となることを示唆する。

本章では、ナンキョクオットセイの口の開閉や鉛直ターンを計測することによって餌捕食の試みあるいは餌遭遇といった捕食に関わる詳細な採餌行動を調べることが可能となることを明らかにした。口の開閉や鉛直ターンを餌遭遇の指標として用いることによって、1 潜水中の餌環境の良し悪しを推定することができるだろう。本章で確立した口の開閉という採餌の指標を用いることによって、第2章では3次元遊泳軌跡と口の開閉回数の情報を用いた餌探索戦略の解明を、第3章では、鉛直ターンを餌遭遇の指標として用いた採餌行動の年間

比較研究を行う。

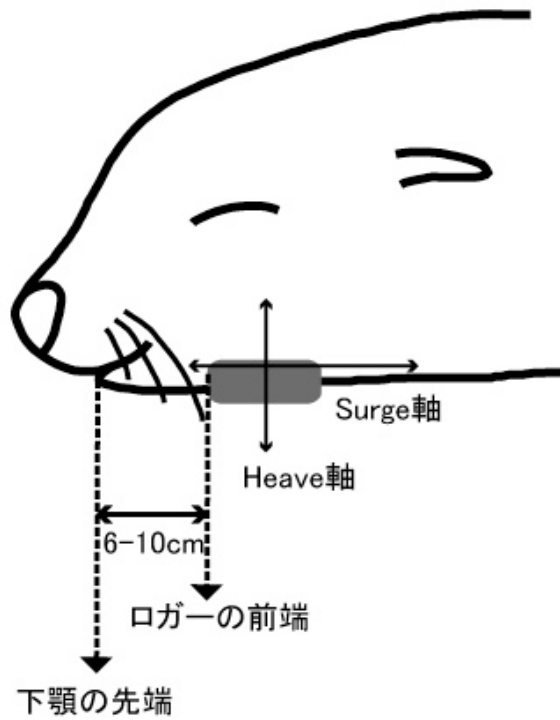


図 1-1 ナンキョクオットセイの下顎への加速度記録計の装着部位。下顎の先端から 6-10 cm にロガーを装着。

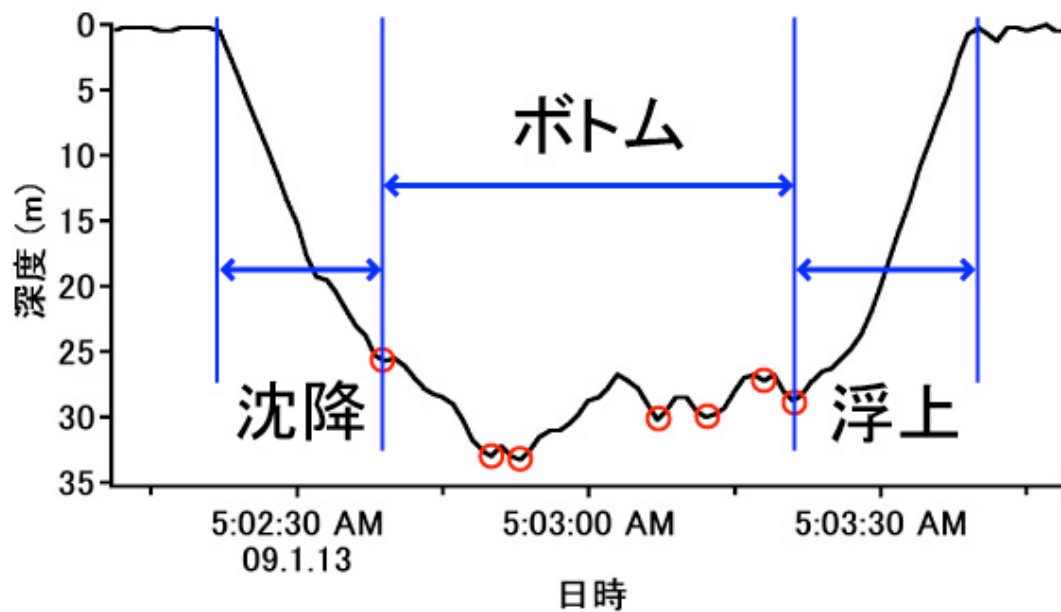


図 1-2 潜水深度記録の解析。潜水開始から最初の浮上までを沈降、潜水中最初の浮上から最後の沈降までをボトム、最後の沈降から潜水終了までを浮上と定義した。赤丸は、深度記録の変化から動物がボトム中に沈降から浮上へ方向転換した時（ジグザグ）を示す。

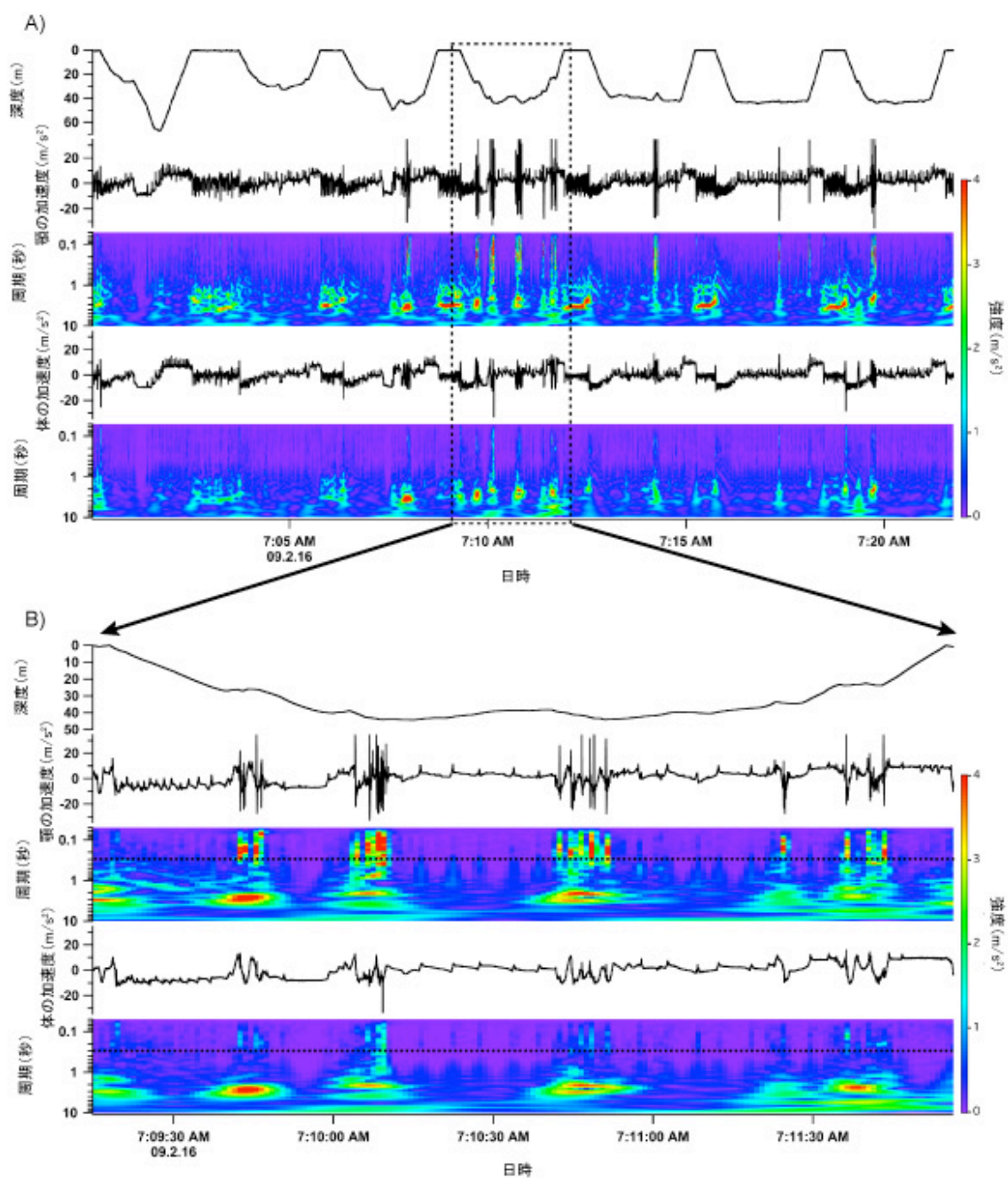


図 1-3 ナンキョクオットセイの潜水記録。(A) オットセイの 7 潜水の記録、
(B) オットセイがボトム中に口を開けた時の 1 潜水の記録。上から潜水深度、
顎の surge の加速度、顎の surge の加速度の行動スペクトル、体の surge の加
速度、体の surge の加速度の行動スペクトルの時系列データ。加速度の行動ス

ペクトル上の点線は 0.3 秒周期を示す。顎の加速度の行動スペクトルには、0.3 秒周期付近に高い強度の信号が記録されているのに対し、体の加速度の行動スペクトルには、同様の信号が記録されていない。

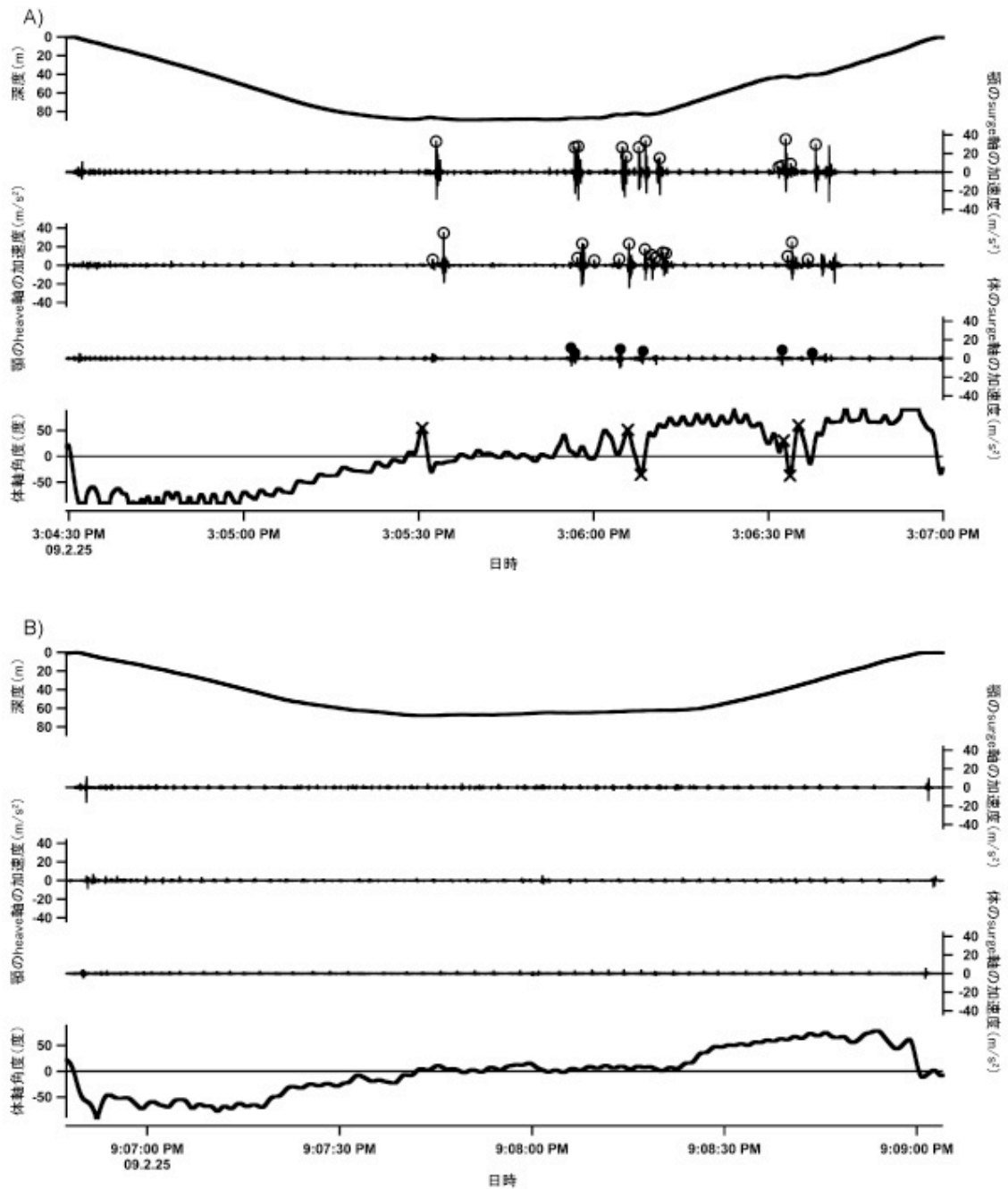


図1-4 ナンキョクオットセイの潜水記録。(A) 口の開閉を伴う潜水、(B) 口の開閉を伴わない潜水。上から潜水深度、ハイパスフィルター (3Hz) 適用後の下顎の surge の加速度、ハイパスフィルター (3Hz) 適用後の下顎の heave の加速度、ハイパスフィルター (3Hz) 適用後の体の surge の加速度、体軸角度の時系列データ。白丸は口の開閉を示す。黒丸は体の加速度の高周波成分、

バツ印は鉛直ターンを示す。口の開閉は、**surge** と **heave** において、同じタイミングで検出されている。口の開閉を伴う潜水では、体の加速度の高周波成分と鉛直ターンが検出されており、一方口の開閉を伴わない潜水では、体の加速度の高周波成分と鉛直ターンどちらも検出されていない。

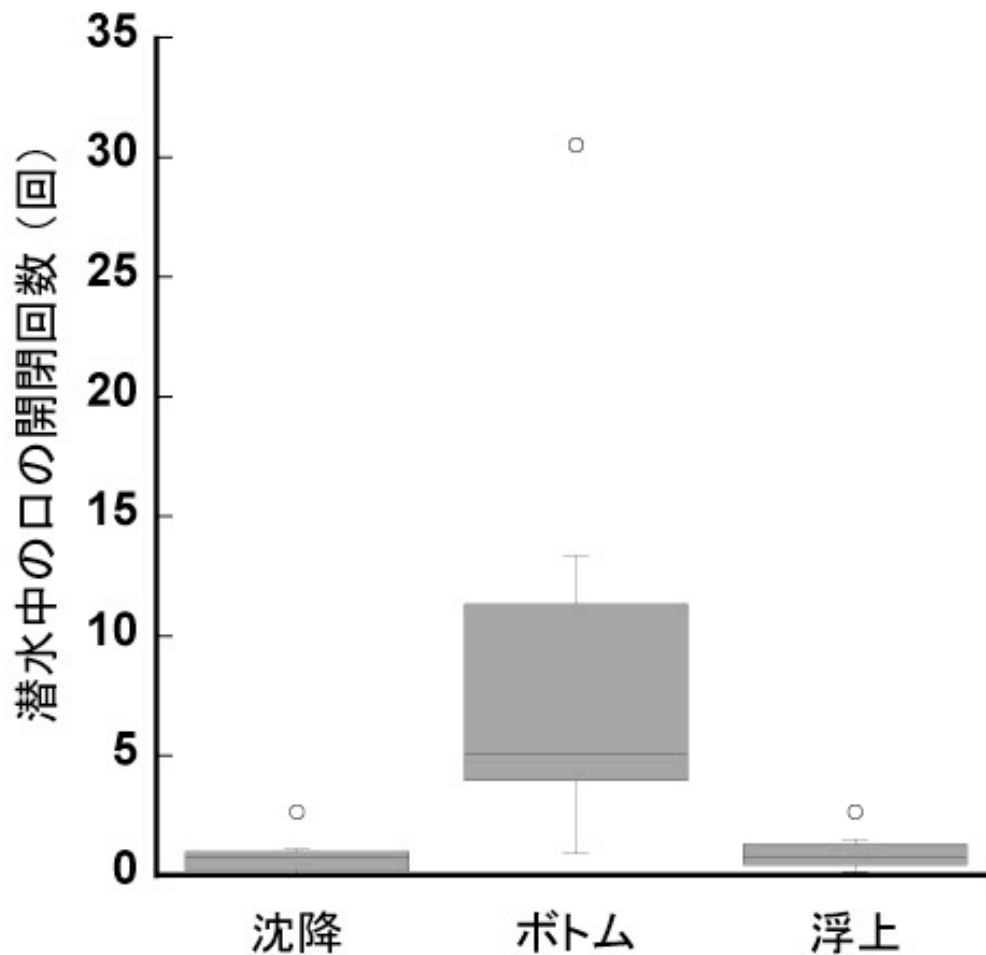


図 1-5 潜分段階と口の開閉回数 (n = 10 個体、468-3644 潜水)。箱中の線は中央値を、上限、下限は四分位値を、バーの上限、下限は最大値、最小値を、丸は四分位範囲の 1.5 倍より大きい外れ値を示す。口の開閉は沈降時や浮上時よりもボトム時に多く生じた。

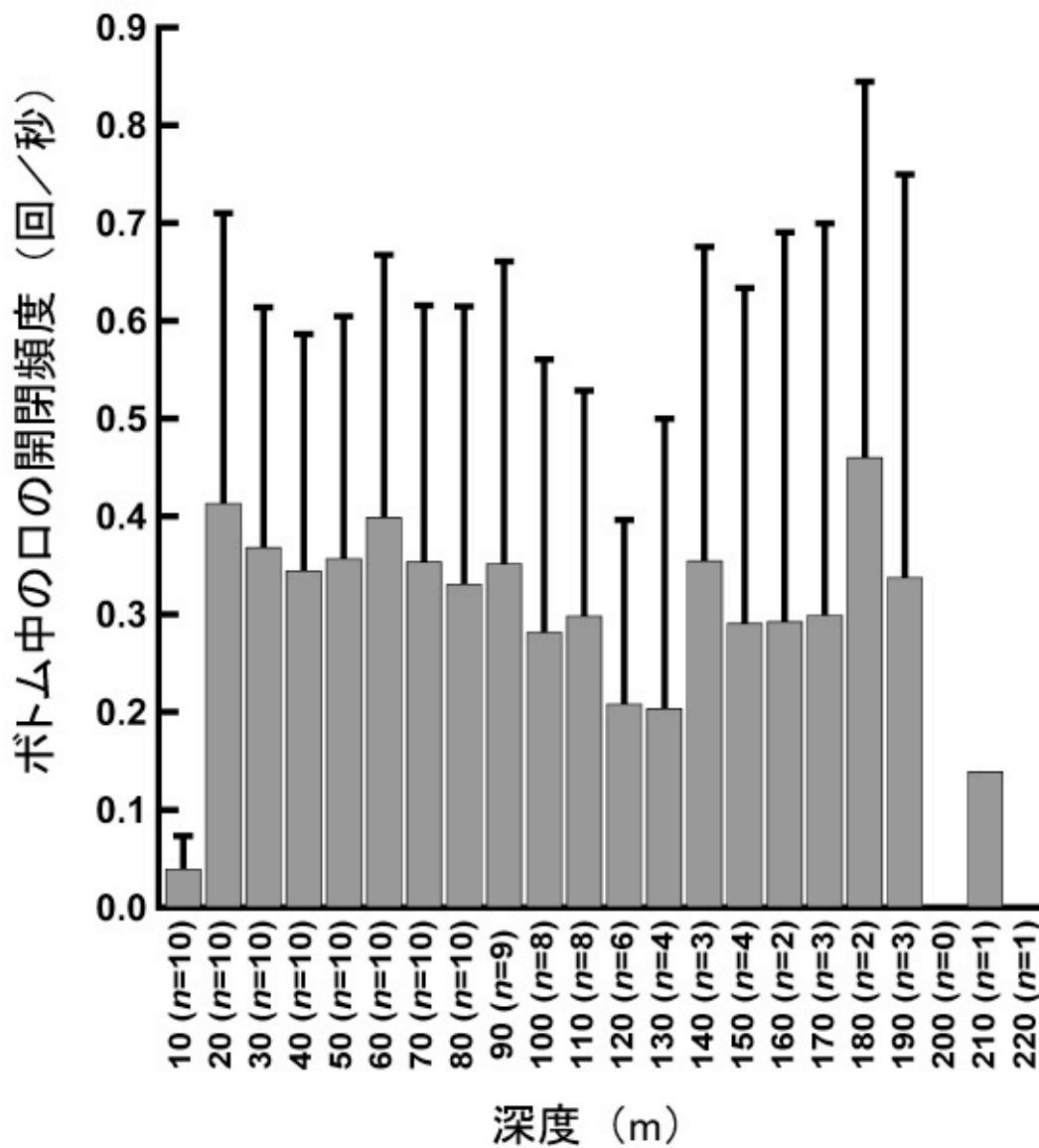


図 1-6 最大潜水深度別のボトム中 1 秒間あたりの口の開閉回数の平均 (n=10 個体)。エラーバーは個体差を示す (SD)。ボトム中の口の開閉頻度は、深度と相関していなかった。

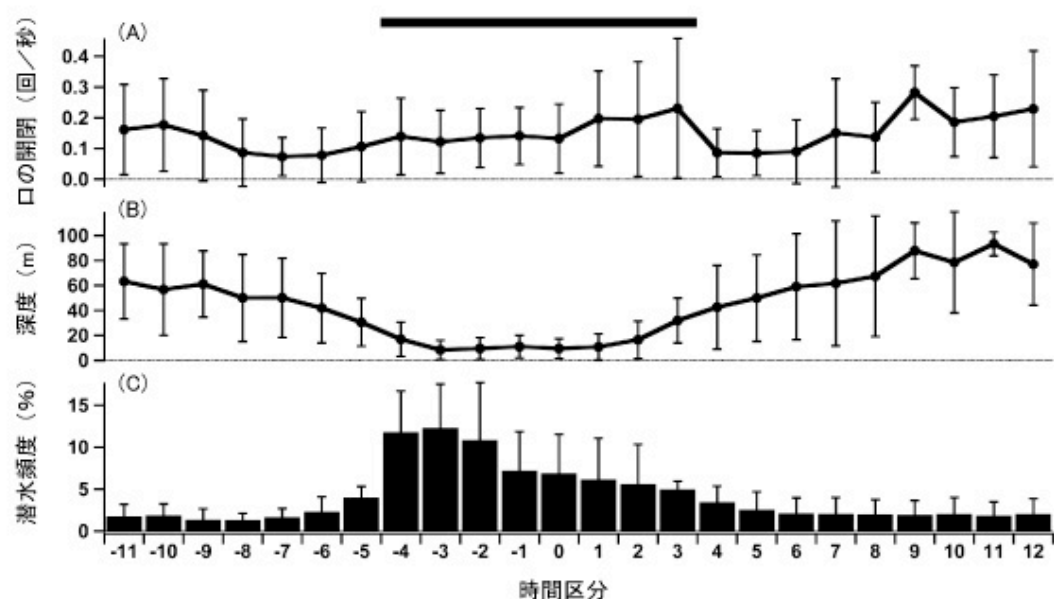


図 1-7 ナンキョクオットセイの口の開閉の割合、潜水深度、潜水頻度の日周変化。(A) ボトム中の 1 秒あたりの口の開閉回数の平均 (サンプル数は時間区分によって異なり ($n = 5-9$ 個体)、ある時間区分に潜水しない個体もいた)。

(B) 平均最大潜水深度。(C) 平均潜水頻度 ($n=9$ 個体)。エラーバーは個体差を示す。時間区分の 0 (協定世界時マイナス 3 時間) は真夜中を、上部の黒いバーは日没から日出の間の夜間を示す。エラーバーは個体差を示している。

平均最大潜水深度は昼間よりも夜間に浅く、平均潜水頻度は昼間よりも夜間に高くなる日周パターンが見られたが、ボトム中の口の開閉頻度には日周パターンは見られなかった。

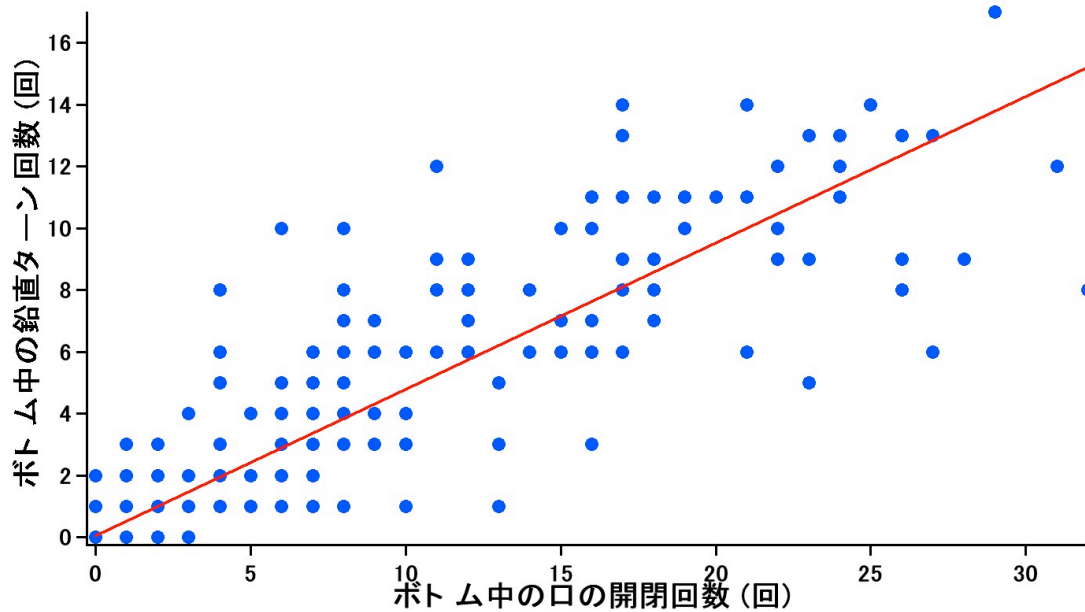


図 1-8 ナンキョクオットセイのボトム中の鉛直ターンの回数とボトム中の口の開閉回数の関係 (Seal ID 914)。ボトム中の鉛直ターンの回数は、ボトム中の口の開閉回数ととても良い相関を示した。

表 1-1 潜水中のボトムの口の開閉回数とボトム時間、ジグザグ回数、鉛直ターン回数、高周波の体の動きの関係。口の開閉

回数は全てのパラメータと有意な相関を示し、中でも鉛直ターン回数は、全ての個体で高い決定係数を示した。

SealID	潜水回数	ボトム時間			ジグザグ回数			鉛直ターン回数			高周波の体の動きの回数		
		回帰式	r^2	P 値	回帰式	r^2	P 値	回帰式	r^2	P 値	回帰式	r^2	P 値
905	1632	$y=0.39+0.39x$	0.764	<0.001	$y=-2.30+2.62x$	0.743	<0.001	$y=0.58+2.96x$	0.773	<0.001	$y=1.61+7.00x$	0.664	<0.001
909	1238	$y=0.90+0.37x$	0.476	<0.001	$y=-1.74+2.63x$	0.533	<0.001	$y=1.51+3.06x$	0.704	<0.001	$y=6.96+4.13x$	0.185	<0.001
912	1482	$y=1.77+0.18x$	0.379	<0.001	$y=-2.36+0.92x$	0.281	<0.001	$y=1.27+2.04x$	0.741	<0.001	$y=6.94+1.36x$	0.110	<0.001
914	2059	$y=-0.10+0.14x$	0.483	<0.001	$y=-0.97+0.85x$	0.448	<0.001	$y=0.15+2.66x$	0.792	<0.001	$y=0.55+6.58x$	0.240	<0.001
915	2882	$y=-0.14+0.64x$	0.812	<0.001	$y=-4.21+4.17x$	0.782	<0.001	$y=1.09+2.91x$	0.725	<0.001	$y=3.87+16.60x$	0.155	<0.001
917	629	$y=0.39+0.14x$	0.446	<0.001	$y=-0.39+0.76x$	0.480	<0.001	$y=0.77+1.66x$	0.765	<0.001	$y=0.62+2.07x$	0.855	<0.001

第2章 3次元遊泳軌跡と口の開閉記録から見た

ナンキョクオットセイの餌探索行動

1. 研究の背景と目的

一般に、餌探索をする動物がとりうる行動として、過去の経験に基づき餌探索努力量を変化させる行動が有効であると考えられる。特に、パッチ状に分布する餌を利用する動物では、餌に遭遇した場合に移動軌跡の方向転換率を増加させ、移動速度を低下させることが餌探索行動の最適化理論から予測されている (Bovet and Benhamou 1988, Benhamou 1992)。この行動は、一般的に地域限定探索 (Area-Restricted Search (ARS)) と呼ばれている (Kareiva and Odell 1987)。陸上の哺乳類や鳥類では、餌捕獲とその時の動物の移動を観察することで、ARS 行動をしていたことが示されている (Fortin 2003, Amano and Katayama 2009)。

一方、海洋高次捕食者、特に海棲哺乳類において餌獲得とその時の動物の移動軌跡の情報を組み合わせて餌探索行動を調べた研究は非常に少ない。海棲哺乳類では、キタゾウアザラシ *Mirounga angustirostris* やミナミゾウアザラシ *Mirounga leonina* のような採餌トリップ長の長い種類において、時空間的に大きなスケール (1 日スケール、数百キロスケール) の餌獲得情報と移動軌跡情報を用いて ARS 行動をしていたことが示されている (Kuhn et al. 2009, Thums et al. 2011)。また、移動軌跡の情報を使用し、方向転換率の増加や移動速度の低下を調べ、動物の餌探索行動を探る試みがなされている。例えば、ワモンアザラシ *Phoca hispida* では、海水の分布域において移動速度の低下が見られたことから、その海域で集中的な餌探索を行っていたことが示唆されて

いる (Freitas et al. 2008)。また、シロナガスクジラ *Balaenoptera musculus* では、オキアミ資源量の増加する時期に移動軌跡の方向転換が多く見られたことから、その時期に集中的な餌探索をしていたと示唆されている (Bailey et al. 2009)。Kuhn et al. (2010) は、繁殖期間中のキタオットセイ *Callorhinus ursinus* において、移動軌跡の湾曲度の増加を指標として餌探索海域を推測した。しかし、移動軌跡の湾曲度から推定された餌探索海域では、キタオットセイはほとんどの時間を海表面で過ごしており、潜水していなかった。従って、Kuhn et al. (2010) は、移動軌跡の湾曲度の増加はキタオットセイの採餌海域を表すのに適していないことと結論づけている。しかし、Kuhn et al. (2010) の研究では、オットセイの位置情報は平均 1 時間に 1 点程度の頻度でしか記録されておらず、もしオットセイがより詳細な時間スケールで集中的な餌探索行動をしていたとしても検出不可能であったと考えられる。このことから、動物の餌探索行動を正確に捉えるためには、より細かい時間スケール (秒単位) で位置情報を取得する必要があると考えられる。

海棲哺乳類の位置情報を示すために、これまで GPS ロガーや ARGOS が用いられてきた (Boyd et al. 2002, Kuhn et al. 2010, Costa et al. 2010)。これらの手法によって、動物の採餌に利用していた海域を数時間スケールで示すことが可能となった。しかし、潜水単位の細かい場所まで示すことはできず、さらに潜水中の行動は潜水深度記録以外わからなかった。最近では、地磁気ロガーを用いることで、潜水動物の 3 次元の遊泳軌跡を 1 秒毎に再構築することが可能となり、動物の水面および水中の詳細な位置情報や行動が示されてきた

(Davis et al. 1999, Mitani et al. 2004)。また、動物の餌探索行動を理解するためには、餌捕獲や餌遭遇に関する情報が必要である。飼育下において、動物

の捕食イベントを検出するために、加速度記録計を用いた口の開閉の検出実験が行われている (Suzuki et al. 2009, Viviant et al. 2010)。この手法は最近になって野外の動物にも適用され、餌遭遇の良い指標となることが示唆されている (Naito et al. 2010, 本論文第 1 章)。

サウスジョージアで繁殖するナンキョクオットセイ *Arctocephalus gazella* は、パッチ状に分布するナンキョクオキアミ *Euphausia superba* を主要な餌としている (Reid and Arnould 1996)。深度記録計を使用した研究から、パッチ状に分布する餌を利用するオットセイは、ある特定の場所で繰り返し潜水をし、その場所の餌パッチの質が落ちると別の場所に移動し再び繰り返し潜水をすることで効率良く採餌していると言われている (Boyd 1996, Mori and Boyd 2004)。しかしこれらの研究では、水平的な移動を計測していないので、オットセイが実際に別の場所に移動していたことが示されていない。ナンキョクオットセイの水平的な移動を調べ、オットセイの採餌海域を示した研究が行われているが、1 秒毎や数分毎の細かい時間スケールでの移動軌跡はわからなかった。また、潜水中にオットセイが餌に遭遇していたかどうかは潜水深度の記録からだけでは推定が難しい。そのため、オットセイの移動軌跡や餌遭遇の情報を得ることができれば、オットセイがどのようにして餌探索をしているのか調べるのが初めて可能になる。オットセイが過去の採餌の経験に基づき餌探索行動を変化させているとしたら、どのくらい前の採餌の経験に基づき行動を決定しているのだろうか。そこで、本章では、ナンキョクオットセイが過去どのくらいの時間スケールでの餌遭遇に基づき餌探索をしているのかを明らかにすることを目的とした。(1) 潜水バウトの時間スケール (Mori et al. (2001) の手法により分けられた連続的に生じる潜水)、(2) 1 潜水サイクルの時間ス

ケール、(3) 1 潜水中のボトムの時間スケールの短期間の様々な時間スケールにおける餌遭遇に対する行動を、3 次元遊泳軌跡の情報と口の開閉の情報を組み合わせることによって調べた。

2. 方法

2-1 野外調査

野外調査については第 1 章に記述した通り、2009 年 1 月から 2 月に、サウスジョージア・バード島にて実施した。本章では、4 個体の授乳期間中の雌のナンキョクオットセイに D2GT と 3MPD3GT を装着した。深度と温度を 1 秒の間隔で記録するよう設定した。他のパラメータはロガーにより記録間隔を変えた。D2GT は surge 軸のみ、または surge 軸と heave 軸の加速度を 32Hz で記録した。3MPD3GT は遊泳速度と 3 軸の地磁気を 1Hz で記録し、surge 軸と heave 軸と sway 軸の加速度を 32 Hz で記録した。D2GT を下顎に装着し（第 1 章 図 1-1 参照）、3MPD3GT を肩甲骨の間の背骨の線に沿って背中に装着した。その他に GPS データロガーを首の後ろに装着した。GPS ロガーは 15 分に 1 回記録するよう設定した。3MPD3GT と D2GT は 52 – 99 時間後に記録開始をするタイマーを設定し、トリップの様々な段階を記録できるようにした。

2-2 データ解析

2-2-1 潜水深度・移動軌跡の解析

データロガーにより得られたデータを IGOR Pro version 6.0 (WaveMetrics, Inc., Lake Oswego, OR, USA)を用いて解析した。GPS データについて、ある

記録点から次の記録点までの推定される平均遊泳速度が、ナンキョクオットセイの最大巡航速度の秒速 2.5m を越える時、GPS データを測位誤差とみなし使用しなかった (Boyd et al. 2002)。潜水を 2.0m より深く潜った時と定義し、深度記録の変化を用いて、潜水開始後の最初に浮上した点から潜水終了前の最後に沈降した点までを「ボトム」とした。潜水終了時間から次の潜水開始時間までを水面滞在時間とした。また、潜水開始の点から次の潜水開始の点までを 1 潜水サイクルとした。顎に取り付けた加速度ロガーの加速度記録から口の開閉を第 1 章の手法により検出した。遊泳軌跡を再構築するために必要な地磁気、深度、速度の記録間隔が 1 秒なので、遊泳軌跡と口の開閉を合わせて解析するために、口の開閉の記録を 1 秒間隔に直した。Narazaki and Shiomi (2009) や Shiomi et al. (2010) の手法を用いて、地磁気から方角、加速度から体軸角度、プロペラ回転数から遊泳速度を算出し、深度記録と合わせて 3 次元遊泳軌跡を再構築した。3 次元遊泳軌跡の再構築は、海流の影響を受け誤差が生じることが示されている (Shiomi et al. 2008)。そのため 3 次元遊泳軌跡の再構築後、GPS データを用いて遊泳軌跡を補正した。3 次元遊泳軌跡の図は MATLAB 2010 (The Mathworks, Natick, MA, USA) を使用し描いた。統計解析は R software version 2.10.1 (R Development Core team 2010) パッケージ lme4 を用いて行った。本研究では、3MPD3GT よりも記録期間が短かった D2GT に合わせた記録期間のみを解析した。また、潜水バウトの長さを決定するために、他 16 個体 (合計 20 個体) の深度記録を使用した。それらは、遊泳軌跡と口の開閉のデータセットが無いいため、餌探索の解析に使用しなかった。

2-2-2 潜水バウトを対象とした解析

2-2-2-1 潜水バウト中の口の開閉頻度と潜水バウト終了後の水平直線移動距離の関係

ある潜水と次の潜水の間の水面滞在時間の差が一定時間（バウト潜水終了規
準：bout-ending criterion (BEC)) 内のとき、それらの潜水を潜水バウトとし
た (Mori et al. 2001)。また、潜水バウトの終了は水面滞在時間の差が BEC 以
上になったときとした (Mori et al. 2001)。潜水バウト中の口の開閉頻度は、
潜水バウト中の口の開閉回数を潜水バウトの時間（潜水時間と水面滞在時間の
合計）で割ったものとした。潜水バウト終了点から次の潜水開始点までを結ん
だ水平直線距離を潜水バウト終了後の水平直線移動距離とした。一般化線形混
合モデル Generalized linear mixed models (GLMMs)（分布：gaussian、ラン
ダム効果：切片＝個体）を使用し、水平直線移動距離について潜水バウト中の
口の開閉頻度の影響の有無を統計的に調べた。水平直線移動距離を従属変数と
し、潜水バウト中の口の開閉頻度を固定効果とした。水平直線移動距離に対す
る固定効果である口の開閉頻度の効果の有意性を、口の開閉頻度を固定効果に
含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定によって検定した。

2-2-2-2 連続した潜水における過去 10・90 分間の口の開閉回数とその後の水平直線移動距離および進行方向の変化率（角度）の関係

平均潜水バウト時間（約 98 分、結果参照）よりも短い時間スケールにおい
て、ある地点からある地点までの水平直線移動距離やある地点での進行方向の
変化率（角度）が、過去何分前からの口の開閉回数の影響を受けているかを調
べるために、遊泳軌跡を 90 分ごとにリサンプリングした。リサンプル地点か
ら過去 10 分ごとに 90 分前までの潜水中の口の開閉回数の合計をそれぞれ算出

した。リサンプル地点からその後 10 分ごとに 90 分後までの地点を結んだ水平直線距離をリサンプル地点からの水平直線移動距離とした（例えば、リサンプル地点から 30 分後の水平直線移動距離は、リサンプル地点から 30 分後の地点を結んだ水平直線距離とした）。GLMMs（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し、過去何分前までの口の開閉回数の合計がリサンプル地点から何分後の水平直線移動距離を最も良く説明するかを統計的に調べた。リサンプル地点から 10-90 分後までの水平直線移動距離を従属変数とし、リサンプル地点から 10-90 分前までの潜水時間と口の開閉回数を固定効果に含むモデルの赤池情報量規準（Akaike's Information Criterion (AIC)）をそれぞれ算出した。AIC の値は、小さい程モデルのあてはまりが良いことを意味する。さらにその中で最もあてはまりの良いモデル（AIC の値が最小のモデル）について、水平直線移動距離に対する固定効果である口の開閉回数の効果の有意性を、固定効果に口の開閉回数を含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定によって検定した。

ある水平面上の点 A (X_p, Y_p) と次の点 B (X_{p+1}, Y_{p+1}) と 2 点先の点 C (X_{p+2}, Y_{p+2}) について、軌跡 AB と軌跡 BC の進行方向の変化率（角度）を以下の式によって求めた。

$$\text{変化率（度）} = \text{ACOS} \left[\left\{ \frac{(X_{p+1} - X_p) \times (X_{p+2} - X_{p+1}) + (Y_{p+1} - Y_p) \times (Y_{p+2} - Y_{p+1})}{\sqrt{(X_{p+1} - X_p)^2 + (Y_{p+1} - Y_p)^2} \times \sqrt{(X_{p+2} - X_{p+1})^2 + (Y_{p+2} - Y_{p+1})^2}} \right\} \right] \times 180 / \pi$$

ACOS はアークコサインを意味する。0 度の時に進行方向が最も変化しており、180 度の時に直線的に移動していることを示す。リサンプル地点とリサンプル

地点の前後 10 分ごとの 10-90 分までの点を用いて、リサンプル地点における進行方向の変化率（角度）をそれぞれ計算した。GLMMs（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し過去何分前までの口の開閉回数の合計がリサンプル地点における進行方向の変化率（角度）を最も良く説明するかを統計的に調べた。リサンプル地点における進行方向の変化率を従属変数とし、リサンプル地点から 10-90 分前までの潜水時間と口の開閉回数を固定効果に含むモデルの AIC を算出した。さらにその中で最もあてはまりの良いモデルについて、リサンプル地点における進行方向の変化率に対する固定効果である口の開閉回数の効果の有意性を、固定効果に口の開閉回数を含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定によって検定した。また、リサンプル地点の前後の点について、時間の半分以上潜水していない点（例えば前後 10 分の点で、潜水時間が 5 分以下の時）は解析に用いなかった。

2-2-2-3 連続した潜水における過去 1-50 回の潜水中の口の開閉回数とその後の水平直線移動距離の関係

潜水後の水平直線移動距離が、何潜水前からの口の開閉回数の影響を受けているかを調べるために、時系列順に潜水記録を 50 潜水ごとに選んだ。選んだ潜水の終了点から次の潜水開始点までを結んだ水平直線距離（例えば 50 番目の潜水終了点から 51 番目の潜水開始点）を潜水後の水平直線移動距離とした。選んだ潜水を過去 1 回の潜水とし、1 潜水ごとに過去 50 回までの潜水中の口の開閉回数の合計と水面滞在時間の合計と潜水時間の合計を算出した。（例えば、過去 10 回の口の開閉回数は、過去 1 回から 10 回までの口の開閉回数の合計とした）。GLMMs（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し、

過去何潜水前までの口の開閉回数の合計が潜水後の水平直線移動距離に影響を与えているのかを統計的に調べた。潜水後の水平直線移動距離を従属変数とし、過去 1-50 回の潜水の水面滞在時間の合計と潜水時間の合計と口の開閉回数の合計を固定効果に含むモデルの AIC を算出した。

2-2-3 1 潜水サイクルを対象とした解析

潜水終了点と次の潜水開始点を結んだ水平直線距離を水平直線移動距離とした。GLMMs（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し、水平直線移動距離について潜水中の口の開閉回数の影響の有無を統計的に調べた。水平直線移動距離を従属変数とし、水面滞在時間と潜水時間と口の開閉回数を固定効果とした。水平直線移動距離に対する固定効果である口の開閉回数の効果の有意性は、口の開閉回数を固定効果に含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定によって検定した。

2-2-4 潜水中のボトムを対象とした解析

ボトム開始点とボトム終了点を直線的に結んだ距離を、実際に遊泳した距離で割ったものをボトム中の 3 次元的な遊泳軌跡の直線度とした。GLMMs（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し、ボトム中の遊泳軌跡の直線度について、ボトム中の口の開閉回数の影響の有無を統計的に調べた。ボトム中の遊泳軌跡の直線度を従属変数とし、ボトム時間とボトム中の口の開閉回数を固定効果とした。遊泳軌跡の直線度に対する固定効果である口の開閉回数の効果の有意性は、口の開閉回数を固定効果に含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定によって検定した。

3. 結果

3-1 採餌トリップ長・遊泳軌跡・口の開閉回数

4 個体全てのオットセイからロガーを回収した。しかし、1 個体から回収された 3MPD3GT と GPS ロガーは物理的に破損しており、記録は使えなかった。そのため本研究では、3 個体の口の開閉と遊泳軌跡について解析した。

データロガーを装着した 3 個体の平均採餌トリップ長 (125.8 ± 39.3 時間 (SD)) は、VHF 発信器のみを装着した 19 個体 (BAS 未発表データ) の平均採餌トリップ長と差は見られなかった (172.4 ± 55.3 時間 (SD) ; One-way ANOVA, $F(1, 21) = 1.94$, $P = 0.18$)。

GPS ロガーは 15 分ごとに記録を取るよう設定したが、実際に得られた記録は少なく、平均 5.0 ± 3.5 時間 (SD) ($n = 3$ 個体) に 1 回の頻度であった。得られた記録が少なかった理由として、オットセイが水面にいる間に、GPS ロガーが衛星情報を捕捉するまでにかかる時間が長かったことが考えられる。3MPD3GT から得られた遊泳軌跡を GPS ロガーの記録と照合することで、1 時間に約 1036 ± 145 m (SD) ($n = 3$ 個体) の誤差を補正した (図 2-1)。

潜水終了点から次の潜水開始点までの水面滞在中の水平直線移動距離の平均は 52.5 ± 13.8 m (SD) ($n = 3$ 個体)、潜水あたりの平均の口の開閉回数は 7.3 ± 3.0 回 (SD) ($n = 3$ 個体)、平均潜水時間は 51 ± 28 秒 (SD) ($n = 3$ 個体) であった。

3-2 潜水バウトスケールにおける口の開閉と遊泳軌跡

3-2-1 潜水バウト中の口の開閉頻度と潜水バウト終了後の水平直線移動距

離の関係

潜水バウト終了基準となる時間 (BEC) は、316 秒であった。20 個体の潜水バウトの平均時間は、 98 ± 164 分 (SD) ($n = 672$ 潜水バウト (20 個体)) となり、餌探索の解析に用いた個体の潜水バウトの平均時間は、 99 ± 198 分 (SD) ($n = 59$ 潜水バウト (3 個体)) となった。潜水バウト中の口の開閉頻度と潜水バウト終了後の水平直線移動距離には関係が見られなかった (GLMMs, $P = 0.79$, $n = 3$ 個体) (図 2-2)。また、90 分以上の潜水バウト ($n = 14$ 潜水バウト (3 個体)) に限って、潜水バウト中の口の開閉頻度と潜水バウト終了後の水平直線移動距離の間の関係を調べたところ、それらにも関係は見られなかった (GLMMs, $P = 0.94$, $n = 3$ 個体) (図 2-2)。

3-2-2 過去 10-90 分間の口の開閉回数とその後の水平直線移動距離およびその地点の進行方向の変化率 (角度) の関係

遊泳軌跡を 90 分毎にリサンプルした結果、3 個体で合計 25 のリサンプル地点が抽出された。GLMMs を用いて、リサンプル地点から 10-90 分後までの水平直線移動距離を従属変数とし、リサンプル地点から 10-90 分前までの潜水時間と口の開閉回数を固定効果に含むモデルの AIC をそれぞれ算出した。その結果、リサンプル地点から 10 分後までの水平直線移動距離を従属変数とし、リサンプル地点から 10 分前までの潜水時間と口の開閉回数を固定効果としたモデルが最も低い AIC の値を示した (表 2-1)。また、リサンプル地点から 10 分後までの水平直線移動距離に対して 10 分前までの口の開閉回数が統計的に有意な効果をもつか、固定効果に口の開閉回数を含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定によって検定した。その結果、リサンプル地点から 10 分後ま

での水平直線移動距離は、リサンプル地点から 10 分前までの口の開閉回数と負の直線的関係を示した (GLMMs, $P < 0.001$, $n = 3$ 個体, 25 リサンプル点) (図 2-3)。リサンプル地点の前後 10 分に限れば、時間の半分以上潜水している点が多いため、解析に使用可能なリサンプル地点の数は増える。加えたリサンプル地点を合わせて、モデルの尤度比検定を行った結果、リサンプル地点から 10 分後までの水平直線移動距離は、リサンプル地点から 10 分前までの口の開閉回数と負の直線的関係を示した (GLMMs, $P < 0.001$, $n = 3$ 個体, 39 リサンプル地点) (図 2-3)。

GLMMs を用いて、リサンプル地点における進行方向の変化率を従属変数とし、リサンプル地点から 10-90 分前までの潜水時間と口の開閉回数を固定効果に含むモデルの AIC をそれぞれ算出した。その結果、リサンプル地点から 10 分前までの潜水時間と口の開閉回数を固定効果としたモデルが最も低い AIC の値を示した (図 2-4)。また、リサンプル地点における進行方向の変化率に対して 10 分前までの口の開閉回数が統計的に有意な効果をもつか、固定効果に口の開閉回数を含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定によって検定した。その結果、リサンプル地点における進行方向の変化率とリサンプル地点から 10 分前までの口の開閉回数には関係が見られなかった (GLMMs, $P = 0.67$, $n = 3$ 個体, 25 リサンプル点) (図 2-5)。リサンプル地点の前後 10 分に限れば、時間の半分以上潜水している点が多いため、リサンプル地点を加えることができる。加えたリサンプル地点を合わせて、モデルの尤度比検定を行った結果、リサンプル地点の進行方向の変化率とリサンプル地点から 10 分前までの口の開閉回数には関係が見られなかった (GLMMs, $P = 0.81$, $n = 3$ 個体, 39 リサンプル地点) (図 2-5)。

3-2-3 過去 1-50 回の潜水中の口の開閉回数とその後の水平直線移動距離の関係

過去 1-50 回の潜水中の口の開閉回数とその後の水平直線移動距離との関係を調べるために、まずこの解析に使用する潜水を 50 潜水おきに 76 個選んだ。GLMMs を用いて、潜水後の水平直線移動距離を従属変数とし、過去 1-50 回の潜水の合計水面滞在時間と合計潜水時間、口の開閉回数の合計を固定効果に含むモデルの AIC をそれぞれ算出した。その結果、過去 1 回の潜水の口の開閉回数と潜水時間の固定効果を含んだモデルが最も低い AIC の値を示した (図 2-6)。

3-3 1 潜水サイクルのスケールにおける口の開閉と遊泳軌跡の関係

1 潜水サイクルの平均時間は 2.5 ± 0.8 分 (SD) ($n = 3$ 個体、646-1655 潜水) であった。GLMMs を使用し、1 回の潜水中の口の開閉回数と潜水後の水平直線移動距離の関係を調べた。その結果、潜水後の水平直線移動距離は、潜水中の口の開閉回数と負の直線的関係を示した (GLMMs, $P < 0.01$, $n = 3$ 個体) (図 2-7)。また、少なくとも 1 回以上の口の開閉が記録された潜水の 80% は、潜水後の水平直線移動距離が 35 m 以内であった。

3-4 潜水中のボトムスケールにおける口の開閉と遊泳軌跡の関係

ボトム時間の平均時間は 38 ± 11 秒 (SD) ($n = 3$ 個体、372-1225 潜水) であった。オットセイは口の開閉を伴う潜水では口の開閉を伴わない潜水よりも、頻繁に方向転換をしていた (図 2-8)。GLMMs を使用し、潜水中のボトムの

口の開閉回数とボトムの遊泳軌跡の直線度の関係を調べた。その結果、オットセイの潜水中のボトムの遊泳軌跡の直線度は、口の開閉回数と負の直線的関係を示した (GLMMs, $P < 0.001$, $n = 3$ 個体) (図 2-9)。

4. 考察

オットセイの口の開閉回数を餌遭遇の指標とし、遊泳軌跡の直線度や水平直線移動距離を餌探索の指標とした時、本章の結果は、ナンキョクオットセイが 1 回の潜水や 10 分以内の短い時間スケールの餌遭遇回数に基づき、餌探索行動を変化させていることを示唆する。

4-1 潜水バウトスケールでの餌探索

ナンキョクオットセイの潜水バウト中の口の開閉頻度と潜水バウト終了後の水平直線移動距離には関係が見られなかった。潜水バウトスケールでは、ナンキョクオットセイは、餌遭遇率に関係した餌探索行動をしていなかったことを示唆する。

次に、1 回の潜水バウトより短い時間スケールにおける餌探索行動については、ナンキョクオットセイの 10 分あたりの水平直線移動距離は、過去 10 分間の口の開閉回数と負の直線的関係を示した (図 2-3)。10 分間程度の短い時間スケールにおいては、ナンキョクオットセイは過去の餌遭遇回数に反応し餌探索行動を変化させていたことを示唆する。短い時間スケールでは餌の分布の変化が少ないことが予想されるので、餌遭遇回数に反応して餌探索行動を変化させる行動が有効に機能しうると考えられる。一方、潜水バウトスケールや 10 分以上の時間スケールでは餌遭遇率や餌遭遇回数に関係した餌探索行動が見ら

れなかったという結果は、比較的長い時間スケールになると餌の分布の予測が難しいことを反映しているかもしれない。

最適採餌理論の研究によれば、パッチ状の餌を利用する動物は、効率良く餌と遭遇するために餌捕獲後に遊泳軌跡の湾曲度を増加させたり、移動速度を低下させたりすることによって特定の地域で餌探索時間を増やす地域限定探索 (ARS) と呼ばれる餌探索行動をすることが予想されている。これまで、海棲哺乳類においても 1 日スケールや採餌トリップスケールの長い時間スケールにおいては、ARS 行動が確認されている。ハイイロアザラシ *Halichoerus grypus* において、捕食イベントの生じたトリップでは、捕食イベントの生じなかったトリップよりも軌跡の角度変化が大きかったことが示されている (Austin et al. 2006)。キタゾウアザラシでは、トリップ期間中の捕食イベントの多い日に、移動速度の低下が示されている (Kuhn et al. 2009)。これらの研究では、1 日あたり 3-5 回の位置情報の記録を使用し移動軌跡を示している。また、捕食イベントは、胃内温度記録から検出しているため、時間分解能が低い (1 時間以上) ことが考えられる (Kuhn and Costa 2006, Austin et al. 2006)。そのため、これらの研究では、動物の餌遭遇後の遊泳軌跡の変化を数秒から数分の時間スケールで詳細に示すことができなかった。本研究は、10 分間程度の時間スケールにおいて、ナンキョクオットセイが過去の口の開閉回数に対しその後の水平直線移動距離を変化させていたことを示した。一方、口の開閉回数と進行方向の変化率には関係がなかった。10 分間程度の時間スケールにおいては、ナンキョクオットセイが、進行方向を変化させるのではなく、移動速度を低下させることで ARS 行動をしていたことを示唆する。

さらに、潜水後の水平直線移動距離と過去 1-50 回の口の開閉回数との関係か

ら、オットセイの餌探索行動は、過去の潜水の中でも直前の潜水での口の開閉回数の影響を強く受けていることが明らかになった（図 2-6、図 2-7）。ナンキョクオットセイは過去数回の潜水の経験ではなく、直前の潜水の餌遭遇回数によって、潜水終了後の水面における移動距離を決定している可能性を示唆する。1 潜水の平均時間（51 秒）や 1 潜水サイクルの平均時間（2.5 分）は、10 分間よりも短い。ことから、10 分間程度の時間スケールにおいて見られたオットセイの ARS 行動は、直前の 1 潜水の餌遭遇回数を反映していると考えられる。

4-2 1 潜水サイクルのスケールでの餌探索

1 回の潜水後の水平直線移動距離は、1 回の潜水中の口の開閉回数と負の直線的関係を示した（図 2-7）。1 潜水サイクルのスケールでは、ナンキョクオットセイは、餌遭遇の無い潜水もしくは餌遭遇の少ない潜水の後に、離れた別の場所へ移動し潜水していた可能性、または餌遭遇の多い潜水の後に、近くの場所で潜水をしていた可能性を示唆する。目視により餌捕食をしていることが確認されている時のハンドウイルカ *Tursiops truncatus* は、一定の範囲（約半径 300m）で餌探索していることが示されている（Bailey and Thompson 2006）。本研究において、少なくとも 1 回以上の口の開閉回数が記録された潜水の 80%の潜水後の水平直線移動距離が約 35m であったことから、オットセイは比較的狭い範囲（数十 m スケール）で餌探索していたことを示唆する。

4-3 潜水中のボトムスケールでの餌探索

潜水中のボトムの遊泳軌跡の直線度は、口の開閉回数と負の直線的関係を示

した（図 2-9）。ボトムスケールにおいては、ナンキョクオットセイは、餌遭遇後に移動軌跡を湾曲させる（非直線的に移動する）ことで、餌に遭遇した近くの場所に留まり餌探索していたことを示唆する。

本章では、潜水バウトスケール、1 潜水サイクルのスケール、潜水中のボトムのスケールの短期間の様々な時間スケールにおけるナンキョクオットセイの餌探索行動を調べた。特に本研究結果は、数秒から数分スケールの餌遭遇に対する海洋高次捕食者の餌探索行動を明らかにした初めての研究である。短期間の様々な時間スケールにおける餌探索行動を調べたことによって、ナンキョクオットセイが餌遭遇時に湾曲度を上げることで餌探索の効率を上げ、過去 1 回の潜水や過去 10 分間の短い時間スケールにおいての餌遭遇回数に反応し餌探索行動を変化させていたことを示唆することができた。

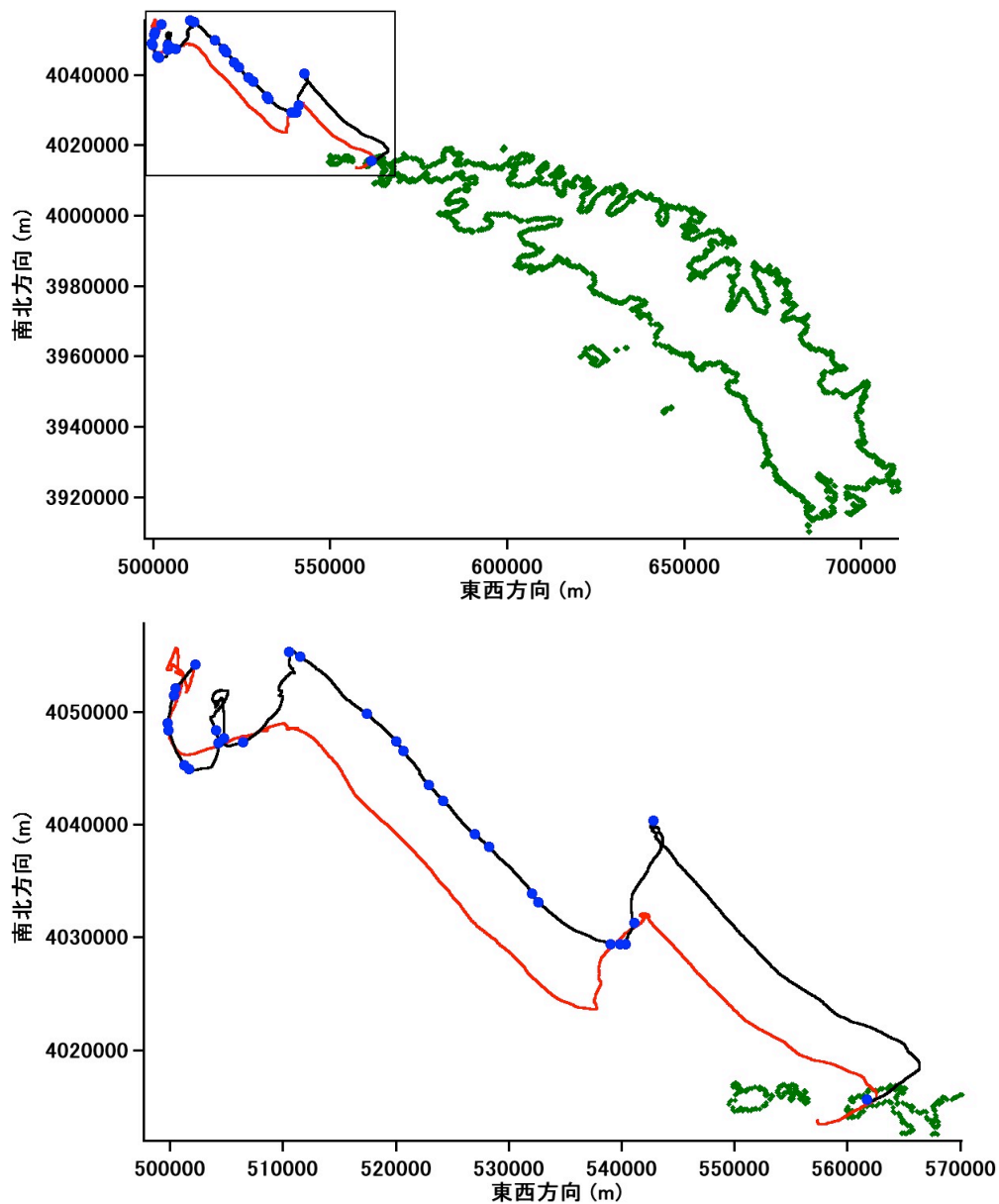
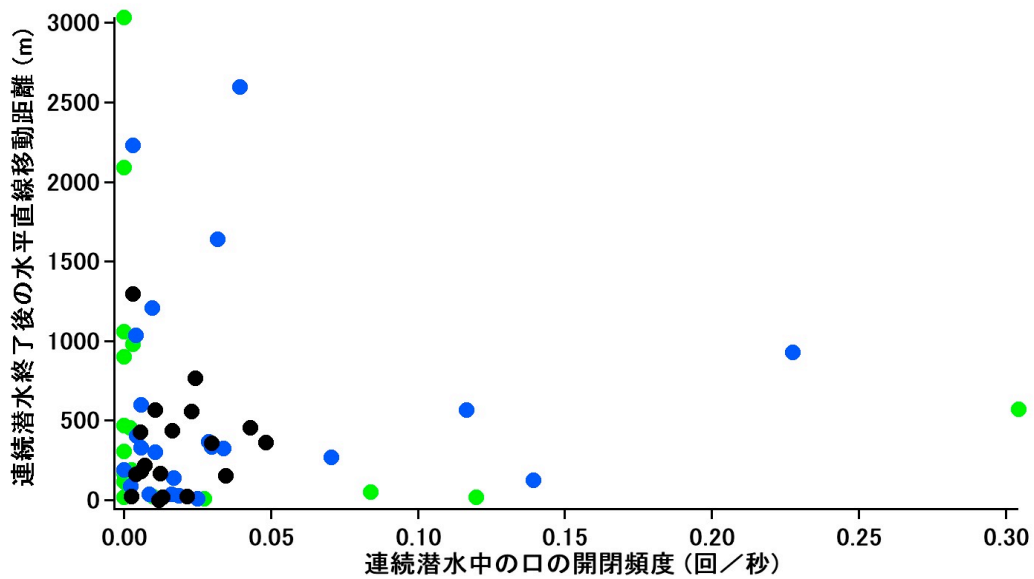


図 2-1 ナンキョクオットセイの遊泳軌跡（個体 ID905）。赤線は 3MPD3GT から得られた軌跡を示す。青丸は GPS から得られた位置情報を示す。黒線は 3MPD3GT から得られた軌跡を GPS の位置情報を用いて補正したものを示す。緑色はサウスジョージア（調査地）を示す。下は上の遊泳軌跡（四角で囲まれた部分）を拡大した図。GPS の位置情報を用いて、1 時間あたり約 1036 ± 145 m の誤差を補正した。

(A)



(B)

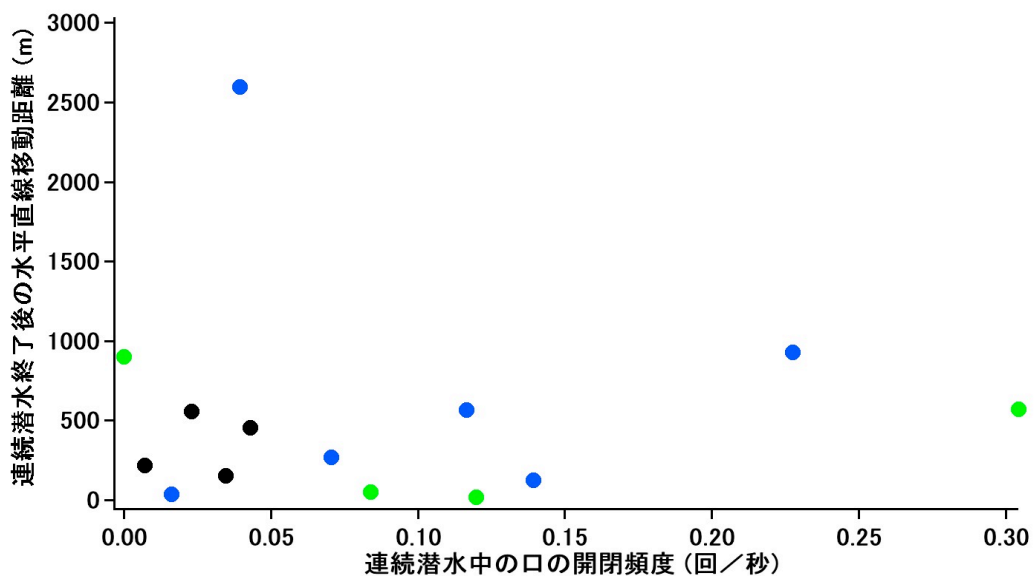
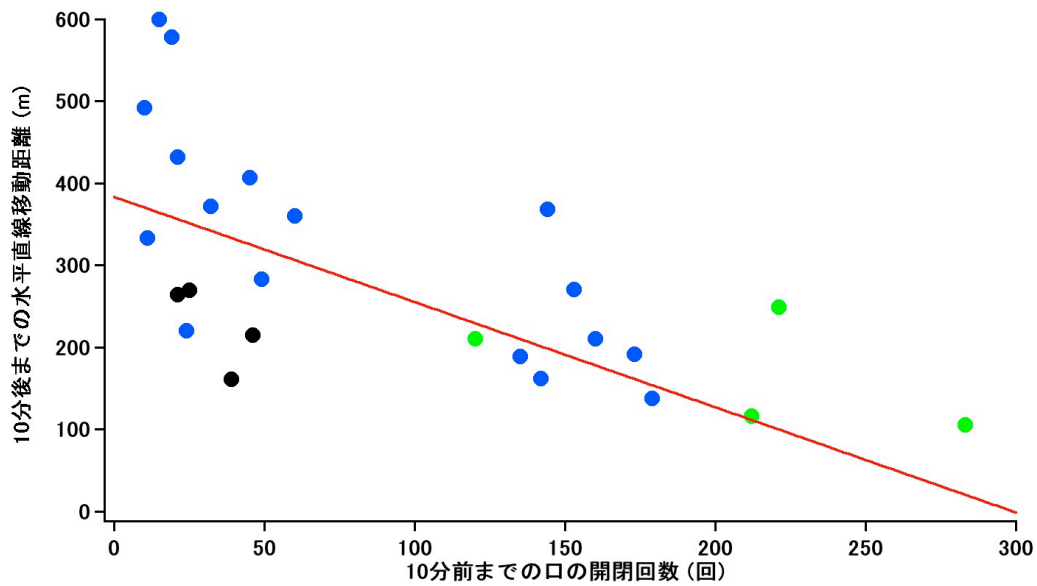


図 2-2 ナンキョクオットセイの潜水バウト中の口の開閉頻度と潜水バウト終了後の水平直線移動距離の関係。(A) 全ての潜水バウト (n = 59 潜水バウト)
(B) 90 分以上の潜水バウト (n = 14 潜水バウト)。色の違いは個体の違いを表す。潜水バウト中の口の開閉頻度と潜水バウト終了後の水平直線移動距離には関係が見られなかった。

(A)



(B)

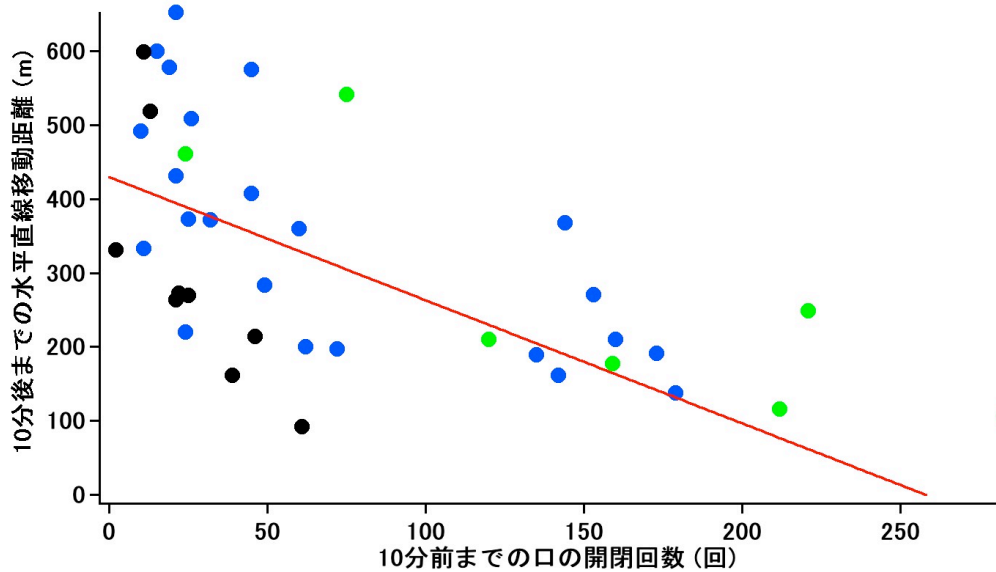


図 2-3 リサンプル地点から 10 分前までの口の開閉回数とリサンプル点から 10 分後までの水平直線移動距離の関係。(A) 25 個のリサンプル地点。(B) 39 個のリサンプル地点。色の違いは個体の違いを表す。リサンプル地点から 10 分後までの水平直線移動距離は、リサンプル点から 10 分前までの口の開閉回数と負の直線的関係を示した。

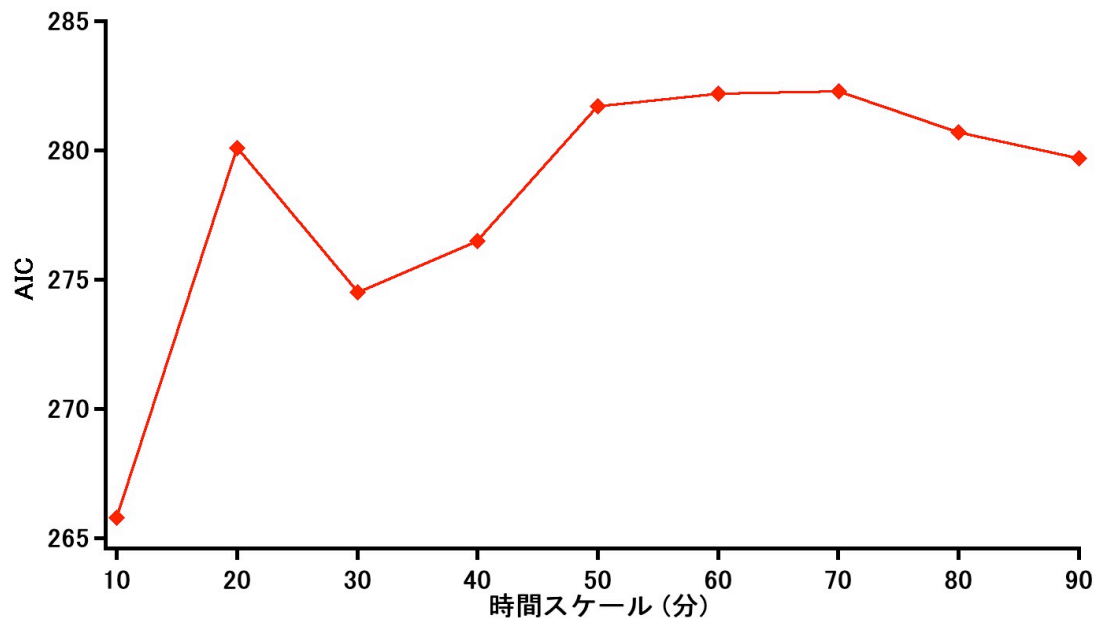
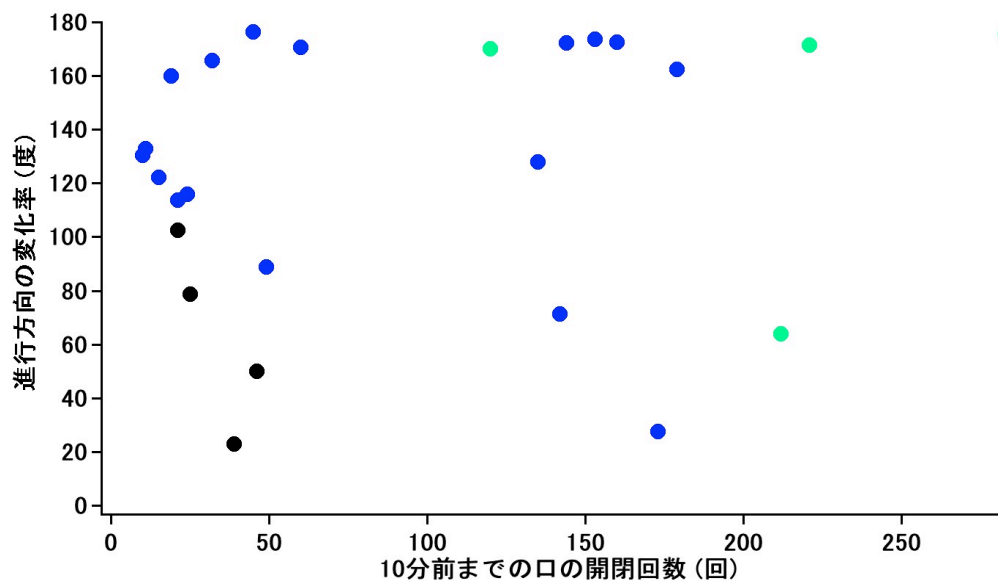


図 2-4 リサンプル地点におけるナンキョクオットセイの進行方向の変化率を従属変数とし、リサンプル地点の 10 分前から 90 分前までの口の開閉回数と潜水時間を固定効果に含むモデルの AIC の値。リサンプル地点から 10 分前までの潜水時間と口の開閉回数を固定効果としたモデルが最も低い AIC の値を示した。

(A)



(B)

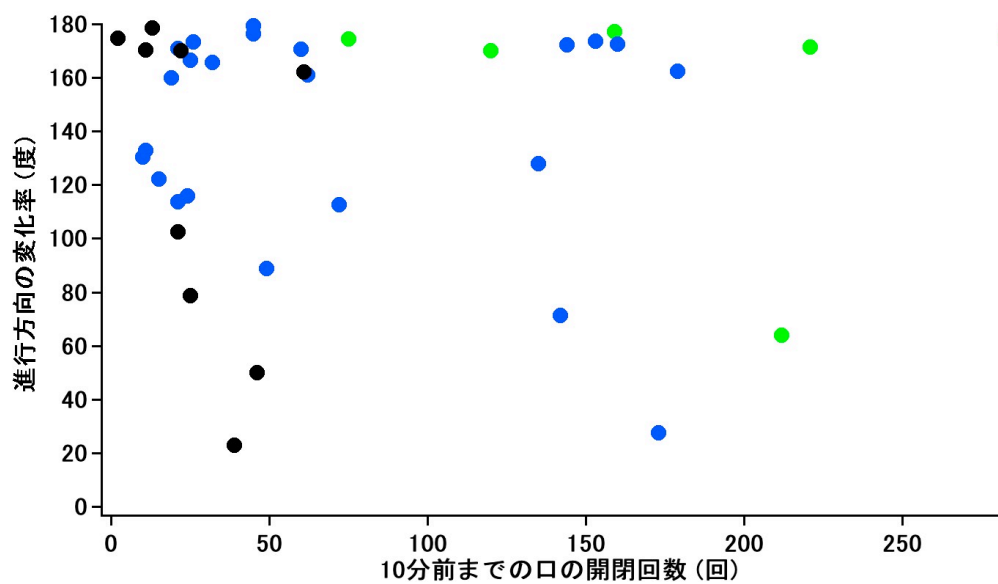


図 2-5 リサンプル地点から 10 分前までの口の開閉回数とリサンプル地点における進行方向の変化率（角度）の関係。(A) 25 個のリサンプル地点。(B) 39 個のリサンプル地点。色の違いは個体の違いを表す。リサンプル地点における進行方向の変化率とリサンプル地点から 10 分前までの口の開閉回数には関係が見られなかった。

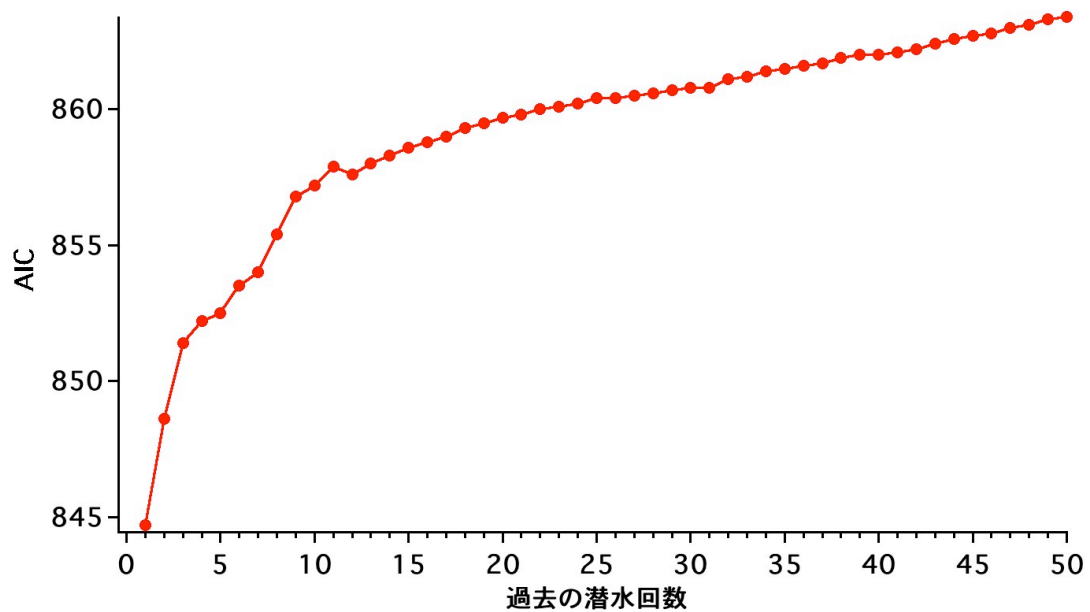


図 2-6 ナンキョクオットセイの潜水後の水平直線移動距離を従属変数とし、過去 1 回の潜水から 50 回の潜水の口の開閉回数の合計、潜水時間の合計、水面滞在時間の合計を固定効果に含むモデルの AIC の値。過去 1 回の潜水の口の開閉回数と潜水時間を固定効果に含んだモデルが最も低い AIC の値を示した。

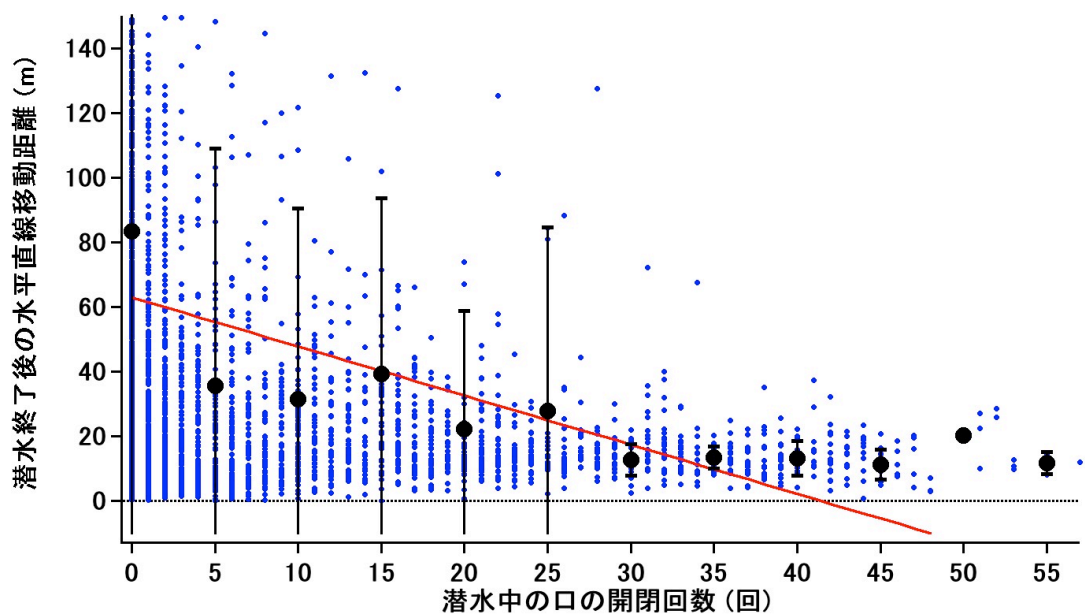
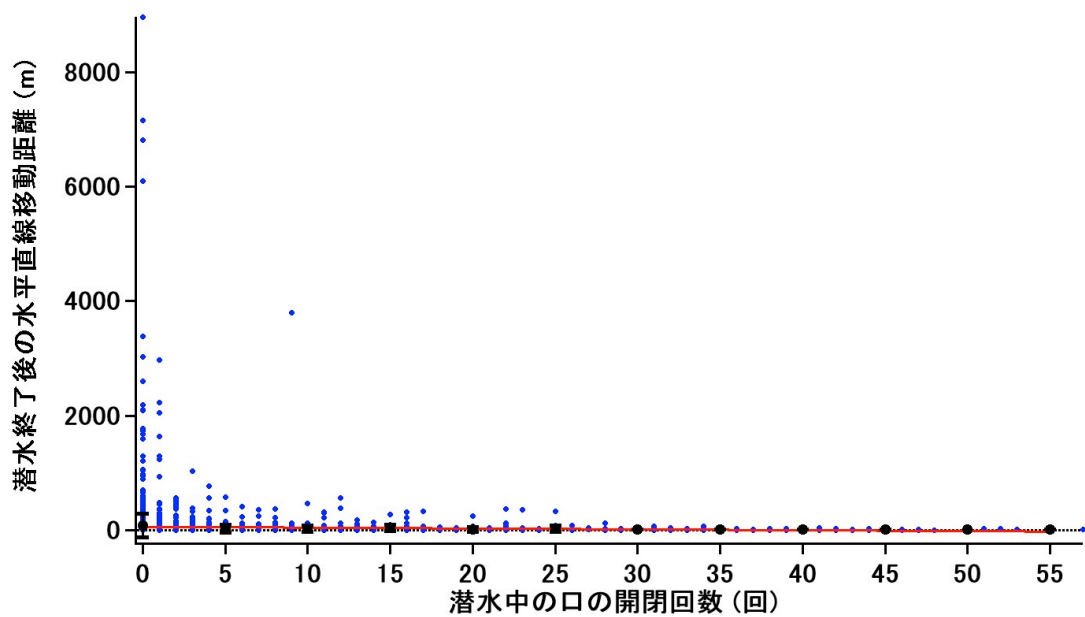


図 2-7 ナンキョクオットセイの潜水中の口の開閉回数と潜水後の水平直線移動距離の関係。下は上の図を鉛直的に拡大した図。1 回の潜水後の水平直線移動距離は、1 回の潜水中の口の開閉回数と負の直線的関係を示した。

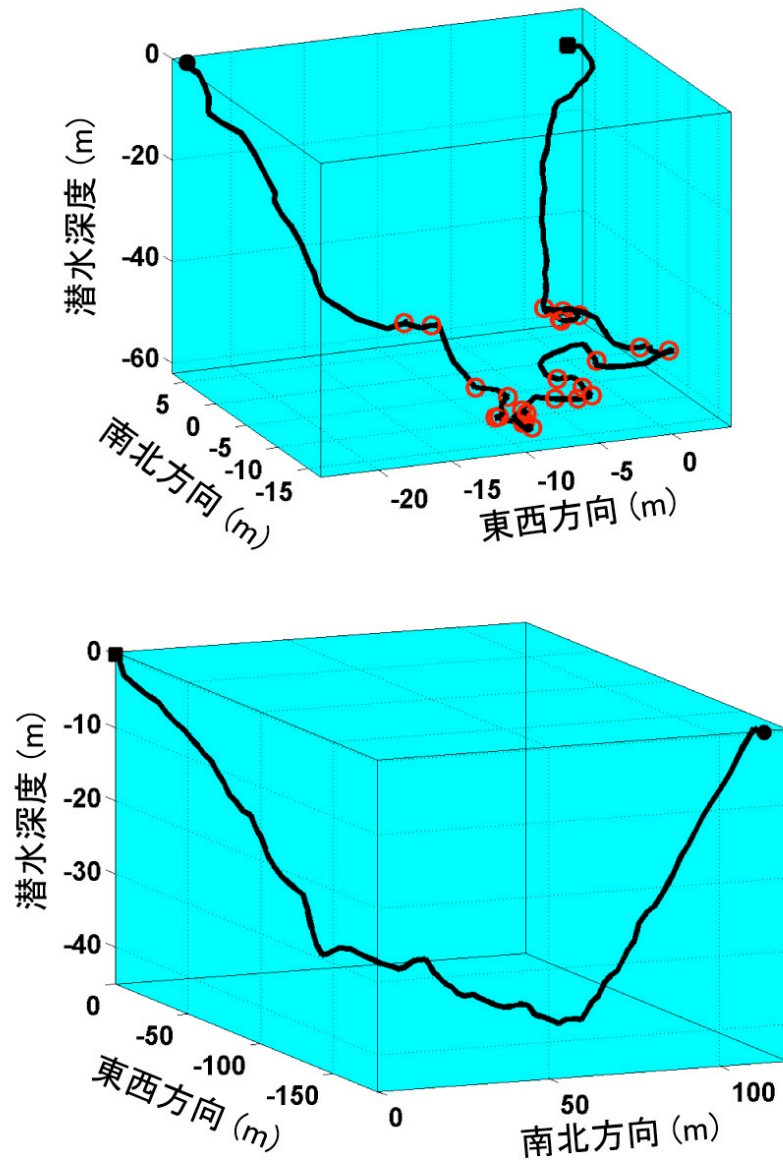


図 2-8 ナンキョクオットセイの口の開閉を伴う潜水（上）と口の開閉を伴わない潜水（下）の例。赤丸は口の開閉を示す。黒丸は潜水開始点、黒四角は潜水終了点を示す。オットセイは口の開閉を伴う潜水では口の開閉を伴わない潜水よりも、頻繁に方向転換をしていた。

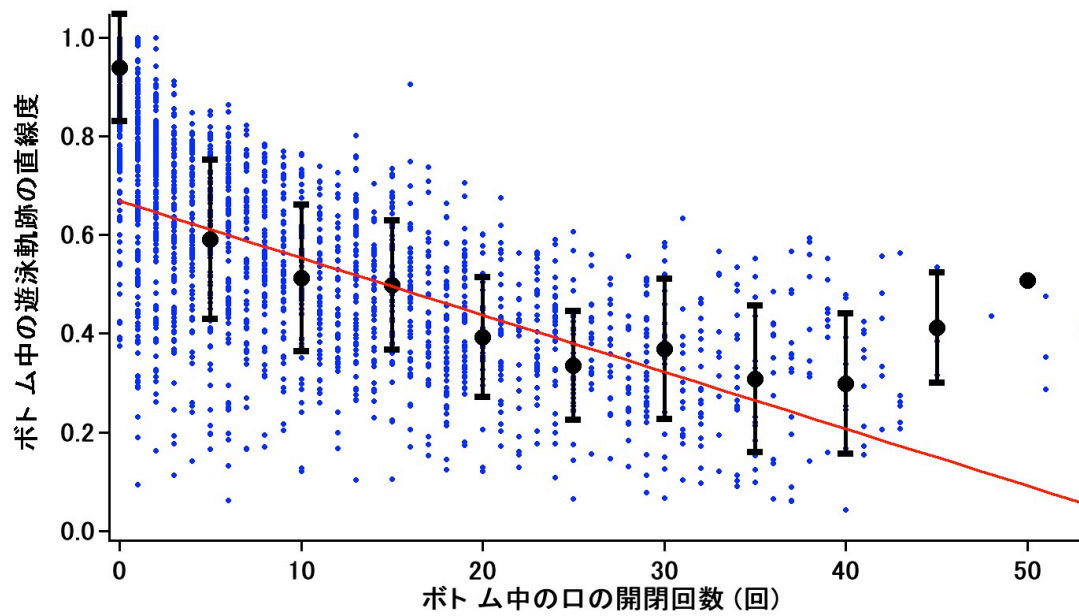


図 2-9 ナンキョクオットセイのボトム中の口の開閉回数と遊泳軌跡の直線度の関係。潜水中のボトムの遊泳軌跡の直線度は、口の開閉回数と負の直線的関係を示した。

表 2-1 GLMMs を使用し、10-90 分後の水平直線移動距離を従属変数とし、過去の 10-90 分間の潜水時間と口の開閉回数を固定効果に含んだモデルから得られた AIC の値。10 分後の水平移動直線距離を目的変数とし過去 10 分間の潜水時間と口の開閉回数を固定効果に含んだモデルが最も低い AIC の値を示した。

	10分後の移動距離	20分後の移動距離	30分後の移動距離	40分後の移動距離	50分後の移動距離	60分後の移動距離	70分後の移動距離	80分後の移動距離	90分後の移動距離
過去10分間	293	331	355	365	375	384	392	398	403
過去20分間	297	336	360	371	381	390	398	402	407
過去30分間	303	339	364	376	387	396	402	406	411
過去40分間	303	339	365	377	388	397	403	407	412
過去50分間	305	341	366	378	389	398	404	408	413
過去60分間	306	343	367	379	390	399	405	409	414
過去70分間	307	345	368	380	391	400	406	410	414
過去80分間	308	347	369	381	392	400	406	410	415
過去90分間	310	348	371	382	393	401	407	411	415

第3章 餌環境が異なる年間でのナンキョクオットセイの 採餌行動の比較

1. 研究の背景と目的

動物は純エネルギー獲得速度を最大化するために、餌の分布や量の変動に対応して採餌行動を変えることが予測される (Stephens and Krebs 1986)。海棲哺乳類の採餌行動は、年変動する餌環境の影響を受けることが知られている (Bowen et al. 2002)。例えばキタゾウアザラシ *Mirounga angustirostris* は、エルニーニョの年には、1日あたりの体重増加率が低下し、それを補うために採餌トリップを長くすると考えられている (Crocker et al. 2006)。キタオットセイ *Callorhinus ursinus* は、餌環境の悪い年には、採餌トリップ中の代謝速度を増加させることから、採餌に費やすエネルギーを増加させることによって、採餌トリップ中の獲得エネルギーを一定に保つと示唆されている (Costa 2008, Costa and Gentry 1986)。しかし、これまで明らかにされた採餌トリップレベルの行動の年間の違いを理解するためには、採餌トリップ内の行動の違いを詳細に調べる必要がある。

サウスジョージアで繁殖するナンキョクオットセイ *Arctocephalus gazella* は、ナンキョクオキアミ *Euphausia superba* を主要な餌とする海洋高次捕食者の1種である (Reid and Arnould 1996)。ナンキョクオットセイは、年変動する餌環境に対応し採餌海域や採餌トリップ長、潜水行動を変化させることが知られている。例えば、オキアミの資源量が少なかった年では、オットセイの採餌トリップ長は長くなり (McCafferty et al. 1998)、繁殖地からより遠い海域で採餌していることが示されている (Barlow et al. 2002)。オットセイは連

続的に潜水をする特徴を持ち、年間の採餌トリップ中の連続潜水の構造を比較した研究が行われている。その研究では、オットセイは餌環境の悪い年には長時間におよぶ連続潜水の割合が高く、餌探索や餌追跡、捕食を含めた採餌の時間が長いことが示唆されている (Boyd et al. 1994)。さらに、潜水記録から餌パッチの質を推定する試みがなされており、その研究では、連続潜水中において、オットセイは1潜水中の餌パッチの質の低下に対応し、連続潜水を終了すると示唆されている (Mori and Boyd 2004)。しかし、これらの研究では採餌海域や深度記録に基づいた潜水行動の違いを示してはいるが、オットセイの具体的な餌に遭遇した回数に基づく採餌行動の変化を明らかにしていない。オットセイの行動の変化と同時に餌遭遇数の変化を記録することができれば、年間で異なる餌環境に対応した採餌行動の変化をより詳細に理解できると考えられる。

第1章において、加速度データロガーを用いて、ナンキョクオットセイの口の開閉を計測し、これにより餌遭遇を定量化できることを示唆した。さらに潜水あたりの口の開閉の回数は、鉛直ターンの回数と相関することを示した (第1章図1-8)。本章では、年間で異なる餌環境に対応し、ナンキョクオットセイがどのように採餌行動を変化させているのか明らかにすることを目的とし、鉛直ターンを餌遭遇の指標として用いて2005年と2009年の採餌行動の年間比較を行った。また2009年は、サウスジョージアで繁殖するナンキョクオットセイの利用する採餌海域周辺のオキアミの資源量が1997年から2009年の間で最も低い年であった (Hill et al. 2009)。

2. 方法

2-1 野外調査

野外調査を 2005 年の 1 月から 2 月、2009 年の 1 月から 3 月に、サウスジョージア・バード島にて実施した。2005 年は 10 個体、2009 年は 17 個体の授乳期間中の雌のナンキョクオットセイを対象とした。オットセイの捕獲方法、データロガー装着の方法等は、基本的に第 1 章に記述した内容と同様である。2005 年では、全ての個体の背中に PD2GT を装着し、そのうち 6 個体の頭に D2GT を装着した。2009 年では、14 個体の背中に 3MPD3GT を装着し、そのうち 12 個体の首に GPS を装着し、さらにそのうちの 3 個体の下顎に D2GT を装着し、別の 3 個体の背中に PD2GT を装着し、下顎に D2GT を装着した。このうち今回の解析では、年間比較をするために両年で同様に取得している背中に装着した PD2GT および 3MPD3GT のデータを使用した。PD2GT は、深度を 1Hz、温度を 1Hz または約 0.016Hz (60 秒間隔)、速度を 1Hz または 8Hz、surge 軸と heave 軸または surge 軸と sway 軸の加速度を 16Hz または 32Hz で記録した。3MPD3GT は、深度、温度、速度、3 軸の地磁気を 1Hz、surge 軸と heave 軸と sway 軸の加速度を 16Hz または 32Hz で記録した。データロガーの記録開始時刻は、装着後すぐに記録開始するものやタイマーを設定し装着後一定時間 (2-78 時間) 後に記録開始するものを用いることにより、トリップの様々な段階を記録できるようにした。また、ロガー装着時と回収時にオットセイの体重を計測し、それらを採餌トリップ前の体重と採餌トリップ後の体重とした。

2-2 データ解析

データロガーにより得られたデータを IGOR Pro version 6.0 (WaveMetrics,

Inc., Lake Oswego, OR, USA)を用いて解析した。潜水を 2.0 m より深く潜った時と定義し、深度記録の変化を用いて、潜水開始後の最初に浮上した点から潜水終了前の最後に沈降した点までを「ボトム」とした。背中に取り付けた加速度データロガーの surge 軸の加速度記録に Low-pass filter を用いて 0.5Hz より遅い動き（体の姿勢成分）を抽出した。体の姿勢成分から鉛直ターンを第 1 章の手法により抽出し、潜水中で 1 秒間あたりの鉛直ターン数を算出したものを潜水中の鉛直ターン頻度とした。また、潜水中のボトムにおいて、ボトム時間をボトム中の鉛直ターン数で割り算出したものを、ボトム中の鉛直ターン間隔とした。昼夜間の行動の違いを調べるため、1 日を日出から日没までの昼間（最長で 6 時 12 分から 23 時 5 分、最短で 8 時 5 分から 21 時 24 分）、日没から日出までの夜間に分けた。1 日は、現地時間の 15 時 00 分～翌 14 時 59 分までとした（現地時間（UTC：協定世界時）の太陽正中時刻が 15 時であるため 15 時から翌 15 時とした）。また、採餌行動の日周パターンを解析するために、1 時間毎の潜水回数を 1 日の総潜水回数で割ることによって潜水頻度を算出した。

統計解析は R software version 2.10.0 (R Development Core team 2010) を用いて行った。One-way Anova を用いて、個体をサンプルとし、平均トリップ長、平均潜水深度、平均最大潜水深度、平均潜水時間、親の平均体重、親の体重変化の平均の年間比較を統計的に行った。Generalized linear mixed models (GLMMs)（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し、1 日あたりの総潜水回数（回）、総鉛直ターン数（回）、総水中滞在時間（時間）について、年間の影響の有無を統計的に調べた。1 日あたりの総潜水回数、総鉛直ターン数、総水中滞在時間を従属変数とし、日数をサンプルとして、調査

年を固定効果に含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定を行った。

GLMMs（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し、昼間と夜間それぞれの1時間あたりの潜水回数（回）、鉛直ターン数（回）、水中滞在時間（分）について、年間の影響の有無を統計的に調べた。1時間あたりの潜水回数、鉛直ターン数、水中滞在時間を従属変数とし、日数をサンプルとして、調査年を固定効果に含むモデルと含まないモデルとの尤度比検定を行った。

GLMMs（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し、潜水中の鉛直ターン頻度（回／秒）について、年間の影響の有無を統計的に調べた。潜水中の鉛直ターン頻度を従属変数とし、潜水をサンプルとして、昼夜間と調査年を固定効果に含むモデルと調査年を固定効果に含まないモデルとの尤度比検定を行った。GLMMs（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し、ボトム中の鉛直ターン間隔（秒）について、年間の影響を統計的に調べた。

ボトム中の鉛直ターン間隔を従属変数とし、潜水をサンプルとして、昼夜間と調査年を固定効果に含むモデルと調査年を固定効果に含まないモデルとの尤度比検定を行った。GLMMs（分布：gaussian、ランダム効果：切片＝個体）を使用し、鉛直ターンを伴う潜水の割合（鉛直ターンを伴う潜水回数／総潜水回数×100（%））について、年間の影響を統計的に調べた。鉛直ターンを伴う潜水の割合を従属変数とし、日数をサンプルとして、昼夜間と調査年を固定効果に含むモデルと調査年を固定効果に含まないモデルとの尤度比検定を行った。本章で記した平均値のばらつきは全て標準偏差（SD）を意味する。

3. 結果

3-1 採餌トリップ長、潜水深度、親の体重、親の体重変化

2005 年、2009 年の全個体 (27 個体) からデータロガーを回収した。しかし、2005 年、2009 年どちらも 1 台ずつデータロガーの故障のため記録を得ることができなかった。2005 年 ($n=9$ 個体) と 2009 年 ($n=16$ 個体) のそれぞれ 1 潜水の平均潜水深度は $20.0 \pm 6.4\text{m}$ 、 $25.0 \pm 15.2\text{m}$ (One-way Anova: $F_{1,24} = 0.90$, $P = 0.35$)、最大潜水深度の平均は $121.4 \pm 37.1\text{m}$ 、 $144.0 \pm 45.3\text{m}$ (One-way Anova: $F_{1,24} = 1.61$, $P = 0.22$)、平均潜水時間は 39.0 ± 11.5 秒、 51.0 ± 26.7 秒 (One-way Anova: $F_{1,24} = 1.62$, $P = 0.22$) で、いずれも年間で差は見られなかった。また、2005 年と 2009 年に記録された最大潜水深度と最大潜水時間はそれぞれ 179m、210 秒、250m、303 秒であった (表 3-1)。2005 年、2009 年どちらの年も、昼間の潜水深度 (m) が深く、夜間の潜水深度が浅くなる潜水深度記録の日周変化が見られた (図 3-1)。2009 年の平均トリップ長 (9.5 ± 4.6 日 ($n=16$ 個体)) の方が 2005 年 (7.4 ± 3.3 日 ($n=9$ 個体)) よりも長い傾向がみられたものの、統計的な差は見られなかった (One-way Anova: $F_{1,24} = 1.34$, $P = 0.26$)。また、ロガーを装着したオットセイの採餌トリップ長は、VHF 発信器のみを装着したオットセイの採餌トリップ期間 (2005 年: 5.4 ± 1.9 日 ($n=15$ 個体)、2009 年: 7.1 ± 2.4 日 ($n=15$ 個体)、British Antarctic Survey (BAS), 2009 unpublished data) と 2005 年、2009 年ともに差は見られなかった (One-way ANOVA, 2005 年: $F_{1,23} = 3.99$ $P = 0.06$, 2009 年: $F_{1,30} = 3.17$ $P = 0.09$)。2005 年と 2009 年のトリップ前の体重 $33.4 \pm 5.0\text{kg}$ 、 $34.1 \pm 3.5\text{kg}$ (One-way Anova: $F_{1,24} = 0.17$, $P = 0.68$)、トリップ後の体重 $35.4 \pm 7.6\text{kg}$ 、 $37.3 \pm 4.0\text{kg}$ 、(One-way Anova: $F_{1,24} = 0.68$, $P = 0.42$) および体重変化 $2.0 \pm 3.8\text{kg}$ 、 $3.2 \pm 2.5\text{kg}$ (One-way Anova: $F_{1,24} = 0.87$, $P = 0.36$) は年間で差は見られなかった。

3-2 1日あたりの総潜水回数、総鉛直ターン数、総水中滞在時間

1日あたりの総水中滞在時間は2009年(6.6 ± 2.2 時間、n=66 日)の方が2005年(4.5 ± 1.2 時間、n=20 日)よりも長かった(GLMMs, $P < 0.01$) (表3-2)。1日あたりの総潜水回数、総鉛直ターン数は年間で差が見られなかった(GLMMs, $P > 0.1$) (表3-2)。また、昼間の1時間あたりの潜水時間は2009年(8.7 ± 8.8 分/時間)の方が2005年(2.4 ± 2.3 分/時間)よりも長かった(GLMMs, $P < 0.05$)。昼間の1時間あたりの潜水回数、鉛直ターン数は年間で差が見られなかった(GLMMs, $P > 0.1$)。夜間の1時間あたりの潜水時間、潜水回数、鉛直ターン数は年間で差が見られなかった(GLMMs, $P > 0.1$)。

3-3 潜水中の鉛直ターン頻度

2005年、2009年どちらの年も、昼間の潜水中の鉛直ターン頻度(回/秒)と潜水頻度(%)が低く、反対に夜間の鉛直ターン頻度と潜水頻度が高くなる行動の日周変化が見られた(図3-1)。潜水中の鉛直ターン頻度は、2009年(夜間: 0.04 ± 0.02 回/秒、昼間: 0.02 ± 0.01 回/秒、n=16 個体)の方が2005年(夜間: 0.06 ± 0.02 回/秒、昼間: 0.03 ± 0.02 回/秒、n=9 個体)より昼夜ともに低かった(GLMMs, $P < 0.05$) (図3-2)。

3-4 潜水中のボトムの鉛直ターン間隔

潜水中のボトムにおいて、鉛直ターンが記録された潜水のみを使用し、ボトム中の鉛直ターン間隔を潜水毎に算出した。ボトム中の鉛直ターン間隔は、2009年(夜間: 15.7 ± 7.1 秒、昼間: 25.8 ± 12.9 秒、n=16 個体)の方が

2005 年（夜間：9.2 ± 2.4 秒、昼間：13.1 ± 5.6 秒、n=9 個体）より昼夜ともに長かった（GLMMs, $P < 0.01$ ）（図 3-3）。

3-5 1 日あたりの鉛直ターンを伴う潜水の割合

1 日の総潜水回数のうち鉛直ターンを伴う潜水回数の割合は、2005 年（夜間：58.7 ± 13.9%、昼間：46.6 ± 25.7%、n=9 個体）と 2009 年（夜間：49.8 ± 18.7%、昼間：42.7 ± 23.4%、n=16 個体）の間で昼夜ともに差が見られなかった（GLMMs, $P = 0.38$ ）（図 3-4）。

4. 考察

ナンキョクオットセイの鉛直ターンを餌遭遇の指標とすると、潜水中の餌遭遇率は、昼間・夜間ともに 2005 年より 2009 年の方が低かった。この結果は、2009 年のオキアミの資源量の低さ（Hill et al. 2009）が、オットセイの餌遭遇率に影響していたことを示唆する。

4-1 餌パッチ内の餌遭遇間隔と餌パッチに遭遇する確率

オットセイが 1 回の潜水中に 1 つの餌パッチに遭遇すると仮定すると、ボトム中の鉛直ターン間隔は、オットセイが 1 潜水内で遭遇するパッチ内の餌密度の指標として考えることができるだろう。オットセイのボトム中の鉛直ターンの間隔は、2009 年の方が 2005 年よりも長かったことから、2009 年の方がパッチ内の餌密度が低かったことが示唆される。同様に、鉛直ターンが見られた潜水の割合は、オットセイが 1 日で餌パッチに遭遇する確率として考えることができるだろう。鉛直ターンが見られた潜水の割合には 2005 年と 2009 年の間

で差が見られず、オットセイが餌パッチに遭遇する確率には年間差はなかったことが示唆される。これらの結果は、ナンキョクオットセイにとって 2009 年の餌環境は、餌パッチの分布密度ではなく、パッチ内の餌の密度が低下していた可能性を示唆するかもしれない。

4-2 オキアミ資源量の少ない年におけるオットセイの行動

オットセイの夜間の 1 時間あたりの潜水時間に年間で差は見られなかったが、昼間の 1 時間あたりの潜水時間は 2009 年（9 分／時間）の方が 2005 年（2 分／時間）よりも長かった。結果として、1 日あたりの総水中滞在時間は 2009 年（6.6 時間）の方が 2005 年（4.5 時間）よりも長かった。鉛直ターン数から推定される潜水中の餌遭遇率は 2009 年の方が低かったが、1 日あたりの総餌遭遇数には年間差は見られなかった（2005 年：1139 回、2009 年：1071 回）。この結果は、ナンキョクオットセイが 1 回の潜水での餌遭遇数の減少を、昼間に長く潜水し 1 日あたりの潜水時間を長くすることによって補い、1 日あたりの餌遭遇数を 2005 年と同程度に維持していた可能性を示唆するだろう。

サウスジョージアで繁殖するナンキョクオットセイの潜水行動を調べたこれまでの研究では、オットセイの最大潜水深度記録は 189m と報告されている（表 3-1）（McCafferty et al. 2004）。本研究において 2009 年には、250m の最大潜水深度の記録が得られた。2009 年の最大潜水深度の平均の 144m は、2005 年と比較し統計的な差はないものの、過去の報告を含め最も深かった（表 3-1）。これらのことから、餌環境が悪かった 2009 年には、ナンキョクオットセイは、1 日あたりの潜水時間を長くするだけでなく、これまでに報告されたことのない深い深度へ潜水し、餌探索や捕食をしていたことが示唆された。

本研究で対象とした個体の採餌トリップ長については、統計的な差が見られなかったものの2009年の方が2005年よりも長い傾向があった。統計的な差が見られなかった理由として、サンプル数の少なさと個体間のばらつきが大きかったことが考えられる。また、British Antarctic Survey (BAS) によるVHF発信器を使ったモニタリング個体では2009年のトリップ長の方が有意に長かった (2005年 : 5.4日 (n=15個体)、2009年 : 7.1日 (n=15個体)、One-way Anova: $F_{1,29} = 4.81$, $P < 0.05$ (BAS unpublished data))。さらに、過去の研究と比較しても、2009年のトリップ長は比較的長かった (表 3-1)。ナンキョクオットセイの採餌トリップ長は、餌環境の悪い年に長くなることが示されている (Costa et al. 1989)。オットセイのエネルギー消費が潜水時間に比例して増加すると仮定すると、1日の総潜水時間が長かった2009年には2005年に比べ、1日あたりにより多くのエネルギーを消費していたことが予想される。オットセイが採餌トリップ単位で体重変化以外のエネルギー収支を一定に保っているならば、2009年はエネルギー消費の増加を補うために採餌トリップが長くなっていたのかもしれない。採餌トリップ長が長くなると、繁殖地における授乳頻度が低下し、子供 (パップ) の絶食時間が増加する (McCafferty et al. 1998)。産まれたパップの数に対して餓死したパップの数の割合は、2005年より2009年の方が高かった (2005年 : 7%、2009年 : 12% (BAS unpublished data))。2009年のオキアミ資源量の少なかった2009年には、オットセイは1日あたりの餌遭遇数を一定に維持するように潜水行動を変化させているものの、結果的に採餌トリップが長くなり、パップの餓死率に影響を及ぼしていたのかもしれない。

本章では、年間で異なるオキアミ資源量に対応したナンキョクオットセイの採餌行動を、2005年と2009年というオキアミ資源量が異なった2年間のデータを比較することで調べた。これまでも餌環境の年変動によって、オットセイの採餌トリップ長や採餌域、潜水行動が変化するという報告があった。本研究では新たに餌遭遇の指標となる鉛直ターンを用いることによって、餌環境の年変動が、オットセイの餌遭遇率に影響を及ぼしていることを確かめた。また、オキアミ資源量の少なかった2009年では、オットセイは、1日の潜水時間を増加させ、これまでに報告されたことのない深い深度に潜水することによって、1日の総餌遭遇数を一定に維持していることが示唆された。2009年では、オットセイの採餌トリップ長が長く、パップの餓死率が高かった。本研究の結果は、オットセイの採餌行動の変化が、パップの繁殖成績に影響を及ぼす可能性を示唆した。

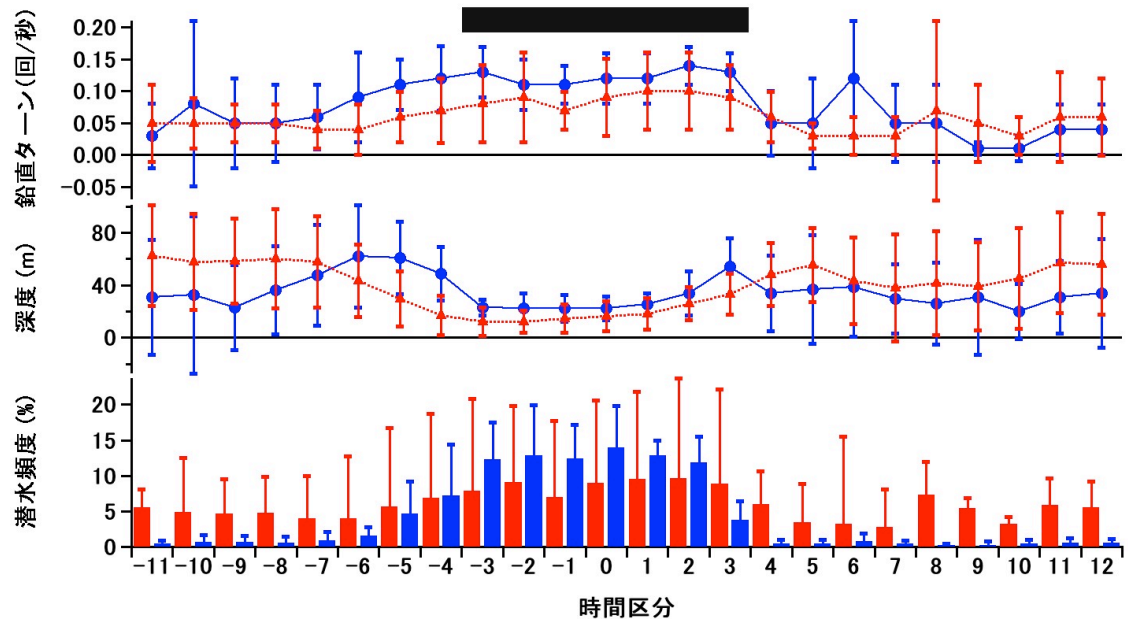


図3-1 ナンキョクオットセイの鉛直ターン頻度(回/秒)、潜水深度(m)、潜水頻度(%)の日周変化。2005年を青、2009年を赤で示した。時間区分の0(協定世界時マイナス3時間)は真夜中を、上部の黒いバーは日没から日出的間の夜間を示す。エラーバーは個体差を示している。2005年、2009年どちらの年も、昼間の潜水中の鉛直ターン頻度と潜水頻度が低く潜水深度が深い、反対に夜間の鉛直ターン頻度と潜水頻度が高く、潜水深度が浅くなる行動の日周変化が見られた

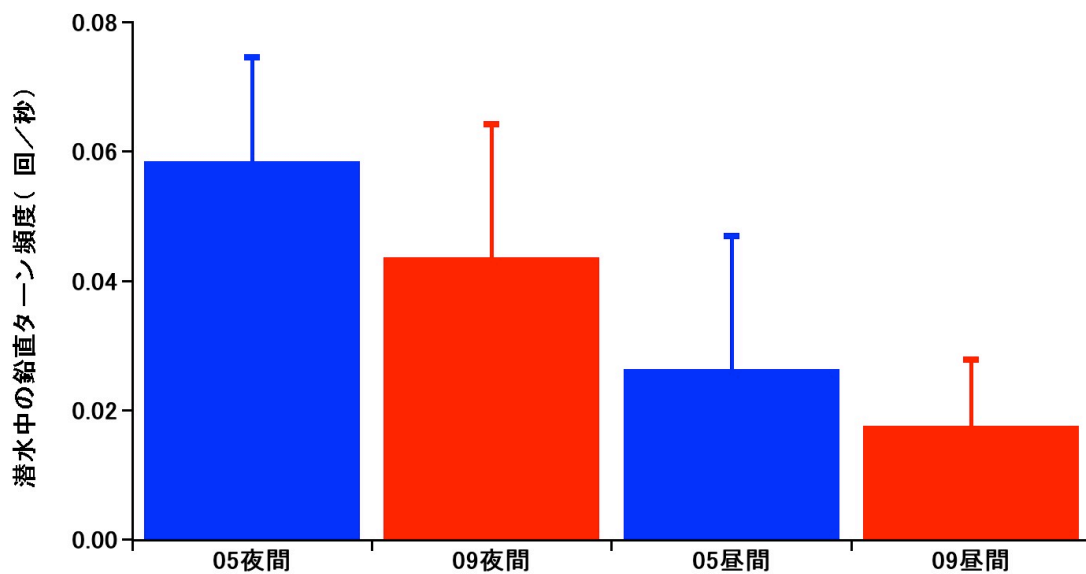


図 3-2 2005 年 ($n=9$ 個体) と 2009 年 ($n=16$ 個体) の潜水中の鉛直ターン頻度の比較。エラーバーは個体による平均値のばらつきを示す (SD)。潜水中の鉛直ターン頻度は、2009 年の方が 2005 年より昼夜ともに低かった。

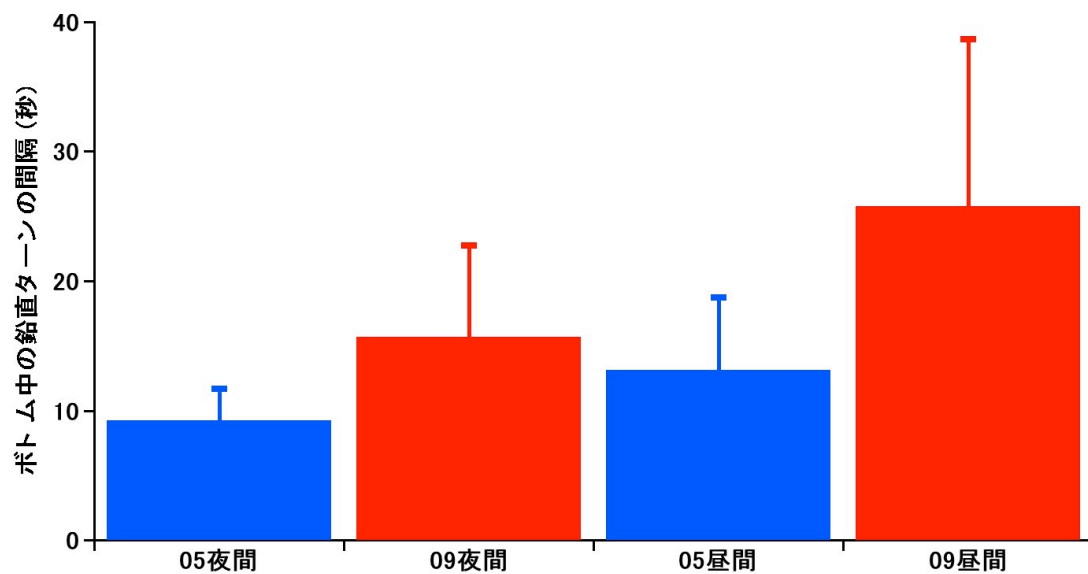


図 3-3 2005 年 ($n = 9$ 個体) と 2009 年 ($n = 16$ 個体) のボトム中の鉛直ターン間隔の比較。エラーバーは個体による平均値のばらつきを示す (SD)。ボトム中の鉛直ターン間隔は、2009 年の方が 2005 年より昼夜ともに長かった。

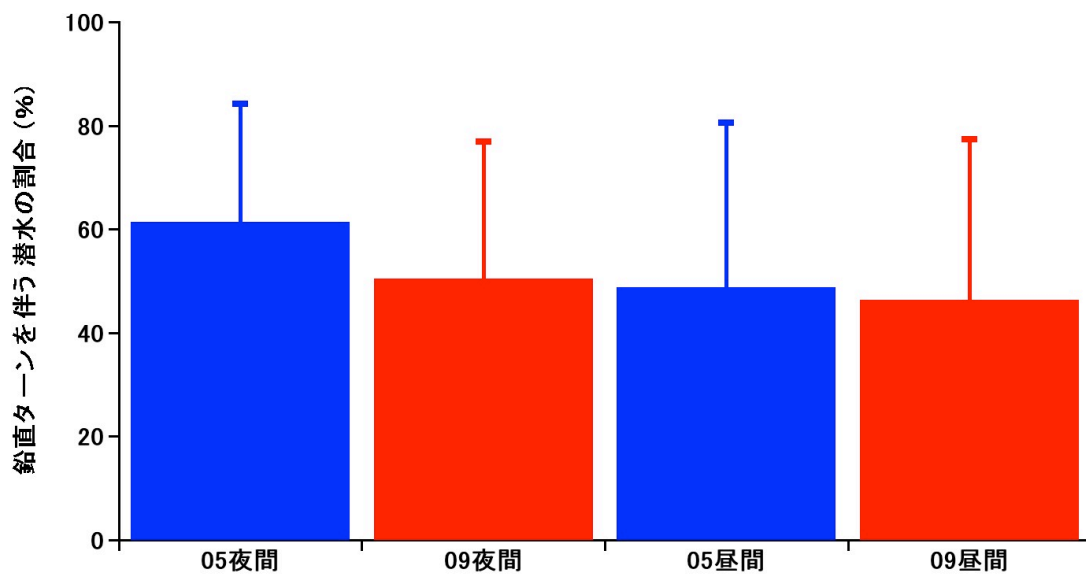


図 3-4 2005 年 ($n=9$ 個体) と 2009 年 ($n=16$ 個体) の鉛直ターンを伴う潜水の割合の比較。エラーバーは個体による平均値のばらつきを示す (SD)。

1 日の総潜水回数のうち鉛直ターンを伴う潜水回数の割合は、2005 年と 2009 年の間で昼夜ともに差が見られなかった。

表 3-1 様々な年におけるサウスジョージア・バード島で繁殖する雌のナンキョクオットセイの平均採餌トリップ長、最大潜水深度、最大潜水深度の平均。
2009 年の方が 2005 年よりもトリップ長が長く、最大潜水深度および最大潜水深度の平均が深い傾向を示した。

年	個体数	トリップ長(日)	最大潜水深度(m)	最大潜水深度の平均(m)	引用
1980	15		101	78.1	Kooyman et al (1986)
1984	6	8.4			Costa et al (1989)
1985	24	4.5			Costa et al (1989)
1989	4	5.3	123	110.8	Boyd & Croxall (1992)
	19	5			Boyd (1999)
1990	7	4.6	181	125.1	Boyd & Croxall (1992)
	103	4.4			Boyd (1999)
1991	37	8.2			Boyd (1999)
1992	20	4.6			Boyd (1999)
1993	16	4.6			Arnould & Boyd (1995)
	17	5.1			Boyd (1999)
1994	23	6.8			McCafferty et al (1998)
	9	9.2			Boyd (1999)
1995	50	5.5			McCafferty et al (1998)
	11	7.1	189	125.4	McCafferty et al (2004)
	14	5.9			Boyd (1999)
1996	25	4.8			McCafferty et al (1998)
	20	3.8			Boyd (1999)
1998	28	5.8			Staniland & Boyd (2003)
1999	11	6.1			Staniland et al (2004)
2001	16	5	145.6	93.4	Hooker & Boyd (2003)
2004	43	5			Staniland et al (2010)
2005	15	5.4			BAS unpub. Data
	9	7.4	166.7	121.4	this study
2009	15	7.1			BAS unpub. Data
	16	9.5	250	144	this study

表 3-2 2005 年と 2009 年の潜水回数、鉛直ターン数、水中滞在時間の 1 日の合計と昼夜の 1 時間ごとの合計の比較。値は日数の平均値を示し、平均値のばらつきは標準偏差 (SD) を示す。※は年間に有意な差があることを示す。1 日の潜水数、鉛直ターン数に年間差はないが、水中滞在時間は 2009 年の方が長かった。

年	個体数	記録日数	時間区分	潜水数	鉛直ターン数	水中滞在時間
2005	9	20	1 日	410±154(回)	1139±484(回)	4.5±1.2(時間)※
			昼間	2±2(回/時間)	5±7(回/時間)	2±2(分/時間)※
			夜間	47±16(回/時間)	131±50(回/時間)	29±7(分/時間)
2009	16	66	1 日	569±320(回)	1071±703(回)	6.6±2.2(時間)※
			昼間	7±10(回/時間)	13±18(回/時間)	9±9(分/時間)※
			夜間	51±33(回/時間)	97±75(回/時間)	30±11(分/時間)

総合考察

本研究のまとめ

本研究では、ナンキョクオットセイの採餌戦略の解明に取り組んだ。彼らの餌探索行動や変動する餌環境に対応した採餌行動を理解するためにも、まず始めに彼らの捕食に関わる指標を検出する必要があった。第1章では、加速度データロガーを下顎に装着することによって、ナンキョクオットセイの口の開閉の検出に取り組んだ。その結果、口の開閉が顎の加速度記録の高周波成分のピークとして検出できることが示唆された。また、口の開閉の記録は、捕食の成功・不成功を区別することはできないものの、オットセイが餌に遭遇した時のみ口を開けると仮定すると、オットセイが餌に遭遇したかどうかの指標として有効であることが示唆された。さらに、口の開閉ほど直接的ではないが、口の開閉と連動し計測された鉛直ターンもまた、体の動きから計測可能な餌遭遇の指標となることが示唆された。

第2章では、短期間の様々な時間スケール（潜水バウトスケール、1回の潜水スケール、潜水中のボトムスケール）におけるナンキョクオットセイの餌探索行動を調べた。まず、潜水バウトのスケールにおいては、オットセイの潜水バウト中の口の開閉頻度は、潜水バウト終了後の水平直線移動距離と関係がなかった。また、平均潜水バウト時間よりも短い10-90分の時間スケールにおいては、過去10分間の口の開閉回数とその後の10分間の水平直線移動距離の間には10分以上の時間スケールよりも強い負の直線的関係が示された。さらに、オットセイの潜水終了後の水平直線移動距離について、過去1-50回の潜水までの口の開閉回数の影響を調べたところ、直前（過去1回）の潜水の影響を受け

ていることが示された。1回の潜水スケールにおいては、潜水中の口の開閉回数は、潜水後の水平直線移動距離と負の直線的関係を示した。次に潜水中のボトムスケールでは、ボトム中の口の開閉回数は、潜水遊泳軌跡の直線度と負の直線的関係を示した。これらの結果は、ナンキョクオットセイが、潜水バウトや過去 10 分以上の時間スケールではなく、1回の潜水スケールや過去 10 分間程度の短い時間スケールでの採餌経験を元に餌探索をしていることを示唆する。

第3章では、餌環境が異なる年間でのナンキョクオットセイの採餌行動の比較をした。オキアミ資源量の少なかった 2009 年では、オットセイの潜水中のボトムにおいて、鉛直ターン間隔が 2005 年よりも約 2 倍長い時間を示した。オットセイが 1 回の潜水中に 1 つの餌パッチに遭遇すると仮定すると、ボトム中の鉛直ターン間隔は、オットセイが 1 潜水内で遭遇するパッチ内の餌密度の指標として考えることができるだろう。この指標に基づくと、第3章の結果は、2009 年には、オットセイにとっての餌パッチ内の餌の密度が低下していたことを示唆する。1回の潜水で遭遇する餌の数は、年間に変化したと考えられるにも関わらず、1日あたりの鉛直ターン数には年間差は見られなかった。また、1日あたりの総潜水時間は、2009 年の方が 2005 年よりも長かった。この結果は、ナンキョクオットセイが 1 日あたりの潜水時間を長くすることによって餌遭遇数を 2005 年と同程度に維持していた可能性を示唆するだろう。

これまでも海洋高次捕食者の餌探索行動や採餌行動の年間比較の研究が行われてきた（餌探索戦略：Austin et al. 2006, Kuhn et al. 2009, Thums et al. 2011、年間比較：Boyd et al. 1994, Crocker et al. 1998, Mori and Boyd 2004）。餌探索行動の研究の多くは、大きな時空間スケール（数時間や数キロ以上）の情報を使用し行われてきた。しかし、長い時間スケールの餌の分布の変化を予

測して行動を変化させることは、より短い時間スケールの餌の分布の変化に対応して行動を変化させることよりも難しいだろう。本研究は1秒ごとの詳細な時間スケールの口の開閉や位置情報に基づき、動物が餌の分布の予測可能な短い時間スケールでの餌探索行動をとっていたことや、動物の餌遭遇に対する反応を明らかにした初めての研究である。これまで、海棲哺乳類の採餌行動の年間比較の研究は、潜水深度記録の情報を用いて行われてきた。本研究は新たに鉛直ターンを餌遭遇の指標として使用することによって、餌環境の年変動が、オットセイのパッチ内の餌遭遇間隔に影響を及ぼしている可能性を示唆する。また、餌のオキアミ資源量の少なかった年では、オットセイは1日の潜水時間を増加させることによって、1日の総餌遭遇数を一定に維持していることが示唆された。以上のように、ナンキョクオットセイは、様々な時間スケールで採餌行動を変化させることで、様々な時間スケールでの餌環境の変動に柔軟に対応する採餌戦略をとっている可能性が示唆された。

今後の課題

繁殖期間中のナンキョクオットセイの採餌行動は、繁殖成績に影響すると考えられる。しかし、本調査で得られたデータは、ほとんどのものが採餌トリップの全体をカバーできてはいない。オットセイは、1潜水や潜水バウトの時間スケールだけでなく、さらに長期の採餌トリップや繁殖期間の時間スケールにおいても行動を変化させていると考えられている。オットセイの採餌行動と繁殖成績を個体レベルで結びつけるためには、採餌トリップや繁殖期間の行動記録とパップの成長率の関係を調べる必要がある。ナンキョクオットセイの採餌行動を繁殖期間中の様々な時間スケールで捉え、パップの成長率への効果を検出

できれば、観察された採餌戦略がどの程度適応的であったかをより深く理解することができるだろう。

本研究で行ってきた、餌遭遇と遊泳軌跡の情報を組み合わせて採餌行動を詳細に明らかにする手法は、多くの海棲哺乳類、特に鰭脚類に対して広く応用可能であると考えられる。鰭脚類を含む海洋高次捕食者の生態は、海洋環境変化にともなう生態系変動の指標として各地で使用されている。海洋高次捕食者の採餌行動の変化を、海洋生態系変動の指標としての的確に利用するためにも、彼らの潜水深度記録を調査するだけでなく、餌遭遇や遊泳軌跡のような詳細な行動を調査する必要があると考えられる。本研究の手法を用いて、個々の種の採餌行動を調べることで、海洋環境変化に対する海洋高次捕食者の行動の変化が詳細に明らかになると期待される。

謝辞

本研究を行うにあたり、野外調査の計画・実施、データ解析、論文執筆に至るまでの終止懇切丁寧なご指導を賜った、国立極地研究所・総合研究大学院大学准教授 高橋晃周博士に心より感謝いたします。本研究の野外調査は、英国南極局との共同研究として行われました。サウスジョージア・バード島の英国基地では、英国南極局 Ewan W. J. Edwards 氏（当時）をはじめとする英国南極局の多くの方々に多大な御協力を賜りました。厚く御礼申し上げます。北海道大学大学院獣医学研究科講師 坂本健太郎博士には野外調査およびデータ解析にあたり御協力を賜りました。ここに深く感謝いたします。英国南極局 Philip N. Trathan 博士、Iain J. Staniland 博士には、調査のアレンジ、投稿論文の御校閲を賜りました。厚く御礼申し上げます。水産工学研究所主幹研究員 赤松友成博士、帝京科学大学生命環境学部准教授 森貴久博士、国立極地研究所教授 福地光男博士、同研究所教授 伊村智博士、同研究所助教 渡辺佑基博士には本論文を御校閲頂き、有意義な助言を賜りました。ここに感謝申し上げます。国立極地研究所准教授 野木義史博士には地磁気に関する様々な御教示を頂き、地磁気データロガーのキャリブレーションの御協力を賜りました。また、地磁気データロガーのキャリブレーションにあたり、総合研究大学院大学大学院生 羽入朋子氏、小林聖也氏に御協力を賜りました。厚く御礼申し上げます。水族館での実験にあたり、国際水産資源研究所研究員 米崎史郎博士、伊豆三津シーパラダイス 香山薫獣医をはじめとするシーパラダイスの多くのスタッフには、多大な御協力を賜りました。厚く感謝いたします。国立極地研究所名誉教授 内藤靖彦博士、東京大学大気海洋研究所准教授 佐藤克文博士、

名古屋大学大学院環境学研究科准教授 依田憲博士、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター助教 三谷曜子博士、国立極地研究所助教（当時） 加藤明子博士、統計数理研究所准教授 島谷健一郎博士 東京大学大気海洋研究所研究員 青木かがり博士、檜崎友子博士、同研究所大学院生 塩見こずえ氏には、データ解析や統計に関する手法や御助言を賜りました。心より感謝申し上げます。オーストラリア南極局・日本学術振興会海外特別研究員 國分亙彦博士には、大学院生活を通じて、研究について多くの御助言を頂くことができました。厚く御礼申し上げます。東京大学・日本学術振興会特別研究員 田邊優貴子博士、九州大学研究員 足立達朗博士には、専門分野が異なるにも関わらず、常に研究をサポートして頂きました。深く感謝いたします。国立極地研究所のすべてのスタッフと総合研究大学院大学極域科学専攻の学生の皆様には、学生生活を通じて大変お世話になりました。心より感謝申し上げます。最後に、長い学生生活を温かく見守ってくださった両親に感謝いたします。本当にありがとうございました。

引用文献

- Amano, T., Katayama, N. 2009. Hierarchical movement decisions in predators: Effects of foraging experience at more than one spatial and temporal scale. *Ecology*, 90, pp. 3536-3545.
- Arnould, J.P.Y., Boyd, I.L. 1995. Temporal patterns of milk production in Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Journal of Zoology London*, 237, pp. 1-12.
- Austin, D., Bowen, W. D., McMillan, J. I., Iverson, S. J. 2006. Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. *Ecology*, 87, pp. 3095–3108.
- Austin, D., Bowen, W.D., McMillan, J.I., Boness, D.J. 2006. Stomach temperature telemetry reveals temporal patterns of foraging success in a free-ranging marine mammal. *Journal of Animal Ecology*, 75, pp. 408-420.
- Bailey, H., Thompson, P. 2006. Quantitative analysis of bottlenose dolphin movement patterns and their relationship with foraging. *Journal of Animal Ecology*, 75, pp. 456-465.

Bailey, H., Mate, B. R., Palacios, D. M., Irvine, L., Bograd, S. J., Costa, D. P. 2009. Behavioural estimation of blue whale movements in the Northeast Pacific from state-space model analysis of satellite tracks. *Endangered Species Research*, 10, pp. 93–106

Barlow, K.E., Boyd, I.L., Croxall, J.P., Reid, K., Staniland, I.J., Brierley, A.S. 2002. Are penguins and seals in competition for Antarctic krill at South Georgia? *Marine Biology*, 140, pp. 205-213.

Baylis, A.M.M., Page, B., Goldsworthy, S.D. 2008. Effect of seasonal change in upwelling activity on the foraging locations of a wide-ranging central-place forager, the New Zealand fur seal. *Canadian Journal of Zoology*, 86, pp. 774–789

Benhamou, S. 1992. Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology*, 159, pp. 67-81.

Bovet, P., Benhamou, S. 1988. Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *Journal of Theoretical Biology*, 131, pp. 419-433.

Bowen, W.D., Tully, D., Boness, D.J., Bulheier, B.M., Marshall, G.J. 2002. Prey-dependent foraging tactics and prey profitability in a marine mammal. *Marine Ecology Progress Series*, 244, pp. 235-245.

Boyd, I.L. 1996. Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology*, 77, pp. 426-434.

Boyd, I.L. 1999. Foraging and provisioning in Antarctic fur seals: Interannual variability in time-energy budgets. *Behavioral Ecology*, 10, pp. 198-208.

Boyd, I. L., Croxall, J. P. 1992. Diving behaviour of lactating Antarctic fur seals. *Canadian Journal of Zoology*, 70, pp. 919–928

Boyd, I.L., Arnould, J.P.Y., Barton, T., Croxall, J.P. 1994. Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance. *Journal of Animal Ecology*, 63, pp. 703-713.

Boyd, I.L., Ried, K., Bevan, R.M. 1995. Swimming speed and allocation of time during the dive cycle in Antarctic fur seals. *Animal Behaviour*, 50, pp. 769-784.

Boyd, I.L., McCafferty, D.J., Walker, T.R. 1997. Variation in foraging effort by lactating Antarctic fur seals: Response to simulated increased foraging costs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40 (3), pp. 135-144.

Boyd, I.L. 1999. Foraging and provisioning in Antarctic fur seals: interannual variability in time-energy budgets. *Behavioral Ecology*, 10, pp. 198-208.

Boyd, I.L., Staniland, I.J., Martin, A.R. 2002. Distribution of foraging by female Antarctic fur seals. *Marine Ecology Progress Series*, 242, pp. 285-294.

Boyd, I. L., S. Wanless., C. J. Camphuysen. 2006. Introduction. pp. 1–10 *in* I. L. Boyd, S. W. Wanless., C. J. Camphuysen, eds. *Top predators in marine ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Costa, D. P. 2008. A conceptual model of the variation in parental attendance in response to environmental fluctuation: foraging energetics of lactating sea lions and fur seals. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 17, pp. 44–52

Costa, D.P., Gentry, R. L. 1986. Free-Ranging Energetics of Northern Fur Seals. pp. 79-101 *in* Gentry, R.L., Kooyman, G.L, eds. *Fur seals: maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press, Princeton, NJ

Costa, D.P., Croxall, J.P., Duck, C.D. 1989. Foraging energetics of Antarctic fur seals in relation to changes in prey availability. *Ecology*, 1989, pp. 596-606.

Costa, D.P., Robinson, P.W., Arnould, J.P.Y., Harrison, A.-L., Simmons, S.E., Hassrick, J.L., Hoskins, A.J., Kirkman, S.P., Oosthuizen, H., Villegas-Amtmann, S., Crocker, D.E. 2010. Accuracy of ARGOS locations of pinnipeds at-sea estimated using fastloc GPS. *PLoS ONE*, 5, art. no. e8677, .

Crocker, D.E., Costa, D.P., Le Boeuf, B.J., Webb, P.M., Houser, D.S. 2006. Impact of El Niño on the foraging behavior of female northern elephant seals. *Marine Ecology Progress Series*, 309, pp. 1-10.

Croxall, J.P., Everson, I., Kooyman, G.L., Ricketts, C., Davis, R.W. 1985. Fur seal diving behaviour in relation to vertical distribution of krill. *Journal of Animal Ecology*, 54, pp. 1-8.

Croxall, J.P., Trathan, P.N., Murphy, E.J. 2002. Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science*, 297, pp. 1510-1514.

- Davis, R.W., Fuiman, L.A., Williams, T.M., Collier, S.O., Hagey, W.P., Kanatous, S.B., Kohin, S., Horning, M. 1999. Hunting behavior of a marine mammal beneath the antarctic fast ice. *Science*, 283, pp. 993-996.
- Forcada, J., Trathan, P.N., Reid, K., Murphy, E.J. 2005. The effects of global climate variability in pup production of antarctic fur seals. *Ecology*, 86, pp. 2408-2417.
- Fortin, D. 2003. Searching behavior and use of sampling information by free-ranging bison (*Bos bison*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54, pp. 194-203.
- Freitas, C., Kovacs, K.M., Ims, R.A., Fedak, M.A., Lydersen, C. 2008. Ringed seal post-moulting movement tactics and habitat selection. *Oecologia*, 155, pp. 193-204.
- Gentry, R.L., Holt, J.R. 1982. Equipment and techniques for handling northern fur seals. NOAA Technical Report NMFS, SSRFNo-758, National Marine Fisheries Service, Seattle, WA.
- Heaslip, S.G., Hooker, S.K. 2008. Effect of animal-borne camera and flash on the diving behaviour of the female Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*). *Deep-Sea Research Part I*, 55, pp. 1179-1192.

Hill, S., Belchier, M., Collins, M., Fielding, S., Murphy, E., Trathan, P., Venables, H., Waluda, C. 2009. Multiple indicators suggest a strong ecosystem anomaly at South Georgia in 2009. CCAMLR Data Report.

Hindell, M. A., D. Crocker, Y. Mori., P. Tyack. 2010. Foraging behaviour. pp. 243–262 *in* I.L. Boyd, W.D. Bowen., S.J. Iverson, eds. Marine mammal ecology and conservation: A handbook of techniques. Oxford University Press, New York, NY.

Hooker, S.K., Boyd, I.L., Jessopp, M., Cox, O., Blackwell, J., Boveng, P.L., Bengtson, J.L. 2002. Monitoring the prey-field of marine predators: Combining digital imaging with datalogging tags. *Marine Mammal Science*, 18, pp. 680-697.

Hooker, S.K., Boyd, I.L. 2003. Salinity sensors on seals: use of marine predators to carry CTD data loggers. *Deep-Sea Research Part I*, 50, pp. 927-939.

Houston, A.I., Carbone, C. 1992. The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behavioral Ecology*, 3, pp. 255-265.

- Iwata, T., Mitani, Y., Yonezaki, S., Kohyama, K., Takahashi, A. 2009. Validation of acceleration records to monitor swimming and prey-capture behavior in the captive northern fur seal. *Nippon Suisan Gakkaishi* (Japanese Edition), 75, pp. 989-994.
- Kareiva, P., Odell, G. 1987. Swarms of predators exhibit 'preytaxis' if individual predators use area-restricted search. *American Naturalist*, 130, pp. 233-270.
- Kooyman, G.L., Davis, R.W., Croxall, J.P. 1986. Diving behaviour of the Antarctic Fur Seal *Arctocephalus gazella*. pp. 115-125 in Gentry, R.L., Kooyman, G.L, eds. Fur seals: maternal strategies on land and at sea. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Kramer, D.L. 1988. The behavioural ecology of air breathing by aquatic animals. *Canadian Journal of Zoology*, 66, pp. 89-94.
- Kuhn, C.E. 2011. The influence of subsurface thermal structure on the diving behavior of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) during the breeding season. *Marine Biology*, 158, pp. 649-663.
- Kuhn, C.E., Costa, D.P. 2006. Identifying and quantifying prey consumption using stomach temperature change in pinnipeds. *Journal of Experimental*

Biology, 209, pp. 4524-4532.

Kuhn, C.E., Crocker, D.E., Tremblay, Y., Costa, D.P. 2009. Time to eat: Measurements of feeding behaviour in a large marine predator, the northern elephant seal *Mirounga angustirostris*. *Journal of Animal Ecology*, 78, pp. 513-523.

Kuhn, C.E., Tremblay, Y., Ream, R.R., Gelatt, T.S. 2010. Coupling GPS tracking with dive behavior to examine the relationship between foraging strategy and fine-scale movements of northern fur seals. *Endangered Species Research*, 12 (2), pp. 125-139.

Le Boeuf, B.J., Costa, D.P., Huntley, A.C., Feldkamp, S.D. 1988. Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology*, 66, pp. 446-458.

Le Boeuf, B.J., Naito, Y., Asaga, T., Crocker, D.E., Costa, D.P. 1992. Swim speed in a female northern elephant seal: metabolic and foraging implications. *Canadian Journal of Zoology*, 70, pp. 786-795.

Liebsch, N., Wilson, R.P., Bornemann, H., Adelung, D., Plötz, J. 2007. Mouthing off about fish capture: Jaw movement in pinnipeds reveals the real secrets of ingestion. *Deep-Sea Research Part II*, 54, pp. 256-269.

MacArthur, R. H., Pianka, E. R. 1966. On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 102, pp. 603–609

McCafferty, D.J., Boyd, I.L., Walker, T.R., Taylor, R.I. 1998. Foraging responses of Antarctic fur seals to changes in the marine environment. *Marine Ecology Progress Series*, 166, pp. 285-299.

McCafferty, D.J., Walker, T.R., Boyd, I.L. 2004. Using time-depth-light recorders to measure light levels experienced by a diving marine mammal. *Marine Biology*, 146, pp. 191-199.

Merrick, R.L., Loughlin, T.R. 1997. Foraging behavior of adult female and young-of-the-year Steller sea lions in Alaskan waters. *Canadian Journal of Zoology*, 75, pp. 776-786.

Mitani, Y., Watanabe, Y., Sato, K., Cameron, M.F., Naito, Y. 2004. 3D diving behavior of Weddell seals with respect to prey accessibility and abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 281, pp. 275-281.

Monaghan, P. 1996. Relevance of the behaviour of seabirds to the conservation of marine environments. *Oikos*, 77, pp. 227-237.

Mori, Y., Yoda, K., Sato, K. 2001. Defining dive bouts using a sequential differences analysis. *Behaviour*, 138, pp. 1451-1466.

Mori, Y., Boyd, I.L. 2004. The behavioral basis for nonlinear functional responses and optimal foraging in Antarctic fur seals. *Ecology*, 85, pp. 398-410.

Naito, Y. 2007. How can we observe the underwater feeding behavior of endotherms? *Polar Science*, 1, pp. 101-111.

Naito, Y., Bornemann, H., Takahashi, A., McIntyre, T., Plötz, J. 2010. Fine-scale feeding behavior of Weddell seals revealed by a mandible accelerometer. *Polar Science*, 4, pp. 309-316.

Narazaki, T., Shiomi, K. 2010. Reconstruction of 3-D path (ThreeD_path). http://bre.soc.i.kyoto-u.ac.jp/bls/index.php?3D_path

Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual review of ecology and systematics*, 15, pp. 523-575.

R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Reid, K., Arnould, J. P. Y. 1996. The diet of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* during the breeding season at South Georgia. *Polar Biology*, pp. 16, 105-114

Reid, K., Croxall, J. P. 2001. Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B*, 268, pp. 377-384

Sakamoto, K.Q., 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, art. no. e5379, .

Sato, K., Mitani, Y., Cameron, M.F., Siniff, D.B., Naito, Y. 2003. Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. *Journal of Experimental Biology*, 206, pp. 1461-1470.

Skinner, J. P., Norberg, S. E., Andrews, R. D. 2009. Head striking during fish capture attempts by Steller sea lions and the potential for using head surge acceleration to predict feeding behavior. *Endangered Species Research*, 10, pp. 61–69.

Shiomi, K., Sato, K., Mitamura, H., Arai, N., Naito, Y., Ponganis, P.J. 2008.

Effect of ocean current on the dead-reckoning estimation of 3-D dive paths of emperor penguins. *Aquatic Biology*, 3, pp. 265-270.

Shiomi, K., Narazaki, T., Sato, K., Shimatani, K., Arai, N., Ponganis, P.J., Miyazaki, N. 2010. Data-processing artefacts in three-dimensional dive path reconstruction from geomagnetic and acceleration data. *Aquatic Biology*, 8, pp. 299-304.

Staniland, I.J., Boyd, I.L. 2003. Variation in the foraging location of Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) and the effects on diving behavior. *Marine Mammal Science*, 19, pp. 331-343.

Staniland, I.J., Reid, K., Boyd, I.L. 2004. Comparing individual and spatial influences on foraging behaviour in Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella*. *Marine Ecology Progress Series*, 275, pp. 263-274.

Staniland, I.J., Gales, N., Warren, N.L., Robinson, S.L., Goldsworthy, S.D., Casper, R.M. 2010. *Marine Biology*, 157, pp. 2383-2396.

Stephens, D. W., Krebs, J. R. 1986. Average- Rate Maximizing Again: Changed Constraints. pp. 38-74. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ

Suzuki, I., Naito, Y., Folkow, L.P., Miyazaki, N., Blix, A.S. 2009. Validation of a device for accurate timing of feeding events in marine animals. *Polar Biology*, 32, pp. 667-671.

Thums, M., Bradshaw, C.J.A., Hindell, M.A. 2011. In situ measures of foraging success and prey encounter reveal marine habitat-dependent search strategies. *Ecology*, 92, pp. 1258-1270.

Viviant, M., Trites, A.W., Rosen, D.A.S., Monestiez, P., Guinet, C. 2010. Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar Biology*, 33, pp. 713-719.

Wilson, R. P., J. Cooper., J. Plötz. 1992. Can we determine when marine endotherms feed? A case study with seabirds. *Journal of Experimental Biology*, 167, pp. 267–275.

Yoda, K., Naito, Y., Sato, K., Takahashi, A., Nishikawa, J., Ropert-Coudert, Y., Kurita, M., Le Maho, Y. 2001. A new technique for monitoring the behaviour of free-ranging Adélie penguins. *Journal of Experimental Biology*, 204, pp. 685-690.

亜南極域サウスジョージアにおけるナンキョクオットセイの 採餌戦略に関する研究 (要旨)

本研究は、亜南極域における主要な海洋高次捕食者であるナンキョクオットセイ *Arctocephalus gazella* の採餌戦略を明らかにすることを目的に、1) 加速度ロガーを用いてオットセイの口の開閉を検出する手法の確立、2) 3次元遊泳軌跡と口の開閉記録から見た、オットセイの餌探索行動の研究、3) 餌環境が異なる年間でのオットセイの採餌行動の比較、を行った。

パッチ状に分布する餌を利用する動物は、餌に遭遇した場合に移動軌跡の方向転換率を増加させ、移動速度を低下させることが、最適な餌探索戦略の理論から予測されている。この行動は、一般に地域限定探索 (Area-Restricted Search (ARS)) と呼ばれている。海洋高次捕食者において、餌遭遇と遊泳軌跡の情報を組み合わせて ARS 行動を調べた研究は非常に少ない。一方、海洋高次捕食者の採餌行動は、海洋環境変化にともなう生態系変動の指標として各地で使用されている。海洋高次捕食者の採餌行動の変化を海洋生態系変動の指標としての確に利用するためにも、彼らの詳細な採餌行動を調査する必要があると考えられる。近年開発されたデータロガーを用いることにより、動物の遊泳軌跡や餌遭遇に関係した行動を調べるのが可能となっている。サウスジョージアで繁殖するナンキョクオットセイは、ナンキョクオキアミ *Euphausia superba* を主要な餌とする海洋高次捕食者の一種である。オットセイの餌遭遇や遊泳軌跡の情報を明らかにすることで、彼らの餌探索行動や餌環境の変化に対する行動の変化を捉えることができると考えられる。そこで、本研究では近年開発された動

物装着型データロガーを用いて、餌遭遇や遊泳軌跡の情報を取得し、ナンキョクオットセイの餌探索行動や変動する餌環境に対応した採餌行動を明らかにすることを目的とした。

野外調査を 2009 年の 1 月から 3 月に、サウスジョージア・バード島にて実施した。20 個体の授乳期間中の雌のナンキョクオットセイを対象とした。オットセイの下顎と背中と首の後ろにデータロガーを取り付けた。本研究では地磁気加速度ロガー、加速度ロガー、カメラロガー、GPS ロガーを様々な組み合わせで装着した。オットセイの 1 採餌トリップ後に動物を再捕獲し、データロガーを回収した。回収したデータロガーから潜水深度記録、顎の加速度記録、背中の加速度記録、地磁気記録、GPS による位置情報を取得した。また採餌行動の年間の比較を行うために、2005 年に同様に取得された 9 個体分の加速度データも使用した。

オットセイの下顎の加速度記録から約 3Hz の高周波成分の動きが検出された。この顎に検出された加速度記録の高周波成分のピークは、背中の加速度記録のピークよりも大きく鮮明であったため、口の開閉であることが示唆された。オットセイの潜水中の口の開閉回数は平均 10 回であった。口の開閉が検出された潜水では、オットセイが頻繁に鉛直ターンをしていたことから、鉛直ターンは口の開閉に連動して生じていると考えられた。口の開閉の記録は、捕食の成功・不成功を区別できないが、少なくとも餌遭遇の指標として有効であることが示唆された。また、体の動きから計測可能な餌遭遇の指標として鉛直ターンの計数が有効であることが示唆された。

次に、地磁気、加速度と GPS の記録から遊泳軌跡を再構築し、遊泳軌跡と餌遭遇の指標である口の開閉の情報を組み合わせて、短期間の様々な時間スケー

ル（潜水バウトスケール、1回の潜水スケール、潜水中のボトムスケール）におけるオットセイの餌探索行動を調べた。オットセイの潜水バウト中の口の開閉頻度は、潜水バウト終了後の水平直線移動距離と関係が無かった。また、平均潜水バウト時間よりも短い10-90分の時間スケールにおいては、過去10分間の口の開閉回数とその後の10分間の水平直線移動距離の間に、10分以上の時間スケールよりも強い負の直線的関係が示された。さらに、オットセイの潜水終了後の水平直線移動距離について、過去1-50回の潜水までの口の開閉回数の影響を調べたところ、直前（過去1回）の潜水の影響を受けていることが示された。次に1回の潜水スケールにおいては、潜水中の口の開閉回数は、潜水後の水平直線移動距離と負の直線的関係を示した。次に潜水中のボトムスケールでは、ボトム中の口の開閉回数は、潜水遊泳軌跡の直線度と負の直線的関係を示した。これらの結果は、ナンキョクオットセイが、潜水バウトや過去10分以上の時間スケールではなく、1回の潜水スケールや過去10分間程度の短い時間スケールでの採餌経験を元に餌探索をしていることを示唆する。さらに、パッチ状に分布するオキアミを利用するナンキョクオットセイは、餌に遭遇した後に移動軌跡をより湾曲させ、比較的狭い範囲（数十メートルスケール）に留まるARS行動をすることで、効率良く餌探索していたことが示唆される。

次に、餌環境が異なった2年間(2005年と2009年)において、オットセイの餌遭遇の指標である鉛直ターンや潜水深度を比較し、餌環境の変化に対する行動の変化を調べた。潜水中の餌遭遇率は、2009年（夜：0.04回/秒、昼：0.02回/秒）の方が2005年（夜：0.06回/秒、昼：0.03回/秒）より昼夜ともに低かった。この結果は、2009年のオットセイの主要な餌であるオキアミの資源量の低さが、オットセイの餌遭遇率に影響していたことを示唆する。ボトム中

の鉛直ターン間隔は、2009 年（夜間：15.7 秒、昼間：25.8 秒）の方が 2005 年（夜間：9.2 秒、昼間：13.1 秒）より昼夜ともに長かった。オットセイが 1 回の潜水中に遭遇する餌はすべて 1 つのパッチに属すると仮定すると、ボトム中の鉛直ターン間隔は、オットセイが遭遇するパッチ内の餌密度の指標として考えることができるだろう。この指標に基づくと、オットセイにとっての 2009 年の餌環境は、パッチ内の餌の密度が低下していたことを示唆する。一方、オットセイの夜間の 1 時間あたりの潜水時間に年間で差は見られなかったが、昼間の 1 時間あたりの潜水時間は 2009 年（9 分／時間）の方が 2005 年（2 分／時間）よりも長かった。結果として、1 日あたりの総水中滞在時間は 2009 年（6.6 時間）の方が 2005 年（4.5 時間）よりも長かった。また、1 日あたりの餌遭遇数は年間で差が見られなかった（2005 年：1139 回、2009 年：1071 回）。この結果は、ナンキョクオットセイが 1 回の潜水での餌遭遇数の減少を、昼間に長く潜水し 1 日あたりの潜水時間を長くすることによって補い、1 日あたりの餌遭遇数を 2005 年と同程度に維持していた可能性を示唆するだろう。

本研究は 1 秒ごとの時間スケールでのナンキョクオットセイの口の開閉や鉛直ターン、遊泳軌跡を調べることによって、詳細な餌探索行動や餌環境に対応した採餌行動を明らかにした研究である。本研究で確立された餌遭遇と遊泳軌跡の情報を組み合わせて採餌行動を詳細に明らかにする手法は、多くの海棲哺乳類、特に鰭脚類に対して広く応用可能であると考えられる。今後、本研究の手法を用いることにより、様々な種類の海洋高次捕食者の餌探索行動や海洋環境変化に対する行動の変化が明らかになると期待される。