

氏 名 安達 大輝

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 1756 号

学位授与の日付 平成27年3月 24 日

学位授与の要件 複合科学研究科 極域科学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 Swimming and foraging behaviour of northern elephant seals
during oceanic migrations
(回遊中のキタゾウアザラシにおける遊泳及び採餌行動に関する研究)

論文審査委員 主 査 准教授 高橋 晃周
教授 小達 恒夫
助教 渡辺 佑基
教授 森 貴久 帝京科学大学
教授 佐藤 克文 東京大学

論文内容の要旨
Summary of thesis contents

Swimming and foraging behaviour of northern elephant seals during oceanic migrations
(回遊中のキタゾウアザラシにおける遊泳及び採餌行動に関する研究)

Breath-hold diving represents a major behaviour in marine top predators, such as seabirds and marine mammals, in polar and temperate regions. Exploring the factors affecting the swimming and foraging behaviour of breath-hold divers is fundamental to a better understanding of the behavioural adaptations of marine top predators to their polar and temperate environments.

Breath-hold divers experience the dilemma of not being able to breathe and feed on prey at the same time; they forage underwater and return to the water surface to breathe. This means that diving and foraging time is physiologically constrained by the amount of oxygen stores, as well as the rate of oxygen consumption, which is largely determined by the frequency of locomotor movements or swim speed, with a given basal metabolic rate. Within these physiological constraints, foraging theories predict that divers have the option to change swimming behaviour and hence how much oxygen they allocate to each phase of a dive in response to (1) biomechanical factor (i.e. buoyancy; body density in other words) that affects swimming behaviour and the energetic costs of swimming, and (2) ecological factor (i.e. foraging depth) that also affects the energetic costs of swimming via changes in transit distance. However, little is known about the relationships among buoyancy, swimming costs and foraging behaviour in free-ranging divers, due to the technological limitations of previous methods: limitations in time resolution and recording periods. These technological limitations have precluded fine-scale, long-term measurements of swimming behaviour and their associated energetic costs in relation to the significant changes in buoyancy, which occurs as fat stores increase while foraging at sea for months.

To overcome these limitations, a novel accelerometer called ‘Stroke Logger’ was developed, that records the number of strokes (together with depth and pitch angle, allowing me to calculate swim speed by $\Delta\text{depth}/\sin\theta$) every 5 seconds for 150 days at maximum by an on-board data-processing algorithm. Using this long-term accelerometry technique, I successfully tracked changes in the locomotor cost of swimming (number of strokes per metre swam, hereafter referred to as strokes-per-metre) in female northern elephant seals during their months-long oceanic foraging migrations, where they experience significant changes in buoyancy (body density). As negatively buoyant seals increased their fat stores and buoyancy, the strokes-per-metre increased slightly in the buoyancy-aided direction (descending), but decreased significantly in the buoyancy-hindered direction (ascending), with associated changes in swim speed, gliding durations and pitch angles. Overall, the round-trip strokes-per-metre decreased and reached a minimum value when seals achieved neutral buoyancy. In addition, seal buoyancy appeared to affect not only locomotor costs via reductions in propulsive activities, but also

(別紙様式 2)
(Separate Form 2)

foraging gains via increased time spent at foraging depth, suggesting a foraging benefit of achieving neutral buoyancy by being fat.

Seals changed swimming behaviour in response to not only buoyancy changes, but also to changes in foraging depth. Specifically, seals swam faster by stroking more frequently when they foraged in shallower depths, reflecting the swimming strategy of maximizing the proportion of time spent foraging at depth, in agreement with an optimality model for breath-hold divers. On the other hand, the number of feeding events had relatively small effect on swimming behaviour. These results characterize the swimming behaviour of elephant seals, in which both biomechanical (buoyancy) and ecological (foraging depth) factors influence stroking frequency and swim speed.

My results show that increasing fat stores by approaching neutral buoyancy have clear advantages in decreased locomotor cost of swimming at sea. Conversely, therefore, losing fat stores results in increased locomotor costs of swimming by deviating from neutral buoyancy. In contrast, on land, losing more fat stores by using more energy is beneficial for reproduction, especially in capital breeding species such as elephant seals; pups grow faster and better when their mothers deliver more energy to them, demonstrating the clear fitness advantages of losing fat stores during reproduction on land. Therefore, I suggest that my results have an important implication of balancing the optimal amount of fat stores against reproduction on land and locomotor activities at sea. This raises the need for further investigations of annual and life cycle strategies of capital breeding species in the future, to examine the trade-off between reproductive benefits on land, where fat stores are reduced during lactation, and swimming costs at sea, where fat is stored while feeding on prey by way of energetically expensive swimming.

博士論文の審査結果の要旨
Summary of the results of the doctoral thesis screening

出願のあった論文は、北太平洋に生息する主要な海生哺乳類の一種、キタゾウアザラシの回遊中の遊泳・採餌行動を記録し、これらの行動に影響する生物力学的・生態的要因を明らかにすることを目的としている。一般に、体内に蓄えた限られた酸素を消費しながら潜水して餌をとる海生哺乳類において、遊泳に関わるエネルギーコストは採餌戦略に影響を与える重要な要因である。特に、回遊中の脂肪蓄積にともなう浮力の変化や餌の分布深度の変化にともなう採餌深度の変化は、遊泳コストの変化を通じて、採餌行動に大きな影響を与えることが予想される。しかし、これまで、数ヶ月におよぶ回遊期間中の遊泳コストを計測することは難しく、浮力や採餌深度の変化と遊泳・採餌行動との関係についての知見は限られていた。本研究は、ストロークロガーと名付けられた長期間の記録が可能な加速度計を開発することで技術的な制約を克服し、キタゾウアザラシの回遊中の浮力や採餌深度の変化が遊泳・採餌行動に与える影響を明らかにしたものである。

本研究は、まず、回遊中のキタゾウアザラシの浮力変化が遊泳コストに及ぼす影響について報告している。遊泳コストはアザラシが1メートル進むために要したストローク回数 (strokes m^{-1}) として定義された。回遊初期のアザラシは負の浮力だったが、時間が経つに連れて、脂肪を蓄えることで浮力が増加することが示された。そして、浮力の増加に伴い、沈降時の遊泳コストが少しだけ上昇し、一方で浮上時の遊泳コストが大幅に減少することを示した上で、中性浮力の状態で沈降・浮上時の遊泳コストが等しくなり、採餌深度までの往復に必要な遊泳コストが最小となることが明らかにされた。また、往復の遊泳コストが小さくなるほど、採餌深度での滞在時間が長くなることが示された。以上の結果から、本研究は、太ること、つまり脂肪を蓄え中性浮力に達することはキタゾウアザラシにおいて遊泳コストの減少、及び採餌時間の増加という二重のメリットがあると結論づけた。また、本研究結果から、水中の動物において太ことは運動コストの減少に繋がるという、陸上動物とは逆の傾向を持つことが示唆された。

本研究は、次に、採餌深度がキタゾウアザラシの遊泳行動に及ぼす影響について報告している。まず、浮力変化という長期的な変化とは別に、採餌深度が短期的（潜水毎）に変化することが示された。具体的にはキタゾウアザラシの採餌深度が夜に浅く、昼に深い、という日周変化をしていることが示され、これは彼らの主な餌生物である中深層性魚類の日周鉛直移動を反映しているものと考察された。そして、この採餌深度の変化に伴って、沈降・浮上中のストローク頻度、及び遊泳速度がどのように変化するかが検討された。その結果、採餌深度が深いほど、沈降・浮上中ともにストローク頻度を下げることによって、遊泳速度が遅くなっていることが明らかにされた。さらに、ここで明らかにされた採餌深度が深いほど遊泳速度が遅いという結果は、潜水中の採餌時間の割合を最大化するためには採餌深度が深いほど遊泳速度を遅くするべきである、という最適採餌モデルの予測と一致することが示された。これらの結果から、キタゾウアザラシは採餌深度の変化に対して、採餌効率を高くするために遊泳行動を調整していることが示唆された。

以上の結果は、キタゾウアザラシの回遊中の遊泳・採餌行動を長期にわたり追跡することで初めて明らかになった成果である。特に回遊中の浮力の変化という生物力学的要因が、潜水動物の採餌戦略に影響するという重要な知見を示しており、同様に長期間の回遊を行う極域の海生哺乳類の研究にも貢献するものである。したがって、審査委員会では、提出された論文が学位論文に値するものと、全員一致で判定した。