

氏 名 菊地 デイル 万次郎

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 1794 号

学位授与の日付 平成27年9月28日

学位授与の要件 複合科学研究科 極域科学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 ウトウの飛行と遊泳のバイオメカニクスに関する研究

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 綿貫 豊 北海道大学
教授 佐藤 克文 東京大学

論文内容の要旨
Summary of thesis contents

空気と水の密度は 800 倍異なるため、飛行と遊泳は力学的制約の異なる運動である。それにもかかわらず、ウミスズメ類など一部の鳥類は羽ばたいて飛んで泳ぐことができる。ウミスズメ類は北半球の極域から亜寒帯に広く分布する海鳥である。海鳥は海洋生態系の高次捕食者であり、なかでもウミスズメ類は北半球での魚類消費量がもっとも多いと推定されている。空中と水中両方を利用できることは、ウミスズメ類が海洋生態系の重要な地位を占めるに至った一因であると考えられる。そのため、ウミスズメ類が飛行と遊泳を実現するための翼形態や行動調節について、長年注目されてきた。

本論文ではウミスズメ科ウトウ (*Cerorhinca monocerata*) を研究対象とし、空中と水中を移動するうえで重要と考えられる羽ばたき運動に着目し、その力学的側面を調べた。調査はウトウの世界最大の繁殖地である北海道天売島で実施した。

空中と水中を移動するためにウトウがとっている行動や受けている制約を調べるために、慣性ロガーをウトウに装着することで、羽ばたき中の加速度ベクトルを計測した。加速度ベクトルの時系列変化を飛行と遊泳で比較した結果、飛行ではダウンストロークで揚力を生んで重力に対抗していることがわかった。対して、遊泳ではダウンストロークで水平方向に大きな推力を生み、アップストロークで下向きに推力を生んで浮力に対抗していることがわかった。遊泳におけるダウンストロークは、水平方向に大きな推力が生める一方で、沈降中にも関わらず浮上する方向にも力を生んでいた。遊泳中に大きな上向き推力を生む要因の 1 つとして、ウトウの翼が揚力を生むのに適した形態を備えていることが考えられた。また、ダウンストロークで大きな推力を生める要因の 1 つとして、ダウンストロークの主導筋である大胸筋がアップストロークの主導筋である小胸筋よりも大きいことが考えられた。

次に加速度と GPS ロガーをウトウに装着することで、羽ばたき頻度、飛行・遊泳速度を計測し、ビデオ映像から翼の振り幅を計測した。その結果、ウトウは飛行では翼を広げ高頻度で羽ばたき、遊泳では翼を縮め低頻度で羽ばたきことがわかった。飛行と遊泳で羽ばたき運動が異なることが、推進にどのように貢献しているのかを調べるために推進効率の指標となるストローハル数という無次元数を計算した。ストローハル数 (St) は、 $St = fA / U$ と定義される。 f は羽ばたき頻度 (Hz)、 A は翼の振り幅 (m: 翼先端の振幅)、 U は前進速度 (m s^{-1}) をあらわす。ストローハル数が 0.2-0.4 の範囲に収まる時は羽ばたきの推進効率が高くなることが知られている。ウトウのストローハル数を計算すると、飛行 (0.23) と遊泳 (0.36) とともに推進効率が高くなる範囲で羽ばたいていることがわかった。翼の振り幅は翼を縮めることによって調節されており、胸筋の収縮距離が保たれていた。また、ストローハル数は推力と正の相関を示すことが分かっている。そのため、ウトウの遊泳時のストローハル数が飛行時よりも高いのは、抗力の大きい水中で大きな推力を必要としているためだと考えられた。本研究ではウトウを研究対象としているが、飛行と遊泳で羽ばたき頻度や翼の形状を変える行動は他のウミスズメ類でも報告されている。このことから、ウトウ以外のウミスズメ類も飛行と遊泳で推進効率が高くなるストローハル数で羽ばたいていることが示唆される。また、飛行と遊泳で羽ばたき頻度や翼の形状を変える行動は、飛行に特化した鳥類が水中に適応する移行段階で、飛行と遊泳を両立するための行動の 1 つと考えられる。

(別紙様式 2)
(Separate Form 2)

ウミスズメ類は飛行と遊泳を両立するために羽ばたき行動を調節している一方で、行動の調節には制約があることも示唆された。例えば、ウトウは遊泳ではダウンストロークとアップストロークで均等に推力が生めないため、加減速が大きくなる。この加減速によって、エネルギー消費が増えることが示唆される。また、飛行と遊泳では羽ばたき頻度が異なるため、筋肉のエネルギー代謝の効率が犠牲になっていることも示唆された。筋肉にはエネルギー代謝の効率を最大化する最適な筋収縮速度が存在するため、羽ばたき頻度を大きく変えることは、飛行と遊泳のどちらか、あるいは双方の羽ばたき時のエネルギー代謝の効率を犠牲にしていると考えられる。これらはウトウが飛行と遊泳を両立するために負う制約だと考えられる。そのため、ウミスズメ類は飛行と遊泳の能力を備える代償として、飛行に特化した鳥類、遊泳に特化した鳥類よりも移動に費やすエネルギー消費が大きくなることが示唆される。したがって、ウミスズメ類の飛行と遊泳を両立する特有の生活スタイルは餌資源の豊富な環境を必要とすることが考えられ、これはウミスズメ類が生物生産性の高い極域から亜寒帯の海域に生息していることと関連すると考えられる。

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海鳥類の一種、ウトウの飛行・遊泳中の羽ばたき運動を記録し、ウトウが翼を使って飛行と遊泳の両方を行うための行動的調節や行動への制約を明らかにすることを目的としている。空気と水の密度の違いから、飛行と遊泳に関わる力学的制約は大きく異なっており、空中・水中の両方の環境において効率的に運動することは難しいと一般に考えられている。しかし、ウトウを含むウミスズメ科の鳥類は高い飛翔能力をもつと同時に、高い潜水能力をもつことが知られている。ウミスズメ科鳥類がどのようにして飛行と遊泳を両立させているのかについて、これまでも研究が行われてきたが、手法上の制約から翼の羽ばたき運動に関わるバイオメカニクスについての知見は限られていた。本研究は、高い時間分解能で加速度や角加速度を計測するデータロガーを用い、野外環境下でウトウの飛行・遊泳中の羽ばたき運動の特徴を明らかにしたものである。

本研究は、まず、ウトウの飛行・遊泳中の加速度・角加速度を慣性ロガーによって計測し、そこから計算される羽ばたきによる力の発生パターンの変化を、加速度ベクトルの時系列変化として報告している。加速度ベクトルの発生方向はウトウの羽ばたきのサイクルの中で大きく変化していた。飛行中には、ダウンストロークの際に鉛直上向きの大きな加速度ベクトルが見られ、翼の打ち下ろしによって飛翔に必要な揚力を得ていると考えられた。一方、遊泳中には、アップストロークの際に沈降に必要な鉛直下向きの加速度ベクトルが見られ、これによって浮力に逆らって遊泳していると考えられた。また遊泳中のダウンストローク時には前進する方向へ推力を生み出しているものの、鉛直上向きに加速度ベクトルが発生し、効率的に沈降できていない羽ばたきのフェーズがあることが示された。

本研究は、次に、ウトウの羽ばたき頻度、移動速度、翼の振り幅とそこから計算されるストローク数（推進効率の指標）の飛行・遊泳での違いについて報告している。加速度ロガーおよび GPS ロガーによって調べた結果、ウトウは飛行中には、遊泳中に比べ、翼の振り幅が大きく、高頻度に羽ばたき、また移動速度が高かった。ストローク数は飛行中で 0.23、遊泳中で 0.36 であり、いずれも過去の研究から推進効率が高いと想定されているストローク数の範囲内(0.2~0.4)であることが示された。このことから、ウトウが羽ばたき頻度や翼の振り幅を調節することで、飛行中、遊泳中ともに推進効率が高いストローク数を保っていることが示唆された。

本研究は、最後に、ウトウの羽ばたき行動の特徴を、飛行あるいは遊泳に特化した動物と比較して考察を行っている。ウトウの飛行・遊泳中のストローク数は、それぞれ飛行や遊泳に特化した動物と同様な値のレンジにあり、運動中の全体的な推進効率は飛行や遊泳に特化した動物とおおむね変わらないと考えられた。しかし、同じ体サイズの飛行に特化した動物に比べて、ウトウの飛行中の羽ばたきの頻度は高く、飛行中のエネルギー消費は高いと推定された。また遊泳中には効率的に沈降できていない羽ばたきのフェーズがあり、遊泳に特化した鳥類ほど効率的に推進していないことが示唆された。これらの結果は、ウトウが飛行と遊泳を両立させることの制約を示していると考えられた。

これらは、飛行と遊泳の両方をおこなうウミスズメ科鳥類ウトウの羽ばたき行動を野外において詳細に計測することで初めて明らかになった。ウミスズメ科鳥類は北半球の極域から寒帯域にかけて分布する主要な海鳥であり、本研究はウミスズメ科を特徴づける飛行・遊泳の両立にかかわるバイオメカニクスの特徴の解明をとおして極域の高次捕食動物

(別紙様式 3)

(Separate Form 3)

の行動・生態の理解に大きく貢献するものである。本博士出願論文の3章は査読付き国際学術雑誌に掲載された。また他の部分も投稿準備中である。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。