

ウトウの飛行と遊泳のバイオメカニクスに関する研究

菊地 デイル 万次郎

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 27 年度

(2015)

目次

第1章 序論

1-1 鳥類の飛行と遊泳.....	4
1-2 ウミスズメ類.....	5
1-3 ウミスズメ類の飛行と遊泳のバイオメカニクス.....	6
1-4 本論文の目的と構成.....	7

第2章 飛行と遊泳の加速度ベクトル

2-1 背景と目的.....	11
2-2 方法	
2-2-1 野外調査.....	13
2-2-2 データの処理.....	14
2-2-3 慣性ロガーのデータ解析.....	15
2-3 結果.....	16
2-4 考察.....	17

第3章 飛行と遊泳のストローハル数

3-1 背景と目的.....	26
3-2 方法	
3-2-1 野外調査.....	28
3-2-2 加速度と GPS のデータ解析.....	29
3-2-3 翼の動きの解析.....	31

3-2-4	ブートストラップ解析.....	32
3-3	結果.....	32
3-4	考察.....	33
第4章 総合考察		
4-1	本研究で得た成果のまとめ.....	43
4-2	飛行に特化した動物や遊泳に特化した動物との比較.....	44
4-3	今後の課題.....	48
付録		
付録1	慣性ロガーによる姿勢角と動的加速度の計算原理.....	51
付録2	深度10 m ごとの加速度ベクトル.....	52
付録3	ウトウの翼型の特徴.....	53
付録4	ウトウの飛行と遊泳の抗力の比較.....	59
謝辞.....		61
引用文献.....		62
要旨.....		73

第1章 序論

1-1 鳥類の飛行と遊泳

空気と水は密度が 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 (Lovvorn and Jones 1994; Thaxter et al. 2010; Taylor and Thomas 2014)。そのため、鳥類では飛行に特化した種と遊泳に特化した種では異なる形質を備えている。例えば、飛行では空中で体重を支える必要があるため、翼は効率良く揚力を生まなければならない。揚力の大きさは、翼面積 (翼を平面に投影したときの最大面積) に比例するため、翼面積あたりの体重 (翼面荷重) は小さいほうが、羽ばたいて飛ぶのに必要なパワーを抑えられる

(Pennycuick 2008; Taylor and Thomas 2014)。また、翼幅 (翼を広げた長さ) は長いほど誘導抗力が小さくなるため、翼幅あたりの体重は小さい方が羽ばたかずに飛ぶ (滑空飛行) のに適している (Pennycuick 2008; Taylor and Thomas 2014)。事実、羽ばたき飛行に特化した鳥類の翼面荷重は小さく、滑空飛行に特化した鳥類の翼幅は長いことが知られている (Pennycuick 2008; Taylor and Thomas 2014)。一方、水は密度が大きいため、水中では鳥に作用する抗力が大きくなり、浮力も作用する。通常、鳥の浮力は重力よりも大きいいため、水中では体重を支える必要が無くなるが、潜降時には浮力に対抗する必要がある (Lovvorn et al. 2004)。遊泳では、飛行に比べて翼面積は小さい方が抗力と浮力が減り、必要なパワーを抑えられる (Johansson and Aldrin 2002; Pennycuick 2008; Taylor and Thomas 2014)。事実、ペンギン類で報

告されている翼面荷重は、飛行に特化した鳥類よりも大きい (Hui 1988; Bannasch 1995)。

このように飛行と遊泳では必要とされる形質が異なると考えられているが、一部の鳥類は飛行と遊泳、両方の能力を備えている。これらの種は運動様式の違いから 2 つのグループに分けることができる。1 つはウ科、カイツブリ科やアビ科など、飛行で翼、遊泳で足を推進器官にするグループである。もう 1 つは、ウミスズメ科やモグリウミツバメ科など、飛行と遊泳の両方で翼を推進器官にするグループである。前者のグループは空中と水中で推進器官を使い分けることで異なる制約に対応していると考えられる。一方、後者のグループでは、飛行と遊泳を 1 つの翼で両立させなければならない。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、ウミスズメ類を中心に長年注目されてきた (e.g. Storer 1960)。

1-2 ウミスズメ類

ウミスズメ類は極域から亜寒帯の北半球の海洋に広く生息する鳥類 (海鳥) である。海鳥は海洋生態系の高次捕食者であるが、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 (Brooke 2004)。ウミスズメ類は空を飛び、水中でも羽ばたいて泳ぐ能力を持つため、繁殖地から遠く離れた海域まで飛んで移動し、水中の餌を潜って獲ることができる。このように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高次捕食者として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、ウミスズメ類の空中と水中への適応メカニズムは、ウミスズメ類がいかんして

海洋生態系の代表的な高次捕食者になりえたのかを知る上で重要な知見となる。

ウミスズメ類の飛行と遊泳は、進化学的にも注目されてきた。ウミスズメ類はカモメ類と共通祖先から分岐したと考えられている (Baker et al. 2007)。同じ海鳥類であり、飛行能力を持たない南半球のペンギン類は、飛行に特化したアホウドリ類と共通祖先から分岐し (Baker et al. 2006)、遊泳能力を獲得する過程で飛行能力を失ったと考えられている。ペンギン類は進化過程で、ウミスズメ類のように飛行と遊泳を両立する適応段階を経ていることから、北半球と南半球において平行進化が生じたと考えられている (Storer 1960)。そのため、ウミスズメ類は鳥類の水中適応の過程を知る上で重要な研究対象という位置づけにある (Storer 1960)。

1-3 ウミスズメ類の飛行と遊泳のバイオメカニクス

ウミスズメ類の翼面積を調べた既往研究によれば、ウミスズメ類の翼面積は飛行に特化した鳥類と遊泳に特化した鳥類との中間サイズである (Storer 1960; 長 1994; Pennycuick 2008)。これは飛行と遊泳の要求の妥協点として生じたと考えられている (Johansson and Aldrin 2002)。また、ウミスズメ類は翼を羽ばたかせ、空中では重力、水中では浮力という反対方向の力に対抗しなければならない。羽ばたきは非定常運動であり、航空機のように一定の力を生み続けることができないため、力のベクトルは絶えず変動する。つまり、ウミスズメ類は空中と水中で、羽ばたき中の力のベクトルの発生パターンを変えて重力と浮力に対抗しなければならない。Watanuki et al. (2006) は、野外

でウミスズメ類 4 種に加速度ロガーを取り付けて、遊泳中の加速度の発生パターンを計測し、主に翼を打ち下ろす時に推力が生まれていることを発見した。しかしながら、加速度ロガーだけでは力の発生方向が正確に計測できなかった。またウミスズメ類の飛行中の力の発生パターンを計測した研究はこれまでなかったため、ウミスズメ類の飛行と遊泳における力の発生パターンの調節について明らかにされていなかった。

既往研究によれば、ウミスズメ類の羽ばたき運動は飛行と遊泳で異なることが報告されている。ウミスズメ類は、空中では高頻度（7.6-9.3Hz）で羽ばたき、水中では低頻度（2.5-2.7Hz）で羽ばたくことが報告されている

（Watanuki et al. 2006, Sato et al. 2007）。また、ウミスズメ類は空中では飛行に特化した鳥類と同様に翼を広げて羽ばたくが、遊泳では翼を部分的に縮めた状態で羽ばたくことが知られている（Spring 1971; Johansson and Aldrin 2002; Gaston 2004）。このように飛行と遊泳で羽ばたき運動が異なることは、空中と水中を効率的に移動するための行動調節と考えられるが、推進にどのように貢献しているのか明らかにされていなかった。野外で動物の推進効率を直接測ることは難しいが、推進効率の指標としてストローハル数（Strouhal number）という無次元数が注目されている。ストローハル数は羽ばたきの周期を表す無次元数であるため、異なる流体での羽ばたき運動を比較できる（Taylor et al. 2003; Nudds et al. 2014）。

1-4 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、ウミスズメ類が空中と水中を

移動するうえで重要と考えられる羽ばたき運動について、力学的側面から着目した。本論文ではウミスズメ科ウトウ (*Cerorhinca monocerata*) (図1-1) を研究対象とし、その翼形態や飛行と遊泳中の行動データを取得した。本博士論文で研究対象とするウトウは、北太平洋で繁殖する中型 (480-620g) のウミスズメ類である (Gaston and Jones 1998)。調査はウトウの世界最大の繁殖地である北海道天売島 (図1-2) で実施した (Gaston and Jones 1998)。ウトウは他のウミスズメ類と同じく飛行と遊泳が可能であり、潜水してカタクチイワシやイカナゴなどの魚類を捕食する (Takahashi et al. 2001)。繁殖期の採餌トリップは最大半径162 kmと見積もられており、最大潜水深度は60 mの記録が報告されている (Kato et al. 2003)。

本論文は、本章および他 3 章からなる。第 2 章では加速度と角速度を同時計測できるデータロガーをウトウに装着し、力の発生パターンを比較した。第 3 章では飛行と遊泳で異なる羽ばたき運動が推進にどのように貢献しているのかを推進効率の指標となるストローハル数に注目して示した。第 4 章では総合考察として、第 2、3 章で得られた成果をまとめ、飛行に特化した種や遊泳に特化した種と比較して、飛行と遊泳能力を両立する上での制約を議論する。



図 1-1. ウトウ (*Cerorhinca monocerata*)。

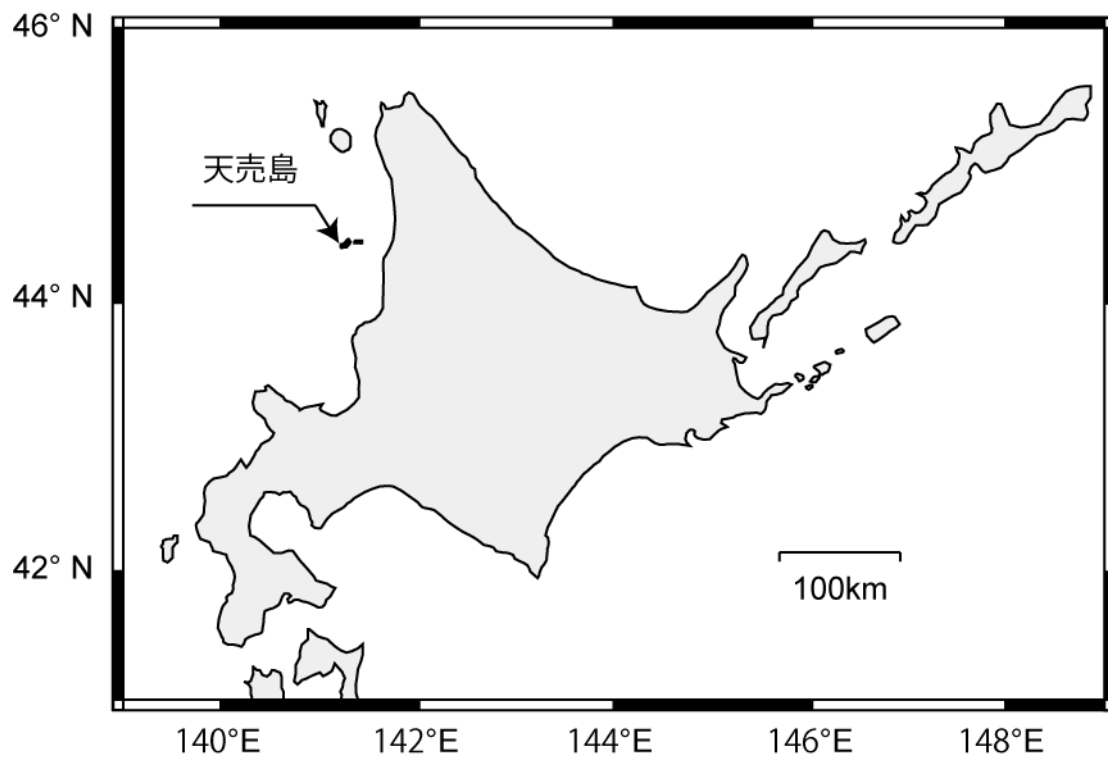


図 1-2. 北海道天売島(44° 25' N, 141° 19' E)。ウトウの繁殖地は島の西側。

第2章 飛行と遊泳の加速度ベクトル

2-1 研究の背景と目的

鳥の飛行と遊泳では鉛直方向に正反対の力が作用する。飛行では、鉛直下向きに重力が作用するため、揚力を生んで空中で体重を支える必要がある。一方、遊泳では水の密度が鳥の密度（羽毛や呼吸器内の空気を含む）よりも大きく、重力よりも大きな浮力が作用するため、潜降時は下向きに推力を生んで浮力と抗力に対抗する必要がある。そのため、飛行と遊泳を両立するウトウでは、翼を使い空中では重力、水中では浮力という反対方向の力に対抗する力を生まなければならない。

羽ばたきは非定常運動であるため、そのメカニズムは複雑である (Videler 2006)。例えば、巡航飛行する航空機では、揚力と重力、推力と抗力が釣り合った状態にあるため、加減速は生まれない。一方で羽ばたき運動する鳥類は航空機と異なり、翼の打ち下ろし（ダウンストローク）と打ち上げ（アップストローク）を繰り返すため、周期的に力の方向と大きさ（ベクトル）が変化する。その結果として、羽ばたく鳥は様々な方向に加速を繰り返すことになる。羽ばたき運動する鳥は、力のベクトルの発生パターンを調節することで、重力あるいは浮力に対抗しているはずである。したがって、ウトウの飛行と遊泳での羽ばたき運動の特徴や制約を調べるには、羽ばたき周期内での力のベクトルの発生パターンを計測する必要がある (cf. Iriarte-Díaz et al. 2011)。

これまで鳥の羽ばたき飛行の研究は、風洞実験（トンネル内で送風し、鳥を飛行させる実験方法）を中心にされてきた (Hedenström et al. 2008)。風洞

実験では映像解析と気流の計測を組み合わせることによって、翼の動きと力の発生パターンを詳細に記録できる (Hedenström et al. 2006)。こうした既往研究によれば、多くの飛行に特化した鳥類は、ダウンストロークで主要な揚力を生んで重力に対抗し、ダウンストロークとアップストロークの両方で推力を生んでいる (Hedrick et al. 2004; Warrick 2005; Hedenström et al. 2006; Wang 2008)。風洞実験では翼の運動と力の発生パターンを同時計測できる反面、風洞内で飛べるよう訓練した鳥を使う必要があり、限られた種にしか適用されていない。そのため、ウミスズメ類で飛行中の力の発生パターンを調べた例は無い。

鳥類の羽ばたき遊泳については、ペンギン類の水槽実験の例がある (Clark and Bemis 1978; Hui 1988; Bannasch 1995)。これらの既往研究によれば、ペンギン類はダウンストロークとアップストロークで均等に推力を生んでいる (Clark and Bemis 1978; Hui 1988; Bannasch 1995)。羽ばたき遊泳については、ウミスズメ類でも研究されてきた。野生のウミスズメ類に加速度ロガーを取り付けることで、羽ばたき中の加速度の発生パターンが調べられてきた (Watanuki et al. 2003; Watanuki et al. 2006; Lovvorn 2004)。加速度は力の大きさに比例するため (運動の第二法則:力は加速度と質量の積)、加速度を計測することで力の大きさの変化を知ることができる。Watanuki et al (2006) の報告によれば、潜降遊泳するウミスズメ類はダウンストロークで進行方向に加速度 (推力) を生み、浅い深度 (10 m 未満) では、アップストロークでも推力を生んでいる。しかしながら、加速度ロガーは回転を伴う素早い運動では加速度のベクトルを正確に計測できなかつた (Fourati et al. 2010;

Madgwick et al. 2011; Noda et al. 2014) 。そのため、ウミスズメ類の遊泳中の力の発生パターンは正確にわからなかった。

近年、加速度センサーとジャイロスコープを搭載した慣性ロガーを動物に装着することで、動物の姿勢角と力に由来する加速度を計測する手法が確立された (Noda et al. 2014) 。ジャイロスコープは動物の回転の動き (角速度) を高頻度で計測できるため、姿勢角を算出して加速度の方位を計測することが可能である (Noda et al. 2014) 。そこで本章では、ウミスズメ類の飛行と遊泳中の加速度ベクトルの発生パターンを調べるために、北海道天売島で繁殖するウトウに慣性ロガーを装着した。慣性ロガーにより、加速度と角速度を高頻度で計測し、加速度ベクトルを求めることによって、ウトウの飛行と遊泳における力の発生パターンを比較した。

2-2 方法

2-2-1 野外調査

野外調査は、ウトウの世界最大の繁殖地である北海道天売島 (44° 25' N, 141° 19' E) で、2013年6月に実施した。調査に必要な許可は、環境省および文化庁に申請して得た。飛行中と遊泳中の加速度ベクトルを計測するために、2種類のデータロガー：慣性ロガー (60×5×13 mm, 6.5 g, LP-BLD001-0A, Biologging Solutions Inc., Kyoto, Japan) と深度ロガー (φ8×32 mm, 3.4 g, LAT1500, LOTEK, Ontario, Canada) を使用した。慣性ロガーは、加速度センサーとジャイロスコープを搭載しており、それぞれ3軸の加速度 (m s^{-2}) と角速度 (degree s^{-1}) を 200 Hz で記録した。深度ロガーは圧力センサーによ

り、1 Hz で深度を記録した。慣性ロガーは電池容量の都合上、記録時間が約 2 時間 30 分と短いため、慣性ロガーの起動時刻を飛行と遊泳行動が活発になる 17 時 30 分に設定した (Kato et al. 2003)。ウトウは育雛期間中、3-4 時に採餌のために巣を出て、日中に海で採餌し、19-21 時に帰巢する習性がある (Kato et al. 2003)。この習性を利用し、19 時以降に帰巢してきた成鳥を捕獲し、体重計測後に慣性ロガーと深度ロガーを装着した。データロガーは、ウトウの背部に防水テープ (Tesa, Hamburg, Germany) で固定した (図 2-1)。データロガーを取り付けた後、ウトウを巣穴に放した。翌日以降、ウトウが海から帰巢した際に再捕獲し、データロガーを回収した。データロガーはウトウ 5 個体に装着し、4 個体を 1-7 日後に再捕獲した。データロガー装着時に体重、回収時に体重と形態を計測した。調査個体の体重は、データロガー装着時 558 ± 33 g、回収時 560 ± 29 g (平均 \pm SD, n=4 個体) であり、データロガーの合計質量は体重の 1.7-1.9% だった。またデータロガーの前方投影面積は、ウトウ (28.99 cm^2) の 4% だった (長 1994)。

2-2-2 データの処理

データ処理には、IGOR Pro (WaveMetrics, Lake Oswego, OR, USA) を用いた。記録されたデータを用いて、飛行と遊泳のイベントを抽出した。まず、背腹軸 (ヒープ軸) に高い振幅で周期的に加速度が生じている期間を鳥の羽ばたきイベントとして検出した (図 2-2)。検出した羽ばたきイベントの内、潜水していない期間を飛行、潜水している期間を遊泳とした。各飛行イベントの前後 30 秒は、巡航とは異なる離水や着水を含む期間と考えられるため、解析

から省いた。巡行している区間を解析するために遊泳は最大深度が 20m を超えるイベントのみを解析対象とした。また、浮上時は正の浮力を推力として使い、ほとんど羽ばたかない (Watanuki et al. 2006) ため、潜降時のみを解析した。

各パラメータは、イベントの平均値と標準偏差 (\pm SD) を計算して表記した。

2-2-3 慣性ロガーのデータ解析

羽ばたき中の加速度ベクトルを計算するために慣性ロガーのデータを用いた。まず、Noda et al. (2014) に倣い、角速度の時間積分から姿勢角を直交座標系で求め、動的加速度と重力加速度を動物軸 (ヒープ、サージ、スウェイ) ごとに分離した (図 2-3、計測原理は付録-1 を参照)。角速度の測定誤差とバイアス誤差の補正には orientation filter を用いた (Madgwick et al. 2011; Noda et al. 2014)。なお、ウトウの姿勢角と慣性ロガーの取り付け角の差を除くため、水面滞在時の姿勢角 (ピッチ、ヨー、ロール) を 0 度の基準とした。本研究では巡航時の加速度ベクトルを調べるため、ヒープ軸とサージ軸まわりの二次元平面に基づいて、水平と鉛直成分の動的加速度を合成して加速度ベクトルを求めた (図 2-3)。動的加速度と加速度ベクトルは、慣性ロガーのサンプリング周期と同じく、0.005 秒毎に計算した。

本研究で算出される加速度ベクトルには、鳥に作用する全ての力 (ベクトル) が反映されるため、外力 (揚力、推力、抗力、重力、浮力) の他に翼の慣性力も含まれる (cf. Hedrick et al. 2004; Iriarte-Díaz et al. 2011)。翼の慣性

力は、翼の質量分布と翼の動きに依存して時間変化する力である。羽ばたき中の外力と慣性力は絶えず変動し、見かけ上はその差分だけが現れるため、推力や抗力を独立に計測することは技術的に困難である (Schultz and Webb, 2002; Fish et al. 2014)。本研究では、外力と翼の慣性力を含め、ウトウが生みだした全ての力を評価している。

羽ばたき頻度は、ヒープ軸の動的加速度のフーリエ変換により求めた。各イベントで、パワースペクトルのもっとも強い周波数を羽ばたき頻度とした。

羽ばたき周期の中で、ダウンストロークとアップstroークの区間を分けるためにヒープ軸の動的加速度を指標とした。ヒープ軸の加速度が正の時はダウンストローク、負の時はアップstroークと定義した (cf. Hedrick et al. 2004; Videler 2005; Watanuki et al. 2006)。ダウンストローク比は、一周期の羽ばたき (ダウンストロークの始まりからアップstroークの終わり) の中のダウンストロークの時間比として求めた。なお、解析した飛行と遊泳の羽ばたきにはグライドする期間は含まれていなかった。

2-3 結果

本研究では飛行イベントを 4 個体から 9、潜水イベントを 2 個体から 32 得られた。飛行時間は、平均 335 ± 127 秒、最大 645 秒だった ($n=9$ 飛行イベント)。潜水時間は、平均 87 ± 15 秒、最大 102 秒 ($n=32$ 遊泳イベント) だった。潜水深度は、平均 26 ± 4 m、最大 34 m だった ($n=32$ 遊泳イベント)。羽ばたき頻度は、飛行が 8.8 ± 0.3 Hz ($n=9$ 飛行イベント)、遊泳時 2.7 ± 0.1 Hz ($n=32$ 遊泳イベント) だった。ダウンストローク比は、飛行時 0.54 ± 0.02

(n=9 飛行イベント)、遊泳時 0.45 ± 0.02 (n=32 遊泳イベント) であった。ピッチ角の平均は、飛行で $7.7 \pm 2.3^\circ$ (n=9 飛行イベント)、遊泳で $-42.0 \pm 5.0^\circ$ (n=32 遊泳イベント) だった。

動的加速度と加速度ベクトルの典型的な時系列データを図 2-4 に示した。飛行と遊泳ともに動的加速度と加速度ベクトルには周期性が見られた。飛行ではダウンストロークで揚力が大きく、ダウンストロークとアップstroークの両方で推力は生まれていた。遊泳では、ダウンストロークで水平方向と上向きの推力、アップstroークで下向き推力が生まれていた。また、ダウンストロークの方がアップstroークよりも大きな加速度ベクトルを生んでいた。飛行では加速度ベクトルは鉛直方向に多く分布しており、遊泳では加速度ベクトルは鉛直、水平の両方向に分布していた (図 2-5)。飛行と遊泳ともに加速度ベクトルはダウンストロークでは上向き、アップstroークでは下向きに分布していた (図 2-5)。また、遊泳での加速度ベクトルの頻度分布には、深度による大きな違いは見られなかった (付録 2)。

2-4 考察

慣性ロガーを用いて加速度ベクトルを計測した結果、飛行と遊泳でダウンストロークとアップstroークの力の発生パターンに違いが見られた。まず、飛行ではダウンストロークで大きな揚力を生み、重力に対抗していた。また、飛行ではダウンストロークとアップstroークの両方で推力を生んでおり、羽ばたき周期内でも飛行速度の変化は小さいことが示唆された。これらの結果は、これまで飛行に特化した鳥類で報告されてきた力の発生パターンと同様の結果

である (Hedrick et al. 2004; Warrick et al. 2008; Spedding et al. 2003)。次に、遊泳ではダウンストロークで大きな水平推力を生みながらも上向きに推力を生んでおり、浮力に対抗する力はほとんど生まれていないことがわかった。また、遊泳のアップストロークでは水平推力はほとんど生まれていなかったものの、下向き推力が生まれていた。これまでウミスズメ類の遊泳についてはダウンストロークで前進する力を生んでいると考えられていたが (Watanuki et al. 2006)、本研究によって、水平方向への推力は主にダウンストロークによって生み、浮力にはアップストロークで対抗していることがわかった。

ダウンストローク比は飛行で $54 \pm 2\%$ ($n=9$ 飛行イベント) であった。飛行ではダウンストロークの時間がアップストロークよりも相対的に長いために、重力に対抗する時間が相対的に長くなることが示唆される。対して、遊泳のダウンストローク比は $45 \pm 2\%$ ($n=32$ 遊泳イベント) であった。遊泳ではアップストロークの時間はダウンストロークよりも相対的に長い時間、浮力に対抗できる時間が相対的に長くなる効果が示唆された。

遊泳のダウンストロークで大きな上向き推力が生まれる要因の1つとして、ウトウが空中と水中で1つの翼を使っていることによる制約が考えられる。特に翼の断面形状 (翼型) は、作用する揚力や抗力の大きさが変化する (東 1997; Videler 2005) ため、飛行や遊泳能力において重要な形態的特徴だと考えられる。例えば、進行方向に対して上向きに反った翼型 (キャンバー翼) は、より大きな揚力を得るのに適している (東 1997; Altshuler et al. 2004; Pennycuick 2008; Bai et al. 2009)。対して、キャンバーの無い翼型 (対称翼) は、羽ばたいて推力を生むのに適していることが実験的に示されている

(Ashraf et al. 2009, 2011)。羽ばたきは非常に複雑な運動であるため、翼型だけで揚力や推力の大きさは決まらないが、たしかに滑空飛行する種から羽ばたき飛行する種まで飛行に特化した鳥類の翼は大きなキャンバーがついており (Withers 1981; Pennycuick 1992; Videler 2005)、遊泳に特化したペンギン類の翼はキャンバーが小さい (Bannasch 1995)。ウトウの翼型には大きなキャンバーが付いていることから、ウトウは揚力を生みやすい形態的特徴をもつことが示唆される (付録-3)。そのため、遊泳のダウンストロークで大きな上向き推力が生まれるのではないだろうか。キャンバー翼を有するウトウが遊泳中のアップストロークで下向き推力を生むメカニズムについては、翼の動きと力の変化を同時に計測できなかつたため、本研究では検証できなかつた。仮説としては、ウトウがアップストロークで翼をカヌーのパドルのように使い、海水を上向きに押す反作用を推力として利用していることが考えられる (cf. Stettenheim, 1959; Johansson and Aldrin 2002)。

遊泳のダウンストロークでアップストロークよりも大きな加速度ベクトルを生む他の要因として、それぞれの主導筋の大きさの違いが考えられる。ダウンストロークの主導筋である大胸筋は、アップストロークの主導筋である小胸筋よりも大きく、ダウンストロークでより大きな力を生めることが考えられる (Kovacs and Meyers 2002)。また、ウミスズメ類の小胸筋質量は体重比で比較すると 3.4-4.7%で、飛行に特化したカモメ類 (1.1-1.4%) やミズナギドリ類 (1.0-2.1%) よりも大きく、遊泳に特化したペンギン類 (6.7-8.0%) よりも小さいことが知られている (Kovacs and Meyers 2002; 長 1994)。鳥類の飛行では、ダウンストロークの揚力により受動的に翼が打ち上がる (Hedrick et

al. 2004) ため、小胸筋は発達する必要があまりないと考えられるが、ペンギン類はアップストロークでも大きな推力を生むために小胸筋が発達していると考えられている (Clark and Bemis 1979; Hui 1988)。ウミスズメ類の小胸筋が飛行に特化した鳥類よりも大きいのは、アップストロークで下向き推力を生むためだと考えられる。

第2章では、ウトウが飛行ではダウンストロークで揚力、ダウンストロークとアップストロークの両方で推力を生んでいることがわかった。これはこれまで報告されてきた飛行に特化した鳥類と似たパターンだった。対して遊泳では、ダウンストロークで大きな水平推力を生む一方で上向きの推力も生まれており、アップストロークで潜降に必要な下向き推力を生んでいることがわかった。遊泳のダウンストロークで大きな上向き推力が生まれる要因としては、飛行と遊泳を両立するための翼形態による制約と主導筋の重量の違いが考えられる。一方で、ウトウが飛行と遊泳で羽ばたき頻度が異なることと、遊泳で翼を縮めて羽ばたくことが推進にどのように貢献しているのかわからなかった。次章では、これらの飛行と遊泳で異なる羽ばたき運動が推進にどのように貢献しているのかを調べていく。

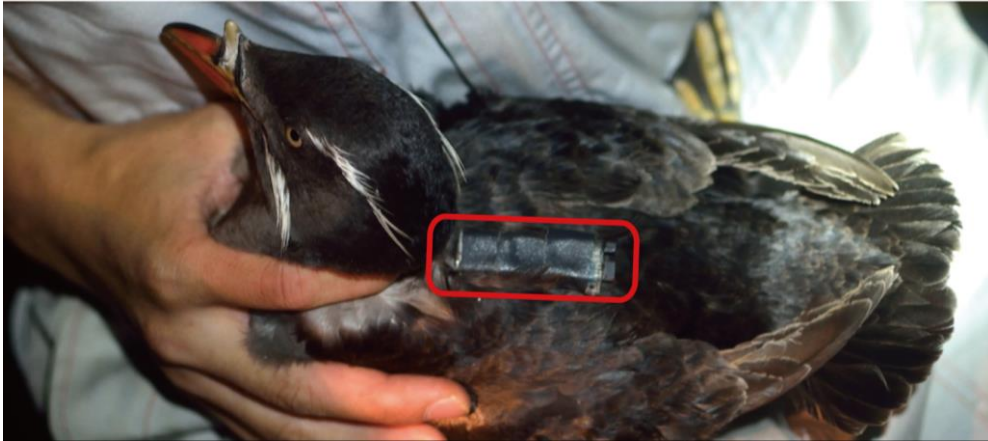


図 2-1. ウトウへのデータロガーの取り付け状況。

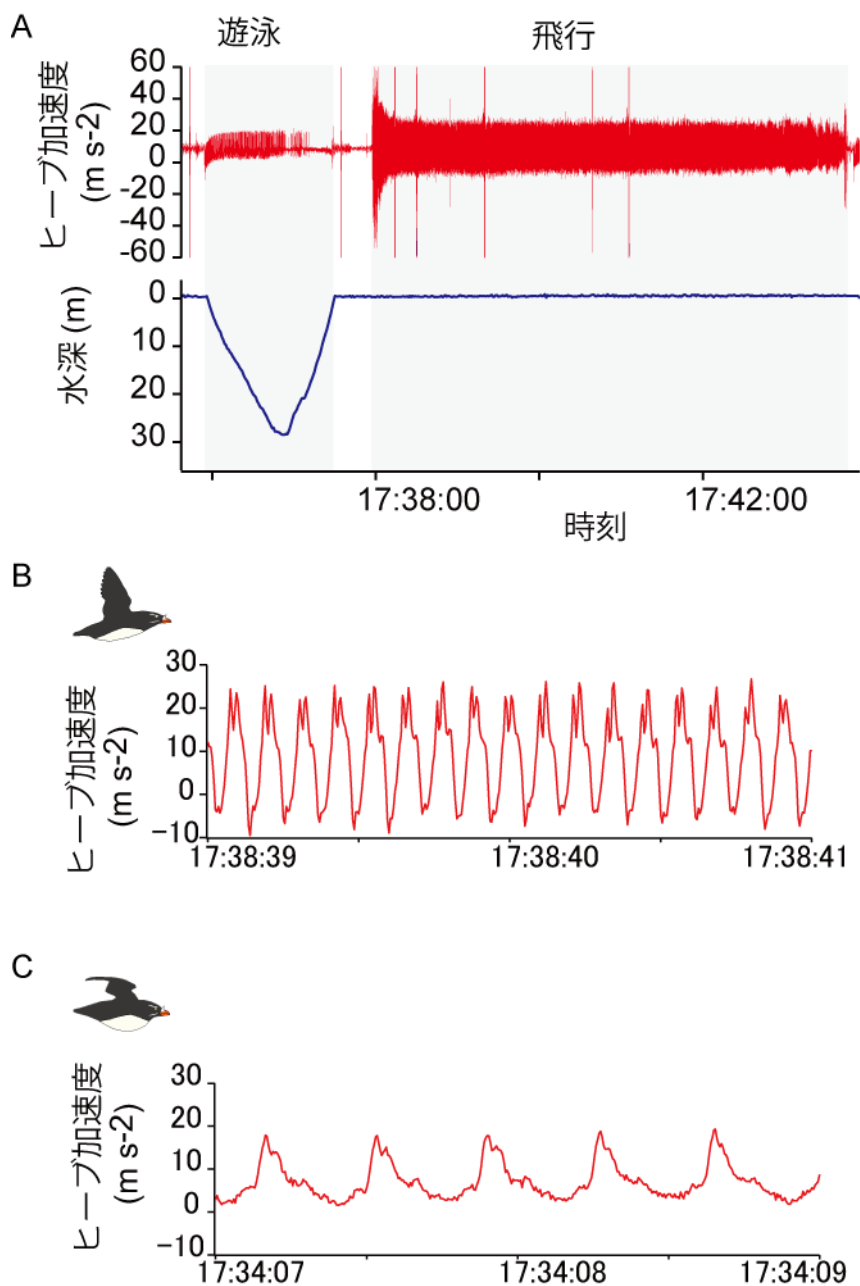


図 2-2. ヒープ軸加速度と深度の時系列データの典型例 (A)。深度 1m 以上の区間を潜水イベントとした。それ以外の区間でヒープ軸の加速度に高い振幅で周期的に加速度が生じている期間を飛行として抽出した。(B) は飛行時、(C) は遊泳時の 2 秒間のヒープ軸加速度の典型例。

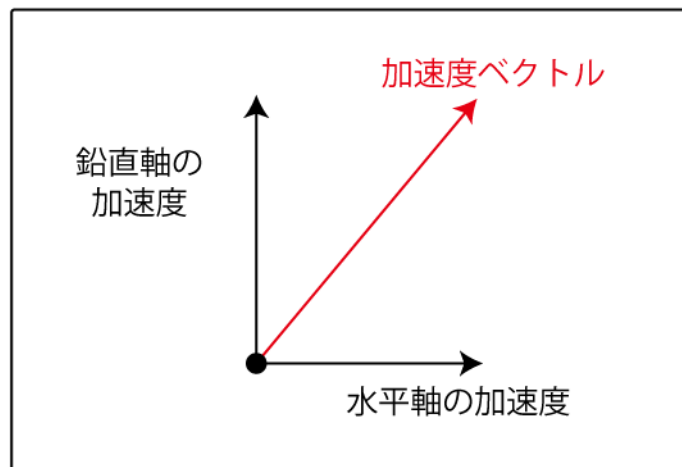
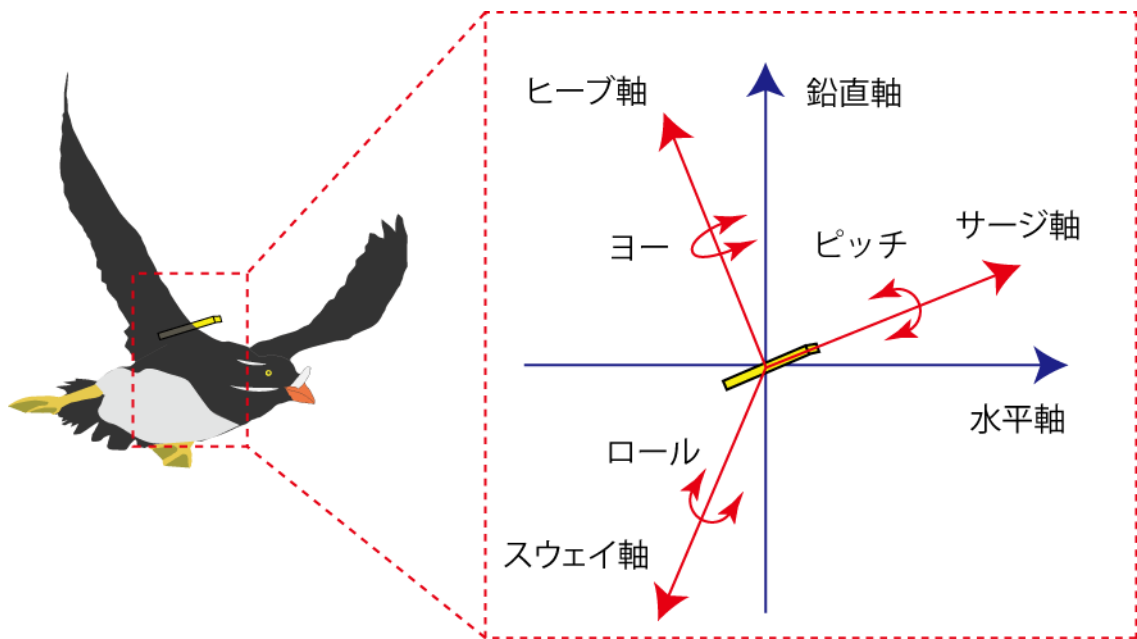
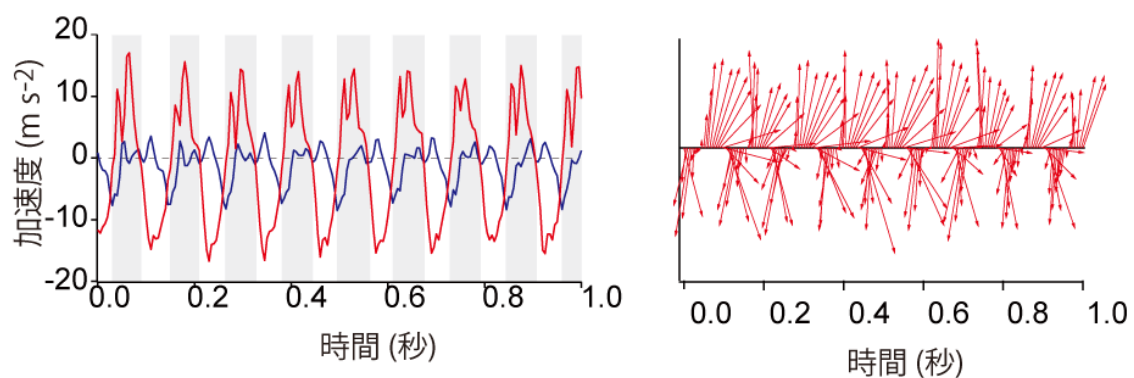


図 2-3. ロガーの 3 軸と加速度ベクトルの定義。ロガー 3 軸は頭から尾にかけてをサージ軸、背から腹にかけてをヒープ軸、左右方向をスウェイ軸とした。重力と浮力に対する力の変化を調べるために動的加速度は水平軸と鉛直軸に分けて計算した。加速度ベクトルは、水平と鉛直の動的加速度のベクトルの和で求めた。

飛行



遊泳 (水深20 m)

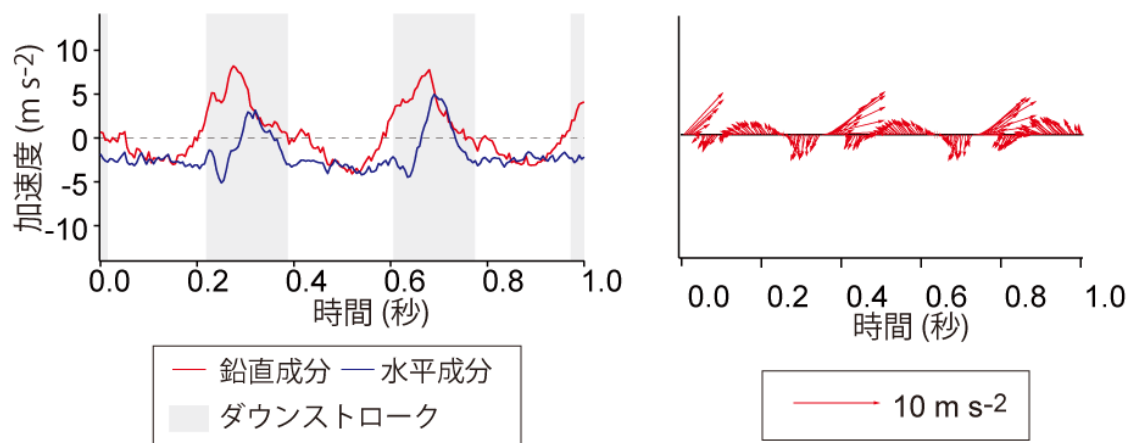


図 2-4. 左列は鉛直成分と水平成分の動的加速度、右列が加速度ベクトルの時系列データの典型例。上段は飛行、下段は遊泳。

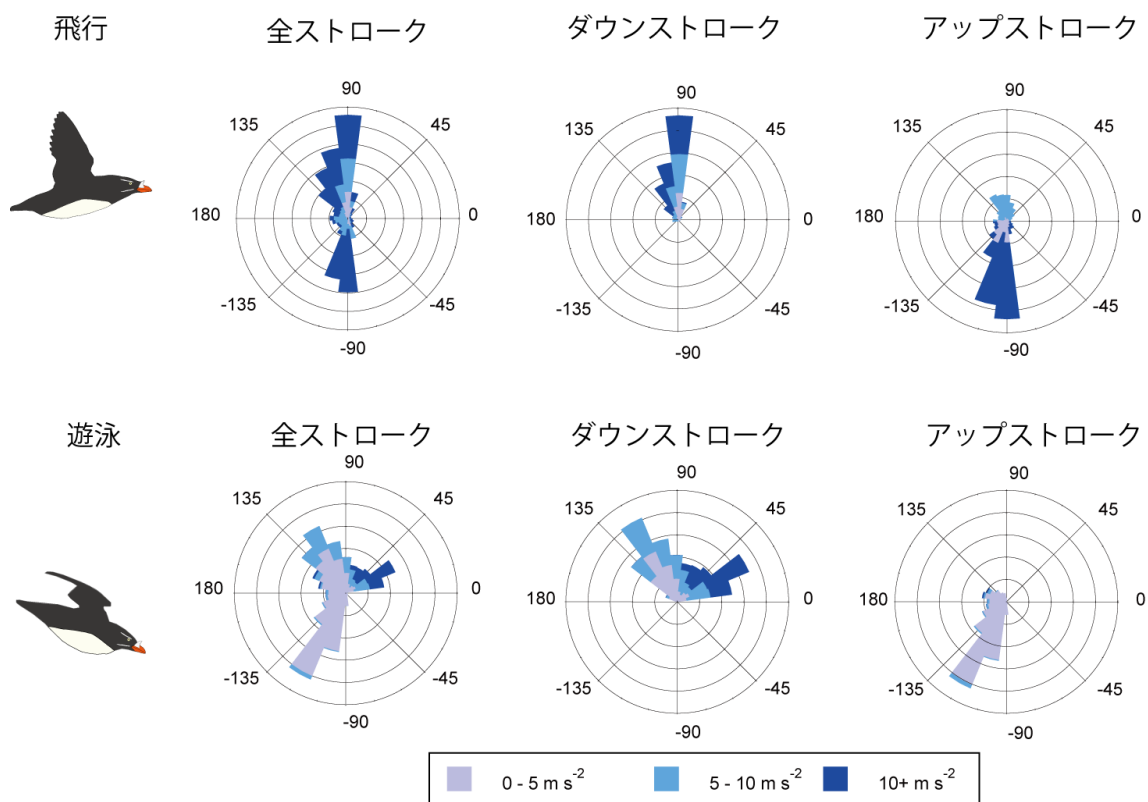


図 2-5. 加速度ベクトルは、Rose plot を用いて集計した。Rose plot はベクトルの頻度分布を表すためにもちいられる円グラフである。Rose plot は、ベクトルの方向とベクトルの大きさの頻度分布を表現することができる。図の上段は飛行、下段は遊泳。全ストローク（左）、ダウンストローク（中）、アップストローク（右）でそれぞれ分けて示している。加速度ベクトルの出現頻度（%）を 15° 毎にバーの長さで表し、加速度ベクトルの大きさを 5 m s^{-2} ごとに、3 段階で色分けした。

第3章 飛行と遊泳のストローハル数

3-1 背景と目的

ウミスズメ類の羽ばたき運動は飛行と遊泳で異なることが知られている。例えば、羽ばたき頻度は飛行で高く (7.6-9.3 Hz)、遊泳で低い (2.5-2.7 Hz)

(Watanuki et al. 2006, Sato et al. 2007)。その一方で、飛行に特化した動物 (鳥類) と遊泳に特化した動物 (魚類や鯨類) の羽ばたき頻度 (あるいはヒレのストローク頻度) には体重と強い負の相関があり、飛行動物でも遊泳動物でも体重が同じであれば、羽ばたき頻度はほとんど変わらないことが報告されている

(Sato et al. 2007)。ウミスズメ類の羽ばたき頻度を飛行あるいは遊泳に特化した同じ体重の動物と比べると、飛行時では速く、遊泳時では遅いことが報告されている (Sato et al. 2007)。また、ウミスズメ類は飛行では翼を広げて羽ばたき、遊泳では翼を部分的に縮めた状態で羽ばたくことが知られている (Spring 1971, Gaston 2004)。このようにウミスズメ類の羽ばたき運動は飛行と遊泳で異なることが知られていたが、この違いが推進にどのように貢献しているか、ほとんど明らかにされていなかった。

異なる流体で運動する動物の動きを比較するには、無次元数が有用である。無次元数は、単位が存在しないため、スケールの異なる事象でも一般化して比較することができる (Alexander 2003)。そのため、流体力学の分野でも、無次元の物理量が多く使われてきた。近年の流体力学の研究では、羽ばたき周期の無次元数であるストローハル数 (Strouhal number) が、羽ばたきの推進効率

(入力したパワーに対する推進に使われるパワーの比) の指標として有用であ

ることが提唱されている (Taylor et al. 2003, Hedenstrom 2004, Nudds et al. 2004)。ストローハル数は、 $St = fA / U$ 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 (Taylor et al. 2003)。羽ばたきロボットによる実験では、ストローハル数が 0.2-0.4 の範囲で推進効率が高くなる (通常は 70 % 以上) ことが報告されている (Triantafyllou et al. 1991, Anderson et al. 1998)。さらに Taylor et al. (2003) によって、飛行に特化した動物 (鳥、コウモリ、昆虫) と遊泳に特化した動物 (魚、鯨類) とともに巡航時はストローハル数が 0.2-0.4 に収束することが報告されている。また、Nudds et al. (2014) はニジマス (*Oncorhynchus mykiss*) を用いた流水水槽実験で遊泳速度や尾ヒレの振り幅を強制的に変えた場合でも、ニジマスはヒレのストローク頻度を変えるなどしてストローハル数を 0.2-0.4 の範囲に維持することを報告している。ストローハル数が 0.2-0.4 の時に推進効率が高くなるメカニズムはまだ完全には明らかにされていないが、ストローハル数が 0.2-0.4 の時に、後流に生じる渦列 (逆カルマン渦列) が推進方向に力を生むことが示唆されている (Taylor et al. 2003)。

ウミスズメ類の飛行と遊泳で異なる羽ばたき運動が推進にどのように貢献しているのかを理解するために、第3章ではウトウの飛行と遊泳時の羽ばたき運動や翼形態を計測し、ストローハル数を計算した。本研究では、ウトウは飛行と遊泳でともに推進効率が高くなるストローハル数の範囲 (0.2-0.4) で羽ばたいているのではないかと仮説を検証した。

3-2 方法

3-2-1 野外調査

野外調査は、第2章の方法と同様に北海道天売島で2012、2013年の5-7月に実施した。羽ばたき頻度と前進速度を計測するために加速度ロガー($\phi 12 \times 45$ mm, 9 g, ORI-D3GT, Little Leonardo Corp., Tokyo, Japan)とGPSロガー(Gipsy2と500 mAhバッテリー; $47 \times 24 \times 11$ mm, 15 gの組み合わせか、Gipsy4と1200 mAhバッテリー; $52 \times 14 \times 15$ mm, 16 g, Technosmart, Guidonia Montecelio, Italy)を使用した。加速度ロガーは、2:00-3:00の間に起動し、3軸の加速度を50Hz、深度を1 Hzで20時間記録する設定にした。GPSロガーは、1分ごとに位置情報と対地速度を記録する設定とした。ウトウに取り付けられるデータロガーには質量の制約があるため、ウトウには加速度ロガーもしくはGPSロガーのいずれかを装着した。第2章と同様に、育雛中の成鳥を巣で捕獲し、データロガーを装着した。加速度ロガーは11個体に装着し、全個体を回収した。GPSロガーは35個体に装着し、24個体から回収した。GPSロガーについては途中で記録が止まるなど不完全なデータがあったため、これらの個体のデータは省き、10個体のデータを解析した。データロガー回収時に鳥を計測し、21個体の内の12個体で翼の形態を紙にトレースした。

調査個体の体重は 575 ± 38 g (平均 \pm SD、 $n=21$ 個体)であり、加速度ロガーとGPSロガーそれぞれ、体重の1.4-1.7%、2.6-2.9%の質量だった。また前方投影面積は、加速度ロガーとGPSロガーそれぞれ、ウトウの1.7%、2.6-2.9%だった(28.99 cm^2 ; 長 1994)。データロガーは抗力を生むため、鳥の行動に悪影響を与える可能性がある(Bannasch et al. 1994, Pennycuick et al. 2012)。本研究で

は、データロガーの影響を検討することはできなかったが、データロガーの影響を小さくするために、データロガー形状は丸みを帯びたものを使い、抗力が小さくなるように背中の後方に取り付けた (Bannasch et al. 1994)。

3-2-2 加速度と GPS のデータ解析

飛行と遊泳の羽ばたき頻度、遊泳速度は加速度ロガーのデータから求めた (n=11 個体)。飛行速度は GPS ロガーのデータから求めた (n=10 個体)。加速度データの解析は、IGOR Pro (WaveMetrics, Lake Oswego, OR, USA) と、そのパッケージソフト Ethographer を用いた (Sakamoto et al. 2009)。はじめに、ヒープ軸に高い振幅で周期的に加速度が生じており、深度 0m の区間を飛行イベントと定義して抽出した (図 3-1)。ストローハル数のコンセプトは巡航している状態、つまり移動速度や羽ばたき運動が安定している場合に与えられるため、巡航していない区間は解析から省いた。飛行では各イベントの前後 30 秒は離陸と着陸中の動きが含まれると考え、解析から省いた。続いて、遊泳イベントは、深度 1m 以上の区間として定義した。ただし、浅い深度では羽ばたき運動が安定しないため、深度 5m 未満は解析から除外した。また、ウトウは浮上時に正の浮力を推力として利用し、ほとんど羽ばたかないため解析から除外した (図 3-1) (Watanuki et al. 2006)。飛行と遊泳の羽ばたき頻度は加速度のウェーブレット変換により求めた (Sato et al. 2007)。その後、各個体の飛行と遊泳の羽ばたき頻度の平均を求めた。遊泳速度は、Watanuki et al. (2003) の方法にならい毎秒の深度変化 (r) と加速度から算出した体軸のピッチ角度 (θ 、水平が 0° 、鉛直下向きが 90°) により次のように求めた ($r/\sin\theta$)。ピッ

チ角度が 0° の時は $\sin\theta=0$ になるため、この計算では遊泳速度が求められない。また、ピッチ角度が浅くなると計算誤差が大きくなることが知られている (Watanuki et al. 2003) ため、ピッチ角度 20 度未満は遊泳速度の解析から省いた (cf. Watanuki et al. 2005)。

飛行速度は GPS ロガーで計測された対地速度 (地面に対する鳥の速度) を飛行速度とみなした。GPS ロガーで得た対地速度は二峰性の頻度分布となっており、速度が遅いほうの山は海表面上を漂う速度、一方で速度が速いほう (10 m s^{-1} 以上) の山は飛行速度と考えられる (cf. Zavalaga et al. 2010, Shiomi et al. 2012) (図 3-2)。そのため、対地速度が 10 m s^{-1} 以上の期間は飛行中とみなした。飛行速度を求める際、離陸や着陸時の影響を取り除くために 3 分以上継続した飛行イベントのみを解析対象とした。鳥は空気に対して飛ぶため、本来計測すべき飛行速度は対気速度 (空気に対する鳥の速度) である。野外で対気速度を直接計測することは技術的に難しく、GPS ロガーは風の影響を考慮して飛行速度を直接計測できない。一方でウトウは営巣地と餌場を往復飛行するため、風向きや風速の変化が小さければ風の影響がオフセットされ、トリップ中の対地速度の平均は対気速度の平均と近似すると考えられる。事実、ケルゲレンヒメウの往復飛行の対地速度と対気速度を計測した研究では、対地速度と対気速度の平均値は近い値を示すことが報告されている (Watanabe et al. 2011)。そこで本研究では GPS で計測した飛行中の対地速度をトリップごとに平均することで飛行速度を見積もった。また、風の影響を小さくするために、風の比較的弱い日を選んで GPS を装着した (繁殖地から 10km の距離にある気象観測所で計測された日平均の風速は $2.3\text{--}4.4\text{ m s}^{-1}$)。

3-2-3 翼の動きの解析

ウトウの飛行と遊泳時の翼の動き、および遊泳時の翼面積と翼幅（肩関節から翼端）の計測のため、北海道天売島で撮影されたウトウの飛行、遊泳する映像を解析した（Kodansha ed. 2011）。解析には Vectorworks11J100

（Nemetschek Vectorworks, MD, USA）を用いた。ウトウを側面から撮影した映像から、翼のふり幅を計測した（飛行は4個体から1-11ストローク、遊泳は4個体から1-8ストローク）。遊泳するウトウを背面から撮影した映像から、翼面積と翼幅（いずれも片方の翼の根元から先端まで）を計測した（ $n=3$ 個体）。各パラメータを計測するために、映像中のウトウの体長（嘴の先端から尾羽の先端）をウトウの平均体長 0.35 ± 0.01 m ($n=12$, mean \pm SD) と見なし、縮尺を合わせた。翼を振り下ろす角度（背腹方向：degree）は、先に計測した翼幅と翼のふり幅を用いて、次のように計算した。 $2\sin^{-1}(0.5A/R)$, A は翼の振り幅、 R は翼幅。

本研究では翼の振り幅は映像から得ているが、映像は限られた深度の範囲でしか撮影されていないため、潜水深度によって翼の振り幅が変化する可能性を考慮できていない。深度と翼の振り幅変化の可能性を検討するために、ヒープ軸の加速度の振幅（ピークからピークの値）を翼の振り幅の指標とした（cf. Aoki et al. 2011）。深度の変化とヒープ軸の加速度の振幅の関係を一般化線形混合効果モデル（generalized linear mixed models; GLMM）を用いて調べた。なお、個体差は変量効果とした。GLMMの解析は統計ソフトウェア R (ver. 2.15.3)でパッケージソフトウェア lmerTest（The R Project for Statistical

Computing, Vienna, Austria, www.r-project.org/) を用いた。以降のデータは平均値 \pm SD (サンプル数) と表記する。有意水準 (P) は、 $P<0.05$ とした。

3-2-4 ブートストラップ解析

本研究では、羽ばたき頻度、翼の振り幅、前進速度を同時に計測できなかったため、ストローハル数の個体差を評価することはできなかった。そのかわりに、ウトウが取り得るストローハル数の範囲を検討するためにブートストラップ解析を実施した。はじめに、羽ばたき頻度 (飛行と遊泳ともに $n=11$)、翼の振り幅 (飛行と遊泳ともに $n=4$)、前進速度 (飛行 $n=4$ 、遊泳 $n=11$) のそれぞれの個体平均を求めた。Excel (Microsoft Corporation, Redmond, WA) の“sampling”機能を使い、これらの個体平均をランダムに 10,000 回組み合わせ、ストローハル数を計算した。これらのストローハル数から、95%信頼区間を求めた。

3-3 結果

ウトウの飛行と遊泳の羽ばたき頻度と遊泳速度は、加速度ロガーを装着した 11 個体から計測した合計 106 の飛行イベントおよび、1320 の遊泳イベントにおいて、平均潜水深度は 21 ± 5 m ($n=11$ 個体)、最大潜水深度は 69 m となった。飛行中の羽ばたき頻度は 8.9 ± 0.2 Hz ($n=11$ 個体)、遊泳中の羽ばたき頻度は 2.6 ± 0.1 Hz ($n=11$ 個体)。遊泳速度は 1.3 ± 0.1 m s⁻¹ ($n=11$ 個体)。ウトウの飛行速度は、GPS ロガーを装着した 10 個体 (合計 10 トリップ) から得た。飛行経路の典型例を図 3-3 に示した。飛行速度は 15.3 ± 1.0 m s⁻¹ ($n=10$ 個体)。

ロガーを取り付けたウトウの翼を伸ばした状態で計測した翼幅と翼面積はそれぞれ、 0.28 ± 0.01 m と 0.0215 ± 0.014 m² (各 n=12 個体) だった (図 3-4)。ウトウは翼を伸ばして羽ばたき飛行するため、これらの値を飛行中の値と見なした。映像解析から得た遊泳中の翼幅と翼面積はそれぞれ、 0.13 ± 0.01 m と 0.0093 ± 0.0016 m² (n=3 個体) となった (図 3-4)。

翼の振り幅は、飛行で 0.39 ± 0.03 m (n=4 個体)、遊泳で 0.18 ± 0.01 m (n=4 個体) であった (図 3-4)。GLMM による統計解析では、ヒープ軸加速度の振幅と深度の関係に有意な関係は無かった (GLMM、切片: 11.7 m s⁻²、傾き: 0.001 , $p = 0.07$)。翼を振る角度は、飛行中は 88° 、遊泳中は 89° となった (図 3-4)。各パラメータの平均値から得られたストローハル数は、飛行は 0.23 、遊泳は 0.36 となった。ブートストラップ解析から得られたストローハル数の 95% 信頼区間は、飛行は 0.19 – 0.27 、遊泳は 0.31 – 0.44 となった。

3-4 考察

本研究の最大の制約は、技術上の問題により、ストローハル数の計算に必要な全パラメータを同時に測定できておらず、異なる個体で計測された値でストローハル数を計算していることである。特に翼の振り幅のデータはビデオ映像から測定しており、サンプル数が限られていた。野外で羽ばたくウトウの翼の振り幅がどの程度変化するのか、正確には検証できなかった。例えば、深度の違いによる翼の振り幅の変化は計測できていない。しかしながら、ヒープ軸加速度の振幅が翼の振り幅の変化の指標となるなら (cf. Aoki et al. 2011)、ヒープ軸加速度は深度によって変化しなかったため、深度によって翼の振り幅が大

大きく変化しないと考えられる。加えて、ニシツノメドリを用いた水槽での遊泳実験によると、遊泳速度や羽ばたき頻度が変化しても翼の振り幅は変化しないことが報告されている (Johansson and Aldrin 2002)。そのため、ウトウの翼の振り幅は比較的变化の小さいパラメータであると考えた。

ウトウは、ストローハル数は飛行 (0.22) と遊泳 (0.37) とともに推進効率が高くなる範囲に収まった。加えて、ブートストラップ解析によって得た 95% 信頼区間は、飛行が 0.19–0.27、遊泳が 0.31–0.44 だった。この範囲は理論上、推進効率が高くなる領域 (0.2–0.4) と重なっており、飛行に特化した動物や遊泳に特化した動物の値とも重なる (Taylor et al. 2003)。ウトウは飛行では翼を広げて高頻度で羽ばたくことで、飛行に特化した鳥類よりも小さな翼でストローハル数が推進効率の高い範囲に収まると考えられる。一方、遊泳では翼を部分的に縮めて低頻度で羽ばたくことで、遊泳に特化した鳥類よりも大きな翼でストローハル数が推進効率の高い範囲に収まると考えられる。

ウトウの飛行のストローハル数 (0.22) は、推進効率が高くなる領域の下限近くであり、遊泳時のストローハル数 (0.37) は、推進効率が高くなる領域の上限近くだった。飛行と遊泳のストローハル数の違いは、空中と水中での推力の需要と関連しているかもしれない。ストローハル数は、推進効率と関連する一方で、推力とも相関していることが報告されている。羽ばたきロボットを用いた研究によれば、ストローハル数を 0.1–0.5 の領域で変化させた時、推力は正の相関を示すことが分かっている (Anderson et al. 1998, Triantafyllou et al. 2000)。ウトウが経験する抗力は飛行時よりも遊泳時で 3–6 倍大きいと推定さ

れる（付録-4）ため、ウトウは遊泳時に相対的に高いストローハル数で羽ばたくことで、大きな抗力に対抗していると考えられる。

ストローハル数は、深度によっても変化する可能性が考えられる。なぜなら、深度が深くなると羽毛と呼吸気管の空気が圧縮されて浮力が減少するためである（Watanuki et al. 2003, Lovvorn et al. 1999）。上記のように翼の振り幅が深度によって変化しないと仮定すれば、ストローハル数は5-10mの浅い深度では0.41と比較的高く、それ以降の深度では0.34-0.37に減少する（図3-5）。深い深度でストローハル数が相対的に低いのは、遊泳速度の増加と羽ばたき頻度の減少による影響である（図3-5）。浅い深度でストローハル数が相対的に高いのは、正の浮力が大きく、それに対抗する推力を生むためではないかと考えられる。

翼の振り幅は、遊泳時のほうが飛行時よりも小さかった。これは翼を折りたたむことによって翼幅が小さくなることに起因しており、翼を振る角度はほとんど変わらなかった（図3-4）。この結果から、飛行と遊泳時で肩関節の可動範囲と胸部の筋肉の収縮距離がほとんど変わらないことが推察される。筋肉の仕事量は筋肉の長さに比例するため、筋肉の収縮距離は仕事量を決める重要な要素である（Lieber 1997, Rassier et al. 1999）。そのため、ウトウが飛行と遊泳で翼を振る角度を保っているのではないかと考えられる。一方で、筋肉にはエネルギー代謝の効率を最大化する最適な収縮速度が存在する（Alexander 2003）。ウトウの羽ばたき頻度は飛行の方が3.4倍速いため、胸部の筋収縮速度も速くなることを意味する。そのため、ウトウは飛行と遊泳で胸筋の収縮距離を保つ一

方、筋の収縮速度を変えて筋収縮のエネルギー代謝効率を犠牲にしている可能性がある。

また、筋肉にはエネルギー代謝の効率を最大化する最適な負荷が存在する (Goldspink 1977) ため、飛行と遊泳で羽ばたき運動を変えることで、胸筋の負荷を一定に保っている可能性も挙げられる。胸筋にかかる負荷は、翼に作用する力に比例すると考えられる。そこで、本研究で計測した羽ばたき頻度、翼形態や流体の密度から翼に作用する力を推定すると、遊泳の方がおよそ 2.9 倍大きいことがわかった (付録-4)。そのため、ウトウは胸筋にかかる負荷を一定に保つために飛行と遊泳で羽ばたき運動を変えているわけではないと考えられる。

第3章の結論として、ウトウのストローハル数は飛行 (0.23) と遊泳 (0.36) ともに推進効率が高くなる領域であり、これまで報告されてきた飛行に特化した動物や遊泳に特化した動物と同じ範囲で羽ばたいていることがわかった

(Taylor et al. 2003)。つまり、ウトウは飛行では高頻度で羽ばたき、遊泳では翼を部分的に縮めて低頻度で羽ばたくことによって、流体の密度が異なる空中と水中でともに効率的に推進していると考えられる。ウトウのストローハル数が飛行よりも遊泳で高いのは、水中で抗力が相対的に大きく、大きな推力を生んで対抗するためだと考えられた。本研究は1つの運動器官である翼を使って飛んで泳ぐウトウを用いて、飛行と遊泳のストローハル数を比較した点が新しく、Taylor et al. (2003) が提唱した動物の羽ばたきの運動法則を種間から種内に適用した。

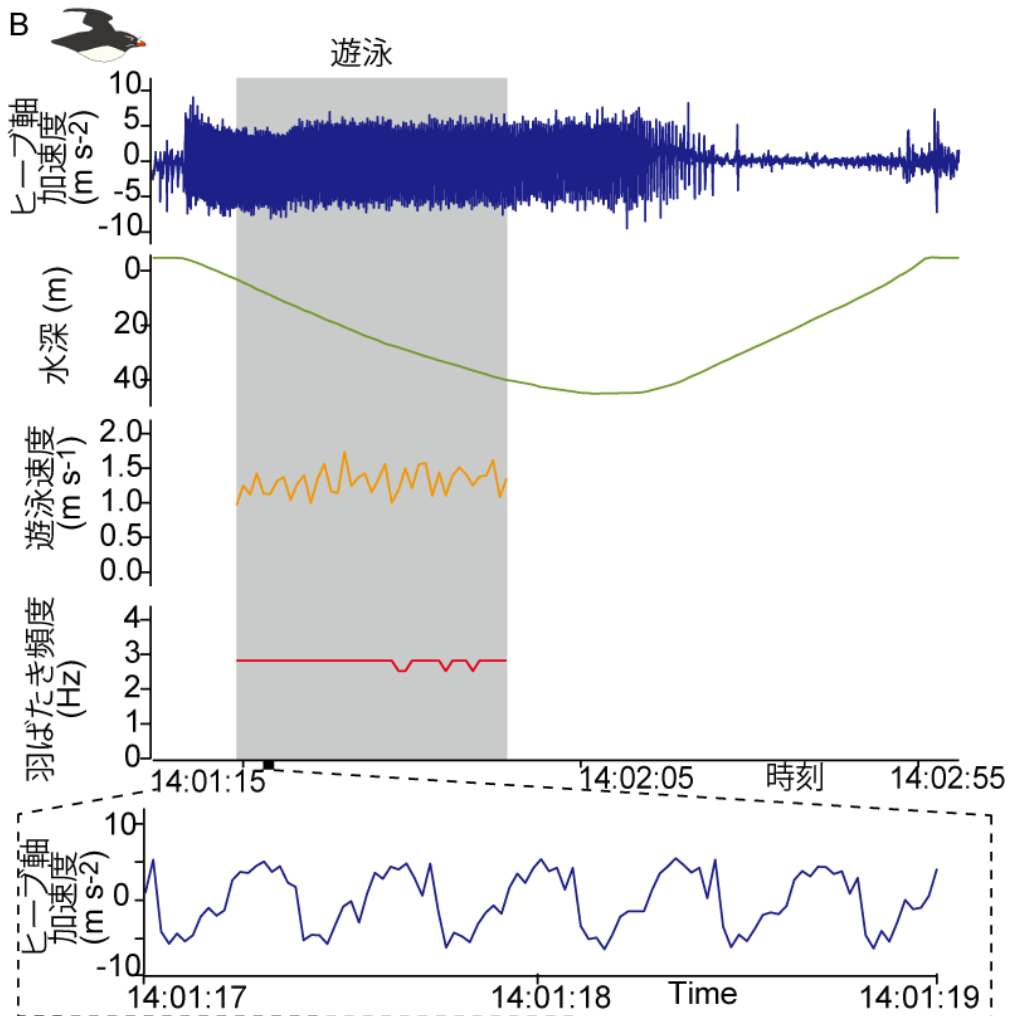
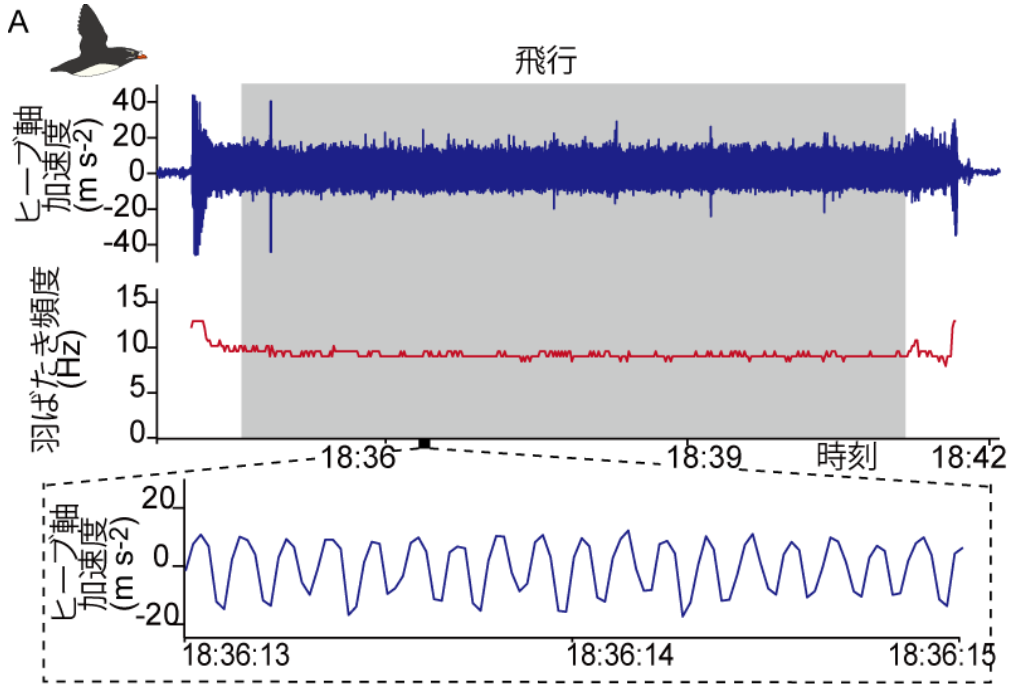


図 3-1. ウトウの飛行 (A) と遊泳 (B) の典型的な加速度データの例。A と B のグレーの範囲は、それぞれ飛行と遊泳の解析範囲を示している。A の点線で囲まれた範囲は、巡航している区間の拡大図である。羽ばたき頻度は、ヒープ軸の加速度の周期から計算している。遊泳速度は、体軸角度を進行方向とし、深度の変化率から計算している。

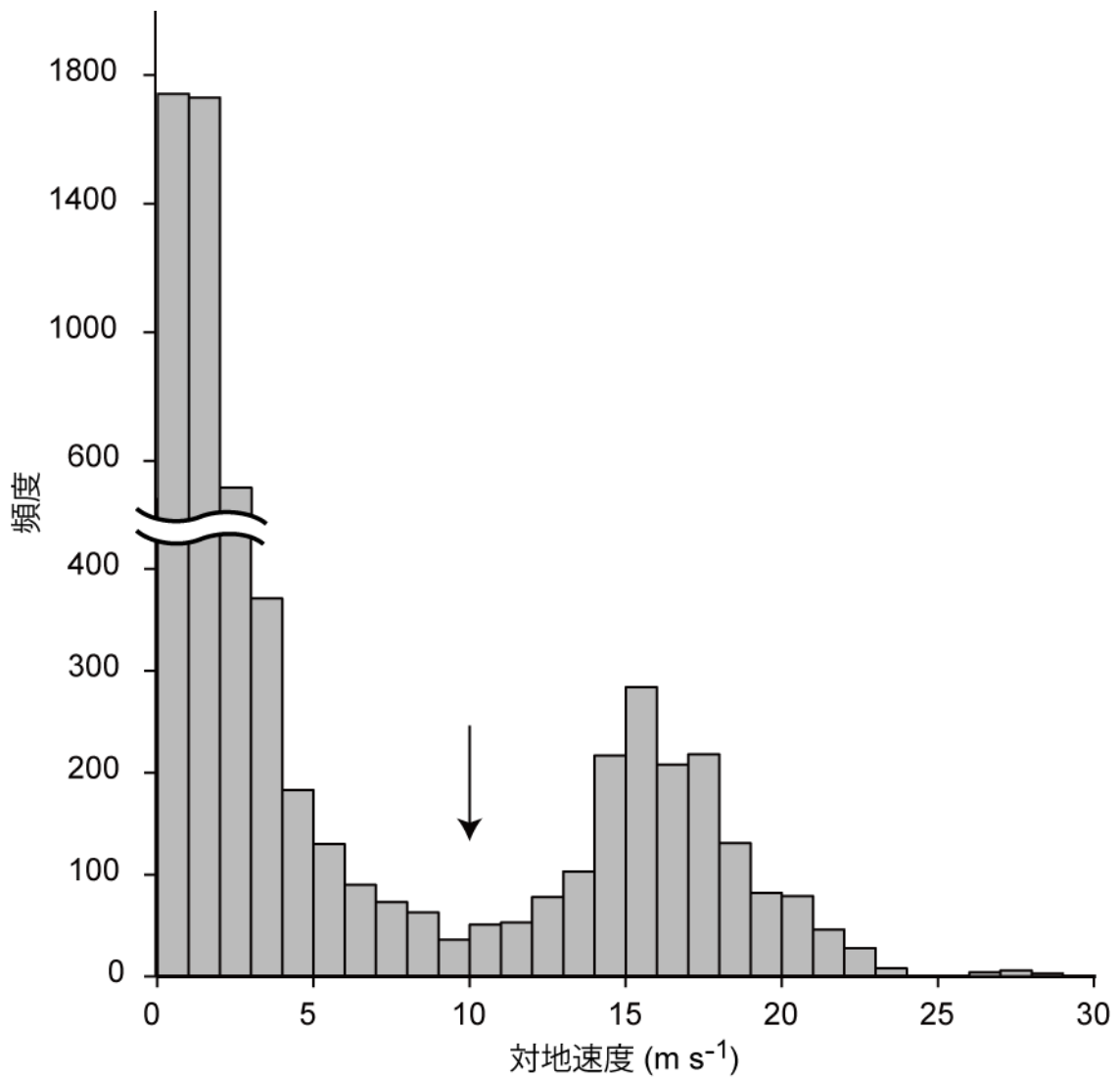
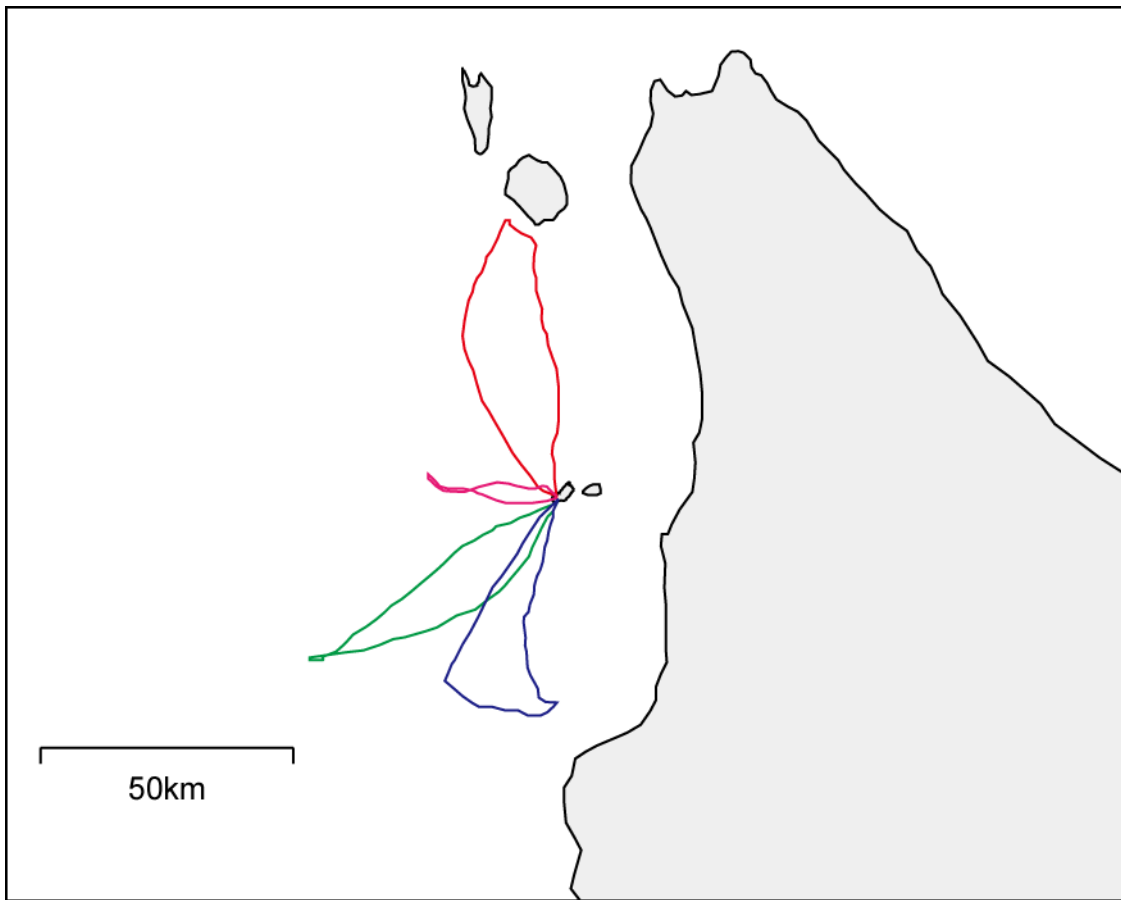


図 3-2. GPS ロガーで得た対地速度のヒストグラム。データは 10 個体から得た 10 トリップをプールした。黒矢印は飛行速度のカットオフ値である 10 m s⁻¹を示している。



3-3. GPS ロガーで得たウトウの飛行経路の例。赤、紫、緑、青の線は、それぞれ1日の採餌トリップを表している。

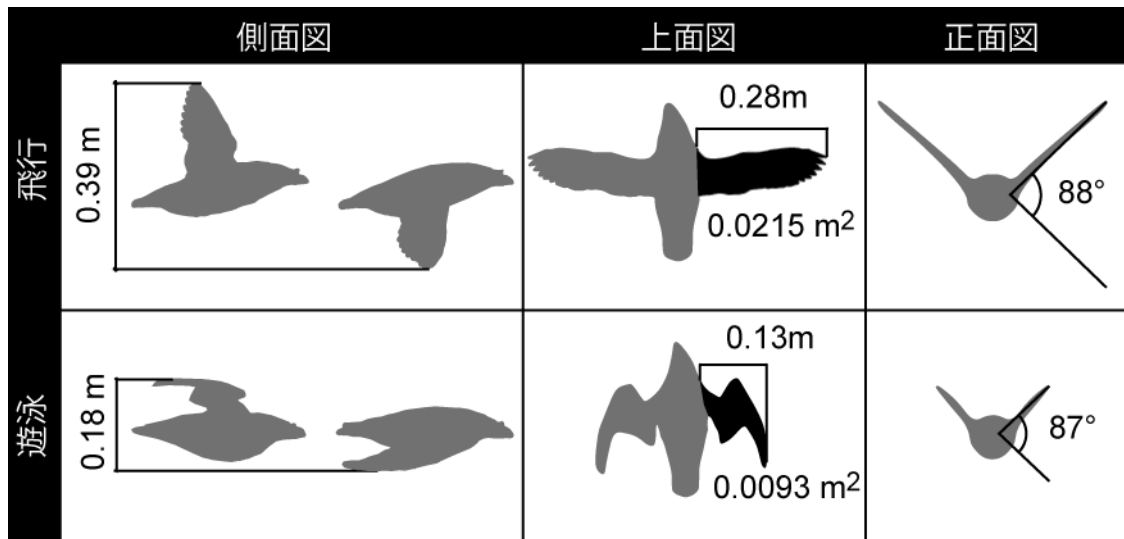


図 3-4. ウトウの飛行と遊泳時の側面、上面、正面図。側面図は、ビデオ映像から解析した翼の振り幅を示している。上面図は、片翼の翼面積と翼幅を示している。正面図は、翼の振り幅と翼幅から計算した肩関節の可動域を示している。

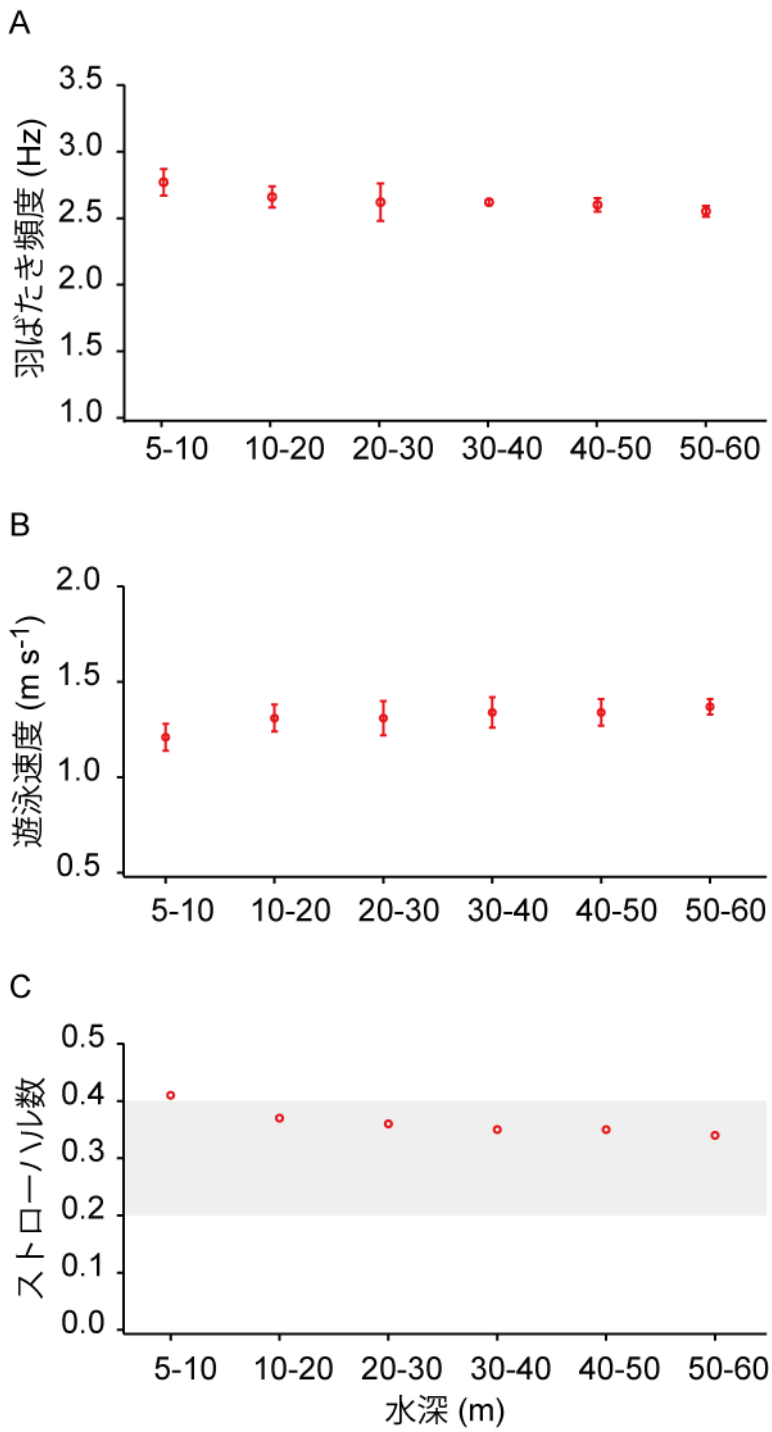


図 3-5. ウトウの深度ごとの (A) 羽ばたき頻度、(B) 遊泳速度、(C) ストロークーハル数の変化。

第4章 総合考察

4-1 本研究で得た成果のまとめ

本博士論文では、ウミスズメ類が空中と水中の両方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た。ウトウを研究対象に、飛行と遊泳の羽ばたき運動の特徴を力学的側面から調べた。

第2章では、慣性ロガーを用いて羽ばたき中の加速度ベクトルを計測した。その結果によれば、飛行ではダウンストロークで主要な揚力を生み、ダウンストロークとアップストロークの両方で推力を生んで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大きな水平推力と上向き推力を生み、アップストロークで下向き推力を生んで浮力に対抗していた。つまり、飛行ではダウンストロークで重力に対抗しており、遊泳ではアップストロークで浮力に対抗していた。

第3章では、ウトウの羽ばたき運動が飛行と遊泳で異なることに注目し、推進効率の指標としてストローハル数を計測した。飛行では高頻度で羽ばたき、遊泳では翼の振り幅を小さくして低頻度で羽ばたくことで、ストローハル数は飛行(0.23)と遊泳(0.36)ともに推進効率が高くなる範囲(Taylor et al. 2003)に収まることがわかった。遊泳での小さな翼の振り幅は翼を縮めることによって達成されており、胸筋の収縮距離が保たれていた。つまり、ウトウは飛行と遊泳で羽ばたき頻度と翼の形状を変えることによって、推進効率の高いストローハル数の範囲内で運動していると考えられる。

これらの研究の中で、ウトウが飛行と遊泳を両立する上での制約も示唆された。遊泳ではダウンストロークにより、潜降中に大きな上向き推力を生んでいた。この要因の1つとして、ウトウの翼型が揚力を生むのに適したキャンバーがついていることが考えられた。また、羽ばたき頻度は飛行の方が遊泳よりも3.4倍速かった。これは推進効率の高いストローハル数を利用することに貢献しているが、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 (Alexander 2003)。そのため、ウトウは飛行と遊泳のどちらか、あるいは双方の羽ばたきで筋収縮に関わるエネルギー代謝の効率を犠牲にしている可能性がある。このように、ウトウは飛行と遊泳の相反する要求のために制約を受けながら、行動を調節し、飛行と遊泳を両立していることが示唆された。

4-2 飛行に特化した動物や遊泳に特化した動物との比較

本研究と既往研究の知見をふまえて、ウミスズメ類が受けている制約を飛行に特化した動物と遊泳に特化した動物と比較して議論する。第1章で述べたように飛行と遊泳では翼形態の要求は対照的である。羽ばたき飛行には大きな翼、遊泳には相対的に小さな翼が適していると考えられている (Johansson and Aldrin 2002; Thaxter et al. 2010; Taylor and Thomas 2014)。たしかにウミスズメ類の翼は飛行に特化した鳥類よりも小さく、ペンギン類よりは大きい (長 1994; Johansson and Aldrin 2002; Taylor and Thomas 2014)。一方で、ウトウの翼型を調べると飛行に特化した鳥類のようにキャンバーがついていることがわかった。羽ばたき時のキャンバーの効果を定量的に評価するのは難しいが、キャンバーはホバリング (羽ばたいて空中停止) するハチドリ (Warrick et al.

2005) から、コウモリ類の翼 (Norberg and Rayner 1987) まで様々な飛行動物が備える形態的特徴であり、より大きな揚力を生むのに貢献していると考えられている。そのため、ウトウの翼にキャンバーがついているのは、揚力を生むのに不利なウトウの小さな翼面積を補う効果をもつかもかもしれない。同じくウミスズメ科のハシブトウミガラスでは飛行は遊泳よりもエネルギー消費の大きな運動である (Elliott et al. 2013)。そのため、ウトウは遊泳よりも飛行に適した翼型を備えることよって、飛行と遊泳を両立しているのかもしれない。

飛行と遊泳を両立する制約として体重も指摘されている (Pennycuick 2008; Thaxter et al. 2010; Watanabe et al. 2011)。翼面荷重が大きくなると羽ばたき飛行に必要なパワーは増加するため、羽ばたき飛行は体重が小さいほうがエネルギー消費を節約できる (Pennycuick 2008)。一方で、潜水動物は体重が大きいほうが効率的に長い時間潜水できることが知られている (Kooyman 1989; Boyd and Croxall 1996)。これは体重が大きくなるほど、体重あたりの酸素保有量が酸素消費速度よりも大きくなるためである。事実、遊泳に特化したペンギン類は大型 (体重 1-30 kg) であるのに対して、飛行能力も備えるウミスズメ類は最大種のハシブトウミガラス (*Uria lomvia*) でも体重 1 kg である。ウミスズメ類は飛行に特化した鳥類よりも翼が小さい (Pennycuick 1987) ため、体が大きすぎると飛べなくなるという制約が考えられる。

ウトウの羽ばたき飛行は、飛行に特化した鳥類のように主要な揚力はダウンストロークで生み、推力は両方のストロークで生んでいた。一方でウトウの羽ばたき遊泳は、ペンギン類のように両方のストロークで等しく推力を生んでおらず、ウトウはダウンストロークで水平方向と上向きに推力を生み、アップス

トロックで浮力に対抗する推力を生んでいた。ウミスズメ類の小胸筋の重量が体重比でペンギン類よりも小さい (Kovacs and Meyers 2002) ことはアップストロックで発揮できる筋力が小さく、水平推力を生めない理由として考えられる。

ウトウの飛行と遊泳のストローハル数は、推進効率が高くなる範囲 (0.2-0.4) に収まっており、飛行に特化した動物や遊泳に特化した動物の範囲とも重なる (図 4-1)。ウトウの翼形態は飛行と遊泳の制約を受け、飛行に特化した鳥類と遊泳に特化した鳥類の中間サイズとなっているが、羽ばたき頻度や翼の形状を変えることによって、飛行に特化した動物、遊泳に特化した動物と同じように推進効率の高くなるストローハル数で羽ばたいていることがわかった。また、ウトウの飛行時のストローハル数 (0.23) は、特に飛行に特化した鳥類の範囲と重なっていた。飛行に特化した鳥類は比較的低いストローハル数で羽ばたくことが先行研究でも指摘されている。この理由はまだよくわかっていないが、鳥類の翼はコウモリ類や昆虫類よりも空気の流れが剥離しにくい形態であることが違いを生んでいるのではないかと考えられている (Taylor et al. 2003)。ウトウの遊泳時のストローハル数 (0.36) については、他の遊泳動物との規則性を見つけられなかったが、ニシツノメドリの遊泳時のストローハル数 (0.37) と近いことがわかった。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相対的に大きな推力を必要としているためだと考えられる。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 (Spring 1971; Johansson and Aldrin 2002; Gaston 2004)。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。

ウトウが飛行と遊泳を両立するために行動を調節している一方で、受けている制約についても示唆された。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、ウトウは飛行と遊泳で羽ばたき頻度が異なるために、筋収縮のエネルギー代謝の効率を犠牲にしている可能性があり、飛行と遊泳を両立するための制約となっていることが示唆される。野外でウミスズメ科ハシブトウミガラスのエネルギー消費量を計測した研究でも、ハシブトウミガラスは飛行中、遊泳中の体重あたりのエネルギー消費がそれぞれ飛行に特化した鳥類、遊泳に特化した鳥類よりも大きいことが報告されている (Elliott et al. 2013)。そのため、ウミスズメ類は飛行と遊泳の両方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に比べて移動に費やすエネルギーが大きくなっていることが考えられる。ウミスズメ類の飛行と遊泳の両方を行う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る。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や魚類消費量が多いことに反映されていると考えられる。

4-3 今後の課題

本研究は、野外でウミスズメ科ウトウの羽ばたき運動を調べることで、飛行と遊泳で異なる力学的制約に対応するための行動の一端を明らかにすることができた。翼を使い飛行と遊泳を両立する鳥類は、ウミスズメ科の他にモグリウミツバメ科やミズナギドリ科の一部の種が知られている。これらの種の飛行と遊泳での行動を調べていくことは、水中適応の移行段階での制約を明らかにする重要な知見となり得る。モグリウミツバメ類は、ウミスズメ類と類似した形態を備えているため、収斂進化の一例として扱われている (Storer 1960)。一方で、ミズナギドリ類は飛行に特化した鳥類の中でも翼が長く滑空能力に秀でている (Taylor and Thomas 2014) にもかかわらず、一部のミズナギドリ類は羽ばたいて遊泳する能力を備えている。例えば、ハイイロミズナギドリ (*Puffinus griseus*) では、1日におおよそ 900 km 飛行し、平均 12.5 m の潜水を繰り返すことが報告されている (Shaffer et al. 2006)。ハイイロミズナギドリは、その飛行距離や翼形態からウミスズメ類よりも飛行に特化していると考えられる。そのため、ハイイロミズナギドリの形態や行動を比較することは、鳥類の水中適応の特に初期段階を知る上で重要な手掛かりとなり得る。

これまで鳥類の羽ばたき飛行は風洞実験で限られた種でのみ実施されてきたため (Hedrick et al. 2004; Iriarte-Díaz et al. 2011)、野外での自然な状態での行動や作用している力を調べることは難しかった。本研究で用いた慣性ロガーなどのデータロガーや映像解析を組み合わせることにより、様々な動物の野外での行動を力学的側面から明らかにしていくことが可能である。本研究ではウトウの羽ばたき飛行と遊泳に注目してきたが、鳥類の飛行や遊泳は多様である。鳥類は自然の中で、それぞれの生活スタイルにあった翼形態と運動能力を

備えている。例えば、猛禽類が上昇気流を使い羽ばたかずに飛び続けたり、チョウゲンボウが向かい風を利用してホバリング (Alexander 2003) したりする行動は、室内実験では研究できなかった。データロガーを用いた野外で研究により、室内実験では再現できなかった動物の行動をバイオメカニクスの観点から明らかにしていくことが期待される。

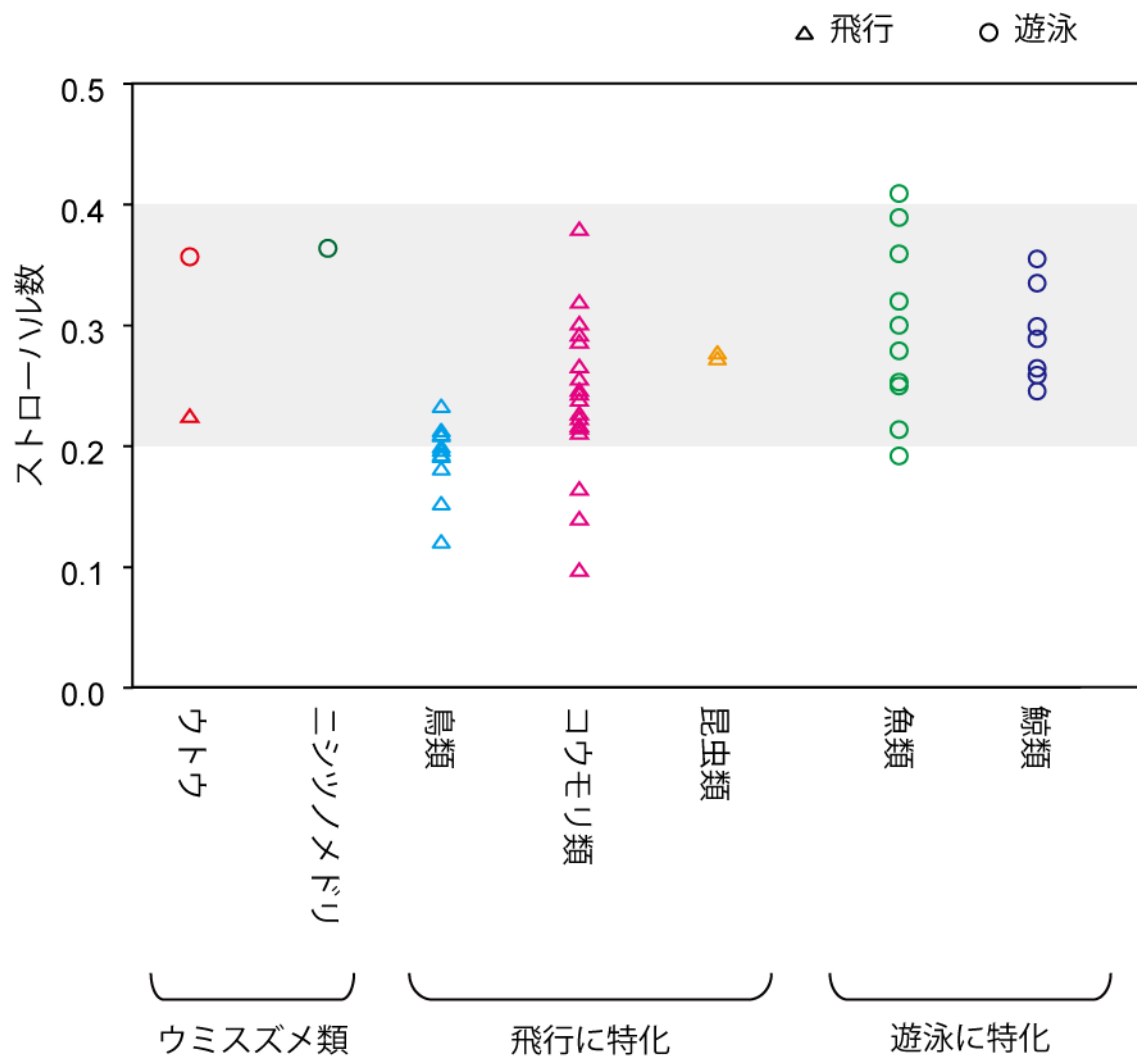


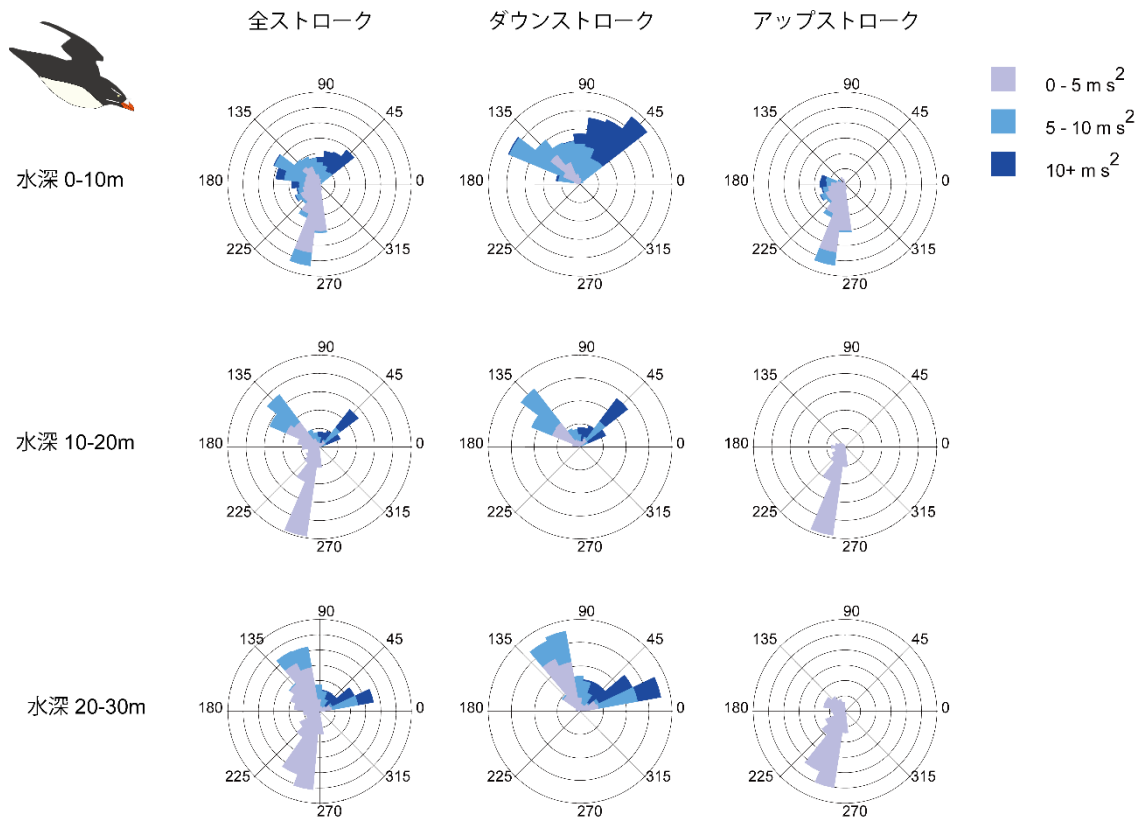
図 4-1. ウトウ、飛行に特化した動物、遊泳に特化した動物のストローハル数。図は、飛行と遊泳時のストローハル数の平均を示している。比較のために、先行研究で報告されてきた飛行に特化した動物と遊泳に特化した動物のストローハル数を載せている。飛行に特化した動物は、鳥類 11 種、コウモリ類 20 種、昆虫類 2 種。遊泳に特化した動物は、鯨類 8 種、魚類 10 種。グレーの範囲は、推進効率が高くなる 0.2- 0.4 の範囲を示している。

付録

付録 1 慣性ロガーによる姿勢角と動的加速度の計測原理

慣性ロガーに搭載された加速度センサーは、それ自体に力が働かない運動状態でも重力加速度(9.81 m/s^2)を検出するため、静止状態では地球に対する姿勢角を検出するのに有効である (Sato et al. 2003)。しかしながら、力が加わった際に生じる加速度 (動的加速度) と動作に由来しない重力加速度は区別なく計測され、両者を分離できない。そのため、加速度センサーは単独では運動状態の姿勢角と動的加速度を独立に計測できない。この問題を解決するために、慣性ロガーに搭載されたジャイロスコープで角速度を測定した。角速度の時間積分は姿勢角変化を示すので初期姿勢角がわかれば、運動状態でも姿勢角と動的加速度が算出できると考えられる。また角速度の測定誤差やバイアス誤差を補正して、ウトウの姿勢角と動的加速度を計算するために、**orientation filter** を用いて計算した (Noda et al. 2014)。

付録 2. ウトウの遊泳時の加速度ベクトルを深度 10 m ごとに Rose plot で集計した結果。加速度ベクトルの出現頻度 (%) を 15° 毎にバーの長さで表し、加速度ベクトルの大きさを 5 m s^{-2} ごとに、3 段階で色分けした。



付録3 ウトウの翼型の特徴

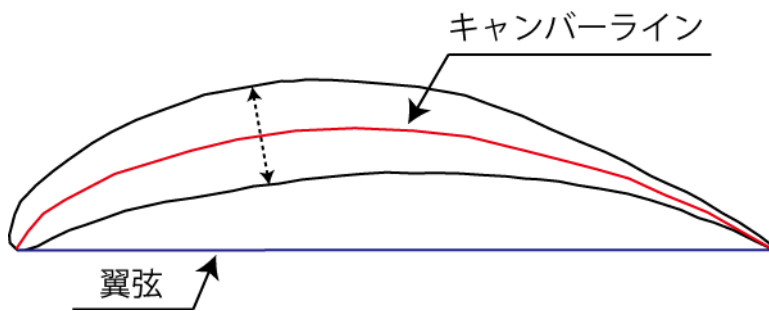
ウミスズメ類の翼面積については、多くの知見がある一方で、翼の断面形態（翼型）についてはこれまで報告がなかった。翼型は、揚力や抗力の大きさに関わる形態的特徴である（東 1997; Videler 2005）。例えば、進行方向に対して上向きに反った翼型（キャンバー翼）は、より大きな揚力を得るのに適している（東 1997; Altshuler et al. 2004; Pennycuick 2008; Bai et al. 2009）。対して、キャンバーの無い翼型（対称翼）は、羽ばたいて推力を生むのに適していることが実験的に示されている（Ashraf et al. 2009, 2011）。対して、キャンバーの無い翼型（対称翼）は、羽ばたいて推力を生むのに適していることが実験的に示されている（Ashraf et al. 2009, 2011）。そのため、飛行あるいは遊泳に特化した鳥類で研究されてきたが、飛行と遊泳を両立する種では報告がなかった。

ウトウの翼型を計測するため、2012年に北海道天売島で轢死したウトウ3個体（体重：533±31g）を用いた（以降のデータは mean±SD, n=3）。死体は、翼に損傷の無い新鮮な成鳥を選んだ。死体は凍結保存し、研究室に持ち帰った。その後、右の翼を切除した。切除した翼は伸ばした状態と遊泳時のように縮めた状態で固定し、5×5 cmのスケールを並べてカメラで撮影した。画像から片翼の翼面積と翼幅を計測した。続いて、翼に輪郭ゲージ（シンワ測定社、型取りゲージ）を当てて翼型を写しとった（付録図 3-1）。翼型の輪郭を紙に写し、コンピュータに取り込んだ。先行研究に倣い、翼型の計測位置は内翼（肩から手首）と外翼（手首から翼先端）それぞれの間位置とした（cf. Withers 1981, Bannach 1995）。測定した翼型から、キャンバーと翼厚を計算

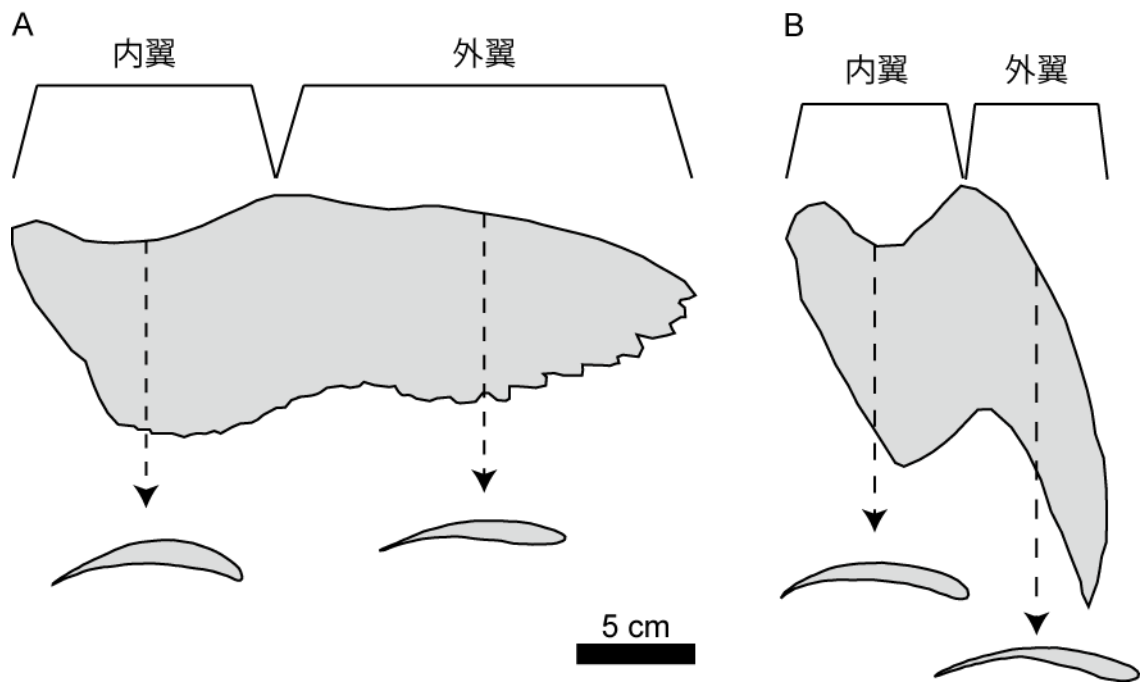
した。キャンバーを計測するために先ず、翼の上面と下面の中心を通るキャンバーラインと翼の前縁と後縁を結んだ翼弦の隔たりを求めた。キャンバーは、キャンバーラインと翼弦の隔たりを翼弦の長さで割った値 (%) とした。翼厚は、翼型の厚みの最大値を翼弦の長さで割った値 (%) とした (付録図 3-1)。翼型は比較のために、既往研究で報告されてきた飛行に特化した鳥類と遊泳に特化した鳥類のキャンバーと翼厚のデータを集めた。また、翼型のみが報告されている既往研究では、キャンバーと翼厚を計測した。本研究では、飛行に特化した 11 種と遊泳に特化した 3 種から翼型のデータを取得した

(Withers 1981; Pennycuick et al. 1992; Bannasch 1995; Videler et al. 2004)。既往研究では、翼を伸ばした状態で内翼の中間位置の翼型を計測しているため、本研究でも比較には、翼を伸ばした状態で計測した内翼の値を用いた。付録図 3-2 に、ウトウの翼の平面形状と翼型を示した。片翼の翼面積は $0.022 \pm 0.001 \text{ m}^2$ 、翼幅は $0.28 \pm 0.001 \text{ m}$ だった。ウトウのキャンバーは、翼を伸ばした状態で内翼が $16.0 \pm 1.8\%$ 、外翼が $9.1 \pm 1.1\%$ 、翼を部分的に縮めた状態で内翼が $15.3 \pm 2.5\%$ 、外翼が $8.6 \pm 1.8\%$ だった。今回の計測では、翼を伸ばした状態と部分的に縮めた状態ではキャンバーに大きな違いは見られなかった。一般に、キャンバーが大きいほど揚力は大きくなる (東 1997) ため、ウトウは内翼でより大きな揚力を生むことができると考えられる。これは飛行に特化した鳥類でも報告されている特徴であり、揚力の分布を翼の内側に偏らせることで、翼を支持する骨への負荷を減らす効果がある (Pennycuick 2008)。内翼のキャンバーを種間で比べると、ウトウは飛行に特化した鳥類 ($5.4\text{-}11.4\%$, $n=11$ species) や遊泳に特化した鳥類 ($1.8\text{-}3\%$, $n=3$ species) よ

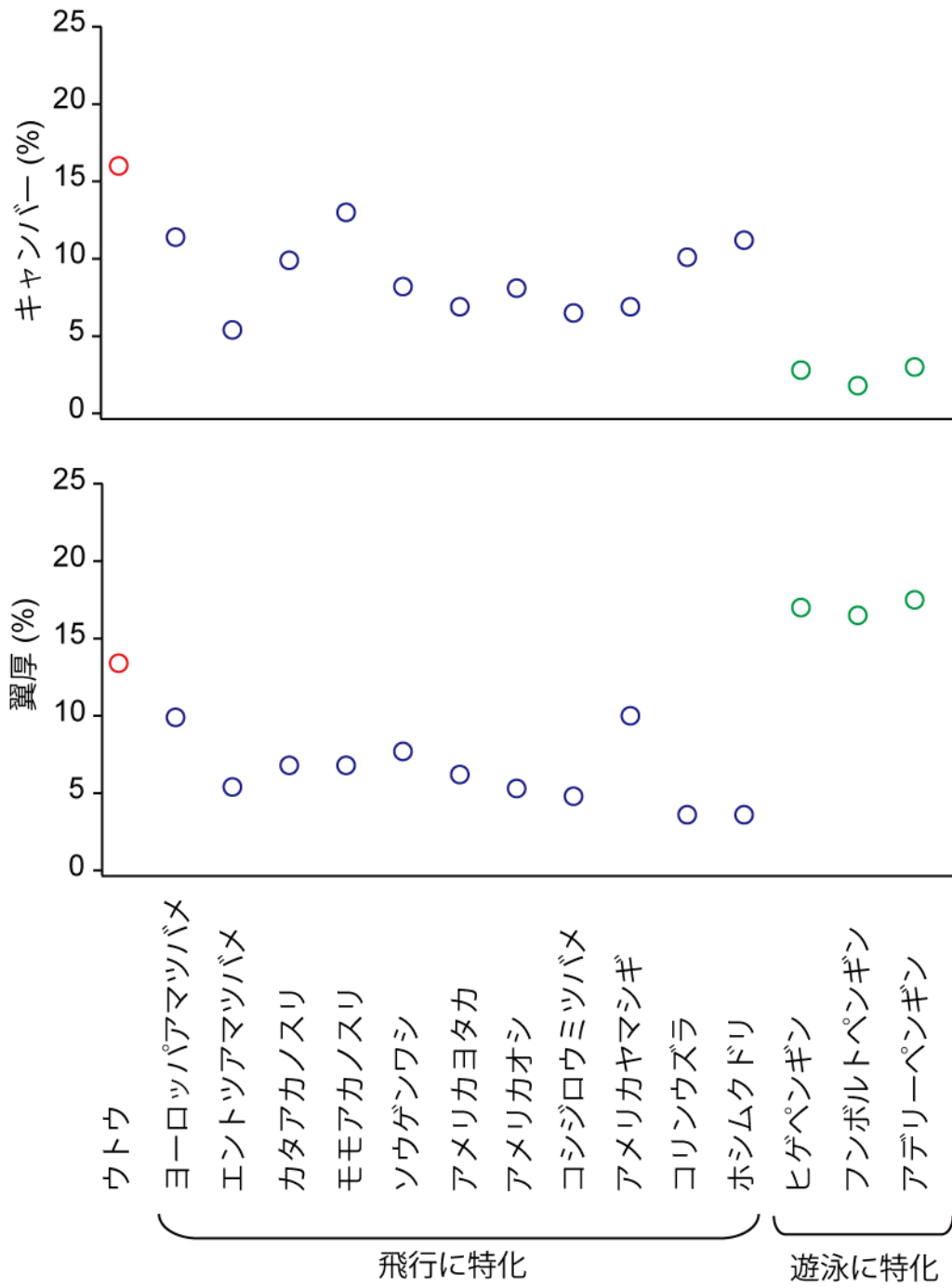
りも大きかった（付録図 3-3）。そのため、ウトウは飛行に特化した鳥類よりも揚力を得やすい翼型をもつことが示唆される。これは、揚力を生むのに不利なウトウの小さな翼面積を補う効果をもつ可能性がある。また、翼厚は、翼を伸ばした状態で内翼が $13.4 \pm 2.1\%$ 、外翼が $11.5 \pm 1.5\%$ だった。翼を部分的に縮めた状態で内翼が $12.5 \pm 1.5\%$ 、外翼が $11.6 \pm 1.1\%$ だった。翼厚についても、翼を伸ばした状態と部分的に縮めた状態で大きな差は見られなかった。内翼の翼厚を種間で比べると、飛行に特化した鳥類（ $3.6\text{-}9.9\%$ ）と遊泳に特化した鳥類（ $16.5\text{-}17.5\%$ ）の中間サイズだった（付録図 3-3）。翼厚が大きいと、重量や抗力の増加になるが強度が上がるため、ペンギン類の大きな翼厚は水中で作用する大きな力に耐える効果が考えられる。また、ウトウの翼厚が大きいは、飛行と遊泳の要求の妥協点として生じたのかもしれない。このようにウトウの翼形態は飛行と遊泳の制約を受けていることが考えられる。



付録図 3-1. 輪郭ゲージによる翼型の計測状況（写真）とキャンバーライン、翼弦と翼厚の模式図。模式図の赤線はキャンバーライン、青線は翼弦、点線矢印は翼型の厚みを示している。



付録図 3-2. ウトウの翼を伸ばした状態 (A) と縮めた状態 (B) での平面形と内翼と外翼の翼型の模式図。



付録図 3-2. ウトウ、飛行に特化した鳥類と遊泳に特化した鳥類の内翼のキャンバーと翼厚の比較。

付録4 飛行時と遊泳時の抗力の比較

相似形状の物体はレイノルズ数が同じであれば速度や流体の密度に関わらず、揚力と抗力は動圧と面積に比例する (Vogel 1994)。レイノルズ数は物体に作用する慣性力と粘性力の比を表す無次元数である。レイノルズ数は次のように計算される： VL/ν 。Vは代表速度、Lは物体の代表長、 ν は流体の動粘性係数である。動圧は流体の運動エネルギーであり、次のように計算される： $0.5\rho V^2$ 。 ρ は流体の密度 (kg m^{-3}) である (Vogel 1994)。ウトウの胴体と翼、それぞれのレイノルズ数と動圧を飛行と遊泳で計算することで抗力を比較した。胴体のレイノルズ数は平均体長 (0.35m) を代表長とし、飛行あるいは遊泳速度 (m s^{-1}) の平均値から計算した。翼のレイノルズ数は平均翼弦長 (翼面積/翼幅：飛行は 0.077 m、遊泳は 0.07 m) を代表長とした。翼の代表速度は次のように計算した： $\sqrt{[U^2 + (WRf)^2]}$ 。Uは飛行あるいは遊泳速度、Wは翼を振り下ろす角度 (radian)、Rは片翼の翼幅 (m)、fは羽ばたき頻度である。流体の密度と動粘性係数はそれぞれ、空気が 1.2kg m^{-3} と 1.51×10^{-5} 、海水が 1026kg m^{-3} 、 1.31×10^{-6} とした (Vogel 1994)。

レイノルズ数の平均値は胴体と翼がそれぞれ飛行で 3.5×10^5 と 8.0×10^4 、遊泳で 3.5×10^5 と 7.5×10^4 だった。動圧は胴体と翼がそれぞれ飛行で 140 N m^{-2} と 149 N m^{-2} 、遊泳で 867 N m^{-2} と 999 N m^{-2} だった。

レイノルズ数は胴体と翼それぞれ飛行と遊泳で近い値を示したことから、抗力係数はおおよそ同じ値と推測される (Vogel 1994) ため、ウトウに作用する抗力は動圧 ($0.5\rho V^2$) と胴体の投影面積や翼面積に比例すると考えられる。動圧は遊泳の方が飛行よりも胴体で 6.2 倍、翼で 6.7 倍大きかった。胴体の投影

面積は空中と水中で変わらないとすれば、遊泳時の胴体の抗力はおおよそ 6.2 倍大きいと考えられる。翼面積は遊泳時に翼を部分的に縮めるため、飛行の 43% になり、遊泳時の翼の抗力はおおよそ 2.9 倍大きいと考えられる。

謝辞

本研究を行うにあたり、野外調査の計画・実施から学术论文の執筆に至るまで、終始懇切丁寧なご指導・ご鞭撻を賜った国立極地研究所准教授高橋晃周博士、同研究所助教渡辺佑基博士に深く感謝いたします。本研究の野外調査は、北海道大学大学院水産科学研究院教授綿貫豊博士との共同研究の一環として行われました。調査地では、北海道大学水産学部・大学院水産科学研究院の学生に調査、生活などの面で多大なご協力を賜りました。ここに厚く感謝いたします。

本博士論文の執筆にあたり、懇切丁寧なご指導・ご鞭撻を賜った東京大学大気海洋研究所教授佐藤克文博士、国立極地研究所教授小達恒夫博士に深く感謝いたします。

博士後期課程の研究において、日本学術振興会科学研究費補助金（特別研究員奨励費）によるご支援をいただきました。深く感謝いたします。

また、国立極地研究所 生物圏研究グループの皆様とは、データ解析から論文執筆に至るまで、研究の内容について共に議論し、切磋琢磨することができました。厚く感謝いたします。最後に、学生生活を物心両面から支えてくださった両親に深く感謝いたします。

引用文献

- Alexander, R. M. (2003). *Principles of Animal Locomotion*. - Princeton University Press.
- Anderson, J. M., Streitlien, K., Barrett, D. S., & Triantafyllou, M. S. (1998). Oscillating foils of high propulsive efficiency. *Journal of Fluid Mechanics*, 360, 41-72.
- Altshuler, D. L., Dudley, R., & Ellington, C. P. (2004). Aerodynamic forces of revolving hummingbird wings and wing models. *Journal of zoology*, 264(4), 327-332.
- Aoki, K., Watanabe, Y. Y., Crocker, D. E., Robinson, P. W., Biuw, M., Costa, D. P., ... & Miller, P. J. (2011). Northern elephant seals adjust gliding and stroking patterns with changes in buoyancy: validation of at-sea metrics of body density. *The Journal of experimental biology*, 214(17), 2973-2987.
- Ashraf, M. A., Young, J., & Lai, J. C. S. (2009). Effect of Airfoil Thickness, Camber and Reynolds Number on Plunging Airfoil Propulsion. In *47th AIAA Aerospace Sciences Meeting Including The New Horizons Forum and Aerospace Exposition*.
- Ashraf, M. A., Young, J., & Lai, J. C. S. (2011). Reynolds number, thickness and camber effects on flapping airfoil propulsion. *Journal of Fluids and structures*, 27(2), 145-160.
- Bai, P., Cui, E. J., & Zhan, H. L. (2009). Aerodynamic characteristics, power requirements and camber effects of the pitching-down flapping hovering. *Journal of Bionic Engineering*, 6(2), 120-134.

- Baker, A. J., Pereira, S. L., & Paton, T. A. 2007. Phylogenetic relationships and divergence times of Charadriiformes genera: multigene evidence for the Cretaceous origin of at least 14 clades of shorebirds. *Biology Letters*, 3(2), 205-210.
- Baker, A. J., Pereira, S. L., Haddrath, O. P., & Edge, K. A. (2006). Multiple gene evidence for expansion of extant penguins out of Antarctica due to global cooling. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1582), 11-17.
- Bannasch, R. (1995). Hydrodynamics of penguins—an experimental approach. *The penguins*, 141-176.
- Bannasch, R., Wilson, R. P., and Culik, B. (1994). Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *The Journal of experimental biology*, 194(1), 83-96.
- Boyd, I. L., & Croxall, J. P. (1996). Dive durations in pinnipeds and seabirds. *Canadian Journal of Zoology*, 74(9), 1696-1705.
- Brooke, M. D. L. 2004. The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(Suppl 4), S246-S248.
- Clark, B. D., & Bemis, W. (1979). Kinematics of swimming of penguins at the Detroit Zoo. *Journal of Zoology*, 188(3), 411-428.
- Elliott, K. H., Ricklefs, R. E., Gaston, A. J., Hatch, S. A., Speakman, J. R., & Davoren, G. K. (2013). High flight costs, but low dive costs, in auks support the

- biomechanical hypothesis for flightlessness in penguins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(23), 9380-9384.
- Fish, F. E., Legac, P., Williams, T. M., & Wei, T. (2014). Measurement of hydrodynamic force generation by swimming dolphins using bubble DPIV. *The Journal of experimental biology*, 217(2), 252-260.
- Fourati, H., Manamanni, N., Afilal, L., & Handrich, Y. (2011). Posture and body acceleration tracking by inertial and magnetic sensing: Application in behavioral analysis of free-ranging animals. *Biomedical signal processing and control*, 6(1), 94-104.
- Gaston, A. J. (2004). *Seabirds: a Natural History*. - New Haven: Yale University Press.
- Gaston, A. J., & Jones, I. L. 1998. *The auks: alcidae*. Oxford University Press, USA.
- Hedenström, A. (2004). A general law for animal locomotion?. *Trends in ecology & evolution*, 19(5), 217-219.
- Hedenström, A., & Spedding, G. (2008). Beyond robins: aerodynamic analyses of animal flight. *Journal of The Royal Society Interface*, 5(23), 595-601.
- Hedenström, A., Rosén, M., & Spedding, G. R. (2006). Vortex wakes generated by robins *Erithacus rubecula* during free flight in a wind tunnel. *Journal of The Royal Society Interface*, 3(7), 263-276.
- Hedrick, T. L., Usherwood, J. R., & Biewener, A. A. (2004). Wing inertia and whole-body acceleration: an analysis of instantaneous aerodynamic force production in cockatiels (*Nymphicus hollandicus*) flying across a range of speeds. *Journal of Experimental Biology*, 207(10), 1689-1702.

- Hui, C. A. 1988. Penguin swimming. I. Hydrodynamics. *Physiological zoology*, 333-343.
- Iriarte-Díaz, J., Riskin, D. K., Willis, D. J., Breuer, K. S., & Swartz, S. M. (2011). Whole-body kinematics of a fruit bat reveal the influence of wing inertia on body accelerations. *The Journal of experimental biology*, 214(9), 1546-1553.
- Johansson, L. C. (2003). Indirect estimates of wing-propulsion forces in horizontally diving Atlantic puffins (*Fratercula arctica* L.). *Canadian journal of zoology*, 81(5), 816-822.
- Johansson, L. C., & Aldrin, B. S. W. (2002). Kinematics of diving Atlantic puffins (*Fratercula arctica* L.): evidence for an active upstroke. *Journal of Experimental Biology*, 205(3), 371-378.
- Kato, A., Watanuki, Y., & Naito, Y. (2003). Foraging behaviour of chick - rearing rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata* at Teuri Island, Japan, determined by acceleration - depth recording micro data loggers. *Journal of avian biology*, 34(3), 282-287.
- Kodansha (ed.) (2011). *Tori, Ugoku Zukan Move. (The Pictorial Encyclopedia of Birds, with DVD).* - Kodansha, Tokyo, In Japanese.
- Kooyman, G. L. (1989). *Diverse divers.*
- Kovacs, C. E., & Meyers, R. A. (2000). Anatomy and histochemistry of flight muscles in a wing-propelled diving bird, the Atlantic puffin, *Fratercula arctica*. *Journal of Morphology*, 244(2), 109-125.

- Lieber, R. L. (1997). Muscle fiber length and moment arm coordination during dorsi- and plantarflexion in the mouse hindlimb. *Acta Anatomica*, 159(2), 84-89.
- Lovvorn, J. R., & Jones, D. R. (1994). Biomechanical conflicts between adaptations for diving and aerial flight in estuarine birds. *Estuaries*, 17(1), 62-75.
- Lovvorn, J. R., Watanuki, Y., Kato, A., Naito, Y., & Liggins, G. A. (2004). Stroke patterns and regulation of swim speed and energy cost in free-ranging Brünnich's guillemots. *Journal of Experimental Biology*, 207(26), 4679-4695.
- Lovvorn, J. R., Watanuki, Y., Kato, A., Naito, Y., & Liggins, G. A. (2004). Stroke patterns and regulation of swim speed and energy cost in free-ranging Brünnich's guillemots. *Journal of Experimental Biology*, 207(26), 4679-4695.
- Madgwick, S. O., Harrison, A. J., & Vaidyanathan, R. (2011, June). Estimation of IMU and MARG orientation using a gradient descent algorithm. In *Rehabilitation Robotics (ICORR), 2011 IEEE International Conference on* (pp. 1-7). IEEE.
- Noda, T., Kawabata, Y., Arai, N., Mitamura, H., & Watanabe, S. (2014). Animal-mounted gyroscope/accelerometer/magnetometer: In situ measurement of the movement performance of fast-start behaviour in fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 451, 55-68.
- Norberg, U. M. (1996). Energetics of flight. In: *avian Energetics and Nutritional Ecology*. - Springer US. pp. 199-249.
- Norberg, U. M., & Rayner, J. M. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy

- and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 316(1179), 335-427.
- Nudds, R. L., Taylor, G. K., & Thomas, A. L. (2004). Tuning of Strouhal number for high propulsive efficiency accurately predicts how wingbeat frequency and stroke amplitude relate and scale with size and flight speed in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1552), 2071-2076.
- Osa, Y. (1994). Functional morphology of diving and flying seabirds. - Ph.D. thesis, Tokyo Fisheries University, Japan.
- Peter Stettenheim. (1959). *Adaptations for Underwater Swimming in the Common Murre, (uria Aalge)* (Doctoral dissertation, University of MICHIGAN.).
- Pennycuik, C. J. (2008). *Modelling the Flying Bird*. - Elsevier (Academic Press).
- Nudds, R. L., John, E. L., Keen, A. N., & Shiels, H. A. (2014). Rainbow trout provide the first experimental evidence for adherence to a distinct Strouhal number during animal oscillatory propulsion. *The Journal of experimental biology*, 217(13), 2244-2249.
- Pennycuik, C. J., Fast, P. L., Ballerstädt, N., & Rattenborg, N. (2012). The effect of an external transmitter on the drag coefficient of a bird's body, and hence on migration range, and energy reserves after migration. *Journal of Ornithology*, 153(3), 633-644.
- Pennycuik, C. J., HEINE, C. E., KIRKPATRICK, S. J., & FULLER, M. R. (1992). The profile drag of a hawk's wing, measured by wake sampling in a wind tunnel. *Journal of experimental biology*, 165(1), 1-19.

- Rassier, D. E., MacIntosh, B. R., & Herzog, W. (1999). Length dependence of active force production in skeletal muscle. *Journal of Applied Physiology*, 86(5), 1445-1457.
- Rohr, J. J., & Fish, F. E. (2004). Strouhal numbers and optimization of swimming by odontocete cetaceans. *Journal of Experimental Biology*, 207(10), 1633-1642.
- 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(4), 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(9), 1461-1470.
- Sato, K., Watanuki, Y., Takahashi, A., Miller, P. J., Tanaka, H., Kawabe, R., ... & Naito, Y. (2007). Stroke frequency, but not swimming speed, is related to body size in free-ranging seabirds, pinnipeds and cetaceans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1609), 471-477.
- Schultz, W. W., & Webb, P. W. (2002). Power requirements of swimming: Do new methods resolve old questions?. *Integrative and Comparative Biology*, 42(5), 1018-1025.
- Shaffer, S. A., Tremblay, Y., Weimerskirch, H., Scott, D., Thompson, D. R., Sagar, P. M., ... & Costa, D. P. (2006). Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(34), 12799-12802.

- Shiomi, K., Yoda, K., Katsumata, N., & Sato, K. (2012). Temporal tuning of homeward flights in seabirds. *Animal Behaviour*, 83(2), 355-359.
- Spedding, G. R., Rosén, M., & Hedenström, A. (2003). A family of vortex wakes generated by a thrush nightingale in free flight in a wind tunnel over its entire natural range of flight speeds. *Journal of Experimental Biology*, 206(14), 2313-2344.
- Spring, L. (1971). A comparison of functional and morphological adaptations in the common murre (*Uria aalge*) and thick-billed murre (*Uria lomvia*). *Condor*, 1-27.
- Stengel, R. F. (2005). Flight dynamics. *Aircraft Engineering and Aerospace Technology*, 77(3).
- Storer, R. W. (1960). Evolution in the diving birds. In Proceedings of the XII International Ornithological Congress (Vol. 2, pp. 694-707). Helsinki, Finland: Tilgmannin Kirjapaino.
- Takahashi, A., Kuroki, M., Niizuma, Y., Kato, A., Saitoh, S., & Watanuki, Y. (2001). Importance of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) to breeding rhinoceros auklets (*Cerorhinca monocerata*) on Teuri Island, Sea of Japan. *Marine Biology*, 139(2), 361-371.
- Taylor, G. K. and Thomas, A. L. R. (2014). *Evolutionary Biomechanics*. - Oxford University Press.
- Taylor, G. K., Nudds, R. L. and Thomas, A. L. R. (2003). Flying and swimming animals cruise at a Strouhal number tuned for high power efficiency. - *Nature* 425: 707–711.

- Thaxter, C. B., Wanless, S., Daunt, F., Harris, M. P., Benvenuti, S., Watanuki, Y., ... & Hamer, K. C. (2010). Influence of wing loading on the trade-off between pursuit-diving and flight in common guillemots and razorbills. *The Journal of experimental biology*, 213(7), 1018-1025.
- Triantafyllou, M. S., Triantafyllou, G. S., & Gopalkrishnan, R. (1991). Wake mechanics for thrust generation in oscillating foils. *Physics of Fluids A: Fluid Dynamics (1989-1993)*, 3(12), 2835-2837.
- Triantafyllou, M. S., Triantafyllou, G. S., & Yue, D. K. P. (2000). Hydrodynamics of fishlike swimming. *Annual review of fluid mechanics*, 32(1), 33-53.
- Videler, J. J. (2005). Avian flight. Oxford University Press.
- Videler, J. J., Stamhuis, E. J., & Povel, G. D. E. (2004). Leading-edge vortex lifts swifts. *Science*, 306(5703), 1960-1962.
- Vogel, S. (1994). Life in Moving Fluids: the Physical Biology of Flow. - Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wang, Z. (2000). Vortex shedding and frequency selection in flapping flight. *Journal of Fluid Mechanics*, 410, 323-341.
- Warrick, D. R., Tobalske, B. W., & Powers, D. R. (2005). Aerodynamics of the hovering hummingbird. *Nature*, 435(7045), 1094-1097.
- Watanabe, Y. Y., Takahashi, A., Sato, K., Viviant, M., & Bost, C. A. (2011). Poor flight performance in deep-diving cormorants. *The Journal of experimental biology*, 214(3), 412-421.

- Watanuki, Y., & Burger, A. E. (1999). Body mass and dive duration in alcids and penguins. *Canadian Journal of Zoology*, 77(11), 1838-1842.
- Watanuki, Y., Niizuma, Y., Geir, W. G., Sato, K., & Naito, Y. (2003). Stroke and glide of wing-propelled divers: deep diving seabirds adjust surge frequency to buoyancy change with depth. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1514), 483-488.
- Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F., Wanless, S., Harris, M., Sato, K., & Naito, Y. (2005). Regulation of stroke and glide in a foot-propelled avian diver. *Journal of Experimental Biology*, 208(12), 2207-2216.
- Watanuki, Y., Wanless, S., Harris, M., Lovvorn, J. R., Miyazaki, M., Tanaka, H., & Sato, K. (2006). Swim speeds and stroke patterns in wing-propelled divers: a comparison among alcids and a penguin. *Journal of Experimental Biology*, 209(7), 1217-1230.
- Withers, P. C. (1981). An aerodynamic analysis of bird wings as fixed aerofoils. *Journal of Experimental Biology*, 90(1), 143-162.
- Yamamoto, M., Kato, A., Niizuma, Y., Watanuki, Y., & Naito, Y. (2011). Oxygen store and diving capacity of Rhinoceros Auklet *Cerorhinca monocerata*. *Ornithological Science*, 10(1), 27-34.
- Zavalaga, C. B., Halls, J. N., Mori, G. P., Taylor, S. A., & Dell'Omo, G. (2010). At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series*, 404, 259-274.

Reynolds, K. V., Thomas, A. L., & Taylor, G. K. (2014). Wing tucks are a response to atmospheric turbulence in the soaring flight of the steppe eagle *Aquila nipalensis*. *Journal of The Royal Society Interface*, *11*(101), 20140645.

東昭. 1997. 生物の動き事典, 朝倉書店.

要旨

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、潜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の推

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。

ウミスズメ類は飛行と遊泳を両立するために行動を調節している一方で、受ける制約も示唆された。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可能性がある。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。