

主論文

ベーリング海におけるウミガラス属2種の
採餌行動に関する研究

佐藤信彦

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28年度

(2016)

ベーリング海におけるウミガラス属2種の採餌行動に関する研究

目次

要旨	1
第1章 序論	5
第2章 動物装着型ビデオロガーを用いた採餌行動の観察	
研究の背景と目的	9
方法	11
結果	15
考察	21
第3章 水温躍層と採餌行動の関係	
研究の背景と目的	30
方法	31
結果	33
考察	40
第4章 異なる時間スケールの採餌速度と潜水時間の関係	
研究の背景と目的	46
方法	48
結果	49
考察	51
第5章 総合考察	57
謝辞	62
引用文献	64

要旨

動物は、効率良く採餌するために、様々な行動をとっていると考えられている。肺呼吸をする潜水動物の場合、息を止めて水中に潜り採餌をする。水中では酸素を補給できないため、潜水時間には生理的に大きな制約がある。この制約の下、潜水動物は水中でより多くの餌生物を捕食できるように、様々な行動をとっていることが予想される。これまで、大きなロガーの装着や複数のロガーの同時装着が可能である大型の潜水動物を中心に、効率的に採餌するための行動が研究されてきたが、小型の潜水動物での研究例は少ない。本研究では、北半球を代表する潜水性海鳥として位置づけられているウミガラス属2種、ハシブトウミガラス *Uria lomvia* とウミガラス *U. aalge* を対象とした。ウミガラス属は、翼を羽ばたかせることによって、飛行と潜水という物理的制約が大きく異なった運動をしている。そのため、アザラシやペンギンといった他の潜水動物に比べ、形態的・生理的に潜水のみに特化できていないと考えられる。また、潜水を繰り返して採餌するため、潜水行動の最適化は効率良く採餌する上で重要であると考えられる。そこで、本研究ではウミガラス属がどのような行動をとることによって、効率的に採餌しているのか明らかにすることを目的とした。

採餌の効率の良さを評価するためには、野外における動物の捕食の回数やタイミングを調べる必要がある。そこで、捕食行動を映像によって直接観察できる動物装着型のビデオロガーをウミガラス属に用いた。しかし、ビデオロガーは記録時間が短く、鳥の出巢から帰巢までの捕食行動全てを記録することができない。そこで、ビデオロガーより記録期間の長い加速度ロガーを併用し、捕食の回数やタイミングを長期間モニタリングする手法の確立を試みた。ビデオロガーで記録された映像から、ハシ

ブトウミガラスは 1,469 回 (8 個体)、ウミガラスは 278 回 (3 個体) の採餌イベントを観察できた。両種共に餌組成の半数以上がスケトウダラの幼魚であったこと、大型のクラゲの触手に群がる小魚を捕食していたこと、従来は捕食をしていないと考えられていた潜水中の浮上期間も捕食していることが分かった。さらに、捕食に伴い sway 軸の加速度が大きく変化することを見出し、sway 軸の分散を定量化することによって、加速度データのみから捕食の有無を $78.8 \pm 1.5\%$ の的中率で判別できる手法を確立した。

これまで、ベーリング海に生息するウミガラス属は、水温躍層のある深度に頻繁に潜水していることが示されている。先行研究では、潜水回数や深度滞在の時間割合から水温躍層の重要性を示唆していたが、本研究では、捕食の回数やタイミングを行動データから取得し、水温躍層で採餌することの意味を効率の面から評価した。ハシブトウミガラスについて 2013 年～2015 年の 3 年分、ウミガラスについて 2014 年と 2015 年の 2 年分取得した深度・温度・加速度のデータを見ると、飛行によって区切られた採餌場所の半数以上 (年・種間の幅: 55 ~ 89 %) で水温躍層の形成が確認された。潜水時間あたりの捕食回数を潜水スケールの採餌速度と定義し、躍層が形成されていた場所での潜水とそうでなかった場所での潜水との間で比較した。その結果、躍層が形成されていた場所では、潜水スケールの採餌速度がハシブトウミガラスでは 1.25 倍、ウミガラスでは 1.50 倍高くなっていた。さらに、潜水中 10 秒毎の捕食回数から、深度変化に伴う採餌速度の変化を推定した結果、躍層深度付近 (水深 5 ~ 35 m) で最も採餌速度が高くなり、且つその深度で頻繁に採餌していたことが分かった。また、2015 年のウミガラスは、躍層深度から 40 m 深い深度においても頻繁に採餌していた。これは、この年のウミガラスが躍層よりも深い深度に分布する餌種を好

んでいたことを示すのかもしれない。以上のことから、水温躍層が形成されている場所の躍層深度付近で採餌することは、採餌速度の増加につながり、他の深度で採餌する場合や躍層の形成されていない場所で採餌する場合に比べて、効率的であることが示された。

潜水動物の場合、水中での餌条件に応じて潜水行動を変化させることが、採餌効率を大きく左右する。採餌に費やす最適な潜水時間を理論的に予測するものとして、最適採餌理論の古典モデルの一つである限界値の定理がある。この定理に従うと、潜水動物は短期的な採餌速度と長期的な採餌速度という2つの異なる時間スケールの採餌速度を考慮し、潜水時間を決定することが最適である。これまで、潜水のみに特化しているアデリーペンギンとオーストラリアオットセイの採餌に費やす潜水時間の変化が、限界値の定理からの予測に従っていると報告されている。そこで、ウミガラス属のような飛行と潜水を両立し、潜水のみに特化していない種においても、潜水時間の変化が限界値の定理からの予測に従うか検証を試みた。本研究では、潜水1回あたりの餌条件を短期的な採餌速度として、複数の潜水が含まれる潜水バウト全体の餌条件を長期的な採餌速度と定義した。その結果、潜水時間は、短期的な採餌速度が高い場合、つまりその潜水で餌を多く捕食できていたほど長く、一方で長期的な採餌速度が高い場合、つまりバウト全体で平均的に餌を多く捕食できていたほど短くなっていた。このことから、潜水のみに特化していないウミガラス属の潜水時間の変化も限界値の定理からの予測に従っていることが分かった。また、ハシブトウミガラスでは短期的な採餌速度が潜水時間により強い影響をもち、ウミガラスでは長期的な採餌速度が潜水時間により強い影響をもつという種間の違いも見られた。バウト内での短期的な採餌速度の変動はハシブトウミガラスで大きくなっており、潜水時間が短期・長期

どちらの採餌速度により強く影響されるかは、餌生物の変動特性に依存している可能性が示唆された。

本研究は、ウミガラス属にビデオロガーと加速度ロガーを同時に装着することで、従来は得られなかった捕食の回数やタイミングに関するデータを取得する手法を確立した。そして、ウミガラス属2種は、水温躍層が形成されている場所の躍層深度付近で頻繁に採餌し、その行動は採餌速度の増加に繋がっていること、また、餌条件に応じて潜水時間を変化させ、効率良く採餌していることを明らかにした。本研究の結果から、ベーリング海の水温躍層がウミガラス属に安定した餌場を供給する物理的構造であること、採餌行動に関わる限界値の定理からの理論的な予測がウミガラス属に当てはまることが示唆された。本研究によって確立したビデオ・加速度ロガーを併用して詳細な採餌行動を明らかにする手法は、様々な海鳥類に適用が可能である。今後装置の小型化にともなって、これまで研究が遅れていた比較的小型の海鳥類の採餌生態の解明が進むことが期待される。

第1章 序論

海洋高次動物の効率的な採餌

動物にとって餌を効率的に獲得することは、その種が生息する環境での適応度を最大化させるために重要である。そのため、動物は効率的に採餌するために様々な行動をとっていると考えられている (Stephens & Krebs 1986; Stephens et al. 2007)。

海棲哺乳類や海鳥類のような肺呼吸をする潜水動物の場合、水中に分布する餌を獲得するために、息を止めて潜水をする必要がある。水中では酸素を補給できないため、潜水時間は体内に保有する酸素量と酸素の消費速度との関係により、生理的な制限を強く受けることになる (Schmidt-Nielsen 1997)。また、潜水時間の全てを餌の獲得に費やせるわけではなく、餌の存在する深度までの移動時間、潜水中に消費した酸素を補給する水面での休息時間が伴うため、実際に餌のいる深度に滞在できる時間は、さらに限られてしまう (Boyd 1997)。そのため、肺呼吸をする潜水動物は、潜水中の限られた採餌可能な時間内により多くの餌を獲得できるような様々な行動をとると考えられている。例えば、海底地形や海流といった海洋の物理的構造に起因して、餌生物がより多く存在するであろう場所で採餌することが示唆されている (Hunt & Schneider 1987; Coyle et al. 1992; Zamon 2003; Baylis et al. 2008; Takahashi et al. 2008; Bost et al. 2009; Kuhn 2011)。また、採餌速度を増加できる状況下では、その場所での滞在時間を長くしたり、逆に、採餌速度の増加が見込めない状況では、滞在時間を短くするといったように、自身が直面している餌の状況に応じて、行動を変化させていることが示唆されている (Guinet et al. 2014; Watanabe et al. 2014; Foo et al.

2016)。このように、限られた潜水時間の中で、潜水動物がどう行動することによって、より効率的に採餌しているかということは、古くから注目されてきた。

海洋高次動物の採餌イベントをモニタリングする手法

潜水動物の効率的な採餌を調べるには、採餌効率を評価する必要がある。これまで、採餌効率を評価する指標として、潜水サイクル中の採餌に費やした時間割合や (diving efficiency: [Monaghan et al. 1994](#)、index of patch quality: [Mori et al. 2002](#))、回遊中の蓄積脂肪量の変化に伴う遊泳行動の違い (drift rate: [Biuw et al. 2003](#)) などが用いられてきた。しかし、これらの指標値は、潜水 1 回あたりの効率、または複数の潜水あたりの効率といった、ある特定の時間スケールでしか採餌効率を把握できず、潜水中に捕食が頻繁に起こっていた深度といった、より詳細なスケールの情報ができなかった。そこで、潜水中の 1 回 1 回の捕食を詳細にモニタリングする手法の開発が試みられてきた。例えば、胃の中に温度ロガーを入れ、捕食によって餌を飲み込んだ際の胃内温度の変化を記録する手法や ([Wilson et al. 1992](#))、磁気センサーをくちばしの上下に付け、くちばしの開閉回数を記録する手法 ([Takahashi et al. 2004](#))、頭や顎に取り付けた加速度ロガーに記録された捕食に伴う特徴的な動きの変化を記録する手法などがある ([Viviant et al. 2010](#); [Naito et al. 2013](#))。また、ビデオロガーを併用することで、映像で記録された捕食の有無と頭と胴体両方に取り付けた加速度ロガーの記録を照合し、より高い的中率で長い期間の捕食回数やそのタイミングを取得できるようになった ([Watanabe & Takahashi 2013](#); [Foo et al. 2016](#))。しかし、これらの手法は、装着するロガーが大型であるため、アザラシやオットセイ、ペンギンといった大型の海棲哺乳類や海鳥類にしか適用されてこなかった。

ベーリング海に生息するウミガラス属2種の生態

ウミスズメ科に属する海鳥は、飛行と潜水を両立している種である (Gaston & Jones 1998)。彼らは、飛行によって採餌場所を移動し、さらにその採餌場所において潜水を繰り返すという生態を有している (Ashmole 1971)。海鳥類の中でも、ウミスズメ科のような採餌に伴う潜水回数が多い種は、潜水行動を最適化することが効率的に採餌する上で重要であると考えられる。ハシブトウミガラス *Uria lomvia* とウミガラス *U. aalge* は、ウミスズメ科ウミガラス属に該当する体重 1 kg ほどの羽ばたき潜水と羽ばたき飛行を両立している種である (Gaston & Jones 1998)。北半球の亜寒帯から寒帯にかけて広く分布しており、その生物量の多さと、餌として消費する生物資源量の多さから、北半球を代表する海鳥として認識されている (Brooke 2004)。両種共に潜水能力は高く、時には水深 100 m 以上まで潜り、タラの幼魚やイカナゴといった浮魚やギンポなどの底魚、オキアミや端脚類などの動物プランクトン、イカなどの頭足類を食べている (Elliott et al. 2008)。また、飛行能力も高く、繁殖地から約 50 ~ 65 km 離れた海域まで採餌トリップに出ている (Kokubun et al. 2010; Paredes et al. 2014; Barger et al. 2016)。

これまで、ウミガラス属2種の採餌生態についての研究が数多く行われてきたが、潜水動物としては体サイズが小さく、装着できる記録計の種類には限りがあるという技術的な制約から、捕食の回数やタイミングといった詳細な採餌行動のモニタリングはなされていない。したがって、ウミガラス属2種がどのような行動によって効率的に採餌しているのか定量的に評価した研究はなかった。

本論文の構成

以上の背景をもとに、本研究では、ウミガラス属2種の水中での捕食回数やタイミングといった詳細な採餌行動をモニタリングする手法を確立し、彼らがどのような行動をとることで効率的に採餌しているのか明らかにすることを目的とした。

本論文は、本章を含め、全5章で構成されている。まず、第2章では、体重約1kgのウミガラス属にも装着できるほど小型化したビデオロガーを用い、水中での採餌行動を直接観察した。さらに、加速度ロガーを同時に装着することによって捕食に伴う特徴的な体の動きの変化を記録し、加速度データから採餌行動を詳細にモニタリングする手法を確立した。続いて、第3章では、確立した採餌行動のモニタリング手法を用いて、様々な時間スケールでの採餌速度を算出し、水温躍層という海洋の物理的特徴と採餌速度の関係性を明らかにした。ここから、ベーリング海のウミガラス属2種の採餌行動における水温躍層の重要性を評価することを試みた。第4章では、水中での餌条件に応じて、採餌に費やすための潜水時間をどのように変化させているのか、最適採餌理論の古典モデルから導かれる予想の検証を試みた、最後に第5章では、第2~4章で得られた結果をまとめ、先行研究を踏まえた本研究の位置付け、今後の課題について考察した。

第2章 動物装着型ビデオロガーを用いた採餌行動の観察

2-1. 背景と目的

一般に、自然界における動物の行動観察は難しい。特に、潜水性の海鳥は生活の大半を洋上で過ごし、飛行や潜水を組み合わせることで広範囲を動き回るため、その行動観察は困難を極める。近年、自然界における動物の行動観察を可能にする有益なツールとして、動物装着型ビデオロガーが注目されている (Moll et al. 2007; Hays 2015)。対象動物にビデオカメラを装着することで動物の目線から彼らの行動を観察し、生態を明らかにしていく手法である。ウミガメやアザラシといった大型の海洋動物から始まったビデオロガーによる行動観察は、ロガーの小型化に伴い、幅広い生物種に適用されるようになってきた (Moll et al. 2007 による総説)。海鳥を対象とした研究では、アデリーペンギン *Pygoscelis adeliae* がオキアミの群れに遭遇した際、1秒間に2匹という高頻度で採餌していたこと (Watanabe & Takahashi 2013)、アデリーペンギンがクラゲなどのゼラチン質の動物プランクトンを餌として多く利用していたこと (Thiebot et al. 2016) などがビデオロガーによる観察から明らかになっている。このように、ビデオロガーを用いた水中行動の観察によって、餌の種類やとり方といった従来は知り得なかった潜水性海鳥の採餌行動を明らかになってきた。

しかし、ビデオロガーはバッテリーとメモリーの消費量が大きく、尚且つ軽量化する必要があるため、記録時間が短い(2.5 ~ 4.0 時間)という欠点がある。これでは、海鳥の出巣から帰巣までの一連の採餌トリップ中全ての行動を観察することはできない。そこで、Watanabe & Takahashi (2013) は、アデリーペンギンにビデオロガーと長期間の記録が可能な加速度ロガーを同時に装着し、ビデオロガーで観察した捕食行

動の有無と頭。胴体の動きの変化を照らし合わせた。ここから、捕食に伴う特徴的な体の動きを見出すことで、長期間の加速度ロガーの記録から捕食の回数やタイミングをモニタリングできるようになった。

ハシブトウミガラスとウミガラスは、北半球の代表的な海鳥として、研究が盛んに行われている種であるが、水中での採餌行動を直接観察した例はない。過去の研究では、親鳥が捕食している餌の種類を胃内容物や雛へ給餌する餌を観察することで推測してきたが、小さい餌や組織が柔らかい餌は消化されやすいため、胃内容物からは検出されにくく (Bradstreet 1980)、雛へ給餌する餌は親自身の餌とは異なる場合がある (Ito et al. 2010) という問題点があった。また、ベーリング海は生物相が豊かであるため、水中での他生物との関わりも予想される。近年、ベーリング海は大型のクラゲが大量発生しており、ウミガラス属を含めた海鳥類の採餌行動への影響が懸念されている (Doyle et al. 2013; Richardson et al. 2008)。そこで、本章では 15 g と小型化に成功したビデオロガーをウミガラス属に装着し、水中での採餌行動を観察することで、彼らの餌の種類やとり方、クラゲなどの他の海洋生物との関わりを解明することを目的とした。さらに、ビデオロガーの記録時間よりも長い期間にわたって採餌行動をモニタリングするため、加速度ロガーによる体の動きの記録とビデオロガーによる採餌行動の観察を同時に行い、体の動きの変化から捕食の回数やタイミングをモニタリングできる手法の確立を試みた。

2-2. 方法

野外調査

本章に関する野外調査は、南東ベーリング海に位置する米国アラスカ州プリビロフ諸島セント・ジョージ島（北緯 56 度 35 分、西経 169 度 35 分）にて、2014 年と 2015 年の 2 年間、8 月上旬の繁殖期に実施した（図 1）。セント・ジョージ島には、約 150 万羽のハシブトウミガラスと 19 万羽のウミガラスが生息しており、世界有数のウミガラス属の繁殖地として知られている（Sowls et al. 1978; Kitaysky et al. 2000）。

島の北側にあたる High Bluffs コロニーにて、先にくくり罟を取り付けた捕獲竿で育雛中の親個体を捕獲した。捕獲した個体の背中に各種データロガーを TESA®粘着テープで装着し、放鳥した（図 2）。その後、ロガーの記録終了後に巣に戻ってきたところを再捕獲し、ロガーを回収した。採餌行動を映像として観察するためのビデオロガー（DVL400: 14.5 g, 20×10×52 mm, Little Leonardo 社製）を両種に装着した。加えて、潜水深度や体の動きなどの行動データを記録するための深度・温度・加速度ロガー（ORI400-D3GT: 9 g, φ 12×45 mm, Little Leonardo 社製、または AXY-Depth: 6.5 g, 12×31×11 mm, TechnoSmArt 社製）をハシブトウミガラスに、潜水深度を記録するための深度・温度ロガー（LAT1500: 3.4 g, φ 8×32 mm, LOTEK 社製）をウミガラスにビデオロガーと一緒に装着した。動物の行動への記録計の影響を考慮し、ロガーの総重量が体重（ハシブトウミガラス 1030 ±18 g、ウミガラス 950 ±26 g）の 3% 以内に収まるものを使用した（Barron et al. 2010）。ビデオロガーは、毎秒 30 フレームで 1280×960 ピクセルの解像度の映像を約 2 時間半記録でき、装着個体が採餌トリップに出ていると予想される時間に映像記録が開始するように、12～36 時間の時限タイマーを設定した。深度・温度・加速度ロガーは、3 軸（Surge, Heave, Sway 方向）の



図1. (a) 米国アラスカ州セント・ジョージ島の位置(北緯 $56^{\circ} 36'$ 、西経 $169^{\circ} 33'$)。本研究の対象である(b)ハシブトウミガラスと(c)ウミガラス。



図2. (a) ビデオロガーと深度・温度・加速度ロガーを装着したハシブトウミガラス。(b) ビデオロガーと深度・温度ロガーを装着したウミガラス。個体識別のため、頭頂部に赤いテープを付けている。

加速度変化を 0.01 G 単位にて 50 Hz で、深度を 0.1 m 単位にて 1 Hz で、温度を 0.1 °C 単位にて 1 Hz で約 20 時間記録した。深度・温度ロガーも同様の設定で、温度と深度を記録した。ハシブトウミガラスには、ビデオロガーと深度・温度・加速度ロガーを計 15 個体（2014 年に 9 個体、2015 年に 6 個体）に、ウミガラスにはビデオロガーと深度・温度ロガーを計 4 個体（2015 年のみ）に装着した。

ビデオロガーによる採餌行動の観察

ビデオロガーから得られた映像は、QuickTime 7 Pro (Apple 社製) 上で 1 フレームごとに確認し、潜水の開始や終了、採餌、他生物との遭遇といった各種イベントを 1 秒単位で記録した。採餌行動における捕食を記録する上で、餌と思われる生物に向かって嘴を動かしていた行動を 1 回の捕食とする基準を設けた。観察された餌生物は、可能な範囲で種類を同定した。種まで判別できなかった魚類は“種不明の魚”、オキアミや端脚類は“動物プランクトン”、まったく判別できなかったものは“種不明の餌”として記録した。

加速度データによる採餌イベントのモニタリング手法の確立

深度・温度・加速度ロガー、および深度・温度ロガーから得られた行動データは、IGOR Pro (WaveMetrics 社製)、および IGOR 上のプログラム Ethographer (Sakamoto et al. 2009) を用いて解析した（本論文で今後扱うウミガラス属の行動データは、全て同じソフトウェア上で解析した）。潜水深度の変化から、各潜水における潜水時間や最大深度の算出、潜水期間の区別（沈降、ボトム、浮上）を自動で行うプログラム (Sato et al. 2004) を用い、潜水に関する各パラメータを求めた。

ビデオロガーによる 1 秒毎の観察記録と深度・温度・加速度ロガーデータの時系列を合わせ、捕食に伴う体の動きの変化をみた。3 軸の加速度の変化量を定量化するため、以下の手順を踏んだ。50 Hz でサンプリングした加速度データを対象に、(1) データポイント毎に 50 データポイント分の範囲における分散を計算、(2) 計算した分散を 5 Hz にスムージング、(3) 時系列データ上の変曲点をピークとして検出し、(4) ビデオロガーで記録された同時系列の採餌イベントの有無と照合した。ピークを採餌イベントとして抽出するにあたり、最適な閾値を Receiver Operating Characteristic 解析 (Zou et al. 2007; Watanabe & Takahashi 2013) をもとに算出した。ロガーの取り付け位置や体に対する角度の差を考慮するため、閾値は個体ごとに算出した。なお、平均値は±標準誤差の形式で示す。

2-3. 結果

ロガーの回収率と解析に用いたデータ

データロガーを装着した個体内、2014 年はハシブトウミガラス 8 個体 (回収率 88.9%)、2015 年はハシブトウミガラス 6 個体 (回収率 100%)、ウミガラス 4 個体 (回収率 100%) からデータロガーを回収した。2014 年にロガーを回収できなかった 1 個体は、装着後約 66 時間で再捕獲できたがロガーが脱落していた。今回使用したビデオロガーは時限タイマーによって映像記録を開始していたため、映像記録開始のタイミングをコントロールすることが難しく、約 2 時間半の映像記録中に採餌トリップへ出ていなかった個体もいた。最終的に、潜水行動の映像記録に成功した個体、2014 年のハシブトウミガラス 4 個体 (計 115 潜水)、2015 年のハシブトウミガラス 4 個体 (計 114 潜水)、ウミガラス 3 個体 (計 42 潜水) を映像解析の対象とした。同時に装

着した深度・温度・加速度ロガー、または深度・温度ロガーの内、2014年のハシブトウミガラス2個体、2015年のウミガラス1個体は、機器トラブルのためデータを記録できていなかった。

ビデオロガー記録が得られた潜水の平均潜水時間と潜水深度は、2014年のハシブトウミガラスが 155 ± 10 秒・ 77.5 ± 0.8 m、2015年のハシブトウミガラスウミガラスが 84 ± 12 秒・ 27.0 ± 5.9 m、ウミガラスが 107 ± 21 秒・ 58.6 ± 9.1 m であった。潜水中のイベントを観察する上で、光量不足のためビデオのレンズが下を向いている場合は 34.5 ± 3.1 m より深い深度、上を向いている場合は 66.1 ± 4.7 m より深い深度でのイベントが観察できず、潜水中すべての時間を観察することができない個体がほとんどであった（表1）。潜水開始から終了まで、全ての期間を観察できたものは、ハシブトウミガラス3個体で記録された89潜水であった。

観察されたウミガラス属の採餌生態

観察された餌生物の捕食は、ハシブトウミガラスが2014年に197回、2015年に1,272回、ウミガラスが2015年に278回であった。潜水中の沈降期間・ボトム期間・浮上期間における捕食の観察頻度を、全期間を観察できていた潜水（2015年のハシブトウミガラス3個体からの89潜水）で算出すると、それぞれ $2.3 \pm 2.2\%$ 、 $70.5 \pm 1.6\%$ 、 $27.2 \pm 1.7\%$ となり、主にボトム期間で餌生物を捕食していることが分かった。観察された全ての餌種の内、 55.7% （973イベント）はスケトウダラの幼魚 *Theragra chalcogramma* と判別でき、 19.8% （346イベント）は魚であることは判別できたが、種までは分からず“種不明の魚”とした（スケトウダラの幼魚である可能性もある）。全体の 19.9% （348イベント）にあたる餌はまったく判別できず、“種不明

の餌”とした（図3）。年ごと、種ごとの餌生物の組成を見ると、ハシブトウミガラスとウミガラス共に、半数近くはスケトウダラの幼魚であった（図4）。また、ハシブトウミガラスはスケトウダラの幼魚を含め、種不明の魚、オキアミや端脚類などの動物プランクトンといった幅広い生物種を採餌していた。一方、ウミガラスでは動物プランクトンの捕食を確認できなかった（図4）。

潜水中、大型のクラゲとの遭遇がハシブトウミガラスは2014年に85.0%（個体間のレンジ：78.0～100%、4個体）、2015年に66.7%（個体間のレンジ：31～88%、4個体）、ウミガラスは2015年に62.3%（個体間のレンジ：30.8～83.3%、3個体）の潜水において観察された（図3e）。遭遇したクラゲの総匹数は、ハシブトウミガラスが2014年に209匹、2015年に207匹、ウミガラスが2015年に57匹であった。観察された大型のクラゲは、生息海域と個体のサイズ、触手の本数からアカクラゲの1種である *Chrysaora melanaster* であると同定した（[Brodeur 1998](#); [Brodeur et al. 2008](#); [Morandini & Marques 2010](#)）。観察されたアカクラゲの内、37.2%に当たる176匹（ハシブトウミガラス2014年：50匹、2015年：114匹、ウミガラス2015年：12匹）の触手に小魚（主に、スケトウダラの幼魚）が集まっていることが観察された（図3f）。そして、その触手に集まる小魚を対象としたハシブトウミガラスとウミガラスの採餌行動が観察された。ビデオロガーによる観察が可能だった期間中で観察された全ての捕食行動の内、クラゲの触手に集まる小魚を対象としていた割合は、ハシブトウミガラスは2014年が19.7%（個体間のレンジ：7.9～23.4%、4個体）、2015年が21.3%（個体間のレンジ：4.1～32.9%、4個体）、ウミガラスは2015年が25.9%（個体間のレンジ：0.0～69.3%、4個体）であった。

表1. ビデオロガーから得られたデータの一覧。個体ごとの潜水数、記録時間、潜水時間、潜水中の観察不可であった時間、潜水時間に対する観察可能であった時間の割合。

Bird ID	No. of dives	Record duration			Observable (% of dive duration)
		Total	Dives	Unobservable	
14SG_TBMU09	35	2:50:04	1:22:31	0:59:38	27.7
14SG_TBMU10	32	2:51:04	1:03:41	0:39:02	38.7
14SG_TBMU28	29	2:55:04	1:07:51	0:41:35	38.7
14SG_TBMU38	19	2:05:46	1:01:13	0:34:01	44.4
15SG_TBMU17	16	2:42:33	0:33:51	0:17:08	49.4
15SG_TBMU18	12	2:45:32	0:16:02	0:02:16	85.9
15SG_TBMU29	43	2:54:59	0:58:59	0:00:59	98.3
15SG_TBMU43	43	2:54:59	0:47:52	0:00:00	100
15SG_COMU08	13	2:38:58	0:14:36	0:05:43	60.8
15SG_COMU10	18	2:33:43	0:40:53	0:20:09	50.7
15SG_COMU13	11	2:44:40	0:21:33	0:02:15	89.6

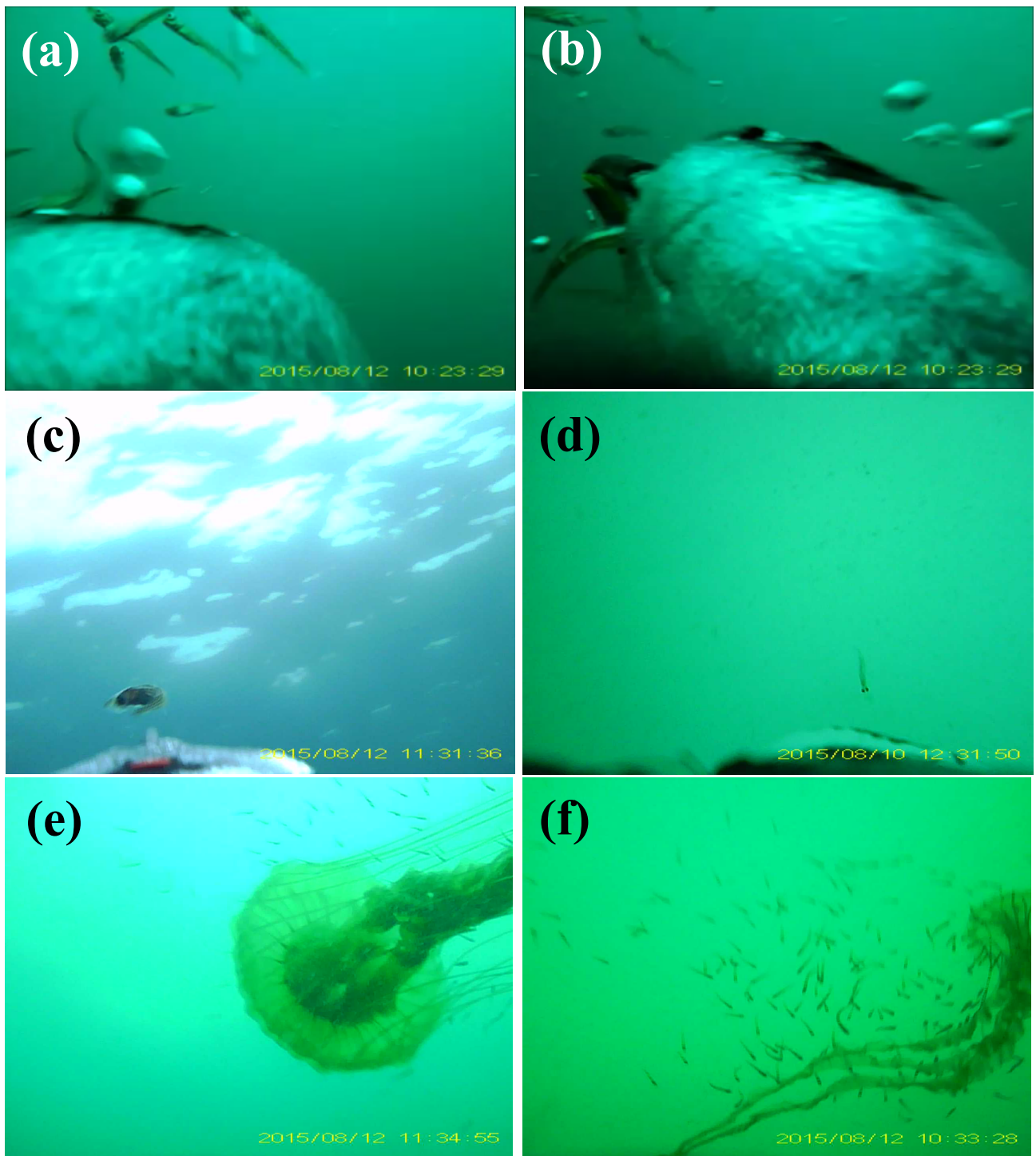


図3. ビデオロガーで観察された採餌行動と他生物との遭遇イベント。(a)スケトウダラ幼魚の群れに遭遇し、(b)その群れから採餌する。(c)種不明の魚。(d)オキアミ。(e)大型のクラゲとの遭遇。(f)クラゲの触手に集まる小魚。

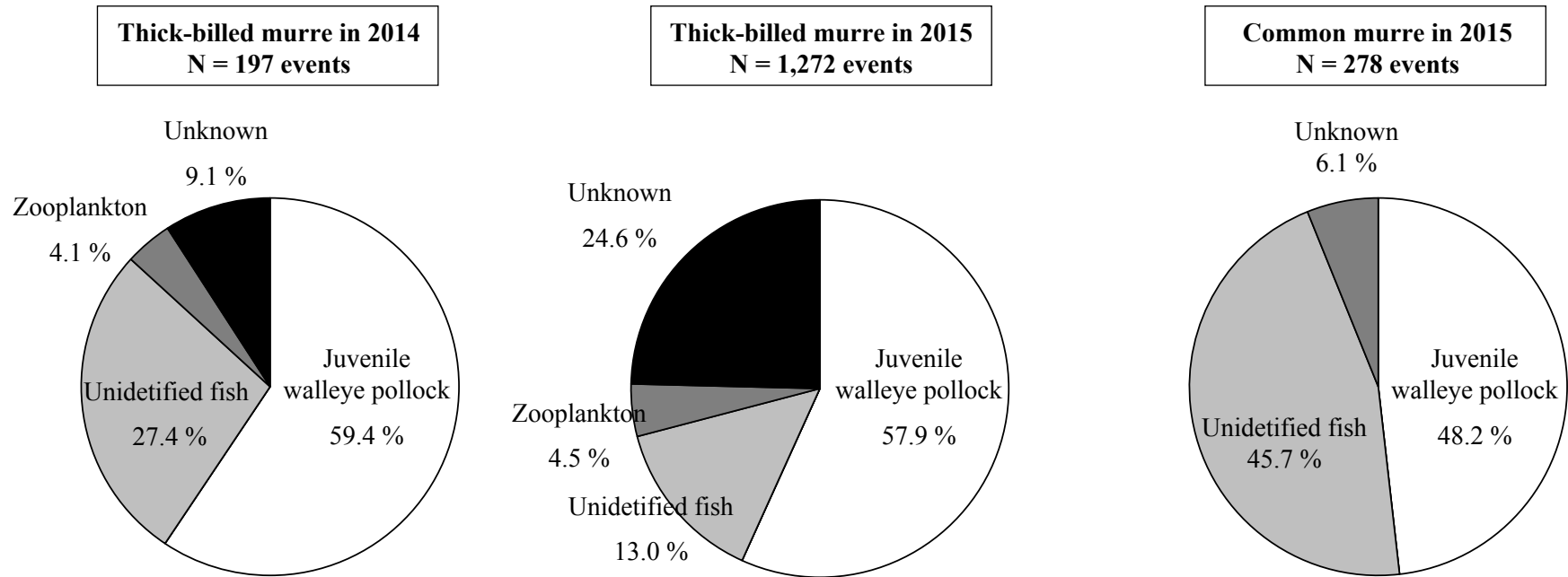


図4. 各年、各種のビデオロガーによって観察された餌種の頻度割合
(2014年ハシブトウミガラス:4個体、2015年ハシブトウミガラス:4個体、ウミガラス:3個体)。

捕食行動に伴う体の動きの変化

頭と尾を結ぶ surge 軸、背と腹を結ぶ heave 軸の 2 軸の加速度は潜水中、常に大きく変化していた。一方、体の左右を結ぶ sway 軸の加速度は、捕食時にのみ大きく変化していた (図 5, 6)。Sway 軸の加速度変化の分散から検出したピークとビデオ観察にもとづく捕食の有無を照合し、sway 軸加速度の変化量を指標として捕食行動を判別することが妥当であることが Receiver Operating Characteristic 解析から示された (図 7)。ピークを捕食行動のシグナル (=採餌イベント) とみなす最適な閾値を個体ごとに算出すると平均 0.095 G、個体間のレンジ: 0.08 ~ 1.05 G となった。最終的に、 $78.8 \pm 1.5\%$ の的中率で捕食行動を採餌イベントとして抽出できた (同時に、 $13.8 \pm 2.4\%$ の誤った抽出が伴った)。個体ごとに算出した閾値は、その個体の沈降期間中に sway 軸加速度変化の標準偏差と相関関係が見られた (回帰式: $y = 0.157x + 0.055$ 、 x : 沈降期間の sway 軸変化の標準偏差、 y : 最適な閾値、 $R^2 = 0.855$)。抽出手法の有用性を見るため、1 回の潜水あたり全ての捕食行動を観察できていた 89 潜水 (3 個体) を対象に、ビデオから得られた捕食回数と加速度変化から抽出した採餌イベントの数の関係を見ると、正の相関が得られた (回帰式: $y = 0.874x + 1.686$ 、 x : ビデオからの捕食回数、 y : 加速度から抽出した捕食回数、 $R^2 = 0.750$; 図 8a)。また、餌生物を捕食していた深度の頻度分布は、ビデオによる観察と加速度抽出手法の間で一致した傾向が見られた (図 8b)。

2-4. 考察

先行研究において、ウミガラス属を含め U 字型の潜水をする海鳥は、ボトム期間でのみ採餌しており、沈降と浮上期間は採餌深度への移動の期間であると考えられて

きた (Elliott et al. 2008)。しかし、今回のビデオ観察では、実際はボトム期間だけではなく、浮上期間においても全体の3割弱を占める回数の捕食行動が生じていた。潜水性の海鳥の中には、浮力による上向きの加速を利用して餌生物を捕食する種がいる (Wilson et al. 2010)。また、浮上しながら捕食することには、太陽光による餌認識の補助、餌生物の回避方向の限定といった利点が伴うことが示唆されている (Burger et al. 1993; Charrassin et al. 2001; Ropert-Coudert et al. 2001)。過去のウミガラスを対象とした研究では、ボトム期間でのみ採餌しているという仮定の上で、採餌効率の指標となる値が算出されていた (例えば、Mori et al. 2002)。今回の結果から、U字型の潜水をする海鳥の中でも、少なくともウミガラス属2種は、浮上期間の捕食行動も考慮した上で採餌効率を評価する必要があると思われる。

観察された餌の種類を見ると、ハシブトウミガラスとウミガラス共に、約半数の催事イベントがスケトウダラの幼魚を餌としていた。これまで、胃内容物の分析や雛へ給餌した餌の観察によって、スケトウダラの幼魚を主な餌であることが示唆されていたが、小さい餌や組織が柔らかい餌は消化されやすく胃内容物からは検出されにくく (Bradstreet 1980)、雛へ給餌した餌は自身の餌とは異なる場合がある (Ito et al. 2010) という問題点から、親鳥の餌種を正確に推定できていなかった。しかし、今回のビデオ観察の結果を踏まえ、スケトウダラの幼魚がウミガラス属にとって重要な餌資源であることが支持された。スケトウダラの幼魚以外の餌種を見ると、ハシブトウミガラスは魚類から動物プランクトンまで幅広い種類の生物を利用しており、ウミガラスは魚類のみを利用していた (図4)。この結果は、胃内容物や餌の目視観察からハシブトウミガラスは雑食性、ウミガラスは魚食性が強いという2種間の餌の嗜好性の

違いを推定した過去の研究を支持するものである (Bryant et al. 1998; Kokubun et al. 2016; Barger et al. 2016)。

ビデオロガーを装着した全ての個体が、潜水中にアカクラゲの 1 種である *Chrysaora melanaster* に遭遇していた。その内、ウミガラス 1 個体の採餌行動は、クラゲと関係していなかったが、他の 10 個体では、クラゲの触手に集まる小魚（主にスケトウダラの幼魚）を対象とした採餌行動が観察された（図 3e, f）。ベーリング海は、1990 年代からクラゲの生物量が爆発的に増えている海域であり、その中でも *Chrysaora melanaster* は顕著に増加している種である (Brodeur et al. 2008; Lauth & Hoff 2015)。大型のクラゲは動物プランクトンや魚類の仔稚魚を餌として大量に消費するため、食物連鎖を通じた他の海洋生物への悪影響が懸念されてきた (Richardson et al. 2009)。スケトウダラの幼魚などの小魚は、クラゲの触手に捕らわれている動物プランクトンを採餌したり、または大型の捕食者から逃げるため、クラゲの触手に集まるという性質がある (Brodeur 1998; D'Ambra et al. 2014)。ウミガラス属は、このクラゲに集まる小魚を対象とした採餌行動をしていた。クラゲに関与した採餌は、2014 年と 2015 年の両年で観察され、また、ビデオロガーで観察できた期間中の全ての捕食行動に占めるクラゲが関与していた割合は、平均で約 2 割、個体によっては約 7 割まで達していた。これらのことから、クラゲに集まる小魚を採餌することは、ベーリング海に生息するウミガラス属にとって一般的な行動であることが示唆される。クラゲ類の増加は、海洋生態系に悪い影響を及ぼす現象として認識されてきたが、少なくともウミガラス属にとっては採餌機会を提供するという形で良い影響があるようだ (Sato et al. 2015)。

背中に装着した加速度ロガーに記録された sway 軸の変化量を定量化し、時系列上のピークを検出、閾値を超えたものを捕食のシグナルとすることで、約 8 割の的中率で捕食行動を採餌イベントとして抽出できるようになった (図 6)。また、ビデオ観察に基づいた観測値 (回数と深度) と加速度からの採餌イベント抽出手法に基づく推定値との比較から、今回の採餌イベント抽出手法の有用性が示された (図 8)。個体ごとに算出した閾値は、その個体の沈降期間中の sway 軸加速度の変化量 (1 秒間ごとの標準偏差) との間に線形の関係があり、今後、本手法を他のデータセットに適用させていく上で、ロガーの装着位置や角度の違いの影響も考慮することが可能となった。セント・ジョージ島で繁殖するウミガラスは、ハシブトウミガラスに比べ体重が軽いが翼は小さく、結果として翼面荷重が大きくなっている (Kokubun et al. 2016)。本研究では行動への影響を懸念し、ウミガラスには加速度ロガーではなく、より小型の深度・温度ロガーをビデオロガーと同時に装着した。そのため、ウミガラスについてはハシブトウミガラスで実施したような採餌行動の直接観察と加速度変化の照合はできなかった。しかし、ウミガラスに装着したビデオロガーの映像から、捕食に伴いくちばしを左右斜め上に振る行動が観察された。また、加速度ロガーの記録から、ハシブトウミガラスが捕食に伴って示すような特徴的な sway 軸加速度の変化が確認された。このことから、ウミガラスに同様の採餌イベント抽出手法を適用することは、妥当であると思われる。

本章では、小型のビデオロガーをウミガラス属 2 種に装着し、水中での採餌行動を観察したことで、浮上期間も採餌していたこと、スケトウダラの幼魚が主要な餌であること、両種に餌の嗜好性の違いがあることを明らかにした。これらは、親が嘴にくわえた餌の直接観察、胃内容物観察や、安定同位体分析によって行われた過去の研究結果を

支持するものである。また、大型のクラゲの触手に集まる小魚を採餌していることが新たに明らかとなった。さらに、胴体に装着したロガーに記録された加速度変化から採餌イベントを抽出する手法を、ウミガラス属において確立した。これにより、ビデオロガーのみでは観察しきれなかった、出巢から帰巢までの一連の採餌行動における採餌イベントのタイミングと回数をモニタリングできるようになった。

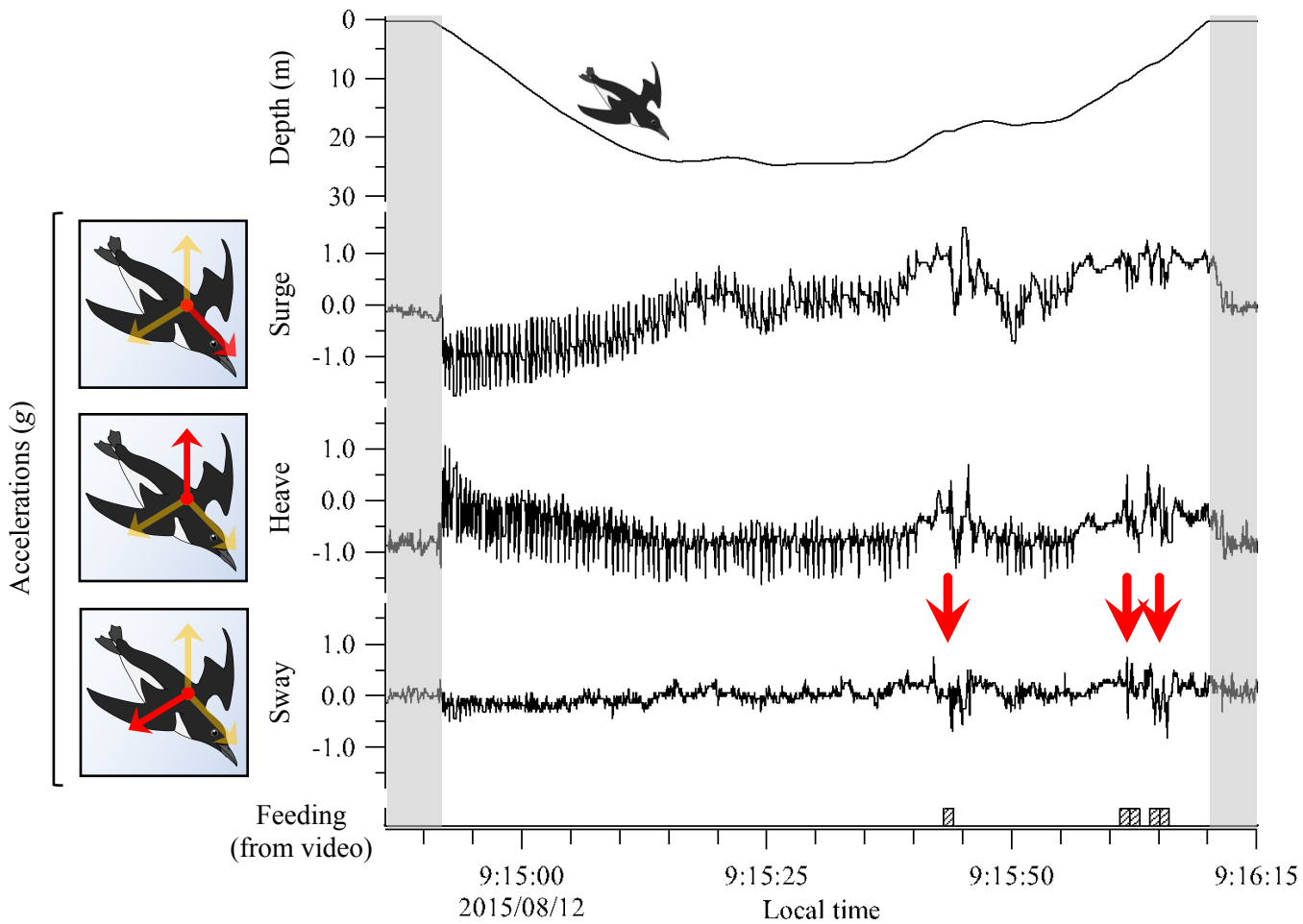


図5. 潜水中の深度、3軸加速度 (Surge, Heave & Sway) とビデオロガーで観察された捕食の有無の時系列データ。SurgeとHeave軸加速度は、羽ばたき行動、推進を反映するため、常に大きく変化している。一方、Sway軸加速度は、捕食のみに伴い大きく変化している(矢印)。

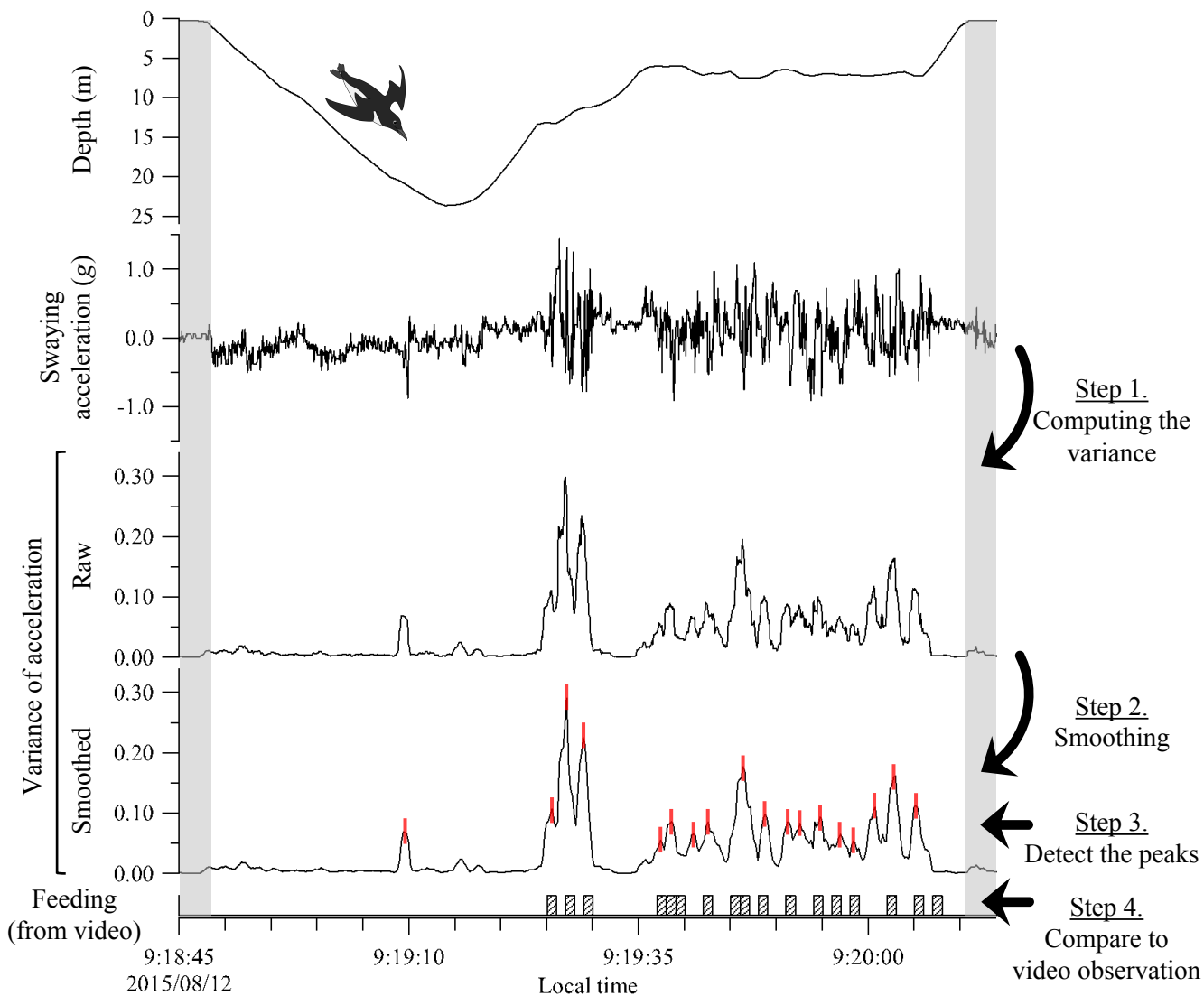


図6. Sway軸加速度変化から、採餌イベントを抽出する手順。まず、加速度変化のデータポイントから先1秒間の範囲で分散を1点ずつポイントを移動させながら計算する。次に、分散にスムージングをかける(20 または50 Hz → 5 Hz)。そして、スムージングをかけた分散のピークを検出する。最後に、ビデオロガーで観察された捕食の有無とピークを照合し、的中率、および誤った抽出率を求める。

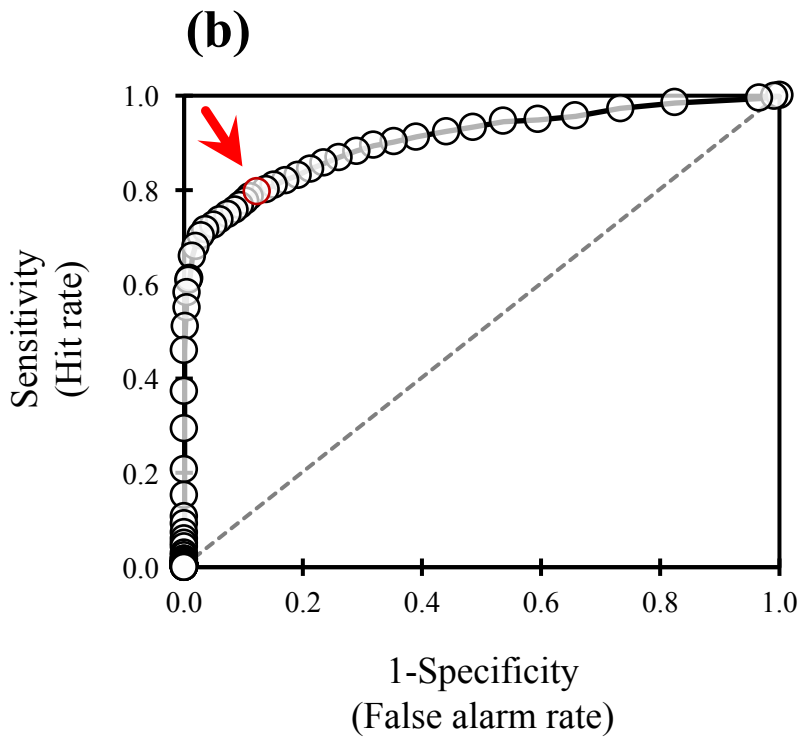
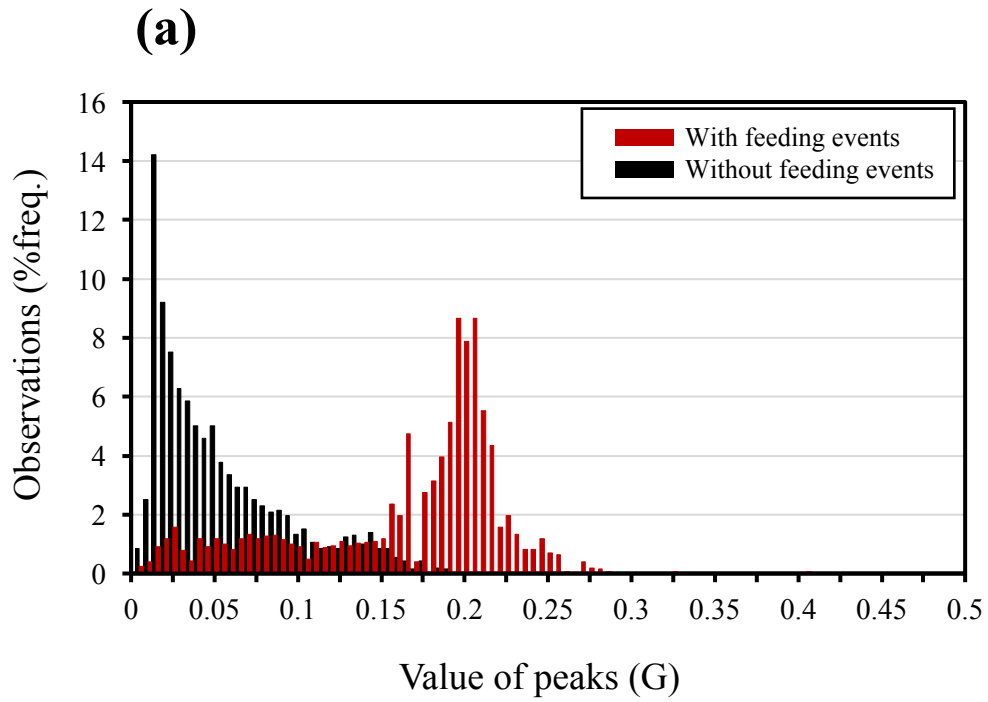
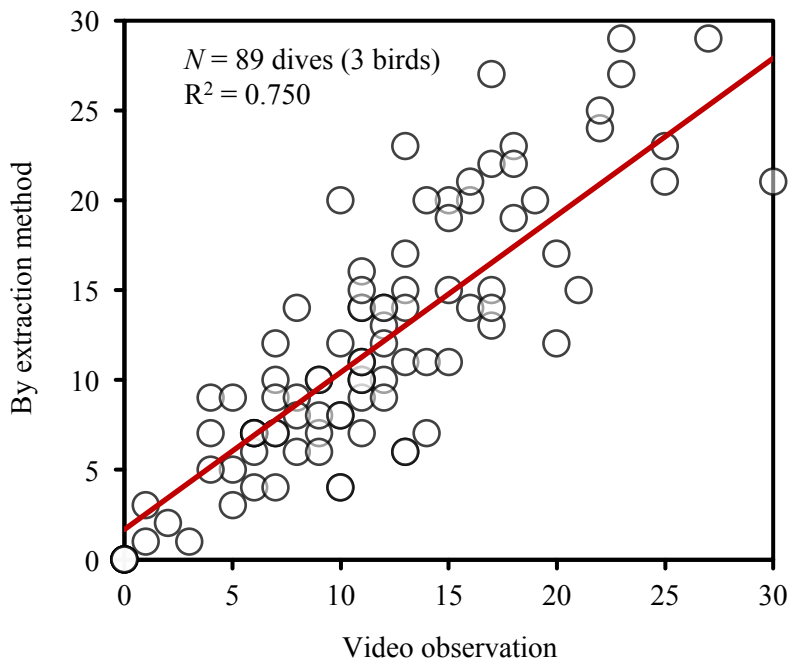
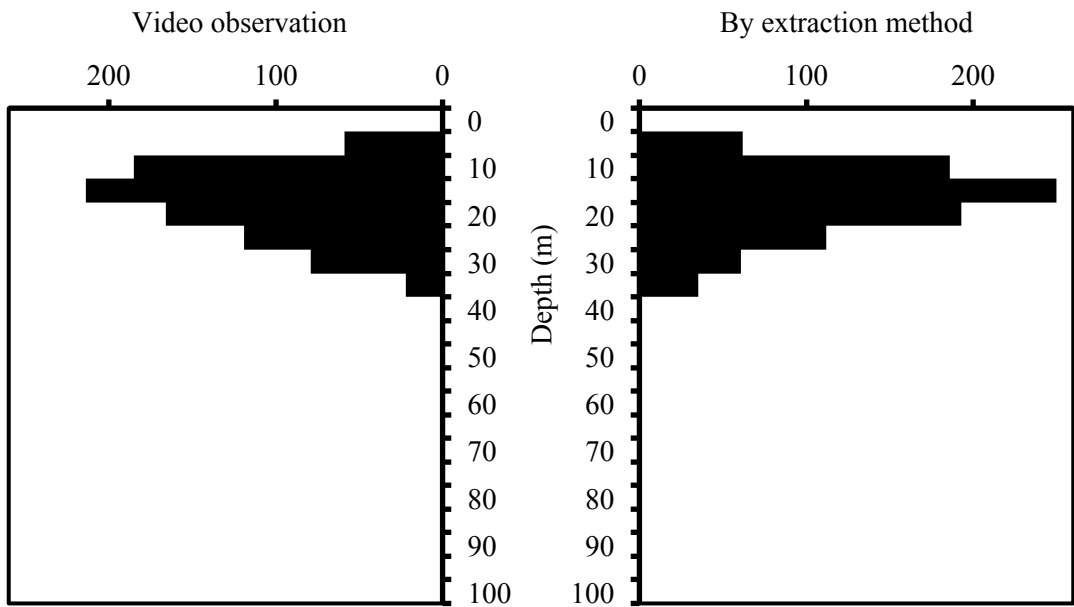


図7. (a)時系列上の分散のピーク値をビデオロガーによる捕食の有無と照合し、捕食が伴っていた場合の値(赤色)と伴っていなかった場合の値(黒色)の頻度分布。(b)分散のピーク値に対し、任意の閾値を設定し、捕食の有無を照合した際の受信者操作特性曲線(Receiver Operating Characteristic Curve)。曲線上で、的中率1.0、誤中率0.0(プロット図上の左上)に最も近い値(赤矢印)が最適な閾値を意味する。例として、合計43回の潜水中に491回の採餌イベントを記録したハシブトミガラス1個体(Bird ID: 15SG_TBMU43)における値を示している。

(a) No. of feeding events (dive⁻¹)



(b) No. of dives at depths



$N = 89$ dives (3 birds)

図8. (a) 潜水あたりの総採餌イベントを、x軸にビデオ観察にもとづく数、y軸に加速度から推定した数をとっている。推定値が、実際の捕食回数をほぼ正確に反映していることが分かる。(b) 捕食、及び採餌イベントが起こった深度のヒストグラム。ビデオ観察(左)と抽出手法(右)の比較から、深度情報も正確に求められることが分かった。

第3章 水温躍層と採餌行動の関係

3-1. 背景と目的

海鳥が餌として利用する小魚や動物プランクトンは、その分布に変動性がある (Weimerskirch et al. 1994; Sims et al. 2008; Cox et al. 2016)。変動性のある餌生物を採餌する海鳥は、海洋の物理的特徴によって餌生物がより多く集まると予想される場所において頻繁に潜水し、採餌すると考えられている。例えば、異なる潮流が混ざり合い生物生産性が高くなっている海洋前線付近や (Hunt & Schneider 1987; Bost et al. 2009)、渦が形成され餌生物が集積される場所 (Cotté et al. 2011)、潮流によって餌生物が表層まで巻き上げられている場所 (Zamon 2003; Benjamins et al. 2015) などで頻繁に採餌していることが報告されている。また、技術の進歩から、アザラシなどの大型の海洋動物では、野外における採餌イベントを直接モニタリングする手法が確立されはじめており、餌生物が多く集まる特徴を有する海洋の物理的特徴が見られる場所で採餌することが、効率的であると定量的に示されている (Guinet et al. 2014)。しかし、海鳥では、捕食のタイミングや回数といった詳細な採餌イベントの情報を得るモニタリング技術が確立されていなかったため、海洋の物理的特徴と海鳥の採餌行動の関係が、採餌効率にどう作用しているのか定量的に示されてこなかった。

ベーリング海は、面積の約 40 %が水深 200 m 以浅の陸棚域であり、夏季に水温躍層が形成されやすい海域である。水温躍層とは、表層の温かい水とそれより下層の冷たい水が混ざり合わずに成層化した水塊構造であり、温かい水と冷たい水の境界に植物プランクトンが集積され、その植物プランクトンを採餌する動物プランクトン、魚類と幅広い栄養段階の生物種が集まり、生物量が多くなるという特徴がある

(Springer et al. 1996; Stabeno et al. 1999; Hunt et al. 2002)。ベーリング海に生息する海洋高次動物の重要な餌生物であるスケトウダラの幼魚も水温躍層の深度付近に多く集まることが知られている (Brodeur 1998; Schabetsberger et al. 2000)。また、セント・ジョージ島に繁殖するウミガラス属 2 種が水温躍層の形成されている場所で、頻りに躍層の深度帯に潜水していることが報告されている (Takahashi et al. 2008; Kokubun et al. 2010; 2016)。しかし、ウミガラス属における野外での採餌イベントをモニタリングする技術がなかったため、水温躍層で採餌することが効率的であるかは示されていない。

本章では、これまで技術的な制約から把握できていなかった餌生物の捕食回数やタイミングを、第 2 章で確立した採餌イベント抽出手法によって取得し、セント・ジョージ島で繁殖するウミガラス属 2 種の採餌効率と水温躍層との関係を明らかにすることを目的とした。

3-2. 方法

野外調査

本章に関する野外調査は、第 2 章と同地点のセント・ジョージ島において、2013 年から 2015 年の 3 年間、7 月下旬から 8 月上旬の繁殖期に実施した。3 軸 (Surge, Heave, Sway 方向) の加速度変化を 0.01 G 単位にて 20 または 50 Hz で、深度を 0.1 m 単位にて 1 Hz で、温度を 0.1 °C 単位にて 1 Hz で約 20 または 50 時間記録できるよう設定した深度・温度・加速度ロガー (ORI400-D3GT) を、ハシブトウミガラスは 2013 年に 14 個体、2014 年に 15 個体、2015 年に 15 個体、ウミガラスは 2014 年に

13 個体、2015 年に 6 個体の腹部に装着し、野外での行動データ、及び水温データを記録した。

採餌場所における水温の鉛直構造

ウミガラス属は、飛行によって採餌場所を移動する (Falk et al. 2000)。利用していた採餌場所における水温の鉛直構造を知るため、飛行によって区別された採餌場所ごとに水温の鉛直プロファイルを求めた。Daunt et al. (2003) と Takahashi et al. (2008) の手法を参考に、水温の変化率が $0.25\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{m}$ 以上であった深度帯を水温躍層として定義し、もっとも変化率が大きかった深度をその躍層深度と定義した (Kokubun et al. 2010)。

採餌行動の解析

頭から尾を結んだ軸である Surge 方向の加速度変化と深度データをもとに、行動を巣滞在、飛行、潜水、水面滞在と 4 つの様式に分類し、採餌トリップ長、飛行時間と回数、潜水時間と回数、水面滞在時間を算出した (Takahashi et al. 2008)。深度記録が 0.5 m 以上だったものを潜水と定義し (Watanuki et al. 2001)、各潜水における最大潜水深度、潜水時間、潜水後の水面滞在時間を算出した (Sato et al. 2004)。第 2 章で確立した sway 軸加速度の変化量に基づいた採餌イベントの抽出手法を適用し、各潜水における採餌イベント情報 (タイミングと深度) を求めた。

採餌効率を評価するため、潜水毎に式「採餌イベント数÷潜水時間」によって算出した値を潜水スケールの採餌速度として定義し、採餌場所で躍層が形成されていた場合とそうでなかった場合とで値を比較した。さらに、より細かい時間スケールでの

採餌速度を見るため、潜水中の 10 秒間毎の採餌イベント数を潜水開始から終了まで、計算を始める位置を 1 秒ずつ移動させながら複数算出し、瞬間的な採餌速度と定義した。この瞬間的な採餌速度が深度に関係してどう変化するのか、水温躍層が形成されていた採餌場所とそうでない採餌場所で比較した。

採餌イベントが、一日の中のどの時刻にどういった深度で頻繁に生じていたのかを見るため、一日の中の時刻と深度に対する採餌イベントのタイミングをプロットした。また、採餌イベントが生じていた深度と躍層深度との関係を見るため、2 つの深度の差分をとり、頻度分布を見た。

統計解析

すべての統計解析は、R (ver. 3.0.1)を用いて実施した。潜水スケールの採餌速度が、採餌場所における水温躍層形成の有無によって左右されるか見るため、潜水スケールの採餌速度を正規分布に従う従属変数と仮定し、水温躍層形成の有無を因子型の独立変数、個体をランダム効果として組み込んだ一般化線形混合モデル（以後、GLMM）を R パッケージ lme4 を用いて実施した。さらに、独立変数の効果を入れたモデルと入れないモデル間の逸脱度を尤度比検定（以後、LRT）によって比較した。なお、平均値は±標準誤差の形式で示す。

3-3. 結果

ロガーの回収率と解析に用いたデータ

ロガーを装着した個体の内、ハシブトウミガラスは 2013 年に 11 個体（回収率 78.6 %）、2014 年に 15 個体（回収率 100 %）、2015 年に 8 個体（回収率 53.3 %）を

再捕獲し、ロガーを回収した。しかし、2013年の2個体、2014年の3個体、2015年の1個体は、機器トラブルによりデータを記録できていなかった。これに、2015年にビデオロガーのデータと同時に取得した深度・温度・加速度ロガー5個体のデータを加えた計33個体（2013年：9個体、2014年：12個体、2015年：12個体）の行動データを解析した。ウミガラスは2014年に11個体（回収率84.6%）、2015年に6個体（回収率100%）からロガーを回収した。内、2014年の4個体は、機器トラブルによりデータを記録できていなかったため、計13個体（2014年：7個体、2015年：6個体）の行動データを解析に用いた。

採餌場所における水温躍層の形成と採餌イベントとの関係

記録された採餌トリップの数は、ハシブトウミガラスが33個体から計44回（2013年：9トリップ、2014年：21トリップ、2015年：14トリップ）、ウミガラスが13個体から計30回（2014年：14トリップ、2015年：16トリップ）であった（種と年ごとの平均トリップ長、飛行時間と回数、潜水時間と回数は、表2を参照）。

飛行で区切られた採餌場所の総数は、ハシブトウミガラスは2013年に69箇所、2014年に87箇所、2015年に81箇所であり、ウミガラスは2014年に27箇所、2015年に49箇所であった。採餌トリップ1回あたりの採餌場所の平均数は、ハシブトウミガラスは2013年に 4.6 ± 1.0 箇所、2014年に 3.8 ± 0.7 箇所、2015年に 6.0 ± 1.3 箇所、ウミガラスは2014年に 4.6 ± 0.7 箇所、2015年に 3.0 ± 0.5 箇所であった。採餌場所における水温躍層の形成割合を見ると、ハシブトウミガラスは、2013年が88.4%（61箇所）、2014年が87.4%（76箇所）、2015年が64.2%（52箇所）、ウミガラスは、2014年が88.9%（24箇所）、2015年が55.1%（22箇所）であった。躍

表2. 加速度ロガーで記録された種ごと、年ごとの採餌トリップに関するパラメータ(平均値±標準誤差)。

Species	Year	No. of birds	No. of trip	Trip duration (h)	Flight duration (h)	No. of flight	Dive duration (h)	No. of dives
Thick-billed murre	2013	9	9	15.9 ± 2.3	2.2 ± 0.5	6.3 ± 1.2	3.6 ± 0.4	161.8 ± 24.9
	2014	12	21	10.4 ± 1.5	1.4 ± 0.2	5.4 ± 0.7	2.1 ± 0.4	75.4 ± 15.9
	2015	12	14	15.7 ± 2.4	1.8 ± 0.3	7.4 ± 1.3	2.8 ± 0.5	119.2 ± 19.6
Common murre	2014	7	14	11.6 ± 1.5	1.5 ± 0.2	6.0 ± 0.8	1.8 ± 0.3	93.0 ± 15.1
	2015	6	16	7.0 ± 1.8	1.0 ± 0.3	4.6 ± 0.8	1.0 ± 0.2	41.6 ± 11.4

層深度の平均値は、ハシブトウミガラスの場合、2013 年が 18.3 ± 0.8 m、2014 年が 21.2 ± 1.3 m、2015 年が 23.3 ± 1.5 m、ウミガラスの場合、2014 年が 20.2 ± 0.8 m、2015 年が 18.1 ± 1.6 m であった。各年、各種ごとの水温の鉛直プロファイル、潜水深度と採餌イベントの頻度分布は、付図 1 に示した。

ハシブトウミガラスとウミガラス両種において、水温躍層が形成されていた採餌場所における潜水スケールの採餌速度は、形成されていなかった採餌場所に比べ高かった（ハシブトウミガラス： 1.0 ± 0.1 回/10 秒 vs. 0.8 ± 0.1 回/10 秒, GLMM with LRT, $P < 0.001$ ；ウミガラス： 1.2 ± 0.1 回/10 秒 vs. 0.8 ± 0.1 回/10 秒, GLMM with LRT, $P < 0.001$ ；図 9）。深度毎の瞬間的な採餌速度を見ると、水温躍層の形成されていた採餌場所では、他の深度帯に比べ、躍層深度付近（5 ~ 35 m）での瞬間的な採餌速度が高くなっていった（図 10a, b）。一方、水温躍層が形成されていなかった採餌場所では、深い深度（ > 75 m）を除き、深度に関係した瞬間的な採餌速度の変化は見られなかった（図 10c, d）。深い深度（ > 75 m）での瞬間的な採餌速度は、他の深度に比べ、ハシブトウミガラスは低く（図 10c）、ウミガラスは高く（図 10d）なっていた。

水温躍層の深度と採餌イベントの関係

ハシブトウミガラスでは、水温躍層が形成されていた場所で潜水していた場合、2013 年から 2015 年までの 3 シーズンを通じて、躍層の深度付近で採餌イベントが頻繁に生じていた（図 11a~c）。一方ウミガラスでは、ハシブトウミガラスと同様に、躍層の深度付近で採餌イベントが頻繁に生じていたが、それに加えて、60 m 以深を含めた幅広い深度でも採餌イベントが生じていた（図 11d, e）。採餌イベントが生じていた

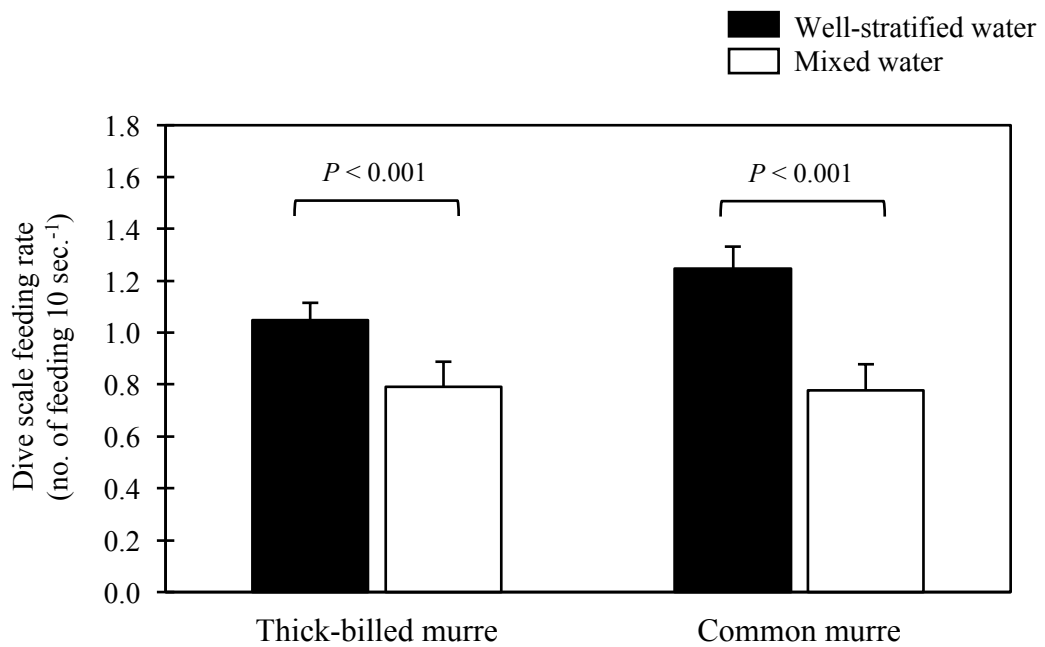


図9. 採餌場所において水温躍層が形成されていた場合(黒色)と形成されていなかった場合(白色)での潜水スケールの採餌速度(採餌イベント数/潜水時間)の平均値の比較。エラーバーは標準誤差を表し、個体間の差を示している。ハシブトウミガラスとウミガラスの両種で、水温躍層が形成されていた場合は、形成されていなかった場合に比べ潜水スケールの採餌速度が高くなる結果が得られた。

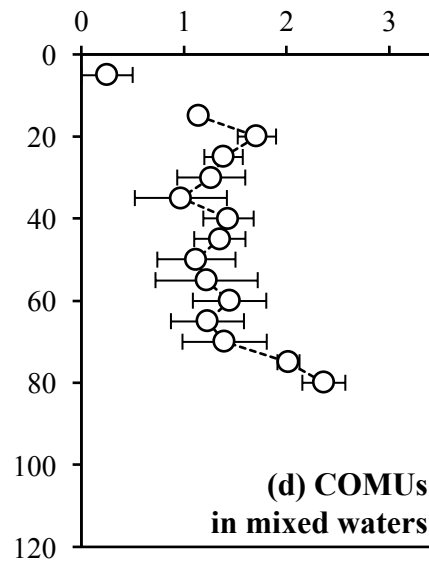
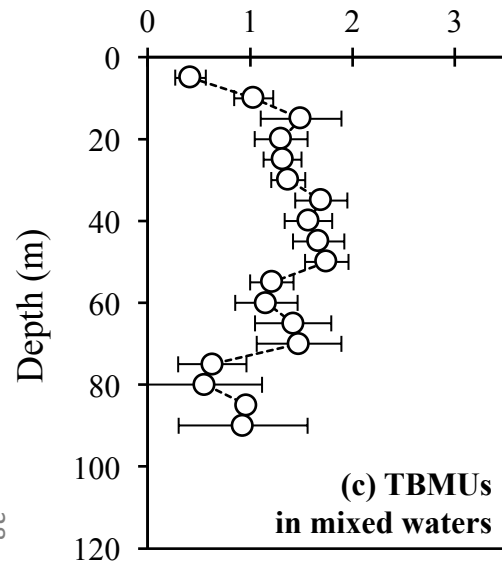
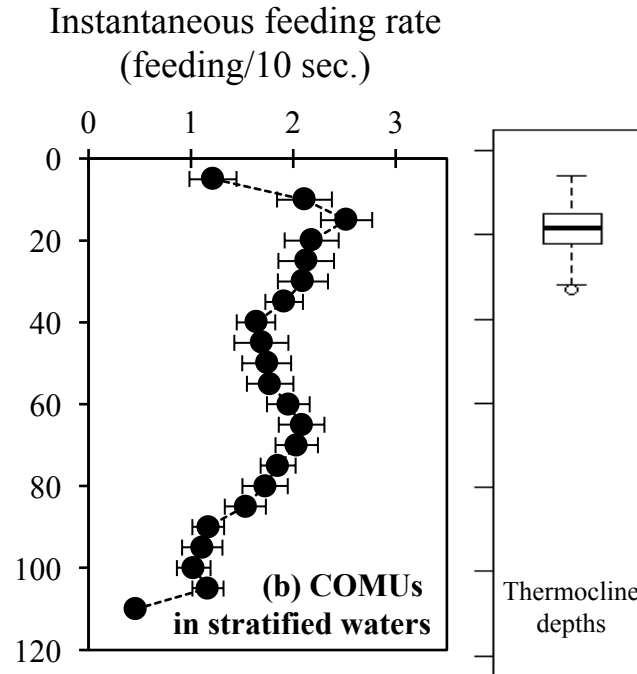
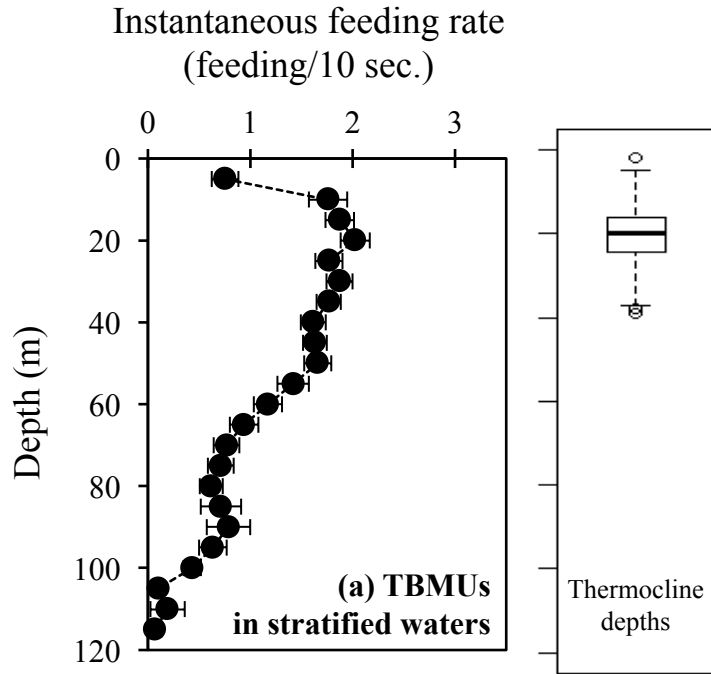


図10. 潜水中、10秒毎の採餌イベント数を瞬間的な採餌速度として算出し、深度毎の平均値をプロットした。エラーバーは標準誤差を示し、個体間の差を示している。ハシブトウミガラスにおいて、採餌場所で(a)水温躍層が形成されていた場合と(b)形成されていなかった場合、ウミガラスにおいて、(c)水温躍層が形成されていた場合と(d)形成されていなかった場合。(a)(b)に付随する箱ひげ図は、躍層深度の鉛直分布を示す。

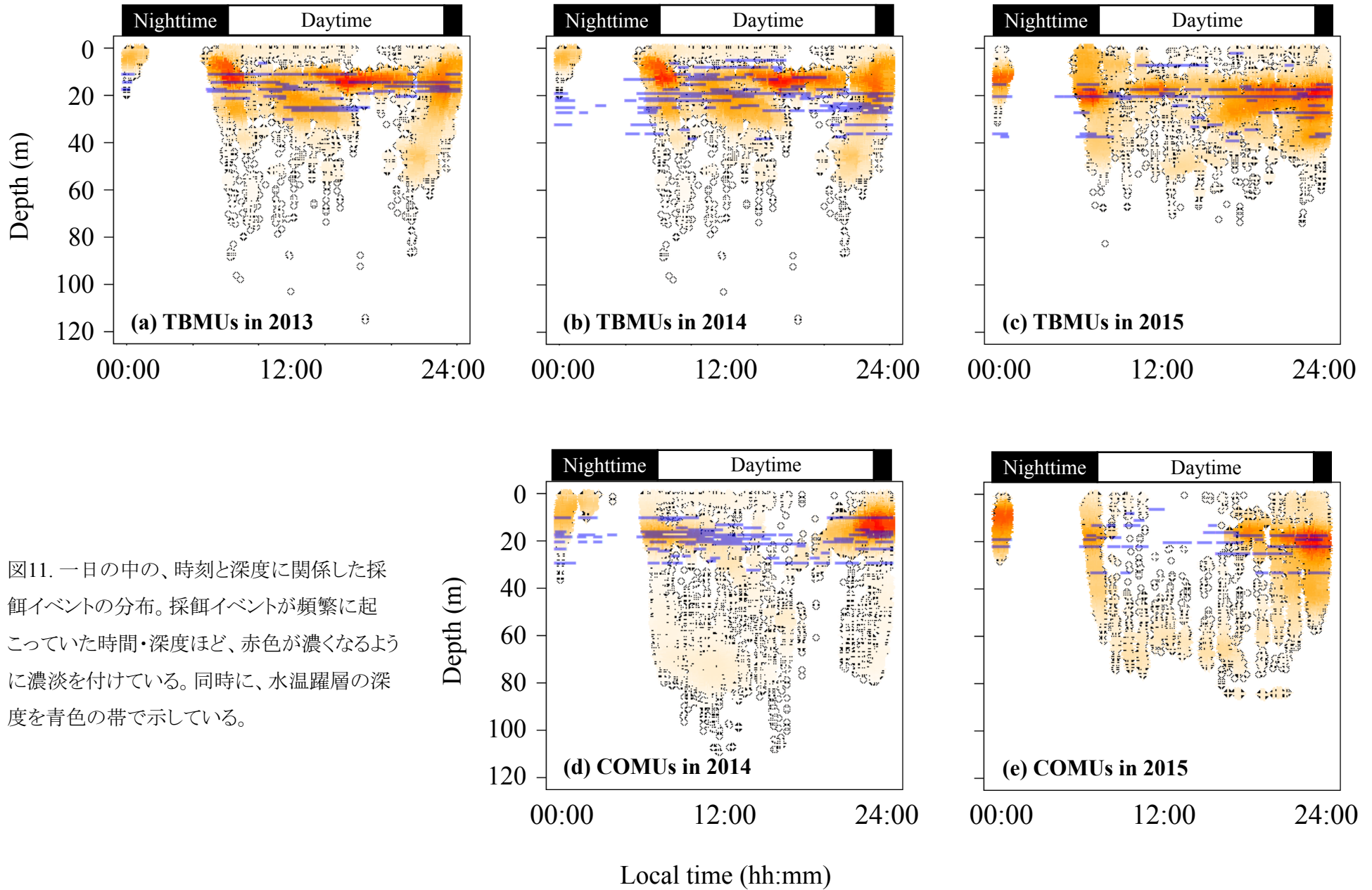


図11. 一日の中の、時刻と深度に関係した採餌イベントの分布。採餌イベントが頻繁に起こっていた時間・深度ほど、赤色が濃くなるように濃淡を付けている。同時に、水温躍層の深度を青色の帯で示している。

深度と採餌場所における躍層深度との差分をとり、その頻度分布を見ると、躍層深度から-5～5 mの範囲に採餌イベントのピークが観察され、躍層深度で頻繁に採餌していることが分かった（図 12）。しかし、2015 年のウミガラスは、躍層よりも 40 m も深い深度においても採餌イベントのピークが観察された（図 12e）

3-4. 考察

今回の結果から、先行研究（[Takahashi et al. 2008](#); [Kokubun et al. 2010](#); [2016](#)）と同様に、セント・ジョージ島のウミガラス属では、飛行によって区切られた採餌場所の半数以上（55～89%）で水温躍層が形成されており、そこで頻繁に潜水していることが示された（付図 1）。潜水時間あたりの採餌イベント数から算出した潜水スケールの採餌速度を比較すると、水温躍層が形成されていた場所の値は、形成されていなかった場所の値に比べ、ハシブトウミガラスは 1.25 倍、ウミガラスは 1.5 倍高くなっていた（図 9）。また、採餌速度をより細かい時間スケールで算出した瞬間的な採餌速度を深度毎に見ると、躍層の深度付近で最も値が高くなっていた（図 10a, b）。本研究の調査地が位置する南東ベーリング海において、ウミガラス属 2 種の主要な餌であるスケトウダラの幼魚が、躍層深度に高密度で分布していることが音響ソナーによる観察から示唆されている（[Brodeur 1998](#); [Schabetsberger et al. 2000](#)）。今回の結果から、ウミガラス属は、躍層深度付近に潜水することで、他の深度に比べ高密度で分布しているスケトウダラの幼魚に遭遇し、瞬間的な採餌速度が高くなり、結果として潜水スケールの採餌速度を高くできていることが分かった。また、躍層が形成されていない場所における瞬間的な採餌速度は、躍層深度付近の瞬間的な採餌速度に比べ低く、且つ

バラツキが大きくなっていた (図 10)。このことから、躍層深度付近では、高い採餌速度で安定して餌を獲得できていたことが示唆される。

ベーリング海の陸棚域に形成される水温躍層は、場所や年間によって差はあるものの水深 5 ~ 40 m と比較的浅い深度に形成されるため (Takahashi et al. 2008; Kokubun et al. 2010; 2016; 本研究)、ウミガラス属のような肺呼吸をする潜水動物にとって、水面から繰り返しアプローチしやすい物理的な特徴であると予想される。潜水スケールでの採餌速度を最大化させるためには、瞬間的な採餌速度を最大化させると同時に餌生物に遭遇するまでの水面からの移動時間を最小化する必要がある (Stephens & Krebs 1986)。すなわち、餌生物が高密度で分布していたとしても、その分布深度が深ければ移動の時間が長くなるため、潜水スケールの採餌速度は減少してしまう (Mori et al. 2002)。このことから、浅い深度で安定して高密度の餌生物に遭遇できる水温躍層は、ウミガラス属にとって効率よく採餌できる重要な海洋の物理的特徴であると考えられる。

2013 年-2015 年までの 3 年間のハシブトウミガラスと 2014 年のウミガラスは、大部分の採餌場所 (64 ~ 89 %) で水温躍層の形成が確認され、採餌イベントの生じていた深度も躍層深度と重なっていた (図 12a~d)。一方、2015 年のウミガラスは、採餌場所の 55 % で水温躍層の形成が確認され、本研究のデータセット中では最も低い割合となっていた。さらに、躍層の形成されていた場所で採餌していた場合でも、躍層より深い深度での採餌イベントが多く観察された (図 12e)。窒素と炭素の安定同位体比から、セント・ジョージ島のウミガラスは、ハシブトウミガラスに比べ、スケトウダラの幼魚の 1 歳魚などの栄養段階の高い餌を利用していることが示唆されている (Kokubun et al. 2016; Will & Kitaysky 未発表)。スケトウダラの幼魚などの栄養段階

の高い魚類は躍層よりも深い深度に分布する傾向がある (Lang et al. 2000; Schabetsberger et al. 2000)。本研究における採餌行動のモニタリング手法では、餌種の差を判別できないため明確な根拠を示すことができないが、2015年のウミガラスは、躍層の深度付近に分布している餌生物ではなく、より深い深度に分布していた餌生物も採餌していた可能性が考えられる。

本章では、加速度ロガーによって採餌イベントが高い時間精度で抽出可能になったことを背景に、水温躍層付近で採餌することがウミガラス属にとって効率的であるのかを評価した。その結果、水温躍層が形成されている場所の水温躍層の深度付近で最も採餌速度が高く、躍層が形成されていない場所や他の深度で採餌する場合に比べ、効率的であることが示された。しかし、ウミガラスについては調査した2年のうちの1年で、躍層以外の深度にも頻繁に潜水して採餌していることがわかり、選好する餌種の違いや餌の深度分布の違いによって、水温躍層付近での採餌行動の重要性は変化することが示唆された。

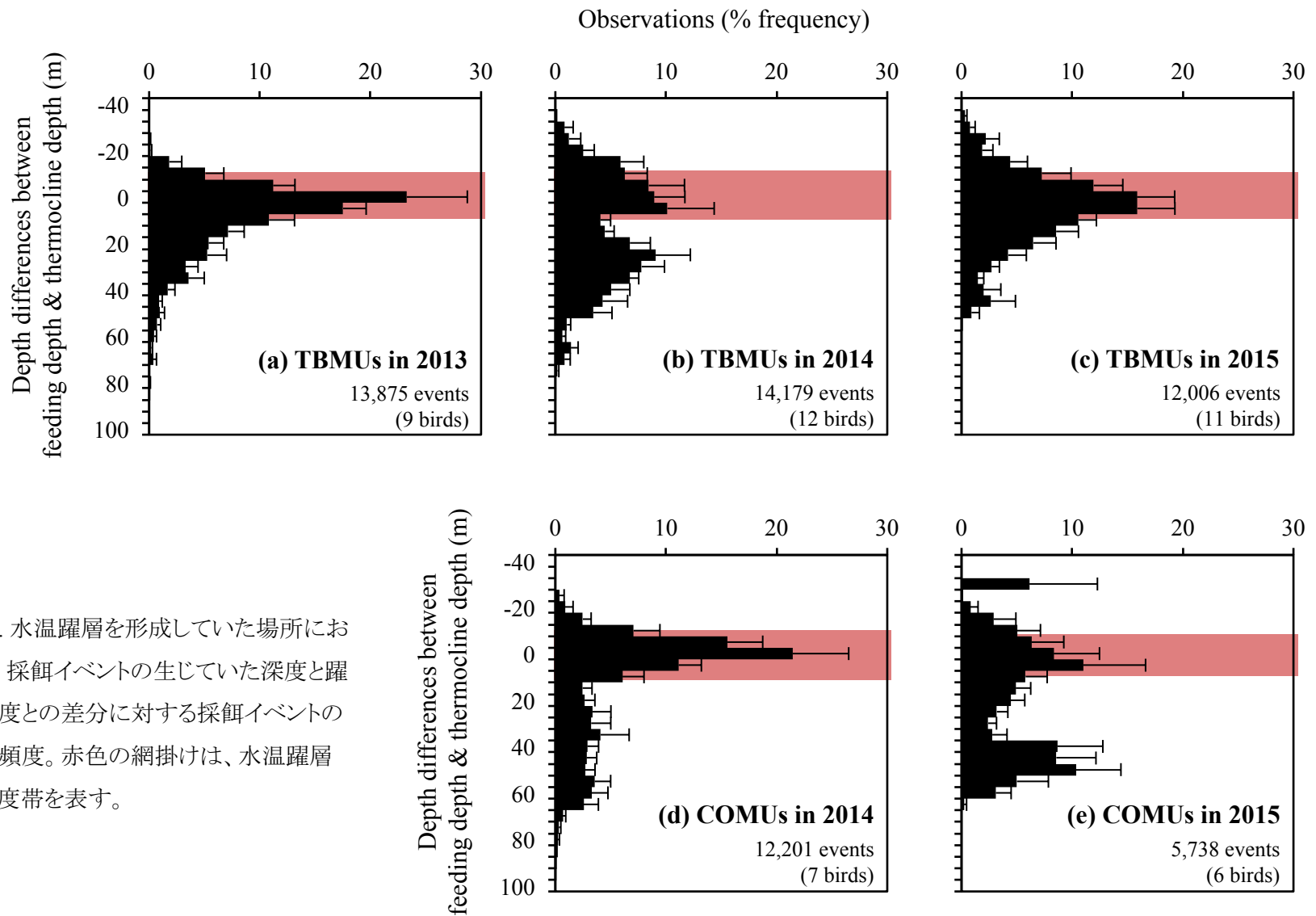


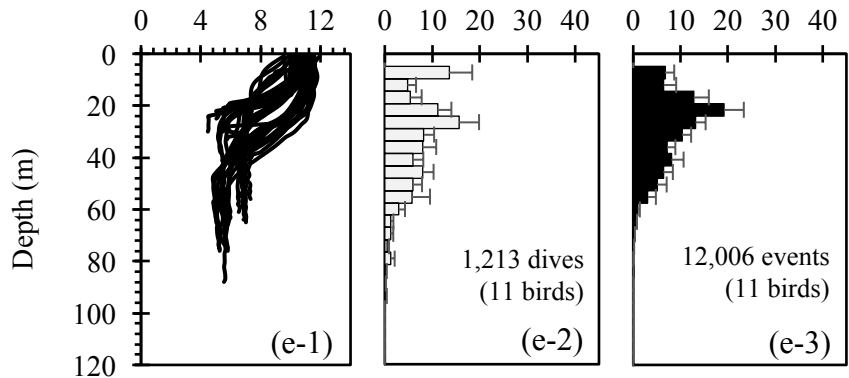
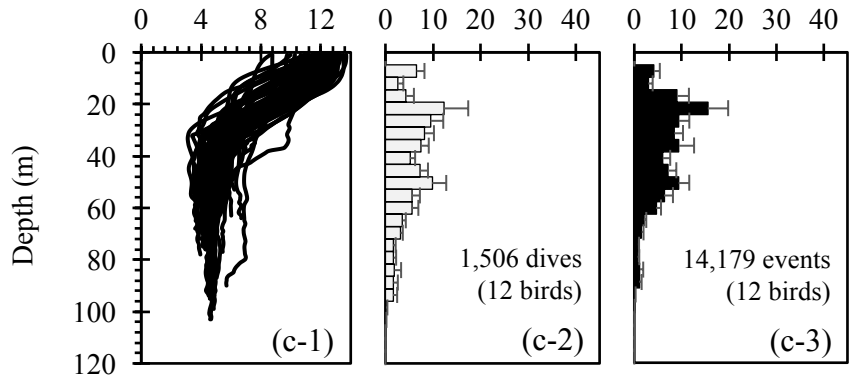
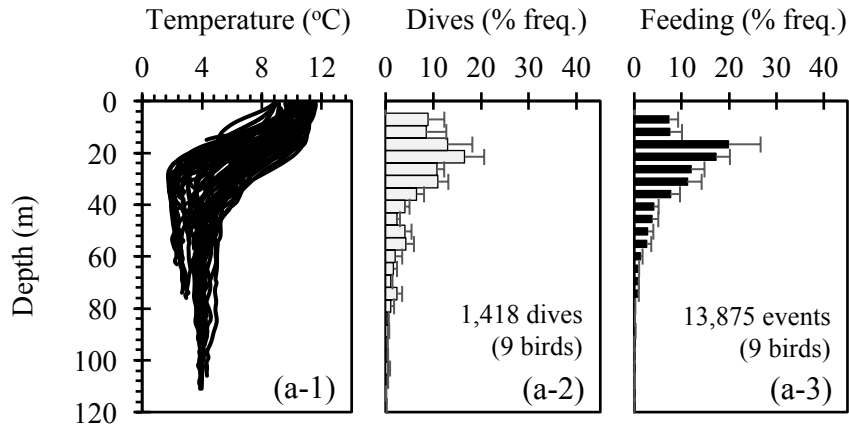
図12. 水温躍層を形成していた場所における、採餌イベントの生じていた深度と躍層深度との差分に対する採餌イベントの発生頻度。赤色の網掛けは、水温躍層の深度帯を表す。

**2013
Thick-billed
murre**

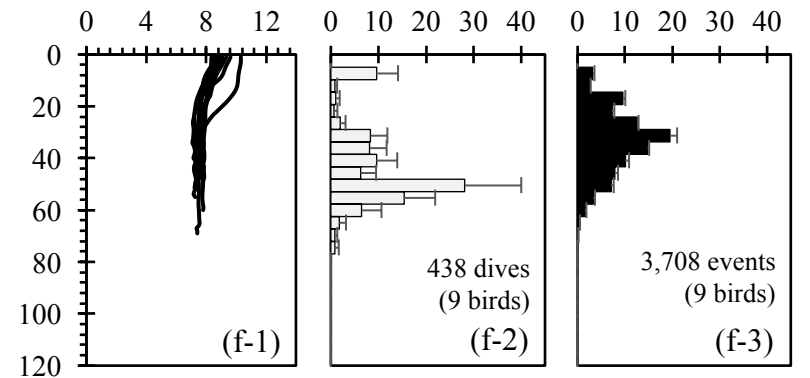
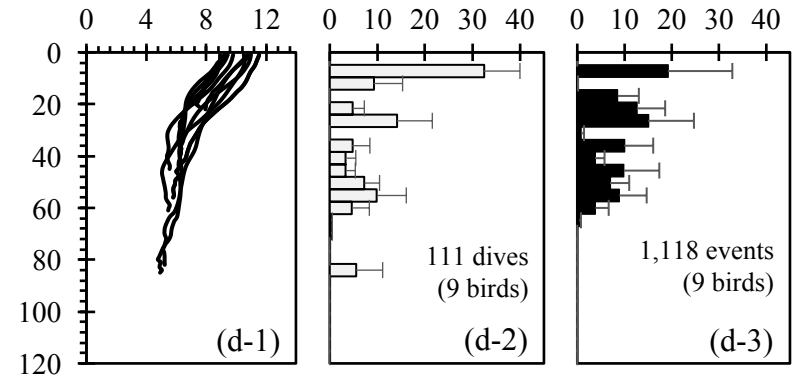
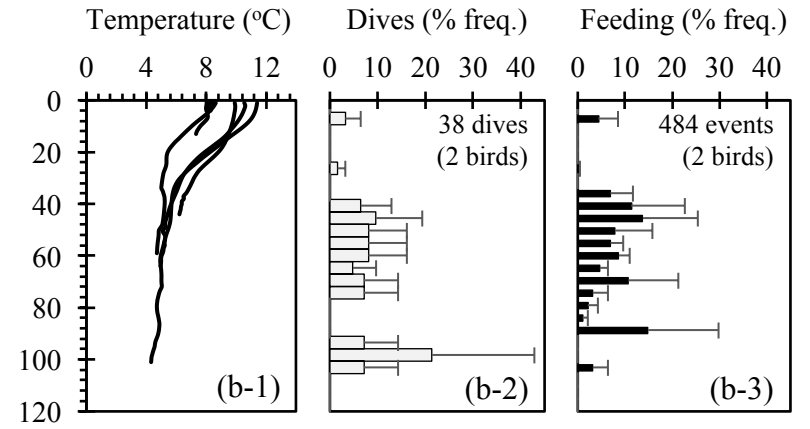
**2014
Thick-billed
murre**

**2015
Thick-billed
murre**

Well-stratified water

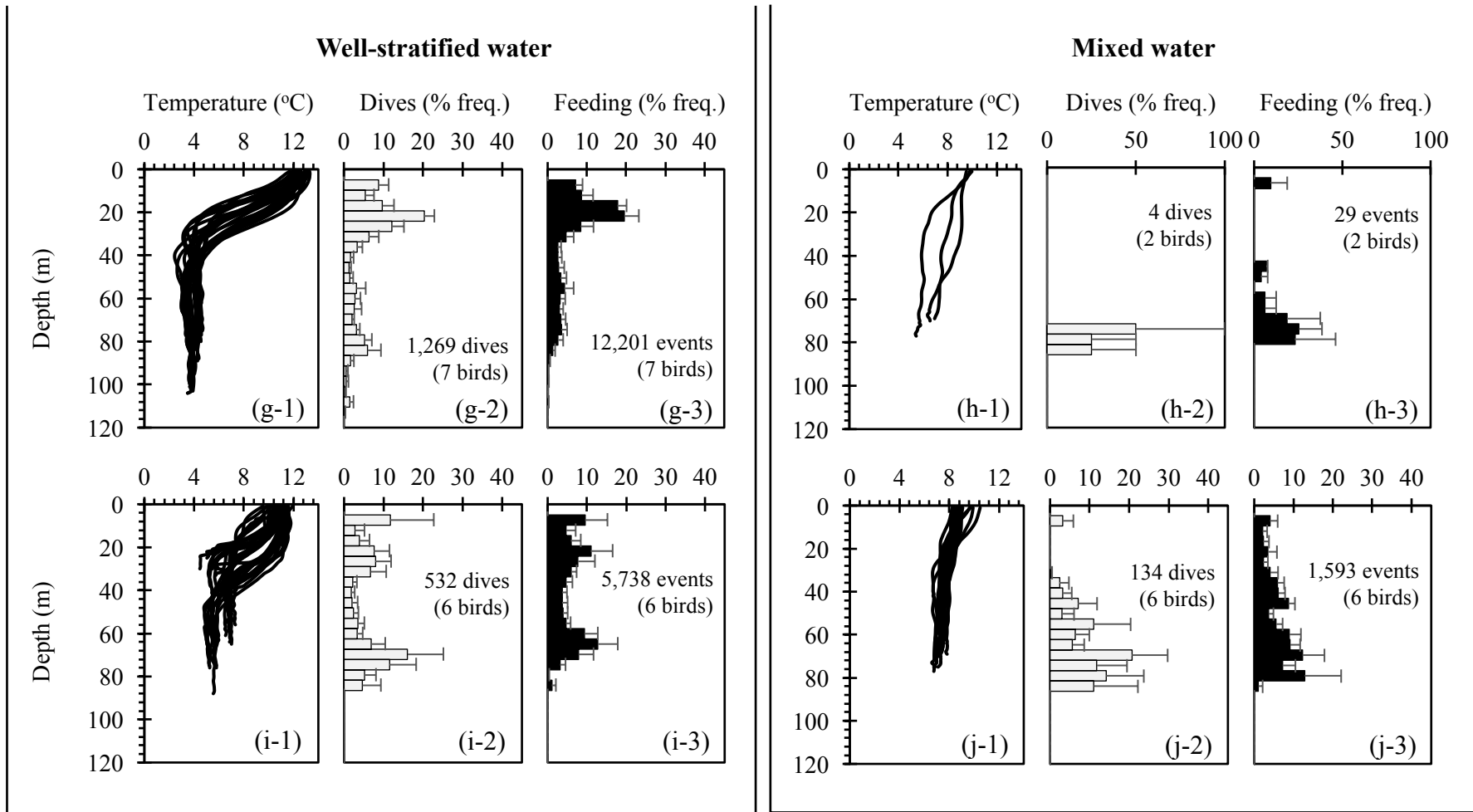


Mixed water



2014
Common
murre

2015
Common
murre



付図1. 水温躍層を形成していた海域を利用していた場合(a, c, e, g, h)と躍層を形成していなかった海域を利用していた場合(b, d, f, i)に分け、各年、各種の深度に対する水温の鉛直変化(-1)と最大潜水深度の観察頻度(-2)、採餌イベントの観察頻度(-3)を示した図。

第4章 異なる時間スケールの採餌速度と潜水時間の関係

4-1. 背景と目的

水中における餌生物の分布は、均一ではなく時々刻々と変動することが予想される。水中で遭遇した餌生物の群れに対し、どのくらい採餌し続けるかによって、単位時間あたりの採餌速度は変化する。餌生物の逃避行動や捕食による餌生物の減少があるため、空間における捕食者が利用できる餌生物の数は有限である。そのため、採餌し続けるほど、徐々に採餌速度は減少していくと考えられている。つまり、遭遇した餌条件（餌生物の匹数を評価した量的質）に応じて、採餌の継続時間を変化させることが、効率的に採餌する上で重要な意思決定となる。採餌の継続時間を理論的に予測するモデルの一つとして、限界値の定理がある（Charnov 1976）。限界値の定理によれば、採餌に費やす時間は、短期的に見た餌パッチの質と長期的に見た餌パッチの質という2つの異なる時間スケールの情報に応じて、変化させる必要がある。ここでの限界値とは、遭遇している餌パッチに費やす最適な時間に達した際の、餌パッチの状態を意味する。短期的に見た餌パッチの質が高いと、餌パッチの質の減少は質が低い場合に比べ緩やかになると予想される。結果、餌パッチの質が限界値を下回るまでの時間は長くなり、一つのパッチ内で採餌し続ける最適な時間がより長くなる。限界値は、長期的に見た餌パッチの質が高いほど、その値は高く、質が低いほど、その値は低くなる。そのため、長期的に見た餌パッチの質が高い場合は、餌パッチの質が限界値を下回るまでの時間は短くなり、採餌し続ける最適な時間がより短くなると理論的に考えられている。この限界値の定理からの予測が動物の行動に当てはまるのか、陸鳥や哺乳類、魚、昆虫などを対象として主に室内実験によって検証されてきた（詳細

は [Stephen & Krebs 1987](#); [Nonacs 2001](#) による総説を参照)。しかし、2つの異なる時間スケールの採餌速度を把握することは難しく、1つの時間スケールに応じた行動の変化のみが扱われてきた。昨今、野外において様々な時間スケールにおける採餌速度を把握することが可能になったことを背景に、アデリーペンギンとオーストラリアオットセイが短期間（個々の潜水スケール）と長期間（潜水バウトスケール）の2つの時間スケール両方の採餌速度に応じて、潜水時間を変化させていることが報告され始めたが ([Watanabe et al. 2014](#); [Foo et al. 2016](#))、まだ研究例は少ない。

ウミガラス属の海鳥には、多くの海鳥と異なり飛行と潜水を両立しているという特徴がある。飛行と潜水を両立する場合、飛行には小さな体と大きい翼、潜水には大きな体と小さな翼というように相反する形態の要求が伴う ([Thaxter et al. 2010](#))。そのため、ウミガラス属の海鳥は他の潜水に特化している潜水動物に比べ、潜水時に生じる制約は大きくなることが予想される。実際に、過去の研究からロガーで記録された潜水（1,052回）の48%がADL（有酸素潜水限界時間 Aerobic diving limit）を超えていたことが報告されており ([Croll et al. 1992](#))、ウミガラス属は、生理的な余裕が小さな潜水をしていると推測される。このような種では、餌パッチの質に応じて潜水時間を調整させることは難しいことが予想される。

そこで本章では、飛行と潜水を両立しているため、他の潜水動物に比べ潜水する上での制約が大きいと予想されるウミガラス属2種を対象として、限界値の定理の予測に一致して、短期的と長期的な2つの時間スケールでの採餌速度に応じた潜水時間の変化が見られるか検証することを目的とした。

4-2. 方法

野外調査と使用したロガー

本章に関わる野外調査、及び解析に用いたデータセットは、第3章で扱ったものと同様（ハシブトウミガラス 33 個体、ウミガラス 13 個体から得られた深度・温度・加速度ロガーのデータ）であるため、記述は省略する。

データ解析

第3章と同様に、加速度変化と深度データをもとに、巣滞在、飛行、潜水、水面滞在と4つの様式に行動を分類し、採餌トリップ長を求めた。また、深度データから潜水ごとの最大潜水深度、潜水時間、潜水後の水面滞在時間を求めた（[Watanuki et al. 2001](#); [Sato et al. 2004](#); [Takahashi et al. 2008](#)）。海鳥の採餌トリップの中には、連続した潜水の繰り返しが見られ、この潜水のまとまりを一連の採餌潜水サイクルを意味する潜水バウトと定義している（[Kato et al. 2003](#)）。水面滞在時間の頻度分布から、潜水バウトを区別する基準値 Bout Ending Criteria (BEC) を [Luque & Guinet \(2007\)](#) を参考に算出し、ハシブトウミガラスとウミガラスの潜水を潜水バウトに分け、バウトごとの継続時間（バウト長）を求めた。

限界値の定理を検証する上で、1回の潜水中に遭遇していた餌生物の質を短期的、複数の潜水が含まれたバウト全体の餌生物の質を長期的とした時間スケールを設定し、各時間スケールの採餌速度を算出した（[Carbone & Houston 1996](#); [Watanabe et al. 2014](#); [Foo et al. 2016](#); 図 13）。ウミガラス属の潜水時間が、最大潜水深度と短期的な採餌速度、長期的な採餌速度それぞれに応じて変化しているか見るため、一般化線形混合モデルを用い、各々の効果を推定した。「潜水時間 ~ 最大潜水深度 + 短期的

な採餌速度 + 長期的な採餌速度」をフルモデル、「潜水時間 ~ 一定」を null モデルとして、従属変数はポアソン回帰に従うと仮定し、個体差をランダム効果としてモデルに組み入れた。一般化線形混合モデルから推定された各独立変数の偏回帰係数から、各独立変数が従属変数に与える効果を調べた。加えて、赤池情報量基準 (AIC) の比較から従属変数を説明する最適なモデルをモデル候補から選択した。

また、バウト中の短期的な採餌速度のバラ付き度合いを調べるために変動係数を算出し、ハシブトウミガラスとウミガラス間で比較した。

統計解析は、R (ver. 3.0.1)上で、パッケージ lme4、MuMIn を用い実行した。平均値は、標準誤差と共に示した。

4-3. 結果

解析に用いた潜水数は、ハシブトウミガラス 33 個体から計 4,723 回 (平均潜水時間 : 87.5 ± 7.5 秒、短期的な採餌速度の平均 : 1.12 ± 0.22 (匹/10 秒))、ウミガラス 13 個体から計 1,861 回 (平均潜水時間 : 80.6 ± 10.3 秒、短期的な採餌速度の平均 : 1.43 ± 0.20 (匹/10 秒)) であった。潜水バウトを区別する基準値 BEC によって区別されたバウト数は、ハシブトウミガラスが 495 バウト (平均バウト長 : 21.1 ± 3.5 分、長期的な採餌速度の平均 : 0.94 ± 0.11 (匹/10 秒) ; BEC = 222 秒)、ウミガラスが 251 バウト (平均バウト長 : 15.5 ± 3.8 分、長期的な採餌速度の平均 : 1.06 ± 0.16 (匹/10 秒) ; BEC = 207 秒) であった。また、バウト内の平均潜水回数は、ハシブトウミガラスが 10.9 ± 1.9 回、ウミガラスが 9.1 ± 2.9 回であった。

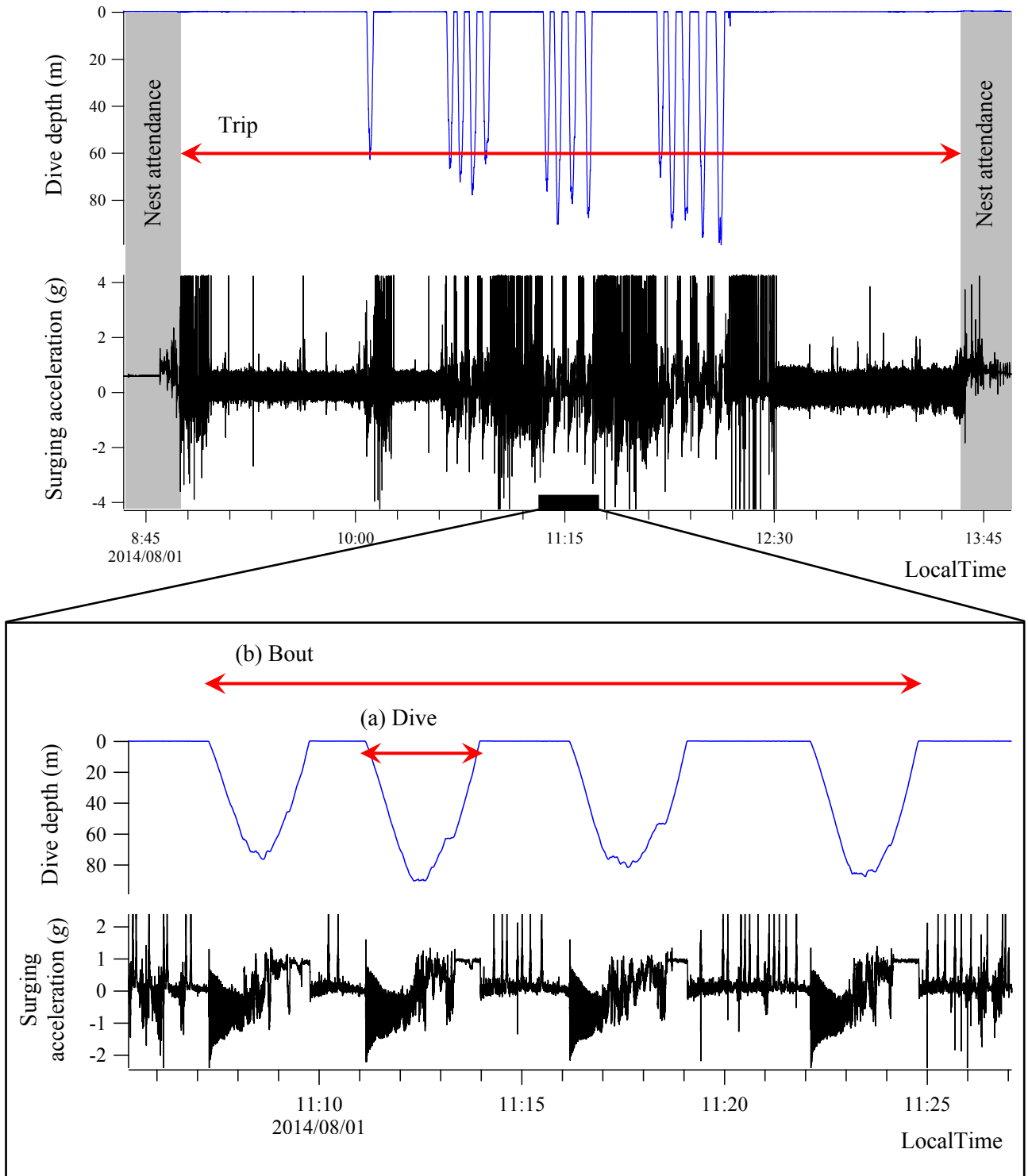


図13. 加速度・深度ロガーで記録されたハシブトウミガラスの行動データの一例。加速度変化から、巣滞在と飛行、深度変化から、潜水と水面滞在を分類できる。本研究では、(a)潜水スケールの採餌速度を短期的な採餌速度として、(b)バウトスケールの採餌速度を長期的な採餌速度として扱った。

採餌速度に応じた潜水時間の変化

潜水時間は、ハシブトウミガラスとウミガラス共に最大潜水深度と短期的な採餌速度、長期的な採餌速度の3つの要因に左右されており、潜水時間を説明するには、この3つの要因を全て含んだモデルが最適であった（表3）。潜水時間に対する各独立変数の偏回帰係数を見ると、潜水時間に対して最大潜水深度は正の効果、短期的な採餌速度は正の効果、長期的な採餌速度は負の効果があった（表3、図14）。

種内で独立変数間の偏回帰係数を比較すると、ハシブトウミガラスは潜水時間を変化させるにあたり、短期的な採餌速度の効果が長期的な採餌速度の効果より大きかった（5.353 vs. -1.754）。一方、ウミガラスは逆の傾向となった（6.535 vs. -8.169）（表3）。

バウト内の短期的な採餌速度のバラツキ

バウト内での短期的な採餌速度（潜水毎の採餌速度）のばらつきを、変動係数を指標として見ると、ハシブトウミガラスは、ウミガラスに比べ、バウト内での短期的な採餌速度が大きくバラついていた（ 0.45 ± 0.23 vs. 0.37 ± 0.23 ）。（図15）

4-4. 考察

ハシブトウミガラスとウミガラスの潜水時間は、最大潜水深度が深くなるほど長くなっていた（図14a, b）。さらに、潜水時間は、最大潜水深度だけではなく、短期（個々の潜水スケール）と長期（潜水バウトスケール）2つの異なる時間スケールの採餌速度に応じて変化していた。短期的な採餌速度が高いほど、潜水時間は長くなり（図14c, d）、長期的な採餌速度が高いほど、潜水時間は短くなっていた（図14e, f）。

これらの傾向は、限界値の定理 (Charnov 1976) から導かれる予測と一致していた。短期的な採餌速度が高いほど、つまり潜水あたりに遭遇していた餌生物の質が良かったほど、1回あたりの潜水時間を長くし、採餌に費やす時間を長くしていた。一方、長期的な採餌速度が高いほど、つまり、バウト内の個々の餌生物の質が平均的に良かったほど、1回の潜水時間を短くし、速やかに次の潜水に移行していた。つまり、ハシブトウミガラスとウミガラスは、1回の潜水で遭遇した餌生物と、複数の潜水が含まれるバウト全体で遭遇した餌生物の質の両方を認識し、潜水時間を変化させていることが示唆された。ウミガラス属は飛行と潜水を両立しているという生態から、潜水への制約が大きいことが予想されていたが、実際には、水中で遭遇している餌生物の質に応じて、潜水時間を変化させる生理的余裕はあると考えられた。

これまで、アデリーペンギン (Watanabe et al. 2014) やオーストラリアオットセイ (Foo et al. 2016) においても同様の検証が行われ、潜水時間の変化が限界値の定理からの予想に従っていることが示されている。今回の結果から、鰭脚類 (オットセイ)、潜水に特化した海鳥 (ペンギン)、飛行と潜水を両立している海鳥 (ウミガラス属) と幅広い海洋高次動物の潜水行動が、限界値の定理からの予測に従っており、この定理が海洋の高次捕食動物の採餌行動に広くあてはまる可能性が示唆された。

ハシブトウミガラスとウミガラスの間で、潜水時間を変化させるにあたり、短期と長期のどちらの採餌速度により大きく影響を受けているのかに違いが見られた。このことは、その種が採餌している餌生物の分布特性を反映しているのかもしれない。過去の理論研究から、変動性が大きく、繰り返し採餌することが難しい餌生物を採餌する場合は、今遭遇している餌パッチを可能な限り採餌する行動をとることが効率的であると予測されている (Ydenberg & Clark 1989)。ハシブトウミガラスは雑食性で

Thick-billed murre

Common murre

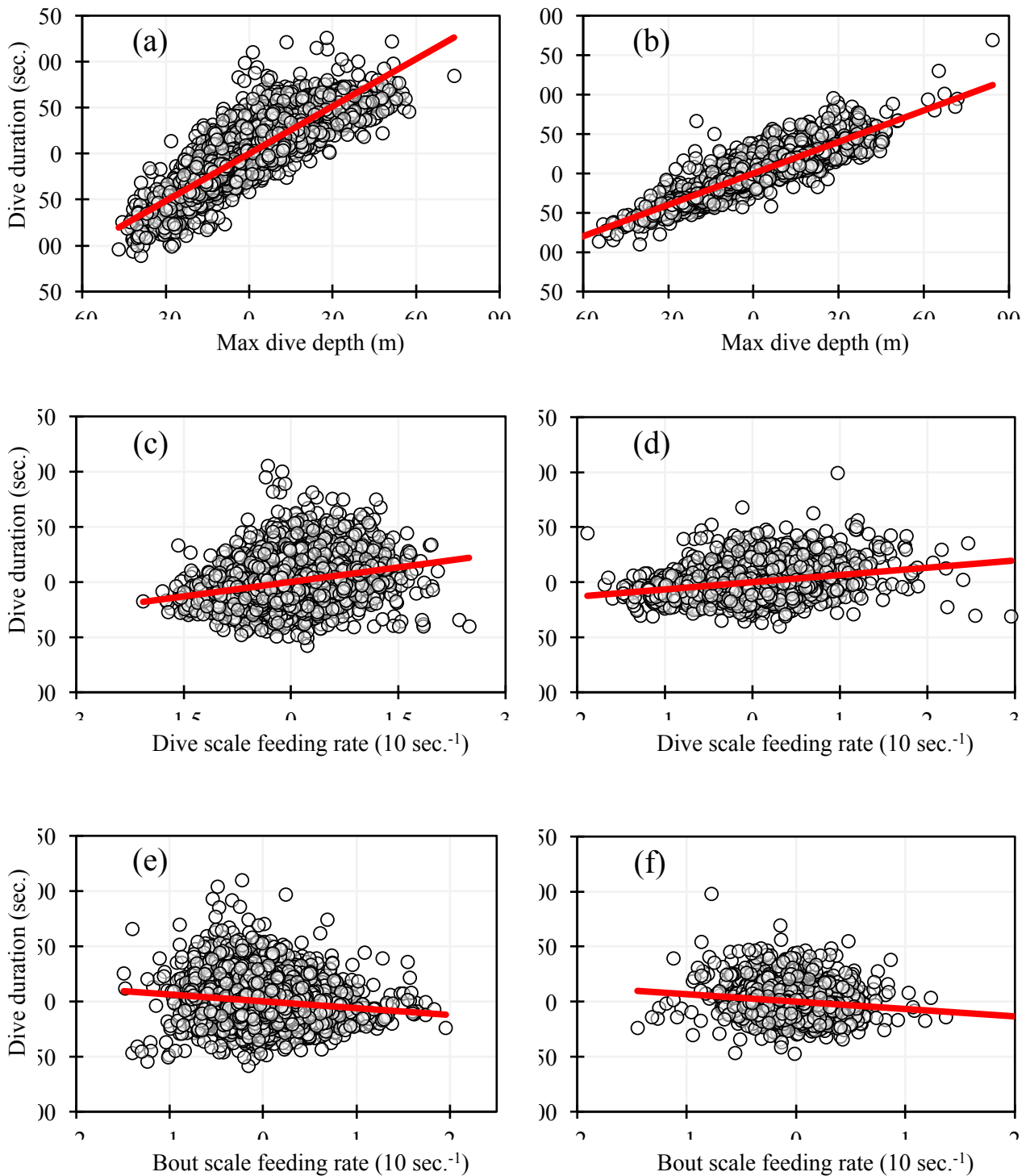


図14. 従属変数(潜水時間)に対して、他の独立変数の効果を取り除いた各独立変数((a, b)潜水深度、(c, d)潜水スケールの採餌速度、(e, f)バウトスケールの採餌速度)のプロット(偏回帰プロット)。赤線は、最小二乗回帰直線を表す。

表3. 潜水時間を左右する要因を一般化線形混合モデル(ポアソン分布)によって選択した結果(a)と各パラメータの推定値(b:ハシブトウミガラス、c:ウミガラス)(ハシブトウミガラス:4,723潜水、33個体、ウミガラス:1,861潜水、13個体)。個体IDをランダム効果として組み込んだ。

(a) Model selection result	Thick-billed murre		Common murre	
	AIC _c	wAIC _c	AIC _c	wAIC _c
Model (Dive duration ~)				
Max dive depth + Dive scale feeding rate + Bout scale feeding rate	35876.9	0.905	14671.6	1.000
Max dive depth + Dive scale feeding rate	35881.4	0.095	14742.4	< 0.001
Max dive depth + Bout scale feeding rate	36013.4	< 0.001	14832.8	< 0.001
Dive scale feeding rate + Bout scale feeding rate	41133.2	< 0.001	17558.0	< 0.001
Max dive depth	36020.6	< 0.001	14846.9	< 0.001
Dive scale feeding rate	41345.2	< 0.001	18125.8	< 0.001
Bout scale feeding rate	41196.4	< 0.001	17560.8	< 0.001
null	41638.5	< 0.001	18365.0	< 0.001

(b) Parameter estimates of best fit model				
variables	estimates	s.e.	Z values	Adjusted P values
Max dive depth	1.681	0.016	102.19	< 0.01 ***
Dive scale feeding rate	5.353	0.451	11.86	< 0.01 ***
Bout scale feeding rate	-1.754	0.769	-2.28	0.081 *
Intercept	37.719	1.874	20.13	< 0.01 ***

(c) Parameter estimates of best fit model				
variables	estimates	s.e.	Z values	Adjusted P values
Max dive depth	1.344	0.016	83.52	< 0.01 ***
Dive scale feeding rate	6.535	0.501	13.04	< 0.01 ***
Bout scale feeding rate	-8.169	0.961	-8.50	< 0.01 ***
Intercept	34.711	2.843	12.21	< 0.01 ***

あり (Bryant et al. 1998; Kokubun et al. 2016; Barger et al. 2016)、また、実際にバウト内の短期的な採餌速度のバラツキが大きいことから、ハシブトウミガラスは餌生物の特性に応じた結果、長期的よりも短期的な採餌速度により応じて、潜水時間を変化させているのかもしれない。

本章では、ハシブトウミガラスとウミガラスが限界値の定理からの予測に従い、異なる時間スケールの採餌速度に応じて、潜水時間を変化させていることを示唆した。この結果から、ウミガラス属は飛行と潜水を両立しているにも関わらず、水中での採餌速度に応じて潜水時間を変化できるほど生理的余裕を有しており、また、限界値の定理に従った潜水時間の変化は、潜水性の高次捕食動物において広く一般的な傾向であることが示唆された。

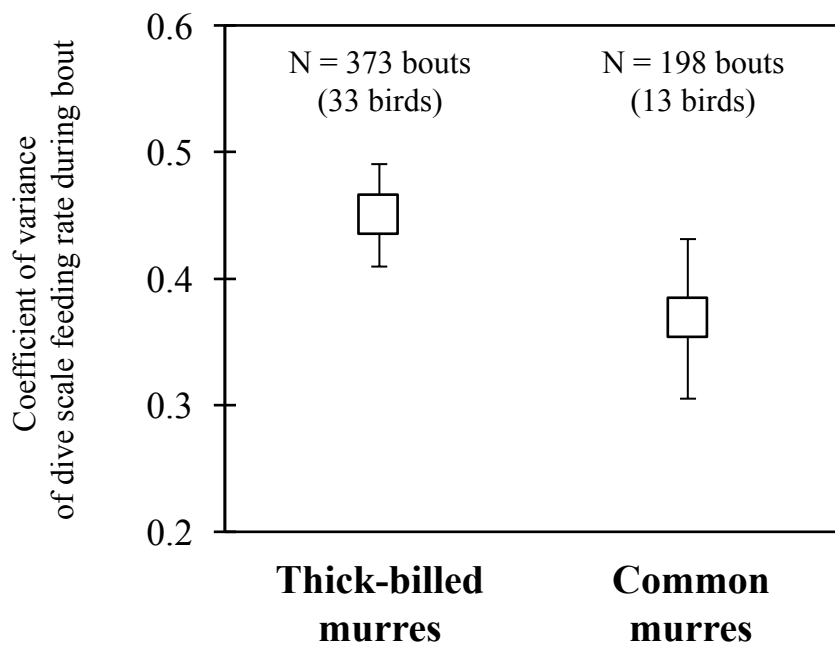


図15. バウト中の潜水スケールの採餌速度の変動係数をバウト毎に計算し、ハシブトウミガラスとウミガラス間で比較した図。エラーバーは標準誤差を示し、個体間の差を表している。ハシブトウミガラスは、ウミガラスに比べ、バウト中の潜水スケールのバラツキ度合いが大きいことが分かる。

第5章 総合考察

ウミガラス属を対象とした採餌イベント抽出手法の確立

従来、潜水動物がどのタイミングで餌を捕食していたのか知るために、顎や嘴、頭に動きを記録するロガーを装着する手法が用いられてきた (Takahashi et al. 2004; Viviant et al. 2010; Naito et al. 2013; Watanabe & Takahashi 2013; Foo et al. 2016)。しかし、ロガーの大きさと体サイズの関係から、顎・嘴・頭などに装着する手法をウミガラス属に適用させることはできなかった。本研究では、ロガーの小型化、及び捕食に伴った胴体の特徴的な動きの変化を見出したことにより、背中に装着したロガーの情報から、ウミガラス属の捕食のタイミングおよび採食速度を取得できる手法を確立できた。

今回、頭部ではなく胴体の動きの変化をもとに、ウミガラス属の捕食のタイミングを取得できるようになった。同様に、ウミガラス属とほぼ同じ体サイズであるリトルペンギン *Eudyptula minor* においても、背中に装着した加速度ロガーの情報から捕食のタイミングを取得できることが示唆されている (Carroll et al. 2014)。ウミガラス属やリトルペンギンは、体長に対する相対的な首の長さが短く、捕食に伴う頭部の動きが胴体の動きにまで反映されているのかもしれない。これらのことから、捕食のタイミングを知る上で、その動物種の形態的特徴を考慮すれば、必ずしも頭部の動きの変化を用いる必要はないことが示唆された。

水温躍層と海洋高次動物の採餌行動の関係

海底地形や海流に起因した海洋の物理的構造は、餌生物が集まりやすいという特徴を持つことがあるため、海洋高次動物の採餌行動と密接な関係があることが考えられる (Hunt & Schneider 1987; Coyle et al. 1992; Zamon 2003; Baylis et al. 2008; Takahashi et al. 2008; Bost et al. 2009; Kuhn 2011)。本研究で扱ったベーリング海における水温躍層は、海洋高次動物の主要な餌生物であるスケトウダラの幼魚が集まるという特徴をもつため、鰭脚類や海鳥類が水温躍層の形成されている場所で、躍層の深度付近に頻繁に潜水していることが報告されている (Takahashi et al. 2008; Kokubun et al. 2010; Kuhn et al. 2011; Kokubun et al. 2016)。これらの海洋高次動物と水温躍層の関係は、ベーリング海のみで観察されるものではなく、高緯度から低緯度まで幅広い海域、かつ多種多様な生物種で観察されている (Boyd & Arnbom 1991; Russel et al. 1999; Charrassin & Bost 2001; Vilchis et al. 2006)。これらの研究では、躍層付近に潜水することが効率的な採餌につながっているのか定量的に評価できておらず、僅かにリトルペンギンにおいて、羽ばたきの頻度の増加から躍層深度付近での餌の追跡行動の増加を論じている論文がある程度である (Ropert-Coudert et al. 2009; Carroll et al. 2016)。本研究は、ウミガラス属に装着したロガーから、水温躍層形成の有無、潜水深度や回数、採餌イベントのタイミングという情報を同時に取得し、躍層の深度付近に潜水することが採餌速度の増加につながっていることを定量的に示した研究である。また、ハシブトウミガラスは3年間、ウミガラスは2年間通じて、躍層の深度付近では、躍層の形成されていない場所や躍層以外の深度に比べ、安定して高い採餌速度を示していたことから、ベーリング海の陸棚域に形成される水温躍層は、ウミガラス属に安定して餌を供給する役割を担っていることが示唆された。

潜水動物を対象とした限界値の定理の検証

Charnov (1976) が提唱した限界値の定理は、最適採餌理論のフレームワークとして、陸域を中心に多くの生物種で検証されてきた (Stephen & Krebs 1987; Nonacs 2001 による総説を参照)。この定理は、動物が短期と長期という 2 つの異なる時間スケールの餌パッチの質を認識し、個々のパッチに滞在する時間を決定することが最適であると予測している。これまで、潜水動物を対象としてこの定理を検証した研究では、異なる時間スケールでの採餌速度を同時に取得することが困難であったため、1 つの時間スケールでの採餌速度に応じた潜水時間の変化が報告されてきた (Guinet et al. 2014)。近年、採餌イベントの回数を詳細に把握できる手法が確立されたアデリーペンギン (Watanabe et al. 2014) とオーストラリアオットセイ (Foo et al. 2016) を対象として、潜水スケールと潜水バウトスケールの採餌速度が潜水時間に与える影響はそれぞれ異なっていることが報告されている。今回、ウミガラス属においても採餌イベントの回数を把握できる手法を確立したことで検証が可能となり (第 2 章)、ウミガラス属も限界値の定理からの予測に従い、2 つの異なる時間スケールの採餌速度に沿って潜水時間が変化していることを明らかにした。このことから、限界値の定理からの予測に従った潜水をすることは、鰭脚類、潜水に特化した海鳥、潜水と飛行を両立している海鳥と海洋高次動物において広く一般的な傾向であることが示唆された。また、一つの種を対象として限界値の定理を検証していた先の研究 (Watanabe et al. 2014; Foo et al. 2016) とは異なり、本研究では、近縁な 2 種を対象として限界値の定理を検証、潜水時間を変化させるにあたり、2 つの異なる時間スケールの採餌速度のどちらにより応じているのかを比較し、その違いが餌生物の特性と関係している可能性を示した。

今後の課題

今回、ビデオロガーで観察された餌種の大部分がスケトウダラの幼魚であったため、餌種の違いは考慮せず、採餌イベントの回数をもとに採餌速度を計算し、採餌効率を評価した。今後、回数ではなく獲得エネルギー量をベースとした効率の評価が必要になった場合、現時点の手法では対応できない。しかし、年間の行動比較や異なる繁殖地間の採餌行動を比較する際には、この獲得エネルギー量をベースとした効率を用いることが必要であると思われる。本論文第3章において、2015年のウミガラスは、2014年のウミガラスや2013～2015年のハシブトウミガラスとは異なり、躍層よりも深度においても採餌していたことが確認できたが、その明確な理由を明らかにすることはできなかった。光量の都合上、深い深度ではビデオロガーによる餌種の観察ができておらず、どの深度においても同じ餌を捕食していたかどうか不明のままである。もしかしたら、躍層よりも深い深度では、スケトウダラの幼魚よりも単位エネルギー量が高い別の餌種を採餌しており、エネルギーベースで評価すると躍層の深度付近で採餌する場合よりも効率的であったのかもしれない。そこで、採餌イベントの回数だけではなく、餌の種類やサイズの情報まで取得できるモニタリング手法の開発を今後の課題としてあげる。この課題を達成するためには、まず、光源付きビデオロガーによる深い深度での餌種を観察して同定する必要がある。さらに、[Kawabata et al. \(2014\)](#) が大型魚類において報告している、餌種に応じた体の動きの違いから採餌イベントの有無だけでなく、餌種の判別を可能にする手法を応用することで、ウミガラス属においても採餌イベントの回数に加え、餌の種類やサイズの情報まで取得できるモニタリング手法の開発を試みる必要があるだろう。このモニタリング手法が確立さ

れば、餌種の違いやそのエネルギー価の違いを考慮した精緻な採餌効率の年間比較が可能になることが期待される。

謝辞

本研究を進めるにあたり、野外調査の計画・実施からデータ解析、論文執筆に至るまで、懇切丁寧なご指導・ご鞭撻を賜った国立極地研究所・総合研究大学院大学の高橋晃周准教授に心より感謝いたします。本論文の審査にあたり、多大なるご助言と懇切なるご校閲を賜った北海道大学の綿貫豊教授、帝京科学大学の森貴久教授、国立極地研究所の小達恒夫教授、伊村智教授に深く感謝致します。

米国アラスカ州セント・ジョージ島での野外調査にあたり、包括的にマネジメントして頂いたアラスカ大学の Alexander S. Kitaysky 教授、並びに調査活動を共にした國分互彦助教（国立極地研究所）、山本誉士博士（現 名古屋大学）、菊地デイル万次郎博士（現 東京都市大学）、U. S. Fish & Wildlife Service の方々には、深く感謝いたします。

博士課程在籍中、研究議論を含め、公私共にご助言・ご協力頂いた渡辺佑基准教授、塩見こずえ助教（国立極地研究所）、伊藤元裕博士（現 東京大学大気海洋研究所）、安達大輝博士（現 東京大学）、吉野薫、伊藤健太郎、島袋羽衣（総合研究大学院大学）、東京大学大気海洋研究所の佐藤克文教授はじめ研究室の方々、並びに国立極地研究所生物圏研究グループの方々に深く御礼申し上げます。

また、海鳥調査の技術を共に学んだ天売海鳥研究室の保科賢治氏（当時 北海道大学）、渡辺順也氏（京都大学）、久保愛奈氏（当時 北海道大学）、大門純平氏、山本真理子氏（北海道大学）、梅山愛加氏（名城大学）、天売島での生活で大変お世話になった青塚松寿氏、青塚洋子氏、日下部美憲氏、斉藤暢氏にも深く感謝いたします。

本研究は、以上の多くの方々のご指導・ご協力を受けて完成したものであり、ここに謹んで感謝の意を表します。

また、本研究に関わる野外調査は、アラスカ大学フェアバンクス校を通じて米国の環境保護関連法に基づく必要な許可を取得した上で実施したものです。

引用文献

- Anderson E. M., and Lovvorn J. R. (2008) Gray whales may increase feeding opportunities for avian benthivores. *Marine Ecology Progress Series*, 360, 291-296.
- Ashmole N. P. (1971) Seabird ecology and the marine environment. *Avian biology*, 1, 223-286.
- Bailey K. M. (1989) Interaction between the vertical distribution of juvenile walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the eastern Bering Sea, and cannibalism. *Marine Ecology Progress Series*, 53, 205-213.
- Barger C. P., Young R. C., Will A., Ito M., and Kitaysky, A. S. (2016) Resource partitioning between sympatric seabird species increases during chick - rearing. *Ecosphere*, 7(9).
- Barron D. G., Brawn J. D., and Weatherhead P. J. (2010) Meta - analysis of transmitter effects on avian behaviour and ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2), 180-187.
- Baylis A. M. M., Page B., and Goldsworthy S. D. (2008). Effect of seasonal changes in upwelling activity on the foraging locations of a wide-ranging central-place forager, the New Zealand fur seal. *Canadian Journal of Zoology*, 86(8), 774-789.

- Benjamins S., Dale A., Hastie G., Waggitt J. J., Lea M. A., Scott B., and Wilson B. (2015) Confusion reigns? A review of marine megafauna interactions with tidal-stream environments. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 53, 1-54.
- Bost C. A., Zorn T., Le Maho Y., and Duhamel G. (2002) Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins¹ diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 227, 51-61.
- Boyd I. L., and Arnbohm T. (1991) Diving behaviour in relation to water temperature in the southern elephant seal: foraging implications. *Polar Biology*, 11(4), 259-266.
- Bradstreet M. S., and Brown R. G. (1985) Feeding ecology of the Atlantic Alcidae.
- Brodeur R. D. (1998). In situ observations of the association between juvenile fishes and scyphomedusae in the Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 163, 11-20.
- Brodeur R. D., Decker M. B., Ciannelli L., Purcell J. E., Bond N. A., Stabeno P. J., Acuna E., and Hunt Jr G. L. (2008) Rise and fall of jellyfish in the eastern Bering Sea in relation to climate regime shifts. *Progress in Oceanography*, 77(2), 103-111.
- Brooke M. D. L. (2004) The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(Suppl 4), S246-S248.

- Bryant R., Jones I. L., and Hipfner J. M. (1999) Responses to changes in prey availability by Common Murres and Thick-billed Murres at the Gannet Islands, Labrador. *Canadian Journal of Zoology*, 77(8), 1278-1287.
- Burger A. E., Wilson R. P., Garnier D., and Wilson M. P. T. (1993) Diving depths, diet, and underwater foraging of Rhinoceros Auklets in British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 71(12), 2528-2540.
- Carbone C., and Houston A. I. (1996). The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. *Animal Behaviour*, 51(6), 1247-1255.
- Carroll G., Slip D., Jonsen I., and Harcourt, R (2014). Supervised accelerometry analysis can identify prey capture by penguins at sea. *Journal of Experimental Biology*, 217(24), 4295-4302.
- Carroll G., Everett J. D., Harcourt R., Slip D., and Jonsen I. (2016). High sea surface temperatures driven by a strengthening current reduce foraging success by penguins. *Scientific reports*, 6.
- Charnov E. L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, 9(2), 129-136.
- Charrassin J. B., and Bost C. A. (2001) Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 221, 285-298.
- Cotté C., d'Ovidio F., Chaigneau A., Lévy M., Taupier-Letage I., Mate B., and Guinet C. (2011) Scale - dependent interactions of Mediterranean whales with marine dynamics. *Limnology and Oceanography*, 56(1), 219-232.

- Cox S. L., Miller P. I., Embling C. B., Scales K. L., Bicknell A. W. J., Hosegood P. J., Morgan G., Ingram S. N., and Votier S. C. (2016) Seabird diving behaviour reveals the functional significance of shelf-sea fronts as foraging hotspots. *Royal Society Open Science*, 3(9), 160317.
- Coyle K., Hunt G., Decker M., and Weingartner T. (1992) Murre foraging, epibenthic sound scattering and tidal advection over a shoal near St-George Island, Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 83(1).
- Croll D. A., Gaston A. J., Burger A. E., and Konnoff, D. (1992). Foraging behavior and physiological adaptation for diving in thick - billed murre. *Ecology*, 73(1), 344-356.
- D'Ambra I., Graham W. M., Carmichael R. H., and Hernandez F. J. (2014) Fish rely on scyphozoan hosts as a primary food source: evidence from stable isotope analysis. *Marine Biology*. 162, 247 – 252.
- Daunt F., Peters G., Scott B., Grémillet D., and Wanless S. (2003) Rapid-response recorders reveal interplay between marine physics and seabird behaviour. *Marine Ecology Progress Series*, 255, 283-288.
- Daunt F., Wanless S., Peters G., Benvenuti S., Sharples J., Grémillet D., and Scott B. E. (2006). Impacts of oceanography on the foraging dynamics of seabirds in the North Sea. In: Boyd I.L., Wanless S., Camphuysen C.J. (eds.), *Top Predators in Marine Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 177–190.

- Decker M. B., and Hunt Jr G. L. (1996) Foraging by murre (*Uria* spp.) at tidal fronts surrounding the Pribilof Islands, Alaska, USA. Marine Ecology Progress Series, 139(1-3).
- Doyle T. K., Hays G. C., Harrod C., and Houghton J. D. (2014) Ecological and societal benefits of jellyfish. In Jellyfish blooms (pp. 105-127). Springer Netherlands.
- Elliott K. H., Davoren G. K., and Gaston A. J. (2008) Time allocation by a deep-diving bird reflects prey type and energy gain. Animal Behaviour, 75(4), 1301-1310.
- Elliott K. H., Le Vaillant M., Kato A., Speakman J. R., and Ropert-Coudert, Y. (2013) Accelerometry predicts daily energy expenditure in a bird with high activity levels. Biology letters, 9(1), 20120919.
- Falk K., Benvenuti S., Dall'Antonia L., Kampp K., and Ribolini A. (2000) Time allocation and foraging behaviour of chick - rearing Brünnich's Guillemots *Uria lomvia* in high - arctic Greenland. Ibis, 142(1), 82-92.
- Foo D., Semmens J. M., Arnould J. P., Dorville N., Hoskins A. J., Abernathy K., Marshall G. J., and Hindell, M. A. (2016) Testing optimal foraging theory models on benthic divers. Animal Behaviour, 112, 127-138.
- Gaston A. J., and Jones I. L. (1998) The auks: alcidae. Oxford University Press, USA.
- Grémillet D., Wilson R. P., Storch S., and Gary Y. (1999) Three-dimensional space utilization by a marine predator. Marine Ecology Progress Series, 183, 263-273.

- Guinet C., Vacquié-Garcia J., Picard B., Bessigneul G., Lebras Y., Dragon A. C., Viviant M., Arnould J. P. Y., and Bailleul F. (2014) Southern elephant seal foraging success in relation to temperature and light conditions: insight into prey distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 499, 285-301.
- Hays G. C. (2015) New insights: animal - borne cameras and accelerometers reveal the secret lives of cryptic species. *Journal of Animal Ecology*, 84(3), 587-589.
- Heintz R. A., Siddon E. C., Farley E. V., and Napp J. M. (2013) Correlation between recruitment and fall condition of age-0 pollock (*Theragra chalcogramma*) from the eastern Bering Sea under varying climate conditions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 94, 150-156.
- Hunt Jr G. L., Stabeno P., Walters G., Sinclair E., Brodeur R. D., Napp J. M., and Bond N. A. (2002) Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(26), 5821-5853.
- Hunt Jr, G. L., and Schneider D. C. (1987). Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*, 7-41.
- Ito M., Takahashi A., Kokubun N., Kitaysky A. S., and Watanuki Y. (2010) Foraging behavior of incubating and chick-rearing thick-billed murre *Uria lomvia*. *Aquatic Biology*, 8(3), 279-287.

- Kato A., Watanuki Y., and 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.
- Kawabata Y., Noda T., Nakashima Y., Nanami A., Sato T., Takebe T., Mitamura H., Arai N., Yamaguchi T., and Soyano, K. (2014) A combination of gyroscope and accelerometer for identifying alternative feeding behaviours in fish. *Journal of Experimental Biology*, jeb-108001.
- Kitaysky A. S., Hunt G. L., Flint E. N., Rubega M. A., and Decker M. B. (2000) Resource allocation in breeding seabirds: responses to fluctuations in their food supply. *Marine Ecology Progress Series*, 206.
- Kokubun N., Takahashi A., Ito M., Matsumoto K., Kitaysky A. S., and Watanuki Y. (2010) Annual variation in the foraging behaviour of thick-billed murres in relation to upper-ocean thermal structure around St. George Island, Bering Sea. *Aquatic Biology*, 8(3), 289-298.
- Kokubun N., Yamamoto T., Sato N., Watanuki Y., Will A., Kitaysky A. S., and Takahashi A. (2016) Foraging segregation of two congeneric diving seabird species breeding on St. George Island, Bering Sea. *Biogeosciences*, 13(8), 2579.
- 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(3), 649-663.

- Lang G. M., Brodeur R. D., Napp J. M., and Schabetsberger R. (2000) Variation in groundfish predation on juvenile walleye pollock relative to hydrographic structure near the Pribilof Islands, Alaska. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57(2), 265-271.
- Lauth R., and Hoff G. (2015) Jellyfish: eastern Bering Sea. In *Ecosystem consideration for 2014: Alaska Fisheries Science Center Resource Ecology and Ecosystem Modeling* (ed. SG Zador), pp. 121. Anchorage, AK: North Pacific Fishery Management Council.
- Luque S. P., and Guinet C. (2007) A maximum likelihood approach for identifying dive bouts improves accuracy, precision and objectivity. *Behaviour*, 144(11), 1315-1332.
- Moll R. J., Millspaugh J. J., Beringer J., Sartwell J., and He Z. (2007) A new 'view' of ecology and conservation through animal-borne video systems. *Trends in ecology & evolution*, 22(12), 660–668.
- Morandini A. C., and Marques A. C. (2010) Revision of the genus *Chrysaora* Péron & Lesueur, 1810 (Cnidaria: Scyphozoa). *Zootaxa*, 2464, 1-97.
- Mori Y., Takahashi A., Mehlum F., and Watanuki Y. (2002) An application of optimal diving models to diving behaviour of Brünnich's guillemots. *Animal Behaviour*, 64(5), 739-745.
- Naito Y., Costa D. P., Adachi T., Robinson P. W., Fowler M., and Takahashi A. (2013) Unravelling the mysteries of a mesopelagic diet: a large apex predator specializes on small prey. *Functional Ecology*, 27(3), 710-717.

- Nonacs P. (2001) State dependent behavior and the marginal value theorem. *Behavioral Ecology*, 12(1), 71-83.
- Paredes R., Orben R. A., Roby D. D., Irons D. B., Young R., Renner H., Tremblay Y., Will A., Harding A. M. A., and Kitaysky, A. S. (2015) Foraging ecology during nesting influences body size in a pursuit-diving seabird. *Marine Ecology Progress Series*, 533, 261-276.
- Ponganis P. J., Kooyman G. L., Starke L. N., Kooyman C. A., and Kooyman T. G. (1997). Post-dive blood lactate concentrations in emperor penguins, *Aptenodytes forsteri*. *Journal of Experimental Biology*, 200(11), 1623-1626.
- Richardson A. J., Bakun A., Hays G. C., and Gibbons M. J. (2009) The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in ecology & evolution*, 24(6), 312-322.
- Robinson K. L., Ruzicka J. J., and Decker M. B. (2014) Jellyfish, forage fish, and the world's major fisheries.
- Robert-Coudert Y., Kato A., Baudat J., Bost C. A., Le Maho Y., and Naito Y. (2001) Feeding strategies of free-ranging Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* analysed by multiple data recording. *Polar Biology*, 24(6), 460-466.
- Robert-Coudert Y., Kato A., and Chiaradia A. (2009). Impact of small-scale environmental perturbations on local marine food resources: a case study of a predator, the little penguin. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1676), 4105-4109.

- Russell R. W., Harrison N. M., and Hunt G. (1999) Foraging at a front: hydrography, zooplankton, and avian planktivory in the northern Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 182.
- Sakamoto K. Q., Sato K., Ishizuka M., Watanuki Y., Takahashi A., Daunt F., and Wanless S. (2009a). Can ethograms be automatically generated using body acceleration data from free-ranging birds?. *PLoS one*, 4(4), e5379.
- Sato K., Charrassin J. B., Bost C. A., and Naito Y. (2004) Why do macaroni penguins choose shallow body angles that result in longer descent and ascent durations?. *Journal of Experimental Biology*, 207(23), 4057-4065.
- Sato N. N., Kokubun N., Yamamoto T., Watanuki Y., Kitaysky A. S., and Takahashi A. (2015). The jellyfish buffet: jellyfish enhance seabird foraging opportunities by concentrating prey. *Biology letters*, 11(8), 20150358.
- Schabetsberger R., Brodeur R. D., Ciannelli L., Napp J. M., and Swartzman G. L. (2000). Diel vertical migration and interaction of zooplankton and juvenile walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) at a frontal region near the Pribilof Islands, Bering Sea. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57(4), 1283-1295.
- Schmidt-Nielsen K. (1997) *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press.

- Sims D. W., Southall E. J., Humphries N. E., Hays G. C., Bradshaw C. J., Pitchford, J. W., James A., Ahmed M. Z., Brierley A. S., Hindell M. A., morritt D., Musyl M. K., Righton D., Shepard E. L. S., Wearmouth V. J., Wilson R. P., Witt M. J., and Morritt, D. (2008) Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature*, 451(7182), 1098-1102.
- Sowls A. L., Hatch S. A., and Lensink C. J. (1978). Catalog of Alaskan seabird colonies. US Fish and Wildlife Service, Biological Services Program. FWS/OBS-78/78.
- Springer A. M., McROY C. P., and FLINT M. V. (1996) The Bering Sea green belt: Shelf - edge processes and ecosystem production. *Fisheries Oceanography*, 5(3 - 4), 205-223.
- Stabeno P. J., Schumacher J. D., and Ohtani K. (1999) The physical oceanography of the Bering Sea. *Dynamics of the Bering Sea*, 1-28.
- Stephens D. W., and Krebs J. R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Takahashi A., Dunn M. J., Trathan P. N., Croxall J. P., Wilson R. P., Sato K., and Naito, Y. (2004) Krill-feeding behaviour in a chinstrap penguin compared to fish-eating in Magellanic penguins: a pilot study. *Marine Ornithology*, 32, 47-54.
- Takahashi A., Matsumoto K., Hunt Jr G. L., Shultz M. T., Kitaysky A. S., Sato K., Iida K., and Watanuki Y. (2008) Thick-billed murre use different diving behaviors in mixed and stratified waters. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(16), 1837-1845.

- Thaxter C. B., Wanless S., Daunt F., Harris M. P., Benvenuti S., Watanuki Y., Grémillet D., and Hamer, K. C. (2010). Influence of wing loading on the trade-off between pursuit-diving and flight in common guillemots and razorbills. *Journal of Experimental Biology*, 213(7), 1018-1025.
- Thiebot J. B., Ito K., Raclot T., Poupart T., Kato A., Ropert-Coudert Y., and Takahashi A. (2016) On the significance of Antarctic jellyfish as food for Adélie penguins, as revealed by video loggers. *Marine Biology*, 163(5), 1-8.
- Vilchis L. I., Ballance L. T., and Fiedler P. C. (2006) Pelagic habitat of seabirds in the eastern tropical Pacific: effects of foraging ecology on habitat selection. *Marine Ecology Progress Series*, 315, 279-292.
- Viviant M., Trites A. W., Rosen D. A., Monestiez P., and Guinet C. (2010) Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar biology*, 33(5), 713-719.
- Watanabe Y. Y., and Takahashi A. (2013) Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(6), 2199-2204.
- Watanabe Y. Y., Ito M., and Takahashi A. (2014) Testing optimal foraging theory in a penguin–krill system. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1779), 20132376.
- Watanuki Y., and Burger A. E. (1999) Body mass and dive duration in alcids and penguins. *Canadian Journal of Zoology*, 77(11), 1838-1842.

- Watanuki Y., Mehlum F., and Takahashi A. (2001) Water temperature sampling by foraging Brünnich's Guillemots with bird - borne data loggers. *Journal of Avian Biology*, 32(2), 189-193.
- Weimerskirch H., Doncaster C. P., and Cuenot-Chaillet F. (1994) Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 255(1343), 91-97.
- Wilson R. P., Cooper J., and Plötz J. (1992) Short communication: can we determine when marine endotherms feed? A case study with seabirds. *Journal of Experimental Biology*, 167(1), 267-275.
- Wilson R. P., Shepard E. L., Laich A. G., Frere E., and Quintana, F. (2010) Pedalling downhill and freewheeling up; a penguin perspective on foraging. *Aquatic Biology*, 8(3), 193-202.
- Ydenberg R. C., and Clark C. W. (1989). Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: an optimal foraging approach. *Journal of Theoretical Biology*, 139(4), 437-447.
- Zamon J. E. (2003) Mixed species aggregations feeding upon herring and sandlance schools in a nearshore archipelago depend on flooding tidal currents. *Marine Ecology Progress Series*, 261, 243-255.
- Zou K. H., O'Malley A. J., and Mauri L. (2007) Receiver-operating characteristic analysis for evaluating diagnostic tests and predictive models. *Circulation*, 115(5), 654-657.