

氏 名 伊藤 健太郎

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 2238 号

学位授与の日付 2021年3月 24日

学位授与の要件 複合科学研究科 極域科学
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 アデリーペンギンの採餌行動圏のコロニー間分離に関する研究

論文審査委員 主 査 高橋 晃周
極域科学専攻 准教授
渡辺 佑基
極域科学専攻 准教授
國分 互彦
極域科学専攻 助教
綿貫 豊
北海道大学 水産科学研究院 教授
森 貴久
帝京科学大学 生命環境学部 教授

(様式3)

博士論文の要旨

氏名 伊藤 健太郎

論文題目 アデリーペンギンの採餌行動圏のコロニー間分離に関する研究

動物にとって、餌資源を巡る種内競争を回避して効率よく採餌することは自身の生存や繁殖のために重要である。繁殖中の海鳥はエネルギー要求量が大いにも関わらず、行動範囲がコロニーの周囲に制約されることから、餌資源を巡る同種内の激しい競争にさらされる。その中でも複数のコロニーが近接する状況は競争の程度が特に大きいと予想され、種内競争の下での採餌行動選択に関わるモデルケースとして長年にわたり研究されてきた。これまでの理論的な研究によれば、2つのコロニーが近接する場合には、コロニー毎の採餌行動圏（採餌に利用する主要な海域）がコロニー間の中間線で分離することが予想されている。実際に様々な種の実鳥において採餌行動圏はコロニー間で重複が小さいことが報告され、コロニーの個体群が相互に避け合うように採餌行動圏を分離する行動をとったものと考察されてきた。しかし多くの場合、分離の有無は採餌場所の分布の外観等から主観的に判断されており、統計的な手法で評価された事例は先行研究の23%に留まる。また、餌資源の分布はコロニーの集団サイズやコロニー間距離と同様に、分離の有無に影響する要因の一つと考えられているものの、餌資源の分布パターンが変化した際にコロニー間分離がどのような影響を受けるのかは明らかにされていない。

南極海生態系の代表的な高次捕食者であるアデリーペンギン (*Pygoscelis adeliae*) は、繁殖期はコロニーで集団営巣して周辺海域で採餌する。ペンギンの採餌場所は周辺海域の海氷状況によって影響を受ける。東南極域のリュツォ・ホルム湾では、定着氷が湾内を覆う年にはペンギンの採餌場所は潜水可能なクラックやリードに限定される。一方、定着氷が沖合に流出し湾内に開水面が広がる年には、ペンギンの採餌場所は定着氷による制約を受けない。こうした海氷状況の年変動は、餌資源（採餌可能な場所）の分布パターンの変化を通じて採餌行動圏のコロニー間分離に大きな影響を与えることが予想される。そこで本研究では、海氷状況の年変動に伴う餌資源の分布パターンの変化がアデリーペンギンの採餌行動圏のコロニー間分離に及ぼす影響を明らかにすることを目的として、リュツォ・ホルム湾内の近接した2つのアデリーペンギンのコロニー（袋浦および水くぐり浦コロニー）において、定着氷の状況が異なる2シーズン（2016/17年および2018/19年）にわたり小型GPSおよび深度記録計による採餌場所・潜水行動の調査を行った。また、採餌場所の分布をシミュレーションによる帰無モデルと比較する手法により、採餌行動圏のコロニー間の分離を統計的に評価した。

まず、2016/17年はコロニーの周辺海域に定着氷が存在せず、広い範囲でペンギンが自由に潜水可能な環境条件であった。袋浦と水くぐり浦の2つのコロニーの個体の採餌行動圏は広範囲で重複し、採餌トリップ中のGPSトラック（移動軌跡）から求めた空間利用分布（UD: Utilization Distribution）の95%、50%のエリアは、それぞれ67-71%、51-53%が重なっていた。個体が相手コロニーの採餌行動圏を避けるような行動をとっているかどうか

かを統計的に評価するために、比較対象となる帰無モデル（個体間の相互作用を仮定しないモデル）を、ランダムウォークを用いたシミュレーションにより生成した。そして現実とシミュレーションそれぞれについて、コロニー間での UD の重なるの度合いを 5 種類のオーバーラップ指標により定量化した。両者を比較すると、どの指標で評価した場合でも現実の UD の重なるの度合いはシミュレーションよりも有意に小さく、採餌行動圏がコロニー間で分離していることを強く示唆した。現実の個体はシミュレーションと比較して相手コロニーに近い海域を回避する傾向があり、採餌場所を分けることにより競争を緩和しているものと考えられた。また、2 つのコロニーの個体が等確率で利用する（UD が等しい）海域を表す境界線は、沖合で袋浦側へ屈曲していた。このことから、コロニーの集団サイズが相対的に大きい水くぐり浦の個体が、集団サイズが小さい袋浦の個体の採餌行動圏に対してより強い影響を与えていることが示唆された。

次に、2018/19 年は湾内が定着氷で覆われており、海水下の餌資源へのアクセスが制限された環境条件であった。ペンギンの採餌場所は岸沿いのクラックやリードに集中していた。2 つのコロニーの UD の 95% エリアの重なりは 13-24% に留まり、50% エリアは完全に分離していた。個体間の相互作用を仮定しない帰無モデルとして、コロニーからの距離を考慮しつつ潜水地点を現実の分布からランダムに選択するシミュレーションにより、仮想的な潜水地点を生成した。現実とシミュレーションの潜水地点を比較すると、現実の個体はコロニーから到達可能な距離にリードやクラックがあっても、相手コロニーに近い場所は利用を避ける傾向があった。その結果、両コロニーの個体密度が高い場所は重ならず、現実の採餌行動圏がコロニー間で明瞭に分離していた。定着氷の存在により潜水可能な場所が限定されたために個体密度が高まり、他個体との種内競争を緩和する必要性が増したことで、明瞭なコロニー間分離につながったと考えられる。

さらに、採餌行動圏のコロニー間分離の年変化が、ペンギンが経験する競争にどのように影響したのか定量的な比較を試みた。採餌行動圏のコロニー間分離の度合いが高まると、相手コロニーの個体との競争が弱まる一方で、同一コロニー内の他個体との競争が強まる可能性があることから、コロニー内の他個体との採餌行動圏の重なりにも着目して解析を行った。個体毎に、同一コロニー内および相手コロニーの他個体との採餌行動圏の重なりを求め、各コロニーの個体数で重み付けすることで、ペンギン 1 個体が経験する他個体との採餌行動圏のオーバーラップの総和を算出した。その結果、定着氷が存在した 2018/19 年の個体毎のオーバーラップ指標は、定着氷がなかった 2016/17 年の指標に比べて大きかった。また両年に共通して、現実のオーバーラップ指標の平均値は、個体間の相互作用を仮定しない帰無モデルによるシミュレーションから得た値よりも小さかった。この結果から、定着氷が存在する年にはペンギンが経験する競争が強まることと、相手コロニーを回避する行動が競争の緩和に寄与していることが示唆された。

以上の結果から、海氷状況の年変動はペンギンが利用可能な餌資源（採餌可能な場所）の分布パターンを変化させ、種内競争を通じて採餌行動圏のコロニー間分離の度合いを大きく変化させることが明らかになった。これまでの海鳥類の研究ではコロニー間分離の有無に影響する要因として、コロニーの集団サイズやコロニー間距離が重視されてきたが、本研究の結果は餌資源の分布パターンの年変化によってコロニー間分離の度合いが大きく変化することを示した初の事例である。また、集団サイズの小さなコロニーの採餌行動圏

が、隣接する集団サイズの大きなコロニーの採餌行動圏によってより強く影響されるという集団サイズの効果を定量的に明らかにした。年々変動する採餌環境の中で、各個体は相手コロニー付近での採餌を回避することで餌資源を巡る種内競争を緩和し、効率よく採餌するような戦略をとっており、その行動が採餌行動圏のコロニー間分離を促進しているものと考えられる。

博士論文審査結果

Name in Full
氏名 伊藤 健太郎Title
論文題目 アデリーペンギンの採餌行動圏のコロニー間分離に関する研究

動物が餌資源をめぐる種内競争をいかに回避しながら効率よく採餌を行っているかを明らかにすることは、生態学における主要な研究課題の一つとなっている。繁殖中の海鳥はエネルギーの要求量が大い一方で、行動範囲がコロニー周辺に限定されるという制約をもっているために、餌資源をめぐる激しい種内競争にさらされる。特に複数のコロニーが近接する状況では競争の程度がより大きいと考えられ、採餌の行動圏をコロニー間で分離する行動が生じることが理論的研究によって予測されてきた。近年、海鳥に小型 GPS を装着して採餌行動圏を実測し、コロニー間での分離を議論する研究が増えてきているものの、分離の有無を定量的に検証した研究は少なかった。

申請者は、審査論文において、南極リュツォ・ホルム湾で繁殖するアデリーペンギンを対象とし、近接した 2 つのコロニーでの採餌行動圏の分離に関する研究を実施した。ペンギンに小型 GPS・深度記録計を装着する野外調査を行って採餌行動圏を実測するとともに、ランダムウォークに基づくシミュレーションを行って、採餌行動圏のコロニー間の分離を統計的に評価した。その結果、採餌行動圏の外観がコロニー間で大きく重複している場合でも、統計的な評価を導入することで有意な分離が検出できたことを報告した。また集団サイズの小さなコロニーの採餌行動圏が近接する集団サイズの大きなコロニーの採餌行動圏によってより強く影響されるという集団サイズの効果があること、採餌環境の年変動によってコロニー間の分離の程度が大きく変動することを初めて明らかにした。これらの成果は、相手コロニーの近くを避けることで餌資源をめぐる種内競争を緩和しながら効率よく採餌を行うという海鳥の採餌戦略を明らかにした内容として高く評価できる。

第 1 章は導入として、海鳥類の採餌行動圏のコロニー間分離に関する研究の生態学的背景を概説している。また先行研究の議論をまとめ、理論的研究の予測を検証するにあたり、統計的な手法を用いて採餌行動圏のコロニー間分離を評価した研究が少ないことを問題点として指摘している。

第 2 章では、南極リュツォ・ホルム湾の近接した 2 つのアデリーペンギンのコロニー（袋浦および水くぐり浦コロニー）で自らが第 58 次南極地域観測隊に参加して 2016/17 年に行った野外調査に基づき、採餌行動圏のコロニー間分離を定量的に評価した結果を、Ito 他 (2020) (Ibis 誌) に掲載された内容を中心に報告している。2 つのコロニーの採餌行動圏は比較的大きな重複を見せていたものの、ランダムウォークに基づくシミュレーションと比較すると、相手コロニー付近での採餌を避けるという統計的に有意なコロニー間分離の行動が検出された。また、集団サイズの大きな水くぐり浦コロニーの個体の行動圏が、集団サイズの小さな袋浦側の個体の行動圏に入り込むという集団サイズの効果を明らかにした。

第 3 章では、第 2 章と同じコロニーで 2016/17 年と 2018/19 年（第 60 次南極地域観測

隊が取得したデータ)に行った野外調査の結果を比較し、コロニー周辺の海氷状況の年変動が採餌行動圏のコロニー間分離に与える影響について報告している。2つのコロニーの採餌行動圏の分離の程度は年間で大きく異なり、コロニー周辺の海域を定着氷が覆った2018/19年には、開放水面が広がった2016/17年よりも顕著な分離が見られ、採餌環境の年変動によってコロニー間分離の程度が大きく変化することを示した。さらに個体ごとに採餌行動圏の重複を評価し、シミュレーションとの比較を行った結果から、コロニー間分離が種内競争を軽減させる効果があることを定量的に明らかにした。

第4章は、総合考察として、先行研究の中での本研究の成果の位置づけや今後の課題についてまとめられている。

以上、申請者は、海鳥類の採餌行動圏のコロニー間分離について、野外調査に基づく実測データの詳細な解析に加え、シミュレーションによる統計的評価を導入することで、集団サイズの効果や採餌環境の年変動による影響など、重要かつ興味深い知見を得て、種内競争下における海鳥の採餌戦略の理解に貢献した。また審査論文の内容や関連する内容については、国際学会で7件の発表を行っており、審査論文の一部は既に査読付き国際誌論文(Ibis誌)として公表されている。以上の理由から、博士の学位論文の内容としては十分であると認められる。よって、審査委員会は、審査論文が博士(理学)の学位を授与するのにふさわしいと全員一致で認めた。