

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

伊藤 健太郎

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

令和 2 年度

(2020)

目次

第 1 章 序論	1
1-1 高次捕食者の採餌と種内競争.....	1
1-2 資源獲得競争下における海鳥の空間分布.....	2
1-3 海鳥の採餌行動圏のコロニー間分離.....	3
1-4 採餌行動圏の分離の議論における問題点.....	5
1-5 採餌環境の年変動が採餌行動圏の分離に与える影響.....	6
1-6 本論文の目的と構成.....	7
1-7 図表.....	9
第 2 章 採餌行動圏のコロニー間分離の定量的評価	10
2-1 背景と目的.....	10
2-2 方法.....	11
2-2-1 調査地・期間.....	11
2-2-2 データロガーによる行動調査.....	12
2-2-3 データ解析.....	13
2-2-4 シミュレーション.....	16
2-2-5 統計解析.....	18
2-3 結果.....	19
2-3-1 海氷状況.....	19

2-3-2 データの取得状況	19
2-3-3 採餌トリップの概要	19
2-3-4 採餌場所の空間分布	20
2-3-5 シミュレーションの結果	20
2-3-6 現実とシミュレーションでのオーバーラップ指標の比較	21
2-4 考察	21
2-4-1 現実のオーバーラップ指標がシミュレーションよりも小さい理由	21
2-4-2 コロニーサイズが小さくても有意な分離が見られた理由	22
2-4-3 相対的に大きなコロニーと小さなコロニーとの関係	24
2-4-4 手法の妥当性	25
2-5 第2章のまとめ	26
2-6 図表	28
第3章 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	37
3-1 背景と目的	37
3-2 方法	39
3-2-1 調査地・期間	39
3-2-2 データロガーによる行動調査	39
3-2-3 データ解析	39
3-2-4 シミュレーション	40
3-2-5 オーバーラップ指標	41
3-3 結果	44

3-3-1 海水状況.....	44
3-3-2 データの取得状況	44
3-3-3 採餌トリップの概要.....	44
3-3-4 潜水地点の空間分布	45
3-3-5 シミュレーションの結果.....	46
3-3-6 現実とシミュレーションでのオーバーラップ指標の比較	47
3-3-7 定着氷の有無とオーバーラップ指標の関係.....	48
3-4 考察	49
3-4-1 2018/19年の採餌行動圏に明瞭なコロニー間分離が見られた理由	49
3-4-2 現実とシミュレーションでの潜水地点の空間分布の違いとその理由 ..	50
3-4-3 現実とシミュレーションでのオーバーラップ指標の比較と、コロニーサ イズの効果.....	51
3-4-4 海水状況の年変動が採餌行動圏のコロニー間分離に及ぼす影響.....	52
3-5 第3章のまとめ	53
3-6 図表	56
第4章 総合考察.....	71
4-1 本研究で得た成果のまとめ.....	71
4-2 コロニー固有の採餌行動圏が成立している可能性	73
4-3 他種で観察された採餌行動圏のコロニー間分離との比較	75
4-4 今後の課題.....	78

4-5 図表	80
付録	82
調査許可	83
謝辞	84
引用文献	86

第1章 序論

1-1 高次捕食者の採餌と種内競争

動物にとって、餌資源を効率よく獲得することは自身の生存や繁殖のために重要である。動物は各々が生息する環境における一定の生理的・生態的制約の下で最も有利な選択をすることによって、適応度を最大化していると考えられる。したがって、動物がいかにして効率的な採餌を行っているかを明らかにすることは生物の環境への適応を考える上で重要な課題であり、古くから生態学における主要な研究テーマとなってきた。

動物の採餌の効率に影響する重要な要素として、同じ餌資源を巡る種内での競争が挙げられる。一般に、餌資源を巡る種内競争には消費型（または取り合い型、*exploitation*）と干渉型（*interference*）の2つのタイプがある（Birch 1957, Begon et al. 2006）。消費型競争では、同所的に生息する競争者が採餌することによって資源量が減少し、個体間の直接的な相互作用を伴わずに、採餌速度の低下という形で個体が負の影響を受ける。干渉型競争では、縄張り争いや一つの不可分な資源の取り合いといった個体間の直接の相互作用によって資源の利用効率が低下し、個体が負の影響を受ける。野外で実際に起こっている競争では消費型と干渉型の両方の要素が含まれる場合が多く、いずれも競争者が多いほど個体が被る影響が大きい。したがって移動能力を持つ動物にとって、競争による不利益を回避するためには、個体密度が低い採餌場所を選択して効率的に採餌することが適応的となる。このことから、餌資源を巡る競争は個体の空間分布を司る重要なプロセスの一つであると考えられる。

理想自由分布 (Fretwell & Lucas 1969) は、限られた餌資源を巡る競争の結果として生じると予想される個体の空間分布である。理想自由分布では全ての個体が最も好適なハビタットを認識し (理想的)、コストや空間的な制約なしにハビタット間を自由に移動し (自由)、等しい競争能力を持つ (同質) ものと仮定する。この仮定の下では、より好適なハビタットはより多くの個体によって利用されるため、競争が起これば資源獲得の収益性が低下してゆく。最終的には、全てのハビタットに分布する個体の資源獲得速度が等しい、進化的に安定な個体の分布が実現される。この理想自由分布のモデルの検証はトゲウオ (*Gasterosteus aculeatus*) を用いた室内実験 (Milinski 1979) などで行われ、基本的に予想に合致する結果が得られており、資源獲得競争下における個体の空間分布を説明する基礎理論としての理想自由分布の有用性を支持している。

1-2 資源獲得競争下における海鳥の空間分布

限られた餌資源を巡る競争下における捕食者の分布と、そこに存在する競争回避のメカニズムを明らかにする試みは、理論的モデルや室内実験のみならず野生下の動物においても精力的に行われてきた。繁殖中の海鳥は陸地に営巣して海で採餌するが、定期的に雛へ給餌する必要があることから行動範囲が営巣しているコロニーの周囲に制約されており、中心点捕食者 (central place forager) と呼ばれる性質を持つ (Orians & Pearson 1979)。この制約の下では必然的にコロニーの近傍において個体の密度が高くなり、さらに繁殖期は海鳥の生活史においてとりわけエネルギー要求量が大い期間である (Ricklefs 1983) ことから、餌資源を巡る同種内の激しい競争が起こる。このような理由により繁殖期の海鳥は、種内競争下における動物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おり、実際に競争が起こっていることが示唆されてきた (Furness & Birkhead 1984, Lewis et al. 2001)。しかしながら、繁殖期の海鳥の行動を種内競争と関連付けて考察するにあたっては、中心点捕食者という移動上の制約があることから、理想自由分布のモデルをそのまま適用することはできない。

Ashmole (1963) は、理想自由分布の考え方を中心点捕食者に当てはめて拡張し、個体の空間分布を予想するモデルを提唱した。そのモデルでは有限かつ一様な餌資源が仮定されるため、繁殖中の海鳥にとっては移動コストが最小となるコロニーに最も近い海域の餌資源を利用することが適応的となる。しかし、競争によりその場所の資源量がやがて低下し、採餌場所としての好適性が低下するに従って、コロニーからやや離れた場所でも採餌するようになる。こうしてコロニーの周囲には、コロニーからの距離に依存して個体の密度と競争の強度が低下していく勾配が形成され、その各地点ではコロニーからの移動コストを考慮した純収益性が等しくなることが予想される。さらに Ashmole のモデルは、コロニーの周囲に競争の結果として資源量が低下した（あるいは、少なくとも資源へのアクセスの可能性が低下した）ハロー (halo) と呼ばれる海域が形成されることを予測した。この予測は、海鳥の繁殖地周辺で魚の現存量が有意に少ないことを潜水調査により明らかにした研究によって支持されている (Birt et al. 1987)。

1-3 海鳥の採餌行動圏のコロニー間分離

海鳥は一般に行動範囲が広いため、コロニーの個体群が採餌に利用する主要な海域、すなわち採餌行動圏 (図 1-1(a)) が、隣接するコロニー間で重なる事

例がしばしば見られる。Ashmole のモデルは資源獲得競争下における中心点捕食者の空間分布を説明する有益な枠組みを提供したが、複数のコロニー間の相互作用は考慮していなかった。Cairns (1989) は、近距離にある 2 つのコロニーの採餌行動圏が重なりうる場合には、各コロニーから海域までの移動コストの差に基づいて採餌行動圏が 2 つのコロニーの中間線で分離し (図 1-1(b))、その区切られた採餌行動圏に存在する餌資源が各コロニーの個体群を支えるという考え方 (後背地モデル、hinterland model) を提唱した。さらに Wakefield ら (2013) は、後背地モデルに Ashmole の密度に依存した競争の考え方を導入し、密度依存型後背地モデル (density-dependent hinterland model) を示した。このモデルでは採餌行動圏の分離はコロニーの中間線ではなく、コロニーサイズの比に依存して位置が決まる境界線で区切られるものと修正された。

こうした理論的モデルの発展と並行して、その予想と矛盾しない行動を海鳥が取っているか否かが様々な種 of 海鳥において検証されてきた。特に近年は、動物に装着できる小型 GPS 等の技術発展に伴い同時に多数の個体を高精度で追跡可能になったことから、実際に様々な種 of 海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。最近のレビュー論文 (Bolton et al. 2019) によれば、海鳥の採餌行動圏を複数のコロニーで調査した 39 の研究のうち 31 (79%) で採餌行動圏のコロニー間分離が報告されていた。これは 4 つの目にまたがる 24 種の海鳥に及び、採餌行動圏のコロニー間分離が広く起こっている現象であることが明らかになった。また、こうした採餌行動圏の分離をもたらすコロニー間の競争は、長期的にはコロニーのサイズや地理的分布にも影響する重要な要素と考えられている (Furness &

Birkhead 1984, Ainley et al. 1995, Santora et al. 2020)。さらに応用面においては、採餌行動圏のコロニー間分離を考慮することによってより正確な個体分布予測モデルの構築が可能になることから、環境アセスメントの精度向上による海域管理への貢献が期待されている (Wakefield et al. 2017, Bolton et al. 2019)。

1-4 採餌行動圏の分離の議論における問題点

このように海鳥における採餌行動圏のコロニー間分離は、種内競争を回避するために実現しうる適応的な行動パターンの一つとして生態学的に重要な研究テーマとなっているが、これまでの研究にはいくつかの問題点がある。

そのひとつは、多くの研究においてコロニー間分離の有無が主観的に判断されていることである。近年の GPS 技術の進歩により、海鳥の採餌行動を VHF トラッキング等の行動追跡手法と比べてより高精度に追跡した移動軌跡データが得られるようになった。しかし、実際の海鳥の移動軌跡では後背地モデルで予測されるような明瞭な境界線を持つ分離が見られることはほとんどなく、多くの事例では2つのコロニーの採餌行動圏が部分的に重なっている。そのような結果が得られた場合に、何らかの統計的な手法を用いて分離の有無が評価されたケースは先行研究の23%に留まり (Bolton et al. 2019)、採餌場所の分布の外観等から主観的に判断されるケースが多いという問題がある。また、餌資源の分布はコロニー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、多くの研究は1シーズンのみの調査に留まり、たとえば年間で餌資源の分布パターンが変化した場合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。さらに、採餌行動圏のコ

コロニー間分離によってコロニー内の競争がどう変化するかを定量的に考察した研究はまだない。

1-5 採餌環境の年変動が採餌行動圏の分離に与える影響

これまで採餌行動圏のコロニー間分離に関する研究では、ほとんどの場合、餌資源のような時間的・空間的に変動する環境要因については一定・一様の分布を仮定しており、資源量の変動を直接計測して解析に組み込んだ例はない。これは海鳥の主要な餌である魚類等の現存量を、海鳥の移動軌跡と対応させられるほど高い空間分解能で調べることが容易でないことが大きな理由と考えられる。しかし、餌資源の直接計測を行うことができなくとも、海鳥の餌資源へのアクセスに強く影響する何らかの環境要因を知ることができれば、採餌環境の年変動が採餌行動圏のコロニー間分離に与える影響を調べることができる。

南極海の生態系における代表的な高次捕食者であるアデリーペンギン (*Pygoscelis adeliae*) は、その生活史が海水と密接に結びついており (Ainley 2002, Ainley et al. 2017)、海水状況が採餌行動に強く影響することが知られている (Watanuki et al. 1993, 1997, Watanabe et al. 2020)。繁殖期のアデリーペンギンは南極の露岩域に集団営巣し、周辺の海域で採餌する典型的な中心点捕食者である。採餌レンジ (採餌トリップにおけるコロニーからの最大距離) は繁殖地や繁殖のステージによって異なるが、東南極域のリュツォ・ホルム湾にある袋浦コロニーでは、育雛期でおよそ 10km 以内である (Watanuki et al. 2003)。この距離は多くの飛翔性海鳥と比べても、あるいは同じアデリーペンギンの他の繁殖地と比べても短い (シグニー島: 25-96km (Clewlow et al. 2019)、キングジョージ島: 40-50km (Trivelpiece et al. 1987, Wilson 2010)、

ロス海：25-63km (Ainley et al. 2015)、東南極デュモンデュルビル基地：58km (Widmann et al. 2015)、東南極モーソン基地：60-125km (Clarke et al. 2006))。この採餌レンジの狭さはコロニーサイズに比して高い個体密度をもたらし、餌を巡る種内競争を緩和する必要性から、隣接するコロニー間で採餌行動圏の分離が起こる可能性があるとして予測される。

この採餌レンジの狭さの大きな原因となっているのは定着氷の存在である。繁殖地があるリュツォ・ホルム湾は、通常の年には夏でも定着氷に覆われている (Watanuki et al. 1993, 1997)。定着氷の存在はペンギンの採餌場所を潜水可能なリードやクラックへと物理的に限定する。一方、定着氷が沖合に流出し湾内に開水面が広がる年 (Aoki 2017) 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。こうした海水状況の年変動は、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。このように採餌環境が大きく年変動する状況下において個体の採餌行動を追跡し、その結果を年間で比較することは、海鳥の採餌行動圏のコロニー間分離とそのメカニズムに関わる採餌場所選択について新たな知見をもたらす得る、興味深い研究テーマである。

1-6 本論文の目的と構成

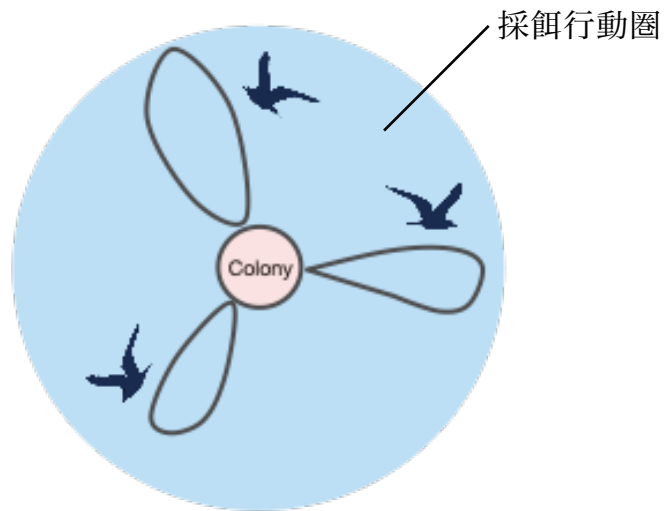
以上のような背景を踏まえて、本研究では、海水状況の年変動に伴う餌資源の分布パターンの変化がアデリーペンギンの採餌行動圏のコロニー間分離に及ぼす影響を明らかにすることを目的として、リュツォ・ホルム湾内の近接した2つのアデリーペンギンのコロニー (袋浦および水くぐり浦コロニー) において、定着氷の状況が異なる2シーズン (2016/17年および2018/19年) にわ

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。

本論文は、本章及び他 3 章から構成される。まず第 2 章では、定着氷が存在しない環境条件において、採餌行動圏のコロニー間分離の度合いを野外調査により明らかにし、その結果をシミュレーションと比較することによって定量的に評価して考察した。次に第 3 章では、定着氷が存在する環境条件における採餌行動圏のコロニー間分離を明らかにし、年間比較およびシミュレーションとの比較によって、海水状況の年変動に伴う餌資源の分布パターンの変化がコロニー間分離に及ぼす影響について考察した。さらに、採餌行動圏のコロニー間分離の年変化が各個体が経験する競争にどのように影響したのかについて定量的な比較を試みた。最後に第 4 章では、総合考察として第 2 章及び第 3 章で得られた成果をまとめ、過去に報告された採餌行動圏のコロニー間分離の研究と対比させることで本研究の位置づけと意義について考察するとともに、今後の課題について述べた。

1-7 図表

(a)採餌行動圏



(b)採餌行動圏のコロニー間分離

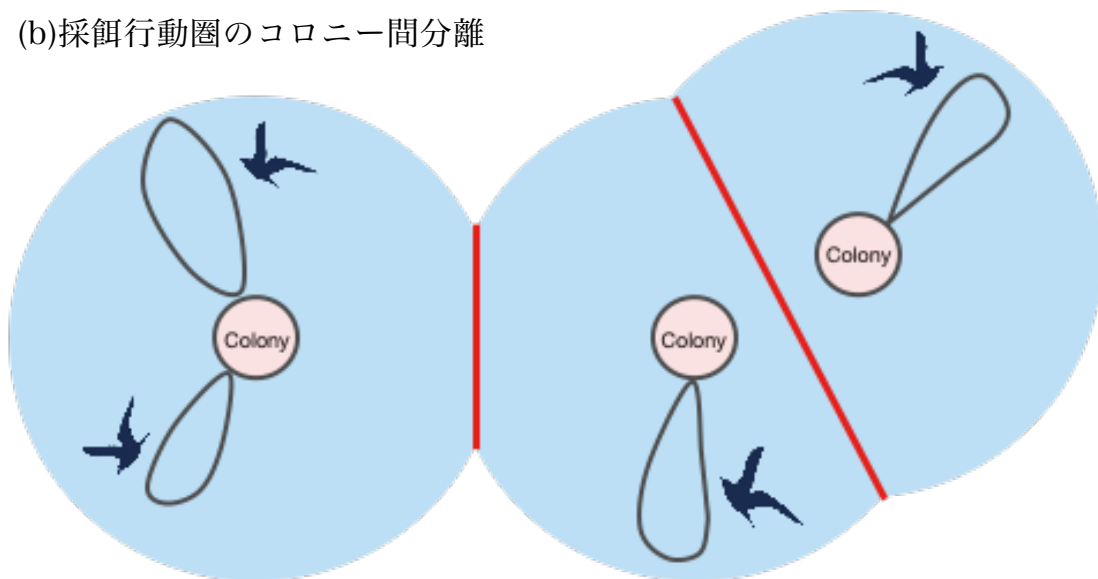


図 1-1. 採餌行動圏(a)およびそのコロニー間分離(b)の概念。繁殖地 (Colony) から出発し、海で採餌して戻る個体の移動軌跡を黒線で模式的に示す。多数の個体が全方位に向かって等しく分布するならば、採餌行動圏は円形となる。

第2章 採餌行動圏のコロニー間分離の定量的評価

2-1 背景と目的

海鳥の採餌行動圏のコロニー間分離は、種内競争を回避するために実現する適応的な行動パターンの一つとして過去に様々な種で報告されている (Bolton et al. 2019)。しかし、実際には後背地モデル (Cairns 1989) で予測されるような明瞭な境界線を持つ分離が見られることはほとんどなく、多くの事例では採餌行動圏の一部がコロニー間で相互に重なった部分的な分離 (Ceia et al. 2015) である。このため、採餌行動圏が後背地モデルの予測どおりにコロニー間で分離していると言えるのかどうかを判断するには重なり具合を定量化する必要があり、過去の研究では様々な指標が用いられてきた。しかし、その多くでは定量化された分離の度合いが適切な帰無モデル (個体間の相互作用を仮定しない、すなわち各個体が種内競争を回避するような特別な行動をとらないモデル) と比較されておらず、分離の有無が主観的に判断されていた。Bolton ら (2019) は上述のレビュー論文において、分離の有無の判断に際して統計的な評価を行っていた研究は 39 のうち 9 つだけであると報告し、コロニー間の潜在的な相互作用を測定するための統計的な手法が必要であると主張している。

海鳥の採餌行動圏のコロニー間分離に関して、過去の研究で採用された統計的手法はほとんどがハビタットモデルである。それらは様々な環境パラメータを含む複雑な解析手法であり、必要なパラメータを衛星データから取得するために広範囲に移動する種が対象となることから、おもに採餌レンジが広い

(>100 km) 海鳥の大規模 (>1000 ペア) なコロニーが調査対象となってきた (Wakefield et al. 2011, Catry et al. 2013, Wakefield et al. 2013, Cecere et al. 2015, Wakefield et al. 2017)。しかし、採餌行動圏の分離は採餌レンジが狭い海鳥や小規模なコロニーでも起こり得ることが明らかになっている (Wanless & Harris 1993, Sapoznikow & Quintana 2003, Trathan et al. 2006, Masello et al. 2010, Genovart et al. 2018)。こうしたファインスケールで起こる採餌行動圏の分離の有無は、これまでの研究では分布の重なり度の合いのみから主観的に判断されており、定量的な評価を可能にする手法が必要とされている。

そこで本章では、南極の昭和基地付近に生息するアデリーペンギンの近接した2つのコロニーを対象として、定着氷が存在せずペンギンが繁殖地周辺の海域で自由に潜水できる環境条件下において、採餌行動圏のコロニー間分離を調べることを目的とした。さらに、採餌トリップのGPSトラック（移動軌跡）をランダムウォークによって生成したシミュレーション上のトラックと比較する手法により、採餌行動圏のコロニー間分離の有無を統計的に評価することを試みた。

2-2 方法

2-2-1 調査地・期間

野外調査は東南極のリュツォ・ホルム湾・宗谷海岸の昭和基地から南に約25km離れたラングホブデにある袋浦コロニー（南緯 69 度 12 分 36 秒、東経 39 度 37 分 48 秒、104 ペア（2016 年 12 月下旬にカウント））および水くぐ

り浦コロニー（南緯 69 度 12 分 00 秒、東経 39 度 36 分 36 秒、338 ペア（2016 年 12 月下旬にカウント））において実施した（図 2-1、図 2-2）。この 2 つのコロニーは南極大陸の露岩域の西向きに開けた海岸に位置しており、直線で約 2km の至近距離にある。昭和基地付近には他にも複数のアデリーペンギンのコロニーがあるが、本研究の調査対象のコロニーと採餌エリアが重なる可能性があるものとしては、ルンパ（約 1200 ペア、調査コロニーから約 12km）、ひょうたん島（約 20 ペア、約 9km）、鳥の巣湾（約 50 ペア、約 32km）の各コロニーがある（図 2-1）。

調査は 2016 年 12 月下旬から 2017 年 1 月下旬にかけて実施した。この時期は育雛期の中でもガード期の途中からクレイシ期の初めにあたる。親鳥はオスメス交代で、あるいは同時にコロニーを離れて海で採餌し、帰巣後に雛へ給餌する行動（採餌トリップ）を繰り返していた。

調査コロニー周辺の海域は通常は夏の間も定着氷に覆われているが、本調査が行われた 2016/17 年には定着氷が大規模に流出（Aoki 2017）した影響からコロニー周辺海域は開放水面となり、アデリーペンギンが遊泳により移動し自由に潜水することが可能な環境であった。

2-2-2 データロガーによる行動調査

GPS ロガー（CatLog or CatLog2; Catnip Technologies, Hong Kong; 56 × 30 × 19 mm, 43 g for CatLog; 55 × 32 × 15 mm, 26 g for CatLog2; 防水のための熱収縮チューブを含む）および潜水深度ロガー（AXY-Depth; TechnoSmArt, Italy; 35 × 14 × 13 mm, 7 g or DT Logger; Biologging Solutions, Japan; 30 × 11 × 11 mm, 6 g）をセットで、育雛中のアデリーペ

ンギン 27 個体（袋浦）と 22 個体（水くぐり浦）に装着した。その際、ペンギンの遊泳時の流体力学的な抵抗が極力小さくなるように、GPS ロガーのすぐ後方に潜水深度ロガーを配置し、背中の羽毛にマスティックテープ、防水テープ（Tesa® 4651、幅 15 mm）（Wilson et al. 1997）、プラスチックケープルタイを用いて装着した。さらに防水テープの剥離を防止するため瞬間接着剤を補助的に塗布した。

1 個体に装着したロガーの総重量は最大で 50g であり、これは装着対象個体の体重の平均値（4.91kg）の約 1%にあたる。これよりさらに重い 80g のロガーが袋浦コロニーのアデリーペンギンの採餌トリップ長と体重変化に影響しなかったとの報告があるため（Watanuki et al. 1992）、本調査において装着したロガーも対象個体の行動に大きな影響を及ぼしていないものと考えられる。また、何らかの影響を及ぼしたと仮定した場合でも、その効果は 2 つのコロニーの装着個体に同様に作用するため、調査結果に対してコロニー間でのバイアスはなく、本章で行う解析の結果には影響しないものと考えられる。

GPS ロガーは 5 分間隔で測位するように設定した。潜水深度ロガーは 1 秒間隔で深度を記録するように設定した。なお、潜水深度ロガーは温度や加速度（AXY-Depth のみ）の測定結果も記録するが、本研究ではこれらのデータは解析に使用しなかった。

2-2-3 データ解析

回収した GPS ロガーに記録された位置情報データは、PC にダウンロードした後、次のような手順に従って解析した。

- (1) 緯度経度座標からユニバーサル横メルカトル座標（UTM, zone 37S）へ

と変換した。以降の解析は全てこの座標系の中で行った。

- (2) GPS ロガーは 5 分間隔で測位するよう設定していたが、ペンギンが潜水することによりロガーが水中にある間は衛星からの電波を受信できないため、実際に得られた位置情報の時間間隔は 5 分間を超えている部分があった。このままでは後述するカーネル密度推定に適さないため、必要に応じて位置情報を直線補間により推定し、時間間隔が 5 分間に揃ったデータを得た。
- (3) 採餌トリップの開始および終了は、コロニーからの距離が最初に 1km を超えた点から帰巣前に最後に 1km を超えた点までとして定義した。採餌トリップ単位でトリップ長（採餌トリップの開始から終了までの時間）とコロニーからの最大距離を計算した。
- (4) 採餌トリップ単位に分割した GPS トラックのうち、採餌トリップの開始から、コロニーからの距離が最大となる点までの片道のトラックのみを以降の解析に使用した。この理由は、後述するシミュレーションにより生成するトラック（コロニーから海上へ至る片道のトラック）と対応させて比較可能なデータセットにするためである。
- (5) コロニー単位で全トラックをまとめて、カーネル密度推定により空間の利用分布（UD: Utilization Distribution）を求めた。また、UD の 95% および 50% が含まれる等高線で囲まれたエリア（以下、UD の 95% エリア および 50% エリア）を求めた。これらはそれぞれ過去の研究では採餌行動圏全体および採餌のコアエリアとみなされることが多い。UD の計算には R の `adehabitatHR` パッケージ（Calenge 2006）を用いた。
- (6) 各コロニーの UD の重なりを定量化するため、オーバーラップ

指標を計算した。ここでは結果の信頼性を高める目的から POI (percent overlap index) と UDOI (utilization distribution overlap index) という 2つの指標を併用した。POI は、あるコロニーの UD の 95%エリア (または 50%エリア) が相手コロニーの UD の 95%エリア (または 50%エリア) エリアに含まれている割合として定義され、0 から 1 の値で表される。直感的に理解可能な指標であるが、相手コロニーの立場から見ると異なる値となる方向性をもつ指標であるため、2つの値をセットで解釈する必要がある。一方、UDOI は方向性がなく 1つの値で表される代表的な指標であり、0 (重なりがない) ~1 (均一分布かつ完全な重なり) の値をとるが、さらに分布に偏りがありかつ重なりが大きい場合には 1 よりも大きな値をとる (Fieberg & Kochanny 2005)。UD の 95%エリアや 50%エリアといった一定の領域の重なり方だけに左右されないことから、空間の利用分布の重なりを定量化する指標として広く利用されている。

上記の解析の後、UD のコロニー間での差分をとって地図上にプロットした。その目的は、ペンギンが採餌に利用する海域の各地点において、袋浦個体と水くぐり浦個体のどちらによる利用頻度がより高いかを知るためである。

以上の位置情報を含むデータを地図上へ投影する際には、地理情報システム QGIS version 3.6 (QGIS Development Team 2018) を使用した。地図データとして国土地理院の WEB サイト「南極の地理空間情報」から取得した 1/25000 地形図データを使用した。

潜水深度ロガーからダウンロードした 1 秒間隔の深度データは、1m 以上の深度が記録された一連の期間を 1 回の潜水と定義し、最大潜水深度をコロニー間で比較した。

2-2-4 シミュレーション

GPS ロガーから得たトラックと比較する対象として、コロニーから海上へと至る片道のトラックをシミュレーションにより生成した。ここでは、コロニー間の相互作用を仮定しない、すなわち両コロニーの個体が相手側のコロニーを回避するような特別な行動がないモデルとして、ランダムウォークによるシミュレーションを採用した(図 2-3)。このシミュレーションではコロニーから終点へと至るまでの移動距離等のパラメータを GPS トラックから得た実際の値と揃えることで、現実のトラックと比較可能な帰無モデルとしての仮想トラックを生成した。シミュレーションは IGOR PRO version 6.36J (WaveMetrics) とその機能を拡張する Ethographer (Sakamoto et al. 2009) 上で実行した。具体的な方法は次の通りである。

- (1) シミュレーションの時間ステップは 5 分間隔とした。これは GPS ロガーから得た現実のデータセットに合わせるためである。
- (2) 仮想トラックのスタート地点はコロニーが存在する場所ではなく、現実の GPS トラックにおいてコロニーからの距離が初めて 1km を超えた地点の中からランダムで決定した。この目的は、現実の GPS トラックにおける採餌トリップの定義(コロニーから 1km 離れた時点をトリップ開始とみなす)と揃えるため、および、コロニー付近のローカルな地形(海岸線の形状)がシミュレーションに与える影響を軽減するためである。
- (3) ランダムウォークの角度の初期値は、(2)においてスタート地点を決定した際に、そのスタート地点の元となった現実の GPS トラックの出発角度に設定した。
- (4) 終点までの総移動距離(すなわち仮想トラックの総延長)と、始点から終

点までの直線距離を、現実の GPS トラックにおける確率分布の中からセットにしてランダムで決定した。

(5) ランダムウォークの各ステップにおける移動距離 (step length) は、現実の GPS トラックにおける確率分布の中からランダムで決定した。

(6) 各ステップにおける回転角度 (turn angle) は、 0° を中心とするフォン・ミーゼス分布 (von Mises distribution、角度統計における正規分布とも呼ばれ広く用いられる) からランダムで決定した。また、分布の分散を司るパラメータ k (concentration parameter k 、この値が大きいほど角度の分散が小さくなり、ランダムウォークが直線的になる) は、事前のテストシミュレーションにより始点と終点の間の直線距離が現実の値と最も近くなる値に決定した。

(7) 各ステップにおいて、移動後の地点が陸上となる場合はそのステップを破棄して再度生成した。

(8) (5)~(7)を繰り返してランダムウォークを伸ばしていき、その総延長が(4)で予め決定していた終点までの総移動距離に達した時点で一本の仮想トラックの生成が完了したものとした。その終点がコロニーからの最遠点となっており、かつ、始点と終点の直線距離が(4)で予め決定していた距離の $\pm 5\%$ の範囲内にある場合に、そのトラックを確定させた。条件に当てはまらない場合にはトラックを破棄して(2)からやり直した。

(9) 上記の手順を、確定された仮想トラックの本数が現実の GPS トラックと同じ本数となるまで繰り返した。

以上のシミュレーションにより、現実の GPS トラックと比較可能な仮想トラックが 1 セット (トラックの本数は現実とシミュレーションで同数) 生成され

る。このシミュレーションを 10000 回実行し、10000 セットのシミュレーション結果を得た。そして各々のセットについて、2-2-3 データ解析の項で説明した手順と同様の方法でカーネル密度推定によりコロニー毎に UD を求め、POI および UDOI のオーバーラップ指標を得た。各オーバーラップ指標について、現実の GPS トラックから得た値 (1 つの値) とシミュレーションにより得た値の分布 (10000 個の値) を比較した。P 値はシミュレーションによる値のうち現実の値よりも小さいものの割合として計算した。

2-2-5 統計解析

統計解析は R version 3.5.2 (R Core Team 2018) およびそのパッケージ lme4 (Bates et al. 2015) 上で行った。採餌トリップのトリップ長、コロニーからの最大距離、潜水深度、潜水時刻のコロニー間比較には一般化線形混合モデル (Generalized linear mixed model, GLMM) を用いた。目的変数となるデータには同一個体から複数回得たサンプルが含まれるため、個体の ID をランダム効果としてモデルに組み込んだ。誤差分布にはガンマ分布を用いた。このモデルにおいてコロニーの効果の有意性をみるため、コロニーの効果を含むモデルと含まない帰無モデルとを用意し尤度比検定 (Likelihood ratio test, LRT) を行った。検定の有意水準は 0.05 とした。結果の値は平均値±標準誤差の形式で示した。

2-3 結果

2-3-1 海氷状況

2016/17 年はコロニー周辺の海域に定着氷がなく、氷山と海氷がまばらに散在する環境であった（図 2-4）。海氷の量は調査期間の進行とともに減少し、1 月中旬にはほぼ消失していた（図 2-5）。アデリーペンギンはコロニー前の海岸から泳いで採餌場所へ移動し、自由に潜水することが可能であった。

2-3-2 データの取得状況

袋浦では、データロガーを 27 個体に装着し全て回収に成功した。水くぐり浦では、22 個体に装着し 21 個体から回収した（1 個体は再捕獲できず）が、そのうち 1 個の AXY-Depth は動作不良によりデータのダウンロードに失敗したため、潜水深度については 20 個体分のデータセットとなった。装着期間の平均は 13.5 ± 5.0 日間であった。

GPS ロガーによる位置情報からは、合計 504 回の採餌トリップ（袋浦：251 回、水くぐり浦：253 回）を含む移動軌跡が得られた。また、潜水深度ロガーには、合計 140099 回の潜水（袋浦：74988 回、水くぐり浦：65111 回）が記録されていた。

2-3-3 採餌トリップの概要

採餌トリップのトリップ長、各トリップにおけるコロニーからの最大距離、潜水深度を示す（表 2-1）。いずれもコロニー間で有意な差はなかった。潜水深度については、2 つのコロニーの採餌のコアエリア（UD の 50% エリア）が重

なる海域で行われた潜水に限定した場合でも、コロニー間で有意な差はなかった。また、潜水が行われた時刻にもコロニー間で有意な差はなかった。

2-3-4 採餌場所の空間分布

GPS ロガーから得た採餌トリップの移動軌跡によると、2つのコロニーの個体は主にコロニーの南西の海域を利用していた(図 2-6)。シミュレーションとの比較に使用する往路のみのトラックでもその傾向は変わらなかった(図 2-7(a))。UD の 95%エリアは、袋浦のエリアの 67%が水くぐり浦のエリアに重なり、水くぐり浦のエリアの 71%が袋浦のエリアに重なっていた。採餌のコアエリアを表す UD の 50%エリアは、袋浦のエリアの 53%が水くぐり浦のエリアに重なり、水くぐり浦のエリアの 51%が袋浦のエリアに重なっていた。UD の 95%エリアの面積は、袋浦で 141km²、水くぐり浦で 173km²であった。

袋浦の南側および水くぐり浦の北西側の海域の一部は両方のコロニーから到達しうる距離に位置しているにもかかわらず、それぞれ近いコロニーの個体群によってほぼ排他的に利用されていた。コロニー間での海域の利用率の差を見るため、2つのコロニーの UD の差分をとりプロットした(図 2-7(b))。UD の差分が 0、すなわち両コロニーの個体が等しい確率で利用する海域を表す境界線は、コロニーの中間点から沖合へ 5km ほどの地点から袋浦側へ屈曲し、南へ延びていた。

2-3-5 シミュレーションの結果

ランダムウォークによるシミュレーション結果の一例(1回のシミュレーションによる結果)を示す(図 2-7(c))。生成されたトラックは2つのコロニー

から海へ向かって全方向にほぼ均一に広がっていた。UD の 95%エリアは、袋浦のエリアの 88%が水くぐり浦のエリアに重なり、水くぐり浦のエリアの 79%が袋浦のエリアに重なっていた。採餌のコアエリアを表す UD の 50%エリアは、袋浦のエリアの 63%が水くぐり浦のエリアに重なり、水くぐり浦のエリアの 61%が袋浦のエリアに重なっていた。これらの値はいずれも現実の GPS トラックから得た値よりも大きかった。

いずれかのコロニーの個体群が排他的に利用しているように見える海域はなかった。2つのコロニーの UD の差分のプロットでは、UD の差分が 0、すなわち両コロニーの個体が等しい確率で利用する海域を意味する境界線はコロニーの中間点から直線的に沖合へ延びており（図 2-7(d)）、後背地モデルによる予測に近い結果であった。

2-3-6 現実とシミュレーションでのオーバーラップ指標の比較

採餌行動圏のコロニー間での重なり具合を表すオーバーラップ指標は、全ての種類の指標で、現実の GPS トラックから得た値がシミュレーションによる値よりも統計的に有意に小さかった（図 2-8）。特に UD の全域の確率分布を考慮する指標である UDOI において、現実の値とシミュレーションによる値との差が最も大きかった。

2-4 考察

2-4-1 現実のオーバーラップ指標がシミュレーションよりも小さい理由

本章では、野外調査により得たアデリーペンギンの採餌トリップの GPS トラ

ックと、ランダムウォークによるシミュレーションで生成した仮想的なトラックのそれぞれについて、コロニー間での採餌行動圏の重なりを表すオーバーラップ指標を算出して比較した。その結果、GPSトラックから得た現実のオーバーラップ指標は、シミュレーションによる指標よりも統計的に有意に小さかった。この結果は現実のアデリーペンギンの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ており、相手コロニーの存在がアデリーペンギンの動きに影響しているものと考えられる。

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った。特に、水くぐり浦のUDの50%エリアが部分的に袋浦のUDの95%エリアの範囲外に出ており(図2-7(a)、水くぐり浦の北西の海域)、こうしたシミュレーションでは見られないコロニー固有の採餌エリアの存在がオーバーラップ指標の低下に寄与している。一般に、アデリーペンギンは海で縄張りをもって他個体を排除することはないが、各個体が相手側のコロニーの場所に関する情報を持ち、その付近の通過を避けるように動くならば、結果的にコロニー固有の採餌エリアが成立し、採餌行動圏の有意な分離につながるであろう。同様のメカニズムによるものと考えられる採餌行動圏のコロニー間分離がシロカツオドリ (*Morus bassanus*) において報告されている (Wakefield et al. 2013)。

2-4-2 コロニーサイズが小さくても有意な分離が見られた理由

Wakefieldら(2013)は、Cairns(1989)の後背地モデルにコロニーの個体数の効果を加味した密度依存型後背地モデル(density-dependent hinterland model)を提唱した。このモデルによれば、コロニーサイズが大きいほど採餌

行動圏が広く、またコロニー周辺での個体密度が高くなり餌資源を巡る種内競争が激しくなるため、採餌行動圏のコロニー間分離が起りやすいことが予想される。本研究で調査したコロニーは小規模であるが、採餌行動圏がコロニー間で有意に分離していた。この理由として考えられるのは、まずコロニー間距離 (2km) が採餌トリップにおけるコロニーからの最大到達距離 (袋浦：8.2±3.9km、水くぐり浦：9.1±4.2km) よりも十分に小さいため、採餌行動圏が十分に重なり得たことである。さらに、本調査地のアデリーペンギンは多くの飛翔性海鳥と比べても、あるいは同じアデリーペンギンの他の繁殖地と比べても採餌レンジが短いことから、コロニーサイズが小さくともコロニー近傍での個体密度が高く、種内競争を回避する必要性が高いことが採餌行動圏のコロニー間分離につながったと考えられる。

一般に海鳥では、競争が激しい海域では餌が不足することにより採餌効率が低下するため、それを回避するための採餌戦略が重要となる。例えば、近縁の2種の海鳥が同所的に生息している場合には、異種間での形態学的・生理学的な差異を背景として、採餌のニッチは餌の種類 (Volkman et al. 1980)、採餌の時刻 (Wilson 2010)、潜水深度 (Mori & Boyd 2004, Cimino et al. 2016)、潜水場所 (Kokubun et al. 2010)、繁殖時期 (Trivelpiece et al. 1987, Clewlow et al. 2019) といった様々な形で分化しうるが、本研究ではコロニー間でこのようなニッチ分離は見られなかった。2つのコロニーの同種個体群同士は近い潜水能力を持つため、競争を緩和するための戦略としては採餌場所の空間的な分離がより重要であると考えられる。

2-4-3 相対的に大きなコロニーと小さなコロニーとの関係

Ashmole (1963)は、コロニーで繁殖している海鳥が周辺海域の餌資源を消費する結果として、資源量が低下した（あるいは、少なくとも資源へのアクセスの可能性が低下した）ハロー（halo）と呼ばれる海域がコロニーの周囲に形成されることを予測した。このモデルは海鳥の繁殖地周辺で魚の現存量を潜水調査した研究によって支持されている（Birt et al. 1987）。コロニーサイズが大きければ大きいほど周辺海域における採餌強度は高くなり、結果としてハローのサイズも大きくなる（Gaston et al. 2007, Jovani et al. 2016）。大きなハローを持つと考えられるアデリーペンギンの大規模なコロニーでは、採餌トリップにおけるエネルギー消費が大きいことが知られている（Ballance et al. 2009）。そのような大きなハローが、コロニーサイズがより小さな別のコロニーの採餌場所と重なった場合には、小さなコロニーの個体にとっては資源量が低下した大きなハローのある方角を避けて採餌することが適応的となる。その結果として、小さなコロニーの個体の採餌行動圏は大きなコロニーと反対方向にシフトすることが予測される。

本章の結果はこの予測を支持している。2つのコロニーのUDの差分のプロット（図 2-7(b)）では、UDが等しい海域を示す境界線が南へと屈曲し、袋浦側に近づいており、水くぐり浦の採餌行動圏が袋浦の採餌行動圏との中間のラインを超えて侵入していることを示している。この結果は後背地モデル（Cairns 1989）からは導かれず、コロニーサイズの効果を加味した密度依存型後背地モデル（Wakefield et al. 2013）によって説明可能となる個体分布である。すなわち、この結果はコロニーサイズの差に起因するものと考えられ、相対的に大きなコロニー（水くぐり浦）が小さなコロニー（袋浦）の採餌行動

圏に影響を及ぼしていることを示唆する。過去の研究では、ロス海の複数のコロニーで繁殖中のアデリーペンギンを VHF トラッキングで追跡した結果、より大きなコロニーの採餌行動圏が数十 km 離れた小さなコロニーの採餌行動圏に影響したことが報告されている (Ainley et al. 2004)。今回の結果はそれと同様の現象がより小さな空間スケールでも起こっていることを示唆している。

2 つのコロニーの採餌行動圏は主に南西方向に広がっており、コロニーよりも北側ではほとんど採餌していなかった。その理由として考えられるのは、より大きなもう一つのコロニー、ルンパの存在である。ルンパは袋浦および水くぐり浦の北西に約 12km に位置している (図 2-1)。袋浦および水くぐり浦の調査個体による 504 の採餌トリップのうち 103 トリップ (20%) でコロニーからの最大距離が 12km を超えていたことから、ルンパの周辺海域は袋浦と水くぐり浦の潜在的な採餌行動圏の範囲内にあると言えるが、実際にルンパの周辺海域へ到達した個体はなかった。ルンパはこの地域で最大のコロニー (約 1200 ペア) であるため、相対的に小さな袋浦や水くぐり浦の個体はルンパの付近を避けるように移動している可能性がある。

2-4-4 手法の妥当性

本章の解析では、GPS ロガーから得たトラックのうち、コロニーから海上の最遠点に至る片道のトラックだけを用いて UD を導出し、オーバーラップ指標を計算した。この理由は、シミュレーションによるトラック (コロニーから海上へ至る片道) との比較にあたってデータセットを対応させる必要があるためである。この方法で得たオーバーラップ指標がアデリーペンギンの採餌強度の空間分布を適切に反映していることを確認するために、採餌トリップの往路お

よび復路における深度 20m を超える全ての潜水地点を用いて同様の手順によりオーバーラップ指標を算出した。この 20m 以深の潜水では、本章の研究と同時に行われた調査においてアデリーペンギンの頭部の体に対する相対的な加速度により検出された捕食イベントのうち 91%をカバーすることがわかっている (Y. Y. Watanabe 未発表データ)。その結果得られたオーバーラップ指標は、片道だけのトラックから算出したオーバーラップ指標に近い値であった (図 2-8、破線矢印)。これにより本章の解析でシミュレーションとの比較に用いたオーバーラップ指標が妥当であることが確認された。

2-5 第 2 章のまとめ

- ・ 南極の昭和基地付近に生息するアデリーペンギンを対象として、近接した 2 つのコロニーの採餌行動を GPS ロガーおよび潜水深度ロガーを用いて調べた。コロニー周辺には定着氷が存在せず、ペンギンが遊泳により自由に移動可能な環境であった。
- ・ 採餌トリップのトリップ長、コロニーからの最大距離、潜水深度にはコロニー間で有意な差がなかった。
- ・ 2 つのコロニーの採餌行動圏は一見すると重なりが大きく、カーネル密度推定による空間の利用分布 (UD: Utilization Distribution) の 95% エリアや 50% エリアの半分以上が重なっていた。
- ・ しかし、ランダムウォークによるシミュレーションで生成したトラックを帰無モデルとして比較すると、現実のオーバーラップ指標は統計的に有意に小さく、採餌行動圏のコロニー間分離の存在を強く示唆した。
- ・ 2 つのコロニーの UD の差分が 0、すなわち両コロニーの個体が等しい確

率で利用する海域を表す境界線は、袋浦側へ屈曲していた。このことは、
相対的に大きなコロニーが小さなコロニーの採餌行動圏に対してより強
い影響を与えている可能性を示唆した。

2-6 図表

表 2-1. 2016/17 年における採餌トリップ長、コロニーからの最大距離、潜水深度のコロニー間比較。潜水深度については、両コロニーの UD の 50% エリアが重なる領域で行われた潜水だけの値も併記する。検定は一般化線形混合モデルおよび尤度比検定による。

	袋浦	水くぐり浦	<i>P</i>
トリップ長 (h)	13.1 ± 7.3	14.7 ± 6.2	0.41
コロニーからの最大距離 (km)	8.20 ± 3.93	9.11 ± 4.24	0.57
最大潜水深度 (m)			
全潜水	15.7 ± 20.6	18.8 ± 23.3	0.054
UD の 50% エリアの重複領域のみ	17.5 ± 22.4	24.1 ± 25.2	0.12

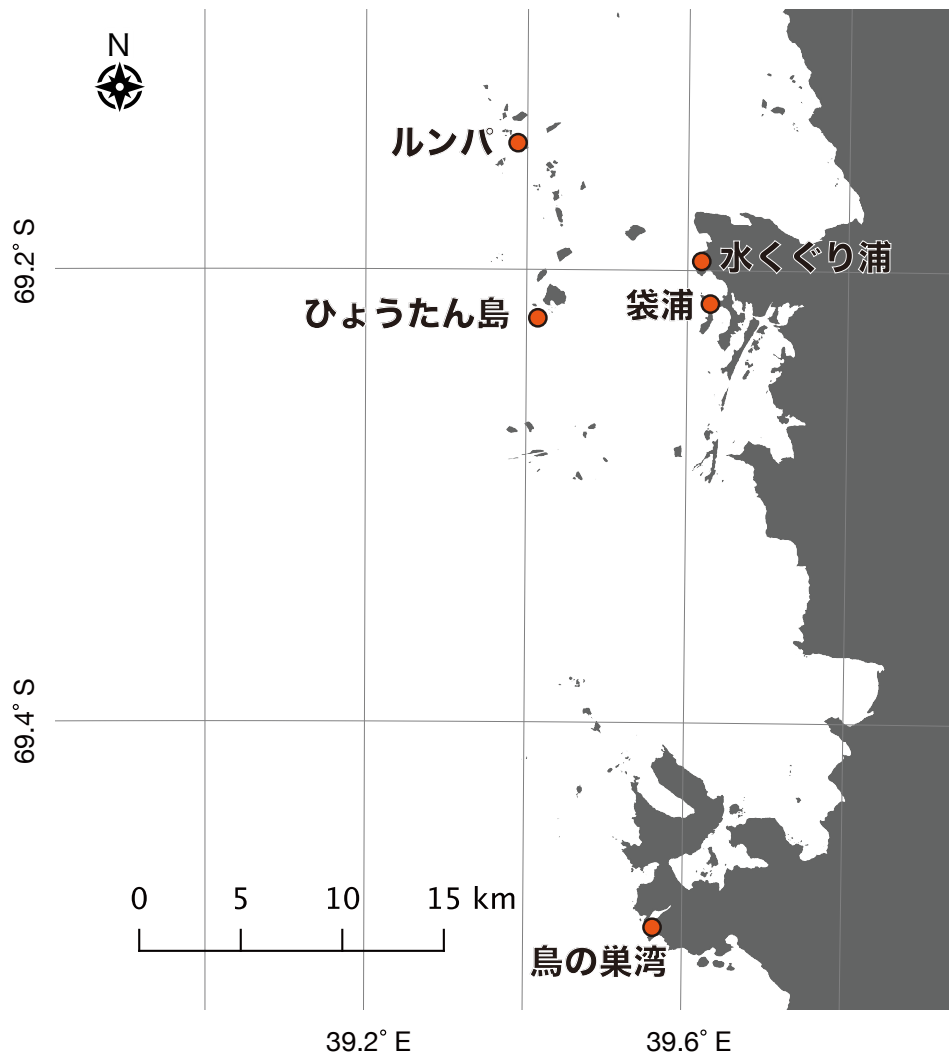
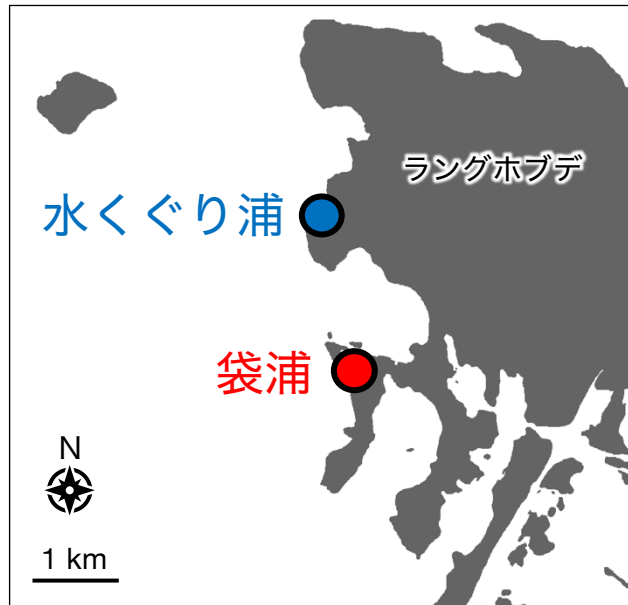


図 2-1. 南極リュツォ・ホルム湾 ラングホブデ付近のアデリーペンギン繁殖地



2017年1月 ドローンにより標高約500mから撮影

図 2-2. 野外調査を実施した袋浦コロニーと水くぐり浦コロニーの位置関係

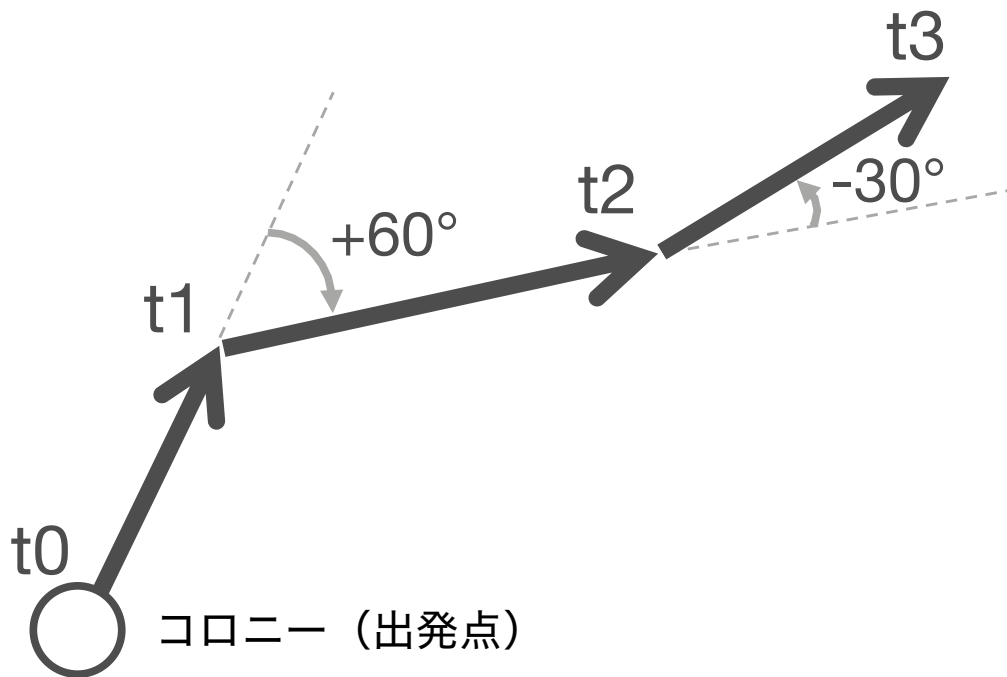
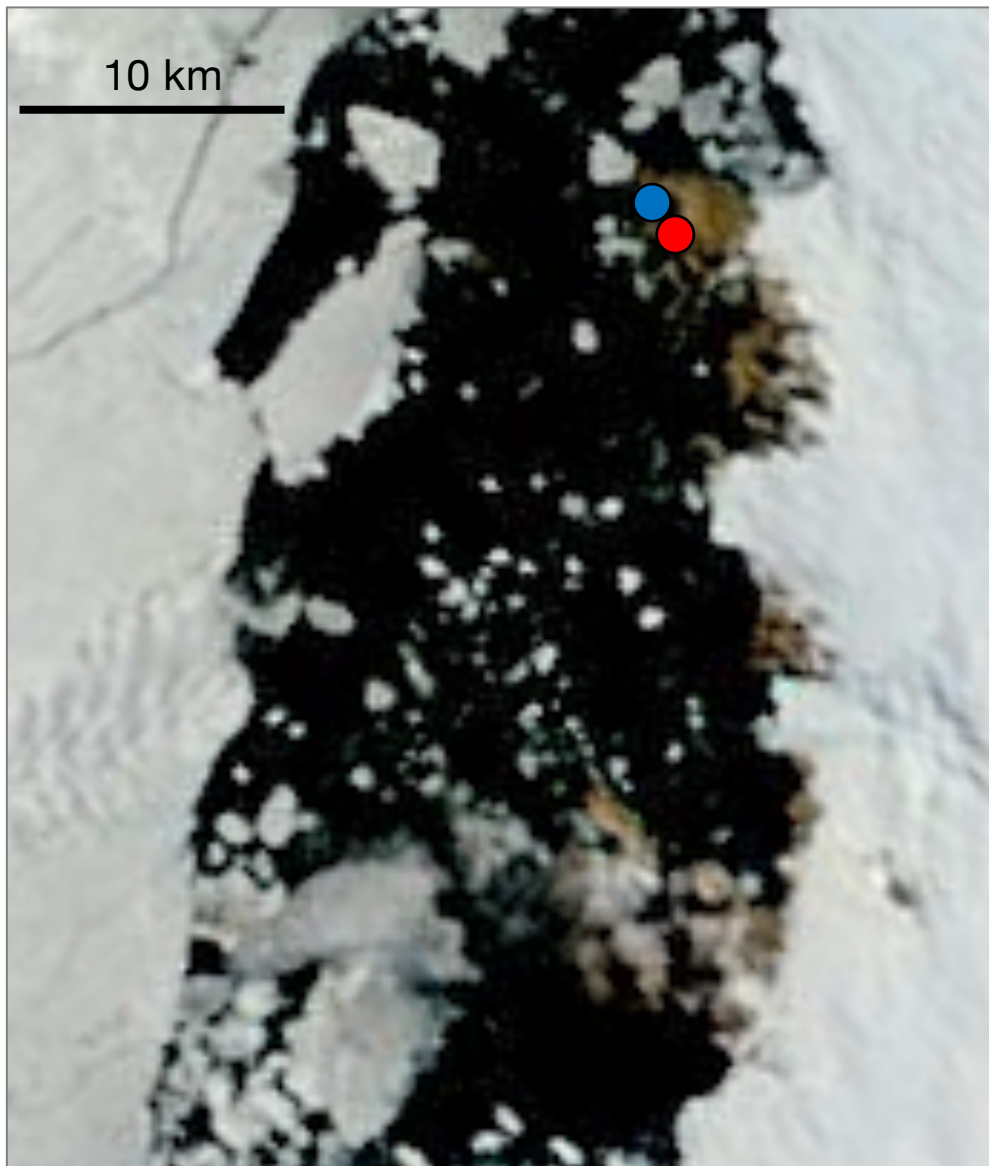


図 2-3. ランダムウォークによるシミュレーションの概略。コロニーを出発点とし、ステップ ($t_0 \rightarrow t_1 \rightarrow t_2 \dots$) 毎に移動距離 (Step length) だけ進み、回転角度 (Turn angle) だけ変針する。



2017年1月 MODIS 衛星

図 2-4. 2016/17 年における調査地周辺の海水状況。青丸が水くぐり浦、赤丸が袋浦コロニー。

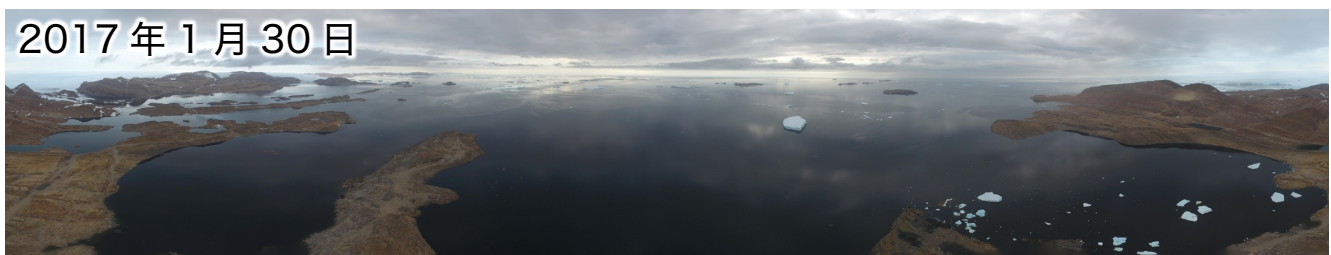
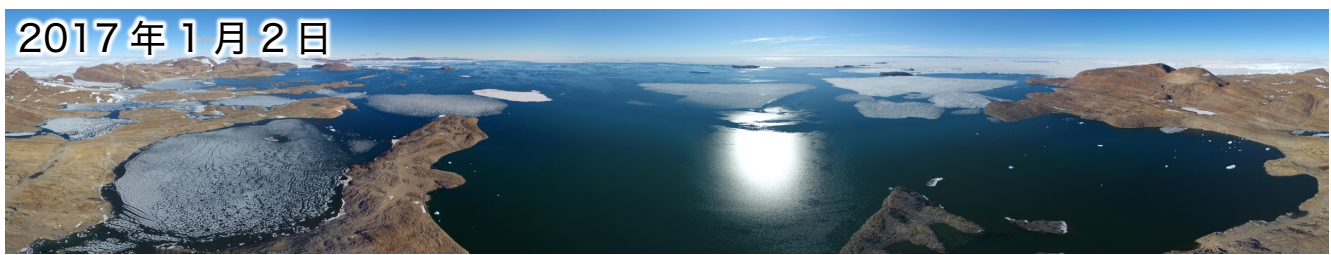


図 2-5. 調査地付近における 2017 年 1 月中の海水状況の変化（ドローンにより標高約 500m から撮影）

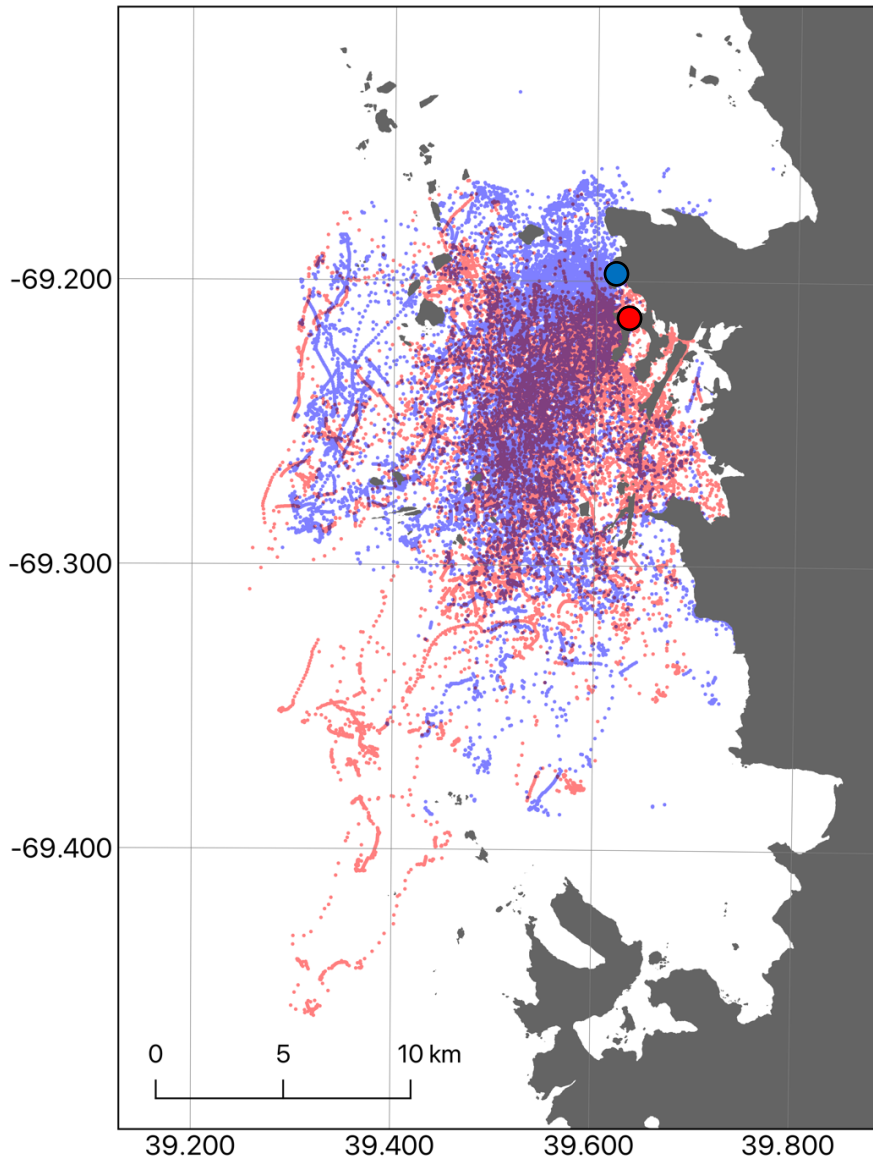


図 2-6. 2016/17 年に GPS ロガーにより記録された、袋浦（赤色）および水くぐり浦（青色）コロニーの全調査個体の採餌トリップ中の移動軌跡

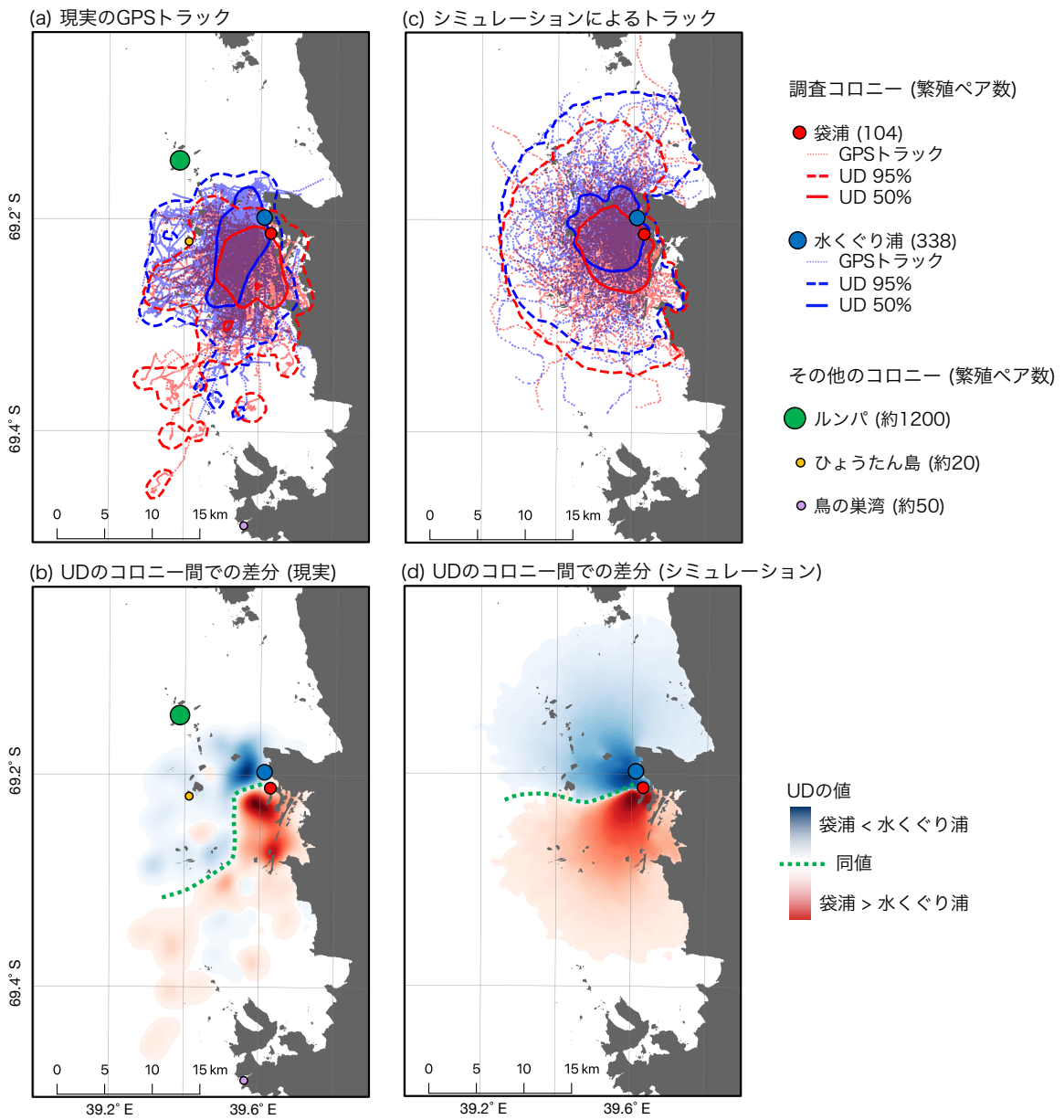


図 2-7. (a)採餌トリップにおけるコロニーから最遠点までの片道の GPS トラック、(b)UD のコロニー間での差分、(c)ランダムウォークによるシミュレーションで生成されたトラック (シミュレーション 1 回分の例)、(d)UD のコロニー間での差分 (シミュレーション)

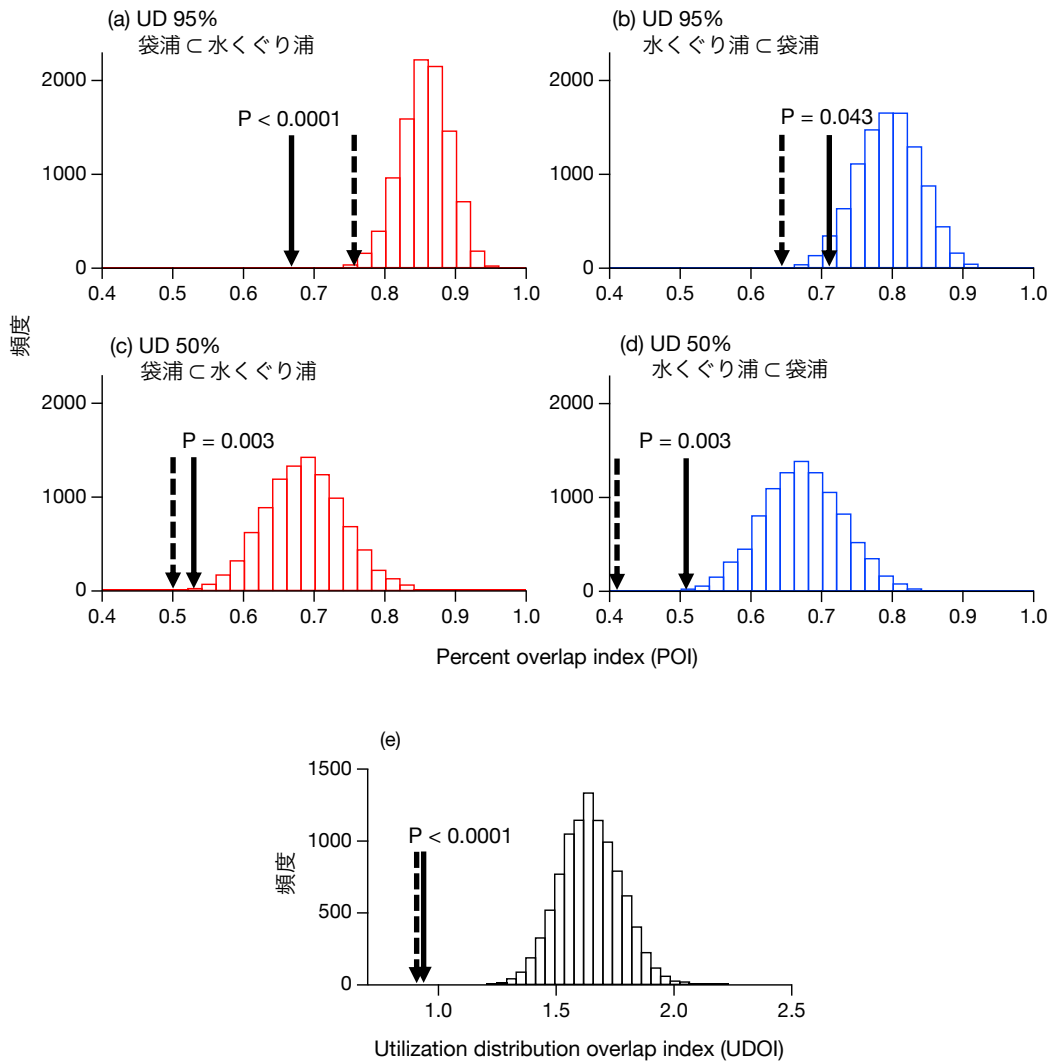


図 2-8. 10000 回のシミュレーションにより得たトラックに対して計算したコロニー間のオーバーラップ指標の頻度分布。UD の 95% エリア (a)(b) および 50% エリア (c)(d) の重なり (POI) と、UDO (e)。現実のトラックの指標を実線矢印で示す。P 値はシミュレーションによる指標のうち現実の指標よりも小さいものの割合を表す。採餌トリップの往路および復路における深度 20m を超える全ての潜水地点により計算した指標を破線矢印で示す。

第3章 海水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

3-1 背景と目的

海鳥の採餌行動圏のコロニー間分離は、限られた餌資源を巡る種内競争により説明される現象である (Cairns 1989, Wakefield et al. 2013)。採餌行動圏のコロニー間分離の度合いに影響を及ぼす要因として、コロニーサイズやコロニー間距離が重要であると考えられている。一般に、コロニーサイズが大きくコロニー間距離が短いほどコロニー間分離の度合いが大きくなることが予想される (Bolton et al. 2019)。一方、餌資源の分布パターンも種内競争を通じてコロニー間分離の度合いに影響すると考えられるが (Bolton et al. 2019)、これまで餌資源の分布パターンの影響を報告した研究はない。採餌行動圏のコロニー間分離に関する先行研究では複数年の観察に基づいて分離の変化を見た事例がほとんどないことや、海面下にある海鳥の餌資源の分布パターンの直接的な計測が困難であることが主な理由と考えられる。

東南極域のリュツォ・ホルム湾は夏でも定着氷に覆われている年が多い (Watanuki et al. 1993, 1997)。定着氷の存在はアデリーペンギンの採餌場所を潜水可能なリードやクラックへと物理的に制約し、結果として定着氷に覆われた場所では海水下の餌資源の利用可能性がゼロとなる。こうした餌資源 (採餌可能な場所) の分布パターンの変化は、採餌行動圏のコロニー間分離に大きな影響を及ぼすことが予想される。また、定着氷の存在はペンギンの移動手段を遊泳から歩行へシフトさせ、移動コストを増加させる (Watanabe et al.

2020)。このような餌資源の分布パターンや移動コストの変化は採餌行動圏を狭める効果をもたらすが、その結果としてコロニー近傍における個体密度が高まれば、採餌行動圏のコロニー間分離の度合いにも影響を及ぼすことが予想される。

そこで本章では、コロニー周辺が夏期間を通じて定着氷に覆われたままであった 2018/19 年の野外調査の結果を、定着氷が存在しなかった 2016/17 年の結果と対比させ、定着氷の分布状況が異なる 2 年間でのペンギンの採餌行動を比較することにより、海水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を明らかにすることを目的とする。なお、採餌場所がリードやクラックに限定された環境下では、第 2 章で用いたペンギンが海域を自由に移動し採餌できることを前提としたランダムウォークによるシミュレーションは適切ではない。このため本章では、ペンギンが潜水した地点に対するシミュレーションを行う。このシミュレーションの結果を帰無モデルとし、GPS ロガーおよび潜水深度ロガーから得た現実の潜水地点と比較することによって、採餌行動圏のコロニー間分離について詳細に解析する。また、採餌行動圏のコロニー間分離の年変化とともに、各個体が経験する種内競争の度合いがどう変わるのかを明らかにするため、個体毎に採餌行動圏が他個体（同一コロニー内の他個体および、別コロニーの個体）とどの程度オーバーラップしているか計算することにより、種内競争を定量化する。本章では、以上のような解析を行うことによって、第 2 章で詳しく考察した 2 つのコロニー間の競争の議論を、同一コロニー内の他個体との競争を含めた議論へと拡張することを試みる。

3-2 方法

3-2-1 調査地・期間

調査地は第2章と同じ袋浦および水くぐり浦のコロニーであるため、ここでは説明を省略する。調査は、第2章の調査と同様に育雛期中でもガード期の途中からクレイシ期の初めにあたる、2018年12月下旬から2019年1月中旬にかけて実施した。

3-2-2 データロガーによる行動調査

第2章で述べた調査方法と同様であるが、使用したデータロガーのモデルが一部異なる。GPS ロガーは CatLog2 1000mAh battery (Catnip Technologies, Hong Kong; 20 × 37 × 62 mm, 36 g)を使用した。潜水深度ロガーは BLS-D3GT (Biologging Solutions, Japan; 16 mm diameter × 55 mm, 23.5 g)、TDR-Mk9 (Wildlife Computer, USA; 67.5 × 12.5 × 12 mm, 28 g)、UME-DT (Little Leonardo, Japan; 15 mm diameter × 50 mm, 19 g)のいずれかを使用した。装着個体数は袋浦で18個体、水くぐり浦で22個体であった。

3-2-3 データ解析

回収した GPS ロガーに記録された位置情報データを第2章と同様の手順により解析し、UD やオーバーラップ指標を算出した。ただし、採餌トリップの開始および終了は、コロニーからの距離が最初に100mを超えた点から帰巢前に最後に100mを超えた点までとして定義し、トリップ長が30分間を超えるもののみを採餌トリップとして扱った。また、潜水を定義するための基準とな

る深度は、使用した潜水深度ロガーのセンサーの精度の関係から 3m とした。

3-2-4 シミュレーション

第 2 章では GPS ロガーから得たトラックと比較する対象として、コロニーから海上へと至るトラックをランダムウォークにより生成した。この方法は、定着氷が存在せずペンギンが全ての海域を自由に移動し採餌することが可能であった 2016/17 年の環境を前提としている。したがって、コロニー周辺の海域が定着氷に覆われた 2018/19 年のデータセットに同じ手法をそのまま適用することは適切ではないため、海水状況に即した新しいシミュレーションを行った。

具体的には、まずこの年に記録された全ての潜水地点をコロニーを区別せずにプールし、そのデータセットを潜水可能地点、あるいは潜水に利用された実績のある地点の分布として扱った (図 3-1)。この際、調査個体数はコロニー間で差があり、さらに調査個体毎の潜水数にもばらつきがあるため、それらの偏りを補正した。また、水くぐり浦のコロニーサイズが袋浦の約 3 倍であることを考慮し (袋浦：205 個体、水くぐり浦：625 個体、それぞれ 2019 年 1 月 5 日および同月 3 日に撮影した写真からカウント)、水くぐり浦の個体により行われた潜水の回数を 3 倍する補正をおこなった。次に、各調査個体により記録された全ての潜水について、コロニーからの距離を考慮してそれと同程度の距離 (厳密に同一距離とすると現実の潜水地点以外を選択できなくなると考え、 $\pm 10\%$ の差を許容した) に存在する潜水可能地点を前述した分布からランダムに選出した。つまり、各個体についてコロニーから潜水地点までの距離の頻度分布を変えずに、方角に関して現実の利用頻度を反映させつつ、仮想的な潜水

地点をランダムに選択した。

この方法は潜水地点のみをシミュレートするため、その地点間の移動のトラックやコロニーとの往復のトラックを生成するものではない。したがって、地点間の移動距離が必ずしも現実のデータセットと同等にならない。このことは移動に要する時間やエネルギーといったコストの面から見てシミュレーション上の問題となり得るが、本研究ではデータロガーを長期間装着することで1個体から多数(10.2±4.1回)のトリップをカバーするトラックを得ているため、各トリップにおいてシミュレートされた潜水地点を互いに距離が近いもの同士である程度のまとまりで訪れているものとみなせば、現実の採餌トリップの状況に近いと考えることができる。

3-2-5 オーバーラップ指標

第2章では採餌行動圏のコロニー間での重なりを定量化するために、指標として以下のUDOIを用いた(Fieberg & Kochanny 2005、式(7))。

$$UDOI = A_{1,2} \iint_{-\infty-\infty}^{\infty\infty} UD_1(x,y) \times UD_2(x,y) dx dy \quad (1)$$

$A_{1,2}$: 2個体のUDが重なっている領域の面積

$UD_1(x,y)$: 個体1のセル(x,y)におけるUDの値

$UD_2(x,y)$: 個体2のセル(x,y)におけるUDの値

(ただし第2章では個体ではなくコロニー単位のUDによりUDOIを算出)

UDOIは動物の行動圏の重なり指標として広く使われる指標であり、元に

なる UD のグリッドサイズに左右されないという利点を持つが、そのために計算式の中に 2 つの UD の重複面積 (例えば UD の 95% エリアが重なっている領域の面積など) を含む。このために 2 つの UD の面積が大きく異なる場合や UD が長い裾野を引く分布の場合には、計算結果の値が面積の項に大きく影響される特徴を持つ。このことは、本章で扱うような個体毎に分布のばらつきが大きい採餌行動圏の重なりを定量化する際には不適である。また、複数の指標の合計や平均値をとって競争の強度を議論することにも向いていない。そこで本章では、次の式で表される Lloyd の interspecies patchiness と呼ばれる指標の考え方を元にして、個体毎に他個体との採餌行動圏のオーバーラップ指標を算出した (Hurlbert 1978、式(6),(12))。

$$I_{xy} = n \sum_i (p_{xi} p_{yi}) \quad (2)$$

p_{xi} , p_{yi} : i 番目のニッチにおける種 x , 種 y の個体密度

n : ニッチの総数

この指標は元来は 2 種 (x および y) 間の生態学的ニッチのオーバーラップを計ることを目的としており、種間における混み合い度または遭遇の確率として解釈される (Hurlbert 1978)。これを (2 種の代わりに) 2 個体の空間内でのオーバーラップを定量化するために用いると、UD を用いて次のように表される。

$$n \sum_{x,y} UD_1(x,y) \times UD_2(x,y) \quad (3)$$

$UD_1(x,y)$: 個体 1 のセル(x,y)における UD の値

$UD_2(x,y)$: 個体 2 のセル(x,y)における UD の値

n: セルの総数

ここでは平面上でグリッドにより区切られた UD の各セルが選択可能なニッチとして解釈される。n はそのセルの総数であるが、本研究では後述するように全調査個体でグリッドを固定しているために定数（東西方向 1401×南北方向 2001=2803401）となる。式(3)を UDOI(1)と比較すると、UDOI では $A_{1,2}$ (UD の重複領域の面積) という個体の組み合わせに依存する項が、式(3)では定数 n (セルの総数) に置き換わった形であり、それ以外の UD の乗算部分は同値である。そこで本章の解析では、個体の組み合わせに依らない定数である n を省略し、オーバーラップ指標として次式を用いた。

$$\text{Overlap Index} = \sum_{x,y} UD_1(x,y) \times UD_2(x,y) \quad (4)$$

結果的としてこの指標は UD という確率分布の積である。また、この指標はグリッドサイズに依存するため、ここでは全調査個体の行動範囲をカバーするエリアに 50m×50m の固定グリッドを設定した。すなわちこの指標は、50m×50m のグリッドで区切られたセルの中に 2 個体が同時に存在する確率を表しているものと解釈できる。

3-3 結果

3-3-1 海氷状況

2018/19 年は、コロニー周辺の海域は調査期間を通して定着氷に覆われていた (図 3-2)。アデリーペンギンは定着氷に所々存在するリードやクラックでのみ潜水することが可能な環境条件であった。

3-3-2 データの取得状況

袋浦では、データロガーを 18 個体に装着し、GPS ロガーは全て回収に成功したものの潜水深度ロガーは 1 個体で脱落しており、他 1 個体ではセンサーの故障によりデータが異常値を示したため、残り 16 個体分のデータセットを解析に使用した。水くぐり浦では、22 個体に装着して 17 個体から回収した (残り 5 個体のうち 2 個体は再捕獲できず、3 個体では GPS ロガーと潜水深度ロガーがともに脱落していた) が、そのうち 4 個の潜水深度ロガーではセンサーの故障によりデータが異常値を示したため、13 個体分のデータセットを解析に使用した。装着期間の平均は 14.3 ± 4.2 日間であった。

GPS ロガーによる位置情報からは、合計 386 回の採餌トリップ (袋浦 : 260 回、水くぐり浦 : 126 回) を含む移動軌跡が得られた。また、潜水深度ロガーには、合計 85031 回の潜水 (袋浦 : 49917 回、水くぐり浦 : 35114 回) が記録されていた。

3-3-3 採餌トリップの概要

採餌トリップのトリップ長、各トリップにおけるコロニーからの最大距離、

潜水深度を示す(表 3-1)。袋浦では水くぐり浦よりもトリップ長が有意に短く(袋浦: 12.7 ± 7.0 h、水くぐり浦: 16.1 ± 7.3 h、 $P < 0.05$, GLMM with LRT)、潜水深度が浅かったが(袋浦: 16.0 ± 11.1 m、水くぐり浦: 29.0 ± 22.1 m、 $P < 0.001$, GLMM with LRT)、コロニーからの最大距離に差はなかった。また、潜水が行われた時刻にもコロニー間で有意な差はなかった。

定着氷がなかった2016/17年(表 2-1)との比較では、トリップ長には大きな差がなかったにもかかわらず、トリップにおけるコロニーからの最大距離は約1/4に留まっていた。

3-3-4 潜水地点の空間分布

2018/19年は、2つのコロニーのペンギンの移動軌跡は明瞭に分離していた(図 3-3)。袋浦の個体の潜水地点はコロニー付近から小指岬にかけての岸沿いと、小指岬から南西に延びる細長いエリアを中心に多く分布していたのに対して、水くぐり浦の個体の潜水地点はコロニーから南西に延びる細長いエリアと、コロニーからラングホブデ北岬にかけての岸沿いに多く分布していた(図 3-4)。このうち細長いエリアは定着氷上に現れて比較的長期間持続したリードに対応すると考えられ、その一部は陸上から撮影した写真や衛星画像で確認された(図 3-5)。また岸沿いの潜水地点はタイドクラックでの採餌と考えられる。以上のように潜水地点の分布は潜水が可能な開放水面に限定され、2016/17年とは大きく異なる様相を呈しており、定着氷が存在することによる物理的な制約がはっきりと現れた。

潜水地点の分布から計算したUDの95%エリアはコロニー間での重なりが少なく、袋浦のエリアの24%が水くぐり浦のエリアに重なり、水くぐり浦のエ

リアの 13%が袋浦のエリアに重なっていた。採餌のコアエリアを表す UD の 50%エリアは、コロニー間で互いに重なりうる距離に位置しているにもかかわらず完全に分離しており、それぞれ近いコロニーの個体によってほぼ排他的に利用されていた。

UD の 95%エリアの面積は袋浦で 8.22km²、水くぐり浦で 14.7km²であり、定着水がなかった 2016/17 年の 1/10 以下であった。

3-3-5 シミュレーションの結果

潜水地点をコロニーからの距離を考慮しつつ現実の分布からランダムに選択したシミュレーションの結果を示す (図 3-6)。シミュレーション中での各個体の潜水地点はコロニー間で混在していた。UD の 95%エリアは広い範囲で重複しており、袋浦のエリアの 88%が水くぐり浦のエリアに重なり、水くぐり浦のエリアの 64%が袋浦のエリアに重なっていた。採餌のコアエリアを表す UD の 50%エリアは半分程度重複しており、袋浦のエリアの 55%が水くぐり浦のエリアに重なり、水くぐり浦のエリアの 55%が袋浦のエリアに重なっていた。この結果は、潜水地点がコロニー間でほぼ分離していた現実の分布とは大きく異なる。

次に、現実とシミュレーションの間での海域の利用分布の違いをコロニー毎に見ていく。まず袋浦では、シミュレーション上で多くの個体が利用する水くぐり浦沖のリードを現実の個体は全く利用していなかった (図 3-7)。一方、小指岬沖のリードの利用は現実の個体でより多く見られた。これらの 2つのリードは袋浦からの距離が同程度だが、利用頻度は現実とシミュレーションの間で対照的な結果であった。次に水くぐり浦では、シミュレーション上で多くの個

体が利用する袋浦に隣接する海域を現実の個体は全く利用していなかった（図 3-8）。

3-3-6 現実とシミュレーションでのオーバーラップ指標の比較

現実とシミュレーションのそれぞれの潜水地点の分布を元にして、潜水地点の個体間での重なりを定量化するため、オーバーラップ指標を算出した（図 3-9(a)(b)）。現実の潜水地点は、ほぼ同一コロニー内の個体同士だけで重なっており、異なるコロニー間の個体同士ではそれよりも一桁以上少ない重なりであった（袋浦コロニー内の平均：0.000568、水くぐり浦コロニー内の平均：0.000480、コロニー間の平均：0.0000155）。これに対してシミュレーションによる潜水地点では、コロニー内の重なりの方がコロニー間の重なりよりも大きい点が変わらないが、その差は小さかった（袋浦コロニー内の平均：0.000403、水くぐり浦コロニー内の平均：0.000424、コロニー間の平均：0.000308）。

上記のオーバーラップ指標は、調査個体同士の潜水地点の重なりを度合い、例えば袋浦の 1 個体から見た同じ袋浦の 1 個体や水くぐり浦の 1 個体との重なりを表している。これを元にして調査地にいるアデリーペンギンにとっての他個体との重なりを推定するには、オーバーラップ指標の平均値にコロニーサイズを乗じればよい。ここでは袋浦が 200 個体、水くぐり浦が 600 個体と仮定し、オーバーラップ指標に乗じた（図 3-9(c)(d)）。さらにこれを個体毎に合計することで、ある 1 個体にとっての（コロニー内とコロニー間を区別しない）他個体との採餌行動圏の重なりを求めた（図 3-10(a)(b)）。

次に、現実の指標とシミュレーションのオーバーラップ指標を比較するため、

両者を縦軸と横軸にとってプロットした (図 3-10(c))。袋浦では全ての個体でシミュレーションよりも現実の指標のほうが値が低かった。これに対して、水くぐり浦では 13 個体中 11 個体でシミュレーションと現実の指標が同程度で、2 個体 (Bird ID: M06, M13) ではシミュレーションよりも現実の指標が大幅に低かった。このうち M06 の潜水地点を現実とシミュレーションとで比較すると、シミュレーションではコロニー南西のクラックを中心に潜水地点が分布するのに対して、現実では 10 回のトリップの全てでコロニーの北にあるラングホブデ北岬の周辺だけで採餌していた (図 3-11)。図には示していないが、M13 についてもほぼ同様の採餌行動をとっていた。これら 2 個体のオーバーラップ指標は、採餌トリップ長およびコロニーからの最大距離との関係で見ても、それらが大きくなるほどオーバーラップ指標が小さくなるという水くぐり浦の他の個体の傾向からははずれて、最小の値であった (図 3-12)。

3-3-7 定着氷の有無とオーバーラップ指標の関係

本章でここまで述べてきた解析、すなわちシミュレーションからオーバーラップ指標による比較までの一連の手順を、定着氷がなかった 2016/17 年のデータセットに対しても同様に適用して、オーバーラップ指標を算出した (図 3-13)。その結果、2016/17 年のオーバーラップ指標 (袋浦個体: 0.0182 ± 0.00637 、水くぐり浦個体: 0.0183 ± 0.00427) は、2018/19 年のオーバーラップ指標 (袋浦個体: 0.123 ± 0.0170 、水くぐり浦個体: 0.295 ± 0.127) と比較しておよそ一桁小さく、定着氷がない年にはある年と比べて個体毎の採餌行動圏の重なりがはるかに小さいことが明らかになった。また 46 個体中 43 個体で現実の指標がシミュレーションよりも小さかった (図 3-13(c))。

以上の 2016/17 年および 2018/19 年における現実とシミュレーションのオーバーラップ指標を一覧で示す (図 3-14)。

3-4 考察

3-4-1 2018/19 年の採餌行動圏に明瞭なコロニー間分離が見られた理由

本章では、第 2 章と同じ調査地で同様の手法によりアデリーペンギンの行動調査を行ったが、その結果は大きく異なり、採餌行動圏の明瞭な分離が見いだされた (図 3-4)。この違いの原因となったのは定着氷の存在であると考えられる。コロニー周辺の海水分布はアデリーペンギンの採餌行動 (Watanuki et al. 1997, Widmann et al. 2015) や繁殖成績 (Emmerson & Southwell 2008, Ropert-Coudert et al. 2018) に対して大きな影響を及ぼすことが知られている。本研究の 2018/19 年の調査では、定着氷によってアデリーペンギンの採餌場所が潜水可能なリードやクラックへと制約され、餌資源 (採餌可能な場所) の分布パターンが 2016/17 年と比べて大きく変化した。また、ペンギンの移動が遊泳から歩行にシフトしたことで移動にかかるコストが増加し (Watanabe et al. 2020)、採餌レンジが短くなった。その結果、採餌場所における個体密度が高まり、他個体との競争を緩和する必要性が増したため、採餌行動圏のコロニー間分離につながったものと考えられる。

ただし、留意しなければならないのは、必ずしも個体が競争を回避するような特別な行動を取らなくとも、単に採餌行動圏の面積が狭まるだけでもコロニー間分離の度合いは大きくなる可能性があるという点である。したがって、2018/19 年に見られた採餌行動圏のコロニー間分離が有意かどうかを確かめ

るには、適切な帰無モデルとの比較が必要である。そこで本章では、採餌場所がリードやクラックに限定されるという前提のもと、潜水地点をランダムに選択するシミュレーションを行った。

3-4-2 現実とシミュレーションでの潜水地点の空間分布の違いとその理由

シミュレーションにより生成された潜水地点の空間分布は、個体間の相互作用を仮定しない、すなわち個体が種内競争を回避するような特別な行動をとらない場合に実現され得る海域利用のパターンである。現実の潜水地点をこのシミュレーション結果と比較することで、現実の個体による採餌場所選択の傾向を浮かび上がらせることができる。

まず袋浦では、シミュレーション上で多くの個体が利用する水くぐり浦沖のリードを現実の個体はほぼ利用していなかった(図 3-7)。このリードは水くぐり浦個体の主要な採餌場所の一つであり個体密度が高いことから、袋浦個体にとってこのリードの利用を避けることは水くぐり浦個体との種内競争の回避につながっていたと考えられる。一方、それとほぼ同距離にある小指岬沖のリードはシミュレーションよりも現実の袋浦個体のほうが多く利用していた。このリードは袋浦から見て水くぐり浦とは反対側に位置するため、相対的に種内競争が弱く好適な採餌場所だったのかもしれない。

次に水くぐり浦では、シミュレーション上で多くの個体が利用する袋浦に隣接した海域を現実の個体はほぼ利用していなかった(図 3-8)。この海域は袋浦個体の主要な採餌場所の一つであり個体密度が高いことから、水くぐり浦個体にとってこの海域の利用を避けることは袋浦個体との種内競争の回避につながっていたと考えられる。

以上の通り、現実のペンギンはシミュレーションと比較して、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、相手側のコロニーに近い場所は利用を避ける傾向があった。海鳥の採餌分布をハビタットモデルにより予測した研究において、他のコロニーに近いほどハビタットの好適性が低下する効果をモデルに組み込むと予測精度が向上したことが報告されている (Catry et al. 2013)。本研究の結果も、各個体が相手コロニー付近の高い個体密度が予想される場所での採餌を避けることによって、コロニー間での種内競争を回避していることを示唆している。

3-4-3 現実とシミュレーションでのオーバーラップ指標の比較と、コロニーサイズの効果

現実とシミュレーションのそれぞれの潜水地点の分布を元にして、潜水地点の個体間での重なりを定量化するためにオーバーラップ指標を算出したところ、その結果は袋浦と水くぐり浦で異なる傾向を示した。袋浦では全ての個体で現実の指標がシミュレーションよりも小さかったのに対して、水くぐり浦では 2 個体を除き現実とシミュレーションで同程度の指標であった (図 3-10(c))。前項では袋浦と水くぐり浦の個体がともにシミュレーションと比較して相手コロニーの主要な採餌場所を避けて採餌する傾向があることを示したが、現実とシミュレーションのオーバーラップ指標の差に、コロニー間で違いが現れたのはなぜだろうか。その理由として考えられるのは、コロニーサイズの違いである。水くぐり浦の個体数は袋浦の約 3 倍であるため、袋浦の個体が水くぐり浦の個体の採餌場所を回避した場合には採餌行動圏の重なりを低下させる効果が大きく、オーバーラップ指標が大きく低下する。しかし逆に水くぐり浦の個体が袋

浦の個体の採餌場所を回避した場合のオーバーラップ指標の低下は相対的に小さい。この違いは、第2章で考察した相対的に大きなコロニーが小さなコロニーの採餌行動圏により強い影響を与えるという結果と一致する。ロス海のアデリーペンギンでは、3つの小さなコロニーの採餌行動圏がより大きな1つのコロニーの採餌行動圏を避けるように分布することが報告されている (Ainley et al. 2004)。本研究の結果は、このコロニーサイズの差による採餌行動圏への非対称的な影響を定量的に明らかにした。

コロニーの北側で採餌していた水くぐり浦の2個体は、他の多くの個体と違う採餌場所を利用していたため、シミュレーションと比べてオーバーラップ指標が大幅に小さかった。なぜ他の個体は、そのように一見して有利に見える採餌戦略をとらないのだろうか。はっきりとした理由はわからないものの、第4章で後述するように本調査地のアデリーペンギンは年にかかわらずコロニーの南側を主な採餌場所とする傾向があることから、北西にあるさらに大規模なコロニーであるルンパの採餌行動圏が強く影響しているのかもしれない。

3-4-4 海水状況の年変動が採餌行動圏のコロニー間分離に及ぼす影響

個体毎の採餌行動圏のオーバーラップ指標を年間比較した結果をコロニー別に示す (図 3-14)。定着氷が存在した 2018/19 年の指標は、定着氷が存在しなかった 2016/17 年の指標と比較して極めて大きかった。定着氷の存在下では、個体は餌資源を巡る激しい種内競争にさらされることが定量的に明らかになり、競争を緩和する必要性から採餌行動圏のコロニー間分離の度合いが大きくなったものと考えられる。

以上の結果から、リュツォ・ホルム湾における海水状況の年変動は、アデリ

ーペンギンが利用する餌資源（採餌可能な場所）の分布パターンを変化させ、種内競争の程度の増減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度合いに影響する要因として、コロニーサイズやコロニー間距離が重視され、主として調査地間での比較によって採餌行動圏のコロニー間分離が議論されてきた（Bolton et al. 2019）。本研究の結果は、コロニーサイズやコロニー間距離が変化しない同一調査地であっても、餌資源の分布パターンが年変化すること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。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。

3-5 第3章のまとめ

- ・ 2018/19 年の定着氷が採餌海域を広く覆った環境条件では、アデリーペンギンの採餌行動圏は 2 つのコロニー間で明瞭に分離していた。定着氷により採餌場所が潜水可能なリードやクラックに限定されたため、採餌場所における個体密度が高まり、他個体との競争を緩和する必要性が増したことが採餌行動圏の明瞭なコロニー間分離につながったものと考えられる。
- ・ 個体間の相互作用がないものと仮定して、各個体の潜水地点に対して、コロニーからの距離を考慮しつつ現実の分布からランダムに選択するシミュレーションを行った。その結果を帰無モデルとして現実の潜水地点と

比較した。

- ・ その結果、現実のペンギンは、コロニーから見て利用可能な距離にある潜水地点であっても、相手側のコロニーに近く高い個体密度が予想される場合には利用を避ける傾向があった。
- ・ 個体毎に採餌行動圏のオーバーラップ指標を算出し、同一コロニー内の他個体との重なりと、相手コロニーの個体との重なりを定量化した。シミュレーションについても同様に定量化し、現実とシミュレーションの間でオーバーラップ指標を比較した。
- ・ その結果、袋浦では全ての個体でシミュレーションよりも現実のオーバーラップ指標のほうが値が低かったが、水くぐり浦では 13 個体中 11 個体で同程度で、2 個体ではシミュレーションよりも現実の指標が大幅に低かった。このようなコロニー差には、水くぐり浦の個体数が袋浦よりも約 3 倍多いというコロニーサイズの差が関係していると考えられる。
- ・ 定着氷が存在した 2018/19 年における個体毎の採餌行動圏のオーバーラップ指標は、定着氷が存在しなかった 2016/17 年における値と比較して顕著に大きかった。また両方の年に共通して、現実の指標の平均値はシミュレーションの値よりも小さかった。
- ・ 以上のことから、海水状況の年変動は、アデリーペンギンが利用する餌資源（採餌可能な場所）の分布パターンを変化させ、種内競争の程度の増減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。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。

3-6 図表

表 3-1. 2018/19 年における採餌トリップ長、コロニーからの最大距離、潜水深度のコロニー間比較。検定は一般化線形混合モデルおよび尤度比検定による。

	袋浦	水くぐり浦	<i>P</i>
トリップ長 (h)	12.7 ± 7.0	16.1 ± 7.3	<0.05
コロニーからの最大距離 (km)	1.76 ± 1.24	2.29 ± 2.22	0.097
最大潜水深度 (m)	16.0 ± 11.1	29.0 ± 22.1	<0.001

潜水地点をランダムに選択するシミュレーション

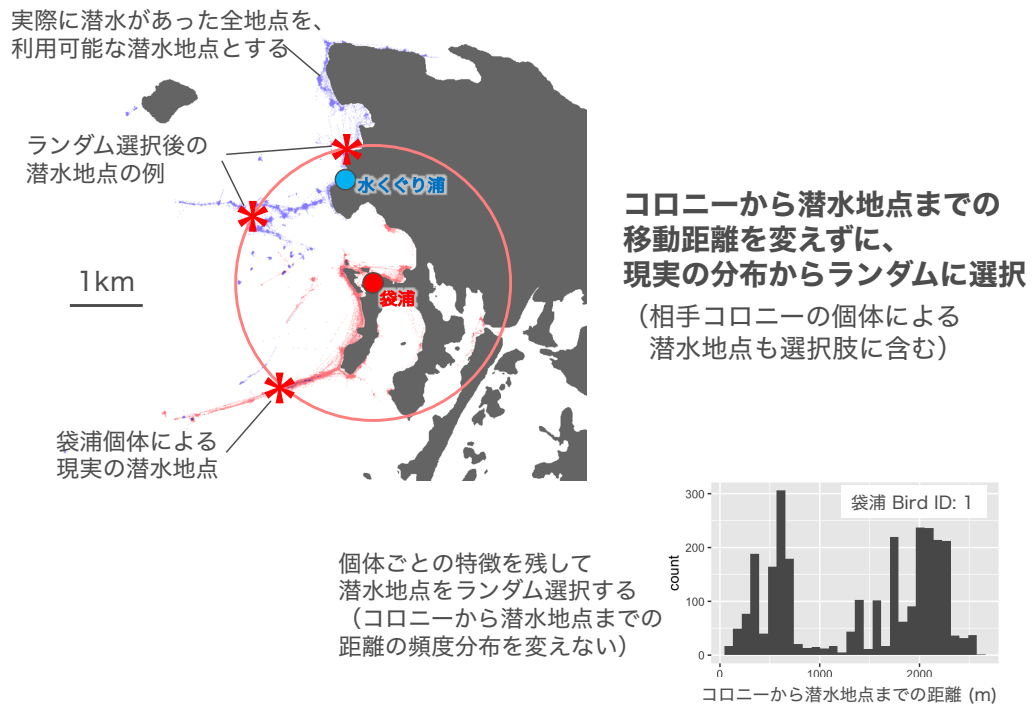
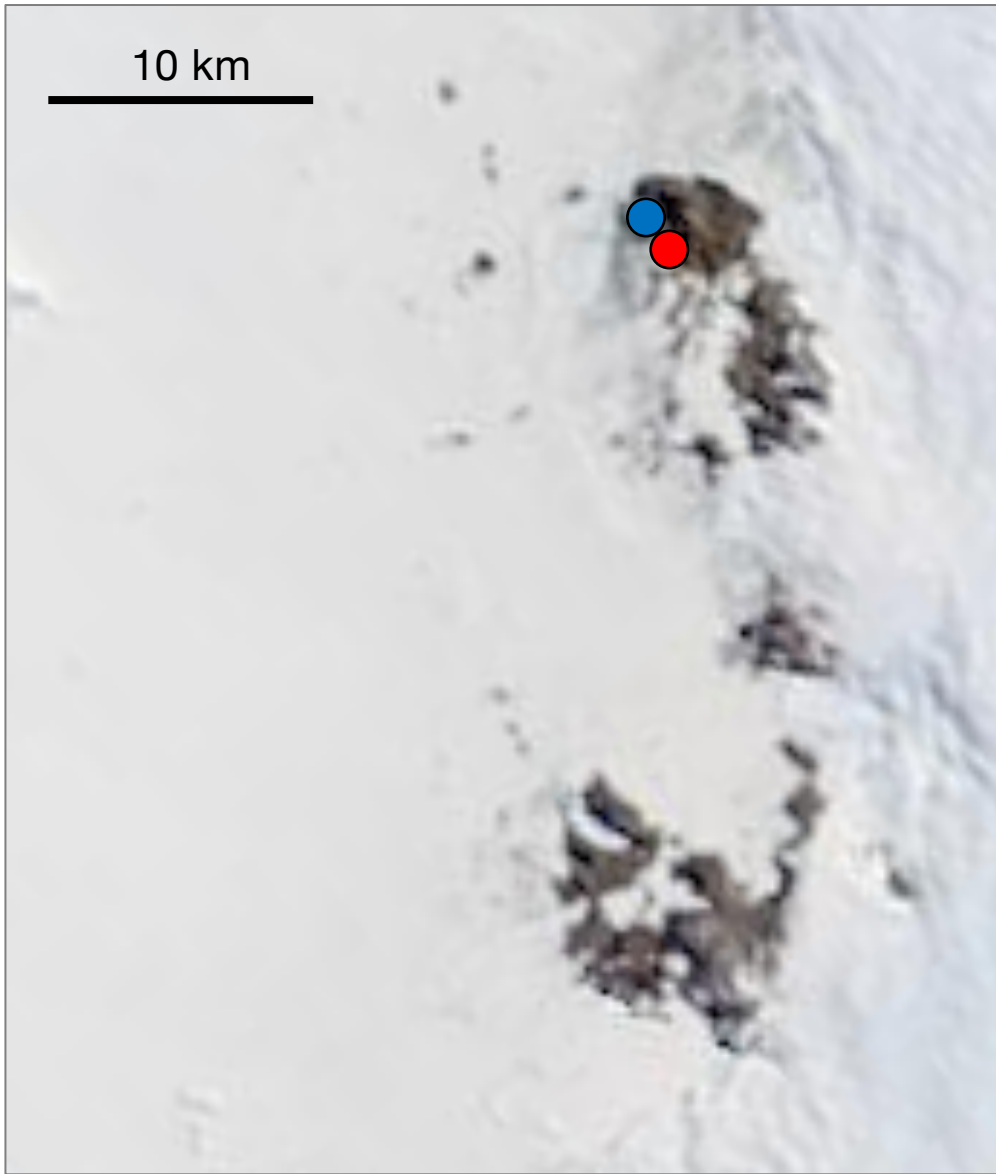


図 3-1.潜水地点のシミュレーション（コロニーからの距離を考慮しつつ、現実の分布からランダムに選択する）の概念



2019年1月 MODIS 衛星

図 3-2. 2018/19 年における調査地周辺の海水状況。青丸が水くぐり浦、赤丸が袋浦コロニー。

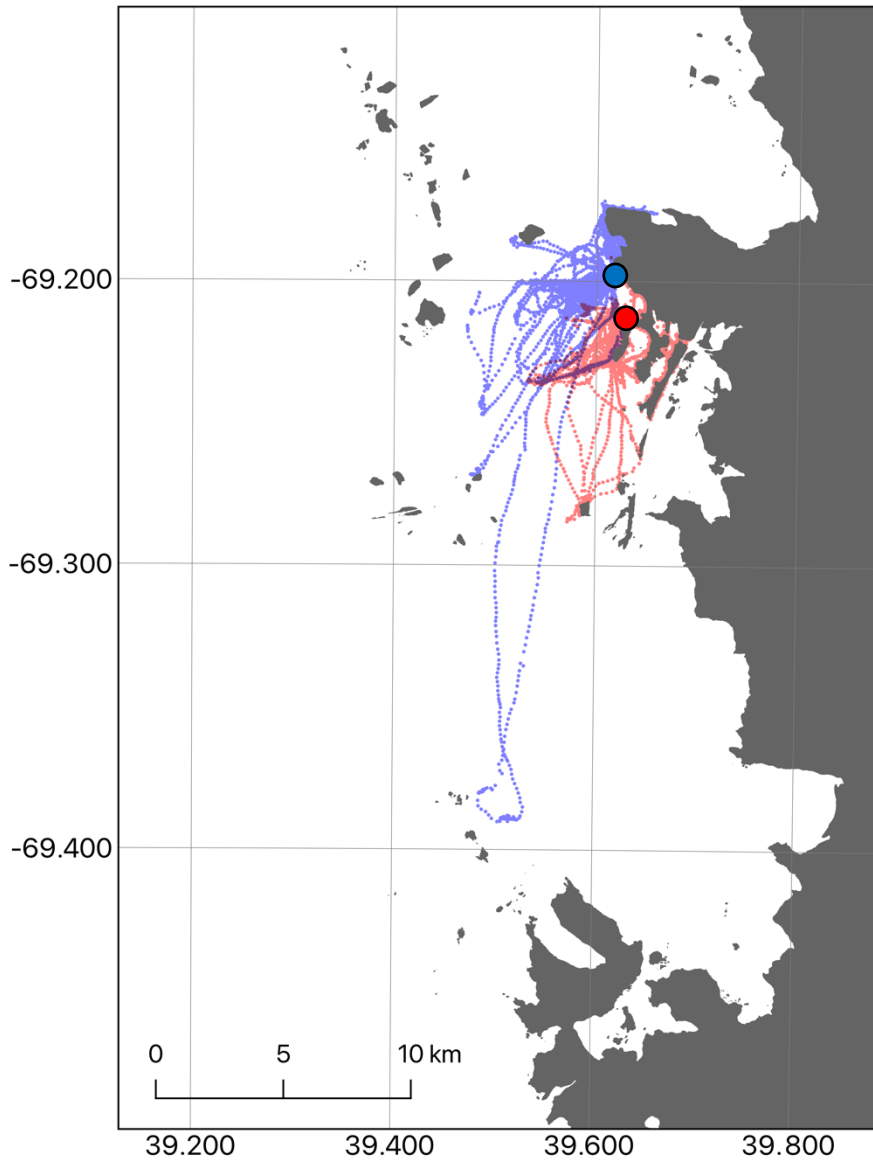


図 3-3. 2018/19 年に GPS ロガーにより記録された、袋浦（赤色）および水くぐり浦（青色）コロニーの全調査個体の採餌トリップ中の移動軌跡

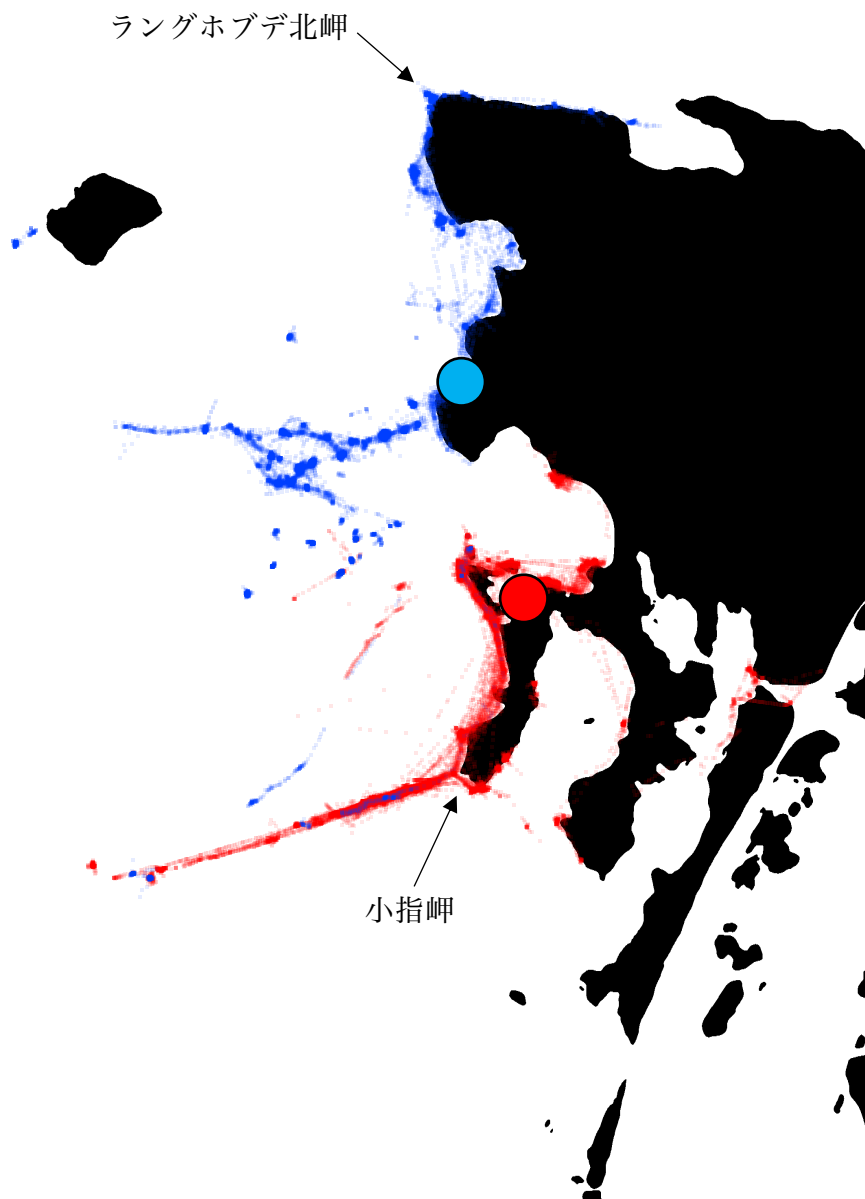


図 3-4. 2018/19 年に潜水深度ロガーにより記録された、袋浦（赤色）および水くぐり浦（青色）の全調査個体の採餌トリップ中の深度 3m 以上の潜水地点。本文中で言及した地点（ラングホブデ北岬および小指岬）の位置も併せて示す。

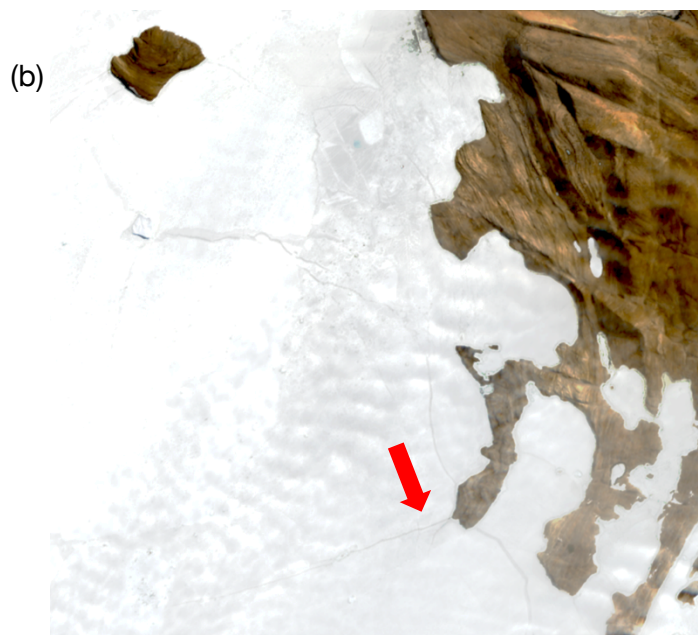
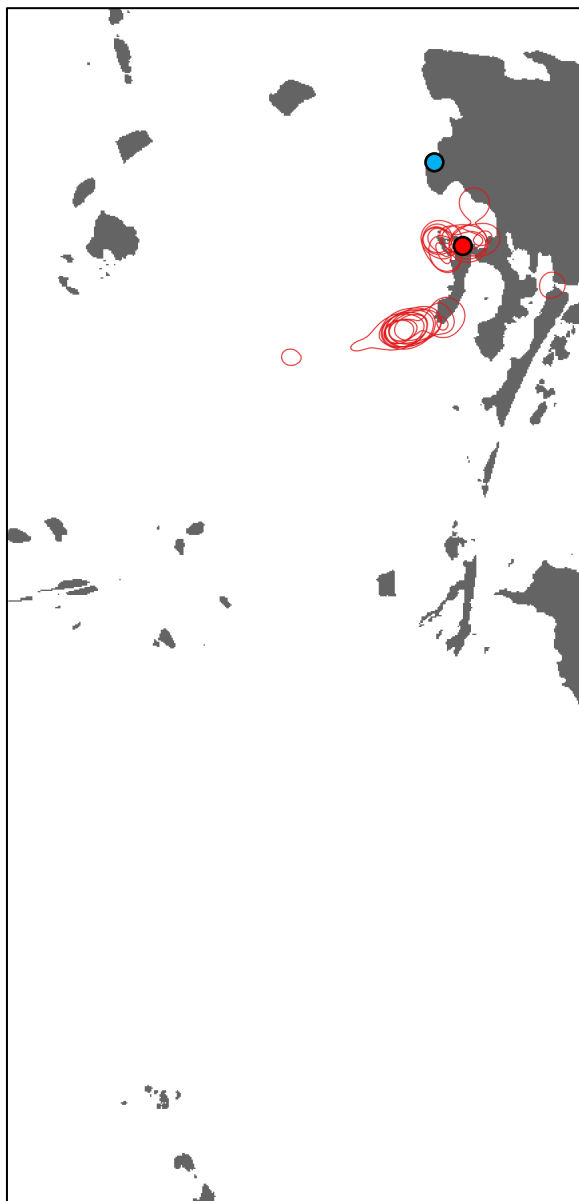


図 3-5. アデリーペンギンが潜水に利用していたリードのうちの一つの現地写真（2019年1月8日撮影）(a)。同時期に撮影された衛星画像（Sentinel-2、2019年1月5日撮影）(b)でも確認できる（赤矢印）。



図 3-6. 潜水地点のシミュレーションの結果。図 3-4 に示した全調査個体の潜水地点に対して、コロニーからの距離を考慮しつつ現実の分布からランダムに選択したもの。

(a)現実

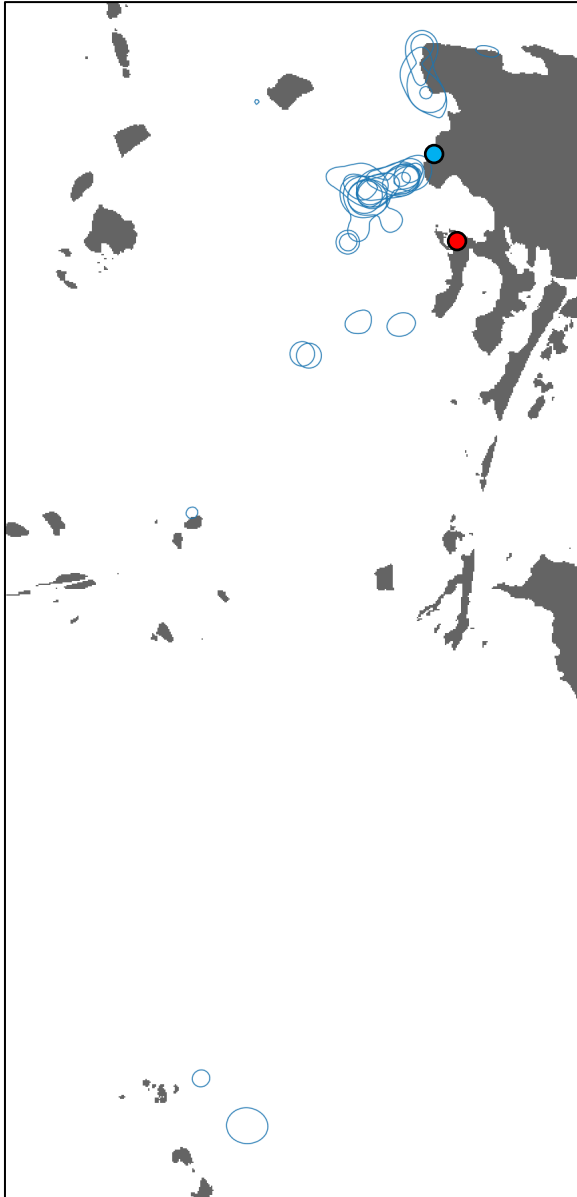


(b)シミュレーション



図 3-7. 現実(a)とシミュレーション(b)における、袋浦の個体毎の潜水地点の分布 (UD の 50%エリアで示した)

(a)現実



(b)シミュレーション

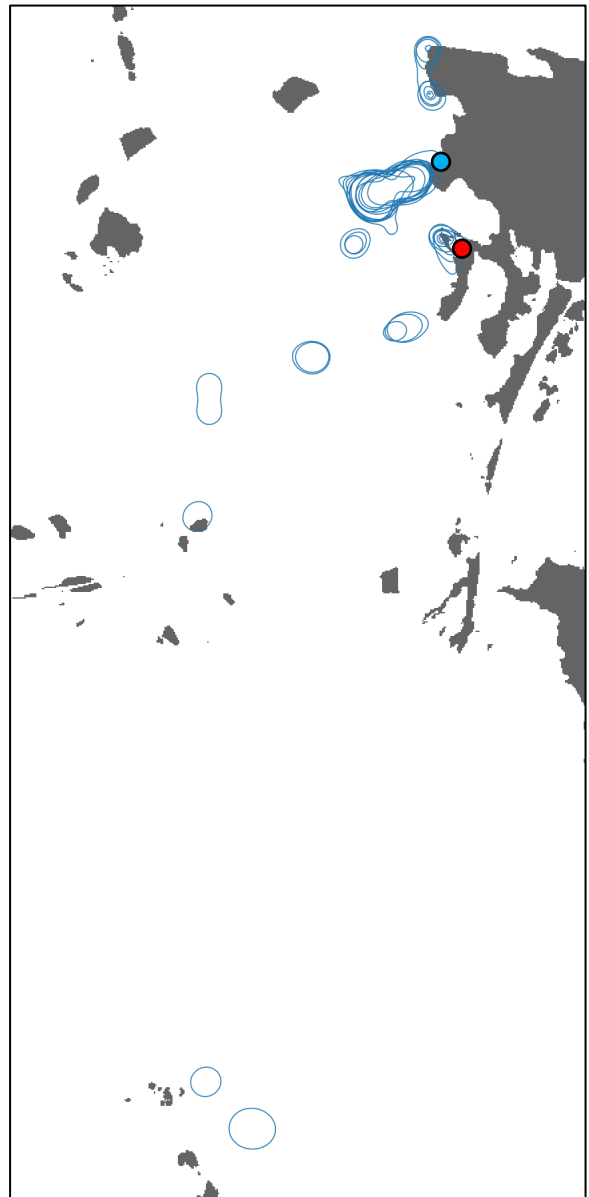


図 3-8. 現実(a)とシミュレーション(b)における、水くぐり浦の個体毎の潜水地点の分布 (UD の 50%エリアで示した)

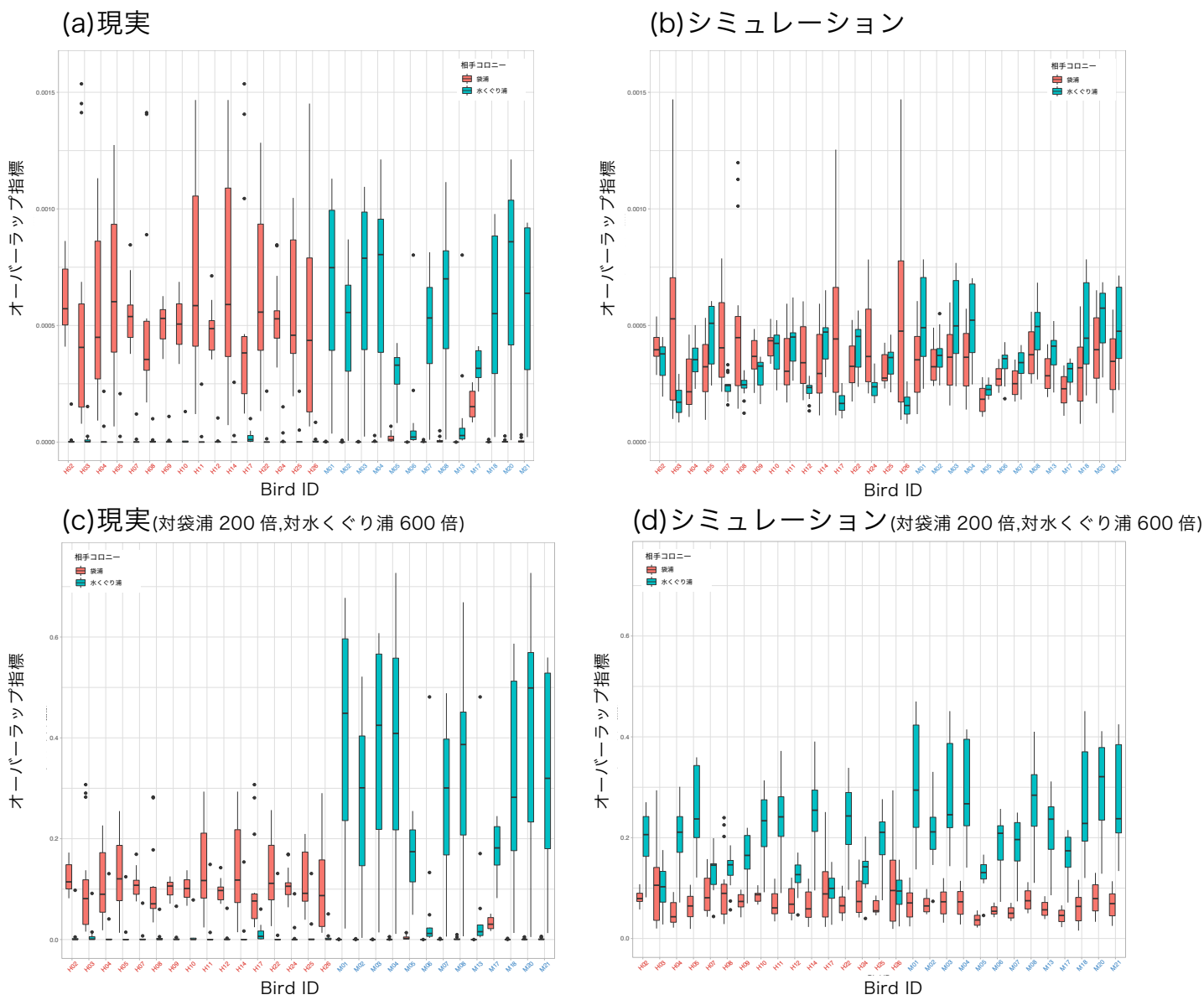


図 3-9. 現実(a)とシミュレーション(b)における、個体毎の採餌行動圏のオーバーラップ指標を、相手コロニー別の箱ひげ図で示す。Bird ID が赤字は袋浦、青字は水くぐり浦の個体を表す。コロニーサイズの効果を反映させるために相手コロニーが袋浦と水くぐり浦のオーバーラップをそれぞれ 200,600 倍した結果が(c)と(d)。

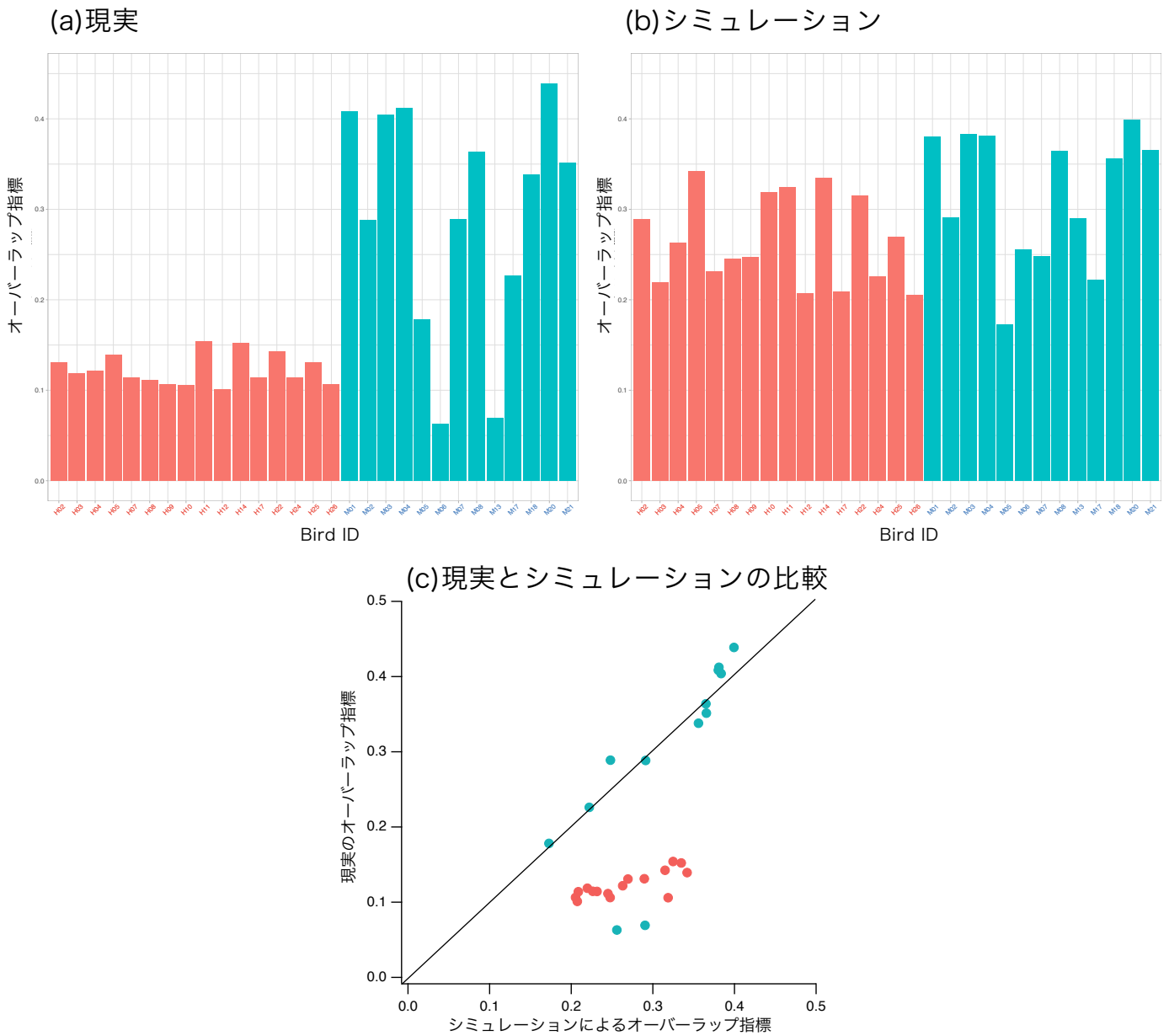
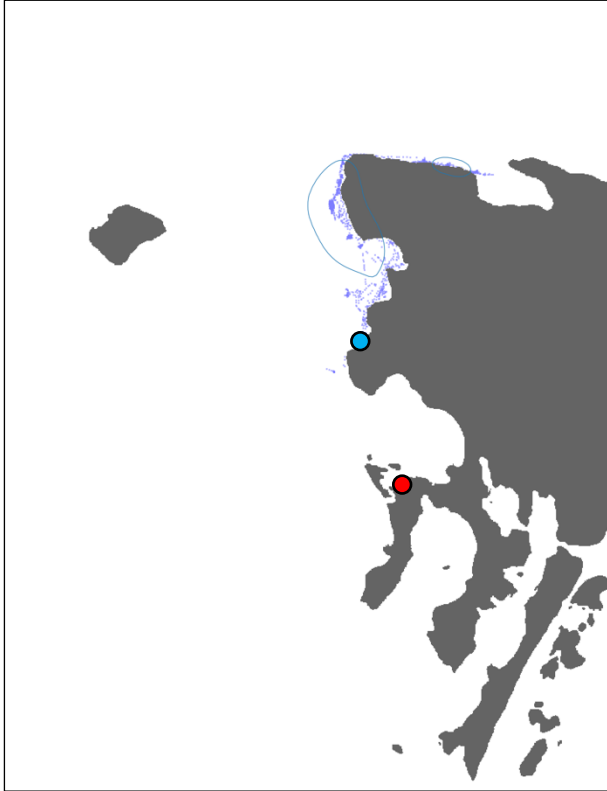


図 3-10. 現実(a)とシミュレーション(b)における、個体毎の採餌行動圏のオーバーラップ指標。図 3-9 で相手コロニー毎に示した値の合計。Bird ID が赤字は袋浦、青字は水くぐり浦の個体を表す。各個体における現実とシミュレーションの値の比較のため、それぞれを縦軸と横軸にとったプロットを(c)に示す。直線は縦軸と横軸の同値を表す。

(a)現実



(b)シミュレーション

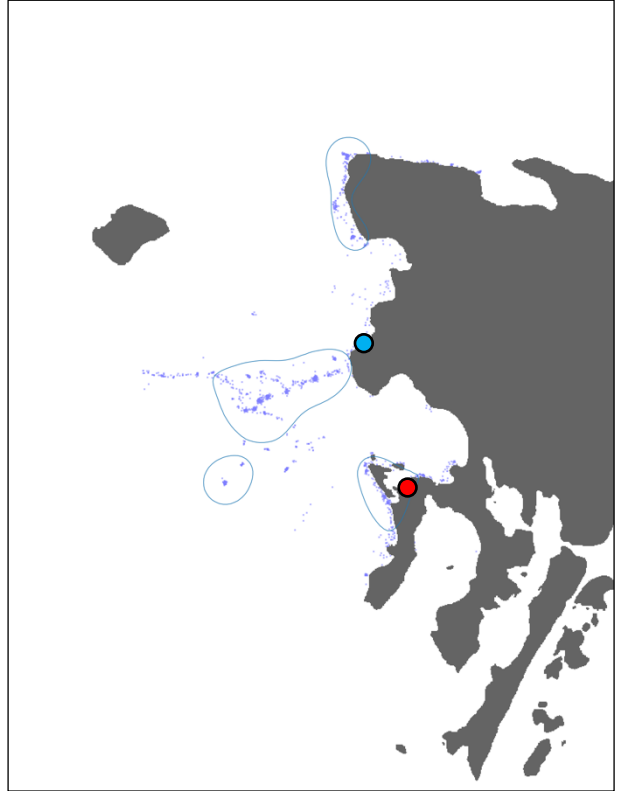


図 3-11. 現実のオーバーラップ指標がシミュレーションよりも大幅に低い水くぐり浦の個体 (Bird ID: M06、n=10 トリップ) の例。現実の潜水地点(a)とシミュレーション上の潜水地点(b)をドットで、それぞれの UD の 50%エリアを実線で示す。

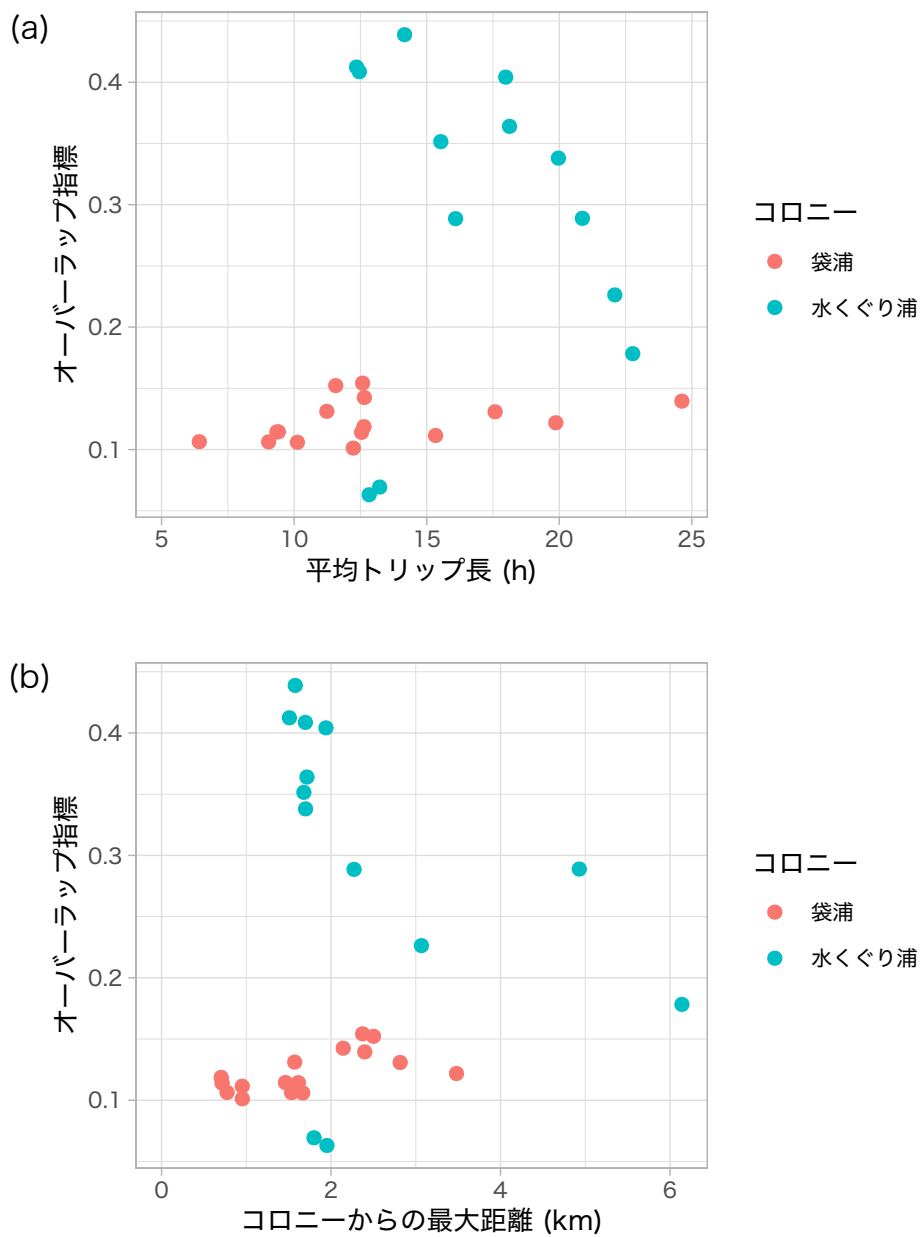


図 3-12. 個体ごとに見た、平均トリップ長(a)および平均のコロニーからの最大距離(b)とオーバーラップ指標との関係。両方の図でオーバーラップ指標が最小の2個体が水くぐり浦の Bird ID M06, M13。

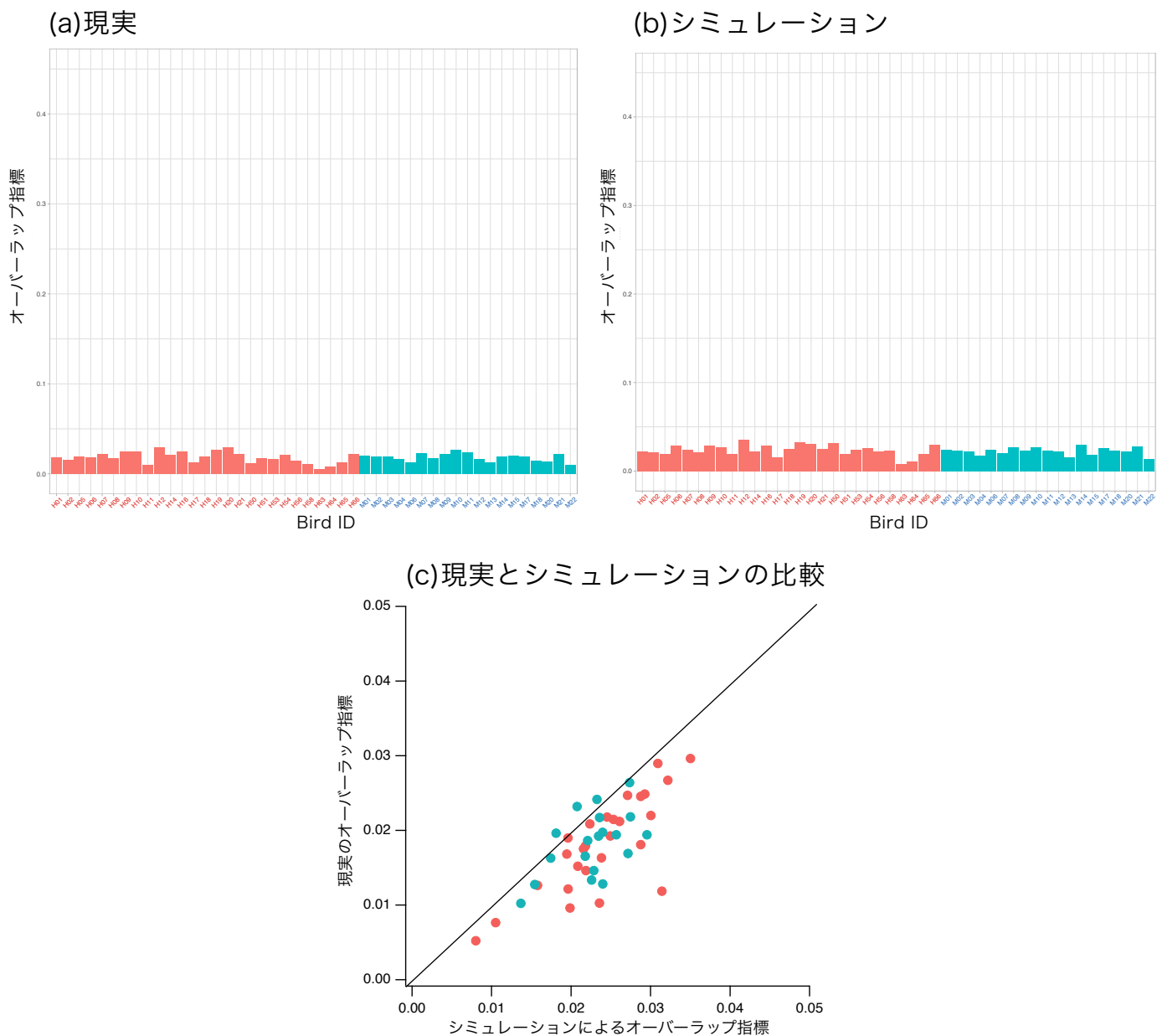


図 3-13. 定着氷がなかった 2016/17 年の、現実(a)とシミュレーション(b)における、個体毎の採餌行動圏のオーバーラップ指標。Bird ID が赤字は袋浦、青字は水くぐり浦の個体を表す。年間比較のため図 3-10 と縦軸を揃えている。各個体における現実とシミュレーションの値の比較のため、それぞれを縦軸と横軸にとったプロットを(c)に示す。直線は縦軸と横軸の同値を表す。

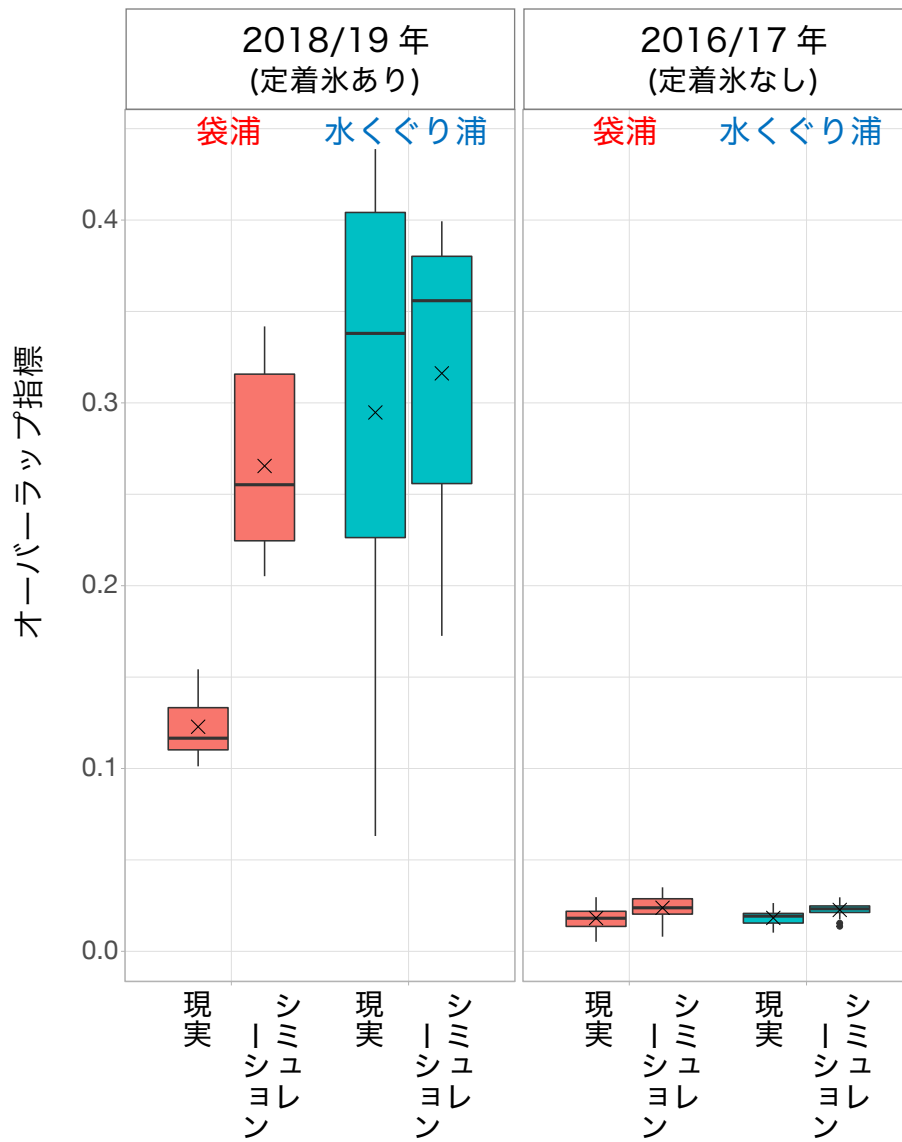


図 3-14. 個体毎の採餌行動圏のオーバーラップ指標の、年間・コロニー間・現実-シミュレーション間における比較。箱ひげ図中の×は平均値を表す。

第4章 総合考察

4-1 本研究で得た成果のまとめ

本研究では、海水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）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に定着氷が存在せず、リュツォ・ホルム湾の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。2つのコロニーのペンギン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。ペンギンが別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の重なりを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、どの指標により評価しても現実のUDの重なり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、現実のペンギン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。

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、他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 年の個体のオーバーラップ指標は、定着氷がなかった 2016/17 年の個体の指標に比べて顕著に大きかった。また両年に共通して、現実のオーバーラップ指標の個体ごとの平均値は、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ということが定量的に示されるとともに、相手側の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、海水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。

4-2 コロニー固有の採餌行動圏が成立している可能性

本研究で明らかになった 2 つのコロニーの採餌行動圏のコロニー間分離の度合いは、定着氷が存在した 2018/19 年と、定着氷が存在しなかった 2016/17 年の 2 年間で全く異なっていた。この各年・各コロニーの採餌行動圏は、より長い時間スケールで見るとどの程度安定して存在しているのだろうか。本研究

の調査年以外にも GPS ロガーを装着した野外調査の結果があるため、ここではそれらを本研究の結果と比較することで、採餌行動圏を長期的な持続性という観点から考察する。

まず、定着氷が存在した 2010/11 年、2011/12 年、2012/13 年に関しては、野外調査が実施されたコロニーが袋浦のみであったため本研究では解析対象としなかったが、いずれの年も袋浦の個体の採餌場所は水くぐり浦と反対方向のコロニー南側を中心に広がっており（図 4-1(a)）、同じく定着氷が存在した 2018/19 年の採餌場所との重なりが比較的大きかった（UD の 95% エリアの年間での重なり：45-71%）。さらに、1995/96 年、1996/97 年、1999/2000 年に行われた VHF トラッキングによる調査の結果でも、採餌場所はコロニーの周辺と南側に集中していた（Kato et al. 2003, Watanuki et al. 2003）。このように、袋浦の個体群がコロニーの南側を主な採餌場所とする傾向は複数年にわたって確認されており、袋浦固有の採餌行動圏が存在していることを示唆している。

次に、定着氷が存在しなかった 2017/18 年に関しては、データロガーの不具合により得られたサンプルが少なかったため本研究では解析対象としなかったが、袋浦と水くぐり浦の両方で野外調査を実施している。その結果によると、2 つのコロニーの採餌場所は主にコロニーの南西方向に重複しながら広がり（図 4-1(b)）、同じく定着氷が存在しなかった 2016/17 年の採餌場所との重なりが比較的大きかった（UD の 95% エリアの年間での重なり：袋浦 72%、水くぐり浦 66%）。

このような年をまたいだ採餌場所の類似性は、本研究の調査年以外においても袋浦と水くぐり浦の個体群が同様の採餌場所を継続的に利用している可能性

を示唆している。こうしたコロニー固有の採餌場所が成立するメカニズムについては、確かなことはわからない。しかし、袋浦の個体では少なくとも1シーズン内では特定の採餌場所への定着性があり、その場所が個体ごとに異なることが知られているため (Watanuki et al. 2003)、各個体は採餌トリップの都度に競争の少ない採餌場所を探索するのではなく、最初から特定の採餌場所を目指す傾向があると考えられる。さらに、本研究の結果が示すように両コロニーの個体は相手コロニー周辺の海域を避けるように採餌場所を選択する傾向があることから、結果としてコロニー間で全体として採餌場所の違いが生まれるものと考えられる。一般に海鳥類は長寿であり、採餌場所に関する情報を年をまたいで記憶していると考えられる (Weimerskirch 2013) ことも、採餌行動圏の長期的な固定傾向を促進している可能性がある。

こうしたコロニー固有の採餌行動圏は、空間的には小さなスケールの差であっても、採餌環境の違いによって繁殖成績等の違いをもたらすことが知られており、その分離が長期にわたって継続されると行動圏に限らない採餌生態の集団間での分化につながる可能性がある (Hipfner et al. 2007, Lea et al. 2008)。

4-3 他種で観察された採餌行動圏のコロニー間分離との比較

採餌行動圏のコロニー間分離は過去に様々な種の海鳥で検証され、分離の有無が報告されてきた (付録 1)。密度依存型後背地モデルの予測によれば、採餌行動圏のコロニー間分離の原動力となる個体間の競争は、一般にコロニーサイズと採餌レンジが大きいほど、またコロニー間の距離が近いほど強くなる (Wakefield et al. 2013, Bolton et al. 2019)。そこで、過去に報告された海

鳥の採餌行動圏のコロニー間分離の調査結果をレビューし、コロニーサイズと、採餌レンジとコロニー間距離の相対比（採餌レンジをコロニー間距離で除した値）が、コロニー間分離の有無に及ぼす影響の評価を試みた（表 4-1）。その結果、コロニー間分離が報告された割合（全報告のうち分離ありと報告した研究の割合）は、コロニーサイズが大きいグループと、採餌レンジに比してコロニー間距離が近いグループにおいてやや高かったが、有意差はなかった（カイ二乗検定、コロニーサイズ： $p=0.44$ 、採餌レンジとコロニー間距離の比： $p=0.09$ ）。なぜ明らかな差が見られなかったのか、3つの理由が考えられる。1つめの理由は、全体の報告数のうち79%を「分離あり」の報告が占めていたことである。生態学的に特徴ある現象といえるコロニー間分離の発見に関する報告が30件あるのに対して、分離がなかったという報告は8件と少なく、特徴的な結果が出たときのみ論文として報告される、いわゆるパブリケーション・バイアスが生じている可能性がある。

2つめの理由は、分離の有無が統計的な手法で評価された研究が全体の26%に過ぎないことである。過去の研究では、採餌行動圏のコロニー間分離はしばしば経験的・主観的に判断されてきた。例えば Evans ら (2016) はヨーロッパヒメウ (*Phalacrocorax aristotelis*) の隣り合ったコロニー間での UD の95% エリアの重なりが53-75%のケースに関して、統計的な評価なしに、明らかな分離はないことを示唆すると述べている。本研究で調査した2016/17年のアデリーペンギンのケースでは、同じ指標で見ると67-71%という同程度の重なりであるが、ランダムウォークによるシミュレーションで生成されたトラックにおける指標と比較すると統計的に有意に小さく、採餌行動圏のコロニー間分離の存在が強く示唆された。このように、UDの指標では重なりが大きい但实际上

には有意なコロニー間分離があるというケースは、過去の研究で主観的な判断で分離なしと判断された多くのコロニーでも起こっていた可能性がある。したがって、採餌行動圏のコロニー間分離はこれまで考えられていたよりも広く起こっている現象である可能性があり、本研究で用いたような統計的なアプローチはそれを検出する有力な手段となり得る。こうした統計的な手法により採餌行動圏のコロニー間分離の有無を評価することにより、事例比較による議論の精度を高めることができるだろう。

3 つめの理由として考えられるのは、過去の研究でほとんど考慮されていなかった餌資源の分布が、コロニー間分離に大きな影響を及ぼしているという可能性である。例えば、餌資源が豊富な場所ほど大きなコロニーが立地するのであれば、コロニーサイズの大きさは必ずしも種内競争が激しいことを意味せず、したがって採餌行動圏のコロニー間分離にはつながらない可能性がある。本研究では、コロニーサイズやコロニー間距離が変化しない同一調査地であっても、餌資源の分布パターンが年変化すること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初めて明らかにした。過去の研究ではこうした年間比較はほとんど行われておらず餌資源の効果が考察されていないが、このような考慮されていない要因がコロニー間分離の有無に影響している可能性がある。これまでに同一の調査地における採餌行動圏のコロニー間分離の時間的変化の報告として、コアホウドリ (*Phoebastria immutabilis*) (Young et al. 2009)、マユグロアホウドリ (*Thalassarche melanophris*) (Wakefield et al. 2011)、オオミズナギドリ (*Calonectris leucomelas*) (Yamamoto et al. 2011) での報告があるが、いずれも 1 シーズン内の繁殖ステージの違いによる採餌レンジの差がコロニー間分離の度合いの変化につながったものである。また、年間比較で

はアデリーペンギン (Ainley et al. 2004) での報告があるが、VHF トラッキングによる追跡であり、採餌場所分布の最外郭を明らかにしているものの空間利用分布の定量的な比較は行われていない。今後は本研究で実施したような、同一の調査地において採餌行動圏のコロニー間分離の変化を継続的に観察する方法によって、コロニー間分離に影響する要因に関する新しい知見を得ることができるものと考えられる。

また、これまでの報告では採餌行動圏のコロニー間分離を考察するにあたってコロニー内の競争を考慮していなかった。本研究で用いた個体毎の採餌行動圏のオーバーラップを計算するアプローチでは、コロニー内とコロニー間の競争の総和を定量的に見積もることが可能となるため、採餌行動圏のコロニー間分離という現象を種内競争の観点からより正確に理解できるであろう。

4-4 今後の課題

本研究では種内競争の考察にあたって、個体毎の採餌行動圏の重なりをオーバーラップ指標を用いて定量化することにより、各個体が経験するコロニー内とコロニー間とをあわせた種内競争の度合いを定量的に議論することを可能とした。今後、この考え方を発展させて実際の餌資源獲得競争の強度を測定しようとするならば、個体が採餌を行っている場所の餌資源に関する情報を解析に取り入れる必要がある。本研究の調査地のような定着水域において海水下の餌資源分布を計ることは容易でないものの、ロボット技術の発達に伴い、自律型無人潜水機 (Autonomous Underwater Vehicle, AUV) により海中の資源分布を直接計測する試みも行われている (Brierley et al. 2002, Cimino et al. 2016)。こうした調査手法の導入により採餌場所の餌資源分布を定量的に取り扱い、個

体毎の採餌行動圏の解析に組み込むことができれば、Ashmole のモデルや密度依存型後背地モデルが予測するとおりに個体と餌資源がコロニーからの距離に依存して分布し、純収益性が等しい状態が達成されているのかどうかを直接評価することが可能になり、採餌行動圏のコロニー間分離のメカニズムの解明に大きく貢献することができるだろう。

また、本研究ではコロニー毎に個体の採餌場所分布の傾向を考察するにあたってシミュレーションとの比較という方法を取り、採餌場所の情報として調査期間全体を平均化したデータを用いた。今後は時々刻々の個体の行動と他個体の存在等を含めた周辺環境を時系列的に解析し、競争を避ける意思決定のメカニズムを明らかにすることが望まれる。例えば、GPS ロガーに加えて 360°画角のビデオロガー（魚眼レンズによる広画角のビデオロガー×2 台）を装着し、長時間動作させることで、採餌トリップ中の他個体との遭遇と採餌回数を同時に定量化することができるだろう。この方法によって、個体の採餌効率が他個体との相互作用の中でどう変化するか、そしてそれが以後の採餌場所選択にどう影響するかを長期にモニタリングすることにより、採餌場所選択の意思決定に迫ることが可能となる。こうした解析が実現すれば、本研究が明らかにしたような採餌行動圏のコロニー間分離や、個体が他個体との採餌場所の重複を避ける行動がどのようなメカニズムにより実現されているのかを明らかにすることができるであろう。

4-5 図表

表 4-1. 海鳥の採餌行動圏のコロニー間分離を調査した過去の研究において、コロニー間分離が報告された割合。全報告のうち分離ありと報告した研究の割合を%表記で示す。分離の有無にかかわるとされるコロニーサイズと、採餌レンジとコロニー間距離の比（採餌レンジをコロニー間距離で除した値）により縦横に区分して表記した。分析対象は Bolton ら（2019）によりレビューされた研究とその後報告された2つの研究のうち、比較に必要なコロニーサイズ等が明らかな38件（付録1）とし、研究数を括弧内に示す。コロニーサイズおよびコロニー間距離は各研究内での平均値、採餌レンジは最大値を用いた。採餌レンジおよびコロニー間距離は論文中に数値で記載がなく図から読み取ったものが多いため、二段階での大まかな区分にとどめた。

コロニーサイズ (繁殖ペア数)	採餌レンジとコロニー間距離の比 (採餌レンジ(km) / コロニー間距離(km))		計
	0.5 ~ 10	10 ~	
1 ~ 99	100 (2)	0 (1)	
100 ~ 999	75 ^a (4) ^a	0 ^b (1) ^b	75 (24)
1000 ~ 9999	80 (10)	83 (6)	
10000 ~ 99999	100 (5)	75 (4)	86 (14)
100000 ~	100 (3)	50 (2)	
計	88 (24)	64 (14)	79 (38)

^a 本研究の2018/19年（定着氷あり）の結果に相当する区分であるが、表中の数値には含まない

^b 本研究の2016/17年（定着氷なし）の結果に相当する区分であるが、表中の数値には含まない

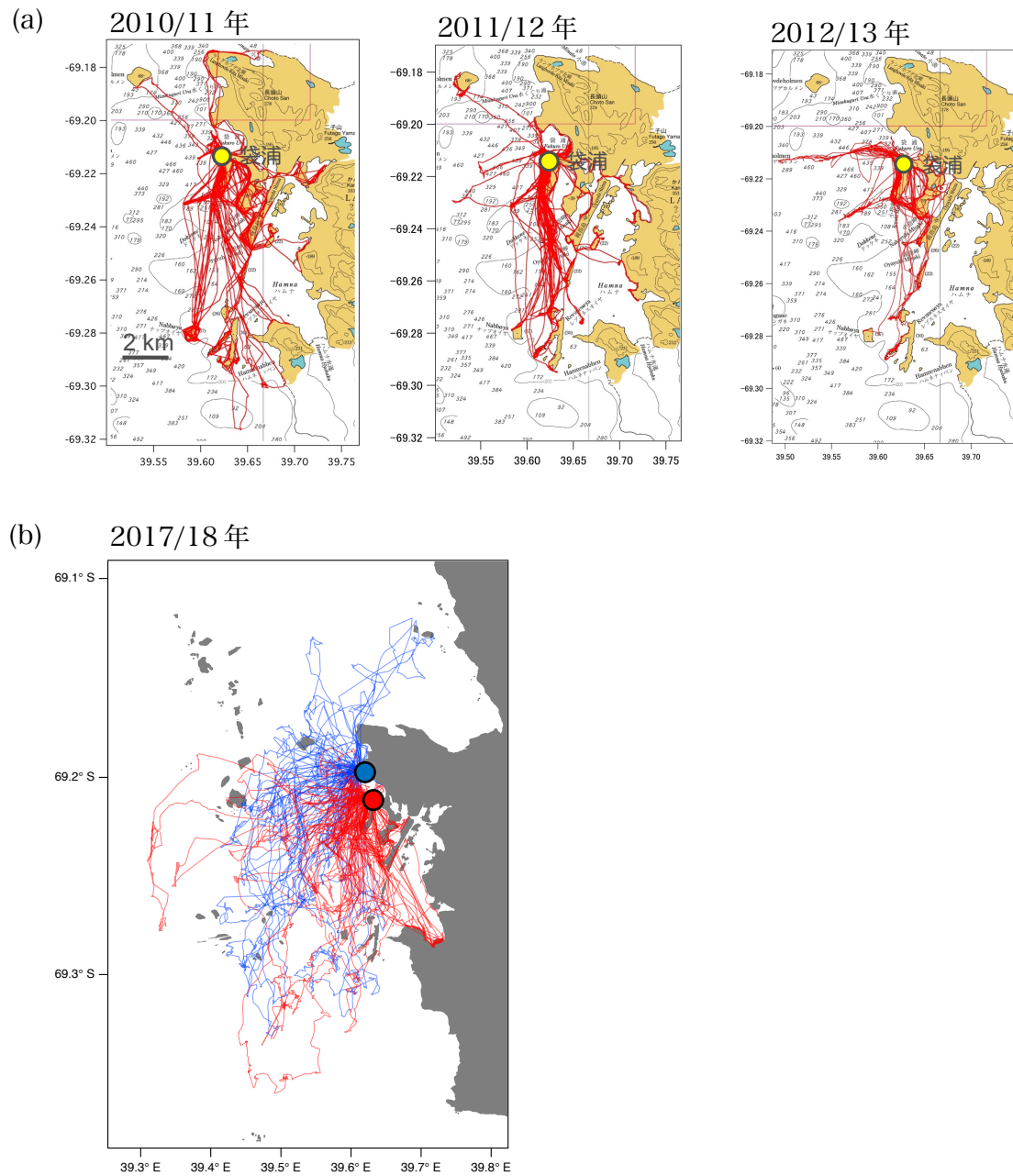


図 4-1. 本論文で解析を行わなかった、定着氷が存在した年（2010/11 年、2011/12 年、2012/13 年）における袋浦の個体の採餌トリップの移動軌跡(a)と、定着氷が存在しなかった年（2017/18 年）における袋浦（赤色）およびくぐり浦（青色）の個体の採餌トリップの移動軌跡(b)

付録1 海鳥の採餌行動圏のコロナー間分離に関するレビュー (表4-1) の対象一覧

種名	学名	目	統計的手法	分離の有無	コロナーサイズ	採餌レンジ	コロナー間距離	採餌レンジ / コロナー間距離	リファレンス
Black - legged Kittiwake	<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	なし	あり	1000 ~ 9999	10 ~ 100km	10 ~ 100km	< 10	Ainley et al. 2003
Black - legged Kittiwake	<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	なし	あり	10000 ~ 99999	100 ~ 1000km	10 ~ 100km	10 ≧	Paredes et al. 2012, 2014
Black - legged Kittiwake	<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	なし	なし	100 ~ 999	100 ~ 1000km	10 ~ 100km	10 ≧	Redfern & Bevan 2014
Black - legged Kittiwake	<i>Rissa tridactyla</i>	Charadriiformes	あり	あり	1000 ~ 9999	100 ~ 1000km	10 ~ 100km	10 ≧	Wakefield et al. 2017
Common Guillemot	<i>Uria aalge</i>	Charadriiformes	あり	あり	10000 ~ 99999	100 ~ 1000km	10 ~ 100km	10 ≧	Wakefield et al. 2017
Common Murre	<i>Uria aalge</i>	Charadriiformes	なし	なし	100000 ~	100 ~ 1000km	10 ~ 100km	10 ≧	Gulka et al. 2020
Lesser Black - backed Gull	<i>Larus fuscus</i>	Charadriiformes	なし	あり	1000 ~ 9999	100 ~ 1000km	10 ~ 100km	10 ≧	Corman et al. 2016
Razorbill	<i>Alca torda</i>	Charadriiformes	あり	なし	1000 ~ 9999	100 ~ 1000km	10 ~ 100km	10 ≧	Wakefield et al. 2017
Black - browed Albatross	<i>Thalassarche melanophris</i>	Procellariiformes	なし	あり	100000 ~	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Huin 2002
Black - browed Albatross	<i>Thalassarche melanophris</i>	Procellariiformes	あり	あり	10000 ~ 99999	1000km ~	100 ~ 1000km	10 ≧	Wakefield et al. 2011
Black - browed Albatross	<i>Thalassarche melanophris</i>	Procellariiformes	あり	あり	100000 ~	100 ~ 1000km	10 ~ 100km	10 ≧	Catry et al. 2013
Cook's Petrel	<i>Pterodroma cookii</i>	Procellariiformes	なし	あり	100000 ~	1000km ~	1000km ~	< 10	Rayner et al. 2008
Cory's Shearwater	<i>Calonectris borealis</i>	Procellariiformes	なし	あり	10000 ~ 99999	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Ramos et al. 2013
Laysan albatross	<i>Phoebastria immutabilis</i>	Procellariiformes	なし	あり	1000 ~ 9999	1000km ~	1000km ~	< 10	Young et al. 2009
Leach's Storm - petrel	<i>Oceanodroma leucothoa</i>	Procellariiformes	なし	あり	10000 ~ 99999	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Pollet et al. 2014
Manx Shearwater	<i>Puffinus puffinus</i>	Procellariiformes	なし	なし	1000 ~ 9999	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Dean et al. 2013, 2015
Scopoli's Shearwater	<i>Calonectris diomedea</i>	Procellariiformes	あり	あり	1000 ~ 9999	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Cecere et al. 2015
Scopoli's Shearwater	<i>Calonectris diomedea</i>	Procellariiformes	なし	あり	1 ~ 99	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Genovart et al. 2018
Short - tailed Shearwater	<i>Puffinus tenuirostris</i>	Procellariiformes	なし	なし	10000 ~ 99999	1000km ~	100 ~ 1000km	10 ≧	Berlincourt & Arnould 2015
Sooty Albatross	<i>Phoebastria fusca</i>	Procellariiformes	なし	なし	1000 ~ 9999	1000km ~	1000km ~	< 10	Schoombie et al. 2017
Southern Giant Petrel	<i>Macronectes giganteus</i>	Procellariiformes	なし	あり	100 ~ 999	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Quintana et al. 2010
Streaked Shearwater	<i>Calonectris leucomelas</i>	Procellariiformes	なし	あり	100000 ~	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Yamamoto et al. 2011
Waved Albatross	<i>Phoebastria irrorata</i>	Procellariiformes	なし	あり	1000 ~ 9999	1000km ~	100 ~ 1000km	10 ≧	Awkerman et al. 2014
Wedge - tailed Shearwater	<i>Ardenna pacifica</i>	Procellariiformes	あり	あり	1000 ~ 9999	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Weimerskirch et al. 2020
Adelie Penguin	<i>Pygoscelis adeliae</i>	Sphenisciformes	なし	あり	10000 ~ 99999	10 ~ 100km	10 ~ 100km	< 10	Ainley et al. 2004
Gentoo Penguin	<i>Pygoscelis papua</i>	Sphenisciformes	なし	あり	1000 ~ 9999	10 ~ 100km	10 ~ 100km	< 10	Masello et al. 2010
Macaroni Penguin	<i>Eudyptes chrysolophus</i>	Sphenisciformes	なし	あり	10000 ~ 99999	10 ~ 100km	10 ~ 100km	< 10	Trathan et al. 2006
Magellanic Penguin	<i>Spheniscus magellanicus</i>	Sphenisciformes	なし	あり	1000 ~ 9999	10 ~ 100km	~ 10km	10 ≧	Masello et al. 2010
Southern Rockhopper Penguin	<i>Eudyptes chrysocome</i>	Sphenisciformes	なし	あり	1000 ~ 9999	10 ~ 100km	~ 10km	10 ≧	Masello et al. 2010
Australasian Gannet	<i>Morus serrator</i>	Suliformes	なし	あり	1000 ~ 9999	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Angel et al. 2016
Cape Gannet	<i>Morus capensis</i>	Suliformes	あり	あり	10000 ~ 99999	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Grémillet et al. 2004, 2008
European Shag	<i>Phalacrocorax aristotelis</i>	Suliformes	なし	なし	1 ~ 99	10 ~ 100km	~ 10km	10 ≧	Evans et al. 2016
European Shag	<i>Phalacrocorax aristotelis</i>	Suliformes	あり	なし	100 ~ 999	10 ~ 100km	10 ~ 100km	< 10	Wakefield et al. 2017
Imperial Cormorant	<i>Leucocarbo atriceps</i>	Suliformes	なし	あり	100 ~ 999	~ 10km	~ 10km	< 10	Sapoznikow & Quintana 2003
Northern Gannet	<i>Morus bassanus</i>	Suliformes	あり	あり	1000 ~ 9999	100 ~ 1000km	100 ~ 1000km	< 10	Wakefield et al. 2013
Peruvian Booby	<i>Sula variegata</i>	Suliformes	なし	あり	1000 ~ 9999	10 ~ 100km	10 ~ 100km	< 10	Zavalaga et al. 2010a, 2010b
Rock Shag	<i>Phalacrocorax magellanicus</i>	Suliformes	なし	あり	100 ~ 999	~ 10km	~ 10km	< 10	Sapoznikow & Quintana 2003
South Georgia Shag	<i>Leucocarbo georgianus</i>	Suliformes	なし	あり	1 ~ 99	~ 10km	~ 10km	< 10	Wanless & Harris 1993

調査許可

本研究の野外調査は、国立極地研究所南極観測審議委員会生物圏専門部会および国立極地研究所動物実験委員会における動物倫理面での確認と、環境省による南極地域活動計画の確認申請による許可を得て、関係法令を遵守して実施しました。

謝辞

本研究を進めるにあたって、多くの皆様のご指導とご支援を賜りました。お世話になった皆様にこの場をお借りして感謝の意を申し上げます。

はじめに、野外調査の計画・実施、データ解析から論文執筆に至るまでの全ての過程で懇切丁寧なご指導を賜った、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。本論文の審査では、北海道大学の綿貫豊教授、帝京科学大学の森貴久教授より貴重なご指導とご助言を賜りました。厚く御礼申し上げます。国立極地研究所・総合研究大学院大学の渡辺佑基准教授と國分互彦助教には、データ解析や論文執筆の過程でご指導いただくとともに、本論文の審査では多くのご助言を賜りました。ここに深く感謝いたします。

本研究の野外調査は、第 58, 59, 60 次南極地域観測隊のペンギン研究チームの活動の一部として実施されました。第 58 次隊の国立極地研究所・総合研究大学院大学の渡辺佑基准教授と國分互彦助教には、現地での調査期間中に研究と生活の両面から多くのご支援を賜りました。厚く御礼申し上げます。第 59 次隊の東北大学 塩見こずえ助教と総合研究大学院大学 島袋羽衣氏、第 60 次隊の国立極地研究所・総合研究大学院大学 高橋晃周准教授、日本学術振興会特別研究員 高木淳一博士、総合研究大学院大学 渡邊日向氏には、現地でのデータ収集に大変多くの時間と労力を割いていただきました。また、第 58, 59, 60 次南極地域観測隊の隊員の皆様、各隊次の南極観測船「しらせ」の乗員の皆様、国立極地研究所南極観測センターの皆様には、野外調査の実施全般にわたって

多大なるご支援を賜りました。深く感謝いたします。

国立極地研究所の Jean-Baptiste Thiebot 研究員、東北大学の塩見こずえ助教には、データ解析や統計処理に関する議論を通じて多くのご助力を賜りました。タスマニア大学の Jayson Semmens 准教授には投稿論文を丁寧に校閲していただき、多くのご助言を賜りました。心より感謝いたします。

国立極地研究所のすべての教員と事務職員の皆様、総合研究大学院大学極域科学専攻の先輩・同期・後輩の皆様には、研究に関する議論から生活面のサポートに至るまで、大学院生活を通じて多くのご支援を賜りました。深く感謝いたします。東京海洋大学の教職員の皆様には、在職中の就学に関して多大なるご理解とご協力を賜りました。厚く御礼申し上げます。

こうして多くの皆様のご支援の下でいま本研究を終えることができ、感謝の念に堪えません。誠にありがとうございました。

引用文献

- Ainley, D.G., Nur, N. & Woehler, E.J. 1995. Factors affecting the distribution and size of pygoscelid penguin colonies in the Antarctic. *Auk* 112: 171–182.
- Ainley, D.G. 2002. *The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change*. Columbia University Press.
- Ainley, D.G., Ford, R.G., Brown, E.D., Suryan, R.M. & Irons, D.B. 2003. Prey resources, competition, and geographic structure of kittiwake colonies in Prince William Sound. *Ecology* 84: 709–723.
- Ainley, D.G., Ribic, C.A., Ballard, G., Heath, S., Gaffney, I., Karl, B.J., Barton, K.J., Wilson, P.R. & Webb, S. 2004. Geographic structure of Adélie Penguin populations: overlap in colony-specific foraging areas. *Ecol. Monogr.* 74: 159–178.
- Ainley, D.G., Ballard, G., Jones, R.M., Jongsomjit, D., Pierce, S.D., Smith, W.O., Jr & Veloz, S. 2015. Trophic cascades in the western Ross Sea, Antarctica: revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 534: 1–16.
- Ainley, D., Woehler, E.J. & Lescroël, A. 2017. Birds and Antarctic sea ice. In: *Sea Ice* (Thomas, D.N., ed), 570–582. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.
- Angel, L.P., Berlincourt, M. & Arnould, J.P.Y. 2016. Pronounced inter-colony variation in the foraging ecology of Australasian gannets:

- influence of habitat differences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 556: 261–272.
- Aoki, S. 2017. Breakup of land-fast sea ice in Lützow-Holm Bay, East Antarctica, and its teleconnection to tropical Pacific sea surface temperatures: Sea Ice Breakup and Teleconnection. *Geophys. Res. Lett.* 44: 3219–3227.
- Ashmole, N.P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103b: 458–473.
- Awkerman, J.A., Cruz, S., Proaño, C., Huyvaert, K.P., Uzcátegui, G.J., Baquero, A., Wikelski, M. & Anderson, D.J. 2014. Small range and distinct distribution in a satellite breeding colony of the critically endangered Waved Albatross. *J. Ornithol.* 155: 367–378.
- Ballance, L.T., Ainley, D.G., Ballard, G. & Barton, K. 2009. An energetic correlate between colony size and foraging effort in seabirds, an example of the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae*. *J. Avian Biol.* 40: 279–288.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67: 1–48.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, 4th Edition. Blackwell Publishing.
- Birch, L.C. 1957. The meanings of competition. *Am. Nat.* 91: 5–18.
- Birt, V.L., Birt, T.P., Goulet, D., Cairns, D.K. & Montevecchi, W.A. 1987. Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40: 205–208.

- Berlincourt, M. & Arnould, J.P.Y. 2015. Breeding short-tailed shearwaters buffer local environmental variability in south-eastern Australia by foraging in Antarctic waters. *Mov. Ecol.* 3: 16.
- Bolton, M., Conolly, G., Carroll, M., Wakefield, E.D. & Caldow, R. 2019. A review of the occurrence of inter-colony segregation of seabird foraging areas and the implications for marine environmental impact assessment. *Ibis* 161: 241–259.
- Brierley, A.S., Fernandes, P.G., Brandon, M.A., Armstrong, F., Millard, N.W., McPhail, S.D., Stevenson, P., Pebody, M., Perrett, J., Squires, M., Bone, D.G. & Griffiths, G. 2002. Antarctic krill under sea ice: elevated abundance in a narrow band just south of ice edge. *Science* 295: 1890–1892.
- Cairns, D.K. 1989. The regulation of seabird colony size: a hinterland model. *Am. Nat.* 134: 141–146.
- Calenge, C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.* 197: 516–519.
- Catry, P., Lemos, R.T., Brickle, P., Phillips, R.A., Matias, R. & Granadeiro, J.P. 2013. Predicting the distribution of a threatened albatross: The importance of competition, fisheries and annual variability. *Prog. Oceanogr.* 110: 1–10.
- Cecere, J.G., Catoni, C., Gaibani, G., Geraldès, P., Celada, C. & Imperio, S. 2015. Commercial fisheries, inter-colony competition and sea

- depth affect foraging location of breeding Scopoli's Shearwaters *Calonectris diomedea*. *Ibis* 157: 284–298.
- Ceia, F.R., Paiva, V.H., Ceia, R.S., Hervías, S., Garthe, S., Marques, J.C. & Ramos, J.A. 2015. Spatial foraging segregation by close neighbours in a wide-ranging seabird. *Oecologia* 177: 431–440.
- Cimino, M.A., Moline, M.A., Fraser, W.R., Patterson-Fraser, D.L. & Oliver, M.J. 2016. Climate-driven sympatry may not lead to foraging competition between congeneric top-predators. *Sci. Rep.* 6: 18820.
- Clarke, J., Emmerson, L.M. & Otahal, P. 2006. Environmental conditions and life history constraints determine foraging range in breeding Adélie penguins. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 310: 247–261.
- Clewlow, H.L., Takahashi, A., Watanabe, S., Votier, S.C., Downie, R. & Ratcliffe, N. 2019. Niche partitioning of sympatric penguins by leapfrog foraging appears to be resilient to climate change. *J. Anim. Ecol.* 88: 223–235.
- Corman, A.-M., Mendel, B., Voigt, C.C. & Garthe, S. 2016. Varying foraging patterns in response to competition? A multicolony approach in a generalist seabird. *Ecol. Evol.* 6: 974–986.
- Dean, B., Freeman, R., Kirk, H., Leonard, K., Phillips, R.A., Perrins, C.M. & Guilford, T. 2013. Behavioural mapping of a pelagic seabird: combining multiple sensors and a hidden Markov model reveals the distribution of at-sea behaviour. *J. R. Soc. Interface* 10: 20120570.
- Dean, B., Kirk, H., Fayet, A., Shoji, A., Freeman, R., Leonard, K., Perrins,

- C.M. & Guilford, T. 2015. Simultaneous multi-colony tracking of a pelagic seabird reveals cross-colony utilization of a shared foraging area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 538: 239–248.
- Emmerson, L. & Southwell, C. 2008. Sea ice cover and its influence on Adélie Penguin reproductive performance. *Ecology* 89: 2096–2102.
- Evans, J.C., Dall, S.R.X., Bolton, M., Owen, E. & Votier, S.C. 2016. Social foraging European shags: GPS tracking reveals birds from neighbouring colonies have shared foraging grounds. *J. Ornithol.* 157: 23–32.
- Fieberg, J. & Kochanny, C.O. 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. *J. Wildl. Manage.* 69: 1346–1359.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19: 16–36.
- Furness, R.W. & Birkhead, T.R. 1984. Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* 311: 655–656.
- Gaston, A.J., Ydenberg, R.C. & Smith, G.E.J. 2007. Ashmole’s halo and population regulation in seabirds. *Mar. Ornithol.* 35: 119–126.
- Genovart, M., Bécarea, J., Igual, J-M., Martínez-Abraín, A., Escandell, R., Sánchez, A., Rodríguez, B., Arcos, J.M. & Oro, D. 2018. Differential adult survival at close seabird colonies: The importance of spatial foraging segregation and bycatch risk during the breeding season.

- Glob. Change Biol. 24: 1279–1290.
- Grémillet, D., Dell’Omo, G., Ryan, P.G., Peters, G., Ropert-Coudert, Y. & Weeks, S.J. 2004. Offshore diplomacy or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 268: 265–279.
- Grémillet, D., Lewis, S., Drapeau, L., van Der Lingen, C.D., Huggett, J.A., Coetzee, J.C., Verheye, H.M., Daunt, F., Wanless, S. & Ryan, P.G. 2008. Spatial match-mismatch in the Benguela upwelling zone: should we expect chlorophyll and sea-surface temperature to predict marine predator distributions? *J. Appl. Ecol.* 45: 610–621.
- Gulka, J., Jenkins, E., Maynard, L.D., Montevecchi, W.A., Regular, P.M. & Davoren, G.K. 2020. Inter-colony foraging dynamics and breeding success relate to prey availability in a pursuit-diving seabird. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 651: 183–198.
- Hipfner, J.M., Charette, M.R. & Blackburn, G.S. 2007. Subcolony variation in breeding success in the tufted puffin (*fratercula cirrhata*): association with foraging ecology and implications. *Auk* 124: 1149–1157.
- Huin, N. 2002. Foraging distribution of the black-browed albatross, *Thalassarche melanophris*, breeding in the Falkland Islands. *Aquat. Conserv.* 12: 89–99.
- Hurlbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives.

- Ecology 59: 67–77.
- Jovani, R., Lascelles, B., Garamszegi, L.Z., Mavor, R., Thaxter, C.B. & Oro, D. 2016. Colony size and foraging range in seabirds. *Oikos* 125: 968–974.
- Kato, A., Watanuki, Y. & Naito, Y. 2003. Annual and seasonal changes in foraging site and diving behavior in Adélie penguins. *Polar Biol.* 26: 389–395.
- Kokubun, N., Takahashi, A., Mori, Y., Watanabe, S. & Shin, H-C. 2010. Comparison of diving behavior and foraging habitat use between chinstrap and gentoo penguins breeding in the South Shetland Islands, Antarctica. *Mar. Biol.* 157: 811–825.
- Lea, M., Guinet, C., Cherel, Y., Hindell, M., Dubroca, L. & Thalmann, S. 2008. Colony-based foraging segregation by Antarctic fur seals at the Kerguelen Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 358: 273–287.
- Lewis, S., Sherratt, T.N., Hamer, K.C. & Wanless, S. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412: 816–819.
- Masello, J.F., Mundry, R., Poisbleau, M., Demongin, L., Voigt, C.C., Wikelski, M. & Quillfeldt, P. 2010. Diving seabirds share foraging space and time within and among species. *Ecosphere* 1: 1–28.
- Milinski, M. 1979. An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Z. Tierpsychol.* 51: 36–40.
- Mori, Y. & Boyd, I.L. 2004. Segregation of foraging between two sympatric

- penguin species: does rate maximisation make the difference? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 275: 241–249.
- Orians, G.H. & Pearson, N.E. 1979. On the theory of central place foraging. In: Horn, D.J., Stairs, G.R. & Mitchell, R.D. (Eds.), *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State University Press, Columbus, 155–177.
- Paredes, R., Harding, A.M.A., Irons, D.B., Roby, D.D., Suryan, R.M., Orben, R.A., Renner, H., Young, R. & Kitaysky, A. 2012. Proximity to multiple foraging habitats enhances seabirds' resilience to local food shortages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 471: 253–269.
- Paredes, R., Orben, R.A., Suryan, R.M., Irons, D.B., Roby, D.D., Harding, A.M.A., Young, R.C., Benoit-Bird, K., Ladd, C., Renner, H., Heppell, S., Phillips, R.A. & Kitaysky, A. 2014. Foraging responses of black-legged kittiwakes to prolonged food-shortages around colonies on the Bering Sea shelf. *PLoS One* 9: e92520.
- Pollet, I.L., Ronconi, R.A., Jonsen, I.D., Leonard, M.L., Taylor, P.D. & Shutler, D. 2014. Foraging movements of Leach's storm-petrels *Oceanodroma leucorhoa* during incubation. *J. Avian Biol.* 45: 305–314.
- QGIS Development Team 2018. QGIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- Quintana, F., Dell'Arciprete, O.P. & Copello, S. 2010. Foraging behavior and habitat use by the Southern Giant Petrel on the Patagonian Shelf. *Mar. Biol.* 157: 515–525.

- Ramos, R., Granadeiro, J.P., Rodríguez, B., Navarro, J., Paiva, V.H., Bécares, J., Reyes-González, J.M., Fagundes, I., Ruiz, A., Arcos, P., González-Solís, J. & Catry, P. 2013. Meta-population feeding grounds of Cory's shearwater in the subtropical Atlantic Ocean: implications for the definition of Marine Protected Areas based on tracking studies. *Divers. Distrib.* 19: 1284–1298.
- Rayner, M.J., Hauber, M.E., Clout, M.N., Seldon, D.S., Van Dijken, S., Bury, S. & Phillips, R.A. 2008. Foraging ecology of the Cook's petrel *Pterodroma cookii* during the austral breeding season: a comparison of its two populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 370: 271–284.
- R Core Team 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>
- Redfern, C.P.F. & Bevan, R.M. 2014. A comparison of foraging behaviour in the North Sea by Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* from an inland and a maritime colony. *Bird Study* 61: 17–28.
- Ricklefs, R.E. 1983. Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. *Studies in Avian Biology* 8: 84–94
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Shiomi, K., Barbraud, C., Angelier, F., Delord, K., Poupart, T., Koubbi, P. & Raclot, T. 2018. Two recent massive breeding failures in an Adélie penguin colony call for the creation of a marine protected area in D'Urville Sea/Mertz. *Frontiers in Marine Science* 5: 264.

- 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: e5379.
- Santora, J.A., LaRue, M.A. & Ainley, D.G. 2020. Geographic structuring of Antarctic penguin populations. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 29: 1716–1728.
- Sapoznikow, A. & Quintana, F. 2003. Foraging behavior and feeding locations of Imperial Cormorants and Rock Shags breeding sympatrically in Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 26: 184–191.
- Schoombie, S., Dilley, B.J., Davies, D., Glass, T. & Ryan, P.G. 2017. The distribution of breeding Sooty Albatrosses from the three most important breeding sites: Gough, Tristan and the Prince Edward Islands. *Emu - Austral Ornithol.* 117: 160–169.
- Trathan, P., Green, C., Tanton, J., Peat, H., Poncet, J. & Morton, A. 2006. Foraging dynamics of macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia during brood-guard. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 323: 239–251.
- Trivelpiece, W.Z., Trivelpiece, S.G. & Volkman, N.J. 1987. Ecological segregation of Adelie, gentoo, and chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68: 351–361.
- Volkman, N.J., Presler, P. & Trivelpiece, W. 1980. Diets of pygoscelid penguins at King George Island, Antarctica. *The Condor* 82: 373–378.

- Wakefield, E.D., Phillips, R.A., Trathan, P.N., Arata, J., Gales, R., Huin, N., Robertson, G., Waugh, S.M., Weimerskirch, H. & Matthiopoulos, J. 2011. Habitat preference, accessibility, and competition limit the global distribution of breeding Black-browed Albatrosses. *Ecol. Monogr.* 81: 141–167.
- Wakefield, E.D., Bodey, T.W., Bearhop, S., Blackburn, J., Colhoun, K., Davies, R., Dwyer, R.G., Green, J.A., Grémillet, D., Jackson, A.L., Jessopp, M.J., Kane, A., Langston, R.H.W., Lescroël, A., Murray, S., Nuz, M.L., Patrick, S.C., Péron, C., Soanes, L.M., Wanless, S., Votier, S.C. & Hamer, K.C. 2013. Space partitioning without territoriality in gannets. *Science* 341: 68–70.
- Wakefield, E.D., Owen, E., Baer, J., Carroll, M.J., Daunt, F., Dodd, S.G., Green, J.A., Guilford, T., Mavor, R.A., Miller, P.I., Newell, M.A., Newton, S.F., Robertson, G.S., Shoji, A., Soanes, L.M., Votier, S.C., Wanless, S. & Bolton, M. 2017. Breeding density, fine-scale tracking, and large-scale modeling reveal the regional distribution of four seabird species. *Ecol. Appl.* 27: 2074–2091.
- Wanless, S. & Harris, M.P. 1993. Use of mutually exclusive foraging areas by adjacent colonies of Blue-eyed Shags (*Phalacrocorax atriceps*) at South Georgia. *Colonial Waterbirds* 16: 176–182.
- Watanabe, Y.Y., Ito, K., Kokubun, N. & Takahashi, A. 2020. Foraging behavior links sea ice to breeding success in Antarctic penguins. *Sci. Adv.* 6: eaba4828.

- Watanuki, Y., Mori, Y. & Naito, Y. 1992. Adélie Penguin parental activities and reproduction: effects of device size and timing of its attachment during chick rearing period. *Polar Biol.* 12: 539–544.
- Watanuki, Y., Kato, A., Mori, Y. & Naito, Y. 1993. Diving performance of Adélie penguins in relation to food availability in fast sea-ice areas: comparison between years. *J. Anim. Ecol.* 62: 634–646.
- Watanuki, Y., Kato, A., Naito, Y., Robertson, G. & Robinson, S. 1997. Diving and foraging behaviour of Adélie Penguins in areas with and without fast sea-ice. *Polar Biol.* 17: 296–304.
- Watanuki, Y., Takahashi, A. & Sato, K. 2003. Feeding area specialization of chick-rearing Adélie Penguins *Pygoscelis adeliae* in a fast sea-ice area. *Ibis* 145: 558–564.
- Weimerskirch, H. 2013. Seabirds—Individuals in Colonies. *Science* 341: 35–36.
- Weimerskirch, H., de Grissac, S., Ravache, A., Prudor, A., Corbeau, A., Congdon, B.C., McDuie, F., Bourgeois, K., Dromzée, S., Butscher, J., Menkes, C., Allain, V., Vidal, E., Jaeger, A. & Borsa, P. 2020. At-sea movements of wedge-tailed shearwaters during and outside the breeding season from four colonies in New Caledonia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 633: 225–238.
- Widmann, M., Kato, A., Raymond, B., Angelier, F., Arthur, B., Chastel, O., Pellé, M., Raclot, T. & Ropert-Coudert, Y. 2015. Habitat use and sex-specific foraging behaviour of Adélie penguins throughout the

- breeding season in Adélie Land, East Antarctica. *Mov. Ecol.* 3: 30.
- Wilson, R.P., Pütz, K., Peters, G., Culik, B., Scolaro, J.A., Charrassin, J-B. & Ropert-Coudert, Y. 1997. Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildl. Soc. Bull.* 25: 101–106.
- Wilson, R.P. 2010. Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living Pygoscelid penguins. *Funct. Ecol.* 24: 646–657.
- Yamamoto, T., Takahashi, A., Oka, N., Iida, T., Katsumata, N., Sato, K. & Trathan, P.N. 2011. Foraging areas of streaked shearwaters in relation to seasonal changes in the marine environment of the Northwestern Pacific: inter-colony and sex-related differences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 424: 191–204.
- Young, L.C., Vanderlip, C., Duffy, D.C., Afanasyev, V. & Shaffer, S.A. 2009. Bringing home the trash: do colony-based differences in foraging distribution lead to increased plastic ingestion in Laysan albatrosses? *PLoS One* 4: e7623.
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 404: 259–274.
- Zavalaga, C.B., Halls, J. & Dell’Omo, G. 2010. Marine habitat use of Peruvian boobies: a geographic and oceanographic comparison between inshore and offshore islands. *ICES J. Mar. Sci.* 67: 940–951.